



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

Tese de Doutorado

Ecohidrologia de Espécies Arbóreas de Terra Firme na Amazônia

BRUNO OLIVA GIMENEZ

Manaus - Amazonas

2019

BRUNO OLIVA GIMENEZ

Ecohidrologia de Espécies Arbóreas de Terra Firme na Amazônia

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

Orientador: Dr. Niro Higuchi

Co-orientador: Dr. Kolby J. Jardine

Manaus, Amazonas

Fevereiro, 2019

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

DEFESA PÚBLICA TESE / PPG-CFT - INPA


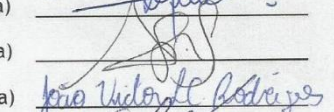
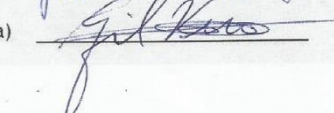
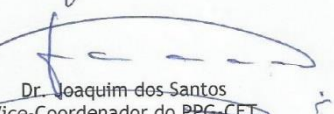
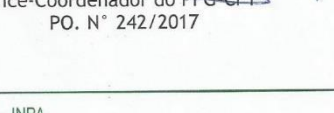
Ata da Defesa Pública da Tese de Doutorado de **BRUNO OLIVA GIMENEZ**, aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS - CFT, realizada no dia 13 de fevereiro de 2019.

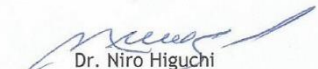
Aos treze dias do mês de fevereiro de 2019, às 14h30, na Sala de Aula I do PPG-CFT, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Tese de Doutorado intitulada: “**ECOHIDROLOGIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA**”, em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e 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 **DOUTOR (A) EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: **JEFFREY QUINTIN CHAMBERS** (University of California), **ROBINSON ISAAC NEGRÓN-JUAREZ** (Lawrence Berkeley National Laboratory), **ADRIANO JOSÉ NOGUEIRA LIMA** (INPA), **JOÃO VICTOR FIGUEIREDO CARDOSO RODRIGUES** (UFAM) e **GIL VIEIRA** (INPA). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dr. Niro Higuchi, deu início à sessão convidando os senhores membros e o (a) doutorando (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) Doutorando(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

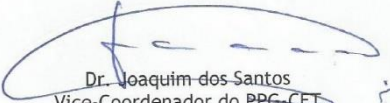
APROVAR

A sessão foi encerrada às 17h00 e, para constar eu, Ana Serra Campos, Secretária do PPG-CFT lavei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora.

Banca Examinadora:

| | | | |
|-------------------------------------|---|---------------------------------------|--|
| Dr (a) JEFFREY QUINTIN CHAMBERS | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado(a) | <input type="checkbox"/> Reprovado(a) |  |
| Dr (a) ROBINSON ISAAC NEGRÓN-JUAREZ | <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) JOÃO VICTOR F. C. RODRIGUES | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado(a) | <input type="checkbox"/> Reprovado(a) |  |
| Dr (a) GIL VIEIRA | <input checked="" type="checkbox"/> Aprovado(a) | <input type="checkbox"/> Reprovado(a) |  |


Dr. Niro Higuchi
Presidente da Banca/Orientador


Dr. Joaquim dos Santos
Vice-Coordenador do PPG-CFT
PO. N° 242/2017

G491e Gimenez, Bruno Oliva
Ecohidrologia de Espécies Arbóreas de Terra Firme
na Amazônia / Bruno Oliva Gimenez; orientador Niro
Higuchi; coorientador Kolby Jardine. --
Manaus: [s.l.], 2019.
124 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós Graduação em
Ciências de Florestas Tropicais) -- Coordenação do
Programa de Pós-Graduação, INPA, 2019.

1. ecologia. 2. mudança climática. 3. histerese.
4. transpiração da floresta. 5. ciclo hidrológico. I.
Higuchi, Niro, orient. II. Jardine, Kolby,
coorient. III. Título.

CDD: 333.75

Sinopse:

Estudou-se os fatores ambientais e fisiológicos que influenciam a transpiração de árvores de terra-firme na Amazônia Central e Oriental. Os fatores ambientais estudados foram: radiação solar direta, temperatura do ar, umidade do ar e déficit de pressão de vapor. Os fatores ecofisiológicos estudados foram: temperatura foliar, velocidade de seiva, potencial hídrico foliar e condutância estomática.

DEDICO

A todos os pesquisadores e professores que são a espinha dorsal da nossa sociedade.

AGRADECIMENTOS

Ao meus pais Marcos e Giselle e irmãos Alexandre, Paula e Renata, pelo amor, apoio e compreensão da minha jornada.

À minha esposa Lorena pelo companheirismo. Por compartilhar sonhos e ideias.

Ao meu orientador, Dr. Niro Higuchi, pelas oportunidades, ensinamentos e conversas inspiradoras. Sinto-me honrado por ter lhe conhecido e ser orientado por você. Obrigado por confiar no nosso trabalho e por me guiar pelos terrenos áridos, porém gratificantes da ciência.

Ao meu co-orientador, Dr. Kolby Jardine pela parceria e ensinamentos. Você é um cientista nato, incansável. Obrigado também pela amizade. Foram tantas aventuras e histórias que talvez não caibam numa tese.

Ao Laboratório de Manejo Florestal (LMF), e toda a sua constelação de pesquisadores, estudantes, técnicos e bolsistas. A riqueza de pessoas é tão grande que seria difícil abarcar todos numa única frase. Agradeço imensamente.

Ao projeto NGEET-Tropics. Outra constelação de pesquisadores, estudantes e professores que forneceu enorme suporte técnico-científico e ajudou esta tese a nascer.

Ao projeto INCT-Madeiras da Amazônia (FAPEAM, CNPq) e ao programa LBA, pelo apoio técnico e logístico.

Ao time de funcionários da ZF-2, por todo apoio e amizade.

Ao INPA, instituição âncora, de onde emerge parte da ciência e tecnologia gerada na Amazônia. Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais (PPG-CFT).

À CAPES que financiou a minha bolsa de doutorado.

RESUMO

A floresta amazônica é a maior floresta tropical do mundo e possui grande importância nos fluxos globais de água e carbono, ocupando papel importante nos cenários futuros de mudança climática. Para se ter uma maior compreensão dos ciclos da água e do carbono, um melhor entendimento acerca das interações entre a fisiologia das plantas e fatores ambientais se faz necessário. Estima-se que cerca de 25-50 % da precipitação na bacia Amazônica é reciclada de volta para a atmosfera por meio da transpiração da floresta. Os mecanismos envolvidos na transpiração de espécies vegetais, embora sejam bem descritos na literatura, carecem de informações nas regiões tropicais, especialmente na Amazônia. O objetivo principal desta tese de doutoramento foi analisar a dinâmica da transpiração de árvores de terra firme da Amazônia e os fatores que a controlam. Para isto, o estudo foi conduzido em duas áreas distintas: uma na Amazônia Central dentro dos limites da Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF-2) no sítio da torre K-34, e outra na Amazônia Oriental, dentro dos limites da Floresta Nacional do Tapajós, no sítio da torre K-67. Nos dois sítios as árvores-amostra foram sensorizadas numa alta intensidade temporal de coleta de dados (intervalos de 5 a 30 minutos) e também submetidas a experimentos de 12 horas de duração (curvas diárias). As variáveis obtidas foram: velocidade de seiva xilemática (cm hr^{-1}), intensidade de luz direta (W m^{-2}), temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$), temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$), déficit de pressão de vapor (VPD), potencial hídrico foliar (Ψ_L), condutância estomática (g_s), além de parâmetros dendrométricos tais como o diâmetro à altura do peito (DAP), altura total (Ht) e a posição da árvore no dossel. Os dados foram coletados nos anos de 2015, 2016, 2017 e 2018, somando um total de quatro anos e 21 árvores estudadas. O biênio 2015-2016 esteve sob influência de um forte El Niño. Muitas análises utilizaram este período como comparativo, uma vez que as árvores foram expostas à níveis drásticos de seca e altas temperaturas. Verificou-se que a dinâmica da transpiração é governada pelo fenômeno de histerese. Esta histerese pode ser descrita como o resultado do deslocamento temporal da radiação solar direta, que tende a apresentar seus máximos perto do final da manhã, e o VPD que tende a apresentar seus valores máximos no começo da tarde. Além da transpiração, o fenômeno de histerese também rege a dinâmica de duas importantes variáveis: a temperatura do ar e a temperatura foliar. Com os dados de temperatura foliar é possível calcular o verdadeiro VPD (ΔVPD), sendo o gradiente de pressão entre a folha e a atmosfera. Além disto, verificou-se que durante o El Niño 2015-2016 a temperatura foliar diferiu da temperatura do ar numa ordem de até 8°C . A complexidade das variáveis fisiológicas e ambientais que podem afetar a dinâmica da transpiração, como demonstrado, reforça a importância de análises detalhadas durante períodos de anomalias climáticas como o El Niño. Estes dados fornecem novas perspectivas para o aprimoramento dos modelos climáticos atuais.

ABSTRACT

The Amazon is the largest tropical forest in the world with a great importance in the global biogeochemical cycles. Under climate change scenarios, a mechanistic understanding of the water cycle from individual trees to landscapes is needed to predict changes in the forest structure and function. In the Amazon basin, an estimated 25-50% of precipitation is recycled back to the atmosphere through forest transpiration. At the leaf level, transpiration flux is a function of vapor pressure deficit (VPD) and stomatal conductance (g_s), according to Fick's laws of diffusion. Also, leaf temperature (T_{leaf}), net radiation, and soil moisture are often considered important. In this study, we present in situ field observations of environmental (direct solar radiation, air temperature and VPD) and physiological (sap velocity, stomatal conductance, and leaf water potential) variables and their correlations with T_{leaf} during the 2015-2016 ENSO and the regular seasons 2017 and 2018. In order to observe the interactions between physiological variables and fast changing environmental conditions, we collected a high temporal frequency data (15-60 min) in two primary rainforest sites one located in the Central Amazon within the limits of the Experimental Station of Tropical Forestry (ZF-2) near the K-34 tower site, and another in the Eastern Amazon within the limits of the Tapajós National Forest at the the K-67 tower site. Our study shows that the interactions between the observed environmental and physiological variables can be explained by the hysteresis phenomena. The temporal difference between the peak of stomatal conductance (late morning to midday) and the peak of VPD (early afternoon) is one of the major regulators of the sap velocity hysteresis patterns. Also, for the first time the hysteresis patterns between T_{leaf} and T_{air} was described. During the 2015-2016 ENSO the differences between T_{leaf} and air temperature (T_{air}) reached almost 8°C, and generally T_{leaf} was higher than T_{air} during the morning period to early afternoon, and lower than T_{air} during the late afternoon and night. With the leaf temperature data, it was possible to calculate the true VPD (ΔVPD), which is the pressure gradient between the substomatal cavity and the boundary layer of the air near the leaf surface. The complexity of the observed physiological and environmental variables that can affect the transpiration dynamics reinforces the importance of detailed analyzes during periods of climatic anomalies such as El Niño. The presented data can provide new perspectives for the improvement of current Earth System Models (ESMs).

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| 1. INTRODUÇÃO GERAL | 01 |
| 2. REFERENCIAL TEÓRICO | 03 |
| 2.1. Mudança Climática | 03 |
| 2.2. Respostas fisiológicas das árvores à eventos de seca | 06 |
| 2.3. Transpiração e condutância estomática | 08 |
| 2.4. Dinâmica da água e transpiração | 10 |
| 2.5. A dinâmica da água e suas implicações no manejo florestal | 12 |
| 3. OBJETIVOS | 14 |
| 3.1. Objetivo geral | 14 |
| 3.2. Objetivos específicos | 14 |
| 4. MATERIAL E MÉTODOS | 15 |
| 4.1. Escala experimental da tese | 15 |
| 4.2. Área de estudo | 16 |
| 4.2.1. Torre K-34 | 17 |
| 4.2.2. Torre K-67 | 18 |
| 4.3. Espécies estudadas | 19 |
| 4.4. Experimentos e sensores – descrição do método | 23 |
| 4.5. Experimentos | 25 |
| 4.5.1. Experimento de condutância estomática | 25 |
| 4.5.2. Experimento de potencial hídrico foliar | 25 |
| 4.5.3. Experimento com adesivos termais | 26 |
| 4.6. Sensores | 26 |
| 4.6.1. Sensores de velocidade de seiva xilemática | 26 |
| 4.6.1.1 Sensor SFM1 (heat ratio method) | 26 |
| 4.6.1.1 Sensor Granier (thermal dissipation probe) | 29 |
| 4.6.2. Sensores de temperatura foliar | 29 |
| 4.6.3. Sensor de radiação solar direta | 30 |
| 4.6.4. Sensor de temperatura do ar, umidade do ar e cálculo do VPD | 30 |
| 4.7. Imagem resumo dos sensores e experimentos | 32 |
| 5. RESULTADOS E DISCUSSÃO | |
| CAPÍTULO 1 | 33 |

| | |
|--|-----|
| Estudo da dinâmica da transpiração em árvores de terra firme da Amazônia Central: variáveis associadas e respostas a eventos de seca extrema (El Niño) | 33 |
| CAPÍTULO 2 | 60 |
| Padrões de histerese como proxy para transpiração de árvores, temperatura foliar e interações ecofisiológicas durante o evento de El Niño 2015-2016 na floresta amazônica..... | 60 |
| 6. SÍNTESE FINAL | 93 |
| 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 94 |
| 8. APÊNDICES | 110 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Fluxograma da divisão metodológica da tese..... | 03 |
| Figura 2. Transpiração mediada pelo estômato..... | 09 |
| Figura 3. Níveis de escala abordados pela tese..... | 16 |
| Figura 4. Mapa das áreas de estudo..... | 17 |
| Figura 5. Distribuição das árvores-amostra por classes de DAP (cm)..... | 20 |
| Figura 6. Ilustração do sensor de fluxo de seiva xilemática (SFM1 - ICT international)..... | 27 |
| Figura 7. Imagem ilustrativa do programa SapFlow Tool versão 1.4.1..... | 28 |
| Figura 8. Imagem resumo da rede de sensores e experimentos utilizados nesta tese.... | 32 |

CAPÍTULO 1

| | |
|--|----|
| Fig. 1 Modelo conceitual elaborado para testar as influências das variáveis g_s e VPD sobre a transpiração)..... | 41 |
| Fig. 2 Padrões diários de radiação solar direta e g_s | 44 |
| Fig. 3 Padrões diários de temperatura foliar (T_{leaf}) e do déficit de pressão de vapor (VPD) | 45 |
| Fig. 4 Simulações do fenômeno de histerese e o tamanho do loop em função da diferença temporal entre o pico de g_s e o pico do VPD | 46 |
| Fig. 5 Simulações do fenômeno de histerese e o tamanho do loop em função da diferença temporal e espacial entre o pico de g_s e o pico do VPD | 48 |
| Fig. 6 Simulações do fenômeno de histerese e o tamanho do loop em função da diferença temporal e espacial entre o pico de g_s e o pico do VPD | 50 |
| Fig. 7 Transpiração em função da temperatura foliar durante o El Niño 2015-2016 e a estação regular | 52 |
| Fig. 8 Transpiração em função da temperatura foliar durante o El Niño 2015-2016 e a estação regular | 53 |
| Fig. 9 Relação entre a velocidade de seiva e o diâmetro a altura do peito para 16 árvores no sítio da torre K-34 (ZF-2)..... | 55 |
| Fig. 10 Média da velocidade de seiva para as categorias Dossel e Sub-Dossel e seus respectivos desvios-padrão..... | 56 |

Fig. 11 Imagem ilustrativa sobre as variáveis relacionadas com a transpiração e suas respectivas escalas de facilidade de obtenção e precisão.....57

CAPÍTULO 2

| | |
|---|----|
| Fig.1. Séries temporais de quatro dias demonstrando as correlações entre variáveis fisiológicas e ambientais de árvores tropicais em Manaus e Santarém. | 70 |
| Fig. 2 Regressão linear ajustada entre a temperatura foliar (T_{leaf}) e a temperatura do ar (T_{air})..... | 72 |
| Fig. 2b Gráfico de dispersão utilizando o método de densidade de pontos de kernel entre T_{leaf} e T_{air} | 73 |
| Fig. 3 Relação entre T_{leaf} e T_{air} na Amazônia Central | 75 |
| Fig. 4 Médias horárias para todo o período de El Niño no ano de 2015 entre T_{leaf} e T_{air} | 76 |
| Fig. 5 Intercomparação entre o déficit de pressão de vapor (VPD) estimado utilizando a temperatura do ar (VPD_{air}) e o VPD estimado utilizando a temperatura foliar (ΔVPD) | 77 |
| Fig. 6 Fenômeno de histerese para um único dia entre V_s e T_{leaf} | 78 |
| Fig. 7 Padrão de histerese anti-horária entre V_s e a radiação solar direta..... | 79 |
| Fig. 8 Padrões horários de histerese entre g_s e T_{leaf} | 80 |
| Fig. 9 Padrão anti-horário de histerese entre o potencial hídrico foliar (Ψ_L) e T_{leaf} | 82 |
| Fig. S1 Intercomparação entre dois métodos para se estimar T_{leaf} | 88 |
| Fig. S2 Série temporal normalizada das variáveis V_s e T_{leaf} | 90 |
| Fig. S3 Gráficos de dispersão de V_s durante o El Niño 2015-2016..... | 91 |
| Fig. S4 Gráfico de dispersão de V_s para a espécie <i>E. cyathiformis</i> | 92 |

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Relação das árvores-amostra separadas por espécie.....21

Tabela 2. Relação das árvores-amostra separadas por espécie, e os respectivos experimentos conduzidos e sensores instalados em cada árvore.....24

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Períodos de tempo selecionados para as comparações do tamanho das áreas dos loops de histerese de cada espécie.....42

Tabela 2. Tamanho das áreas dos loops de histerese durante o período de El Niño e a estação regular.....54

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Índice de Iluminação da Copa proposto por Synnott (1979).....68

LISTA DE ABREVIACOES

- CAP – circunferencia à altura do peito (cm)
- DAP – diâmetro à altura do peito (cm)
- GEEs – gases de efeito estufa
- g_s – condutância estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- Ht – altura total da árvore (m)
- INPA – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
- IPCC – Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas
- LMF – Laboratório de Manejo Florestal
- NOAA – Administração Oceânica e Atmosférica Nacional
- PAR – radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- R_H – umidade relativa do ar (%)
- T_{air} – temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$)
- T_{leaf} – temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$)
- VPD – déficit de pressão de vapor (kPa)
- V_s – velocidade de seiva xilemática (cm hr^{-1})
- Ψ_L – potencial hídrico foliar (MPa)

1. INTRODUÇÃO GERAL

O Brasil possui a maior porcentagem de florestas tropicais maduras do mundo e a segunda maior área florestal, atrás apenas da Rússia (FAO, 2010). Isso coloca o Brasil numa posição importante dentro dos cenários futuros de mudança do clima. A absorção de CO₂ pelas florestas tropicais por meio da fotossíntese (~ 41 Pg C ano⁻¹) é a maior dentre todos os ecossistemas terrestres (Beer et al. 2010; Pan et al. 2011). Esta alta produtividade está, em parte, associada a um sistema de reciclagem pluviométrica eficiente que mantém uma fonte estável de água para toda a comunidade vegetal (Baker et al., 2003; Aparecido et al., 2016). Em ecossistemas como a Amazônia, as taxas de evapotranspiração podem representar até 50% de toda a chuva produzida regionalmente (Molion, 1975; Leopoldo et al., 1995; Rocha et al., 2015) além de exercer grande importância no ciclo hidrológico global (Schlesinger e Jasechko, 2014; Aparecido et al., 2016). Contudo, ainda existem grandes incertezas com relação às taxas de transpiração das florestas tropicais especialmente no que diz respeito aos mecanismos de controle estomático e a sensibilidade da vegetação à temperatura (Jasechko et al. 2013).

Nos locais do globo onde as temperaturas são adequadas para o desenvolvimento de plantas, a ocorrência de árvores é controlada principalmente pelo suprimento de água (Pallardy, 2010). Um suprimento adequado de água é essencial para o crescimento e formação de novos tecidos nas plantas (Meinzer, et al., 2004). A existência das árvores só se tornou possível após o desenvolvimento de um sistema vascular que permitisse uma contínua movimentação da água, numa ordem de 1-5 m/h, e com um baixo custo energético (Granier 1986; Goldstein et al., 1998; Pallardy, 2010). Mesmo com um sistema de condução de água eficiente, somente após alguns dias que a água contida no solo chega à copa de uma árvore (Goldstein et al., 1998). Uma maneira das plantas minimizarem este atraso é utilizar a água armazenada nos tecidos próximos dos locais onde há grande demanda evaporativa tais como folhas e galhos (Goldstein et al., 1998; Meinzer, et al., 2004), onde também pode ocorrer a síntese do ácido abscísico (ABA), hormônio responsável pelo controle estomático (Sampaio Filho et al., 2018). As diferenças entre a perda e a captação de água formam um gradiente de pressão das raízes até as folhas, sendo a força motriz do movimento de água nas plantas (Wheeler e Stroock 2008). Este gradiente de pressão pode ser medido por meio de experimentos de potencial hídrico das folhas (Ψ_L) onde: Ψ_L próximos a zero significam pouca perda de

água (baixo gradiente potencial entre o solo e as folhas) e valores mais negativos de Ψ_L significam muita perda de água (alto gradiente potencial entre o solo e as folhas) (Jarvis 1976; Hölttä e Sperry 2014). O movimento da água nas plantas por diferença de potencial pode ser descrito como um processo físico (Dixon e Joly, 1894).

Tão importante quanto o processo físico de movimento da água por diferença de potencial é o controle estomático ou condutância estomática (g_s), que é um processo biológico (Sampaio Filho et al., 2018). Os principais mecanismos que controlam a abertura e fechamento dos estômatos ainda são motivo de debate (Jones, 1997; Sampaio Filho et al., 2018), mas sabe-se que o déficit de pressão de vapor (VPD), o conteúdo de umidade do solo, as concentrações de ABA, o potencial hídrico das folhas e a temperatura foliar são os principais fatores (Dai et al., 1994; Jones, 1997; Lloyd e Faquhar 2008). O controle estomático nas plantas depende de vários fatores como o tamanho e forma das células guarda e o ambiente no entorno. Segundo Cowan, 1977 “O estômato opera de forma a minimizar as perdas de água em relação à quantidade de CO_2 “absorvido”. Apesar do elevado grau de conhecimento sobre os mecanismos físicos e biológicos que controlam a transpiração de árvores, mais estudos são necessários, uma vez que grande parte das incertezas associadas ao futuro climático do planeta estão relacionadas às florestas tropicais e suas respostas à mudança climática (Fontes et al., 2018).

O objetivo principal desta tese foi estudar alguns dos principais mecanismos responsáveis pela transpiração de árvores de terra firme na floresta amazônica. Os resultados encontrados foram divididos em dois capítulos (**Figura 1**). No capítulo 1 foi abordado a dinâmica da transpiração em diferentes períodos (longo prazo), comparando-se anos de clima regular (2017 e 2018) com anos de seca extrema como o El Niño que ocorreu no biênio 2015-2016. No capítulo 2, as taxas de transpiração de espécies de terra-firme foram analisadas somente durante o período de El Niño 2015-2016, enfocando-se em curtos intervalos de tempo que variaram de um dia até algumas semanas. O capítulo 2 escrito originalmente em inglês, foi reescrito em português para facilitar o acesso de estudantes, pesquisadores e profissionais não familiarizados com o idioma. O seu formato original (em inglês), encontra-se em anexo ao final desta tese como **Apêndice 1**.

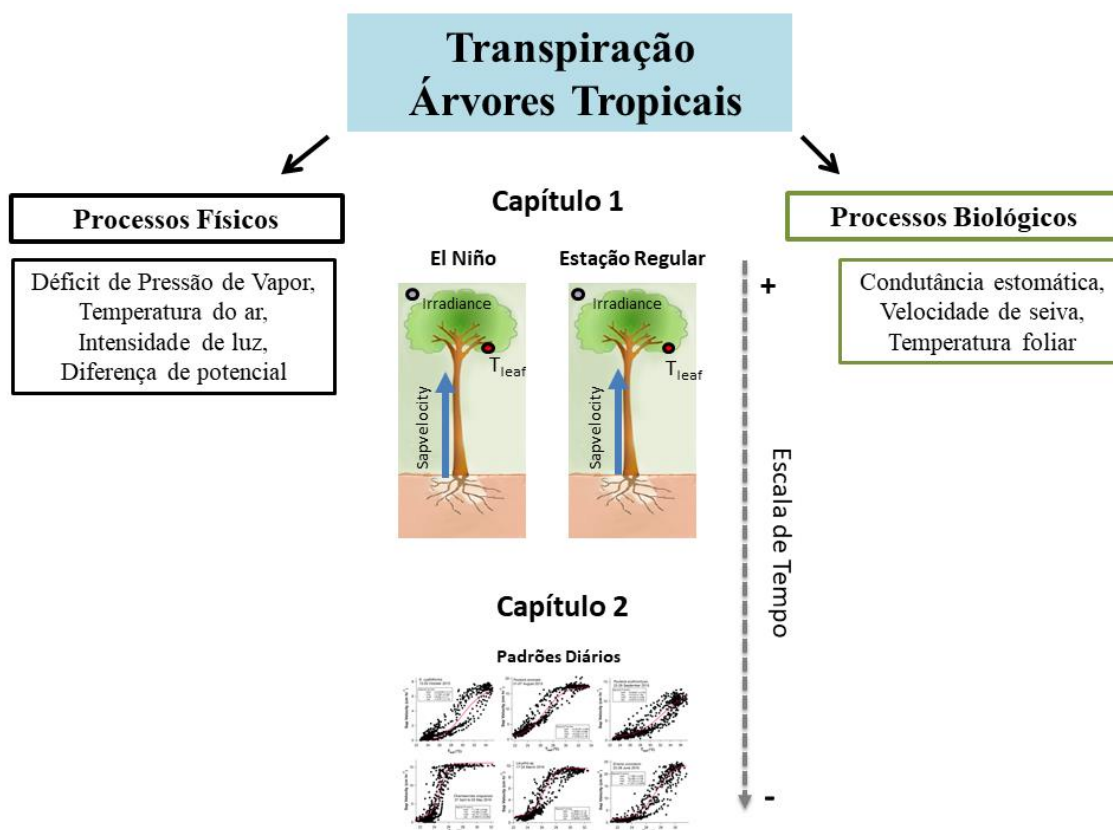


Figura 1 – Fluxograma da divisão da tese e dos assuntos abordados. Os dois capítulos podem ser separados em duas escalas de tempo distintas. No capítulo 1 enfocou-se na dinâmica da transpiração em escalas de tempo maiores (diferenças sazonais) enquanto o capítulo 2 abordou a transpiração em escalas de tempo menores (padrões diários).

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Mudança climática

Vinte anos após a conferência de Estocolmo em 1972, mais de 150 nações se reuniram na cidade do Rio de Janeiro, em 1992, para a Conferência da ONU sobre Meio Ambiente e Desenvolvimento (*UNCED*, em inglês). Durante este evento, além da convenção da biodiversidade, foi aprovada também a Convenção-Quadro das Nações Unidas sobre Mudanças do Clima. O objetivo desta Convenção era estabilizar as concentrações de gases de efeito estufa (GEE) aos níveis que impedissem que as atividades humanas afetassem perigosamente o sistema climático global. Este nível deverá

acontecer dentro de um prazo suficiente para permitir que os ecossistemas se adaptem naturalmente à mudança climática, assegurar que a produção de alimentos não seja ameaçada e permitir que o desenvolvimento econômico prossiga de maneira sustentável. No Brasil, esta Convenção foi ratificada pelo Senado da República e publicada no Diário Oficial da União - D.O.U - 04/02/1994 - Seção - Decreto Legislativo nº 01; logo, é uma lei brasileira também. No Estado do Amazonas há a Lei Estadual de Mudanças Climáticas (Lei nº 3.135, de 05 de junho 2007). Poucos países conseguiram cumprir os objetivos da Convenção do Clima e, por esta razão, a Conferência das Partes (*COP*, em inglês) de número 3 (1997) realizada em Quioto (Japão) decidiu impor metas de reduções de emissões para os países que no início da revolução industrial – países do Anexo B do Protocolo de Quioto - emitiram muito carbono para a atmosfera.

O quarto relatório de avaliação (*AR4*, em inglês) do IPCC (Painel Intergovernamental sobre Mudanças do Clima) apontou que durante o período de 1880 a 2004, a temperatura média da Terra aumentou em $0,74 \pm 0,18^{\circ}\text{C}$ (IC 95%). O quinto relatório (*AR5*), ao estender o período de avaliação até 2012 concluiu que o aumento para o período 1880-2012 foi de $0,85 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ (IC 95%). Estas informações confirmaram como inequívoca a mudança climática na Terra.

A Amazônia brasileira tinha originalmente mais de 4 milhões de km^2 recobertos com floresta tropical madura, mas perdeu cerca de 16% desse valor pelo desmatamento (Almeida et al., 2010). Mesmo assim, dado às suas proporções continentais, a Amazônia ainda desempenha um papel importante nas interações entre a biosfera e a atmosfera. As florestas tropicais ciclam mais CO_2 e água do que qualquer outro ecossistema e são muito importantes para o balanço energético da Terra (Beer et al., 2010; Pan et al. 2011). Estima-se que as florestas tropicais intactas contêm um dos principais reservatórios de carbono da Terra (Lewis et al. 2011; Pan et al. 2011), apesar de serem extremamente susceptíveis ao aquecimento global e distúrbios (Lenton et al. 2008; Cox et al. 2013).

Estudos demonstraram que o aumento das concentrações de CO_2 na atmosfera tem, em curto prazo, surtido efeitos positivos no ganho de biomassa pela floresta tropical (Phillips et al. 1998; Chambers et al. 2001; Baker et al. 2004). Em contrapartida, pesquisas recentes apontam que, em longo prazo, o processo de captura de CO_2 pelas florestas tropicais pode declinar devido ao aumento da temperatura média da terra e secas extremas mais recorrentes e intensas (Brienen et al. 2015). Esse declínio

na captura de CO₂, também pode acarretar em maiores taxas de mortalidade da floresta (Fontes et al., 2018). Além da mortalidade decorrente de eventos de seca extrema que liberam CO₂ para a atmosfera, ações antrópicas tais como o desmatamento e a degradação florestal são responsáveis atualmente por aproximadamente 20% de todas as emissões antropogênicas no mundo (Pan et al. 2011; Baccini et al. 2012). Desvendar o efeito dessas emissões para o clima, além de compreender a dinâmica dos ciclos do carbono, da água e os fluxos de energia nas florestas tropicais é de suma importância para a comunidade científica na atualidade (Friedlingstein et al. 2006; DOE 2012; Friedlingstein et al. 2014).

Em 2005, a Amazônia foi atingida por uma série de severas chuvas convectivas (conhecidas também como downburst ou blowdown), durante quatro dias em janeiro daquele ano (Negron-Juárez et al. 2010) e depois no segundo semestre por uma severa seca (Phillips et al., 2009), causada pela temperatura elevada das águas superficiais do Atlântico Norte (Phillips et al. 2009). Durante as chuvas convectivas, quase 500 milhões de árvores morreram na Amazônia (Negron-Juárez et al. 2010). Em 2010, outra severa seca atingiu a Amazônia (Lewis et al., 2011); desta vez, causada pelo El Niño “modoki” (Yeh et al., 2009). Em termos de emissões de gases de efeito estufa (GEEs), por causa das secas, a Amazônia emitiu em 2005 e 2010, respectivamente, $1,6 \pm 0,8$ Pg C (IC 95%) e $2,2 \pm 1,2$ Pg C (IC 95%) (Phillips et al. 2009 e Lewis et al. 2011). Esses eventos extremos não aparecem claramente nos modelos climáticos existentes, mas indicam que a floresta amazônica é bem vulnerável aos mesmos. No ano de 2015, período que abrangeu grande parte das coletas apresentadas nesta tese, as águas superficiais do Pacífico Equatorial ficaram acima da média por 11 meses (de julho de 2015 até junho de 2016). Segundo a NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration - boletim de 5/10/15), estas anomalias atmosféricas e oceânicas refletiram um forte El Niño, batizado por alguns estudos de El Niño Godzilla.

Diminuir a incerteza dos modelos climáticos é preciso. Atualmente este é um dos principais objetivos da comunidade científica e, neste contexto, o entendimento da ecologia das florestas tropicais e de seus padrões de respostas à eventos atípicos como o El Niño são de suma importância, uma vez que grande parte das incertezas associadas ao sistema climático está associada à esta porção do globo.

2.2. Respostas fisiológicas das árvores à eventos de seca

Em condições de seca intensa as árvores fecham os seus estômatos para evitar a perda excessiva de água (Schrader et al. 2004; Alberts et al. 2010). O fechamento dos estômatos implica numa redução drástica nos níveis de CO₂ nas folhas, forçando a utilização do O₂ como substrato em um processo conhecido como fotorrespiração (Alberts et al. 2010). Algumas espécies de plantas possuem uma adaptação especial ao estresse hídrico, como a cana de açúcar e o milho (*plantas C₄*), num mecanismo conhecido como bomba de CO₂ (Alberts et al. 2010). Mesmo com as adaptações de alguns organismos vegetais, os eventos de seca estão associados à altos índices de mortalidade em plantas, podendo ser relacionados com falhas hidráulicas ou morte pela privação de CO₂ (devido ao fechamento dos estômatos) (Macdowell, 2011), principalmente em florestas tropicais onde a maioria dos vegetais possui o metabolismo do tipo C₃ (Medina e Klinge, 1983).

Num evento de seca intensa a planta encontra-se de modo metafórico num paradigma: por um lado o fechamento dos estômatos prolonga a sua sobrevivência reduzindo a transpiração, mas ao mesmo tempo diminui a captura de CO₂, o que pode acarretar na morte da planta por falta de substrato para a fotossíntese (“morte pela fome”) (Macdowell, 2011; Doughty et al. 2015). Além disto, a transpiração também age como um mecanismo de arrefecimento das folhas diminuindo a sua temperatura e protegendo os tecidos contra o stress oxidativo (Jardine et al., 2015; Drake et al., 2018). As possíveis causas da morte das árvores tropicais em regimes de seca severa ainda são uma questão de debate no meio científico. Estudos demonstram que a redução dos carboidratos não estruturais obtidos por meio da fotossíntese são a causa principal de mortalidade (“morte pela fome”) (Macdowell, 2011, O’Brien et al. 2014; Doughty et al. 2015), enquanto estudos mais recentes já atribuem como causa principal da morte em eventos de seca o colapso hidráulico das árvores, onde a maioria dos vasos condutores sofre cavitação (bolhas de ar) de maneira irreparável, cessando todo o metabolismo celular (Macdowell, 2011; Rowland et al. 2015).

Na Amazônia, algumas espécies possuem mecanismos de controle em períodos de seca e aumento da temperatura. Estes mecanismos podem ser a perda de folhas e produção de flores para evitar a transpiração excessiva, sendo muitas vezes um fator intrínseco à própria fenologia das árvores (Borchert 1994; Nelson et al. 2014). A perda de folhas de algumas espécies num curto espaço de tempo também pode estar associada

ao aumento das taxas de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) no período seco devido à menor quantidade de nuvens (Huete et al. 2006; Brando et al. 2010). O processo de troca foliar das árvores no início do período seco também pode ocorrer com vistas a se diminuir as taxas de transpiração e obter maior eficiência na absorção de luz nos meses subsequentes (Nelson et al. 2014), assim como, a proteção contra parasitas nas folhas jovens, pois o principal veículo dispersor destes patógenos (água e a umidade) está limitado neste período (Thompson et al. 2010).

As propriedades químicas e físicas do solo também exercem grande influência na estrutura e fisiologia da floresta (Quesada et al. 2012). As propriedades físicas do solo, por exemplo, podem limitar o crescimento das raízes em profundidade e a capacidade de armazenar água dos solos pode variar de um sítio para outro ou dentro de um mesmo sítio de acordo com o gradiente topográfico (Quesada et al. 2012). Hoje sabe-se, por exemplo, que na Amazônia Central as árvores de baixo são mais eficientes na condução da seiva xilemática (água e solutos) uma vez que possuem menores alturas e maiores diâmetros de vaso em comparação com espécies de platô (Cosme et al., 2017). Isto acontece porque ao longo do processo de evolução, as árvores de platô investiram mais em segurança hidráulica em detrimento da eficiência, ao contrário das árvores de baixo que investiram mais em eficiência em detrimento da segurança, num processo conhecido na ecologia como conflito de escolha (*Trade-off*, em inglês) (Dawkins, 1976; Cosme et al., 2017).

A mudança climática e seus possíveis desdobramentos constituem uma séria ameaça para muitas espécies vegetais. As adaptações encontradas nas florestas tropicais decorrentes do processo de evolução como, por exemplo, diâmetros de vasos maiores nas árvores de baixo em comparação com árvores de platô, se desenvolveram pelo processo de seleção natural ao longo de milhares de anos (Dawkins, 1976). No cenário mais pessimista do IPCC, modelo RCP8.5, é previsto um aumento de até 6°C na temperatura média na faixa que corresponde aos trópicos até o final deste século (2080-2100). É pouco provável que a maioria dos organismos se adapte à esta mudança num período de tempo tão curto. A pressão seletiva será tão intensa que caso este cenário se confirme muitos organismos vegetais serão extintos.

2.3. Transpiração e condutância estomática

Transpiração e fotossíntese são dois processos que estão intimamente relacionados (Lambers et al., 2008). No processo de fotossíntese, as árvores utilizam os elétrons da água e a energia da luz solar para converter o CO₂ atmosférico em compostos orgânicos, num processo conhecido como fixação de carbono (Alberts et al., 2010). Neste processo o estômato é responsável por regular a entrada de CO₂ (substrato da fotossíntese) e saída de água por meio da transpiração (**Figura 2**), e algumas enzimas associadas como, por exemplo, a Rubisco que é essencial para que este processo ocorra no interior das células.

O estômato é uma das principais vias onde ocorrem as trocas gasosas e a transpiração dos vegetais (Taiz e Zeiger, 2009). A condutância estomática (g_s) é um grau de medida da “facilidade” com que estes processos ocorrem (condutância é o oposto de resistência). A condutância estomática pode variar entre espécies com diferentes tipos de metabolismo (plantas do tipo CAM possuem maior condutância estomática a noite, por exemplo) (Taiz e Zeiger, 2009). Além do metabolismo que é intrínseco à fisiologia das plantas, um dos fatores abióticos mais importantes que afeta a condutância estomática é a temperatura (Sage e Kubien, 2007; Lloyd e Faquhar 2008). Tribuzy, 2005 estudando diferentes espécies de dossel na Amazônia Central observou que a temperatura foliar onde a condutância estomática (g_s) é ótima pode ser diferente para folhas expostas ao sol (30,9 °C) em relação à folhas expostas a sombra (36,9 °C).

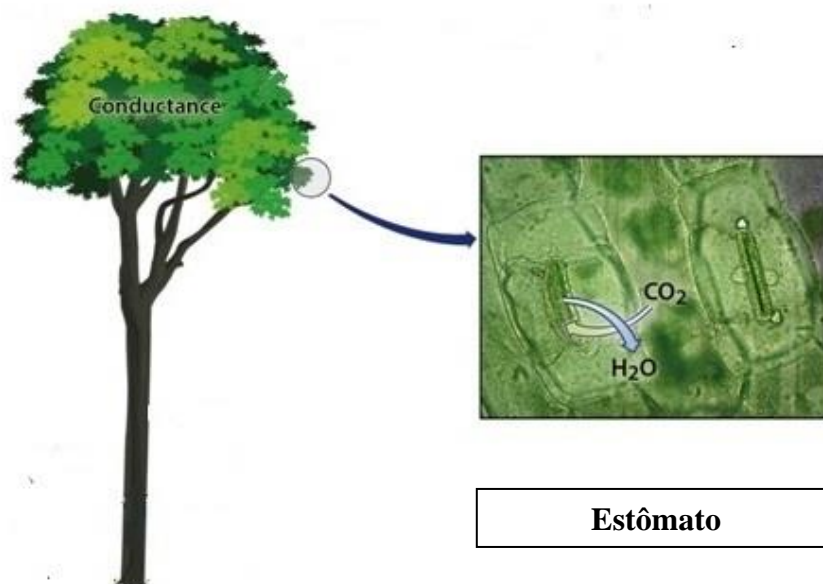


Figura 2 – Transpiração (saída de H₂O), fotossíntese (fixação de CO₂) mediados pela abertura/fechamento do estômato (condutância estomática (g_s)).

Além da temperatura, o ABA (Ácido Abscísico) é um fitohormônio responsável pela regulação de vários aspectos ligados à fisiologia das plantas (Jiang, et al., 2002). O ABA produzido na raiz é transportado até as folhas pelo xilema afetando diretamente as taxas de condutância estomática, e portanto a transpiração (Zhang e Davies, 1989; Tardieu e Davies, 1993). Contudo, experimentos de anelamento de árvores revelaram que as concentrações de ABA foram parcialmente determinadas pela biossíntese local, ou seja, a síntese de ABA ocorreu majoritariamente nas folhas (Soar et al., 2004), sendo possivelmente transportado de maneira inversa das folhas até as raízes (Sampaio Filho et al., 2018).

A síntese de ABA está diretamente ligada à condutância estomática (g_s), e consequentemente à dinâmica de água nas árvores. Ao estudar algumas espécies de platô na Amazônia Central, Sampaio Filho et al., 2018 concluíram que o tempo para o transporte de ABA das raízes até as folhas é muito elevado, uma vez que estas espécies possuíam baixos valores de velocidades de seiva ($<30 \text{ cm hr}^{-1}$) e grandes alturas (até 45 m). Para alturas de 19,8 até 31,0 m, a média da velocidade de seiva diária foi de 0,4 a 1,4 m/dia, respectivamente, com o transporte de ABA das raízes até a copa variando de 22 até 49 dias (Sampaio Filho et al., 2018). Estes tempos extremamente longos tornam o

cenário de regulação estomática pelo ABA provindo da raiz menos provável, apesar de mais estudos serem necessários. Este é apenas um exemplo da importância da verdade de campo com vistas a alimentar os modelos climáticos já existentes (como o *Earth System Model*, por exemplo) e enfocando-se além da condutância estomática em outras variáveis fisiológicas como o fluxo de seiva xilemática (água).

2.4. Dinâmica da água e transpiração

O ciclo d'água é considerado um sistema fechado, pois a quantidade total de água a nível global tem se mantido constante ao longo do tempo (USGS, 2017). A parte que corresponde a todas as águas do planeta é conhecida como hidrosfera e compõe junto com a litosfera e a atmosfera as principais camadas da terra (ANA, 2015) e formam juntas a biosfera (conjunto de todos os ecossistemas da Terra). A hidrosfera também está contida na atmosfera e litosfera, sendo que esses dois últimos podem ser considerados seus subsistemas e fazem parte diretamente do ciclo hidrológico (ANA, 2015). O ciclo hidrológico pode ser dividido em *entradas* e *saídas* (ou “perdas” e “ganhos”) entre a hidrosfera e seus subsistemas. Os balanços de entrada e saída de água num ecossistema (integração entre biosfera e um determinado biótopo¹), como a Amazônia, também podem ser divididos nas escalas de tempo lenta e rápida.

O escoamento superficial, por exemplo, é um processo de “entrada” num dado ecossistema, onde a água tende a chegar rapidamente ao seu destino final (rios e igarapés, por exemplo). Em contraste, o processo de percolação de água no solo é considerado um processo lento de entrada no ecossistema, podendo demorar meses ou mesmo anos para chegar ao seu destino final (aquíferos, rios e igarapés, por exemplo). Fazendo uma analogia com as cidades, devido à grande quantidade de asfalto e concreto, temos muito escoamento superficial (processo rápido de entrada) e pouca percolação (processo lento de entrada), sendo um dos fatores causadores de enchentes.

O processo de “saída” de água num dado ecossistema também pode ser dividido nas escalas de tempo lento e rápido, onde o lento seria, por exemplo, o processo de transpiração (da vegetação) e o rápido seria o processo de evaporação. Tecnicamente, é comum utilizar a denominação evapotranspiração, onde estes dois processos estão fundidos (considerados uma só coisa no balanço de “saída” do sistema). A evaporação é

¹ Litosfera, atmosfera e hidrosfera locais.

um processo físico, enquanto a transpiração é um processo biológico (McNaughton e Jarvis, 1983). Na Amazônia, cerca de 50% da chuva que cai advém da evaporação do oceano Atlântico e outros 50% advém da evapotranspiração local (Salati e Vose, 1984).

Na Amazônia, a transpiração não ocorre de maneira uniforme na vegetação. As maiores taxas são encontradas nas árvores de dossel (cerca de 26%) seguida das árvores de sub-dossel (6%) e regeneração natural (4%) (Kunert et al., 2017). Estudos também indicam que uma redução de 40% na biomassa, resulta em uma redução de até 30% nas taxas de transpiração da floresta (da Costa et al., 2017). A interceptação da chuva pela vegetação e posterior evaporação também tem um importante papel no ciclo hidrológico local contribuindo com cerca de 22% neste balanço (Aparecido, et al., 2016; Kunert et al., 2017). Juntos a evaporação e a transpiração (evapotranspiração) contribuem com cerca de 59% para o regime de precipitação na Amazônia Central (Kunert et al., 2017).

A transpiração pode ser vista como um sistema único, um contínuo solo-planta-atmosfera, ou seja, é um caminho que passa desde a absorção de água do solo pelas raízes sendo conduzida posteriormente pelos vasos da planta e transpirada pelas folhas até a atmosfera (Lambers et al., 2008). A água se move de um local de alto potencial para um de baixo potencial e o seu transporte no interior da planta se dá por um processo conhecido como Teoria da Coesão-Tensão-Adesão (Dixon e Joly, 1894; Lambers et al., 2008). As características físico-químicas da molécula de água (H₂O) tais como sua polaridade e as ligações do tipo ponte de hidrogênio conferem união e estabilidade. Esta característica de coesão das moléculas de água juntamente com a tensão e a adesão gerada pelo efeito capilar dos elementos de vaso das árvores formam uma coluna de água contínua e com movimento preponderantemente ascendente sendo a transpiração a força motriz deste movimento (Tyree, 1997).

A porção do tronco responsável pela condução de água é a área do xilema ativo ou alburno (*sapwood* em inglês), onde ocorre a maioria dos processos vitais da planta (Aparecido et al., 2019). As porções mais internas do tronco conhecidas como cerne (*hardwood* em inglês) é um tecido fisiologicamente inativo com as paredes celulares rígidas e lignificadas sendo por isso mais denso do que o alburno e tem uma função mais estrutural e de sustentação da árvore (Longhi et al., 2012). Ao contrário das angiospermas onde a água é conduzida pelos elementos de vaso, nas gimnospermas a condução é feita pelos traqueídes que se distribuem e conduzem água por quase todo o tronco, inclusive nos anéis de crescimento (Pallardy, 2010). Nas angiospermas, o fluxo de seiva tende a se concentrar mais próximo a casca onde a área de xilema ativo

(*sapwood*) está presente (James et al., 2003 and Ryan et al., 1994), como é o caso da espécie *Ulmus americana* (Olmo americano), onde cerca de 90% do fluxo ascendente de água está concentrado próximo à casca (Ellmore e Ewers, 1986). Entretanto, mais estudos sobre a orientação das fibras (elementos de vaso) e os tipos de condução de água especialmente em espécies tropicais são necessários (O'Brien et al., 2004). Além disso, dada a grande diversidade de espécies arbóreas em biomas como a Amazônia (Ter Steege, et al., 2013; Cardoso et al. 2017) pouco se sabe sobre a dinâmica da transpiração e dos mecanismos e processos que a controlam, apesar dos recentes estudos publicados que abordam diretamente estas questões (Aparecido et al., 2019; Brum et al., 2018; Fontes et al., 2018; Cosme et al., 2017; da Costa et al., 2017; Kunert et al., 2017).

2.5. A dinâmica da água e suas implicações no manejo florestal

A precipitação média anual é a principal variável meteorológica para o setor florestal da Amazônia (Higuchi et al., 2011). Como visto anteriormente, na bacia amazônica cerca de 25-50% da precipitação é reciclada de volta para a atmosfera por meio da transpiração da floresta (Eltahir & Bras 1994; Chambers & Artaxo 2017). Além deste importante papel à nível local, a umidade gerada pela bacia amazônica também se desloca para outras regiões por meio de ventos de baixa altitude, contribuindo para as chuvas e manutenção das culturas agrícolas no Centro-Sul do Brasil (Fearnside, 2004).

As taxas de incremento médio anual na posição do DAP de árvores em áreas terra firme na Amazônia Central estão na ordem de $1,43 \pm 0,18 \text{ mm ano}^{-1}$ (IC=95%) (Silva et al., 2002; Ourique et al., 2016). Em anos de clima regular, a correlação entre o incremento em diâmetro e a precipitação é positiva (Ourique et al., 2016), ou seja, a produtividade da floresta está diretamente ligada à chuva. Isto é devido a importância da molécula de água para o processo de fotossíntese, onde suas taxas refletem diretamente na produtividade primária bruta da floresta (Huete et al., 2006).

Em escalas de tempo menores, o fluxo de água em uma árvore tropical também está ligado às variações diárias no incremento do tronco, principalmente em situações de déficit hídrico, onde a massa das árvores pode ser alterada (Emmerik et al., 2018). Para visualizar estes efeitos, é necessário a instalação de dendrômetros de alta precisão e sensibilidade (exemplo: modelo ZN12-T-2IP, Natkon.ch, Switzerland) instalados na área correspondente ao alburno (Emmerik et al., 2018). O alburno ou área do xilema ativo (*sapwood area* em inglês) é a porção fisiologicamente ativa do tronco responsável

pelo armazenamento e transporte de água e solutos das raízes até a copa (Taiz e Zeiger, 2009). É nesta porção ativa do tronco onde ocorrem os principais processos fisiológicos tais como: os fluxos de seiva xilemática e seiva elaborada, além efluxo de CO₂ através da casca (Cobello et al., 2018, *under review*), além da formação de novas células que compõe os tecidos do meristema secundário (Steppe et al., 2015). A porção mais central do fuste conhecida como cerne (*hardwood* em inglês, presente em muitas espécies tropicais) possui uma função tipicamente estrutural e de sustentação da árvore, uma vez que as células que o compõe esta parte do tronco são fisiologicamente inativas e possuem paredes grossas e lignificadas (Longhi et al., 2012).

Em média, o teor de água na biomassa total (acima do solo e raízes) de uma árvore situada em uma floresta madura da Amazônia é de 41,6% ± 1,3 (IC 95%) (Silva, 2007). Se considerarmos apenas o tronco, as estimativas do teor de água é 38,8% ± 0,9 (IC 95%) (Silva, 2007). Isso demonstra que além da água contida em rios, lagos e no subsolo há uma considerável quantidade de água na vegetação, e suas implicações no manejo e conservação destes sistemas são inúmeras (Silva, 2007, Higuchi et al., 2016).

A água armazenada nos tecidos é um importante fator na dinâmica hídrica das plantas (Meinzer et al., 2003). Essa dinâmica da água armazenada nos tecidos do tronco é conhecida como capacitância. A capacitância pode ser definida como a mudança no conteúdo de água de um tecido, ou seja, a sua mudança de potencial hídrico, sendo formalmente incorporada na lei de Own de modelos que descrevem o transporte de água ao longo do continuum solo-planta-atmosfera (Meinzer, et al., 2004). A capacitância é maior em tecidos localizados próximos às copas, como folhas e galhos, onde há maior demanda evaporativa (Goldstein et al., 1998; Meinzer, et al., 2004), apesar de áreas do tronco próximas à posição do DAP também apresentarem mudanças no conteúdo de água (Emmerik et al., 2018). Estudos que demonstrem a capacitância em diferentes partes da planta são de grande importância para os modelos climáticos atuais e para um melhor entendimento sobre a dinâmica da biomassa. Isso pode ser feito, por exemplo, instalando-se sensores de fluxo de seiva em diferentes partes das árvores por meio de técnicas de escalada.

3. OBJETIVOS

3.1. Geral

O objetivo geral deste estudo foi investigar a relação entre fatores ambientais e fisiológicos e seus efeitos nos padrões de transpiração de espécies arbóreas de terra firme da bacia Amazônica.

3.2. Específicos

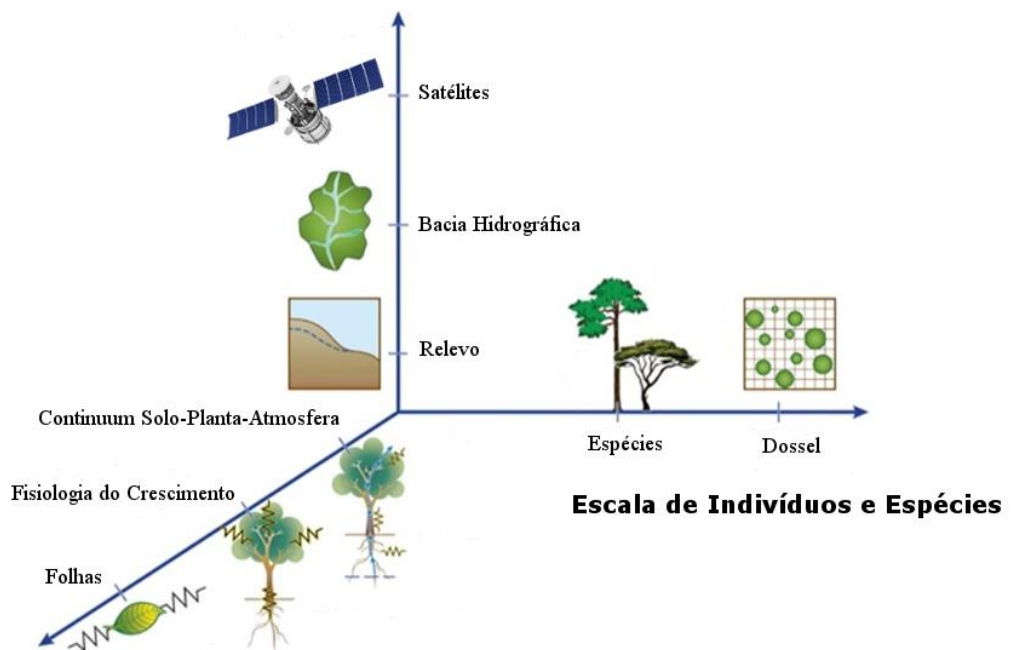
- Analisar o comportamento das variáveis radiação solar, déficit de pressão de vapor, temperatura foliar e condutância estomática e os seus efeitos sob a dinâmica de transpiração espécie-específico de cada indivíduo amostrado.
- Testar e modelar a influência da condutância estomática (g_s) e do déficit de pressão de vapor (VPD) nas taxas de transpiração.
- Comparar a dinâmica da transpiração em períodos de clima regular e períodos de seca extrema (El Niño 2015-2016).
- Investigar as relações entre a temperatura foliar e a temperatura do ar durante o El Niño 2015-2016.

4. MATERIAL e MÉTODOS

4.1. Escala experimental da tese

Algumas respostas fisiológicas e suas respectivas magnitudes podem variar entre espécies, em diferentes indivíduos de uma mesma espécie e até mesmo entre as folhas de um mesmo indivíduo (por exemplo: folhas expostas ao sol e a sombra, folhas jovens e folhas maduras etc). Fatores ambientais também podem variar tanto localmente como regionalmente. Os índices de radiação solar, a pluviosidade e a temperatura são diferentes ao longo da bacia Amazônica (exemplo de variação regional), como também podem ser diferentes ao longo das várias camadas do dossel (exemplo de variação local). A presença de espécies vegetais em diferentes toposequências (platô, encosta e baixio), em locais sujeitos a inundações periódicas tais como as várzeas e igapós, a posição da árvore no dossel, o diâmetro e a altura, também são variáveis que podem ser consideradas. Sendo assim, é sempre importante definir o nível de escala do experimento (ou da unidade de estudo) para fixar os limites da incerteza ao se fazer extrapolações (Mourão e Magnusson, 2003). A **figura 3**, apresentada a seguir, ilustra os três níveis de escala que foram abordadas nesta tese de doutoramento. A escala de bacia hidrográfica e satélites foi a menos enfocada, apesar de discutida sua importância e desdobramentos ao longo dos capítulos. As escalas de “indivíduos e espécies” e de “indivíduo e suas partes” foram as mais trabalhadas. A integração das escalas ilustradas na **figura 3** é possível, sendo também um dos objetivos principais do projeto NGEETropics (Next Generation Ecosystem Experiments – Tropics) onde esta tese está inserida e foi em parte financiada.

Escala de Bacia Hidrográfica e Satélites (Subida de Escala)



Escala de Indivíduo e suas partes (Descida de Escala)

Figura 3 – Níveis de escala que foram abordados por este estudo e suas possíveis ligações (Adaptado de Chambers et al., 2014). A “Escala de Bacia Hidrográfica e Satélites” é um exemplo de subida de escala (em inglês *Upscale*) e está situada no eixo y da figura mostrando que é possível fazer inferências para áreas maiores, porém há um maior “erro propagado” associado à estas extrapolações, mas que pode ser quantificado (Celes, 2017). Na “Escala de Indivíduo e suas partes” é um exemplo de descida de escala (em inglês *Downscale*) e está situada no eixo z da figura, sendo a escala onde a maior parte deste estudo foi focado.

4.2. Área de estudo

O estudo foi conduzido em duas áreas de floresta tropical contínua na Amazônia. A primeira área está localizada na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (E.E.S.T/ZF-2) (02°38'17.85”S; 60°9'25.43”O), pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), à aproximadamente 90 km ao norte de Manaus, com parte do acesso feito por meio da rodovia BR-174 (Araújo *et al.* 2002). Na ZF-2 o experimento foi conduzido em um sítio próximo a torre de fluxo conhecida como K-34, administrada pelo programa LBA (Programa de Grande Escala da Atmosfera – Biosfera

na Amazônia). A outra área de estudo está situada dentro dos limites da Floresta Nacional do Tapajós, Santarém, Brasil, em um sítio próximo a torre de fluxo conhecida como K-67, também administrada pelo programa LBA (**Figura 4**).

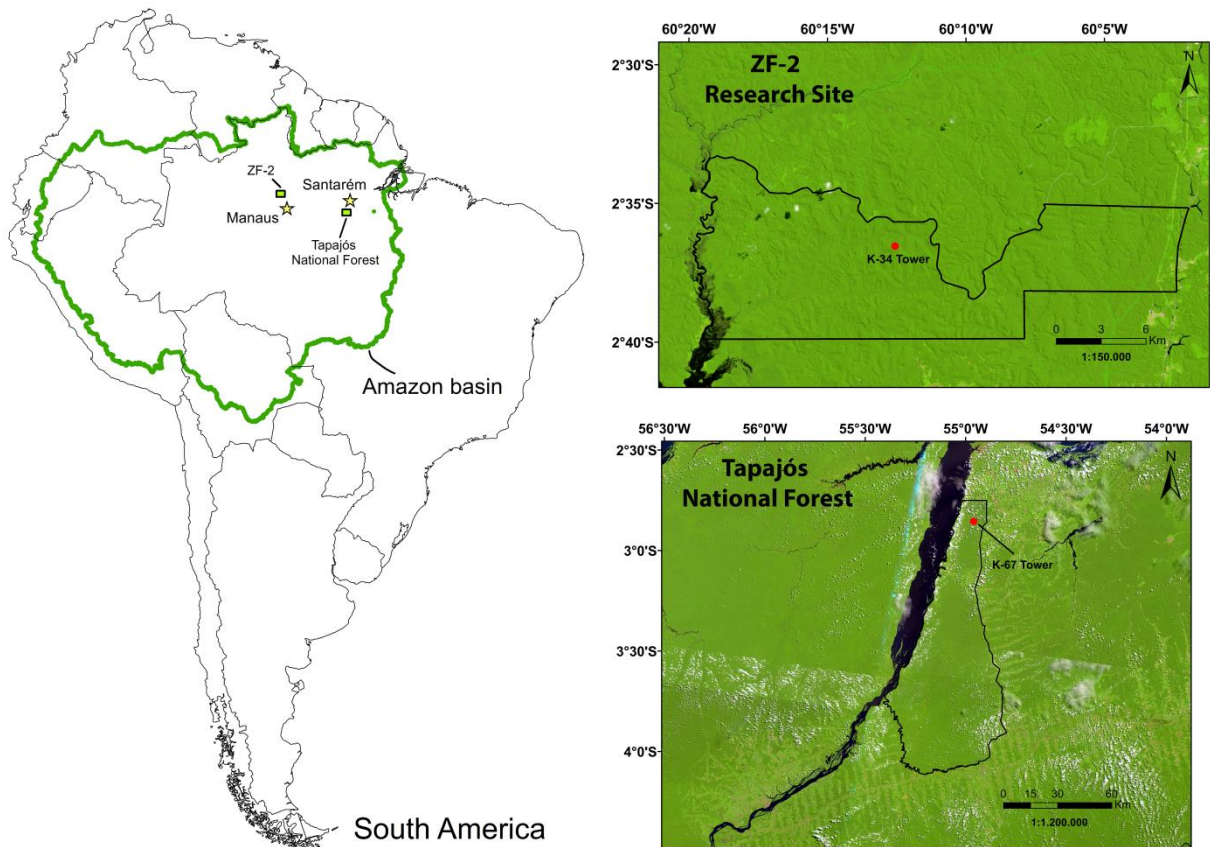


Figura 4 – Mapa das áreas de estudo utilizando imagens de satélite do sensor Landsat 8 (disponíveis em <https://earthexplorer.usgs.gov/>) onde a torre K-34 e a torre K-67 estão localizadas. A torre K-34 está localizada na Amazônia Central, próxima à cidade de Manaus, Brasil. A torre K-67 está localizada na face norte da Floresta Nacional do Tapajós (Amazônia Oriental), próxima à cidade de Santarém, Brasil.

4.2.1 Torre K-34

A torre K-34 encontra-se em uma área de platô no quilômetro 34 da vicinal ZF-2, distante cerca de 2 km da vicinal com acesso feito por trilha. Ela possui 50 metros de altura e estrutura de alumínio com plataformas. Na torre K-34 são coletados dados de pluviosidade, intensidade e direção dos ventos, temperatura, umidade relativa do ar, e concentrações de CO₂ no ar ambiente desde maio de 1999 até os dias atuais. A

pluviosidade média anual da região é de 2.500 mm ano⁻¹ com os meses mais secos concentrados entre julho e setembro (Araújo *et al.* 2002).



Torre K-34 (Manaus)

4.2.2 Torre K-67

A torre K-67 localiza-se dentro dos limites da Floresta Nacional do Tapajós no município de Belterra – Pará, aproximadamente 6 km a oeste da rodovia BR-163 e 6 km a leste do rio Tapajós, em uma larga faixa de floresta contínua de norte a sul (Hutyra *et al.* 2007). O sítio possui duas torres. Uma torre triangular de fluxo de 67 metros (Torre K-67) e outra torre de plataforma de 45 metros, distantes entre si por cerca de 1 km. A pluviosidade média anual da região é de ~2,000 mm ano⁻¹ e a estação seca é de aproximadamente 5 meses indo do meio de julho até o meio de dezembro (Saleska *et al.* 2003; Wu *et al.* 2017)



Torre K-67 (Santarém)

4.3. Espécies estudadas

Neste estudo, foram monitoradas um total de 23 árvores (18 em Manaus e 5 em Santarém) distribuídas em 22 espécies e 11 famílias e com um alto grau de representatividade nas duas áreas de estudo (Manaus e Santarém) (**Tabela 1**) (Carneiro, 2004; Ter Steege et al., 2013). As famílias com o maior número de espécies estudadas foram: Lecythidaceae (6 espécies), Sapotaceae (4 espécies), Malvaceae (3 espécies), Fabaceae (2 espécies). Alguns dos indivíduos pertencem à gêneros hiperdominantes como é o caso dos gêneros *Eschweilera* e *Pouteria* (Ter Steege, et al., 2013).

O critério adotado para escolha das árvores-amostra foi a facilidade de acesso às copas. A velocidade de seiva xilemática (V_s), a temperatura foliar (T_{leaf}), o potencial hídrico foliar (Ψ_L), a condutância estomática (g_s) juntamente com fatores ambientais tais como a radiação solar direta, a temperatura do ar (T_{air}) e a umidade relativa do ar (R_H) são raramente medidos em conjunto, especialmente em florestas tropicais onde as diversas camadas do dossel são difíceis de acessar (Chave *et al.* 2005; Segura & Kanninen 2005). Esta dificuldade foi superada, em parte, devido à proximidade das árvores-amostra em relação às torres K-34 em Manaus e a torre K-67 em Santarém que serviram como suporte de acesso às copas.

Na **Figura 5** é apresentada a distribuição das árvores-amostra por classes de diâmetro. É possível verificar que a distribuição da figura é diferente do padrão J-reverso comumente encontrado em florestas tropicais (Soares, et al., 2006). O padrão observado na **Figura 5**, assemelha-se à uma distribuição normal, uma vez que as árvores-amostra foram selecionadas sistematicamente com o critério de proximidade das copas em relação as torres e a passarela de acesso do dossel.

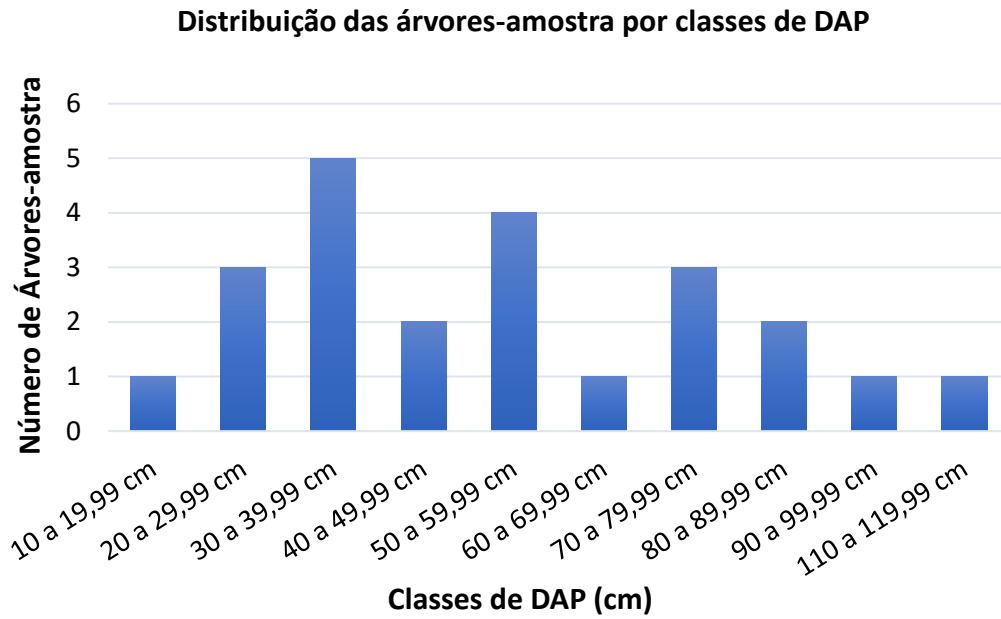


Figura 5 – Distribuição das árvores-amostra por classes de DAP (cm), onde observa-se que a classe de 30 a 39,99 cm foi que teve o maior número de indivíduos amostrados (5 indivíduos), seguida da classe 50 a 59,99 cm (4 indivíduos).

Além disso foram medidos parâmetros dendrométricos das árvores-amostra descritos na Tabela 1 abaixo, tais como: o diâmetro à altura do peito (DAP), a altura total (Ht), espessura da casca, área foliar e índice de iluminação da copa adaptado de Synnot (1979) (**Apêndice 2**).

Tabela 1 – Relação das árvores-amostra deste estudo separadas por espécie e suas respectivas variáveis dendrométricas.

| N. | Espécie | Família | Local | DAP (cm) | Altura Total (m) | Índice de Iluminação da Copa | Espessura da Casca (cm) | Área Foliar (cm ²) |
|----|---------------------------------|------------------|--------------|----------|------------------|--|-------------------------|--------------------------------|
| 1 | <i>Eschweilera cyathiformis</i> | Lecythidaceae | Manaus - K34 | 14,3 | 19,8 | 1 – Copa sem incidência de luz direta | 0,3 | 42,1 |
| 2 | <i>Eschweilera bracteosa</i> | Lecythidaceae | Manaus - K34 | 29,7 | 26,7 | 2c – Copa com muita luz lateral | 0,6 | 42,6 |
| 3 | <i>Pouteria anomala</i> | Sapotaceae | Manaus - K34 | 35,3 | 31,0 | 4 – Copa completamente exposta à luz vertical | 0,4 | 34,9 |
| 4 | <i>Couepia longipendula</i> | Chrysobalanaceae | Manaus - K34 | 28,1 | 23,9 | 2b – Alguma luz Lateral | 0,5 | 36,7 |
| 5 | <i>Pouteria erythrochrysa</i> | Sapotaceae | Manaus - K34 | 36,5 | 29,3 | 3b – Copa na altura do dossel, mas sem iluminação total | 0,2 | 39,4 |
| 6 | <i>Pouteria filipes</i> | Sapotaceae | Manaus - K34 | 48,7 | 30,7 | 3b – Copa na altura do dossel, mas sem iluminação total | 0,2 | - |
| 7 | <i>Goupia glabra</i> | Goupiaceae | Manaus – K34 | 80,0 | 34,8 | 5 – Emergente | 0,2 | - |
| 8 | <i>Eschweilera coriacea</i> | Lecythidaceae | Manaus - K34 | 77,3 | 31,3 | 4 – Copa completamente exposta à luz vertical | 0,2 | - |
| 9 | <i>Luehea</i> sp. | Malvaceae | Manaus - K34 | 47,0 | 31,9 | 4 – Copa completamente exposta à luz vertical | 0,2 | - |
| 10 | <i>Swartzia recurva</i> | Fabaceae | Manaus - K34 | 29,8 | 20,5 | 2b – Alguma luz Lateral | - | - |
| 11 | <i>Goupia glabra</i> | Goupiaceae | Manaus - K34 | 32,0 | 21,0 | 2b – Alguma luz Lateral | - | - |

| | | | | | | | | |
|----|-----------------------------------|---------------|----------------|-------|------|---|-----|---|
| 12 | <i>Scleronema micranthum</i> | Malvaceae | Manaus - K34 | 61,0 | 27,3 | 4 – Copa completamente exposta à luz vertical | - | - |
| 13 | <i>Eriotheca globosa</i> | Malvaceae | Manaus - K34 | 55,8 | 28,0 | 4 – Copa completamente exposta à luz vertical | - | - |
| 14 | <i>Buchenavia grandis</i> | Combretaceae | Manaus - K34 | 113,8 | 39,0 | 5 – Emergente | - | - |
| 15 | <i>Maquira sclerophylla</i> | Moraceae | Manaus - K34 | 56,0 | 31,0 | 5 – Emergente | - | - |
| 16 | <i>Ocotea nigrescens</i> | Lauraceae | Manaus - K34 | 71,0 | 28,0 | 4 – Copa completamente exposta à luz vertical | - | - |
| 17 | <i>Eschweilera romeu-cardosoi</i> | Lecythidaceae | Manaus - K34 | 36,0 | 22,0 | 2b – Alguma luz Lateral | - | - |
| 18 | <i>Manilkara</i> sp. | Sapotaceae | Santarém - K67 | 50,0 | 30,0 | 3b – Copa na altura do dossel, mas sem iluminação total | - | - |
| 19 | <i>Couratari</i> sp. | Lecythidaceae | Santarém - K67 | 55,4 | 38,1 | 5 – Emergente | 0,5 | - |
| 20 | <i>Lecythis</i> sp. | Lecythidaceae | Santarém - K67 | 81,1 | 36,4 | 5 – Emergente | 1,2 | - |
| 21 | <i>Chamaecrista xinguensis</i> | Fabaceae | Santarém - K67 | 75,3 | 29,5 | 2b – Alguma luz Lateral | 0,4 | - |
| 22 | <i>Erismia uncinatum</i> | Vochysiaceae | Santarém - K67 | 94,8 | 39,2 | 5 – Emergente | 0,5 | - |
| 23 | <i>Virola</i> sp. | Myristicaceae | Santarém - K67 | 38,1 | 29,7 | 2b – Alguma luz Lateral | 0,3 | - |

4.4. Experimentos e Sensores - descrição do método

Para uma melhor compreensão do método a tese foi dividida em duas categorias: uma categoria de **experimentos** e uma categoria de **sensores**, semelhante a separação apresentada na **Tabela 2**. Na categoria **experimentos** o critério adotado foi: uso manual de um ou mais equipamentos, ou seja, para funcionar corretamente o equipamento deveria ser operado por uma pessoa que em tempos pré-determinados realizava leituras, ajustes, configurações e calibrações; Na categoria **sensores** o critério adotado foi: coleta automática de dados por um equipamento instalado e configurado previamente, sendo os dados gerados armazenados diretamente em um datalogger, sem a necessidade de operação manual.

Em termos operacionais os **experimentos** podem ser conduzidos num período máximo de um dia (curvas de 12 ou 24 horas, por exemplo) fazendo, por exemplo, uma escala de revezamento entre o pessoal em campo; No caso dos **sensores** estes podem gerar e armazenar dados num período de tempo mais longo que pode variar de semanas até meses sem a necessidade de qualquer tipo de operação manual.

Na **Tabela 2** apresentada abaixo é possível notar que os **experimentos** de condutância estomática, potencial hídrico foliar e adesivos termais foram realizados utilizando-se apenas algumas das árvore-amostra. Isto aconteceu devido a limitação de acesso às folhas e galhos de algumas árvores pois estes experimentos ocorreram em nível de copa.

Tabela 2 – Relação das árvores-amostra deste estudo, separadas por espécie, e os respectivos experimentos conduzidos e sensores instalados em cada árvore.

| N. | Espécie | Informações | | Experimentos | | | Sensores | | |
|----|-----------------------------------|----------------|----------|-----------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|----------------------------|-------------------------------|--|
| | | Local | DAP (cm) | Condutância Estomática (gs) | Potencial Hídrico Foliar (Ψ_L) | Adesivos Termiais (T_{leaf}) | Velocidade de Seiva – SFM1 | Velocidade de Seiva - Granier | Sensores Infravermelhos (T_{leaf}) |
| 1 | <i>Eschweilera cyathiformis</i> | Manaus - K34 | 14,3 | X | X | X | X | | X |
| 2 | <i>Eschweilera</i> sp. | Manaus - K34 | 29,7 | | X | | X | | X |
| 3 | <i>Pouteria anomala</i> | Manaus - K34 | 35,3 | X | X | X | X | | X |
| 4 | <i>Couepia longipendula</i> | Manaus - K34 | 28,1 | | X | | X | | X |
| 5 | <i>Pouteria erythrochrysa</i> | Manaus - K34 | 36,5 | | X | | X | | X |
| 6 | <i>Pouteria filipes</i> | Manaus - K34 | 48,7 | | | | X | | X |
| 7 | <i>Goupia glabra</i> | Manaus - K34 | 80,0 | | | | X | | X |
| 8 | <i>Eschweilera coriacea</i> | Manaus - K34 | 77,3 | | | | X | | X |
| 9 | <i>Luehea</i> sp. | Manaus - K34 | 47,0 | | | | X | | X |
| 10 | <i>Swartzia recurva</i> | Manaus - K34 | 29,8 | | | | | X | |
| 11 | <i>Goupia glabra</i> | Manaus - K34 | 32,0 | | | | | X | |
| 12 | <i>Scleronema micranthum</i> | Manaus - K34 | 61,0 | | | | | X | |
| 13 | <i>Eriotheca globosa</i> | Manaus - K34 | 55,8 | | | | | X | |
| 14 | <i>Buchenavia grandis</i> | Manaus - K34 | 113,8 | | | | | X | |
| 15 | <i>Maquira sclerophylla</i> | Manaus - K34 | 56,0 | | | | | X | |
| 16 | <i>Ocotea nigrescens</i> | Manaus - K34 | 71,0 | | | | | X | |
| 17 | <i>Eschweilera romeu-cardosoi</i> | Manaus - K34 | 36,0 | | | | | X | |
| 18 | <i>Manilkara</i> sp. | Santarém - K67 | 50,0 | X | | X | | | |
| 19 | <i>Couratari</i> sp. | Santarém - K67 | 55,4 | | | | X | | X |
| 20 | <i>Lecythis</i> sp. | Santarém - K67 | 81,1 | | | | X | | X |
| 21 | <i>Chamaecrista xinguensis</i> | Santarém - K67 | 75,3 | | | | X | | X |
| 22 | <i>Erisma uncinatum</i> | Santarém - K67 | 94,8 | | | | X | | X |
| 23 | <i>Virola</i> sp. | Santarém - K67 | 38,1 | | | | X | | X |

4.5 Experimentos

4.5.1 Experimentos de condutância estomática (g_s)

Em Manaus e Santarém foram realizados experimentos de 12 horas (de 6:00 às 18:00 - curvas diárias) de condutância estomática (g_s) de folhas individuais expostas ao sol e acessíveis a partir das torres de fluxo (K-34 em Manaus e uma torre com plataformas distante cerca de 1 km da torre K-67 em Santarém). Em Manaus as curvas diárias de g_s foram realizadas utilizando-se um sistema de trocas gasosas (modelo Li-Cor 6400 XT, Li-Cor, Lincoln®, NE, USA). A concentração do CO₂ de referência do Li-Cor 6400 XT foi mantida constante em todo experimento no valor de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. A temperatura do bloco (T_{block}) e a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foram calibrados a cada 15 minutos para combinar com as condições ambientais. A temperatura do bloco (T_{block}) do sistema Li-Cor 6400 XT foi definida manualmente com vistas a se alcançar uma determinada temperatura foliar (T_{leaf}) dentro da câmara que fosse próxima as leituras realizadas pelos sensores infravermelhos (ver seção **Sensores – subitem 4.6.2**) e armazenadas em um datalogger modelo CR-3000 que possui uma tela onde é possível fazer leituras em tempo real sem a necessidade de um computador. Em Santarém, a condutância estomática (g_s) foi medida manualmente utilizando-se o porômetro foliar (modelo SD-1, Decagon Devices®, WA, USA). As medidas de g_s utilizando o porômetro SD-1 foram feitas em folhas individuais, a cada 2 minutos, durante todo o dia.

Apesar de os dois métodos serem baseados em princípios diferentes (porômetro SD-1 e sistema de trocas gasosas - Li-Cor 6400 XT) o objetivo principal foi determinar as possíveis relações entre g_s and T_{leaf} .

4.5.2 Experimentos de potencial hídrico foliar (Ψ_L)

Em Manaus, no sitio da torre K-34, foram realizadas curvas diárias de potencial hídrico foliar (de 6:00 às 18:00 – experimento de 12 horas), mensalmente, entre o período de julho de 2015 e setembro de 2017 (total de 26 meses de coleta ininterrupta). Foram utilizadas folhas saudáveis, expostas ao sol e sem condensação de água na superfície, das espécies *Eschweilera cyathiformis*, *Eschweilera sp.*, *Pouteria anomala*,

Pouteria erythrochrysa e *Couepia longipendula* (total de 5 espécies). O equipamento utilizado foi a bomba de Scholander (modelo 1000, PMS Instrument Company®) conectada à um cilindro de nitrogênio de alta pressão. Pequenos galhos do terço superior da copa das árvores-amostra foram removidos e classificados seguindo o Índice de Iluminação da Copa proposto por Synnott (1979) (**Apêndice 2**). O potencial hídrico foliar (Ψ_L) foi determinado ao nível do solo utilizando-se uma única folha por galho, cortando-se o pecíolo com um estilete e inserindo a folha dentro da câmara da bomba de Scholander. Após uma aumento constante de pressão dentro da câmara, os valores de Ψ_L foram anotados em um caderno de campo, imediatamente quando as primeiras bolhas de água foram visualizadas com o auxílio de uma lupa.

4.5.3 Experimentos com adesivos termais

Os experimentos com adesivos termais foram realizados utilizando-se sensores termopares do tipo T isolados com Teflon (OM-CP-OCTTEMP-A Nomad®, Omega Engineering) fixados diretamente na parte abaxial de folhas individuais utilizando-se uma fita crepe. O sistema foi configurado para fazer medidas a cada 15 segundos e a médias destas observações foram registradas a cada 5 minutos.

4.6 Sensores

4.6.1 Sensores de velocidade de seiva xilemática (V_s)

4.6.1.1 Sensor SFM1 (*heat ratio method*)

Os sensores de fluxo de seiva da marca ICT international® (SFM1 – Sap Flow Meter) foram instalados próximos à posição do DAP (1,30 m do solo) seguindo os protocolos previamente descritos por Christianson *et al.* (2017). O sensor SFM1 consiste de uma agulha que emite pulsos de energia em intervalos de tempo pré determinados (*heat ratio method*) e outras duas agulhas com sensores capazes de determinar a velocidade de seiva xilemática (cm hr^{-1}) nas posições 0,75 cm e 2,25 dentro do tronco (Green, Clothier & Jardine 2003; Steppe *et al.* 2010) (**Figura 6**). A agulha que emite pulsos de energia foi configurada para emitir 20 joule a cada 15 minutos, coincidindo com o intervalo de tempo da coleta de dados.

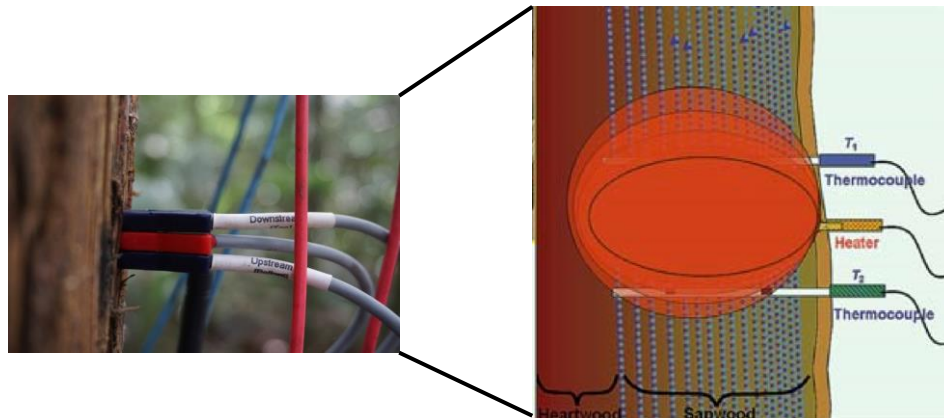


Figura 6 Adaptada de Lambers et al., 2008 – Sensor de Fluxo de Seiva do Xilema (SFM1 - ICT international) que utiliza o método de pulsos de energia em intervalos de tempo pré determinados (*heat ratio method*). No detalhe a esquerda, a agulha de cor vermelha responsável pela emissão dos pulsos de energia entre as duas agulhas azuis (Upstream e Downstream) que possuem sensores nas posições 0,75 cm e 2,25 cm que medem a velocidade de seiva xilemática (cm hr^{-1}).

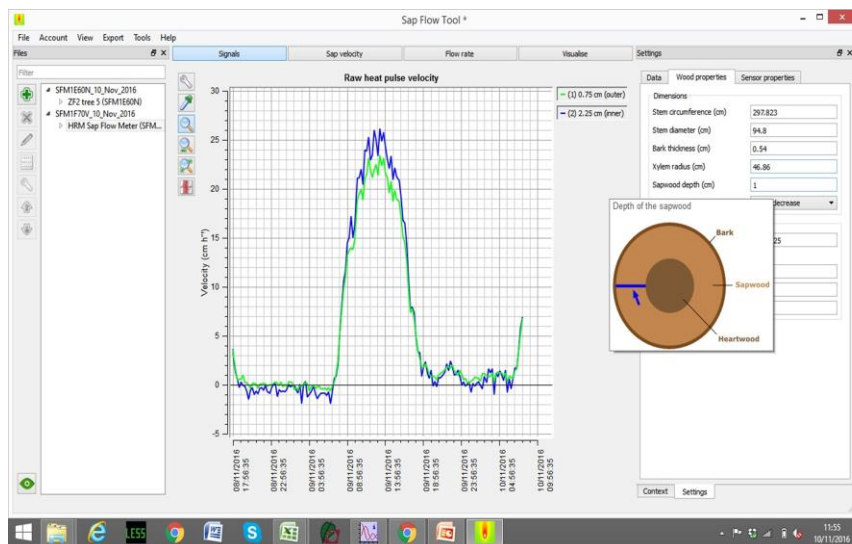
O método que determina a velocidade de seiva xilemática utilizando pulsos de energia (*heat ratio method*) possui elevada acurácia (Lambers et al., 2008), apesar dos erros associados ao distinguir velocidades abaixo de $3\text{-}4 \text{ cm hr}^{-1}$ (Green et al., 2003). A precisão das estimativas da velocidade de seiva (V_s) também são dependentes da distância entre as agulhas como demonstra a **equação 1** que foi utilizada por este estudo, apresentada a seguir:

$$V_s = \left(\frac{k}{x}\right) * \ln\left(\frac{T_1}{T_2}\right) * 3600 \quad (1)$$

Onde: V_s é a velocidade de seiva xilemática em cm hr^{-1} ; k é o coeficiente de difusão termal na madeira úmida, x é a distância entre o sensor que emite os pulsos de energia (agulha vermelha) e os sensores que estimam a velocidade de seiva (agulhas azuis); T_1 e

T_2 são os aumentos relativos de temperatura do sensor 1 e 2 respectivamente (Downstream e Upstream).

Cada sensor SFM1 possui um cartão do tipo SD interno onde é possível descarregar os dados ainda em campo com o auxílio de um laptop. Os dados brutos são exportados no formato .csv (arquivo de excel). De posse dos dados brutos de velocidade de seiva de cada árvore-amostra utilizou-se o programa Sap Flow Tool versão 1.4.1 (Phyto-IT®) para calcular a velocidade de seiva xilemática (**Figura 7**), além de inserir algumas das características biofísicas das árvores tais como o DAP (cm), a espessura da casca (mm) e a altura (metros).



Sap Flow Tool version 1.4.1

Figura 7 – Imagem ilustrativa do programa SapFlow Tool versão 1.4.1. com destaque para o padrão da velocidade de seiva (cm hr⁻¹) ao longo de um dia de medição (09/11/2016). No detalhe os padrões biofísicos da árvore: CAP – cm (*stem circumference*), DAP – cm (*stem diameter*) e espessura da casca – cm (*bark thickness*). Estes parâmetros são necessários para se estimar a área do xilema ativo (*sapwood area*) e o fluxo de seiva (cm³ hr⁻¹), mas não estão no escopo desta tese.

4.6.1.2 Sensor Granier (*thermal dissipation probe*)

Sensores do tipo Granier (Modelo PS-TDP8) foram instalados em árvores com suas copas projetadas próximas à passarela de acesso ao dossel distante cerca de 50 metros da torre K-34. Foram sensorizadas um total de oito árvores (**Tabela 2**), todas no

ano de 2017. O sistema Granier possui duas agulhas idênticas, e a agulha situada acima (cor vermelha) emite energia de modo constante e a agulha situada abaixo (cor verde) não emite energia. A diferença de temperatura entre as duas agulhas é então medida por um datalogger configurado previamente. A dissipação de calor é reduzida na medida em que o movimento ascendente das seiva se inicia, devido a diferença de calor entre as duas agulhas. A equação utilizada para o cálculo da velocidade de seiva (V_s) para os sensores do tipo Granier foi a seguinte:

$$V_s = 119 * \left(\frac{\Delta T_{max}}{\Delta T - 1} \right)^{1,231} \quad (2)$$

Onde: V_s é a velocidade de seiva xilemática (cm hr^{-1}); ΔT_{max} é a diferença de temperatura quando o fluxo de seiva é interrompido, o que acontece geralmente à noite; ΔT é a diferença de temperatura em qualquer período.

4.6.2 Sensores de temperatura foliar (T_{leaf})

Para as medidas de temperatura foliar, sensores infravermelhos (*infrared radiometers* - modelo SI-111 analógico e SI-131 digital, Apogee®) foram montados utilizando-se a estrutura das torres como suporte (torre K-34 em Manaus e torre K-67 em Santarém) e voltados com seus campos de visão para o terço superior da copa de cada árvore. Os sensores infravermelhos foram configurados para fazer medidas a cada 10 segundos, sendo calculada e armazenada em um datalogger modelo CR-1000 (Campbell Scientific®) a média de cada 5 minutos de coleta durante os anos de 2015, 2016, 2017 e 2018 (total de quatro anos). Para o cálculo da área de visada (m^2) de cada sensor, foi determinado o ângulo do sensor em relação a posição da copa e a distância até a copa foi determinada utilizando-se uma trena a laser (modelo TruPulse 360 R, Laser Technology®). A área de visada foi determinada utilizando-se uma calculadora desenvolvida pelo fabricante (Apogee®) disponível em (<https://www.apogeeinstruments.com/irr-calculators/>).

Como os sensores infravermelhos possuem uma área de visada que depende do seu ângulo e distância até a copa muitas vezes o que está sendo medido não são apenas

folhas, mas galhos e outras partes da planta. Isto pode ser interessante do ponto de vista da temperatura da copa como um todo, mas alguns erros estão associados à estas medidas quando apenas deseja-se determinar a temperatura das folhas (T_{leaf}).

4.6.3 Sensor de radiação solar direta

Em Manaus, no sítio da torre K-34 foram coletados dados de radiação solar direta (modelo SPN1-Sunshine Pyranometer (Delta-T Devices®) a cada 5 minutos à uma altura de 35 metros, próximo a camada superior do dossel.

4.6.4 Sensor de temperatura do ar (T_{air}), umidade relativa do ar e cálculo do déficit de pressão de vapor (VPD)

Assim como os dados de radiação solar, as medidas de temperatura do ar (T_{air}) e umidade relativa do ar (R_H) foram realizadas apenas na torre K-34 (Manaus). Os dados de T_{air} e R_H foram obtidos utilizando-se um termohigrômetro (modelo HC2S3, Campbell Scientific®) instalado à 51 metros de altura na estrutura da torre.

Uma abordagem mais relevante em termos fisiológicos foi adotada para estimar o VPD (kPa). Primeiramente, a equação de Tetens foi utilizada para se calcular a pressão de saturação de vapor na atmosfera (e_o) utilizando as variáveis temperatura do ar (T_{air}) e umidade relativa do ar (R_{H_o}) (Monteith and Unsworth, 2007) (**Equação 3**). Para o cálculo da pressão de vapor dentro da cavidade subestomática (e_i) a equação de Tetens também foi utilizada porém substituindo a temperatura do ar (T_{air}) pela temperatura foliar (T_{leaf}) (**Equação 4**). Posteriormente foi calculado o déficit de pressão de vapor (ΔVPD) por meio da diferença entre a pressão de vapor dentro da cavidade subestomática da folha ($e_i * R_{H_i}$) e a pressão de vapor na atmosfera ($e_o * R_{H_o}$) (**Equação 5**). Sendo que R_{H_i} é a umidade relativa dentro da cavidade subestomática onde assume ser igual a 1 (100% de Saturação) (Ward and Bunce, 1986; Buckley et al., 2017; Cernusak et al., 2018) e R_{H_o} é a umidade relativa na atmosfera coletada com um termohigrômetro e seus valores podem variar entre 0 e 1.

$$e_o = 0.611 * 10^{\left(\frac{7.5 * T_{air}}{T_{air} + 237.3}\right)} \quad (3)$$

$$e_i = 0.611 * 10^{\left(\frac{7.5 * T_{leaf}}{T_{leaf} + 237.3}\right)} \quad (4)$$

$$\Delta VPD = (e_i * RH_i) - (e_o * RH_o) \quad (5)$$

Onde: e_o é a pressão de saturação de vapor na atmosfera em kPa; e_i é a pressão de saturação dentro da câmara subestomática em kPa; RH_o é a umidade relativa do ar expressa em valores decimais; RH_i é a umidade relativa dentro da câmara subestomática onde assume-se ser igual a 1; ΔVPD é a diferença do déficit de pressão de vapor entre a câmara subestomática ($e_i * RH_i$) e a atmosfera ($e_o * RH_o$) em kPa; T_{air} é a temperatura do ar e T_{leaf} é a temperatura foliar em graus Celsius (°C)

4.7 Imagem resumo dos sensores e experimentos

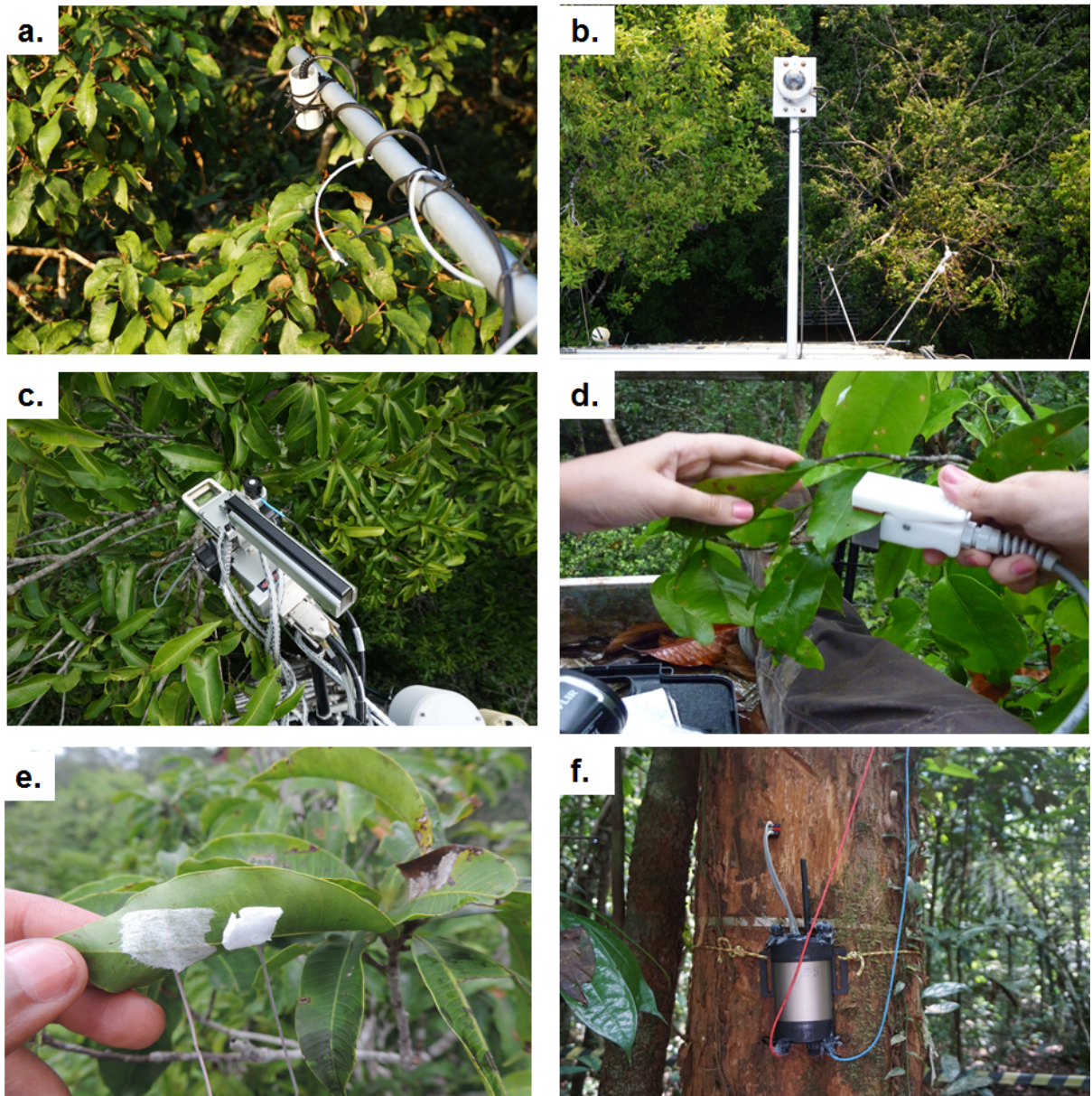


Figura 8 – Imagem resumo da rede de sensores e experimentos utilizados nesta tese interligando a fisiologia de espécies de árvores de platô e variáveis ambientais em dois sítios da Amazônia, próximos às cidades de Manaus e Santarém, Brasil. **(a.) Sensor** - radiômetro infravermelho para medir a temperatura foliar (Tleaf), Apogee®; **(b.) Sensor** de Irradiância - SPN1, Delta-T Devices®; **(c.) Experimento** de trocas gasosas - LiCor, Lincoln®, NE, USA; **(d.) Experimento** para medir a condutância estomática – Porometer, Decagon Devices®, WA, USA; **(e.) Experimento** com adesivos termais para medir a temperatura foliar (Tleaf) - OM-CP-OCTTEMP-A Nomad®, Omega Engineering; **(f.) Sensor** de medida da velocidade de seiva do xilema - SFM1, ICT international®.

CAPÍTULO 1

Estudo da dinâmica da transpiração em árvores de terra firme na Amazônia Central: variáveis associadas e respostas a eventos de seca extrema (El Niño)

Gimenez, Bruno Oliva et al. Capítulo preparado de acordo com as normas da revista *Ciência Florestal*.

Resumo

A evapotranspiração de ecossistemas terrestres envia para a atmosfera imensas quantidades de água todos os anos, com as maiores frações associadas à transpiração das plantas. As principais variáveis que dirigem a transpiração da vegetação são a condutância estomática (g_s) e o déficit de pressão de vapor (VPD) segundo a lei de Fick. Neste contexto, foram realizados experimentos e sensorizadas 16 árvores de terra firme no sítio da torre K-34 (ZF-2) na Amazônia Central com vistas a se obter as variáveis condutância estomática, velocidade de seiva, VPD, radiação solar direta e temperatura foliar (T_{leaf}). Os dados foram coletados durante o fenômeno de El Niño que ocorreu no biênio 2015-2016 e durante o ano de 2017, período que pode ser considerado de clima regular. Também foram feitas simulações computacionais para um melhor entendimento da dinâmica da transpiração. Verificou-se que a condutância estomática possui padrões temporais similares com a radiação solar direta, e o déficit de pressão de vapor possui padrões temporais similares com a temperatura foliar (T_{leaf}). Além disso, a dinâmica da transpiração das espécies selecionadas por este estudo é regida pelo fenômeno de histerese. A presença de um evento climático atípico como o El Niño não modificou este padrão. Não foi possível detectar diferenças entre as áreas dos loops de histerese ($p=0.57$, 95% prob.) observados entre o El Niño e a estação regular.

1. Introdução

A bacia Amazônica é um sistema em equilíbrio (Salati e Vose, 1984). Exemplo disto é a ciclagem eficiente de nutrientes num solo que de modo geral é muito intemperizado (Moreira e Malavolta, 2004), mas que ao mesmo tempo sustenta uma floresta diversa e de elevada biomassa (Higuchi et al., 2017). A transpiração da vegetação também têm um papel importante neste equilíbrio, onde cerca de 50% da precipitação local é advinda da transpiração da floresta (Eltahir & Bras 1994; Chambers & Artaxo 2017). A precipitação anual na bacia varia entre 1.500 a 3.000 mm, e na Amazônia Central a média histórica é de aproximadamente 2.500 mm (Salati e Vose, 1984; Araújo et al., 2002), com temperaturas médias variando entre 25,8°C na estação chuvosa à 27,9°C na estação seca (Araújo et al., 2002). Estes padrões podem, entretanto, sofrer alterações nas próximas décadas caso as emissões de gases de efeito estufa (como o CO₂, por exemplo) se mantenham nos níveis atuais e as projeções de aquecimento global dos modelos se confirmem (IPCC, 2014). O quinto relatório (AR5) do IPCC concluiu que o aumento da temperatura média global para o período entre 1880-2012 foi de $0,85 \pm 0,2^\circ\text{C}$ (IC 95%), demonstrando que a mudança climática que está em curso é inequívoca. Uma das possíveis consequências desta mudança são os eventos climáticos atípicos cada vez mais frequentes, como o El Niño que ocorreu no biênio 2015/2016 onde a temperatura na Amazônia Central foi até 1,2°C maior que nos anos anteriores e a temperatura foliar de algumas espécies chegou a $47 \pm 1^\circ\text{C}$ (Fontes et al., 2018).

Em nível foliar, as taxas de transpiração da vegetação podem ser calculadas em função do déficit de pressão de vapor (VPD) e da condutância estomática (g_s) utilizando-se a equação da lei de Fick (Costa *et al.* 2010). Muitos estudos, entretanto, utilizam a irradiância e o VPD para entender a dinâmica da transpiração, devido a facilidade de obtenção destas duas variáveis (O'brien et al., 2004; Zeppel et al., 2004; Zhang et al., 2014). Quando o fluxo de seiva (transpiração) é plotado em função do VPD e da irradiância, o fenômeno de histerese pode ser observado tanto para florestas tropicais como para temperadas e até mesmo gramíneas (O'brien et al., 2004; Zeppel et al., 2004; Zhang et al., 2014; Bretfeld et al., 2018; Brum et al., 2018). O fenômeno de histerese ocorre quando uma dada variável independente x , não causa a mesma resposta numa dada variável y , quando a variável x decresce (Zeppel et al., 2004), e pode ser observado no eletromagnetismo, ecologia, hidrologia e outros sistemas (Krasnosel'skii

and Pokrovskii, 2012). Os padrões de histerese são um aspecto importante a ser considerado nos modelos hidrológicos atuais e um entendimento profundo deste fenômeno se faz necessário (Bretfeld et al., 2018; Brum et al., 2018). Na Amazônia, apenas o estudo recente de Brum et al., 2018 realizado na Floresta Nacional do Tapajós (Amazônia oriental) detalhou o fenômeno de histerese na transpiração, com destaque para a importância do VPD nesta dinâmica.

Neste contexto, o objetivo deste capítulo foi analisar e descrever os fatores que influenciam a dinâmica da transpiração de árvores de terra firme na Amazônia Central. Para isto, foram analisados os padrões de transpiração de oito espécies de terra-firme durante o El Niño que ocorreu no biênio 2015-2016 e no ano de 2017, período sem nenhuma anomalia climática detectada para a região onde o estudo foi conduzido. Para isto, foram coletadas algumas das principais variáveis que influenciam na dinâmica da transpiração: a condutância estomática (g_s), o déficit de pressão de vapor (VPD), a temperatura foliar (T_{leaf}) e a irradiância nos anos de 2015, 2016 e 2017. Para um melhor entendimento da transpiração e dos fatores que a controlam também foram realizadas simulações do comportamento das variáveis g_s e VPD e seus reflexos nos padrões de histerese.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

As atividades de campo ocorreram no município de Manaus, Brasil. Foram selecionadas árvores que possuíam as copas próximas à torre K-34 para possibilitar a realização de medidas de condutância estomática e temperatura foliar. A torre K-34 possui 50 metros de altura e está localizada dentro dos limites da Reserva Biológica do Cuieiras, conhecida também como ZF-2, e contém aproximadamente 22.000 ha cercados por extensas áreas de floresta madura na Amazônia Central (Araújo *et al.* 2002). A pluviosidade média anual da região é de 2.500 mm ano⁻¹ com os meses mais secos concentrados entre julho e setembro (Araújo *et al.* 2002).

2.2 Fatores que influenciam a dinâmica da transpiração

Os principais fatores que influenciam a dinâmica da transpiração de árvores tropicais pode-se citar: a temperatura, a radiação solar direta, o VPD, a condutância

estomática e a umidade do solo. Dentre estas variáveis apenas a umidade do solo não foi analisada por este estudo.

2.2.1 Condutância estomática (g_s)

Neste primeiro capítulo, foram utilizados dados de experimentos de 12 horas (de 6:00 às 18:00 - curvas diárias) de condutância estomática (g_s) de folhas individuais expostas ao sol e acessíveis a partir da torre de fluxo K-34 apenas da espécie *P. anomala*. De modo geral, o uso de uma ou poucas espécies neste estudo ocorreu, em parte, devido a dificuldade de acesso à copa das árvores e o manuseio do equipamento de sistema de trocas gasosas (modelo Li-Cor 6400 XT, Li-Cor, Lincoln®, NE, USA) que além de pesado é muito sensível. No futuro próximo, isso poderá ser superado com o auxílio de guas e guindastes, ou a construção de novas torres e passarelas que permitam o acesso ao dossel.

No experimento de condutância estomática, a concentração do CO_2 de referência do Li-Cor 6400 XT foi mantida constante no valor de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$. A temperatura do bloco (T_{block}) e a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foram calibrados a cada 15 minutos para combinar com as condições ambientais.

2.2.2 Radiação Solar Direta

Os dados de radiação solar direta (modelo SPN1-Sunshine Pyranometer (Delta-T Devices®) foram coletados a cada 5 minutos à uma altura de 35 metros, próximo a camada superior do dossel.

2.2.3 Temperatura Foliar e Déficit de Pressão de Vapor (VPD)

As medidas de temperatura foliar foram realizadas com sensores infravermelhos (SI-111 para os analógicos ou SI-131 para os digitais) foram montados utilizando-se a estrutura das torres e posicionados com seus campos de visão voltados para o terço superior das copas das árvores. Médias de cinco minutos de temperatura foliar (a partir de um intervalo de escaneamento de 10 segundos) foram gravados em um datalogger modelo CR-3000 para os sensores analógicos (Campbell Scientific®) e EM-50 para os sensores digitais (Decagon®).

No sítio da torre K-34, uma abordagem mais relevante em termos fisiológicos foi adotada para estimar o VPD (kPa), por meio das fórmulas apresentadas a seguir:

$$e_o = 0.611 * 10^{\left(\frac{7.5 * T_{air}}{T_{air} + 237.3}\right)} \quad (1)$$

$$e_i = 0.611 * 10^{\left(\frac{7.5 * T_{leaf}}{T_{leaf} + 237.3}\right)} \quad (2)$$

$$\Delta VPD = (e_i * RH_i) - (e_o * RH_o) \quad (3)$$

Onde: e_o é a pressão de saturação de vapor na atmosfera em kPa; e_i é a pressão de saturação dentro da câmara subestomática em kPa; RH_o é a umidade relativa do ar expressa em valores decimais; RH_i é a umidade relativa dentro da câmara subestomática onde assume-se ser igual a 1; ΔVPD é a diferença do déficit de pressão de vapor entre a câmara subestomática ($e_i * RH_i$) e a atmosfera ($e_o * RH_o$) em kPa; T_{air} é a temperatura do ar e T_{leaf} é a temperatura foliar em graus Celsius (°C).

2.2.4 Velocidade de seiva xilemática (V_s)

Um sensor de fluxo de seiva (heat pulse sap velocity sensor - SFM1, ICT international®) foi instalado em cada árvore à 1,30 m de altura (posição do diâmetro à altura do peito – DAP) seguindo os protocolos previamente descritos por Christianson *et al.* (2017). O sensor - SFM1 consiste em uma agulha que emite pulsos de energia em intervalos de tempo pré determinados e outras duas agulhas com sensores capazes de determinar a velocidade de seiva xilemática (cm hr^{-1}) nas posições 0,75 cm e 2,25 cm dentro do tronco (Green, Clothier & Jardine 2003; Steppe *et al.* 2010). Neste estudo, apenas os dados da posição 0,75 cm foram utilizados. A agulha que emite pulsos de energia foi configurada para emitir 20 joules a cada 15 minutos, o que coincide com o intervalo de tempo da coleta de dados. Outras características biofísicas das árvores estudadas tais como o diâmetro a altura do peito (DAP - cm), a espessura da casca (mm) e a altura (metros) também foram coletados e inseridos no programa Sap Flow Tool

versão 1.4.1 (Phyto-IT®) para calcular a velocidade de seiva xilemática a partir dos dados brutos baixados dos sensores SFM1 no campo.

O método que utiliza pulsos de energia em intervalos de tempo pré determinados (heat pulse method) pode ser utilizado para medidas precisas do fluxo de seiva (Lambers et al., 2008), contudo este método possui grandes erros associados a fluxos baixos na ordem de 3-4 cm hr⁻¹ (Green et al., 2003). O espaçamento entre as agulhas também é um importante parâmetro que deve ser considerado e a velocidade de seiva (V_s) é dependente da distância exata entre as agulhas como pode ser visto na equação a seguir, utilizada neste estudo:

$$V_s = \frac{k}{x} \ln \left(\frac{v_1}{v_2} \right) * 3600 \text{ cm hr}^{-1} \quad (4)$$

Onde: k é o índice de difusão termal na madeira molhada; x é a distância entre a agulha que emite pulsos de energia (heater) e os sensores que determinam a velocidade de seiva; v_1 e v_2 estão relacionados ao aumento de temperatura em pontos equidistantes acima e abaixo da agulha que emite pulsos de energia (heater).

Neste estudo, utilizou-se a recomendação de fábrica de 5 mm de espaçamento entre as agulhas (Burgess and Downey, 2014). Este espaçamento de 5 mm é adequado para velocidades máximas de seiva de até 54 cm hr⁻¹ (Burgess and Downey, 2014).

2.2.5 Fórmulas para estimar as taxas de transpiração

Em nível foliar, as taxas de transpiração da vegetação podem ser determinadas por meio da lei de difusão de Fick (Nobel, 2005):

$$T = \left(\frac{VPD}{BP} \right) * g_s \quad (5)$$

Onde: T é a taxa de transpiração em mmol H₂O m⁻² s⁻¹; VPD é o déficit de pressão de vapor em kPa; BP é a pressão barométrica em kPa (101,3 ao nível do mar); g_s é a condutância estomática em mmol m⁻² s⁻¹.

A equação 5 foi usada na maior parte das inferências realizadas por este estudo. Nesta equação, existe uma relação direta entre o VPD e g_s . De modo geral, a lei de Fick

é utilizada quando não se possuem informações sobre o fluxo de seiva da planta ou este é difícil de ser determinado (em gramíneas, por exemplo). Quando o fluxo de seiva é mensurado uma outra equação também pode ser utilizada para se estimar a transpiração, principalmente de árvores e florestas (Granier et al., 2000; Brum et al., 2018) (Equação 6).

$$T = S_t * \sum p_i * V_{si} \quad (6)$$

Onde as variáveis necessárias para se estimar a transpiração (T) são: a área do xilema ativo e suas incertezas associadas em nível de solo ($S_t - m^2 m^{-2}$) (cálculo similar ao da área basal); a proporção de área do xilema ativo para cada classe de DAP ($\sum p_i$: classes de DAP em intervalos de 10 cm, variando de 10 a 100 cm, onde árvores com mais de 100 cm de DAP são todas incluídas na mesma classe); velocidade de seiva xilemática por classe de DAP (V_{si}) (Granier et al., 2000; Brum et al., 2018).

2.3 Modelagem e simulações utilizando o software Stella Architect

Com base na lei de difusão de Fick (equação 5), foi construído um modelo conceitual utilizando o software Stella Architect versão 1.8.1 (Isse Systems, Inc.) (**Figura 1**). No modelo conceitual temos em primeiro plano (cores azuis) a árvore (*tree*) onde “flui” a seiva xilemática por meio de seus vasos (representado pela velocidade de seiva V_s , em inglês *sapvelocity*) “saindo” posteriormente pelas folhas por meio da transpiração. Com o modelo conceitual da **figura 1**, foi possível testar as respostas da transpiração com base nos dados observados em campo, além de alterar os padrões das variáveis g_s e VPD (dobrando-se os valores de VPD, por exemplo), simulando um possível cenário de mudança do clima.

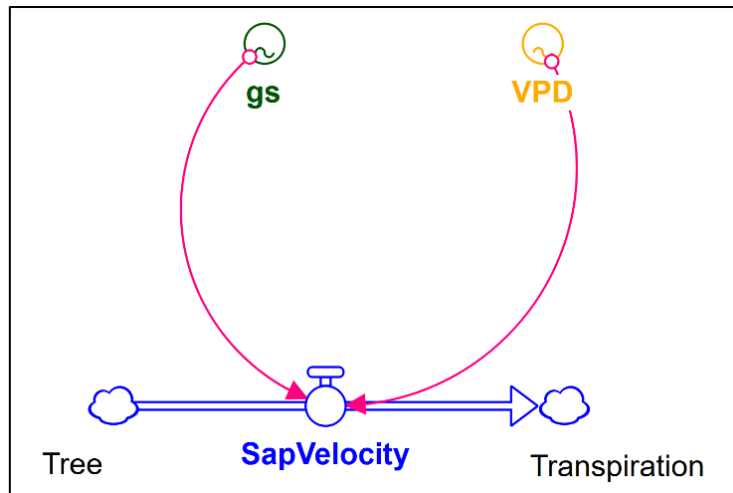


Figura 1 – Modelo elaborado para testar as influências das variáveis g_s e VPD sobre a transpiração, que no caso deste estudo é representada pela velocidade de seiva do xilema (cm hr^{-1})

2.4 Intercomparação dos loops de histerese durante o El Niño 2015-2016 e períodos de clima regular

Para detectar possíveis alterações nos padrões de histerese entre a velocidade de seiva e a temperatura foliar (T_{leaf}), foram dimensionados os tamanhos dos loops de histerese de cada espécie em dois períodos distintos. Primeiro no período de El Niño 2015-2016 e posteriormente em um ano considerado “normal”, definido neste estudo como estação regular. As áreas dos loops (giros) de histerese para cada espécie foram calculados utilizando-se o método de Gauss (Equação 7). Este método é muito utilizado na matemática e no geoprocessamento para o cálculo da área de polígonos, sendo descrito pela seguinte fórmula:

$$A = \frac{1}{2} \left| \sum_{i=1}^n x_i y_{i+1} + x_n y_1 - \sum_{i=1}^n x_i y_{i+1} - x_n y_1 \right| \quad (7)$$

Onde: A é a área do polígono; n é o número de lados do polígono; Σ é o somatório; $x_i y_i$ são as coordenadas dos vértices do polígono nos respectivos eixo x e eixo y.

Para a comparação das taxas de transpiração durante o El Niño e um período de seca regular, atentou-se para que fossem selecionados períodos de tempo parecidos. Para cada espécie analisada foi feito um “recorte” de tempo similar para os dois períodos (El Niño e Estação Regular) (**Tabela 1**). Para as diferenças entre as áreas dos loops de histerese entre os períodos de estudo foi realizado um teste t de Student, a 95% de significância ($\alpha = 0,05$). Com isso pode ser testado o efeito do El Niño nas taxas de transpiração em comparação à um ano “normal”.

Tabela 1 – Períodos de tempo selecionados para as comparações do tamanho das áreas dos loops de histerese de cada espécie.

| Espécie | Período analisado durante o El Niño 2015-2016 | Período analisado durante a Estação Regular |
|---------------------------------|--|--|
| <i>Eschweilera cyathiformis</i> | 01 Ago. 2015 à 16 Dez. 2015 | 01 Ago. 2017 à 16 Nov. 2017 |
| <i>Eschweilera</i> sp. | 03 Jul. 2015 à 31 Out. 2015 | 01 Jul. 2017 à 31 Out. 2017 |
| <i>Pouteria anomala</i> | 03 Jul. 2015 à 17 Dez. 2015 | 01 Jul. 2017 à 31 Dez. 2017 |
| <i>Pouteria erythrochrysa</i> | 03 Jul. 2015 à 17 Dez. 2015 | 26 Jul. 2017 à 28 Set. 2017 |
| <i>Pouteria filipes</i> | 31 Mar. 2016 à 24 Maio 2016 | 16 Mar. 2017 à 30 Maio 2017 |
| <i>Goupia glabra</i> | 31 Mar. 2016 à 30 Abr. 2016 | 15 Mar. 2017 à 28 Abr. 2017 |
| <i>Eschweilera coriaceae</i> | 24 Maio 2016 à 27 Jul. 2016 | 22 Jun. 2017 à 26 Jul. 2017 |
| <i>Luehea</i> sp. | 31 Mar. 2016 à 27 Jul. 2016 | 15 Mar. 2017 à 19 Jul. 2017 |

Nos dois períodos (El Niño e Estação Regular) foram calculadas as médias horárias (num intervalo de 24 horas) para a velocidade de seiva e a temperatura foliar. Também foram calculados os respectivos desvios-padrão para cada hora. Os dados foram posteriormente plotados em gráficos de dispersão com linhas para análise.

2.5 Análise de Dados

As simulações da dinâmica da transpiração em função da condutância estomática (g_s) e do VPD foram feitas utilizando-se o software Stella Architect versão 1.8.1 (Isse Systems, Inc.). As curvas diárias de g_s e VPD foram normalizadas para posteriormente serem inseridas no programa Stella Architect, onde o modelo conceitual apresentado na figura 1 foi construído. As simulações foram realizadas tomando-se como base os padrões diários normalizados de g_s e VPD coletados em campo. A partir destes curvas diárias obtidas em campo, foram simuladas possíveis alterações nas taxas de transpiração alterando-se por exemplo a magnitude dos dados (multiplicando-se o VPD por 2, por exemplo) ou o seu comportamento temporal, ou seja, o deslocamento das curvas ao longo do tempo.

Os resultados destas simulações obtidas no programa Stella Architect foram posteriormente demonstradas graficamente com o auxílio dos softwares IGOR Pro® versão 6.3 (WaveMetrics, Inc. USA) e R versão 3.0.2 (R Development Core Team, 2013). Adicionalmente, foi feita uma regressão linear entre a velocidade de seiva em função do DAP e uma análise de variância (ANOVA) para as árvores-amostra previamente divididas nas categorias dossel e sub-dossel seguindo o índice de iluminação da copa proposto por Synnott, 1979.

Resultados

Efeitos da radiação solar direta, condutância estomática (g_s), déficit de pressão de vapor (VPD) e temperatura foliar (T_{leaf}) na transpiração de árvores tropicais.

As principais variáveis que dirigem a transpiração tanto de florestas tropicais como de florestas temperadas segundo a lei de Fick são a condutância estomática (g_s) e o déficit de pressão de vapor (VPD). Em Manaus, no sítio da torre K-34, nos dias 03, 12 e 29 de setembro de 2015, a radiação solar direta apresentou valores maiores durante o período da manhã em relação ao período da tarde, com picos próximos ao meio dia (**Fig. 2 A, B, C**). Nos mesmos dias em que os dados de radiação solar direta foram obtidos foram realizadas curvas diárias (12 horas de experimento) de g_s para a espécie

Pouteria anomala. Os dados mostram que para a espécie *Pouteria anomala* os maiores valores observados de g_s foram durante o período da manhã (08:00 à 12:00h), em contraste com o período da tarde (12:00 à 18:00h) onde foram observados os menores valores (Fig. 2 D, E, F). De modo geral é possível observar que os padrões de g_s assemelham-se aos padrões de radiação solar direta, com os maiores valores associados ao período matutino e nunca no período vespertino (Fig. 2). A radiação solar direta e a condutância estomática possuem padrões que se assemelham temporalmente (Fig. 2).

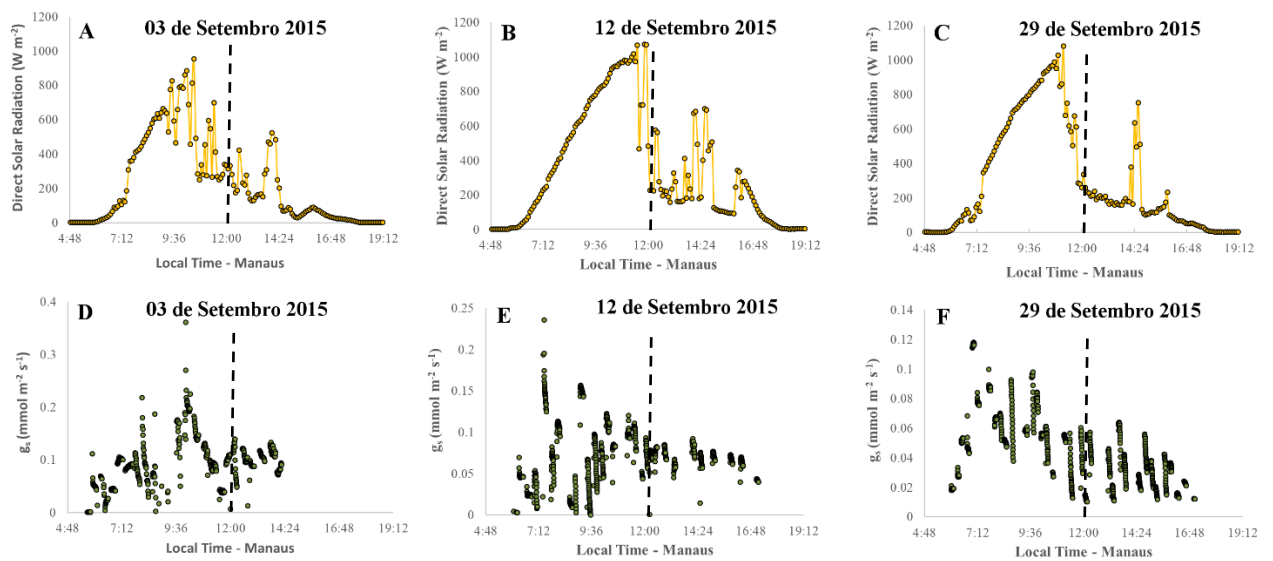


Figura 2 – Padrões diários de radiação solar direta à 35 metros de altura na torre K-34 (ZF-2), próximo à cidade de Manaus-AM durante o período de El Niño 2015 (A, B, C). No mesmo período de coleta da radiação solar direta, foram realizados experimentos de 12 horas de condutância estomática (g_s) para a espécie *Pouteria anomala* utilizando o equipamento de trocas gasosas modelo Li-cor 6400XT (D, E, F). Os padrões diários de radiação solar direta e g_s assemelham-se temporalmente, sendo possível observar que os maiores valores se concentram no período da manhã e os picos variam do meio para o final da manhã, em contraste com o período da tarde onde podem ser observados os menores valores.

Do mesmo modo que a condutância estomática (g_s) e a radiação solar direta possuem padrões similares, o déficit de pressão de vapor (VPD) e a temperatura foliar (T_{leaf}) também se assemelham temporalmente (Fig. 3). Durante o período da manhã há um aumento crescente nos valores de T_{leaf} e VPD mantendo-se elevados até o meio da tarde (aproximadamente 15:00 h). Na figura 3 os quadros A e B representam as variações de T_{leaf} e VPD durante um período de 24 horas nos dias 27 e 28 de janeiro de 2016 respectivamente. O quadro C representa os valores médios e seus respectivos desvios padrões para cada hora do dia para o período de 27 de janeiro de 2016 à 09 de abril de 2016. No quadro C é possível observar que em média tanto o pico de T_{leaf}

quanto o pico do VPD ocorrem juntos no começo da tarde, por volta de 13:00, mantendo valores elevados até por volta de 15:00.

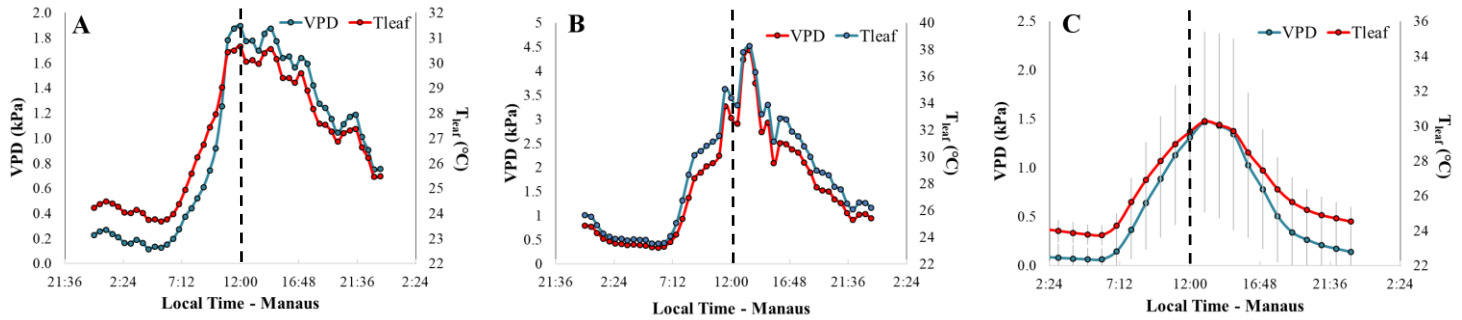


Figura 3 – Padrões diários da temperatura foliar (T_{leaf}) e do déficit de pressão de vapor (VPD) durante o El Niño 2015-2016 (A, B). Na figura é possível observar uma alta coincidência temporal entre as duas variáveis, onde em média o pico ocorre por volta das 13:00 horas, e os valores mantêm-se elevados até o meio da tarde (C).

Com base nos padrões diários de condutância estomática (g_s) e déficit de pressão de vapor (VPD) observados para Amazônia Central, a transpiração (velocidade de seiva xilemática) foi modelada com o auxílio do software Stella Architect. A transpiração possui uma relação direta com as variáveis g_s e VPD, por meio da fórmula $E = g_s * \text{VPD}$ (equação 5). As simulações foram realizadas com base nos padrões observados em campo de g_s e VPD, apresentados anteriormente nas **figuras 2 e 3**.

Na **figura 4-A** observa-se que quando os padrões de g_s e VPD coincidem temporalmente e espacialmente, a relação entre a velocidade de seiva xilemática (V_s) e o VPD segue um padrão exponencial (**Fig. 4-A**). Na medida em que os picos de g_s e VPD deixam de coincidir temporalmente, emerge o fenômeno de histerese entre V_s e VPD, e entre V_s e g_s (**Fig. 4 B, C, D**). Os padrões de histerese entre V_s/VPD e V_s/g_s estão diretamente ligados à diferença temporal entre o pico da condutância estomática (g_s) e o pico do déficit de pressão de vapor (VPD). Quanto maior esta diferença temporal, maior é o loop de histerese observado (**Fig. 4 B, C, D**). Os loops de histerese entre V_s/VPD , e V_s/g_s diferenciam-se por serem em sentidos opostos, um no sentido horário e outro no sentido anti-horário. O loop de histerese entre V_s/VPD ocorre sempre no sentido horário, enquanto o loop de histerese entre V_s/g_s ocorre sempre no sentido anti-horário (**Fig. 4 B, C, D**).

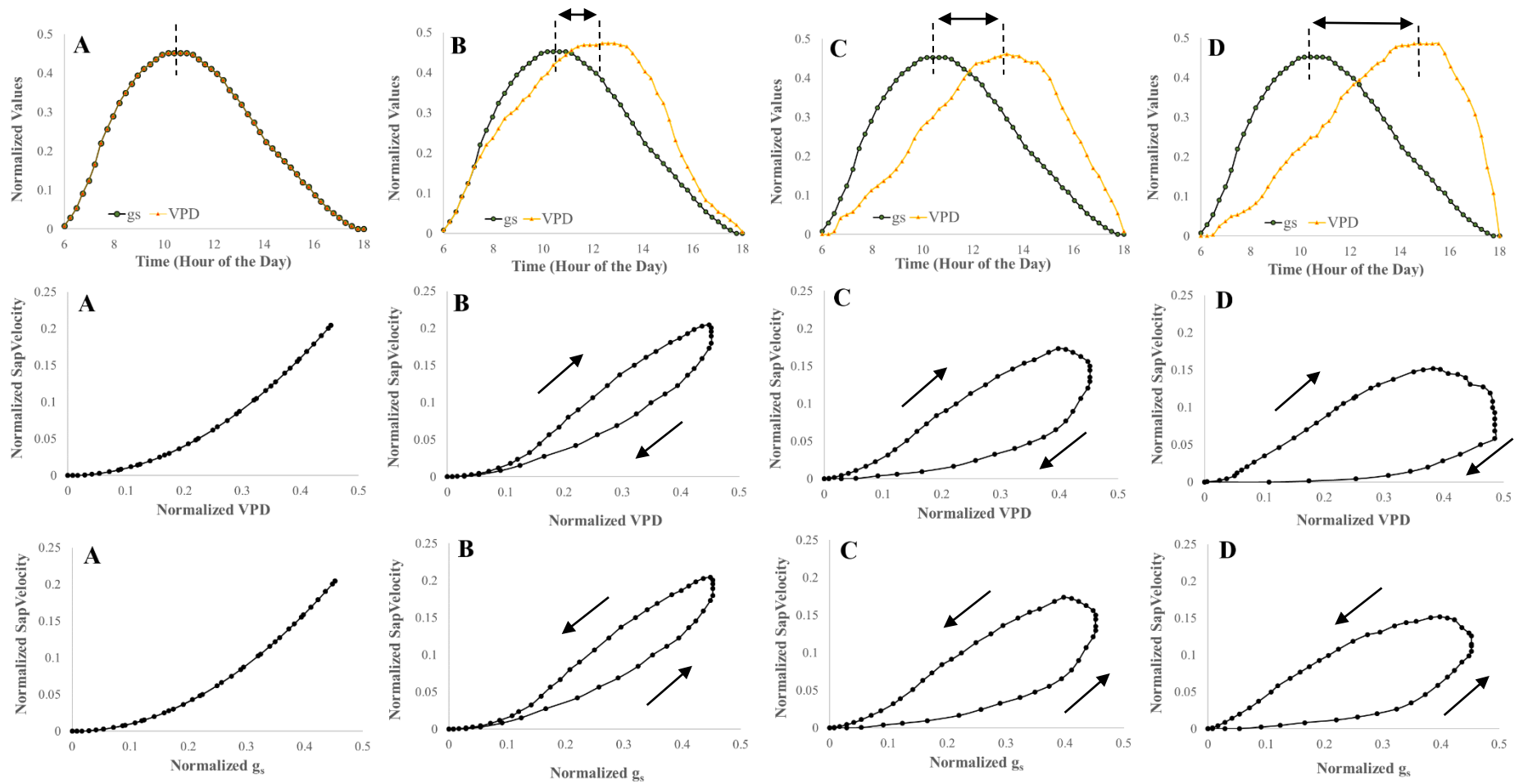


Figura 4 – Simulações do fenômeno de histerese e o tamanho do loop em função da diferença temporal entre o pico de condutância estomática (g_s) e o pico do déficit de pressão de vapor (VPD) utilizando o programa Stella Architect v 1.8.1. Na ausência de diferença temporal entre g_s e VPD, onde os dois padrões coincidem temporalmente, não há histerese observada, e a relação entre a velocidade de seiva (V_s) e o VPD, e V_s e g_s é exponencial (**A**). Na medida em que a diferença temporal entre g_s e VPD é simulada, o fenômeno de histerese é observado (**B**). Quanto maior a diferença temporal entre g_s e VPD, maior é o loop de histerese observado (**B, C, D**). O loop de histerese entre V_s /VPD ocorre sempre no sentido horário, enquanto o loop de histerese entre V_s/g_s ocorre sempre no sentido anti-horário

Para testar o efeito das diferenças de magnitude nos padrões de histerese entre V_s /VPD e V_s/g_s , os valores de VPD foram dobrados (**Fig. 5 E, F, G, H**), mantendo-se entretanto as distribuições temporais idênticas (**Fig. 5 A, B, C, D**). Com isso foi possível testar o efeito da diferença espacial (ou diferença de magnitude) no fenômeno de histerese para a transpiração. Quando os padrões de g_s e VPD coincidem temporalmente e espacialmente, não é possível visualizar padrões de histerese entre a velocidade de seiva xilemática (V_s) e o VPD, mas sim um padrão exponencial (**Fig. 5-A**). O mesmo acontece quando o efeito da diferença espacial (magnitude) é testado isoladamente, dobrando-se os valores de VPD (**Fig. 5-E**). Quando os efeitos das diferenças espaciais (magnitude) e temporais são testados em conjunto (**Fig. 5 E, F, G, H**), observa-se que as histereses geradas são idênticas às histereses que possuem apenas efeito da diferença temporal entre g_s e VPD (**Fig. 5 A, B, C, D**). As diferenças de magnitude entre g_s e VPD não possuem efeito sobre o fenômeno de histerese na transpiração de árvores tropicais. As histereses geradas não mudaram a sua área, formato ou inclinação quando apenas os valores de VPD são dobrados. O efeito isolado do aumento do VPD não teve efeito sobre o fenômeno de histerese horária entre V_s e VPD.

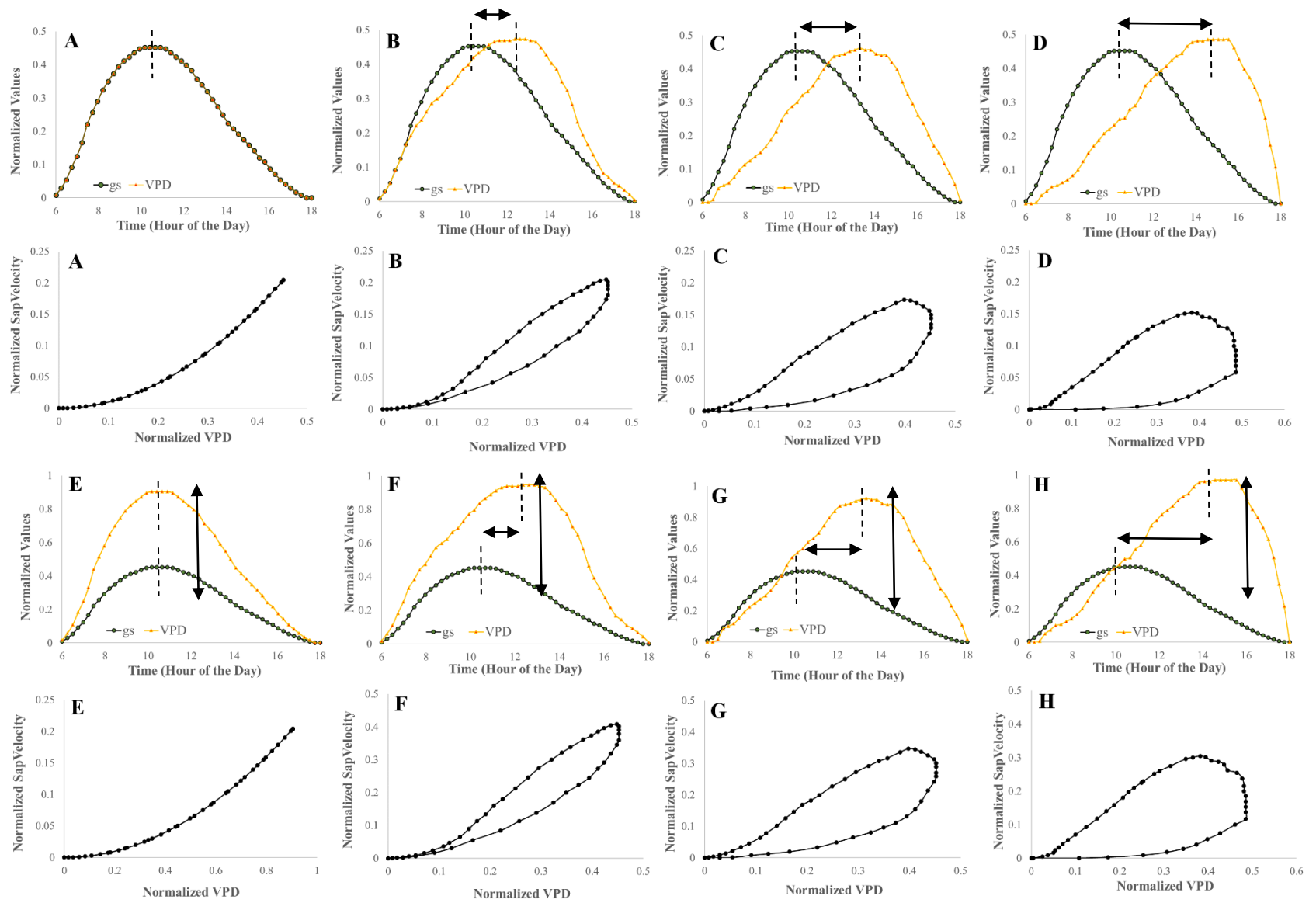


Figura 5 – Simulações do fenômeno de histerese e o tamanho do loop em função da ausência de diferença temporal e espacial entre o pico de condutância estomática (g_s) e o pico do déficit de pressão de vapor (VPD); **(A)** ausência de diferença temporal e espacial; **(B, C, D)** presença apenas de diferença temporal; **(E)** presença apenas de diferença espacial; **(F, G, H)** presença de diferença espacial e temporal. Nesta figura é possível observar que apenas a diferença temporal **(B, C, D)** é responsável pelo surgimento e tamanho do loop de histerese entre V_s e VPD, enquanto o efeito da diferença espacial (magnitude da diferença entre g_s e VPD no eixo y) não possui efeito no surgimento e tamanho do loop de histerese

Nas simulações apresentadas na **figura 5** acima onde os valores de VPD foram dobrados, não houve mudança nos padrões de histerese horária entre V_s e VPD. O mesmo aconteceu com os padrões de histerese anti-horária entre V_s e g_s (**Fig. 6**). O efeito isolado do aumento do VPD também não teve efeito sobre o fenômeno de histerese entre V_s e g_s (**Fig. 6**).

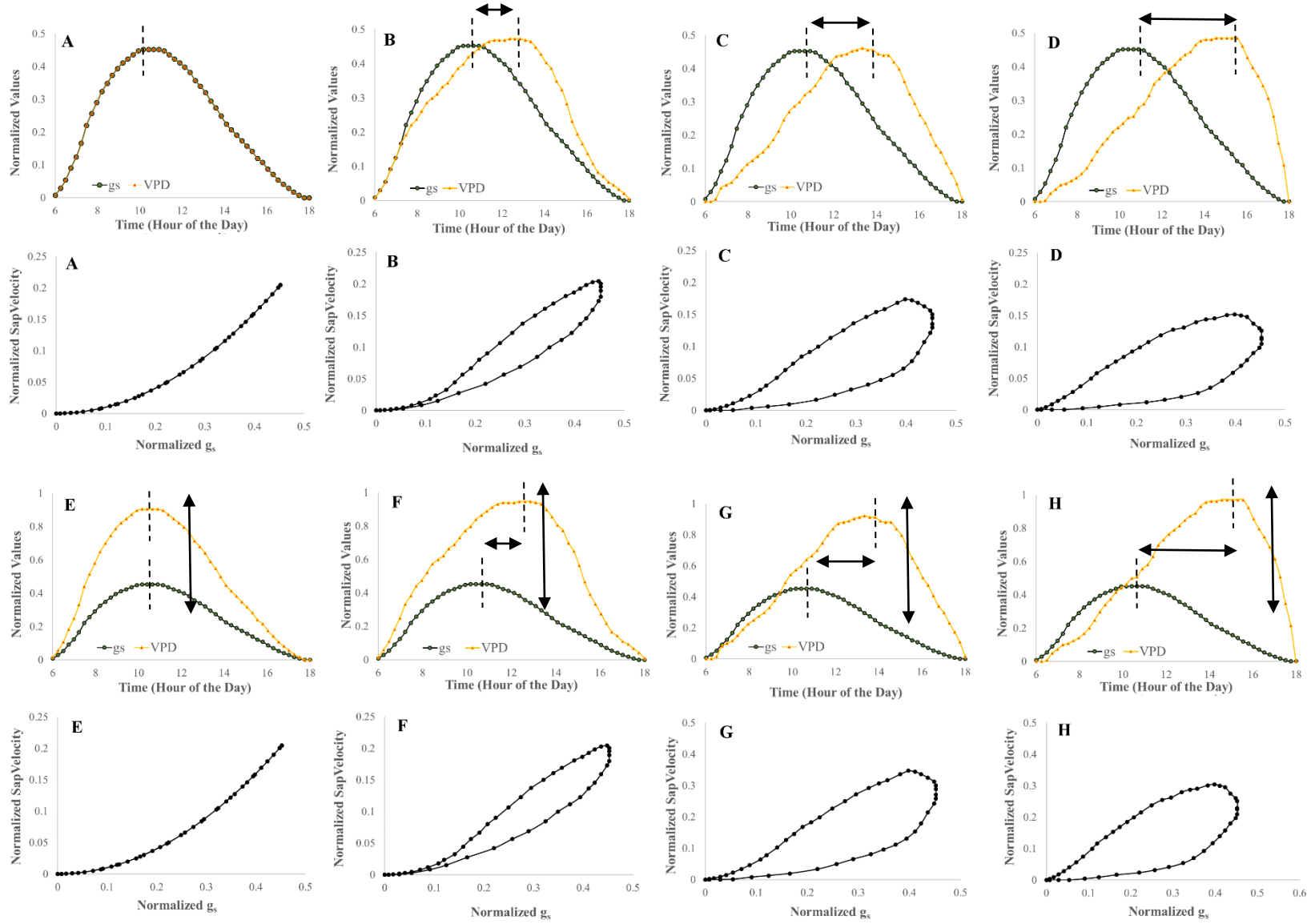


Figura 6 – Simulações do fenômeno de histerese e o tamanho do loop em função da ausência de diferença temporal e espacial entre o pico de condutância estomática (g_s) e o pico do déficit de pressão de vapor (VPD); **(A)** ausência de diferença temporal e espacial; **(B, C, D)** presença apenas de diferença temporal; **(E)** presença apenas de diferença espacial; **(F, G, H)** presença de diferença espacial e temporal. Nesta figura é possível observar que apenas a diferença temporal **(B, C, D)** é responsável pelo surgimento e tamanho do loop de histerese entre V_s e g_s , enquanto o efeito da diferença espacial (magnitude da diferença entre g_s e VPD no eixo y) não possui efeito no surgimento e tamanho do loop de histerese.

Intercomparação da transpiração durante o El Niño 2015-2016 e períodos de clima regular

Em eventos de seca extrema na Amazônia sob influência do El Niño as temperaturas tendem a ser maiores e a umidade do ar menor, ou seja, o VPD é maior quando comparado a períodos considerados normais. As taxas de transpiração (velocidade de seiva – V_s) de oito espécies de terra-firme foram medidas durante o período do El Niño 2015-2016 e durante 2017, ano que pode ser considerado de clima regular. Foram comparados o tamanho dos loops de histerese entre V_s em função da temperatura foliar (T_{leaf}). Como visto anteriormente T_{leaf} possui padrões similares ao VPD. Algumas espécies tiveram comportamentos parecidos, onde o tamanho do loop de histerese diminuiu quando comparado o período de El Niño com a estação regular, enquanto outras espécies tiveram comportamento contrário ou não apresentaram variação (**Figs. 7, 8**). Nas **figuras 7 e 8** abaixo é possível visualizar que as espécies *E. cyathiformis*, *P. erythrochrysa* e *Goupia glabra* diminuíram o tamanho do loop de histerese quando comparado o El Niño 2015-2016 e a estação regular. De modo oposto, é possível observar que as espécies *Eschweilera* sp., *E. coriaceae* e *Luehea* sp. aumentaram o tamanho do loop de histerese na estação regular quando comparado com o mesmo período durante o El Niño 2015-2016. Nas espécies *P. anomala* e *P. filipes* não foi possível determinar visualmente estas diferenças (**Figs. 7, 8**).

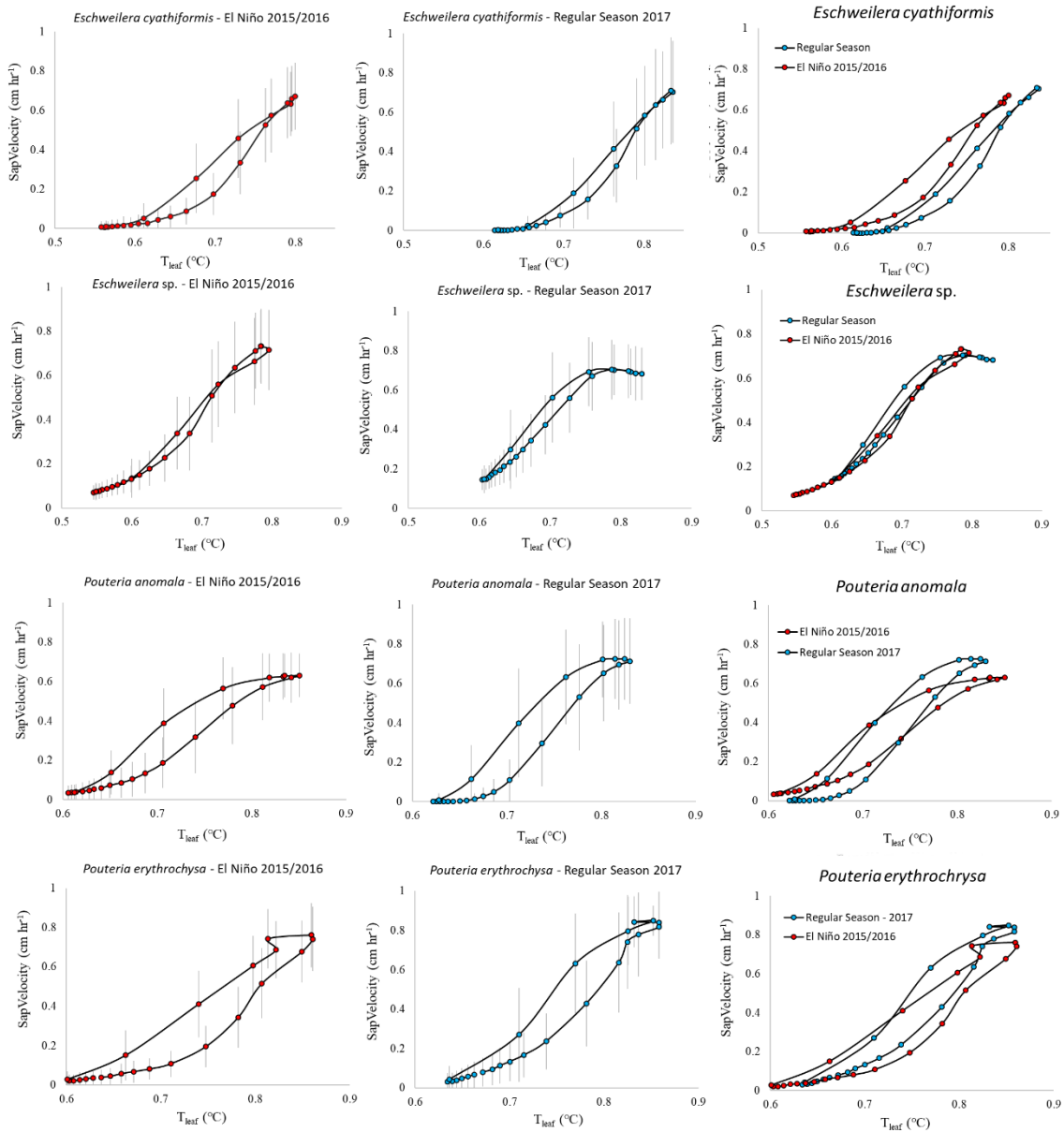


Figura 7 – Variação média por hora (período de 24 horas) das taxas de transpiração (SapVelocity) e seus respectivos desvios-padrão em função da temperatura foliar (T_{leaf}). Foram comparados os padrões de transpiração em função da temperatura foliar durante o El Niño 2015-2016 e a estação regular (período sem eventos atípicos). O fenômeno de histerese pode ser observado para todas as espécies analisadas nesta figura, sendo estas: *E. cyathiformis*; *Eschweilera sp.*; *P. anomala* e *P. erythrochrysa*.

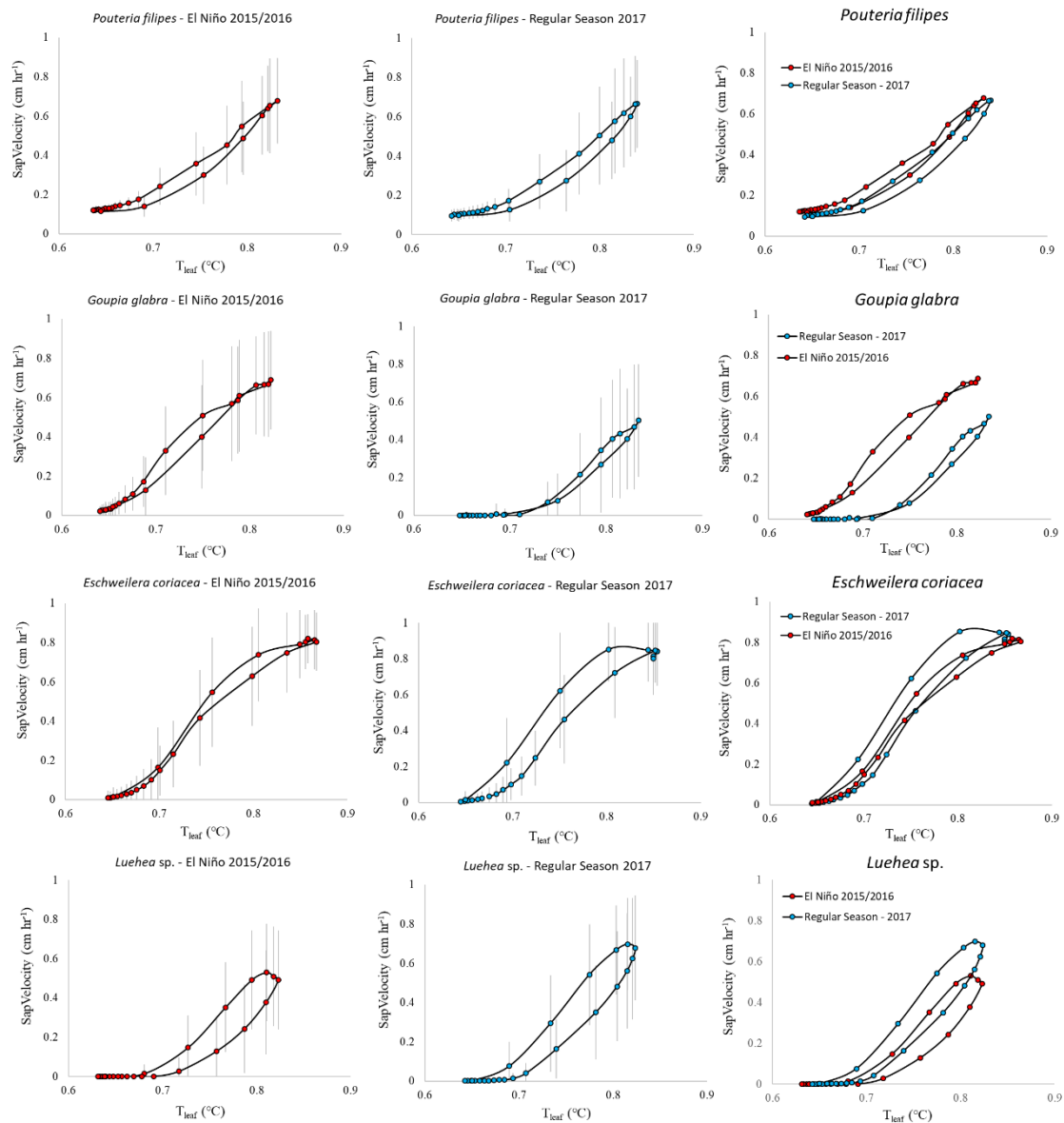


Figura 8 – Variação média por hora (período de 24 horas) das taxas de transpiração (SapVelocity) e seus respectivos desvios-padrão em função da temperatura foliar (T_{leaf}). Foram comparados os padrões de transpiração em função da temperatura foliar durante o El Niño 2015-2016 e a estação regular (período sem eventos atípicos). O fenômeno de histerese pode ser observado para todas as espécies analisadas nesta figura sendo estas: *P. filipes*; *Goupia glabra*; *E. coriacea* e *Luehea sp.*.

A área dos loops de histerese também foram calculados de modo quantitativo utilizando-se o método de Gauss (**Tabela 4**). Com isso pode-se confirmar em termos numéricos que as espécies *E. cyathiformis*, *P. erythrochrysa* e *Goupia glabra* diminuíram o tamanho do loop de histerese quando comparado o El Niño 2015-2016 e a estação regular (Diferença Positiva). Enquanto as espécies *Eschweilera sp.*, *E. coriacea* e *Luehea sp.* aumentaram o tamanho do loop de histerese na estação regular

quando comparado com o mesmo período durante o El Niño 2015-2016 (Diferença Negativa). Apesar de não ter sido atribuída nenhuma diferença para as espécies *P. anomala* e *P. filipes*, pelo método de Gauss pode-se verificar que apesar de pequena existe uma diferença, sendo que ambas aumentaram o tamanho do loop de histerese na estação regular quando comparado com o El Niño 2015-2016 (Diferença Negativa) (**Tabela 2**). Por meio do teste t de Student, não foi possível detectar diferença significativa nas áreas de histerese entre os dois períodos ($p=0,57$, 95% significância).

Tabela 2 – Tamanho das áreas dos loops de histerese durante o período de El Niño 2015-2016 e a estação regular, calculadas pelo método de Gauss (determinação de área de polígonos). Não foi possível detectar diferença entre os dois períodos pelo teste t Student ($p=0,57$).

| Espécie | Área do Loop – El Niño 2015-2016 | Área do Loop – Estação Regular 2017 | Diferença |
|---------------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|-----------|
| <i>Eschweilera cyathiformis</i> | 0.0166 | 0.0101 | 0.0065 |
| <i>Eschweilera</i> sp. | 0.0052 | 0.0098 | -0.0046 |
| <i>Pouteria anomala</i> | 0.0237 | 0.0277 | -0.0040 |
| <i>Pouteria erythrochrysa</i> | 0.0366 | 0.0285 | 0.0081 |
| <i>Pouteria filipes</i> | 0.0085 | 0.0106 | -0.0021 |
| <i>Goupia glabra</i> | 0.0084 | 0.0045 | 0.0039 |
| <i>Eschweilera coriaceae</i> | 0.0104 | 0.0262 | -0.0158 |
| <i>Luehea</i> sp. | 0.0182 | 0.0232 | -0.0050 |

Relação da transpiração com o DAP e a posição das árvores no dossel

Na equação 6 ($T = S_t * \Sigma_{pi} * V_{si}$), as taxas de transpiração podem ser estimadas para a floresta como um todo dividindo-se o fluxo de seiva (velocidade de seiva + área do xilema ativo) em classes de DAP. O gráfico apresentado na **figura 9** abaixo é possível verificar que não há relação entre a velocidade de seiva e o DAP ($R^2=0.0053$), das 16 espécies selecionadas na torre K-34.

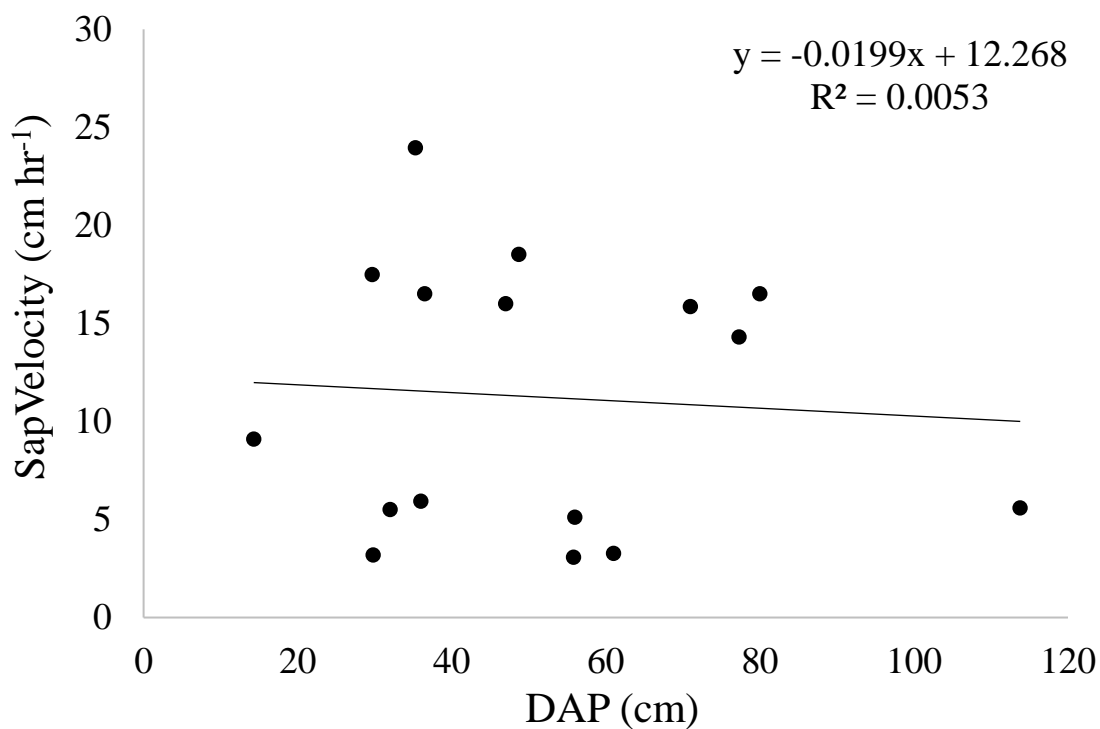


Figura 9 - Relação entre a velocidade de seiva e o diâmetro a altura do peito para 16 árvores no sítio da torre K-34 (ZF-2). As espécies selecionadas foram: *E. cyathiformis*; *Eschweilera* sp.; *P. anomala*; *P. erythrochrysa*; *P. filipes*; *Goupia glabra*; *E. coriacea*; *Luehea* sp.; *S. recurva*; *S. micrantum*; *E. globosa*; *B. grandis*; *M. sclerophylla*; *O. nigrensis*; *E. romeu-cardosoi* (total de 16 árvores-amostra).

Quando as espécies foram separadas nas categorias dossel e sub-dossel, classificando-se as árvores de acordo com o Índice de Iluminação de Copa (Synnott, 1979) foi encontrada uma diferença significativa entre as duas categorias ($p=0,031$; 95% prob.) na Análise de Variância (ANOVA) (**Figura 10**).

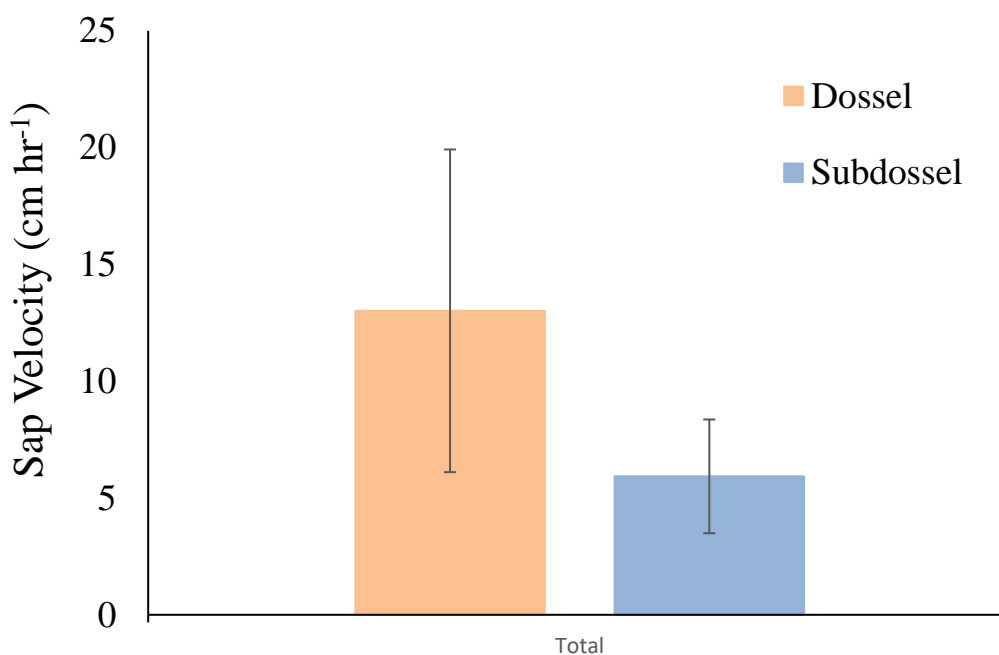


Figura 10 – Média da velocidade de seiva para as categorias Dossel e Sub-Dossel e seus respectivos desvios-padrão. A diferença entre as duas classes foi significativa a 95% de probabilidade ($p=0,031$)

Discussão

Fatores que influenciam a dinâmica da transpiração

A transpiração é dependente da condutância estomática (g_s) e do déficit de pressão de vapor (VPD) segundo a lei de Fick (Costa *et al.* 2010). Juntas estas duas variáveis (g_s e VPD), são responsáveis pelo fenômeno de histerese observado para transpiração tanto de florestas tropicais como de florestas temperadas (O'brien *et al.*, 2004; Zeppel *et al.*, 2004; Bretfeld *et al.*, 2018; Brum *et al.*, 2018). A diferença temporal entre o pico de condutância estomática e o pico do déficit de pressão de vapor pode ser considerado como o principal elemento regulador desta histerese (O'brien *et al.*, 2004). Neste estudo foi demonstrado que a condutância estomática possui padrões temporais similares com a radiação solar direta via ciclos circadianos, e o déficit de pressão de vapor possui padrões temporais similares com a temperatura foliar (T_{leaf}) via pressão de saturação de vapor (**Fig. 2 e 3**). Todas estas variáveis podem ser utilizadas para se analisar a dinâmica da transpiração, entretanto a maioria dos artigos que abordam o fenômeno de histerese a transpiração é apresentada em função do VPD e da radiação solar por conta da facilidade de coleta destas duas variáveis (O'brien *et al.*, 2004; Zeppel *et al.*, 2004; da Costa *et al.*, 2017; Bretfeld *et al.*, 2018; Brum *et al.*, 2018).

A **figura 11**, apresentada abaixo ilustra as variáveis que podem ser utilizadas para se estimar a transpiração tanto de florestas tropicais como de temperadas. Com apenas os dados de radiação solar e déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{air}) já é possível se compreender a dinâmica da transpiração (**Fig. 11-A**), sendo que o VPD_{air} e a radiação solar direta são variáveis relativamente fáceis de serem obtidas. No quadro **B** da **figura 11**, o VPD_{air} é substituído pela temperatura foliar (T_{leaf}) que é uma variável mais difícil de ser obtida, pois a copa árvore deve ser acessada. Na **Fig. 11-C**, a radiação solar foi substituída pela condutância estomática (g_s) aumentando-se gradativamente a precisão das estimativas de transpiração, pois em nível foliar a condutância estomática é essencial para se estimar a transpiração, segundo a lei de Fick (Costa *et al.* 2010). A **Fig. 11-D** é teoricamente o último nível de precisão para estimar a transpiração, onde as variáveis g_s e ΔVPD estão presentes. Em comparação com as outras, essas duas variáveis são difíceis de serem obtidas pois tanto a condutância estomática (g_s) quanto o ΔVPD são medidas em nível de copa. Para o cálculo do ΔVPD é necessário a temperatura do ar, a umidade relativa do ar e a temperatura foliar.

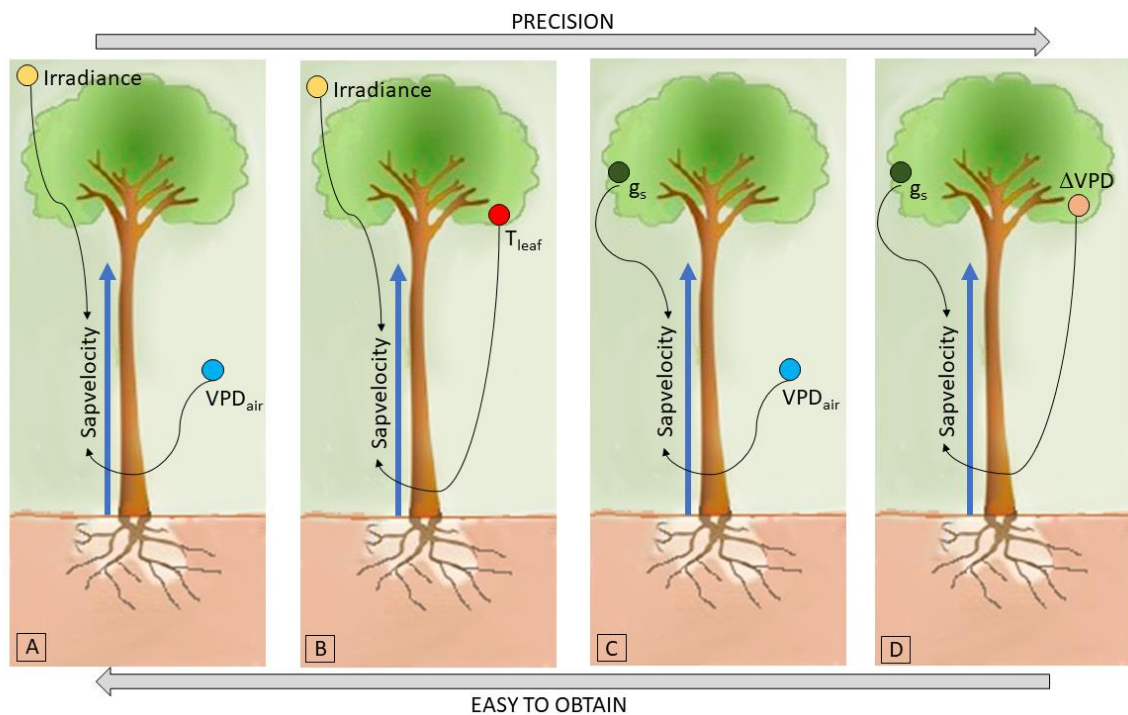


Figura 11 – Imagem ilustrativa sobre as variáveis relacionadas com a transpiração e suas respectivas escalas de facilidade de obtenção e precisão. Observa-se que as variáveis mais fáceis de serem obtidas são a radiação solar (*Irradiance*) e o déficit de pressão de vapor do ar (VPD_{air}) (**A**). No último nível temos a condutância estomática (g_s) e o ΔVPD onde são necessárias medidas em nível de copa e que aumentam a precisão das estimativas da transpiração, sendo contudo de difícil obtenção quando comparadas às demais variáveis.

Dinâmica da transpiração em eventos de seca extrema

Na Amazônia Central durante o El Niño 2015-2016 verificou-se que as taxas de transpiração de algumas espécies decresceu na medida em que o período seco se estendia (Fontes et al., 2018). Analisando os mesmos efeitos do El Niño 2015-2016 nas taxas de transpiração de árvores na Amazônia Oriental, Brum et al., 2018 verificou que as maiores frações foram encontradas durante o período seco quando comparado com o chuvoso. O tamanho dos loops de histerese também foram em média maiores durante o período seco quando comparado com o período chuvoso (Brum et al., 2018). Estas diferenças nas taxas de transpiração encontradas nos estudos de Fontes et al., 2018 e Brum et al., 2018, talvez possam ser explicadas pela estrutura e composição florística distinta nas duas áreas de estudo. Na Amazônia Oriental, o aumento da transpiração durante o El Niño pode estar associado a uma maior demanda evaporativa e a presença de raízes mais profundas, além do fenômeno de redistribuição hidráulica (Oliveira et al., 2005). Entretanto, Brum et al., 2018 demonstra que o VPD e a radiação solar desempenham um papel crítico na transpiração das árvores na Amazônia Oriental, sendo sua influência possivelmente maior que a umidade do solo.

Em florestas tropicais do Panamá verificou-se que a floresta madura também aumentou as taxas de transpiração durante o El Niño 2015 (Bretfeld et al., 2018). Talvez exista algum tipo de semelhança entre as florestas tropicais do Panamá e da Amazônia Oriental, sendo que as espécies estejam sujeitas a eventos de seca mais recorrentes e por isso as taxas de transpiração terem aumentado mesmo durante o El Niño (Dawkins, 1976). De fato, Amazônia Oriental possui uma estação seca mais prolongada (cinco meses) - precipitação média anual de 2000 mm ano⁻¹ (Saleska *et al.* 2003; Wu *et al.* 2017), quando comparada com a Amazônia Central (três meses) - precipitação média anual de 2500 mm ano⁻¹ (Araújo *et al.* 2002).

Dinâmica da transpiração em função do DAP

Neste estudo, foi observado uma baixa correlação entre a velocidade de seiva e o DAP. Contudo, é provável que esta relação tenha um maior grau de estreiteza na medida em que a velocidade de seiva (cm hr⁻¹) é substituída pelo fluxo de seiva (cm³ hr⁻¹), utilizando-se a equação 6 ($T = S_t * \sum_{pi} * V_{si}$) (Granier et al., 2000). Neste cálculo da

transpiração temos além da velocidade de seiva a área do xilema ativo, onde este possui uma relação positiva com o DAP (Aparecido et al., 2019).

Com os dados de inventário florestal e das taxas de transpiração por cada classe de DAP é possível se obter as estimativas de transpiração para a floresta como um todo. Neste estudo, verificou-se que as taxas de transpiração de árvores de dossel são maiores que as taxas de transpiração de árvores de sub-dossel, confirmando as observações de Brum et al., 2018, que analisou espécies de terra firme na Floresta Nacional do Tapajós. Árvores com maiores diâmetros e biomassa possuem maiores taxas de transpiração, devido em parte, as copas estarem em contato direto com a radiação solar (Rowland et al., 2015). Devido a isto, experimentos de exclusão de chuva (Esecaflor, Caxiuanã) demonstraram que as árvores com os maiores DAPs apresentaram as maiores taxas de mortalidade por falha hidráulica (Rowland et al., 2015). Sendo assim, mais estudos são necessários para verificar o comportamento das espécies, especialmente na Amazônia Central, uma vez que estas aparentam ser mais susceptíveis à eventos de seca quando comparado à outras regiões da Amazônia (Fontes et al., 2018).

Conclusão

A dinâmica da transpiração das espécies de terra firme selecionadas por este estudo é regida pelo fenômeno de histerese. A presença de um evento climático atípico como o El Niño não modificou este padrão. Não foi possível detectar diferenças entre as áreas dos loops de histerese observados entre o El Niño e a estação regular. Em nível foliar a dinâmica de transpiração pode ser entendida, em parte, utilizando-se quatro variáveis: o VPD que apresenta padrões similares com a temperatura foliar, e a condutância estomática que apresenta padrões similares com a radiação solar direta. A variável dendrométrica DAP não apresentou relação com a velocidade de seiva, mas a posição no dossel parece afetar significativamente esta taxa: árvores de dossel, apresentaram em média valores de velocidade de seiva maiores quando comparadas com árvores de sub-dossel. As espécies de árvores analisadas por este estudo são representativas da Amazônia Central, o que sugere que o fenômeno de histerese seja um marca intrínseca da dinâmica de transpiração da floresta.

CAPÍTULO 2

Padrões de histerese como proxy para a transpiração das árvores, temperatura foliar e interações ecofisiológicas durante o evento de El Niño 2015-2016 na floresta Amazônica

Gimenez, Bruno Oliva et al. *Hysteresis patterns as a proxy for tree transpiration, leaf temperature and ecophysiological interactions during the 2015-2016 El Niño event in the Amazon forest*. Capítulo preparado de acordo com as normas da revista *Frontiers in Plant Science*, special issue: *Water-use Efficiency: Advances and Challenges in a Changing Climate*.

Resumo

Com os cenários de mudança do clima, um entendimento do ciclo d'água de árvores individuais até escalas de paisagem se faz necessário para se prever as possíveis mudanças na estrutura da floresta. Neste estudo, apresentamos observações *in situ* de variáveis ambientais (radiação solar direta, temperatura do ar, e déficit de pressão de vapor), e variáveis fisiológicas (velocidade de seiva, condutância estomática e potencial hídrico foliar) e suas correlações com a temperatura foliar durante o evento de El Niño 2015-2016, em dois sítios de floresta madura na bacia Amazônica (próximos às cidades de Manaus e Santarém). Nosso estudo demonstra que as interações entre as variáveis ambientais e fisiológicas observadas podem ser explicadas pelo fenômeno de histerese. A diferença temporal entre o pico de condutância estomática (pico variando entre o final do período da manhã até o meio dia), e o pico do déficit de pressão de vapor (pico no começo da tarde) são os maiores reguladores dos padrões observados de histerese para a velocidade de seiva do xilema. A histerese entre a temperatura foliar (T_{leaf}) e a temperatura do ar (T_{air}) junto com a histerese entre a condutância estomática e a temperatura foliar parecem estar ligadas à estes padrões. Durante o evento de El Niño no biênio 2015-2016 as diferenças entre a temperatura do ar e a temperatura foliar alcançaram quase 5°C, onde geralmente T_{leaf} foi maior que T_{air} durante o período da manhã até o começo da tarde, e menor que T_{air} no final da tarde e à noite. Em Manaus, uma abordagem fisiológica mais relevante para estimar o déficit de pressão de vapor foi aplicada utilizando-se T_{leaf} ao invés de T_{air} , representando o verdadeiro gradiente de pressão de vapor entre a camada limítrofe da folha e a superfície do ar. Nossos resultados suportam a hipótese de que o fechamento parcial dos estômatos no período da tarde permite uma recuperação do potencial hídrico foliar, demonstrando também o efeito do déficit de pressão de vapor em manter taxas relativamente altas de transpiração neste mesmo período do dia.

Palavras-chave: florestas tropicais, condutância estomática, temperatura foliar, radiação solar direta, histerese.

Introdução

A evapotranspiração de ecossistemas terrestres envia para a atmosfera cerca de 62.000 km³ de água todos os anos, com as maiores frações associadas à transpiração das plantas (Jasechko *et al.* 2013). Na bacia Amazônica, cerca de 25-50% da precipitação é reciclada de volta para a atmosfera por meio da transpiração da floresta (Eltahir & Bras 1994; Chambers & Artaxo 2017), com implicações importantes para as interações entre a biosfera e a atmosfera (Araújo *et al.* 2002; Negrón-Juárez *et al.* 2007). Em cenários de mudança do clima, a resiliência da vegetação irá depender da sua capacidade em explorar os recursos hídricos (Grossiord *et al.* 2017), e um entendimento dos mecanismos do ciclo da água de árvores individuais até escalas de ecossistema serão necessários para prever futuras mudanças na estrutura da floresta (Chambers *et al.* 2014).

Na escala de uma folha, a transpiração depende essencialmente de dois fatores: o déficit de pressão de vapor (VPD) e a condutância estomática (g_s), de acordo com a lei de difusão de Fick (Costa *et al.* 2010). Embora numerosos fatores possam influenciar a condutância estomática, os mais importantes são luz, o VPD e a umidade do solo (Jarvis 1976; Jones 1998; Lloyd & Farquhar 2008; Daloso *et al.* 2017). Elevados valores de temperatura foliar (T_{leaf}) e VPD são conhecidos por induzir o fechamento dos estômatos onde as plantas buscam minimizar a perda excessiva de água (Farquhar 1978; Meinzer *et al.* 1993; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993; Oren *et al.* 1999b; McAdam, Sussmilch & Brodribb 2016; Brodribb, McAdam & Carins Murphy 2017). O grau de fechamento dos estômatos pode ser visto como uma ação para prevenir uma possível falha hidráulica enquanto ainda é possível absorver e fixar o CO₂ para evitar um outro problema conhecido como “morte pela fome”, onde a fotossíntese cessa (Adams *et al.* 2017). O fechamento dos estômatos limita a perda de água pela transpiração, e ao mesmo tempo regula indiretamente a temperatura foliar. As regiões tropicais possuem as menores variações de temperatura ao longo do ano em comparação com outras partes do globo, e por isto, podem ser particularmente sensíveis à mudança climática (Field *et al.* 2014). O aumento da temperatura e o VPD são dois fatores ambientais muito associados ao aumento da mortalidade das árvores nos trópicos (McDowell *et al.* 2018). Esses são pontos chave para pesquisas nos trópicos, além de serem uma maneira de expandir o nosso conhecimento acerca da dinâmica da água nas florestas tropicais.

O gradiente que regula o movimento de água nas árvores está ancorado pela disponibilidade de água no solo em uma ponta, e o VPD na outra. O VPD pode ser estimado indiretamente a partir de medidas da umidade relativa do ar (R_H) e a temperatura do ar (T_{air}) utilizando-se sensores meteorológicos (Ewers & Oren 2000). Entretanto, como T_{air} pode diferir em alguns graus de T_{leaf} , o uso de T_{leaf} ao invés de T_{air} para calcular o VPD (ΔVPD) resulta em uma representação mais acurada do verdadeiro gradiente de pressão de vapor entre a cavidade subestomática e a superfície da folha (Ewers & Oren 2000). Além disto, as medidas de T_{leaf} são vitais para uma melhor interpretação das respostas hidráulicas das plantas em relação às variáveis ambientais, além de desenvolver modelos mais acurados (Michaletz *et al.* 2016). Contudo, a velocidade de seiva xilemática (V_s), a temperatura foliar (T_{leaf}) e fatores ambientais tais como a luz, a temperatura do ar (T_{air}) e a umidade relativa são raramente medidos em conjunto, especialmente nos trópicos onde as diversas camadas do dossel são geralmente difíceis de acessar (Chave *et al.* 2005; Segura & Kanninen 2005). Devido à essas dificuldades, as respostas da transpiração das plantas às mudanças das condições ambientais ainda são altamente incertas nos modelos climáticos atuais como o “Modelo Sistema Terra” (*Earth System Model* – em inglês) (Jasechko *et al.* 2013).

Analisando a influência de alguns fatores ambientais sobre a transpiração de espécies vegetais, padrões horários de histerese entre a velocidade de seiva xilemática (V_s) e o VPD foram reportados com altas taxas de transpiração durante o período da manhã em comparação com o período da tarde (O'brien, Oberbauer & Clark 2004; Zeppel *et al.* 2004; Zhang *et al.* 2014). Adicionalmente, padrões anti-horários de histerese também foram observados em florestas tropicais e temperadas quando o fluxo de seiva xilemática foi plotado em função da irradiância (O'brien, Oberbauer & Clark 2004; Zeppel *et al.* 2004; Bretfeld, Ewers & Hall 2018). No caso da transpiração, é bem estabelecido que o fenômeno de histerese é influenciado pela diferença temporal entre a radiação solar, que tende a ter valores máximos entre o final da manhã e o meio-dia, e o VPD, que tende a ter valores máximos no começo da tarde (O'brien, Oberbauer & Clark 2004; Zeppel *et al.* 2004; Zhang *et al.* 2014; Novick, Miniati & Vose 2016). Além disso, o fenômeno de histerese entre o fluxo de seiva e variáveis ambientais também são influenciados pela água armazenada no tronco e a diferença de tempo entre a velocidade de seiva e a transpiração nas folhas, sendo um efeito da capacitância hidráulica e a resistência (Phillips *et al.*, 1997; Ward *et al.*, 2012). Contudo, experimentos de campo

em florestas tropicais capazes de medir tanto variáveis fisiológicas como ambientais em conjunto ainda são limitados.

Neste estudo, apresentamos observações *in situ* de variáveis ambientais (radiação solar direta, temperatura do ar e VPD) e fisiológicas (velocidade de seiva xilemática (V_s), condutância estomática (g_s) e potencial hídrico foliar (Ψ_L)) e suas correlações com a temperatura foliar (T_{leaf}), durante o El Niño 2015-2016. Com vistas a observar as interações entre as variáveis fisiológicas e as rápidas mudanças das condições climáticas na Amazônia (tais como chuvas rápidas e nuvens) foram coletados dados em uma alta frequência temporal (15-60 min) em dois sítios de floresta madura localizados na Amazônia oriental (Santarém) e central (Manaus). A hipótese deste trabalho é que a temperatura foliar é um dos principais fatores que influenciam na transpiração das árvores durante o El Niño 2015-2016. Como a temperatura foliar (T_{leaf}) pode diferir da temperatura do ar (T_{air}) em alguns graus, calculou-se as diferenças diárias entre estas duas variáveis ($T_{leaf}-T_{air}$ offset). Na análise de dados, o VPD também foi transformado no verdadeiro gradiente de pressão entre as folhas e o ambiente, substituindo T_{air} por T_{leaf} (obtendo-se ΔVPD) (Ewers & Oren 2000). Adicionalmente, os dados deste artigo foram utilizados para caracterizar os mecanismos ambientais e fisiológicos que controlam a transpiração do dossel.

Material e Métodos

Áreas de estudo

As atividades de campo ocorreram em dois sítios nos municípios de Manaus e Santarém, Brasil. Em Manaus, na Amazônia Central, foram selecionadas árvores que possuíam as copas próximas à torre K-34 para possibilitar a realização de medidas de condutância estomática e temperatura foliar. A torre K-34 possui 50 metros de altura e está localizada dentro dos limites da Reserva Biológica do Cuieiras, conhecida também como ZF-2, e contém aproximadamente 22.000 ha cercados por extensas áreas de floresta madura (Araújo *et al.* 2002). A pluviosidade média anual da região é de 2.500 mm ano⁻¹ com os meses mais secos concentrados entre julho e setembro (Araújo *et al.* 2002). Na torre K-34, os dados de campo foram coletados entre 01 de julho de 2015 e 01 de julho de 2017.

Em Santarém, no sítio da torre de fluxo K-67, localizada dentro dos limites da Floresta Nacional dos Tapajós com aproximadamente 527.000 ha, quatro árvores foram selecionadas utilizando-se o mesmo critério de proximidade das copas à torre. A torre K-67 está localizada à aproximadamente 6 km a oeste da rodovia BR-163 e 6 km a leste do rio Tapajós, em uma larga faixa de floresta contínua de norte a sul (Hutyra *et al.* 2007). A pluviosidade média anual da região é de ~2,000 mm ano⁻¹ e a estação seca é de aproximadamente 5 meses indo do meio de julho até o meio de dezembro (Saleska *et al.* 2003; Wu *et al.* 2017). Em Santarém, os dados de campo foram coletados entre 01 de abril de 2016 e 31 de dezembro de 2016.

Critério de seleção das espécies

Quatro espécies em Manaus e quatro espécies em Santarém foram selecionadas em áreas de platô (florestas de terra-firme; total de oito árvores). O critério de seleção das árvores foi baseado na proximidade das copas em relação às duas torres (K-34 em Manaus e K-67 em Santarém). Este método de escolha, possibilitou a medição de variáveis fisiológicas incluindo a velocidade de seiva xilemática na altura do diâmetro à altura do peito (DAP), temperatura foliar (T_{leaf}), condutância estomática (g_s), e potencial hídrico foliar (Ψ_L) de folhas no topo das copas, em conjunto com variáveis ambientais tais como radiação solar direta, temperatura do ar (T_{air}) e umidade relativa (R_H) acima do dossel.

Velocidade de seiva xilemática

Um sensor de fluxo de seiva (heat pulse sap velocity sensor - SFM1, ICT international®) foi instalado em cada árvore à 1,30 m de altura (posição do diâmetro à altura do peito – DAP) seguindo os protocolos previamente descritos por Christianson *et al.* (2017). O sensor - SFM1 consiste em uma agulha que emite pulsos de energia em intervalos de tempo pré determinados e outras duas agulhas com sensores capazes de determinar a velocidade de seiva do xilema. A equação utilizada para o cálculo da velocidade de seiva foi a seguinte:

$$V_S = \frac{k}{x} \ln \left(\frac{v_1}{v_2} \right) * 3600 \text{ cm hr}^{-1} \quad (1)$$

Onde: k é o índice de difusão termal na madeira molhada; x é a distancia entre a agulha que emite pulsos de energia (heater) e os sensores que determinam a velocidade de seiva; v_1 e v_2 estão relacionados ao aumento de temperatura em pontos equidistantes acima e abaixo da agulha que emite pulsos de energia (heater).

Medições de temperatura foliar (T_{leaf}), temperatura do ar (T_{air}), déficit de pressão de vapor (VPD) e radiação solar direta

Para medir a temperatura foliar, sensores infravermelhos (SI-111 para os analógicos ou SI-131 para os digitais) foram montados utilizando-se a estrutura das torres e posicionados com seus campos de visão voltados para o terço superior das copas das árvores que recebe luz direta do sol. Médias de cinco minutos de temperatura foliar (a partir de um intervalo de escaneamento de 10 segundos) foram gravados em um datalogger modelo CR-3000 para os sensores analógicos (Campbell Scientific®) e EM-50 para os sensores digitais (Decagon®). As posições de altura, distância até as copas e raio de visada dos sensores infravermelhos também foram coletados e estão descritos na **Tabela 1**. Para validar as medidas de temperatura foliar dos sensores infravermelhos nos dois sítios (Manaus e Santarém), também foram conduzidos experimentos utilizando adesivos termais (OM-CP-OCTTEMP-A Nomad®, Omega Engineering) acoplados diretamente na parte abaxial de folhas individuais. Os adesivos termais foram configurados para fazer medidas a cada 15 segundos e gravar a média destas observações a cada 5 minutos (Informação Suplementar **Fig. S1**). Adicionalmente, em Manaus foram coletados dados de radiação solar direta ($W m^{-2}$), a cada 5 minutos na altura de 35 metros, próximo à camada superior do dossel (modelo SPN1-Sunshine Pyranometer (Delta-T Devices®). Os dados de temperatura do ar (T_{air}) e umidade relativa (R_H) foram obtidos utilizando-se um termohigrômetro (modelo HC2S3, Campbell Scientific®) instalado à 51 metros de altura na estrutura da torre K-34.

Em Manaus na torre K-34, uma abordagem mais relevante em termos fisiológicos foi adotada para estimar o VPD (kPa). A equação de Tetens foi utilizada para se calcular a pressão de saturação de vapor na atmosfera (e_o) por meio das variáveis temperatura do ar (T_{air}) e umidade relativa do ar (RH_o) (Monteith and Unsworth, 2007) (**Equação 2**). Para o cálculo da pressão de vapor dentro da cavidade subestomática e_i) também foi utilizada a equação de Tetens porém substituindo a temperatura do ar (T_{air}) pela temperatura foliar (T_{leaf}) (**Equação 3**). Posteriormente foi

calculado o déficit de pressão de vapor (ΔVPD) por meio da diferença entre a cavidade subestomática da folha ($e_i * RH_i$) e a atmosfera ($e_o * RH_o$). (**Equação 4**). RH_i é a umidade relativa dentro da cavidade subestomática onde assume-se que é igual a 1 (100% de Saturação) (Ward and Bunce, 1986; Buckley et al., 2017; Cernusak et al., 2018). RH_o é a umidade relativa na atmosfera coletada com um termohigrômetro e seus valores podem variar de 0 a 1.

$$e_o = 0.611 * 10^{\left(\frac{7.5 * T_{air}}{T_{air} + 237.3}\right)} \quad (2)$$

$$e_i = 0.611 * 10^{\left(\frac{7.5 * T_{leaf}}{T_{leaf} + 237.3}\right)} \quad (3)$$

$$\Delta VPD = (e_i * RH_i) - (e_o * RH_o) \quad (4)$$

Onde: e_o é a pressão de saturação de vapor na atmosfera em kPa; e_i é a pressão de saturação dentro da câmara subestomática em kPa; RH_o é a umidade relativa do ar expressa em valores decimais; RH_i é a umidade relativa dentro da câmara subestomática onde assume-se ser igual a 1; ΔVPD é a diferença do déficit de pressão de vapor entre a câmara subestomática ($e_i * RH_i$) e a atmosfera ($e_o * RH_o$) em kPa; T_{air} é a temperatura do ar e T_{leaf} é a temperatura foliar em graus Celsius ($^{\circ}C$).

Medições de condutância estomática (g_s)

Observações diárias de g_s foram feitas em folhas expostas ao sol no topo do dossel acessíveis a partir das torres de fluxo (K-34 em Manaus e uma torre com plataformas distante cerca de 1 km da torre triangular K-67 em Santarém). Apesar da proximidade da copas das árvores da torre K-67, não foi possível acessar as folhas diretamente, por isso utilizou-se a estrutura de uma torre de plataformas distante cerca de 1 km. Em Manaus, curvas diárias de g_s foram medidas a partir de folhas individuais de 6:00 às 18:00 utilizando um sistema de trocas gasosas (modelo Li-Cor 6400 XT, Li-Cor, Lincoln®, NE, USA). A concentração do CO_2 de referência do Li-Cor 6400 XT, foi mantida constante em todo experimento em $400 \mu mol mol^{-1}$. A temperatura foliar (T_{leaf}) e a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foram calibrados a cada 15 minutos para combinar com as condições ambientais. Em Santarém, estimativas de g_s foram

obtidas a partir de folhas individuais a cada 2 minutos durante todo o dia utilizando-se um sistema de porômetro foliar (modelo SD-1, Decagon Devices®, WA, USA).

Medidas de Potencial Hídrico Foliar (Ψ_L)

Medições horárias do potencial hídrico foliar (Ψ_L) (de 6:00 às 18:00) de folhas saudáveis, sem condensação de água na superfície, das espécies *P. anomala*, *P. erythrochrysa* e *C. longipendula* foram conduzidas em Manaus utilizando-se uma bomba de Scholander (modelo 1000, PMS Instrument Company ®) conectada à um cilindro de nitrogênio de alta pressão. Pequenos galhos da parte superior da copa das árvores foram removidos e classificados segundo o Índice de Iluminação da Copa proposto por Synnott (1979) (**Tabela 1**). Ψ_L foi imediatamente determinado ao nível do solo utilizando-se uma única folha por galho, cortando-se o pecíolo com um estilete e inserindo a folha dentro da câmara e após um aumento de pressão dentro da câmara, os valores foram anotados em um caderno de campo após as primeiras bolhas de água serem visualizadas.

Tabela 1 - Índice de Iluminação da Copa proposto por Synnott (1979) e as espécies utilizadas em Manaus para os experimentos de 12 horas (curvas diárias) de potencial hídrico foliar.

| Espécie | Altura (m) | Índice de Iluminação da Copa (Adaptado de Synnott, 1979) |
|-------------------------------|------------|---|
| <i>Pouteria anomala</i> | 31,0 | 4 – Copa completamente exposta à luz vertical (árvore emergente) |
| <i>Couepia longipendula</i> | 23,9 | 2b – Copa com alguma incidência de luz lateral |
| <i>Pouteria erythrochrysa</i> | 29,3 | 3b – Copa na altura do dossel, mas sem iluminação total |

Análise de Dados

Todas as séries temporais, regressões lineares, sigmoidais e não lineares foram ajustadas utilizando os softwares IGOR Pro® versão 6.3 (WaveMetrics, Inc. USA) e R versão 3.0.2 (R Development Core Team, 2013) (**Figs. 1-9** e **S1-4**). Adicionalmente, foram calculadas as diferenças diárias entre a temperatura foliar e a temperatura do ar ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ offsets) durante o período de El Niño no ano de 2015. As relações entre T_{leaf} e T_{air} também foram demonstradas utilizando estimativas de densidade de kernel (two-

dimensional kernel density) baseada na função *kde2d* disponível no pacote (MASS) para o software R (**Fig. 2b**). Regressões logísticas de quatro parâmetros foram ajustadas utilizando-se um intervalo de dados de 15 minutos para V_s em função de T_{leaf} para as espécies *E. cyathiformis*, *P. anomala*, e *P. erythrochrysa* em Manaus, e *E. uncinatum*, *Lecythis* sp. e *C. xinguensis* em Santarém (Informação Suplementar **Fig. S3**). Padrões diários de V_s em função de T_{leaf} também foram ajustados durante os períodos da manhã (função sigmoide) e vespertino/noite (função não linear) (Informação Suplementar **Fig. S4**).

Resultados

Velocidade de seiva do xilema (V_s), temperatura foliar (T_{leaf}) e déficit de pressão de vapor (ΔVPD)

Séries temporais de quatro dias foram ajustadas para V_s em função de T_{leaf} , VPD e R_H para a espécie *Eschweilera cyathiformis* em Manaus e V_s em função de T_{leaf} para *Lecythis* sp. em Santarém (**Fig. 1**). Apesar das expectativas de um atraso significativo devido a considerável distância vertical entre as observações de V_s (próximo ao DAP) e T_{leaf} (na parte superior da copa), as duas variáveis aparentemente seguiram os mesmos padrões de variação temporal, tanto durante o dia como à noite, em todas as árvores estudadas (**Fig. 1a, f**). Adicionalmente, séries temporais normalizadas (com valores variando entre 0-1) de V_s e T_{leaf} de seis árvores (três em Manaus e três em Santarém) durante um período de dois meses também demonstraram graficamente esta similaridade (Informação Suplementar **Fig. S2**). Esta similaridade temporal entre V_s - T_{leaf} também foi observada durante a noite quando T_{leaf} e V_s decrescem juntos (vide **Fig. 1a, d** e **Fig. S2**). Além disso, correlações temporais também foram observadas para V_s - VPD (**Fig. 1b**), enquanto R_H apresentou variações diárias opostas em relação à V_s oscilando entre 98% até 60% (~ 38% de variação) (**Fig. 1c**).

Os padrões diários da radiação solar direta diferiram dos padrões de T_{leaf} , especialmente durante o período da tarde (**Fig. 1d, e**). Em média, a radiação solar direta apresentou um pico durante o final da manhã até o meio dia (10:48 em média em Manaus) com uma queda constante durante o período da tarde (**Fig. 1e**). Em contraste, os padrões de T_{leaf} e ΔVPD apresentaram um pico durante o começo da tarde (13:10 em média em Manaus), mantendo elevados valores até o final da tarde (**Figs. 1a, b**). Por fim, em Manaus, em média, um atraso de 2 hr e 22 min ocorreu durante os picos de radiação solar direta e T_{leaf} durante o El Niño no ano de 2015.

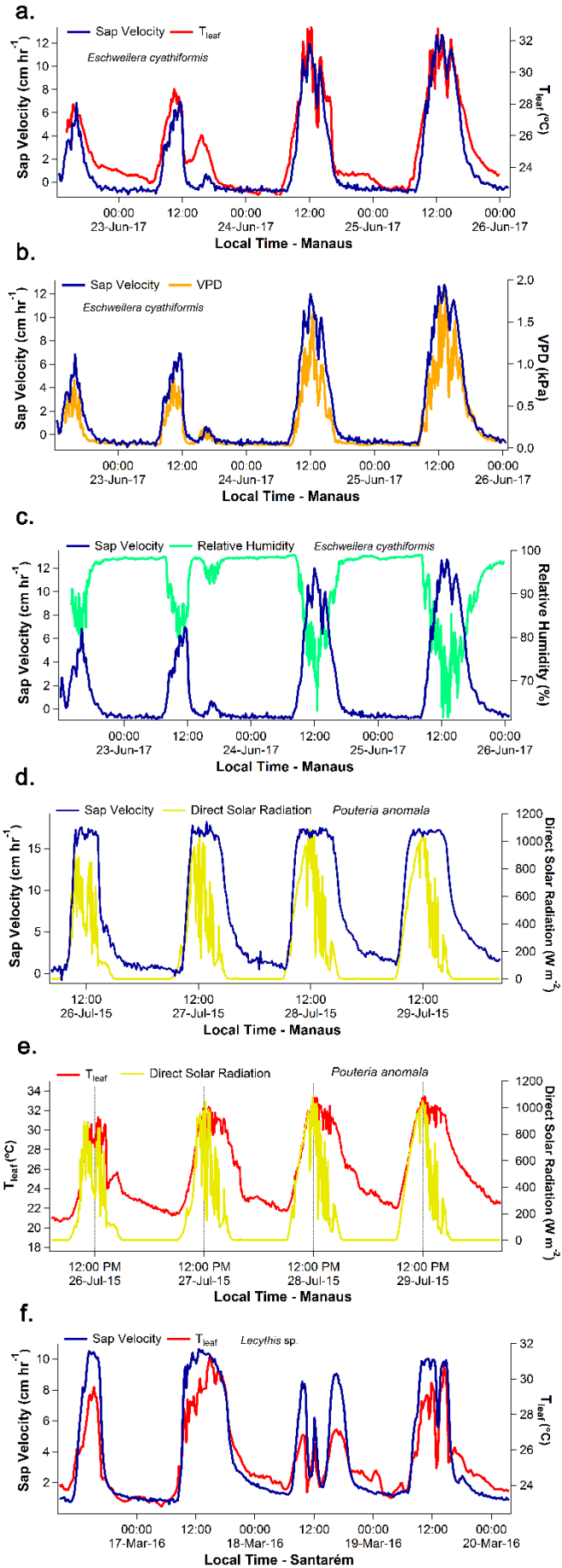


Figura 1. Séries temporais de quatro dias demonstrando as similaridades entre variáveis fisiológicas e ambientais de árvores tropicais em Manaus e Santarém. Exemplos de correlações temporais entre a velocidade de seiva xilemática (sap velocity) e a temperatura foliar (T_{leaf}) são demonstrados em **(a, f)**. Correlações similares foram observadas entre a velocidade de seiva xilemática (sap velocity) e o VPD, e a velocidade de seiva xilemática e a umidade relativa do ar (R_H) **(b, c)**. Um desacoplamento temporal pode ser visualizado na imagem **(d)** entre a velocidade de seiva xilemática e a radiação solar direta (direct solar radiation). Os padrões contrastantes entre a radiação solar direta e a temperatura foliar também podem ser vistos em **(e)**.

Relações entre a temperatura foliar (T_{leaf}) e a temperatura do ar (T_{air})

Os valores máximos de T_{leaf} durante o El Niño no ano de 2015 foram observados nos meses de setembro e outubro de 2015 (**Fig. 2**). Os valores de T_{leaf} de todas as árvores em Manaus exibiram uma relação positiva e linear com T_{air} ($R^2= 0,82$ para *C. longipendula* e *P. erythrochrysa*) ($R^2= 0,88$ para *P. anomala*). Entretanto, em alguns dias do ano de 2015, os valores de T_{leaf} chegaram a ser maiores que 4°C em relação à T_{air} (**Fig. 2**). A linha de base 1:1 apresentada na **Fig. 2b** foi útil para visualizar o desvio entre T_{leaf} e T_{air} , e juntamente com o gráfico de dispersão com a densidade de pontos permitiu a interpretação de que a maior densidade de observações está situada na faixa entre $23 - 26^\circ\text{C}$ com a maioria dos valores de T_{leaf} menores do que T_{air} . Este intervalo deve estar relacionado ao período noturno, onde os valores mais baixos de T_{air} e T_{leaf} são observados.

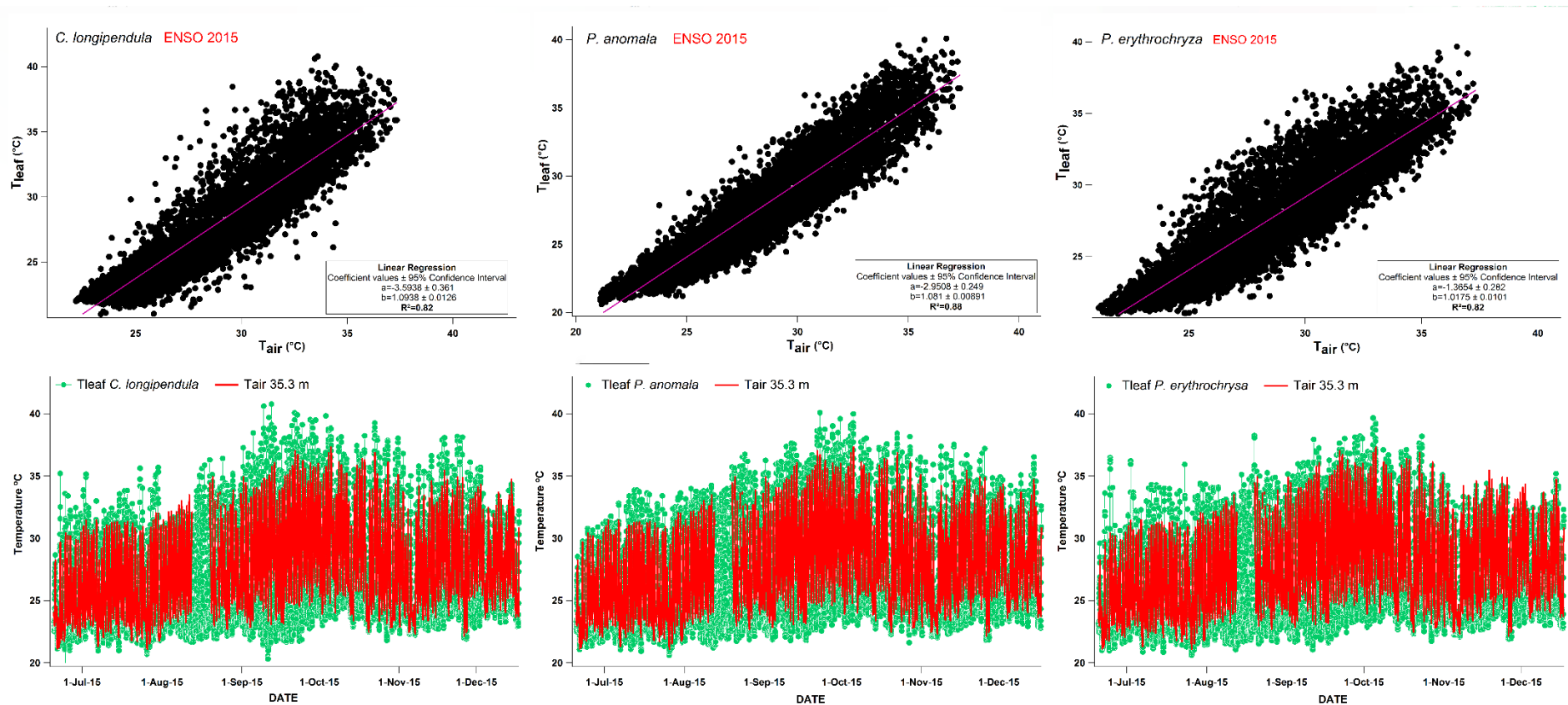


Figura 2. Regressão linear ajustada entre a temperatura foliar (T_{leaf}) e a temperatura do ar (T_{air}) para *C. longipendula*, *P. anomala* e *P. erythrochrysa* ($R^2 = 0.82$; 0.88 e 0.82, respectivamente) durante o ano de 2015 (julho a dezembro) no sítio da torre K-34 (Manaus). Durante os meses de setembro e outubro, as temperaturas foliares (T_{leaf}) chegaram próximo aos 40°C em todas as árvores estudadas. Os valores de temperatura foliar para todas as espécies analisadas foram sempre maiores que a temperatura do ar durante o período de El Niño em 2015.

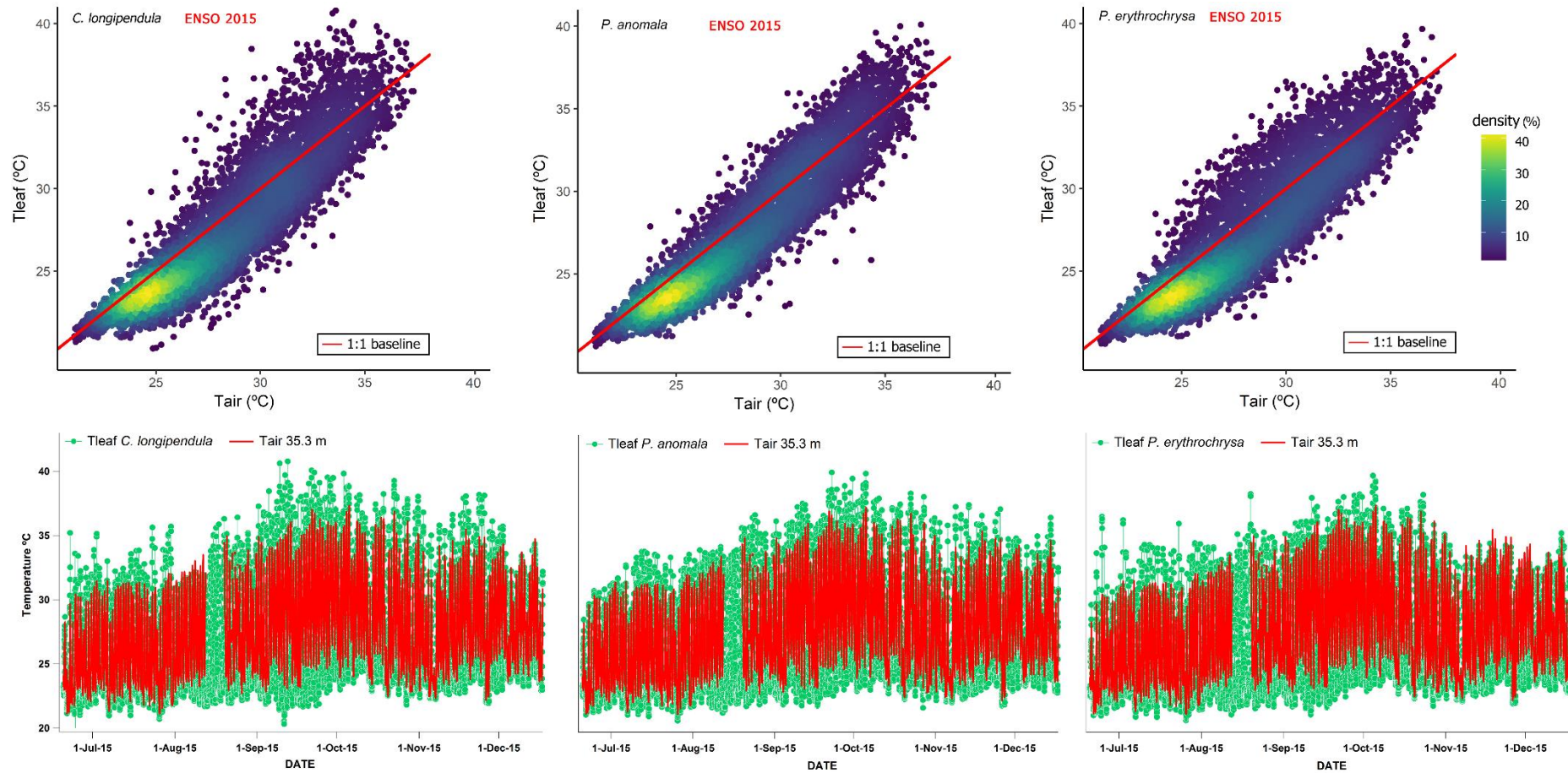


Figura 2b. Gráfico de dispersão utilizando o método de densidade de pontos de kernel, onde é possível visualizar que as observações de T_{leaf} e T_{air} se sobrepõe à taxas máximas entre 23 – 26°C (40% de densidade de pontos) com a maioria dos valores de T_{leaf} menores que T_{air} .

Adicionalmente, padrões de histerese entre T_{leaf} e T_{air} também foram observados para todas as árvores estudadas em Manaus (**Fig. 3**). Com base em diferentes dias selecionados aleatoriamente durante 2015, observou-se que durante o período da manhã até o meio da tarde, T_{leaf} foi predominantemente maior do que T_{air} ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ positivo) (**Fig. 4**). Em contraste, T_{air} foi predominantemente maior do que T_{leaf} durante o final da tarde e à noite ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ negativo). Esses padrões também foram confirmados com as médias horárias calculadas para Manaus durante todo o período de El Niño no ano de 2015 (total de 6 meses – julho à dezembro). As diferenças de $T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ (T_{leaf} menos T_{air}) representada nas **Figs. 3 e 4**, alcançaram os máximos valores positivos durante o dia (+4 °C), e valores negativos durante a noite (-4 °C).

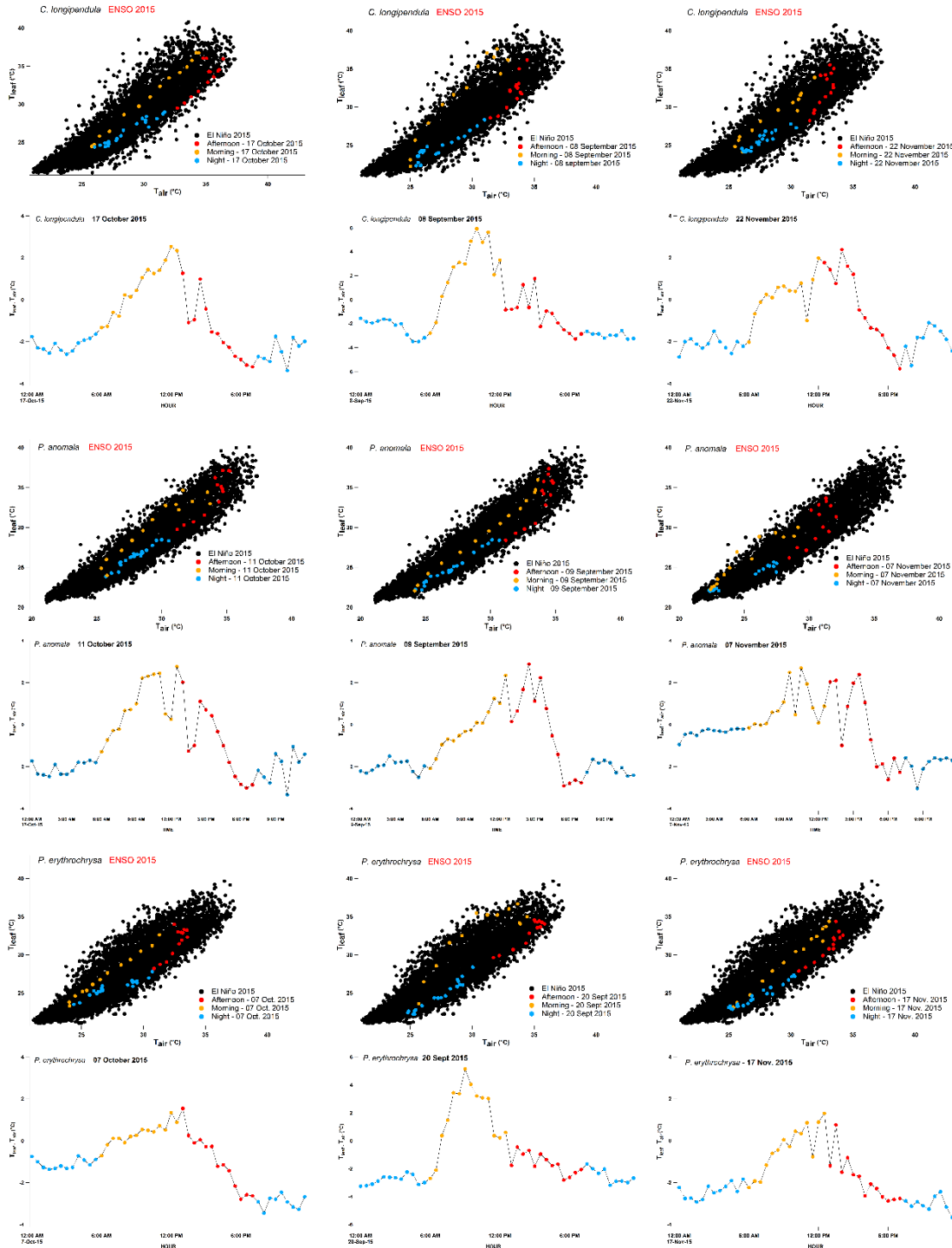


Figura 3. Relação entre a temperatura foliar (T_{leaf}) de diferentes espécies e a temperatura do ar (T_{air}) na Amazônia Central (pontos pretos – médias de 30 minutos). Padrões de histerese no sentido horário de T_{leaf} em função de T_{air} foram observadas para um único dia, selecionado aleatoriamente, e separado nos períodos da manhã, tarde e noite. Os pontos coloridos de laranja representam o período da manhã (6:00 a 12:30) de

um único dia, os pontos vermelhos representam o período da tarde (13:00 a 19:00), e o pontos azuis representam o período noturno (19:30 a 5:30). A diferença entre T_{leaf} e T_{air} ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$) também é mostrada na figura para cada dia no qual o fenômeno de histerese está representado.

EL NIÑO 2015 - HOURLY AVERAGES (June to December 2015)

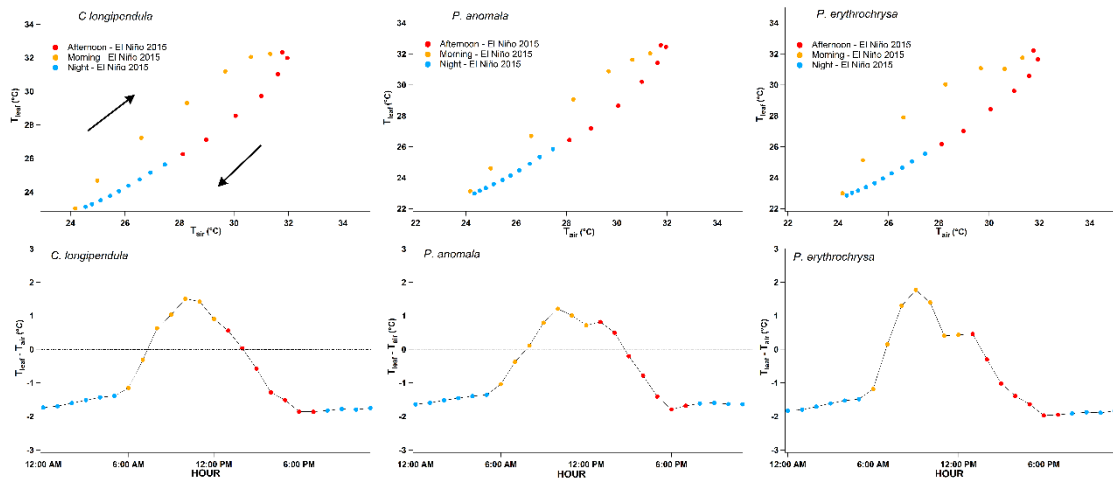


Figura 4. Médias horárias para todo o período de El Niño no ano de 2015 entre a temperatura foliar (T_{leaf}) e a temperatura do ar (T_{air}) para *C. longipendula*, *P. anomala* e *P. erythrochrysa* em Manaus. Um forte padrão de histerese entre T_{leaf} e T_{air} pode ser observado em todas as árvores analisadas na figura 3, em Manaus. Além disso, médias horárias das diferenças entre T_{leaf} e T_{air} ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ offset) para todo o período (agosto à dezembro de 2015) também são demonstradas. Para o ano de 2015, em média a temperatura foliar (T_{leaf}) foi maior que a temperatura do ar (T_{air}) durante o meio da manhã até o começo da tarde, e a temperatura do ar foi maior que a temperatura foliar no meio da tarde, noite e começo da manhã.

Quando o VPD foi calculado utilizando tanto T_{air} (VPD_{air}) como T_{leaf} (ΔVPD) (**Fig. 5**) por espécies em Manaus, o coeficientes angulares (β) dessas duas variáveis ficaram próximos de 1 quando essas foram plotadas uma em função da outra (*C. longipendula* $\beta=1,023\pm 0,005$; *P. erythrochrysa* $\beta=0,969\pm 0,003$; *P. anomala* $\beta=0,997\pm 0,004$). Esses resultados demonstram que quando incluirmos todos os dados (dia e noite), nenhuma diferença entre o VPD_{air} e o ΔVPD pode ser observada. Isto

talvez seja devido à um possível balanço entre as diferenças de T_{leaf} e T_{air} , onde durante o dia T_{leaf} é predominantemente maior que T_{air} , e durante a noite é observado o oposto.

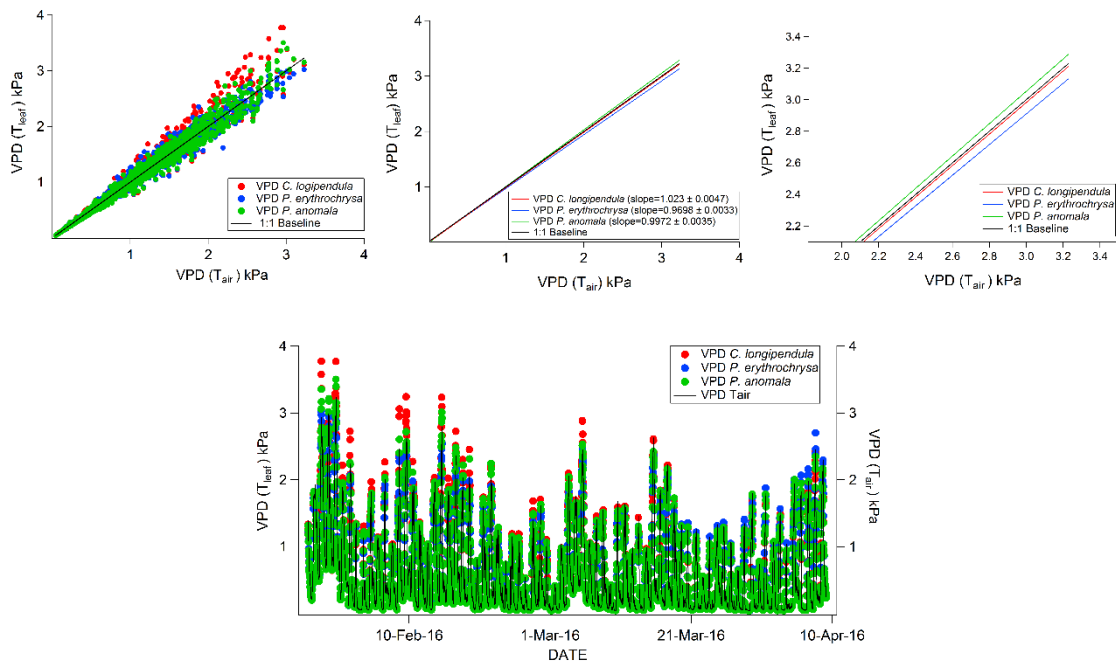


Figura 5. Intercomparação entre o déficit de pressão de vapor (VPD) estimado utilizando a temperatura do ar (VPD_{air}) e o VPD estimado utilizando a temperatura foliar (ΔVPD) por espécie em Manaus. O desacoplamento observado entre a temperatura foliar (T_{leaf}) e a temperatura do ar (T_{air}) representado pelos padrões de histerese mostrados nas figuras 3 e 4, também influenciam os padrões de VPD apresentados nesta figura. Este desacoplamento entre a temperatura da folhagem e do ar (mostrados nas figuras 3 e 4) pode servir como direcionamento para novas abordagens nos modelos climáticos atuais utilizando-se, por exemplo, T_{air} e T_{leaf} para observações ecofisiológicas.

Padrões diários de histerese entre V_s - T_{leaf} , V_s -VPD e V_s -radiação solar direta

Dentro do período de aproximadamente 1 ano de duração do El Niño (julho de 2015 a junho de 2016) foram selecionados aleatoriamente uma semana de dados de V_s e plotados em função de T_{leaf} , VPD e radiação solar direta (**Figs. 6, 7**). V_s apresentou uma relação sigmoideal com T_{leaf} e VPD incluindo um aumento sensível, um ponto de inflexão e um platô. Quando a velocidade de seiva (V_s) atingiu seus valores máximos para cada espécie (platô), observou-se que ela tornou-se insensível a novos aumentos de

$T_{\text{leaf}}/\text{VPD}$ (Figs. 6, 7). O padrão sigmoide foi observado em todas as árvores estudadas (Informação Suplementar Fig. S3), embora os valores máximos de V_s diferiram entre espécies de 8 até 24 cm hr^{-1} . De modo mais detalhado, os padrões diários de V_s - T_{leaf} mostraram um aumento sigmoide em V_s durante o período da manhã seguido por uma diminuição não linear durante e o período da tarde e à noite (Informação Suplementar Fig. S4). Além disso, um evidente padrão horário de histerese foi observado entre V_s - T_{leaf} e V_s -VPD com respostas mais sensíveis à temperatura no período da manhã em comparação aos períodos da tarde e da noite (Figs. 6, 7). Em Manaus, as diferenças de V_s entre os períodos da manhã e da tarde alcançaram o seu máximo entre as temperaturas foliares (T_{leaf}) entre 29 e 32 °C. Para as árvores em Santarém, as diferenças máximas nos valores de V_s durante os períodos da manhã e da tarde ocorreram em temperaturas foliares menores, 24 °C a 28 °C.

Em Manaus, o gráfico de dispersão entre V_s -radiação solar direta revelou um padrão de histerese anti-horário, no mesmo dia do padrão horário de histerese entre V_s -VPD (Fig. 7). Para a mesmo valor de radiação solar direta no eixo x, valores maiores de V_s foram observados à tarde em comparação com o período da manhã. As diferenças de V_s entre o período da tarde e da manhã alcançaram valores máximos entre 200 W m^{-2} até 400 W m^{-2} (Fig. 7).

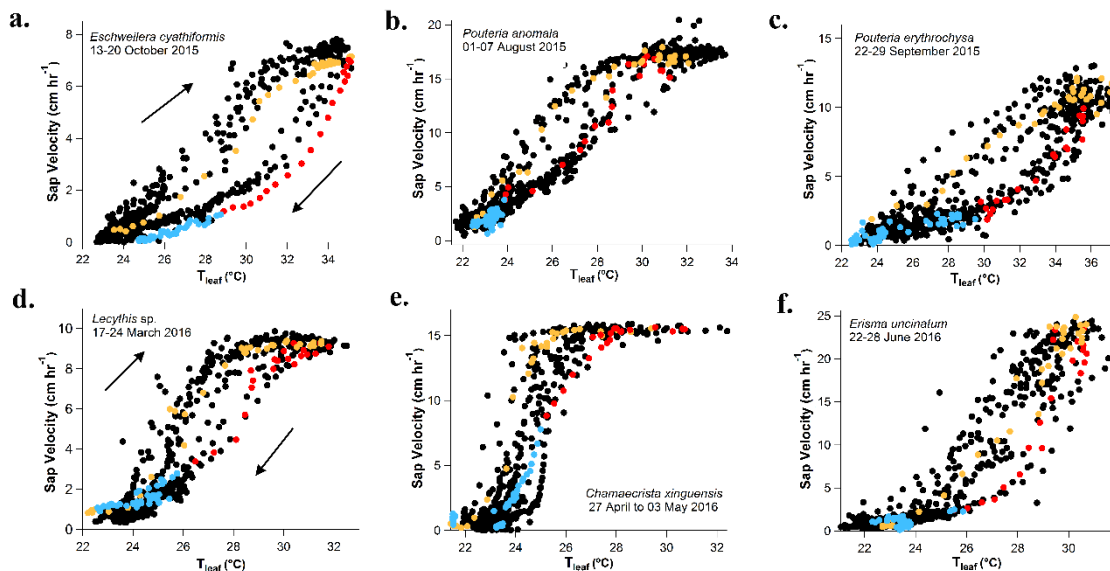


Figura 6. Gráficos de dispersão com 15 minutos de intervalos de coleta (dentro de 1 semana) demonstrando o fenômeno de histerese para um único dia entre a velocidade de seiva xilemática (Sap Velocity) em função da temperatura foliar (T_{leaf}) para três espécies diferentes em Manaus (a-c), e três espécies diferentes em Santarém (d-f). Para

um único dia selecionado aleatoriamente (dentro de um intervalo de 1 semana), os dados foram separados em três períodos: manhã (pontos laranjas - 6:00-14:00), tarde (pontos vermelhos - 14:15-19:00), e noite (pontos azuis - 19:15-5:45).

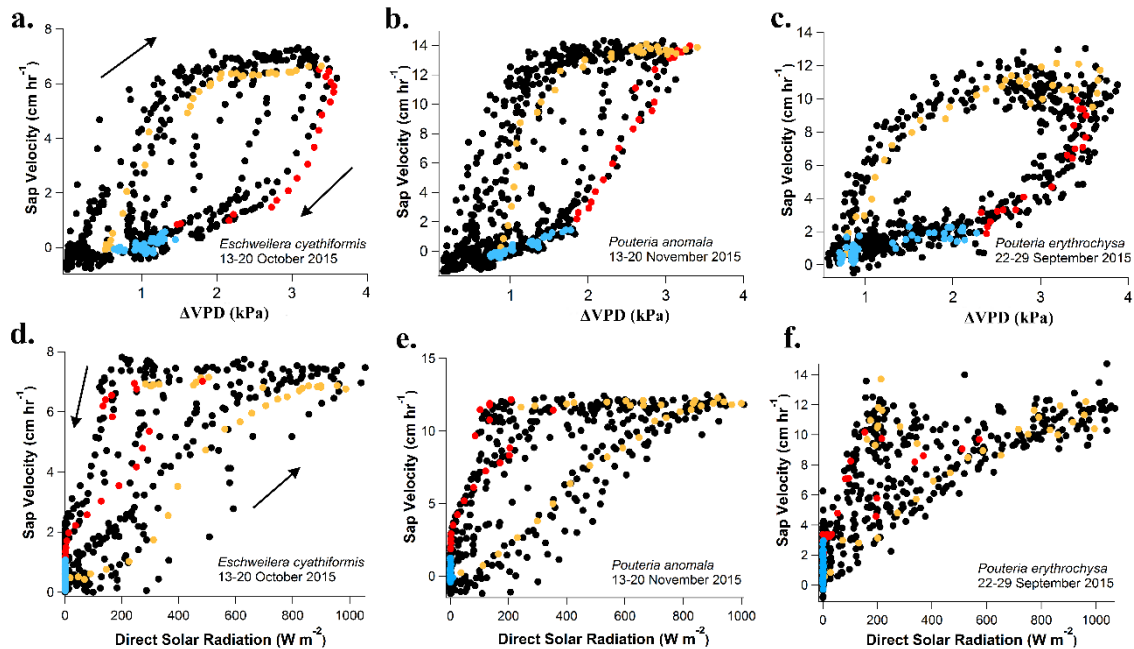


Figura 7. Gráficos de dispersão com 15 minutos de intervalos de coleta (dentro de 1 semana) demonstrando o fenômeno de histerese no sentido horário entre a velocidade de seiva xilemática (Sap Velocity) e o déficit de pressão de vapor entre o ar e a superfície da folha (Δ VPD) para três espécies diferentes em Manaus (**a-c**). Utilizando-se os dados da mesma semana observou-se um padrão de histerese anti-horária entre a velocidade de seiva (Sap Velocity) e a radiação solar direta (direct solar radiation) (**d-f**). O fenômeno de histerese tanto no sentido horário como no sentido anti-horário foram observados exatamente no mesmo dia. Para este dia os dados foram separados nos períodos da manhã (pontos laranjas - 6:00-14:00), tarde (pontos vermelhos - 14:15-19:00), e noite (pontos azuis - 19:15-5:45).

Padrões diários de histerese entre g_s-T_{leaf} e Ψ_L-T_{leaf}

Padrões horários de histerese foram observados para g_s-T_{leaf} em Manaus e Santarém (**Fig. 8**). Para os mesmos valores de T_{leaf} no eixo x, a condutância estomática (g_s) das espécies *E. cyathiformis* e *Manilkara* sp. foram maiores no eixo y durante a manhã em comparação com o período da tarde. Os valores máximos de condutância (g_s)

ocorreram nas temperaturas foliares (T_{leaf}) de 33,3 °C em Manaus e 32,6 °C em Santarém.

Em Manaus curvas diárias (total de 12 horas) de potencial hídrico foliar (Ψ_L) foram feitas utilizando-se três árvores junto com as medidas de T_{leaf} (**Tabela 2**) com vistas a observar um possível padrão de histerese similar àqueles observados entre V_s , g_s , T_{air} , T_{leaf} , e VPD. Um padrão de histerese anti-horária foi observada entre Ψ_L e T_{leaf} (**Fig. 9**). Para os mesmos valores de T_{leaf} no eixo x, Ψ_L é mais negativo durante o período da manhã em comparação com o período da tarde. Durante o mês de setembro de 2015 (pico do fenômeno de El Niño na região Amazônica) o menor valor de Ψ_L para a espécie *C. longipendula* foi -1.1 MPa com uma temperatura foliar (T_{leaf}) de 36 °C (10:00 hora local), e -1.8 MPa para a espécie *P. erythrochrysa* (T_{leaf} de 35°C; 10:00 hora local). Durante o mês de julho de 2015, o menor valor de Ψ_L para a espécie *P. anomala* foi -2.7 MPa com uma temperatura foliar de 32 °C (14:00 hora local; **Fig. 9**).

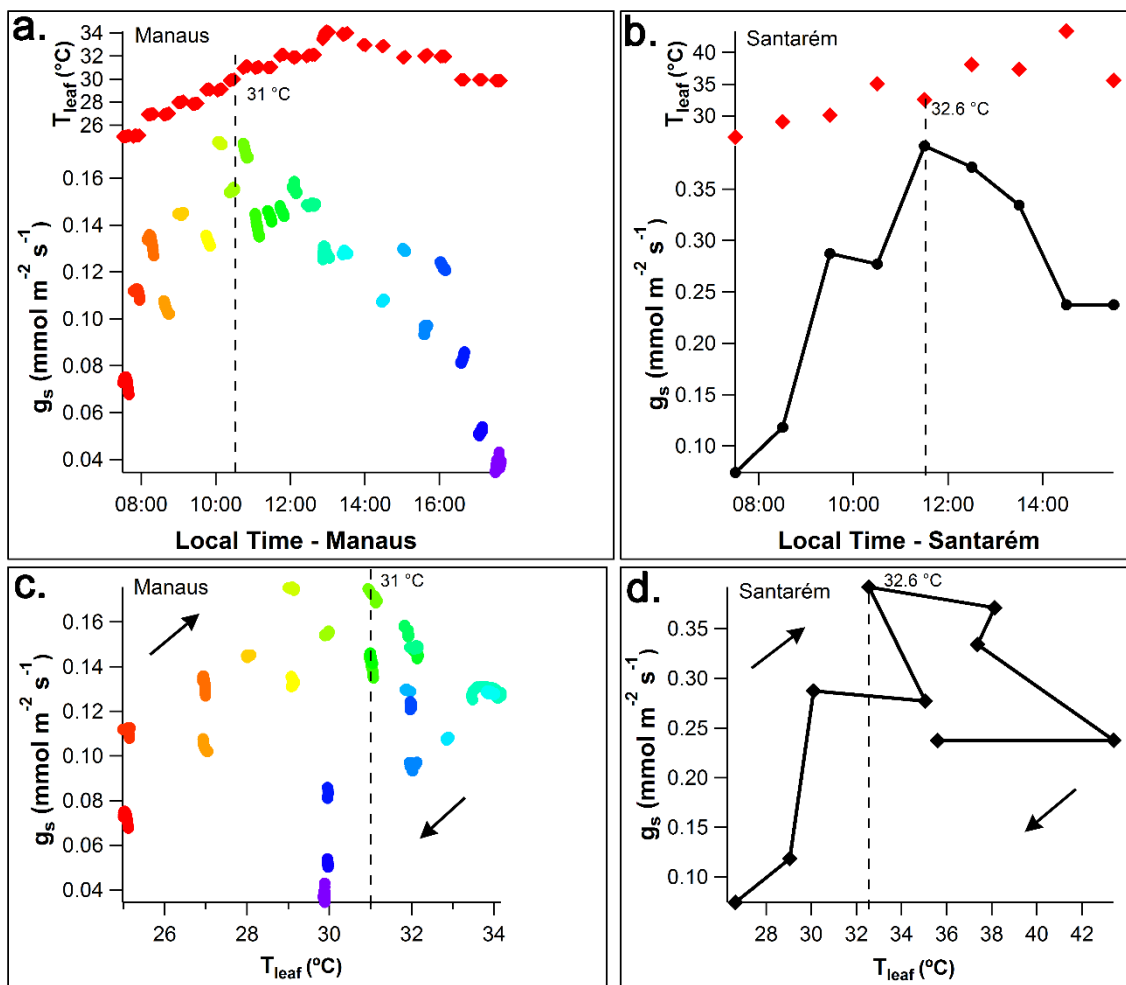


Figura 8. Padrões diários de condutância estomática (g_s) para *E. cyathiformis* em Manaus (**a**, **c**) e para *Manilkara* sp. em Santarém (**b**, **d**). O pico de g_s para *E. cyathiformis* foi 31 °C e o pico de g_s para *Manilkara* sp. foi 32.6 °C, ambos durante o período da manhã. Adicionalmente, padrões horários de histerese entre g_s - T_{leaf} também foram observados (**c**, **d**).

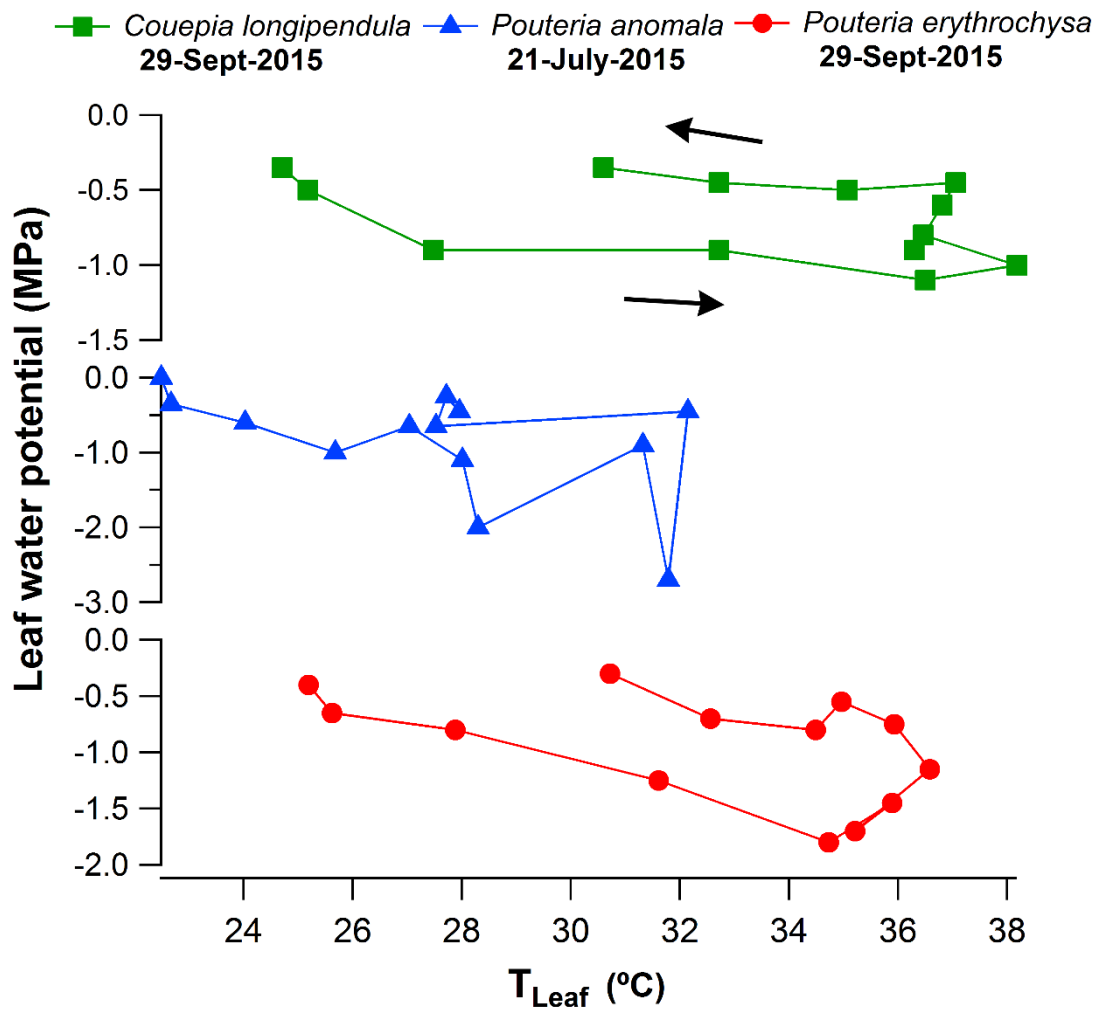


Figura 9. Padrão anti-horário de histerese do potencial hídrico foliar (Ψ_L) em função de T_{leaf} para três espécies em Manaus durante o El Niño no ano de 2015. A resistência estomática age com vistas a minimizar a perda de água durante o período da tarde, o que gera o padrão anti-horário de histerese observado entre Ψ_L - T_{leaf} .

Discussão

Correlações entre a velocidade de seiva xilemática (V_s), a temperatura foliar (T_{leaf}), a temperatura do ar (T_{air}) e o déficit de pressão de vapor próximo à superfície da folha (ΔVPD)

Com uma resolução temporal de 15 minutos, padrões temporais similares entre V_s - T_{leaf} e V_s -VPD foram observados, apesar das grandes diferenças nas posições nas quais estas variáveis foram medidas (velocidade de seiva próximo à altura do DAP e a temperatura foliar na porção superior das copas das árvores). Utilizando uma resolução temporal menor, resultados similares foram previamente observados utilizando-se o sistema Granier de fluxo de seiva e sensores micrometeorológicos na Guiana Francesa (Granier, Huc & Barigah 1996), e na Carolina do Norte - USA (Oren *et al.* 1999a). Nos dois sítios de estudo (Guiana F. and Carolina do N.), fortes correlações temporais foram observadas entre o fluxo de seiva xilemática e o VPD_{air} utilizando-se uma resolução temporal de 30 minutos (Granier, Huc & Barigah 1996; Oren *et al.* 1999a). Um estudo recente de Bretfeld, Ewers and Hall (2018) demonstrou que V_s está largamente em fase com o VPD_{air} em uma floresta madura de 80 anos, similar aos resultados observados por este estudo em dois sítios de floresta madura na Amazônia. Adicionalmente, padrões sigmoidais entre V_s -VPD e V_s - T_{leaf} foram observados em todas as árvores estudadas (**Figs. 6, 7 and Fig. S3**), e também relatados por O'Brien, Oberbauer and Clark (2004) estudando espécies tropicais na Costa Rica, e por da Costa *et al.* (2018) na Amazônia oriental.

Devido a grande variação diária de T_{leaf} e a dependência exponencial do VPD em relação à T_{leaf} (**Equação 1**), mudanças no VPD durante o período diurno são largamente dirigidas pelas mudanças na temperatura das folhas (T_{leaf}) (Jackson *et al.* 1981; Ewers & Oren 2000). As diferenças entre a temperatura foliar e a temperatura do ar ($T_{leaf} - T_{air}$ offset) podem ser um indicativo de stress hídrico em plantas (Jackson *et al.* 1981). T_{leaf} também está parcialmente relacionada à massa foliar por unidade de área (Michaletz *et al.* 2016), no qual pode fornecer respostas para as variações térmicas foliares observadas entre espécies e sítios do presente estudo. Baixos valores de temperatura durante chuvas e períodos nublados na Amazônia estão associados à baixos valores de VPD e altas taxas de umidade (R_H) (Moradi *et al.* 2016). No presente estudo, os períodos com os menores valores observados de V_s estão relacionados aos menores valores de T_{leaf} e VPD. Esta observação é consistente com estudos prévios conduzidos na Amazônia onde a chuva, a presença de nuvens e a redução da radiação solar direta foram descritos como sendo uns dos principais fatores para redução nas taxas do fluxo de seiva xilemática (Kunert *et al.* 2017). Adicionalmente, outros pesquisas em outros sítios de florestas tropicais como na Costa Rica demonstraram que a presença de água na

superfície das folhas podem reduzir o fluxo de seiva xilemática em até 28% devido a alteração nos valores de VPD (Aparecido *et al.* 2016).

Os valores positivos de V_s observados durante a noite em Manaus e Santarém, seguiram firmemente as variações de T_{leaf} no mesmo período. Estas observações sugerem que o mesmo processo físico responsável pela transpiração durante o dia, também opera a noite e está provavelmente relacionado à um fechamento incompleto do estômato como já foi descrito por outros estudos (Snyder, Richards & Donovan 2003; Barbour & Buckley 2007) que também permite às árvores em aumentar o seu conteúdo de água nos tecidos pelo mecanismo de captação foliar de água (Eller, Lima & Oliveira 2013). Outra possibilidade para a ocorrência de transpiração noturna é a saída de água pelas lenticelas, pequenos poros na superfície dos troncos de muitas espécies tropicais (Roth 1981). Entretanto, deve ser enfatizado que neste estudo nenhum tratamento foi feito para corrigir pequenos “offsets” no dados de velocidade de seiva xilemática (V_s) (menores que 1 cm hr^{-1}), a possibilidade de fluxos de seiva positivos durante a noite, e possíveis mecanismos de redistribuição hidráulica (Oliveira *et al.* 2005).

Padrões de Histerese

No presente estudo, padrões horários de histerese foram observados para V_s - T_{leaf} e V_s -VPD e possivelmente dirigidos por outro padrão de histerese similar entre g_s - T_{leaf} (**Fig. 8**). Resultados parecidos foram obtidos e descritos entre o fluxo de seiva e o VPD_{air} em florestas tropicais da Costa Rica (O'Brien, Oberbauer & Clark 2004) e florestas tropicais secundárias no Panamá (Bretfeld, Ewers & Hall 2018), em florestas temperadas na Austrália (Zeppel *et al.* 2004), e em ecossistemas dominados por gramíneas (Zhang *et al.* 2014). O fenômeno de histerese pode ser descrito como o resultado do deslocamento temporal da radiação solar direta, que tende a apresentar seus máximos valores (pico) nos trópicos durante o final da manhã até o meio dia (10:30-12:00) (Motzer *et al.* 2005) e T_{leaf} /VPD que tendem a apresentar seus máximos valores (picos) no começo da tarde (13:00-14:30). Neste estudo, nós demonstramos que na Amazônia Central, este deslocamento temporal também está associado com o pico de g_s no final da manhã. Em termos de temperatura, observou-se que g_s apresentou seus máximos valores com temperaturas foliares entre 31-33°C, no qual coincide com a temperatura ótima para a fotossíntese (T_{opt}) determinada previamente para várias espécies tropicais (Slot & Winter 2017). Curiosamente, a faixa da T_{opt} também está relacionada com o ponto de inflexão da histerese entre V_s - T_{leaf} em Manaus (**Fig. 6**). Deste modo, nós sugerimos que é

possível determinar T_{opt} utilizando-se como base os padrões diários de histerese entre V_s-T_{leaf} para árvores individuais. Além do mais, futuros estudos poderão calcular algum tipo de índice que quantifique tamanho destes “giros” nos padrões diários de histerese e fazer um comparação entre espécies similar ao trabalho de Zuecco *et al.* (2016), que descreveu padrões de histerese para variáveis hidrológicas e eventos de escoamento superficial. Uma comparação quantitativa dos “giros” de histerese de um grande número de espécies utilizando, por exemplo, um índice, pode revelar muitas coisas em termos do conhecimento destas espécies e suas relações ecofisiológicas, além de ajudar no esclarecimento da susceptibilidade à seca e outras mudanças ambientais.

Mudanças na condutância estomática (g_s) estão associadas à mudanças no potencial hídrico foliar (Ψ_L) devido à seus efeitos mútuos no balanço do fluxo de seiva (V_s) e a transpiração (Farquhar & Sharkey 1982). De maneira similar aos padrões horários de histerese entre V_s-T_{leaf} e g_s-T_{leaf} , padrões anti-horários também foram observados entre Ψ_L-T_{leaf} . Para uma mesma temperatura foliar (T_{leaf}), os valores observados de Ψ_L foram mais negativos durante o período da manhã do que à tarde sugerindo que o fechamento dos estômatos no período da tarde permite que as folhas recuperem seus valores de potencial hídrico foliar (Ψ_L) (Jarvis 1976). O mesmo padrão anti-horário foi observado para V_s -radiação solar direta. Este resultado confirma que os padrões de histerese observados entre V_s-T_{leaf} , V_s-VPD e Ψ_L-T_{leaf} são fundamentalmente dirigidos por um padrão de histerese similar entre g_s-T_{leaf} e $T_{leaf}-T_{air}$. Deste modo, este estudo evidencia pela primeira vez que o padrão horário de histerese entre g_s-T_{leaf} e $T_{leaf}-T_{air}$ dirige a histerese horária entre V_s-T_{leaf} e a histerese anti-horária entre Ψ_L-T_{leaf} . Algumas árvores estudadas apresentaram características isohídricas, devido à redução da condutância estomática nos períodos mais quentes da tarde para reduzir as taxas de transpiração, permitindo que seu potencial hídrico (Ψ_L) seja recuperado e minimizando as chances de ocorrer cavitação nos vasos (Sade, Gebremedhin & Moshelion 2012; Roman *et al.* 2015). Além disso, a histerese observada para V_s -direct solar radiation pode ser explicada pelo efeito do VPD, onde para um mesmo valor de radiação solar direta elevados valores de V_s são observados durante à tarde em relação ao período da manhã. Sendo assim, os resultados sugerem que o fechamento parcial dos estômatos no período da tarde pode ser compensado pelo efeito do VPD, no qual mantêm elevadas taxas de transpiração sob as elevadas temperaturas vespertinas, como já foi demonstrado em outros ecossistemas (O'brien, Oberbauer & Clark 2004; Zeppel *et al.* 2004; Zhang *et al.* 2014; Novick, Miniati & Vose 2016; Bretfeld, Ewers & Hall 2018). Finalmente, estes

resultados suportam pesquisas recentes sobre ondas de calor que induzem a transpiração das plantas como mecanismo de arrefecimento das folhas e outros órgãos, sendo um mecanismo chave para a termotolerância (Drake *et al.* 2018).

As diferenças observadas para as taxas máximas do fluxo de seiva xilemática (V_s) (platô nos gráficos de dispersão) entre espécies pode estar relacionada ao diâmetro dos vasos (Dünisch & Morais 2002), densidade da madeira (Eller *et al.* 2018) e susceptibilidade à cavitação (Lovisolo & Schubert 1998). A altura das árvores é também um fator importante que pode influenciar a exposição da copa a radiação solar direta e conseqüentemente a temperatura foliar e as taxas de transpiração (Goldstein *et al.* 1998). Por exemplo, em Manaus o indivíduo de *E. cyathiformis* estudado é o mais fino em termos de diâmetro (14,3 cm de DAP) e o mais baixo (19,8 m de altura) sendo também a árvore que apresentou os menores valores observados de fluxo de seiva xilemática (V_s) na ordem de $\sim 8 \text{ cm hr}^{-1}$. Em contraste, o gênero *Pouteria* (*P. anomala* e *P. erythrochrysa*) possui os maiores valores de DAP dentre as árvores estudadas (35,3 cm e 36.5 cm, respectivamente) e as maiores taxas de V_s (18 cm hr^{-1} e 12 cm hr^{-1}). Isso é consistente com outros estudos onde o DAP, a altura e o fluxo de seiva xilemática (V_s) possuem uma correlação positiva (Motzer *et al.* 2005). Da mesma forma, as mesmas correlações foram observadas em Santarém, onde as árvores com os maiores DAP apresentaram os maiores valores de V_s . Outra questão importante é que as taxas de mortalidade em eventos de seca, são significamente maiores para árvores de grandes diâmetros (Meakem *et al.* 2017). Em um experimento de exclusão da chuva na Amazônia Oriental conduzido por Rowland *et al.* (2015) também confirmou esta observação. Entretanto, outros fatores também podem estar envolvidos, onde foi demonstrado que florestas em estágio de sucessão inicial apresentaram um maior stress à seca quando comparado à florestas maduras (Bretfeld, Ewers & Hall 2018). De fato, mais estudos são necessários nos trópicos, especialmente na Amazônia, devido à sua grande diversidade de espécies (Ter Steege *et al.* 2013), traços funcionais e estratégias evolucionárias para evitar a cavitação dos vasos, morte pela privação de CO_2 , e outros aspectos relacionados à seca que possa mudar os padrões de temperatura foliar (T_{leaf}).

Conclusão

Neste estudo, foi demonstrado uma alta similaridade temporal entre $T_{\text{leaf}}/\text{VPD}$ e V_s durante o período diurno e noturno em árvores de diferentes espécies na Amazônia. Variações nos padrões de $T_{\text{leaf}}/\text{VPD}$ são acompanhadas por mudanças em V_s com um

atraso temporal de 15 minutos ou menos. O padrão de histerese entre o fluxo de seiva xilemática (V_s) e T_{leaf}/VPD é dirigido por uma histerese similiar entre g_s e T_{leaf} . O atraso temporal entre o pico de g_s /radiação solar direta, e o pico de T_{leaf}/VPD são um dos maiores reguladores ambientais e fisiológicos dos fenômenos de histerese na Amazônia, confirmando as observações de O'Brien, Oberbauer and Clark (2004); Zeppel *et al.* (2004); Zhang *et al.* (2014); Novick, Miniat and Vose (2016); Bretfeld, Ewers and Hall (2018). Outro importante regulador é a histerese entre T_{leaf} e T_{air} representada pela diferença entre T_{leaf} e T_{air} ($T_{leaf} - T_{air}$ offset). Na Amazônia durante o evento de El Niño 2015-2016, a temperatura foliar foi maior que a temperatura do ar durante o período da manhã até o começo da tarde, e menor entre o final da tarde e noite. Além disso, como consequência do fechamento parcial dos estômatos durante a tarde, a transpiração ainda é mantida em altas taxas devido aos elevados valores de VPD enquanto o potencial hídrico foliar (Ψ_L) é recuperado como prevê a teoria isohídrica, Isto também resultado no padrão de histerese anti-horário entre Ψ_L e T_{leaf} .

Material Suplementar

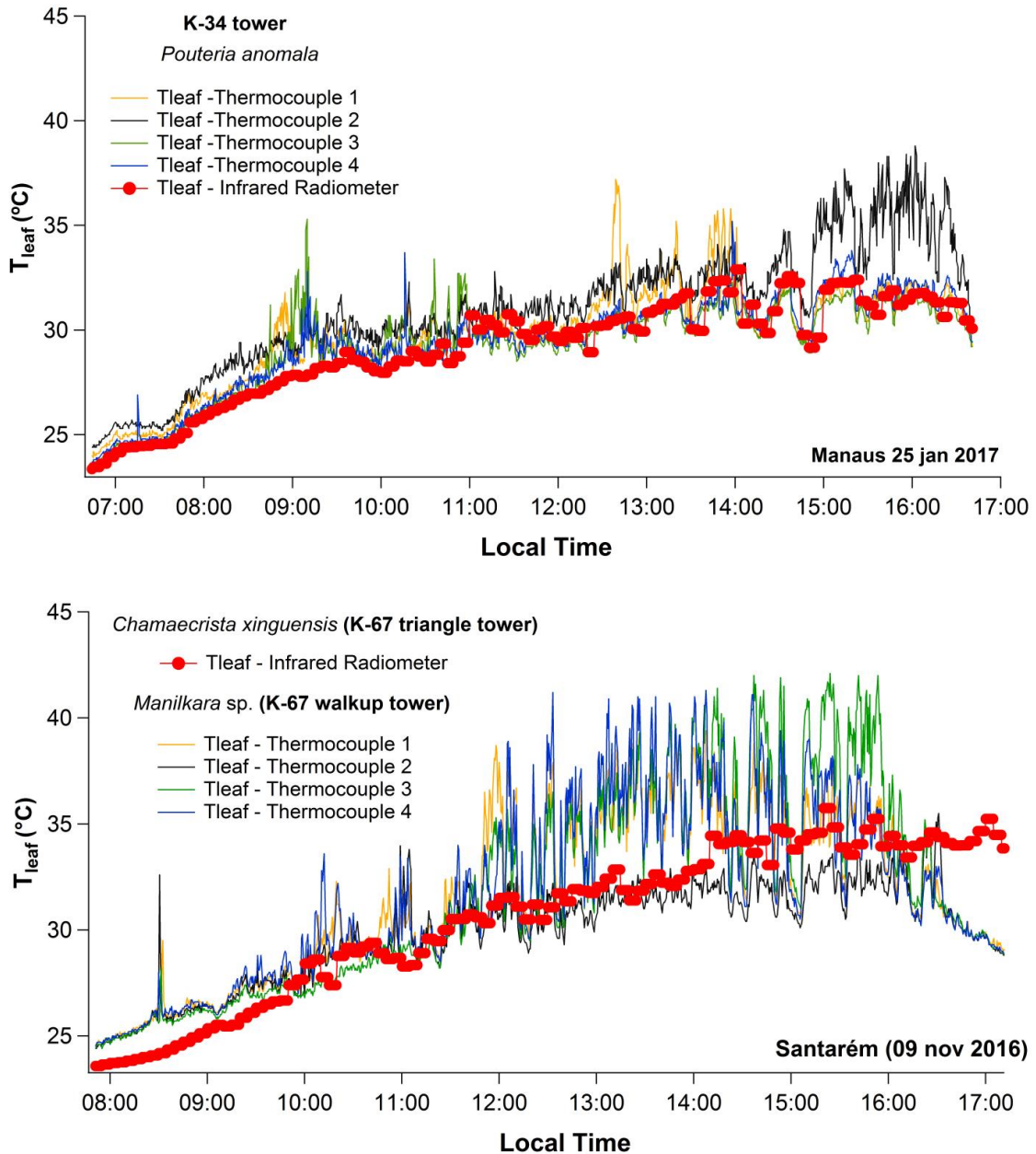


Figura S1 Uma intercomparação foi feita entre dois métodos para se estimar a temperatura foliar (T_{leaf}). O primeiro método consistiu em utilizar sensores infravermelhos montados nas estruturas das torre K-34 em Manaus e K-67 em Santarém. O outro método utilizou adesivos termais fixados na parte abaxial das folhas (ver seção **Material e Métodos**). Em Manaus, os resultados demonstraram uma boa concordância entre os dois métodos para as estimativas de T_{leaf} . Além disto, em Manaus os dois métodos foram testados juntos na mesma árvore (*P. anomala*), no qual foi possível devido a proximidade das copas à torre K-34. Em Santarém, as estimativas de T_{leaf} utilizando-se os sensores infravermelhos foram subestimadas devido à distância até as copas das árvores. Enquanto em Manaus, a área de visada dos sensores

infravermelhos foi em média de 2,4 m², onde a maioria dos dados originou-se de folhas expostas ao sol. Por outro lado, em Santarém, a área de visada dos sensores infravermelhos foi em média de 65,4 m², onde a maioria dos dados originou-se de folhas expostas ao sol e a sombra, galhos e outras partes da planta. Esta tendência em subestimar os valores de T_{leaf} utilizando-se os sensores infravermelhos ficou evidente quando foi conduzido um experimento utilizando adesivos termais em folhas do terço superior da copa da espécie *Manilkara* sp. (~30 m de altura), acessíveis por uma torre com plataformas próxima à torre K-67. Os valores obtidos com os adesivos termais da espécie *Manilkara* sp. foram comparados com o sensor infravermelho fixado na torre K-67 com o a área de visada na direção da espécie *Chamaecrista xinguensis* (~30 m de altura). No dia 09 de novembro de 2016 os máximos valores de T_{leaf} estimados pelo sensor infravermelho na torre K-67 foram entre 33-35°C para *Chamaecrista xinguensis* enquanto os máximos valores de T_{leaf} estimados pelos adesivos termais foram 40-42°C para *Manilkara* sp. Deste modo, os dados dos sensores infravermelhos em Manaus podem ser considerados mais quantitativos enquanto em Santarém podem ser considerados mais qualitativos e seguem com bastante precisão às variações de T_{leaf}.

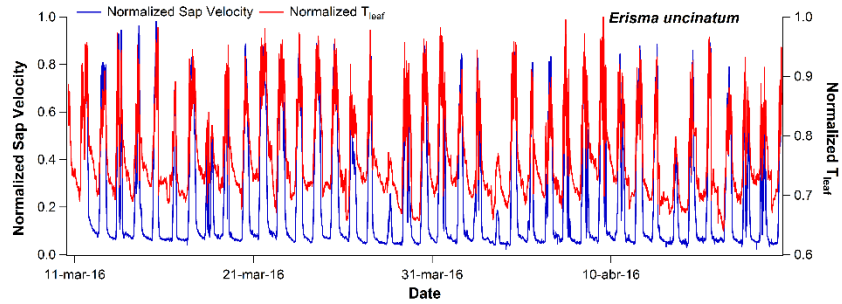
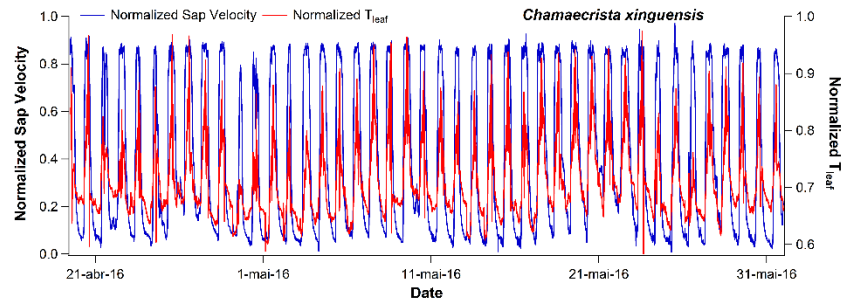
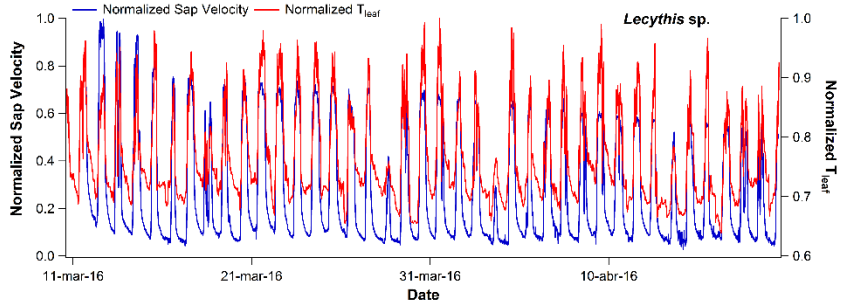
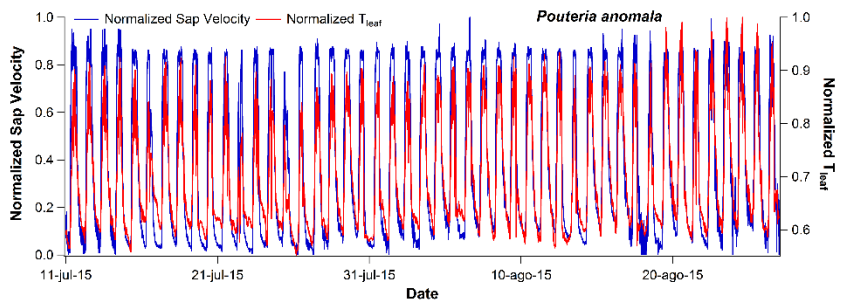
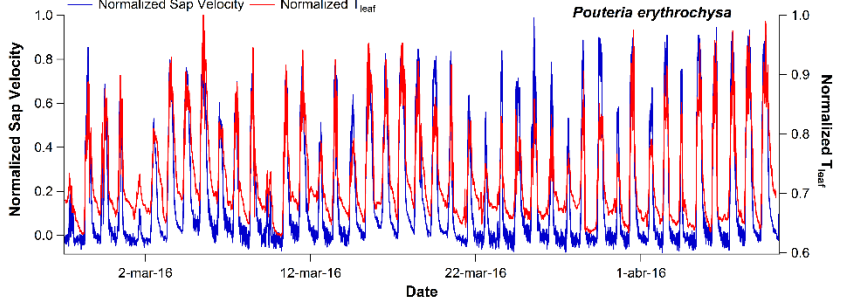
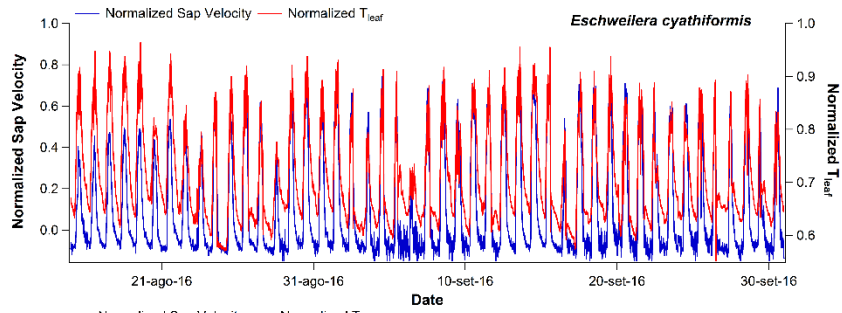


Figura S2 Série temporal normalizada (2 meses) das variáveis velocidade de seiva do xilema (Normalized Sap Velocity) e a temperatura foliar (Normalized T_{leaf}) para as espécies *E. cyathiformis*, *P. anomala*, e *P. erythrochrysa* em Manaus, e *C. xinguensis*, *Lecythis* sp., e *E. uncinatum* em Santarém. Nesta figura pode ser observado que os padrões das duas variáveis coincidem temporalmente.

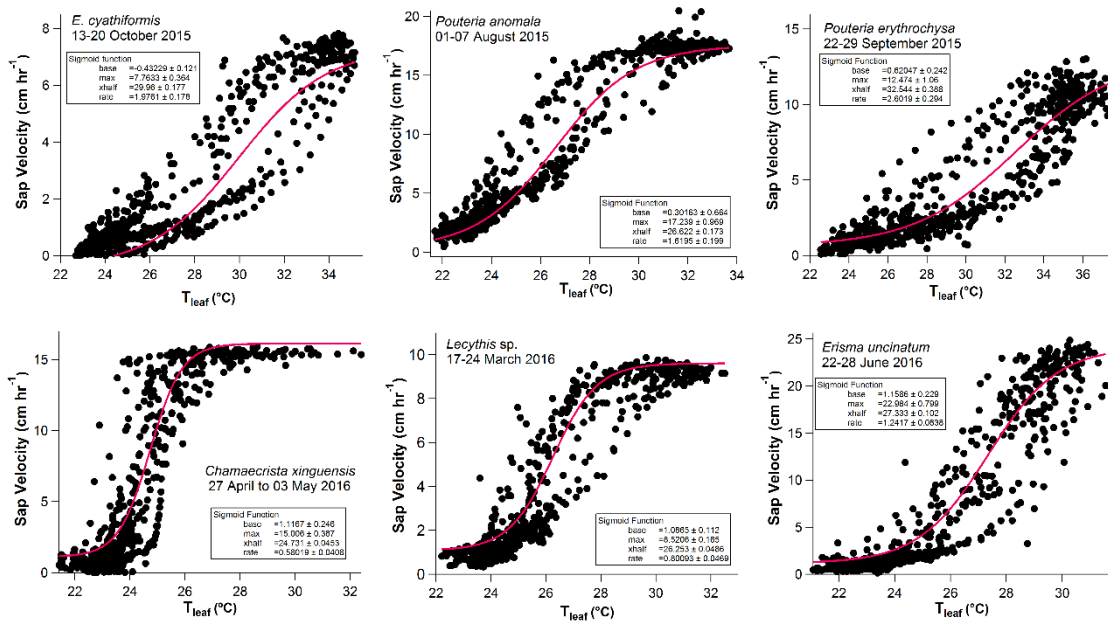


Figura S3 Gráficos de dispersão com uma semana de dados (15 minutos de intervalo entre as observações) durante o El Niño no biênio 2015-2016 para as espécies *E. cyathiformis*, *P. anomala*, e *P. erythrochrysa* em Manaus, e *C. xinguensis*, *Lecythis* sp. e *E. uncinatum* em Santarém. A função sigmoidal foi a que apresentou o melhor ajuste para uma semana de dados da velocidade de seiva em função da temperatura foliar. Regressões logísticas (sigmoidais) de quatro parâmetros foram ajustadas segundo a

$$\text{equação: } y = \text{base} + \left\{ \frac{\text{max}}{\left(1 + \exp\left(\frac{\text{xhalf} - x}{\text{rate}}\right)\right)} \right\}$$

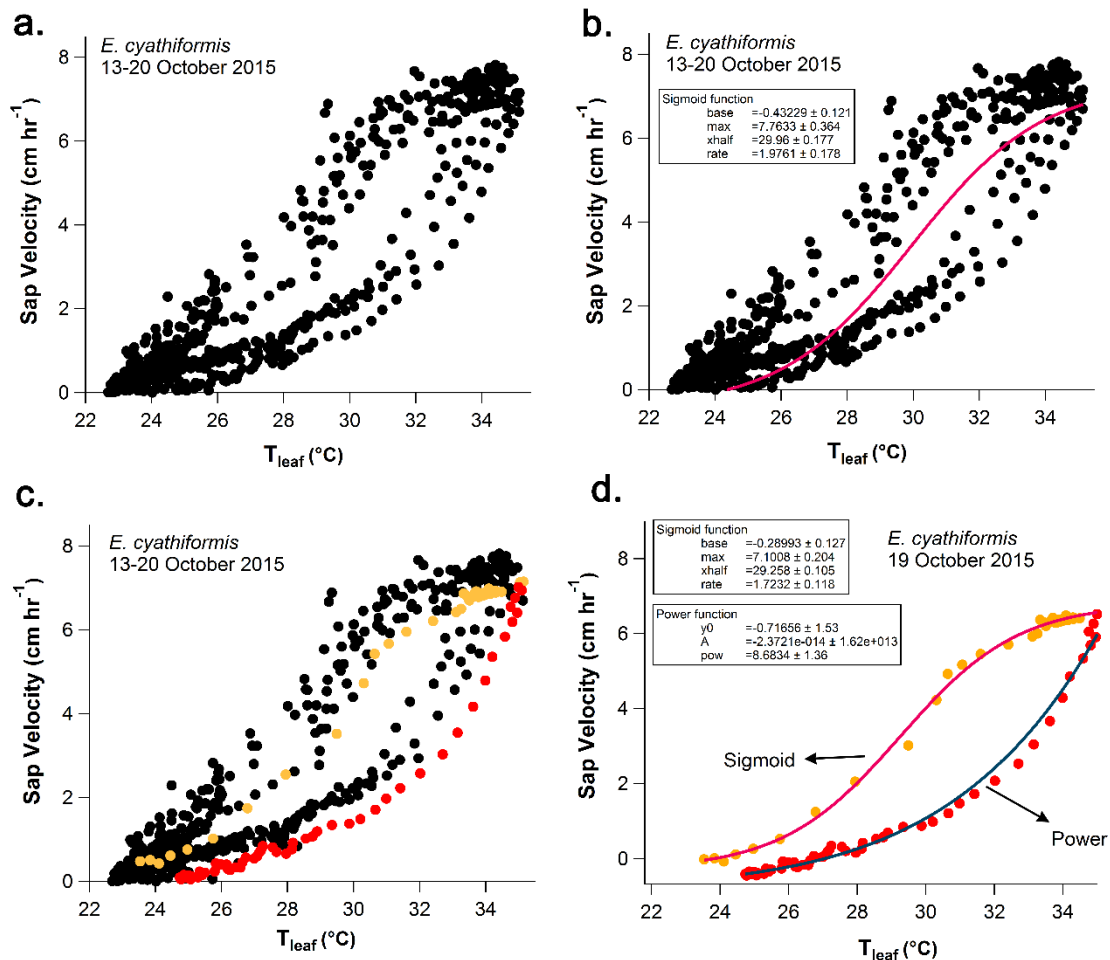


Figura S4 Gráfico de dispersão com uma semana de dados (15 minutos de intervalo entre as observações; 13-20 de outubro de 2015) para a espécie *E. cyathiformis* (a). A função logística (sigmoideal) foi a que melhor se ajustou para a velocidade de seiva (Sap Velocity) em função da temperatura foliar (T_{leaf}) (b). Quando foram selecionados dados de apenas um dia, separado em dois períodos, padrões diferentes puderam ser observados (c, d). Durante o período da manhã (pontos laranjas 6:00 às 14:00) a regressão logística de quatro parâmetros foi a que apresentou o melhor ajuste $y = base + \left\{ \frac{max}{\left(1 + \exp\left(\frac{xhalf - x}{rate}\right)\right)} \right\}$ e durante os períodos da tarde/noite (pontos vermelhos 14:15 às 5:45) a função power apresentou o melhor ajuste $y = y_0 + Ax^{pow}$ (d).

6. SÍNTESE FINAL

O estudo da dinâmica da transpiração é complexo devido a grande quantidade de variáveis envolvidas e a riqueza de espécies em regiões cobertas com florestas tropicais como a Amazônia. Neste estudo, verificou-se que a dinâmica da transpiração é governada pelo fenômeno de histerese. Além da transpiração, também foi possível verificar que o fenômeno de histerese rege a dinâmica entre duas importantes variáveis: a temperatura do ar e a temperatura foliar. Pela primeira vez, foi demonstrado que as relações entre a temperatura do ar e a temperatura foliar são determinadas pelo fenômeno de histerese ao longo do dia (período de 12 horas).

A temperatura foliar é uma das variáveis mais importantes quando se deseja obter estimativas precisas da dinâmica da transpiração. Com ela é possível calcular o verdadeiro VPD (Δ VPD), sendo o gradiente de pressão entre a folha e a atmosfera. Além disto, verificou-se que em condições de seca extrema como o El Niño 2015-2016 a temperatura foliar pode diferir da temperatura do ar numa ordem de até 4 °C. A investigação da dinâmica de transpiração da floresta amazônica, tendo como o pano de fundo um evento de seca extrema como o El Niño, reforça a importância de análises detalhadas durante estes períodos para o aprimoramento dos modelos climáticos. A inserção da temperatura foliar nos modelos climáticos atuais é fundamental.

Neste estudo, as informações sobre a transpiração foram abordadas em duas escalas de tempo: a dinâmica da transpiração ao longo dos anos (escala de tempo maior) e a dinâmica da transpiração ao longo de um dia (escala de tempo menor). Em ambas as escalas, é possível de se obter uma grande riqueza de dados. Para isso é necessário sensores capazes de medir as condições ambientais e a condução de experimentos planejados. A quantidade de informação gerada até aqui fornece novas perspectivas e pode ser agregada a mais estudos. As informações do fluxo de seiva, por exemplo, obtidas por meio do cálculo da velocidade de seiva e determinação da área do xilema ativo são de vital importância para a obtenção da “verdadeira” transpiração e podem permitir a correlação entre observações ecofisiológicas e dados de inventário florestal num futuro próximo.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adams, H.D., Zeppel, M.J., Anderegg, W.R., Hartmann, H., Landhäusser, S.M., Tissue, D.T., Huxman, T.E., Hudson, P.J., Franz, T.E. & Allen, C.D. (2017) A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nature ecology & evolution**, 1, 1285.

Agência Nacional das Águas – ANA (2015). Avaliação dos Aquíferos das Bacias Sedimentares da Província Hidrogeológica Amazonas no Brasil (escala 1:1.000.000) e Cidades Pilotos (escala 1:50.000). **Volume 1: Balanço Hídrico da Província Hidrogeológica Amazonas**. Brasília: ANA, SIP, 2015.

Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P. (2010). **Biologia molecular da célula**. Artmed.

Ambrose, A. R., Sillett, S. C., Koch, G. W., Van Pelt, R., Antoine, M. E., & Dawson, T. E. (2010). Effects of height on treetop transpiration and stomatal conductance in coast redwood (*Sequoia sempervirens*). **Tree physiology** 64: 1-13.

Aparecido, L. M. T., Miller, G. R., Cahill, A. T., & Moore, G. W. (2016). Comparison of tree transpiration under wet and dry canopy conditions in a Costa Rican premontane tropical forest. **Hydrological Processes**, 30(26): 5000-5011.

Aparecido, L. M. T., Santos, J. D., Higuchi, N., & Kunert, N. (2019). Relevance of wood anatomy and size of Amazonian trees in the determination and allometry of sapwood area. **Acta Amazonica**, 49(1), 1-10.

Araújo, A., Nobre, A., Kruijt, B., Elbers, J., Dallarosa, R., Stefani, P., Von Randow, C., Manzi, A., Culf, A. & Gash, J. (2002) Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. **Journal of Geophysical Research: Atmospheres**, 107.

Baccini, A., S. J. Goetz, W. S. Walker, N. T. Laporte, M. Sun, D. Sulla-Menashe, J. Hackler, P. S. A. Beck, R. Dubayah, M. A. Friedl, S. Samanta, and R. A. Houghton. (2012). Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. **Nature Climate Change** 2:182-185.

Baker, A. (2003). Land use and water quality. **Hydrological processes**, 17(12), 2499-2501

Baker, T. R.; Phillips, O. L.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Higuchi, N.; Killeen, T. J.; Laurance, S. G.; Laurance, W. F.; Lewis, S. L.; Monteagudo, A.; Neill, D. A.; Vargas, P. N.; Pitman, N. C. A.; Silva, J. N. M.; Martínez, R. V. (2004). Increasing biomass in Amazonian Forest plots. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences**, v.359, n.1443, p.353-365.

Barbour, M.M. & Buckley, T.N. (2007) The stomatal response to evaporative demand persists at night in *Ricinus communis* plants with high nocturnal conductance. **Plant, Cell & Environment**, 30, 711-721.

Beer, C., M. Reichstein, E. Tomelleri, P. Ciais, M. Jung, N. Carvalhais, C. Rodenbeck, M. A. Arain, D. Baldocchi, G. B. Bonan, A. Bondeau, A. Cescatti, G. Lasslop, A. Lindroth, M. Lomas, S. Luysaert, H. Margolis, K. W. Oleson, O. Roupsard, E. Veenendaal, N. Viovy, C. Williams, F. I. Woodward, and D. Papale. (2010). Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. **Science** 329:834-838.

Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, 75(5), 1437-1449.

Buckley, T. N., John, G. P., Scoffoni, C., & Sack, L. (2017). The sites of evaporation within leaves. **Plant physiology**, pp-01605.

Brando, P. M., Goetz, S. J., Baccini, A., Nepstad, D. C., Beck, P. S., & Christman, M. C. (2010). Seasonal and interannual variability of climate and vegetation indices across the Amazon. **Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)**, 107(33), 14685-14690.

Bretfeld, M., Ewers, B.E. & Hall, J.S. (2018) Plant water use responses along secondary forest succession during the 2015–2016 El Niño drought in Panama. **New Phytologist**.

Brienen, R. J. W., Phillips, O. L., Feldpausch, T. R., Gloor, E., Baker, T. R., Lloyd, J., ... & Marimon, B. S. (2015). Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, 519: 344-348.

Brodribb, T.J., McAdam, S.A. & Carins Murphy, M.R. (2017) Xylem and stomata, coordinated through time and space. **Plant, Cell & Environment**, 40, 872-880.

Brum, M., Gutiérrez López, J., Asbjornsen, H., Licata, J., Pypker, T., Sanchez, G., & Oiveira, R. S. (2018). ENSO effects on the transpiration of eastern Amazon trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 373(1760), 20180085.

Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A. M., Bittrich, V., Celis, M., ... & Goldenberg, R. (2017). Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 114(40), 10695-10700.

Celes, C. H. S. (2017). Estoque de carbono e quantificação da incerteza propagada combinando inventário florestal e sensoriamento remoto. **Tese de doutorado**.

Cernusak, L. A., Ubierna, N., Jenkins, M. W., Garrity, S. R., Rahn, T., Powers, H. H., ... & Farquhar, G. D. (2018). Unsaturation of vapour pressure inside leaves of two conifer species. **Scientific reports**, 8(1), 7667.

Ceron, J. V. B. **Varição intra-anual da dinâmica etária foliar e características ecofisiológicas de árvores de dossel na Amazônia Central** (2016). Dissertação de Mestrado, Programa de Ciências de Florestas Tropicais – INPA.

Chambers, J. Q. (2014). NGEE-Tropics Project. Next Generation Ecosystem Experiments – Tropics. URL: <http://eesa.lbl.gov/ngee-tropics/>

Chambers, J. Q.; Higuchi, N.; Tribuzy, E. S.; Trumbore, S.E. (2001). Carbon Sink for a century. **Nature** 410: 429.

Chambers, J. Q., & Artaxo, P. (2017). Deforestation size influences rainfall. **Nature Climate Change**, 7, 175-176.

Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M., Chambers, J., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N. & Kira, T. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. **Oecologia**, 145, 87-99.

Christianson, D.S., Varadharajan, C., Christoffersen, B., Detto, M., Faybishenko, B., Gimenez, B.O., Hendrix, V., Jardine, K.J., Negron-Juarez, R. & Pastorello, G.Z. (2017) A metadata reporting framework (FRAMES) for synthesis of ecohydrological observations. **Ecological Informatics**, 42, 148-158.

Costa, M.H., Biajoli, M.C., Sanches, L., Malhado, A., Hutrya, L.R., Da Rocha, H.R., Aguiar, R.G. & de Araújo, A.C. (2010) Atmospheric versus vegetation controls of Amazonian tropical rain forest evapotranspiration: are the wet and seasonally dry rain forests any different? **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, 115.

Cosme, L. H., Schietti, J., Costa, F. R., & Oliveira, R. S. (2017). The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. **New Phytologist**, 215(1), 113-125.

Cox, P. M., D. Pearson, B. B. Booth, P. Friedlingstein, C. Huntingford, C. D. Jones, and C. M. Luke. (2013). Sensitivity of tropical carbon to climate change constrained by carbon dioxide variability. **Nature** 494:341-344.

Cowan IR. (1977). Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research* 4: 117–228

da Costa, A. C., Rowland, L., Oliveira, R. S., Oliveira, A. A., Binks, O. J., Salmon, Y., ... & Mencuccini, M. (2018). Stand dynamics modulate water cycling and mortality risk in droughted tropical forest. **Global change biology**, 24(1), 249-258.

Dai, Z., Edwards, G. E., & Ku, M. S. (1992). Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (castor bean) by leaf to air vapor pressure deficit. **Plant Physiology**, 99: 1426-1434.

Daloso, D. M., Medeiros, D. B., Dos Anjos, L., Yoshida, T., Araújo, W. L., & Fernie, A. R. (2017). Metabolism within the specialized guard cells of plants. **New Phytologist**, 216(4), 1018-1033.

Dawkins, R. (1976). **The selfish gene** Oxford university press. New York

Dixon, H. H., & Joly, J. (1895). On the ascent of sap. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. B: 563-576.

Doughty, C. E., Metcalfe, D. B., Girardin, C. A. J., Amézquita, F. F., Cabrera, D. G., Huasco, W. H., ... & Malhi, Y. (2015). Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. **Nature**, 519(7541): 78-82.

Drake, J.E., Tjoelker, M.G., Vårhammar, A., Medlyn, B.E., Reich, P.B., Leigh, A., Pfautsch, S., Blackman, C.J., López, R. & Aspinwall, M.J. (2018) Trees Tolerate an Extreme Heatwave via Sustained Transpirational Cooling and Increased Leaf Thermal Tolerance. **Global change biology**.

Dünisch, O. & Morais, R.R. (2002) Regulation of xylem sap flow in an evergreen, a semi-deciduous, and a deciduous Meliaceae species from the Amazon. **Trees**, 16, 404-416.

Eller, C.B., Barros, F.V., Bittencourt, P.R.L., Rowland, L., Mencuccini, M. & Oliveira, R.S. (2018) Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. **Plant, Cell & Environment**, 41, 548-562.

Eller, C.B., Lima, A.L. & Oliveira, R.S. (2013) Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). **New Phytologist**, 199, 151-162.

Ellmore, G. S., & Ewers, F. W. (1986). Fluid flow in the outermost xylem increment of a ring-porous tree, *Ulmus americana*. **American Journal of Botany**, 1771-1774.

Eltahir, E.A. & Bras, R.L. (1994) Precipitation recycling in the Amazon basin. **Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society**, 120, 861-880.

Emmerik, T. V., Steele-Dunne, S., Gentine, P., Oliveira, R. S., Bittencourt, P., Barros, F., & Giesen, N. V. D. (2018). Ideas and perspectives: Tree–atmosphere interaction responds to water-related stem variations. **Biogeosciences**, 15(21), 6439-6449.

Ewers, B. E., & Oren, R. (2000). Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. **Tree Physiology**, 20(9), 579-589.

FAO (Organização das Nações Unidas para Alimentação e a Agricultura). (2010). Evaluación de los recursos florestales mundiales. v.163.

Farquhar, G. (1978) Feedforward responses of stomata to humidity. **Functional Plant Biology**, 5, 787-800.

Farquhar, G.D. & Sharkey, T.D. (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual review of plant physiology**, 33, 317-345.

Fontes, C. G., Dawson, T. E., Jardine, K., McDowell, N., Gimenez, B. O., Anderegg, L., ... & Chambers, J. Q. (2018). Dry and hot: the hydraulic consequences of a climate change-type drought for Amazonian trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 373(1760), 20180209.

Friedlingstein, P., P. Cox, R. Betts, L. Bopp, W. von Bloh, V. Brovkin, P. Cadule, S. Doney, M. Eby, I. Fung, G. Bala, J. John, C. Jones, F. Joos, T. Kato, M. Kawamiya, W. Knorr, K. Lindsay, H. D. Matthews, T. Raddatz, P. Rayner, C. Reick, E. Roeckner, K. G. Schnitzler, R. Schnur, K. Strassmann, A. J. Weaver, C. Yoshikawa, and N. Zeng. (2006). Climate--Carbon Cycle Feedback Analysis: Results from the C4MIP Model Intercomparison. **Journal of Climate** 19: 3337--3353.

Friedlingstein, P., M. Meinshausen, V. K. Arora, C. D. Jones, A. Anav, S. K. Liddicoat, and R. Knutti. (2014). Uncertainties in CMIP5 Climate Projections due to Carbon Cycle Feedbacks. **Journal of Climate** 27:511-526.

Gates, D. M. (1968). Transpiration and leaf temperature. **Annual Review of Plant Physiology**, 19: 211-238.

Goldstein, G., Andrade, J. L., Meinzer, F. C., Holbrook, N. M., Cavelier, J., Jackson, P., & Celis, A. (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. **Plant, Cell & Environment**, 21(4): 397-406.

Granier, A., Huc, R. & Barigah, S. (1996) Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. **Agricultural and forest meteorology**, 78, 19-29.

Granier, A., Biron, P., & Lemoine, D. (2000). Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. **Agricultural and forest meteorology**, 100(4), 291-308.

Green, S., Clothier, B. & Jardine, B. (2003) Theory and practical application of heat pulse to measure sap flow. **Agronomy journal**, 95, 1371-1379.

Grossiord, C., Sevanto, S., Borrego, I., Chan, A.M., Collins, A.D., Dickman, L.T., Hudson, P.J., McBranch, N., Michaletz, S.T. & Pockman, W.T. (2017) Tree water dynamics in a drying and warming world. **Plant, Cell & Environment**.

Higuchi, N., dos Santos, J., Lima, A. J. N., Higuchi, F. G., & Chambers, J. Q. (2011). A floresta amazônica e a água da chuva. **Floresta**, 41(3).

Higuchi, N., Suwa, R., Higuchi, F. G., Lima, A. J., dos Santos, J., Noguchi, H., ... & Ishizuka, M. (2016). **Overview of forest carbon stocks study in Amazonas State, Brazil**. In Interactions Between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin (pp. 171-187). Springer, Berlin, Heidelberg.

Hölttä, T. & Sperry, J. 2014. **Plant water transport and cavitation**. In: **Transport and Reactivity of Solutions in Confined Hydrosystems**, pp. 173-181. Springer.

Huete, A. R., Didan, K., Shimabukuro, Y. E., Ratana, P., Saleska, S. R., Hutyrá, L. R., ... & Myneni, R. (2006). Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. **Geophysical Research Letters**, 33(6): 1-4.

Hutyrá, L.R., Munger, J.W., Saleska, S.R., Gottlieb, E., Daube, B.C., Dunn, A.L., Amaral, D.F., De Camargo, P.B. & Wofsy, S.C. (2007) Seasonal controls on the exchange of carbon and water in an Amazonian rain forest. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, 112.

IPCC, 2014: **Summary for policymakers**. In: **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability**. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1-32.

Jackson, R.D., Idso, S., Reginato, R. & Pinter, P. (1981) Canopy temperature as a crop water stress indicator. **Water resources research**, 17, 1133-1138.

James, S.A., Meinzer, F.C., Goldstein, G., Woodruff, D., Jones, T., Restom, T., Mejia, M., Clearwater, M., Campanello, P., (2003). Axial and radial water transport and internal water storage in tropical forest canopy trees. **Oecologia** 134: 37–45.

Jardine, K. J., Chambers, J. Q., Holm, J., Jardine, A. B., Fontes, C. G., Zorzanelli, R. F., ... & Piva, L. R. D. O. (2015). Green leaf volatile emissions during high temperature and drought stress in a central amazon rainforest. **Plants**, 4(3), 678-690.

Jarvis, P. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences** 273: 593-610.

Jasechko, S.; Sharp, Z. D.; Gibson, J. J.; Birks, S. J.; Fawcett, P. J. (2013) Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. **Nature** 496: 347-350.

Jiang, M., & Zhang, J. (2002). Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves. **Journal of experimental botany**, 53(379), 2401-2410.

Jones, H. G. (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, 49: 387-398.

Kaufmann, M. R., & Troendle, C. A. (1981). The relationship of leaf area and foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine forest tree species. **Forest Science**, 27(3): 477-482.

Krasnosel'skii, M. A., & Pokrovskii, A. V. (2012). Systems with hysteresis. Springer Science & Business Media.

Kunert, N., Aparecido, L. M. T., Wolff, S., Higuchi, N., dos Santos, J., de Araujo, A. C., & Trumbore, S. (2017). A revised hydrological model for the Central Amazon: The

importance of emergent canopy trees in the forest water budget. **Agricultural and Forest Meteorology**, 239, 47-57.

Lambers, H.; Chapin III, F.S.; Pons, T.L. (2008). **Plant Physiological Ecology (Second Edition)**. Springer.

Leopoldo, P. R.; Franken, W. K.; Nova, N. A. V. (1995). Real evapotranspiration and transpiration through a tropical rain forest in Central Amazonia as estimated by the water balance method. **Forest Ecology and Management** 73: 185-195.

Lenton, T. M., Held, E., Kriegler, J. W., Hall, W., Lucht, S., Rahmstorf, and H. J. Schellnhuber. (2008). Tipping elements in the Earth's climate system. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)** 105: 1786-1793.

Lewis, S. L., P. M. Brando, O. L. Phillips, G. M. F. van der Heijden, and D. Nepstad. (2011). The 2010 Amazon Drought. **Science** 331: 554-554.

Lovisoló, C. & Schubert, A. (1998) Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. **Journal of Experimental Botany**, 49, 693-700.

Lloyd, J., & Farquhar, G. D. (2008). Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 363(1498): 1811-1817.

Longui, E. L., de Lima, I. L., Florsheim, S. M. B., de Melo, A. C. G., Romeiro, D., Suckow, I. M. S., & Testoni, L. N. (2012). Estrutura do lenho de *Plathymenia reticulata* e algumas implicações na eficiência hidráulica e resistência mecânica. **Floresta**, 42(2), 335-346.

Magnusson, W. E.; Mourão, G. **Estatística sem matemática: a ligação entre as questões e as análises**. Londrina: Editora Planta, 2003. 126 p.

Martins, G. A., Soares, A. M., Barbosa, J. P. R. A. D., de Mello, J. M., de Castro, E. M., & Ferraz Jr, A. C. (2012). Stomatal density distribution patterns in leaves of the Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). **Trees**, 26: 571-579.

McAdam, S.A., Sussmilch, F.C. & Brodribb, T.J. (2016) Stomatal responses to vapour pressure deficit are regulated by high speed gene expression in angiosperms. **Plant, Cell & Environment**, 39, 485-491.

McDowell, N. G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. **Plant physiology**, 155(3): 1051-1059.

McDowell, N., Allen, C.D., Anderson-Teixeira, K., Brando, P., Brien, R., Chambers, J., Christoffersen, B., Davies, S., Doughty, C. & Duque, A. (2018) Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. **New Phytologist**.

McNaughton, K. G., & Jarvis, P. G. (1983). Predicting effects of vegetation changes on transpiration and evaporation. **Water deficits and plant growth**, 7, 1-47.

Meakem, V., Tepley, A.J., Gonzalez-Akre, E.B., Herrmann, V., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Hubbell, S.P., Condit, R. & Anderson-Teixeira, K.J. (2017) Role of tree size in moist tropical forest carbon cycling and water deficit responses. **New Phytologist**.

Medina, E., & Klinge, H. (1983). **Productivity of tropical forests and tropical woodlands**. In *Physiological plant ecology IV* (pp. 281-303). Springer, Berlin, Heidelberg.

Meinzer, F., Goldstein, G., Holbrook, N., Jackson, P. & Cavelier, J. (1993) Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. **Plant, Cell & Environment**, 16, 429-436.

Meinzer, F. C., James, S. A., & Goldstein, G. (2004). Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. **Tree Physiology** 24(8): 901-909.

Michaletz, S.T., Weiser, M.D., McDowell, N.G., Zhou, J., Kaspari, M., Helliker, B.R. & Enquist, B.J. (2016) The energetic and carbon economic origins of leaf thermoregulation. **Nature plants**, 2, 16129.

Molion, L.C.B. (1975) **A climatonic study of the energy and moisture fluxes of the Amazonas basin with considerations of deforestation effects.** Ph.D. Thesis University of Wisconsin, Madison, USA, 1975.

Moradi, I., Arkin, P., Ferraro, R., Eriksson, P. & Fetzer, E. (2016) Diurnal variation of tropospheric relative humidity in tropical regions. **Atmospheric Chemistry & Physics**, 16.

Moreira, A., & Malavolta, E. (2004). Dinâmica da matéria orgânica e da biomassa microbiana em solo submetido a diferentes sistemas de manejo na Amazônia Ocidental. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 39(11), 1103-1110.

Motzer, T., Munz, N., Kupperts, M., Schmitt, D. & Anhuf, D. (2005) Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. **Tree Physiology-Victoria-**, 25, 1283.

Negrón-Juárez, R.I., Hodnett, M.G., Fu, R., Goulden, M.L. & von Randow, C. (2007) Control of dry season evapotranspiration over the Amazonian forest as inferred from observations at a southern Amazon forest site. **Journal of Climate**, 20, 2827-2839.

Negrón-Juárez, R. I., Chambers, J. Q., Guimaraes, G., Zeng, H., Raupp, C. F., Marra, D. M., ... & Higuchi, N. (2010). Widespread Amazon forest tree mortality from a single cross-basin squall line event. **Geophysical Research Letters**, 37(16)

Nelson, B. W.; Tavares, J. V.; Wu, J.; Valeriano, D. M.; Lopes, A. P.; Marostica, S. F.; Martins, G.; Prohaska, N.; Albert, L.; Araujo, A. C.; Manzi, A. O.; Saleska, S. R.; Huete, A. R.; (2014). Seasonality of Central Amazon Forest Leaf Flush Using Tower-Mounted RGB Camera. **2014 AGU Fall Meeting**.

Nobel, P.S. *Physiochemical and environmental plant physiology*, (2005) 3rd edn Burlington, MA, Elsevier Academic Press

Novick, K.A., Miniati, C.F. & Vose, J.M. (2016) Drought limitations to leaf-level gas exchange: results from a model linking stomatal optimization and cohesion–tension theory. **Plant, Cell & Environment**, 39, 583-596.

O'Brien, J. J., Oberbauer, S. F., & Clark, D. B. (2004). Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. **Plant, Cell & Environment**, 27(5): 551-567.

O'Brien, M. J., Leuzinger, S., Philipson, C. D., Tay, J., & Hector, A. (2014). Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. **Nature Climate Change** 4(8): 710-714.

Oliveira, R.S., Dawson, T.E., Burgess, S.S. & Nepstad, D.C. (2005) Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. **Oecologia**, 145, 354-363.

Oren, R., Phillips, N., Ewers, B., Pataki, D. & Mezonigal, J. (1999a) Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest. **Tree Physiology**, 19, 337-347.

Oren, R., Sperry, J., Katul, G., Pataki, D., Ewers, B., Phillips, N. & Schäfer, K. (1999b) Survey and synthesis of intra-and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. **Plant, Cell & Environment**, 22, 1515-1526.

Ourique, L. K., Silva, R. O., de Souza, C. A. S., Noguchi, H., Santos, J. D., & Higuchi, N. (2016). Relationship of litter fall with diameter increment in an old growth forest in central Amazon region. **Scientia Forestalis**, 44(112), 875-886.

Pallardy, S. G. (2010). **Physiology of woody plants**. Academic Press (Elsevier).

Pan, Y. D., R. A. Birdsey, J. Y. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D. McGuire, S. L. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch, and D. Hayes. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. **Science** 333: 988-993.

Phillips, O. L.; Malhi, Y.; Higuchi, N.; Laurance, W. F.; Nunes, P. V.; Vásquez, R. M.; Laurance, S. G.; Ferreira, L. V.; Stern, M.; Brown, S.; Grace, J.; (1998). Changes in the Carbon Balance of Tropical Forests: Evidence From Long-Term Plots. **Science** 282: 439-442.

Quesada, C. A., Phillips, O. L., Schwarz, M., Czimczik, C. I., Baker, T. R., Patino, S., ... & Lloyd, J. (2012). Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, 9: 2203-2246.

Rocha, V. M., Correia, F. W. S., Fonseca, P. A. M. (2015). Reciclagem de Precipitação na Amazônia: Um estudo de Revisão. **Revista Brasileira de Meteorologia** 30: 59-70.

Roman, D., Novick, K., Brzostek, E., Dragoni, D., Rahman, F. & Phillips, R. (2015) The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. **Oecologia**, 179, 641-654.

Roth, I. (1981) Structural patterns of tropical barks.

Rowland, L., Da Costa, A. C. L., Galbraith, D. R., Oliveira, R. S., Binks, O. J., Oliveira, A. A. R., ... & Ferreira, L. V. (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, 528(7580): 119-122.

Rudinsky, J. A., & Vite, J. P. (1959). Certain ecological and phylogenetic aspects of the pattern of water conduction in conifers. **Forest Science**, 5(3): 259-266.

Ryan, M.G., Hubbard, R.M., Clark, D.A., Sanford, R.L., (1994). Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minuartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. **Oecologia** 100: 213–220.

Sade, N., Gebremedhin, A. & Moshelion, M. (2012) Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. **Plant signaling & behavior**, 7, 767-770.

Sage, R. F., & Kubien, D. S. (2007). The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. **Plant, Cell & Environment**, 30(9): 1086-1106.

Salati, E., & Vose, P. B. (1984). Amazon basin: a system in equilibrium. **Science**, 225(4658), 129-138.

Saleska, S.R., Miller, S.D., Matross, D.M., Goulden, M.L., Wofsy, S.C., Da Rocha, H.R., De Camargo, P.B., Crill, P., Daube, B.C. & De Freitas, H.C. (2003) Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. **Science**, 302, 1554-1557.

Sampaio Filho, I., Jardine, K., de Oliveira, R., Gimenez, B., Cobello, L., Piva, L., ... & Chambers, J. (2018). Below versus above Ground Plant Sources of Abscisic Acid (ABA) at the Heart of Tropical Forest Response to Warming. **International journal of molecular sciences**, 19(7), 2023.

Santos, V. A. H. F. D. (2016). Ecofisiologia de espécies arbóreas no dossel e sub-bosque de uma floresta ombrófila densa na Amazônia central em ano de el niño.

Schlesinger WH, Jasechko S. (2014). Transpiration in the global water cycle. **Agricultural and Forest Meteorology** 189-190: 115–117

- Schrader, S. M., Wise, R. R., Wacholtz, W. F., Ort, D. R., & Sharkey, T. D. (2004). Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in Pima cotton. **Plant, Cell & Environment**, 27(6): 725-735.
- Segura, M. & Kanninen, M. (2005) Allometric models for tree volume and total aboveground biomass in a tropical humid forest in Costa Rica. **Biotropica**, 37, 2-8.
- Silva, R. P., dos Santos, J., Tribuzy, E. S., Chambers, J. Q., Nakamura, S., & Higuchi, N. (2002). Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. **Forest Ecology and Management**, 166(1-3), 295-301.
- Silva, R. P. D. (2007). Alometria, estoque e dinâmica da biomassa de florestas primárias e secundárias na região de Manaus (AM). **Tese de Doutorado**.
- Slot, M. & Winter, K. (2017) In situ temperature response of photosynthesis of 42 tree and liana species in the canopy of two Panamanian lowland tropical forests with contrasting rainfall regimes. **New Phytologist**, 214, 1103-1117.
- Snyder, K., Richards, J. & Donovan, L. (2003) Night-time conductance in C3 and C4 species: do plants lose water at night? **Journal of Experimental Botany**, 54, 861-865.
- Soar, C. J., Speirs, J., Maffei, S. M., & Loveys, B. R. (2004). Gradients in stomatal conductance, xylem sap ABA and bulk leaf ABA along canes of *Vitis vinifera* cv. Shiraz: molecular and physiological studies investigating their source. **Functional Plant Biology**, 31(6), 659-669.
- Soares, C. P. B., de Paula Neto, F., & de Souza, A. L. (2006). Dendrometria e inventário florestal. UFV.
- Steppe, K., De Pauw, D.J.W., Doody, T.M. & Teskey, R.O. (2010) A comparison of sap flux density using thermal dissipation, heat pulse velocity and heat field deformation methods. **Agricultural and forest meteorology**, 150, 1046-1056.
- Synnott, T.J. (1979) A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests. Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford.
- Tardieu, F., & Davies, W. J. (1993). Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. **Plant, Cell & Environment**, 16(4), 341-349.
- Ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... & Monteagudo, A. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, 342(6156), 1243092.

Tinoco-Ojanguren, C. & Pearcy, R.W. (1993) Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest Piper species. I. VPD effects on the transient stomatal response to lightflecks. **Oecologia**, 388-394.

Thompson, S.; Alvarez-Loayza, P.; Terborgh, J.; Katul, G. 2010. The effects of plant pathogens on tree recruitment in the Western Amazon under a projected future climate: a dynamical systems analysis **Journal of Ecology** 98: 1434-1446.

Tribuzy, E. S. (2005). Variações da Temperatura Foliar do Dossel e o seu Efeito na Taxa Assimilatória de CO₂ na Amazônia Central. **Tese de Doutorado**. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiróz (ESALQ-USP). 84pp.

Tyree, M. T. (1997). The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. **Journal of Experimental Botany**, 48(10), 1753-1765.

United States Geological Survey – USGS, 2017. Disponível em: <http://water.usgs.gov/edu/watercycleportuguese.html>

Ward, D. A., & Bunce, J. A. (1986). Novel evidence for a lack of water vapour saturation within the intercellular airspace of turgid leaves of mesophytic species. **Journal of experimental botany**, 37(4), 504-516.

Wheeler, T.D. & Stroock, A.D. (2008). The transpiration of water at negative pressures in a synthetic tree. **Nature** 455: 208-212.

Wu, J., Guan, K., Hayek, M., Restrepo-Coupe, N., Wiedemann, K.T., Xu, X., Wehr, R., Christoffersen, B.O., Miao, G. & Silva, R. (2017) Partitioning controls on Amazon forest photosynthesis between environmental and biotic factors at hourly to interannual timescales. **Global change biology**, 23, 1240-1257.

Yeh, S. W., Kug, J. S., Dewitte, B., Kwon, M. H., Kirtman, B. P., & Jin, F. F. (2009). El Niño in a changing climate. **Nature**, 461(7263), 511.

Zeppel, M.J., Murray, B.R., Barton, C. & Eamus, D. (2004) Seasonal responses of xylem sap velocity to VPD and solar radiation during drought in a stand of native trees in temperate Australia. **Functional Plant Biology**, 31, 461-470.

Zhang, Q., Manzoni, S., Katul, G., Porporato, A. & Yang, D. (2014) The hysteretic evapotranspiration—Vapor pressure deficit relation. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, 119, 125-140.

Zhang, J., & Davies, W. J. (1989). Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. **Plant, Cell & Environment**, 12(1), 73-81.

Zuecco, G., Penna, D., Borga, M. & Meerveld, H. (2016) A versatile index to characterize hysteresis between hydrological variables at the runoff event timescale. **Hydrological Processes**, 30, 1449-1466.

APÊNDICE 1

Hysteresis patterns as a proxy for tree transpiration, leaf temperature and ecophysiological interactions during the 2015-2016 El Niño event in the Amazon forest

Bruno O. Gimenez et al.

Keywords: tropical forests, sap velocity, stomatal conductance, direct solar radiation, vapor pressure deficit, leaf temperature, hysteresis

Abstract

Under climate change scenarios, a mechanistic understanding of the water cycle from individual trees to landscapes is needed to predict changes in the forest structure and function. In this study, we present *in situ* field observations of environmental (direct solar radiation, air temperature and vapor pressure deficit (VPD)) and physiological (sap velocity, stomatal conductance, and leaf water potential) variables and their correlations with leaf temperature during the 2015-2016 El Niño-Southern Oscillation (ENSO), in two rainforest sites in the Amazon basin (near the cities of Manaus and Santarém). Our study shows that the interactions between the observed environmental and physiological variables can be explained by the hysteresis phenomena. The temporal difference between the peak of stomatal conductance (late morning to midday) and the peak of VPD (early afternoon) is one of the major regulators of the sap velocity hysteresis patterns. The stomatal conductance has similar temporal patterns with direct solar radiation by circadian cycles, and the VPD has similar temporal patterns with leaf temperature (T_{leaf}) by saturated water vapor pressure. It's possible to observe the hysteresis patterns of transpiration using any of these variables. The T_{leaf} and T_{air} hysteresis represented by the $T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ offset, and the clockwise hysteresis between stomatal conductance and T_{leaf} appear to be linked to those patterns. During the 2015-2016 ENSO the differences between T_{leaf} and air temperature (T_{air}) reached almost 5°C, and generally T_{leaf} was higher than T_{air} during the morning period to early afternoon, and lower than T_{air} during the late afternoon and night. In Manaus, a more relevant physiological approach to estimate VPD was applied using T_{leaf} instead of T_{air} representing the true water vapor pressure gradient between the substomatal cavity and the boundary layer of the air near the leaf surface. Our results support the hypothesis that partial stomatal closure allows for a recovery in leaf water potential during the afternoon period and demonstrate the effect of VPD in maintaining relative high transpiration rates in this period.

Introduction

Evapotranspiration by terrestrial ecosystems delivers an estimated 62,000 km³ of water to the atmosphere every year, with the majority associated with plant transpiration (Jasechko et al., 2013). In the Amazon Basin, an estimated 25-50% of precipitation is recycled back to the atmosphere through forest transpiration (Eltahir and Bras, 1994; Chambers and Artaxo, 2017), with important implications to the interactions between the biosphere and atmosphere (Araújo et al., 2002; Negrón-Juárez et al., 2007). Under climate change scenarios, vegetation resilience will depend on their capacity to exploit water resources (Grossiord et al., 2017), and a mechanistic understanding of the water cycles from individual trees to landscape scales is necessary in order to predict changes in the forest structure (Chambers et al., 2014).

At the leaf level, transpiration flux is a function of vapor pressure deficit (VPD) between the leaf and the air and stomatal conductance (g_s), according to Fick's laws of diffusion (Costa et al., 2010). Although numerous environmental factors influence g_s , net radiation, VPD and soil moisture are often considered the most important (Jarvis, 1976; Jones, 1998; Lloyd and Farquhar, 2008; Daloso et al., 2017). High leaf temperatures (T_{leaf}) and VPD are known to induce stomatal closure in order to minimize excessive water loss (Farquhar, 1978; Meinzer et al., 1993; Tinoco-Ojanguren and Pearcy, 1993; Oren et al., 1999b; McAdam et al., 2016; Brodribb et al., 2017). The degree of stomatal closure is a balance act between preventing hydraulic damage while still allowing enough CO₂ influx for carbon fixation to avoid carbon-starvation (Adams et al., 2017). In addition, stomatal closure limits water lost through transpiration, and thereby indirectly regulates leaf temperatures. Given that the tropics have among the narrowest seasonal temperature range of any biome globally, they may be particularly sensitive to climate change (Field et al., 2014). Indeed, rising temperature and VPD are clear environmental drivers associated with increased tree mortality in the tropics (McDowell et al., 2018). This points to a key research need in the tropics – to expand our understanding of the coupling of tree water use (and concurrent carbon uptake) and key environmental drivers like leaf temperature.

The water potential gradient that regulates water movement through trees is anchored by soil moisture availability on one end, and atmospheric moisture availability (VPD) on the other. VPD is indirectly estimated from measurements of relative humidity (R_H) and air temperature (T_{air}) using micrometeorological sensors (Ewers and Oren, 2000). However, as T_{leaf} and T_{air} can differ by several degrees, the use of T_{leaf} instead of T_{air} to calculate VPD (ΔVPD) results in a more accurate representation of the true water vapor pressure gradient between the substomatal cavity and the boundary layer of the air near the leaf surface (Ewers and Oren, 2000). Therefore, T_{leaf} measurements are vital for better interpretation of plant hydraulic responses to environmental drivers in order to develop more accurate Earth System Models (ESMs) (Michaletz et al., 2016). However, sap velocity, T_{leaf} and environmental drivers are rarely measured together, especially in the tropics where the canopy layers are often hard to access (Chave et al., 2005; Segura and Kanninen, 2005). Thus, the response of plant's transpiration to changes in environmental and physiological conditions remains highly uncertain in ESMs (Jasechko et al., 2013).

In relation to environmental drivers, clockwise hysteresis patterns between sap flow and VPD have been reported with higher sap flow rates during the morning period relative to the afternoon (O'Brien et al., 2004; Zeppel et al., 2004; Zhang et al., 2014). In addition, a counterclockwise hysteresis pattern has been observed in tropical and temperate forests when sap flow is plotted as function of irradiance (O'Brien et al., 2004; Zeppel et al., 2004; Bretfeld et al., 2018). In the case of transpiration, it's established that the hysteresis phenomenon are influenced by the temporal lag between solar radiation, which tends to peak in the late morning to mid-day, and VPD which tends to peak in the early afternoon (O'Brien et al., 2004; Zeppel et al., 2004; Zhang et al., 2014; Novick et al., 2016). Also, hysteresis between sap flux and environmental drivers are influenced by the stored stem water and the time lag between sap velocity and canopy transpiration, as an effect of hydraulic capacitance and resistance (Phillips et al., 1997; Ward et al., 2012). However, coupled field observations of physiological and environmental variables that include not only diurnal sap velocity and environmental data, but

also leaf level data like g_s , T_{leaf} , and Ψ_L , has been very limited in the tropics, but is needed to verify the relationships between V_s and environmental/physiological drivers in tropical forests.

In this study, we present in situ field observations of environmental (direct solar radiation, T_{air} and VPD) and physiological (V_s , g_s , and Ψ_L) variables and their correlations with T_{leaf} during the 2015-2016 ENSO. In order to observe the interactions between physiological variables and fast changing environmental conditions, we collected a high temporal frequency data (15-60 min) in two primary rainforest sites located in the eastern (Santarém) and in the central (Manaus) Amazon. Our hypothesis is that the leaf temperature (T_{leaf}) is one of the major drivers of tree transpiration during the 2015-2016 ENSO in the Amazon forest. As T_{leaf} can differ by T_{air} by several degrees, represented by $T_{leaf}-T_{air}$ offset (T_{leaf} minus T_{air}) we also investigated these patterns using trees from different species. In our analysis, VPD was also transformed to the leaf-to-air vapor pressure deficit, using T_{air} and T_{leaf} (Δ VPD) (Ewers and Oren, 2000). To achieve these objectives, the experiments were performed near two flux towers to access the crowns of the trees (Santarém – K67 tower, and Manaus – K34 tower). Finally, we evaluate how these variables influence the offset between T_{leaf} and T_{air} to enable better understanding and prediction of T_{leaf} .

Materials and Methods

Study area

The field activities occurred in two sites near the cities of Manaus and Santarém, Brazil (**Supplementary Figure S1**). Near the city of Manaus, trees with leaves accessible from the K-34 walkup tower were selected for study. The 50-meter tall K-34 tower is located at the Reserva Biológica do Cuieiras, also known as ZF-2, and contains roughly 22,000 ha adjacent to extensive areas of undisturbed tropical forest (Araújo et al., 2002). The mean value of rainfall is $\sim 2,500$ mm year⁻¹ with the driest months of the year concentrated from July to September (Araújo et al., 2002). Field data were collected at the K-34 tower site between 01 July 2015 to 01 July 2017.

Near the city of Santarém, four trees near the K-67 triangle tower were selected for study, located in the Tapajós National Forest with approximately 527,000 ha near the Santarém-Cuiabá highway (BR-163). The K-67 tower is located ~ 6 km west of the BR-163 and ~ 6 km east of Tapajós river, in an area of largely contiguous forest from north to south (Hutyra et al., 2007). The site receives $\sim 2,000$ mm year⁻¹ of rainfall and has a five-month dry season from mid-July to mid-December (Saleska et al., 2003; Wu et al., 2017). In Santarém, field data were collected during the period of 01 April 2016 to 31 December 2016.

Species selection

Four different species in Manaus and four different species in Santarém were selected in a plateau area (*terra-firme*; eight trees in total; **Table 1**). Tree selection criteria was based on the proximity of the crowns to the two towers (K-34 and K-67). This approach enabled measurement of physiological variables including sap velocity at breast height, T_{leaf} , g_s , and Ψ_L from leaves at the top of the crowns, together with environmental variables including direct solar radiation, T_{air} , and R_H above the canopy (**Supplementary Figure S2**).

Sap velocity (V_s) measurements

One heat pulse sap velocity sensor (SFM1, ICT international®) was installed per tree near breast height (DBH) following the protocols previously described by Christianson et al. (2017). The SFM1 sensor consists of a heater and two temperature-sensing probes to determine sap velocity (cm hr⁻¹) at 0.75 cm depth in the stem using the heat ratio method (Green et al., 2003; Steppe et al., 2010). The heater needle was configured to emit a 20 Joule pulse of thermal energy every fifteen minutes (sap heat ratio measurements for 5 min 32 s following the pulse). Biophysical characteristics (diameter and bark thickness) for each tree were used as input into the Sap Flow Tool version 1.4.1 (Phyto-IT®) to calculate sap velocity from raw data downloaded from the SFM1 sensors in the field.

The heat pulse method can be used for accurate measurements of sap flow (Lambers et al., 2008), but is unable to measure low rates due to its inability to distinguish heat-pulse velocities below a threshold velocity of 3-4 cm hr⁻¹ (Green et al., 2003). The probe spacing is also an

important parameter and the sap velocity (V_s) is dependent upon the exact distance between needles as the following equation shows:

$$V_s = \frac{k}{x} \ln\left(\frac{v_1}{v_2}\right) * 3600 \text{ cm hr}^{-1} \quad (1)$$

Where: k is the thermal diffusivity of wet wood; x is the distance between the heat source (heater) and temperature sensors; v_1 and v_2 are the increases in temperature (from ambient) at equidistant points downstream and upstream from the heater.

In this study, we used the factory default setting of 5 mm of needle spacings, as recommended by the manufacturer (Burgess and Downey, 2014). This 5 mm spacing is suitable to a theoretical maximum of 54 cm hr⁻¹ (Burgess and Downey, 2014).

T_{leaf}, T_{air}, VPD and direct solar radiation measurements

To measure T_{leaf} , a single infrared radiometer sensor (SI-111 analogic or SI-131 digital, Apogee®) was positioned from the tower's structure with the field of view targeting the top of individual tree crowns (one IR sensor per tree). Five-minute averages of T_{leaf} were recorded using a CR-3000 (Campbell Scientific® for the SI-111 sensors) and EM-50 (Decagon® for the SI-131 sensors) dataloggers. The infrared sensors were positioned with heights, target bearings and distances as listed in **Table 1**. To validate the infrared radiometer sensors installed on the two sites, T_{leaf} measurements were made using Teflon insulated type T thermocouples (OM-CP-OCTTEMP-A Nomad®, Omega Engineering) directly attached to the abaxial side of the leaf using a breathable white tape and configured to register measurements every 15 seconds (**Supplementary Figure S3**). In addition, in Manaus direct solar radiation (W m^{-2}) with 5-minute averages were collected at 35.0 m above the canopy using a SPN1-Sunshine Pyranometer (Delta-T Devices®). T_{air} and R_H data were obtained using a thermohygrometer (HC2S3, Campbell Scientific®) installed above the canopy at 51.1 m height on the K-34 tower structure.

In this study, a more relevant physiological approach to estimate VPD (kPa) was used (**Equations 2,3,4**). The Tetens equation was used to calculate the saturation vapor pressure of the air (e_o) using the variables air temperature (T_{air}) and the relative humidity of the air (RH_o) (Monteith and Unsworth, 2007) (**Equation 2**). To estimate the saturation vapor pressure inside the substomatal cavity (e_i) we also used the Tetens equation but replacing T_{air} by T_{leaf} (**Equation 3**). The vapor pressure deficit difference (ΔVPD) between substomatal cavity and the air near the leaf surface was obtained using RH_i (relative humidity inside the substomatal cavity) which is assumed to be equal to 1, and RH_o (relative humidity of the air near the leaf surface) (**Equation 4**) (Ward and Bunce, 1986; Buckley et al., 2017; Cernusak et al., 2018; Fontes et al., 2018).

$$e_o = 0.611 * 10^{\left(\frac{7.5 * T_{\text{air}}}{T_{\text{air}} + 237.3}\right)} \quad (2)$$

$$e_i = 0.611 * 10^{\left(\frac{7.5 * T_{\text{leaf}}}{T_{\text{leaf}} + 237.3}\right)} \quad (3)$$

$$\Delta\text{VPD} = (e_i * RH_i) - (e_o - RH_o) \quad (4)$$

Where: ΔVPD is the leaf-to-air water vapor pressure deficit between the substomatal cavity and air near the leaf surface (kPa); e_o is the air saturated water vapor pressure (kPa); e_i is the saturated water vapor pressure inside the substomatal cavity (kPa); RH_i is the relative humidity of the substomatal cavity which is assumed to be equal to 1. RH_o is the relative humidity of the air near the leaf surface (expressed as a decimal); T_{leaf} is the leaf temperature in °C and T_{air} is the air temperature in °C.

Stomatal conductance (g_s) measurements

Diurnal observations of g_s were made on upper canopy leaves accessible from the walkup towers (K-34 in Manaus and a walkup tower 1 km from the K-67 triangle tower in Santarém). In Manaus, diurnal patterns of g_s were measured from individual leaves at the top the main crown near the towers from 6:00 to 18:00 using a Li-Cor 6400 XT portable photosynthesis system (Li-Cor, Lincoln®, NE, USA). g_s measurements on individual leaves were made for 10 minutes using Li-Cor 6400 XT. The CO_2 reference concentration of Li-Cor 6400 XT was held constant at $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$. T_{block} and photosynthetically active radiation values were set every 15 minutes to match environmental conditions. Using the Li-Cor 6400 XT we set the T_{block} to achieve a target T_{leaf} , based on the infrared radiometers measurements recorded in the CR-3000 datalogger which have a screen that makes possible do real time data reads without a computer. In Santarém, g_s measurements on individual leaves were made every 2 minutes using the SD-1 leaf porometer system (Decagon Devices®, WA, USA) throughout the day. Despite the two methods were based on different principles (measure of g_s via porometer and via gas exchange) the main objective was to determine the possible relations between g_s and T_{leaf} .

Leaf water potential (Ψ_L) measurements

Hourly Ψ_L measurements (6:00 to 18:00 – 12 hours) of healthy leaves without noticeable condensation on the surface of *P. anomala*, *P. erythrochrysa* and *C. longipendula* (**Table 1**) were performed in Manaus using a pressure chamber instrument (Model 1000, PMS Instrument Company ®) connected to a high-pressure nitrogen cylinder (5.0 purity). Small branches from the upper tree crowns were removed and classified following the crown illumination index proposed by Synnott (1979). *P. anomala* was classified as “crown completely exposed to vertical light (e.g. canopy tree)”; *C. longipendula* was classified as “crown with some lateral light”; *P. erythrochrysa* was classified as “crown in a high position but not with full vertical illumination (e.g. lower canopy tree)”. Ψ_L was immediately determined on the ground for a single leaf per branch by cutting the petiole with a razor blade, inserting the leaf inside the chamber under slowly increasing pressure, and noting the chamber pressure when the first water bubbles started to flow out of the petiole.

Data analysis

All time-series plots, scatter plots, and linear, sigmoid, and power regressions were generated using the software's IGOR Pro® version 6.3 (WaveMetrics, Inc. USA) and R v. 3.0.2 (R Development Core Team, 2013) (**Figures 1-9** and **Supplementary Figures S1-5**). Additionally, daily $T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ offsets were calculated during the ENSO in the year 2015 (July to December). T_{leaf} and T_{air} relations were also demonstrated using the two-dimensional kernel density estimation based on the *kde2d* function available in the (MASS) package of the R software (**Figure 2**). Four parameter sigmoid curves were fitted using 15 minutes interval data for V_s as function of T_{leaf} for *E. cyathiformis*, *P. anomala*, and *P. erythrochrysa* in Manaus, and *E. uncinatum*, *Lecythis* sp. and *C. xinguensis* in Santarém (**Supplementary Figure S4**). Daily patterns of V_s were also fitted as function of T_{leaf} during the morning (sigmoid function) and afternoon/night (power function) periods (**Supplementary Figure S5**).

Results

V_s , T_{leaf} and VPD

Representative four-day time series of V_s as function of T_{leaf} , VPD and R_H for *Eschweilera cyathiformis* in Manaus and sap velocity as function of T_{leaf} for *Lecythis* sp. in Santarém are presented in **Figure 1**. Despite expectations of a significant delay due to the large vertical distance between the observations of V_s and T_{leaf} , the two variables apparently tightly track each other, during the day and night, in all studied trees (**Figure 1a, f**). Additionally, normalized time series (with values ranging from 0-1) of V_s and T_{leaf} of six trees during a two-month period also show this temporal correlation (**Supplementary Figure S4**). Graphically, this temporal correlation between V_s - T_{leaf} was also observed during the night when T_{leaf} and V_s decreased together (e.g. **Figure 1a, d** and **Supplementary Figure S4**). Moreover, similar temporal correlations were also graphically observed for V_s -VPD (**Figure 1b**), while R_H showed opposite diurnal oscillations varying from 98% to 60% (~ 38% variation) (**Figure 1c**).

Diurnal patterns of direct solar radiation differed from those of T_{leaf} in Manaus, especially during the afternoon period (**Figure 1d, e**). Direct solar radiation showed a peak during the late morning to mid-day (10:48 on average in Manaus) with a constant decrease during the afternoon (**Figure 1e**). In contrast, T_{leaf} and VPD patterns showed a peak during the early afternoon (13:10 on average in Manaus), maintaining high values until late afternoon (**Figure 1a, b**). Thus, for Manaus, on average, a lag of 2 hr and 22 min delay occurred between the peaks of direct solar radiation and T_{leaf} .

T_{leaf} and T_{air} relations

The highest T_{leaf} values during the ENSO in the year of 2015 were observed during the months of September and October (**Figure 2**). In some days during the year 2015, T_{leaf} was up to 4°C higher than T_{air} (**Figure 2**). The 1:1 baseline presented in **Figure 2** was helpful to visualize deviation of T_{leaf} away from T_{air} , and the scatter plot density allowed to interpret that the densest points are between 23 – 26°C, with the majority of T_{leaf} values lower than T_{air} . This pattern is supposed to be related to the night period, where the lowest T_{air} and T_{leaf} values are observed. In addition, hysteresis patterns between T_{leaf} and T_{air} was observed in all studied trees in Manaus (**Figure 3**). Based on different days randomly selected during 2015, we observed that during the morning period until the early/middle afternoon, T_{leaf} was predominantly higher than T_{air} ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ positive) (**Figure 4**). In contrast, T_{air} was predominantly higher than T_{leaf} during the late afternoon and night ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ negative). These patterns were confirmed from hourly averages in Manaus for the entire period of ENSO in the year 2015. The $T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ offset (T_{leaf} minus T_{air}) represented in **Figures 3, 4**, reached positive values during the day (+4 °C), and negative values during the night (-4 °C).

V_s - T_{leaf} , V_s -VPD, and V_s -direct solar radiation diurnal hysteresis

One week of V_s data was plotted as function of T_{leaf} , VPD and direct solar radiation (**Figures 5, 6**). V_s showed a sigmoid dependence on T_{leaf} and VPD including a sensitive increase, an inflection point, and a plateau. When sap velocity reached the maximum values for each species, it was insensitive to further increases in T_{leaf} /VPD (**Figures 5, 6**). The sigmoid pattern was observed in all studied trees (**Supplementary Figure S4**), although the maximum V_s differed between species from 8 to 24 cm hr⁻¹. Detailed daily patterns of V_s - T_{leaf} revealed a sigmoid increase in V_s during the morning period followed by a power law decrease in the afternoon and throughout the night (**Supplementary Figure S5**). Moreover, a clear clockwise hysteresis in V_s - T_{leaf} and V_s -VPD was evident with morning periods showing higher temperature sensitivities than afternoon and night periods (**Figures 5, 6**). In Manaus, the V_s difference between the morning and afternoon periods reached a maximum T_{leaf} of 29 to 32 °C. For the trees in Santarém, the maximum differences in the V_s of morning and afternoon periods occurred at slightly lower temperatures, 24 °C to 28 °C.

In Manaus, the scatter plot of V_s -direct solar radiation revealed a counterclockwise hysteresis, on the exact same day of the V_s -VPD clockwise hysteresis (**Figure 6**). For the same direct solar radiation in the x-axis, higher V_s values in the afternoon were observed relative to the morning period. The V_s difference between the afternoon and morning periods reached a maximum between 200 W m⁻² to 400 W m⁻² (**Figure 6**).

It should be noted that following the protocols of 5 mm probe spacing of the SFM1 sensors, it's possible that during some days they maxed out at relatively modest flows (16 cm hr⁻¹ for *P. anomala* for example, **Figure 1d** and **Figure 5**). Other available methods to estimate sap flow like the thermal dissipation method and the heat field deformation also underestimate V_s , in which the error tends to increase with further increases in V_s (Steppe et al., 2010). However, evidence that the maximum observed V_s is not due to a sensor saturation is: **1.** different maximum values of V_s between species (plateau in the scatter plots), **2.** the state theoretical maximum of 54 cmhr⁻¹ of the ICT user manual **3.** on the same trees Grossiord et al., 2018 (*under review*) found no statistical difference between sap velocities determined by ICT and Granier sensors.

g_s - T_{leaf} and Ψ_L - T_{leaf} diurnal hysteresis

Clockwise hysteresis patterns were observed for g_s - T_{leaf} in Manaus and Santarém (**Figure 7**). For the same T_{leaf} in x-axis, g_s of *E. cyathiformis* and *Manilkara* sp. were greater in y-axis in the morning than the afternoon. The maximum observed g_s values occurred at a T_{leaf} of 33.3 °C in Manaus and 32.6 °C in Santarém.

In Manaus hourly Ψ_L data were collected from three trees together with T_{leaf} measurements (**Table 1**) to access potential diurnal hysteresis patterns similar to those observed with sap velocity, g_s , T_{air} , T_{leaf} , and VPD. A counterclockwise hysteresis was observed between Ψ_L and T_{leaf} (**Figure 8**). At the same T_{leaf} values on the x-axis, Ψ_L is more negative in the morning

compared to the afternoon period. During September 2015 (peak of the El Niño) the lowest observed value of Ψ_L for *C. longipendula* was -1.1 MPa with a T_{leaf} of 36 °C (10:00 local time), and -1.8 MPa for *P. erythrochrysa* (T_{leaf} of 35°C; 10:00 local time). During July 2015, the lowest observed Ψ_L for *P. anomala* was -2.7 MPa with 32 °C of T_{leaf} (14:00 local time; **Figure 8**).

Discussion

Correlations between sap velocity, T_{leaf} , T_{air} and VPD

With a measurement temporal resolution of 15 minutes, similar temporal patterns between sap velocity (V_s) and leaf temperature (T_{leaf}) were observed in two rainforest sites in the Amazon basin (Santarém and Manaus, Brazil) during the 2015-2016 ENSO. While we did not quantify the delay between V_s - T_{leaf} and V_s -VPD, some type of delay is expected due to the large differences in the heights of the measurements (basal sap velocity versus T_{leaf} in the upper canopy). Future research should aim to quantify these delays, using for example, simultaneous measurements of V_s at DBH height and V_s in the branches near the crown. At a lower time resolution, similar results were previously observed using Granier sap flow system and micrometeorological sensors in French Guiana (Granier et al., 1996), and North Carolina, USA (Oren et al., 1999a). At both sites (F. Guiana and N. Carolina), similar temporal correlations were observed between sap flow and VPD_{air} using a measurement resolution of 30 minutes (Granier et al., 1996; Oren et al., 1999a). A recent study of Bretfeld et al. (2018) showed that V_s is largely in phase with VPD_{air} in an 80 yr-old-forest which is similar to the observed results from this study. In addition, sigmoid patterns between V_s -VPD and V_s - T_{leaf} were also observed for all studied trees (**Figures 6, 7** and **Supplementary Figure S4**), as also observed by O'Brien et al. (2004) in tropical species of Costa Rica, and da Costa et al. (2018) in the eastern Amazon.

Given the large diurnal T_{leaf} variation and the exponential dependence of VPD on T_{leaf} (**Eqn. 1**), changes in VPD during the daytime are largely driven by changes in T_{leaf} (Jackson et al., 1981; Ewers and Oren, 2000). $T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ offset can be related to water stress in plants (Jackson et al., 1981). In short time scales (e.g. 10 seconds) T_{leaf} is also partially related to the leaf mass per area (Michaletz et al., 2016), which can provide new insights about the water dynamics like capacitance, and leaf phenology. Low temperature values during rainstorms are associated with low VPDs and high R_H in the Amazon forest (Moradi et al., 2016). Periods of days with the lowest observed V_s are related to the lowest observed values of T_{leaf} and VPD. This observation is consistent with previous studies in the Amazon where rain, cloud coverage, and reduced direct solar radiation were found to be the major factors that reduced xylem sap flow rates (Kunert et al., 2017). In addition, other researchers in tropical sites like Costa Rica found that significant leaf wetness also reduces sap flow by up to 28% by impacting VPD (Aparecido et al., 2016).

The positive nighttime V_s observed in Manaus and Santarém also apparently followed T_{leaf} . These observations of positive nighttime V_s in the first hours of the night is probably related to the capacitance of stem tissues and radial water transport (Steppe et al., 2012), as well as an incomplete stomatal closure (Snyder et al., 2003; Barbour and Buckley, 2007) which also allows trees to increase their water content through foliar water uptake (Eller et al., 2013). Another possibility for nighttime transpiration is the water outlet through lenticels, small pores on stem surfaces of many tropical tree species (Roth, 1981). However, it should be noted that no treatment was done to correct V_s for small potential offsets (less than 1 cm hr⁻¹ – lower scales) to estimate the standard deviation of V_s , and the possibility of positive nighttime water flow where, in this study, the V_s values are generally close to zero.

Hysteresis patterns

In the current study, clockwise hysteresis patterns were observed for V_s - T_{leaf} and V_s -VPD (**Figures 6, 7**). Similar results were previously described for sap flow and VPD_{air} in tropical forests of Costa Rica (O'Brien et al., 2004) and in tropical secondary forests in Panama (Bretfeld et al., 2018), in temperate forests of Australia (Zeppel et al., 2004), and in a grass-land ecosystem (Zhang et al., 2014). The observed hysteresis phenomenon for sap velocity has been described as a result of the temporal offset of direct solar radiation that tends to peak, in the tropics, during late morning to midday (10:30-12:00) (Motzer et al., 2005) and VPD that tends to peak in the early afternoon (13:00-14:30). This offset is also associated with the peak in g_s in the late morning, which matches well with the direct solar radiation patterns, and with the peak in T_{leaf} , which matches well with the VPD patterns.

In terms of temperature, g_s was found to reach a maximum at a T_{leaf} of 31-33°C, which relates with the optimum temperature for photosynthesis (T_{opt}) previously determined for many tropical species (Slot and Winter, 2017). Interestingly, this T_{opt} range seems to match with the inflection

point in the V_s - T_{leaf} hysteresis plots in Manaus (**Figure 6**). Thus, we speculate that it may be possible to determine T_{opt} using V_s - T_{leaf} diurnal hysteresis plots for individual trees. In addition, future studies can calculate an index for the quantification of hysteresis loops and make comparison between species, similar to a previous approach of Zuecco et al. (2016) describing hysteresis patterns of hydrological variables and runoff events. A quantitative comparison of hysteresis loops from a large number of species using an index approach could be quite revealing in terms of understanding individual species and their ecophysiological relations and would be a way of constraining ranges of hysteresis effects in models.

Changes in g_s are associated with changes in Ψ_L via their mutual effects on the balance between V_s and transpiration rates. Consistent with the clockwise hysteresis between V_s - T_{leaf} , a counterclockwise hysteresis pattern was observed between Ψ_L - T_{leaf} . At the same T_{leaf} , Ψ_L were more negative during morning than afternoon suggesting that partial stomatal closure in the afternoon allows the leaf to recover to less negative Ψ_L (Jarvis, 1976) (**Figure 9**). The results suggest that the trees of this study may be isohydric, by reducing stomatal conductance in the warm afternoon periods in order to reduce transpiration rates, thereby minimizing the chances for embolism (Sade et al., 2012; Roman et al., 2015). The same process can be observed in the clockwise hysteresis between V_s - T_{leaf} , where the partial stomatal closure in the afternoon period reduce the sap velocity (V_s) rates compared to the morning (**Figure 6**).

The same counterclockwise hysteresis loop between Ψ_L - T_{leaf} , was also observed for V_s -direct solar radiation. Interestingly, the counterclockwise hysteresis pattern of V_s -direct solar radiation is not driven by the partial stomatal closure in the late morning until the afternoon period, but by the high VPD. At the same solar radiation intensity, higher V_s occurs during the afternoon relative to the morning due to a higher VPD (**Figure 7**). This observations suggests that partial stomatal closure in the afternoon can be offset by the effect of high VPD in maintaining elevated transpiration rates under high afternoon temperatures, as previously shown in other ecosystems (O'brien et al., 2004; Zeppel et al., 2004; Zhang et al., 2014; Novick et al., 2016; Bretfeld et al., 2018). Also, these results support recent findings that heat waves can be associated with sustained transpirational cooling as a key mechanism of thermotolerance (Drake et al., 2018). Finally, these results show that the observed hysteresis for V_s - T_{leaf} , V_s -VPD, and Ψ_L - T_{leaf} seems to be linked with a similar hysteresis between g_s - T_{leaf} and T_{leaf} - T_{air} .

The observed differences of the maximum V_s rates (plateau in the scatter plots) between species can be related to the diameter of the vessels (Dünisch and Morais, 2002), wood density (Eller et al., 2018) and with the susceptibility to embolism (Lovisolo and Schubert, 1998). Tree height is also an important factor which influences sun exposure and therefore the temperature of the leaves and transpiration rates (Goldstein et al., 1998). For example, in Manaus, *E. cyathiformis* is the thinnest and shortest tree with 14.3 cm of DBH and 19.8 m of height and is the tree with the lowest observed V_s rates (~8 cm hr⁻¹). In contrast, the *Pouteria* genus (*P. anomala* and *P. erythrochysa*) have large DBHs (35.3 cm and 36.5 cm) and high rates of V_s (18 cm hr⁻¹ and 12 cm hr⁻¹, respectively). This is consistent with other studies where DBH, height and sap flow showed a positive correlation (Motzer et al., 2005). Likewise, the same correlations were observed in Santarém, where the larger DBHs showed the higher sap velocity. One important issue is that mortality rates during droughts are substantially high for large DBH's (Meakem et al., 2017), and maybe this is triggered by the high transpiration rates. Another study of rain exclusion in the eastern Amazon Rowland et al. (2015) confirmed this observation. However, other factors are also involved since it has been shown that early-successional forests experienced more drought stress than trees in late-successional forests (Bretfeld et al., 2018). In fact, more studies are needed in the tropics, especially in the Amazon, due to the large diversity of terrestrial plants (Ter Steege et al., 2013), the wide range of functional traits and evolutionary strategies to avoid cavitation, carbon starvation, and other aspects related to drought which can modify T_{leaf} and V_s patterns.

Conclusion

The interactions between the observed environmental and physiological variables can be explained by the hysteresis phenomena. The temporal lag between the g_s /direct-solar radiation peak in the late morning to midday, and the T_{leaf} /VPD peak in the early afternoon are one of the major regulators of the sap velocity hysteresis patterns. The T_{leaf} and T_{air} hysteresis represented by the $T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$ offset, and the clockwise hysteresis between g_s and T_{leaf} appear to be linked to those patterns. In the Amazon forest during 2015-2016 ENSO, T_{leaf} was higher than T_{air} during the morning period to early afternoon, and lower than T_{air} during the late afternoon and night.

Future research may address a new modeling approach using T_{leaf} instead of T_{air} to ecophysiological observations, or even consider the differences between these two important variables. A quantitative comparison of hysteresis loops from a large number of species during regular seasons versus anomaly seasons like El Niño events, could be also quite revealing in terms of vegetation resilience and their ecophysiological relations.

Conflict of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

Author Contributions

B.O.G., K.J.J., R.N.J., I.S.F., C. G. F., L.O.C. and J.A.H. performed the experiments, and analyzed the data. J.Q.C., N.H., T.E.D and N.G.M. planned and designed the experiments, and analyzed the data. B.O.G. and K.J.J. wrote the paper. C. G. F., A.C.A., J.M.W., B.D.N., C.V., D.S.C., G.C.S., C.D.K. and N.G.M. improved the manuscript.

Funding

This material is based upon work supported as part of the Next Generation Ecosystem Experiments-Tropics (NGEE-Tropics), as part of DOE's Terrestrial Ecosystem Science Program – contract No. DE-AC02-05CH11231. Additional funding for this research was provided by the [Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior](#) (CAPES).

Acknowledgments

The authors are thankful to the logistical and scientific support provided by the Laboratório de Manejo Florestal (LMF) and the Large Scale Biosphere-Atmosphere Program (LBA) at National Institute of Amazonian Research (INPA).

Data Availability Statement

All the physiological and environmental measurements are in the NGEE-Tropics data archive (<https://ngt-data.lbl.gov>), hosted by Fluxnet, U.S. Department of Energy, (<http://fluxnet.fluxdata.org/>). The data can be available to readers upon request to the corresponding authors.

References

- Adams, H.D., Zeppel, M.J., Anderegg, W.R., Hartmann, H., Landhäusser, S.M., Tissue, D.T., et al. (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature ecology & evolution* 1(9), 1285. doi: 10.1038/s41559-017-0248-x.
- Aparecido, L.M.T., Miller, G.R., Cahill, A.T., and Moore, G.W. (2016). Comparison of tree transpiration under wet and dry canopy conditions in a Costa Rican premontane tropical forest. *Hydrological Processes* 30(26), 5000-5011. doi: 10.1002/hyp.10960.
- Araújo, A., Nobre, A., Kruijt, B., Elbers, J., Dallarosa, R., Stefani, P., et al. (2002). Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 107(D20). doi: 10.1029/2001JD000676.
- Barbour, M.M., and Buckley, T.N. (2007). The stomatal response to evaporative demand persists at night in *Ricinus communis* plants with high nocturnal conductance. *Plant, Cell & Environment* 30(6), 711-721. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01658.x.
- Bretfeld, M., Ewers, B.E., and Hall, J.S. (2018). Plant water use responses along secondary forest succession during the 2015–2016 El Niño drought in Panama. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.15071.

- Brodribb, T.J., McAdam, S.A., and Carins Murphy, M.R. (2017). Xylem and stomata, coordinated through time and space. *Plant, cell & environment* 40(6), 872-880. doi: 10.1111/pce.12817
- Burgess, S., and Downey, A. (2014). SFM1 sap flow meter manual. *ICT international Pty Ltd, Armidale, NSW, Australia.*
- Chambers, J., Davies, S., Koven, C., Kueppers, L., Leung, R., McDowell, N., et al. (2014). Next Generation Ecosystem Experiment (NGEE) Tropics. *US DOE NGEE Tropics white paper.*
- Chambers, J.Q., and Artaxo, P. (2017). Biosphere-atmosphere interactions: Deforestation size influences rainfall. *Nature Clim. Change* 7(3), 175-176. doi: 10.1038/nclimate3238.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M., Chambers, J., Eamus, D., et al. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145(1), 87-99. doi: 10.1007/s00442-005-0100-x.
- Christianson, D.S., Varadharajan, C., Christoffersen, B., Detto, M., Faybishenko, B., Gimenez, B.O., et al. (2017). A metadata reporting framework (FRAMES) for synthesis of ecohydrological observations. *Ecological Informatics* 42, 148-158. doi: 10.1016/j.ecoinf.2017.06.002.
- Costa, M.H., Biajoli, M.C., Sanches, L., Malhado, A.C.M., Hutyra, L.R., da Rocha, H.R., et al. (2010). Atmospheric versus vegetation controls of Amazonian tropical rain forest evapotranspiration: Are the wet and seasonally dry rain forests any different? *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 115(G4). doi: doi:10.1029/2009JG001179.
- da Costa, A.C., Rowland, L., Oliveira, R.S., Oliveira, A.A., Binks, O.J., Salmon, Y., et al. (2018). Stand dynamics modulate water cycling and mortality risk in droughted tropical forest. *Global change biology*. doi: 10.1111/gcb.13851.
- Daloso, D.M., Medeiros, D.B., Anjos, L., Yoshida, T., Araújo, W.L., and Fernie, A.R. (2017). Metabolism within the specialized guard cells of plants. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.14823
- Drake, J.E., Tjoelker, M.G., Vårhammar, A., Medlyn, B.E., Reich, P.B., Leigh, A., et al. (2018). Trees Tolerate an Extreme Heatwave via Sustained Transpirational Cooling and Increased Leaf Thermal Tolerance. *Global change biology*. doi: 10.1111/gcb.14037
- Dünisch, O., and Morais, R.R. (2002). Regulation of xylem sap flow in an evergreen, a semi-deciduous, and a deciduous Meliaceae species from the Amazon. *Trees* 16(6), 404-416. doi: 10.1007/s00468-002-0182-6.
- Eller, C.B., Barros, F.V., Bittencourt, P.R.L., Rowland, L., Mencuccini, M., and Oliveira, R.S. (2018). Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant, Cell & Environment* 41(3), 548-562. doi: doi:10.1111/pce.13106.
- Eller, C.B., Lima, A.L., and Oliveira, R.S. (2013). Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist* 199(1), 151-162. doi: 10.1111/nph.12248
- Eltahir, E.A., and Bras, R.L. (1994). Precipitation recycling in the Amazon basin. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 120(518), 861-880. doi: 10.1002/qj.49712051806
- Ewers, B.E., and Oren, R. (2000). Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. 20(9), 579-589. doi: 10.1093/treephys/20.9.579.
- Farquhar, G. (1978). Feedforward responses of stomata to humidity. *Functional Plant Biology* 5(6), 787-800. doi: 10.1071/PP9780787.
- Field, C.B., Barros, V.R., Mach, K., and Mastrandrea, M. (2014). *Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability*. Cambridge University Press Cambridge and New York.
- Goldstein, G., Andrade, J., Meinzer, F., Holbrook, N., Cavelier, J., Jackson, P., et al. (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* 21(4), 397-406. doi: 10.1046/j.1365-3040.1998.00273.x.
- Granier, A., Huc, R., and Barigah, S. (1996). Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agricultural and forest meteorology* 78(1-2), 19-29. doi: 10.1016/0168-1923(95)02252-X.
- Green, S., Clothier, B., and Jardine, B. (2003). Theory and practical application of heat pulse to measure sap flow. *Agronomy Journal* 95(6), 1371-1379. doi: 10.2134/agronj2003.1371.
- Grossiord, C., Sevanto, S., Borrego, I., Chan, A.M., Collins, A.D., Dickman, L.T., et al. (2017). Tree water dynamics in a drying and warming world. *Plant, Cell & Environment*. doi: 10.1111/pce.12991.

- Hutyra, L.R., Munger, J.W., Saleska, S.R., Gottlieb, E., Daube, B.C., Dunn, A.L., et al. (2007). Seasonal controls on the exchange of carbon and water in an Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 112(G3). doi: 10.1029/2006JG000365.
- Jackson, R.D., Idso, S., Reginato, R., and Pinter, P. (1981). Canopy temperature as a crop water stress indicator. *Water resources research* 17(4), 1133-1138. doi: 10.1029/WR017i004p01133
- Jarvis, P. (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 593-610. doi: 10.1098/rstb.1976.0035.
- Jasechko, S., Sharp, Z.D., Gibson, J.J., Birks, S.J., Yi, Y., and Fawcett, P.J. (2013). Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. *Nature* 496(7445), 347-350. doi: 10.1038/nature11983.
- Jones, H.G. (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 49(Special Issue), 387-398.
- Kunert, N., Aparecido, L.M.T., Wolff, S., Higuchi, N., dos Santos, J., de Araujo, A.C., et al. (2017). A revised hydrological model for the Central Amazon: The importance of emergent canopy trees in the forest water budget. *Agricultural and Forest Meteorology* 239, 47-57. doi: 10.1016/j.agrformet.2017.03.002.
- Lambers, H., Chapin, F.S., and Pons, T.L. (2008). "Plant Water Relations," in *Plant Physiological Ecology*. (New York, NY: Springer New York), 163-223.
- Lloyd, J., and Farquhar, G.D. (2008). Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1498), 1811-1817. doi: 10.1098/rstb.2007.0032.
- Lovisolo, C., and Schubert, A. (1998). Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany* 49(321), 693-700. doi: 10.1093/jxb/49.321.693.
- McAdam, S.A., Susmilch, F.C., and Brodribb, T.J. (2016). Stomatal responses to vapour pressure deficit are regulated by high speed gene expression in angiosperms. *Plant, cell & environment* 39(3), 485-491. doi: 10.1111/pce.12633
- McDowell, N., Allen, C.D., Anderson-Teixeira, K., Brando, P., Brienen, R., Chambers, J., et al. (2018). Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist* 219(3), 851-869. doi: 10.1111/nph.15027.
- Meakem, V., Tepley, A.J., Gonzalez-Akre, E.B., Herrmann, V., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., et al. (2017). Role of tree size in moist tropical forest carbon cycling and water deficit responses. *New Phytologist* 219(3), 947-958. doi: 10.1111/nph.14633
- Meinzer, F., Goldstein, G., Holbrook, N., Jackson, P., and Cavelier, J. (1993). Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell & Environment* 16(4), 429-436. doi: 10.1111/j.1365-3040.1993.tb00889.x.
- Michaletz, S.T., Weiser, M.D., McDowell, N.G., Zhou, J., Kaspari, M., Helliker, B.R., et al. (2016). The energetic and carbon economic origins of leaf thermoregulation. *Nature plants* 2, 16129. doi: 10.1038/nplants.2016.129.
- Moradi, I., Arkin, P., Ferraro, R., Eriksson, P., and Fetzer, E. (2016). Diurnal variation of tropospheric relative humidity in tropical regions. *Atmospheric Chemistry & Physics* 16(11). doi: 10.5194/acp-16-6913-2016.
- Motzer, T., Munz, N., Küppers, M., Schmitt, D., and Anhof, D. (2005). Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. *Tree Physiology* 25(10), 1283-1293. doi: 10.1093/treephys/25.10.1283.
- Murray, F.W. (1966). "On the computation of saturation vapor pressure". RAND CORP SANTA MONICA CALIF).
- Negrón-Juárez, R.I., Hodnett, M.G., Fu, R., Goulden, M.L., and von Randow, C. (2007). Control of dry season evapotranspiration over the Amazonian forest as inferred from observations at a southern Amazon forest site. *Journal of Climate* 20(12), 2827-2839. doi: 10.1175/JCLI4184.1.
- Novick, K.A., Miniati, C.F., and Vose, J.M. (2016). Drought limitations to leaf-level gas exchange: results from a model linking stomatal optimization and cohesion-tension theory. *Plant, cell & environment* 39(3), 583-596. doi: 10.1111/pce.12657

- O'Brien, J., Oberbauer, S., and Clark, D. (2004). Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell & Environment* 27(5), 551-567. doi: 10.1111/j.1365-3040.2003.01160.x.
- Oren, R., Phillips, N., Ewers, B., Pataki, D., and Megonigal, J. (1999a). Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest. *Tree physiology* 19(6), 337-347. doi: 10.1093/treephys/19.6.337.
- Oren, R., Sperry, J., Katul, G., Pataki, D., Ewers, B., Phillips, N., et al. (1999b). Survey and synthesis of intra-and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell & Environment* 22(12), 1515-1526. doi: 10.1046/j.1365-3040.1999.00513.x.
- Phillips, N., Nagchaudhuri, A., Oren, R., and Katul, G. (1997). Time constant for water transport in loblolly pine trees estimated from time series of evaporative demand and stem sapflow. *Trees* 11(7), 412-419. doi: 10.1007/s004680050102.
- Roman, D., Novick, K., Brzostek, E., Dragoni, D., Rahman, F., and Phillips, R. (2015). The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia* 179(3), 641-654. doi: 10.1007/s00442-015-3380-9.
- Roth, I. (1981). Structural patterns of tropical barks.
- Rowland, L., da Costa, A.C.L., Galbraith, D.R., Oliveira, R., Binks, O.J., Oliveira, A., et al. (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* 528(7580), 119-122. doi: 10.1038/nature15539.
- Sade, N., Gebremedhin, A., and Moshelion, M. (2012). Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant signaling & behavior* 7(7), 767-770. doi: 10.4161/psb.20505.
- Saleska, S.R., Miller, S.D., Matross, D.M., Goulden, M.L., Wofsy, S.C., Da Rocha, H.R., et al. (2003). Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science* 302(5650), 1554-1557. doi: 10.1126/science.1091165.
- Segura, M., and Kanninen, M. (2005). Allometric models for tree volume and total aboveground biomass in a tropical humid forest in Costa Rica. *Biotropica* 37(1), 2-8. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.02027.x.
- Slot, M., and Winter, K. (2017). In situ temperature response of photosynthesis of 42 tree and liana species in the canopy of two Panamanian lowland tropical forests with contrasting rainfall regimes. *New Phytologist* 214(3), 1103-1117. doi: 10.1111/nph.14469
- Snyder, K., Richards, J., and Donovan, L. (2003). Night-time conductance in C3 and C4 species: do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany* 54(383), 861-865. doi: 10.1093/jxb/erg082.
- Steppe, K., Cochard, H., Lacointe, A., and Ameglio, T. (2012). Could rapid diameter changes be facilitated by a variable hydraulic conductance? *Plant, Cell & Environment* 35(1), 150-157. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02424.x.
- Steppe, K., De Pauw, D.J.W., Doody, T.M., and Teskey, R.O. (2010). A comparison of sap flux density using thermal dissipation, heat pulse velocity and heat field deformation methods. *Agricultural and Forest Meteorology* 150(7), 1046-1056. doi: 10.1016/j.agrformet.2010.04.004.
- Synnott, T.J. (1979). *A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests*. Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford.
- Ter Steege, H., Pitman, N.C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Guevara, J.E., et al. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342(6156), 1243092. doi: 10.1126/science.1243092.
- Tinoco-Ojanguren, C., and Percy, R.W. (1993). Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest Piper species. I. VPD effects on the transient stomatal response to lightflecks. *Oecologia*, 388-394. doi: 10.1007/BF00317115.
- Ward, E.J., Bell, D.M., Clark, J.S., and Oren, R. (2012). Hydraulic time constants for transpiration of loblolly pine at a free-air carbon dioxide enrichment site. *Tree physiology* 33(2), 123-134. doi: 10.1093/treephys/tps114.
- Wu, J., Guan, K., Hayek, M., Restrepo-Coupe, N., Wiedemann, K.T., Xu, X., et al. (2017). Partitioning controls on Amazon forest photosynthesis between environmental and biotic factors at hourly to interannual timescales. *Global change biology* 23(3), 1240-1257. doi: 10.1111/gcb.13509.

- Zeppel, M.J., Murray, B.R., Barton, C., and Eamus, D. (2004). Seasonal responses of xylem sap velocity to VPD and solar radiation during drought in a stand of native trees in temperate Australia. *Functional Plant Biology* 31(5), 461-470. doi: 10.1071/FP03220.
- Zhang, Q., Manzoni, S., Katul, G., Porporato, A., and Yang, D. (2014). The hysteretic evapotranspiration—Vapor pressure deficit relation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 119(2), 125-140. doi: 10.1002/2013JG002484
- Zuecco, G., Penna, D., Borga, M., and Meerveld, H. (2016). A versatile index to characterize hysteresis between hydrological variables at the runoff event timescale. *Hydrological Processes* 30(9), 1449-1466. doi: 10.1002/hyp.10681

Figures Legends

Figure 1. Four-day time series showing the correlations between physiological, and environmental variables of tropical trees in Manaus and Santarém. Example of temporal correlations of sap velocity (V_s) and T_{leaf} were shown in (a, f). Similar correlations were observed for V_s and VPD, and V_s and R_H (b, c). A temporal decoupling during the afternoon period was observed between V_s and direct solar radiation (d). The contrasting patterns of direct solar radiation and T_{leaf} was also shown in (e).

Figure 2. Relationship between T_{leaf} and T_{air} for *C. longipendula*, *P. anomala* and *P. erythrochrysa* during the year 2015 (July to December 2015) near K-34 tower (Manaus). The scatter plot using the method of kernel density shows that the observations between T_{leaf} and T_{air} overlaps at maximum rates around 25°C (40%), with the majority of T_{leaf} values lower than T_{air} . During the months of September and October of 2015, T_{leaf} reached more than 40°C for all studied species. The maximum observed T_{leaf} values for all the species were always higher than the maximum observed T_{air} values, during all over the 2015 ENSO.

Figure 3. T_{leaf} and T_{air} relationship of different species in the Central Amazon (black dots – 30 minutes averages). Daily clockwise hysteresis patterns of T_{leaf} as function of T_{air} was observed for a single day, randomly selected, separated by morning, afternoon and night periods. The orange dots represent the morning period (6:00 to 12:30), the red dots represent the afternoon period (13:00 to 19:00), and the blue dots represent the night period (19:30 to 5:30). The T_{leaf} and T_{air} offset time series was also showed in the figure, for the same day represented by the hysteresis phenomenon.

Figure 4. Hourly averages of T_{leaf} as function of T_{air} for *C. longipendula*, *P. anomala* and *P. erythrochrysa* in Manaus site for the El Niño drought in the year of 2015. A strong hysteresis phenomenon between T_{leaf} and T_{air} can be observed for all the studied trees in Manaus. Also, the $T_{leaf} - T_{air}$ offset per species were shown in the figure for the year 2015. In average, T_{leaf} was higher than T_{air} during the middle morning to early afternoon, and T_{air} was higher than T_{leaf} in the middle afternoon, night and early morning.

Figure 5. One-week scatter plot data with 15-minute observation intervals showing the clockwise hysteresis of V_s as function of T_{leaf} for three trees of different species in Manaus (a-c), and three trees of different species in Santarém (d-f). The hysteresis phenomenon is represented by a single day of data separated by morning (orange values, 6:00-14:00), afternoon (red values, 14:15-19:00), and nighttime (blue values, 19:15-5:45) periods.

Figure 6. One-week data with 15-minute observation intervals showing clockwise hysteresis of V_s as function of ΔVPD (a-c) and counterclockwise hysteresis of V_s as function of direct solar radiation (d-f) in Manaus. The clockwise and counterclockwise hysteresis phenomena were observed for each tree species using the data of the exact same week (black dots) and day (color dots) separated by morning (orange values, 6:00-14:00), afternoon (red values, 14:15-19:00), and nighttime periods (blue values, 19:15-5:45).

Figure 7. Diurnal patterns of g_s for *E. cyathiformis* in Manaus (a, c) and for *Manilkara* sp. in Santarém (b, d). The g_s peak for *E. cyathiformis* was 31 °C and the g_s peak for *Manilkara* sp. was 32.6 °C, both in the morning period. Additionally, clockwise hysteresis patterns of $g_s - T_{leaf}$ was observed in the two sites (c, d).

Figure 8. Counterclockwise hysteresis of Ψ_L as a function of T_{leaf} for three species in Manaus during 2015 El Niño drought. The stomata resistance acts to minimize the water loss during the afternoon periods given the observed counterclockwise pattern for $\Psi_L - T_{leaf}$.

Table 1. List of tree species instrumented with sap velocity and T_{leaf} sensors in Manaus and Santarém. Also, is shown the tree family, DBH, tree height, T_{leaf} sensor height, T_{leaf} sensor angle, and T_{leaf} target area. * Species with diurnal measurements of g_s . ** Species with diurnal measurements of Ψ_L .

APÊNDICE 2

Crown Illumination Index Definition – English version

The RAINFOR network uses a modified form of the Dawkins index (Dawkins 1958), as in Synnott (1979) and Moravie (1999)

Index Definition

- 5 Crown completely exposed to vertical and lateral light in a 45 degree curve, e.g. emergent
- 4 Crown completely exposed to vertical light, but lateral light blocked within some or all of the 90 inverted cones encompassing the crown
- 3b High vertical illumination (>50%)
- 3a Some vertical light (<50% of the vertical projection of the crown is exposed to vertical light)
- 2c High lateral light
- 2b Medium lateral light
- 2a Low lateral light
- 1 No direct light (crown is not lit directly vertically or laterally)

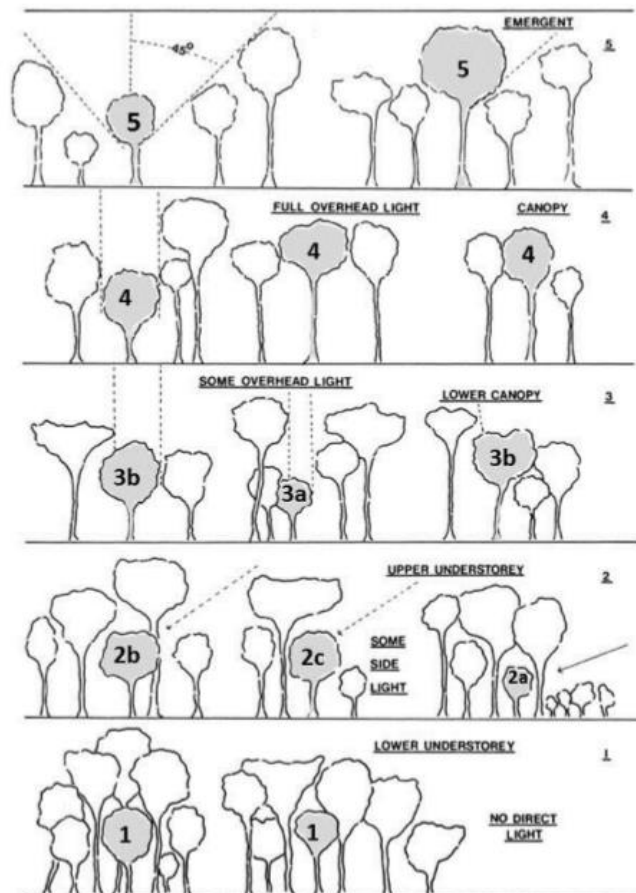


Figure 1. Crown Position Scores
(Reproduced from Silvicultural Research Plan, 1959-63, Forest Dept., Uganda.)

Image taken from Synnott, T.J. (1979). Synnott, T.J. (1979). A manual of permanent plot procedures for tropical rain forests. Tropical Forestry Papers no. 14. 67pp. Department of Forestry Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford. UK. ISBN:0 85074 031 2. ISSN:0141-9668.