



**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA**  
**Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais - PPG CFT**

**RESPIRAÇÃO FOLIAR DIURNA E NOTURNA EM ÁRVORES DA  
AMAZÔNIA CENTRAL**

**DAISY CELESTINA SOUZA**

**Manaus, Amazonas**

**2020**

**DAISY CELESTINA SOUZA**

**RESPIRAÇÃO FOLIAR DIURNA E NOTURNA EM ÁRVORES DA  
AMAZÔNIA CENTRAL**

**Orientador:** Dr. Kolby Jeremiah Jardine

**Coorientador:** Dr. João Victor Cardoso Figueiredo Rodrigues

Dissertação de mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

**Manaus, Amazonas**

**2020**

S714r Souza, Daisy Cestina  
RESPIRAÇÃO FOLIAR DIURNA E NOTURNA DE ÁRVORES DA  
AMAZÔNIA CENTRAL / Daisy Cestina Souza; orientador  
Kolby Jeremiah Jardine; coorientador João Victor  
Figueiredo Cardoso Rodrigues. -- Manaus:[s.l], 2020.  
68 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação  
em Ciências de Florestas Tropicais) -- Coordenação  
do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2020.

1. Floresta amazônica. 2. Ciclo do carbono. 3.  
Respiração foliar. 4. Método Kok. I. Jardine, Kolby  
Jeremiah, orient. II. Rodrigues, João Victor  
Figueiredo Cardoso, coorient. III. Título.

CDD: 333.75

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**

**DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA**

Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado de **DAISY CELESTINA SOUZA** aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 19 de março de 2020.

Aos dezenove dias do mês de março de 2020, às 9h, na Sala de Geoprocessamento do Laboratório de Manejo Florestal, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: “RESPIRAÇÃO FOLIAR DIURNA E NOTURNA DE ÁRVORES DA AMAZÔNIA CENTRAL” em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTIC-INPA) como parte final de seu trabalho para a obtenção do título de **MESTRE EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**, área de concentração em *Manejo Florestal*. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: **BRUNO OLIVA GIMENEZ (INPA)**, **SAUL ALFREDO ANTEZANA VERA (INPA)** e **FLÁVIA CAMILA SCHIMPL (IFAM)**. O (a) Presidente da Banca Examinadora, **Dr (a) João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues (Coorientador / UFAM)**, deu início à sessão convidando os senhores membros e o (a) Mestrando (a) a tomarem seus lugares e informou sobre os procedimentos a serem observados para o prosseguimento do exame. A palavra foi, então, facultada ao (à) Mestrando (a) que apresentou uma síntese do seu estudo e respondeu às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Depois da apresentação e arguição, a referida Banca Examinadora se reuniu e decidiu por

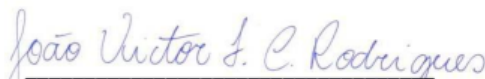
**APROVAR**


A sessão foi encerrada às 11h30 e, para constar eu, Ana Serra Campos, Secretária do PPG-CFT lavrei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora.

**Banca Examinadora**

Dr (a) BRUNO OLIVA GIMENEZ	<input checked="" type="checkbox"/>	Aprovado (a)	<input type="checkbox"/>	Reprovado (a)
Dr (a) SAUL ALFREDO ANTEZANA VERA	<input checked="" type="checkbox"/>	Aprovado (a)	<input type="checkbox"/>	Reprovado (a)
Dr (a) FLÁVIA CAMILA SCHIMPL	<input checked="" type="checkbox"/>	Aprovado (a)	<input type="checkbox"/>	Reprovado (a)



  
**Dr. João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues**  
Presidente da Banca / Orientador

  
**Niro Higuchi**  
Coordenador do PPG-CFT  
INPA/MCTIC-PR  
PO. 242/2017

## AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, a Deus, pelas oportunidades, ensinamentos e vitórias que a cada dia me proporciona.

Aos meus pais, Gedeir por ser um exemplo de ética e humildade, e Edilaine por suas palavras de conforto e amor que sempre me levantaram nas dificuldades. Obrigada por nunca medirem esforços em prol da minha educação.

Às minhas irmãs Joicy e Hellen, pelo espírito fraterno, cheio de brigas e amores.

À minha avó, tios e primos, por serem meu suporte e fonte de alegria.

Ao meu orientador Dr. Kolby Jardine pelos ensinamentos, oportunidades e puxões de orelha que me fizeram crescer.

Ao meu coorientador Dr. João Rodrigues por todas as sugestões e conversas durante a construção da dissertação, sou grata por tudo!

Ao Dr. Niro Higuchi por acreditar no meu potencial e pela oportunidade. Sendo um exemplo e inspiração como pesquisador.

À equipe do Laboratório de Manejo Florestal (LMF), Drs. Adriano Lima, Adélia Souza, Bruno Gimenez, Joaquim dos Santos e Moacir Campos, Ms. Dênis e Lidiane, Edilene, pelo suporte, amizade e companheirismo.

Aos amigos que fiz no LMF, Tayana, Israel, Valdiek, Anne, Paulinha, Gustavo, Adriana, Renan, Edriano, Márcio e Savannah.

A todos os funcionários da ZF-2, em especial ao Sidnei, meu companheiro nas coletas de campo, por todas as conversas e músicas compartilhadas no transecto.

A todos os mestres, orientadores e coorientadores que tive, por serem meus exemplos de profissionais.

Aos amigos que fiz em Manaus, especialmente ao Bruno e a Julyane, por todos os filmes, cafés, sorvetes, praias e risadas. Vocês foram meu suporte nos momentos difíceis.

Ao projeto NGEE-tropics, INCT-Madeiras da Amazônia e LMF por todo apoio científico e financeiro.

Ao INPA, PPG-CFT e Capes pela oportunidade de ingressar no mestrado e ao CNPq pela concessão da bolsa.

A todos que, de alguma forma, direta ou indireta, contribuíram para que a realização deste trabalho fosse possível.

Muito obrigada!

## Resumo

A respiração autotrófica é quantitativamente importante para fornecer esqueletos de carbono e energia durante o crescimento e manutenção das plantas. Entre seus componentes, a respiração foliar apresenta maior relevância, especialmente nos trópicos, responsável pela maior fração da respiração autotrófica. Numa mesma temperatura, a respiração foliar é menor durante o dia ( $R_{Luz}$ ) do que durante o escuro ( $R_{escuro}$ ) devido a uma supressão luminosa da respiração mitocondrial. No entanto, a  $R_{Luz}$  é mal caracterizada em diversos ecossistemas tropicais e pouca ou nenhuma informação existe sobre o grau de supressão de luz da  $R_{escuro}$ . Além disso, pouco se sabe sobre as relações entre  $R_{escuro}$  e  $R_{Luz}$  com características funcionais foliares das espécies de árvores dominantes da floresta amazônica e se a variação sazonal da precipitação e do gradiente vertical de luz afeta suas variações. O principal objetivo deste estudo foi quantificar a supressão luminosa da  $R_{Luz}$  e  $R_{escuro}$  foliar em espécies dominantes de uma floresta de terra firme na Amazônia Central e avaliar correlações com características foliares funcionais incluindo área foliar específica, conteúdo de macronutrientes e carboidratos solúveis e o crescimento dos indivíduos. O estudo foi realizado na reserva florestal tropical ZF2, gerida pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), a aproximadamente 60 km de Manaus, Brasil. Os dados de trocas gasosas foram coletados em 26 indivíduos, pertencentes à 18 espécies. Foram realizadas curva de luz com os seguintes níveis de radiação fotossinteticamente ativa, (RFA) (100, 90, 80, 70, 60, 50, 40, 30, 20, 15, 10, 5 e 0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), para obtenção de  $R_{escuro}$  e estimativa de  $R_{Luz}$  pelo método Kok. Após as medições de troca gasosa, as folhas foram levadas a laboratório para análise das características funcionais foliares. Observou-se que as taxas respiratórias não diferiram em função da sazonalidade, mas sim em função do grau de exposição da copa. Além disso,  $R_{Luz}$  teve forte correlação com  $R_{escuro}$ , fraca relação com o teor de nitrogênio e média correlação com a massa foliar específica (MFE) e teor de fósforo. A taxa de supressão teve variação inversa com o grau de exposição da copa, sendo menores nas árvores do dossel. Estes resultados reiteram a necessidade de diferenciar a compreensão das funções bioquímicas e fisiológicas da respiração foliar nos diferentes estratos verticais da floresta, considerando o grau de exposição da copa em ecossistemas tropicais, permitindo a melhor representação nos Modelos do Sistema Terrestre, considerando a supressão luminosa da respiração foliar.

**Palavras chaves:** respiração autotrófica; traços foliares; modelos climáticos; método Kok.

## ABSTRACT

Autotrophic respiration is quantitatively important for providing carbon and energy skeletons during plant growth and maintenance. Leaf respiration is a major component of autotrophic respiration, especially in the tropics where a major fraction of global autotrophic respiration occurs. At the same temperature, leaf respiration is lower during the day ( $R_{\text{light}}$ ) than during the night ( $R_{\text{dark}}$ ) due to a light suppression of mitochondrial aerobic respiration. However,  $R_{\text{light}}$  is poorly characterized in diverse tropical ecosystems, and little to no information exists on the degree of  $R_{\text{dark}}$  light suppression. Moreover, little is known about the relationships between  $R_{\text{dark}}$  and  $R_{\text{light}}$  with plant functional traits, within common tree species which make up a large fraction of individuals within the Amazon Basin and how the seasonal variation in precipitation and the vertical gradient of light affects their variations. The main objective of this study was to quantify the light suppression of the  $R_{\text{light}}$  and  $R_{\text{dark}}$  leaf in dominant species of "Terra Firme" forest in Central Amazonia and to evaluate correlations with leaf functional characteristics (*i.e.* leaf mass per area, macronutrient content and soluble carbohydrates) and tree growth. The study was carried out in the tropical forest reserve ZF2, managed by the National Institute for Research in the Amazon (INPA), approximately 60 km NW of Manaus, Brazil. Gas exchange data were collected from 26 individuals. Light curves were performed with the following levels of photosynthetically active radiation (PAR) (100, 90, 80, 70, 60, 50, 40, 30, 20, 15, 10, 5 and 0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), to obtain  $R_{\text{dark}}$  and  $R_{\text{light}}$  estimate by the Kok method. After the gas exchange measurements, the leaves were taken to the laboratory for analysis of the functional leaf characteristics. It was observed that the respiratory rates did not differ according to seasonality, but according to the degree of crown exposition. In addition,  $R_{\text{light}}$  is strongly correlated with  $R_{\text{dark}}$ , also a weak relationship with nitrogen content and medium correlation with leaf mass area (LMA) and phosphorus content. The rate of suppression had an inverse variation with the degree of crown exposure, being lower in the upper canopy trees. These results reiterate the need to differentiate the understanding of the biochemical and physiological functions of leaf respiration in the different vertical gradient of the forest, considering the degree of crown exposure in tropical ecosystems, allowing for better representation in the Models of the Earth System, considering the light suppression of the leaf respiration.

Keywords: autotrophic respiration, leaf traits, tropical forest, Kok method.

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO .....	1
2	REFERENCIAL TEÓRICO .....	4
2.1	Mudança do clima.....	4
2.2	A floresta amazônica .....	4
2.3	Respiração autotrófica .....	5
2.3.1	Influência da luz na respiração foliar .....	7
2.4	Traços funcionais foliares .....	9
3	OBJETIVOS.....	11
4	MATERIAL E MÉTODOS .....	12
4.1	Localização e caracterização da área de estudo.....	12
4.2	Caracterização micro meteorológica do ano de 2019 .....	13
4.3	Coleta de dados .....	15
4.3.1	Seleção das amostras .....	15
4.3.2	Exposição da copa.....	16
4.3.3	Trocas gasosas foliares.....	17
4.3.4	Traços foliares funcionais .....	19
4.3.5	Incremento diamétrico .....	20
4.4	Análise de dados .....	20
5	RESULTADOS .....	22
5.1	Quantificação das variáveis respiratórias e de supressão luminosa.....	22
5.2	Efeito do grau de exposição da copa nas variáveis estudadas .....	25
5.2.1	Variáveis fisiológicas .....	25
5.2.2	Traços foliares .....	27
5.2.3	Características do indivíduo .....	30
5.3	Correlações com Respiração na luz .....	31



5.3.1	Respiração na luz versus características foliares.....	31
5.3.2	Características do indivíduo .....	35
5.4	Modelagem da respiração em função das variáveis foliares.....	35
6	DISCUSSÃO.....	37
6.1	Variação sazonal da respiração .....	37
6.2	Exposição da copa e sua influência nos processos fisiológicos da folha.....	38
6.3	Supressão luminosa da respiração e seu impacto para o balanço de carbono	39
6.4	Respostas da respiração em função dos traços foliares .....	40
6.5	Estabelecendo um proxy para $R_{luz}$ .....	42
7	CONCLUSÃO .....	43
8	REFERÊNCIAS .....	44

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Etapas do processo de respiração (adaptado de Taiz e Zeiger, 2017).....	6
Figura 2. Representação ilustrativa do método Kok, apresentando no eixo y a assimilação de CO <sub>2</sub> em função da irradiância (eixo x). R <sub>escuro</sub> representa a respiração no escuro e R <sub>luz</sub> a respiração na luz a qual é estimada pela extrapolação dos dados da curva.....	8
Figura 3. Mapa de localização da área de estudo, próximo à cidade de Manaus. Fonte: Laboratório de Manejo Florestal, LMF. ....	12
Figura 4. Perfil vertical da topossequência do transecto Norte-Sul, ZF-2, Manaus-AM (Adaptado de Teixeira et al. 2007). ....	13
Figura 5. Precipitação média histórica (INMET) entre os anos 1981-2010 para a região de Manaus (barras) e precipitação observada na área de estudo durante o ano de 2019 (linhas). Valores de precipitação de 2019 foram obtidos de pluviógrafo de base basculante. Fonte dos dados: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), via: <a href="http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=clima/normaisclimatologicas">http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=clima/normaisclimatologicas</a> .....	14
Figura 6. Variação mensal da radiação solar direta (linha preta) e temperatura (linha cinza), para os meses de janeiro a outubro. Os valores são observações obtidos na torre K-34, localizada na E.E.S.T./INPA representados pela média ± erro padrão. ....	14
Figura 7. Licor-6400XT (a) – câmara de luz realizando medidas de trocas gasosas em uma folha; (b) – galho em balde com água; (c) – escalador subindo uma árvore para a coleta de galho. ....	17
Figura 8. Pesagem dos discos de área conhecida para obtenção da AFE e MFE. ....	19
Figura 9. Processo de moagem das folhas (a) e pó obtido para análise de macronutrientes (b). ....	20
Figura 10. Curva de luz média dos indivíduos estudados em cada grupo de exposição da copa, representando a assimilação líquida de CO <sub>2</sub> versus a radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Observa-se na linha pontilhada o ponto de compensação luminosa, indicando que os grupos estudados o atingem em níveis baixos de luz. Valores são médias ± erro padrão (n dossel inferior = 24; n dossel médio = 27; n dossel superior = 26).....	22
Figura 11. Valores médios das taxas de respiração na luz (barra laranja), no escuro (barra verde) e a supressão luminosa de cada espécie estudada (linha cinza). Os valores são médias ± erro padrão (n = 3). ....	24

Figura 12. Box plots das taxas de fotossíntese a 100 RFA (A100, A); condutância estomática (gs, B) e transpiração (E, C). A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média. (n dossel inferior = 24; n dossel médio = 27; n dossel superior = 26). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.....26

Figura 13. Box plots das taxas de respiração no escuro ( $R_{\text{escuro}}$ , A); respiração na luz ( $R_{\text{luz}}$ , B) e supressão luminosa (Supressão, C). A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média. (n dossel inferior = 24; n dossel médio = 27; n dossel superior = 26). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.....26

Figura 14. Box plots da massa foliar específica (MFE, A) e área foliar específica (AFE, B). A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos são outliers. (n dossel inferior = 24; n dossel médio = 27; n dossel superior = 26). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.....27

Figura 15. Box plots dos teores de macronutrientes, sendo eles Teor de nitrogênio (N, A), fósforo (P, B), razão nitrogênio e fósforo (N\_P, C), Potássio (K, D), Cálcio (Ca, E) e Magnésio (Mg, F) A linha dentro da caixa indica a mediana do dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média (n dossel inferior = 24; n dossel médio = 27; n dossel superior = 26). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.....29

Figura 16. Box plots dos teores de carboidratos solúveis, sendo eles, açúcares solúveis (A), amido (B) e carboidratos totais (C). A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média. (n dossel inferior = 8; n dossel médio = 9; n dossel superior = 9). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis. ....30

Figura 17. Box plots da altura total (A), DAP (B) e incremento médio anual (C) nas diferentes classes de exposição de copa. A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média. (n dossel inferior = 8; n

dossel médio = 9; n dossel superior = 9). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.

..... 31

Figura 18. Taxas de respiração na luz plotada em função da respiração no escuro, para cada grupo de exposição da copa (A) e para todos os grupos em conjunto (C). Taxas de respiração na luz em função da supressão luminosa, para cada grupo de exposição da copa (B) e para todos os grupos em conjunto (D). Os dados são oriundos das medidas coletadas durante as três estações para as árvores do dossel superior (azul), médio (verde) e inferior (vermelho).

..... 32

Figura 19. Taxas de respiração na luz plotada em função área foliar específica (AFE), para cada grupo de exposição da copa (A) e para todos os grupos em conjunto (C) e para a massa foliar específica (MFE) para cada grupo de exposição da copa (B) e para todos os grupos em conjunto (D). Os dados são oriundos das medidas coletadas durante as três estações para as árvores do dossel superior (azul), médio (verde) e inferior (vermelho).

..... 33

Figura 20. Correlação entre respiração na luz e os teores de nitrogênio (N, A), fósforo (P, B), razão nitrogênio e fósforo (N\_P), Potássio (K, D), Cálcio (Ca, E) e Magnésio (Mg, F) da folha em função da exposição da copa dos indivíduos. Os dados são oriundos das medidas coletadas durante as três estações para as árvores do dossel superior (azul), médio (verde) e inferior (vermelho).

..... 34

Figura 21. Correlação entre os dados respiração na luz e os dados de teor de carboidratos não estruturais, sendo eles açúcares solúveis e amido. Os valores são oriundos das coletas realizadas no fim da primeira campanha de campo, no mês de julho. (n dossel inferior = 8; n dossel médio = 9; n dossel superior = 9).

..... 34

Figura 22. Correlação entre altura total (A) e o incremento médio anual (IMA, B) com a respiração no escuro ( $R_{\text{escuro}}$ ), (n dossel inferior = 8; n dossel médio = 9; n dossel superior = 9).

..... 35

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Indivíduos estudados, com dados de família, nome científico e variáveis dendrométricas, diâmetro a altura padrão (DAP) e altura total (Ht) e classificação de copa, segundo índice de Synnot, (1979). .....	15
Tabela 2. Síntese da análise de variância (teste Kruskal-Wallis) para as variáveis fisiológicas estudadas, sendo A100- fotossíntese em 100 RFA; gs – condutância estomática; E – transpiração; R <sub>escuro</sub> – respiração no escuro; R <sub>luz</sub> – respiração na luz; Supressão luminosa. .	25
Tabela 3. Síntese da análise de variância (teste Kruskal-Wallis) para as variáveis AFE – área foliar específica; MFE – massa foliar específica; N – teor de nitrogênio; P – teor de fósforo; N_P – razão nitrogênio:fósforo; K – teor de potássio; Mg – teor de magnésio e Ca – teor de cálcio.....	27
Tabela 4. Resultado da análise de regressão múltipla para estimativa de R <sub>luz</sub> ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em função das variáveis R <sub>escuro</sub> , MFE, N e P, onde $R_{luz} = a + bR_{escuro} + cMFE + dN_m + eP_m$ . (n = 77). .....	36

## LISTA DE SIGLAS

$A_{100}$  – Fotossíntese líquida a 100  $\mu\text{mol}$  de fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$

AFE – Área foliar específica

ATP – Adenosina trifosfato

C – Carbono

Ca – Cálcio

$\text{CO}_2$  – Dióxido de carbono

DAP – Diâmetro a altura padrão

E – Transpiração

EUC – Eficiência no uso do carbono

gs – Condutância estomática

Ht – Altura total

K – Potássio

MFE – Massa foliar específica

Mg – Magnésio

N – Nitrogênio

$\text{O}_2$  – Oxigênio

P – Fósforo

Pg – Petagramas

PPB – Produtividade primária bruta

PPL – Produtividade primária líquida

RA – Respiração autotrófica

RFA – Radiação fotossinteticamente ativa

$R_{\text{luz}}$  – Respiração na luz

$R_{\text{escuro}}$  – Respiração no escuro

## 1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais têm um importante papel na regulação climática global, por atuar diretamente nos ciclos da água, do carbono e fluxos de energia (Chambers et al. 2004, Metcalfe et al. 2010, Higuchi et al. 2011, Malhi et al. 2014). Estima-se que as florestas tropicais absorvem cerca de  $41 \text{ Pg C ano}^{-1}$ , contribuindo com 34% do total da produtividade primária bruta (PPB) global (Pan et al. 2011). Nesse cenário, a floresta amazônica, considerada a maior floresta tropical do mundo, tem um papel primordial, pois conta com metade da área de florestas tropicais remanescentes no globo (Malhi et al. 2014). Na floresta amazônica, cerca de 50% da precipitação local é oriunda das taxas de evapotranspiração da própria floresta (Kunert et al. 2017) e estudos recentes apontam que esta floresta possui cerca de 150 a 200 Pg C estocado em sua biomassa viva e nos solos (Brienen et al. 2015). Embora muitos estudos descrevam quantitativamente a importância da floresta amazônica para os ciclos de água e carbono, os modelos climáticos atuais ainda possuem elevadas incertezas, principalmente no que tange às respostas da floresta ao aumento de temperatura e intensificação dos eventos de seca extrema (Brienen et al. 2015).

O aumento das concentrações de  $\text{CO}_2$  atmosférico em função das atividades antrópicas tem desencadeado um aumento da temperatura média global numa ordem de  $0,85 \pm 0,2 \text{ }^\circ\text{C}$  (IC 95%, período de 1880-2012) (IPCC, 2014). Sendo assim, um melhor entendimento da reposta das florestas frente à estas mudanças se fazem necessário, uma vez que no futuro poderão ocorrer alterações no funcionamento e distribuição das espécies, além da perda da diversidade e composição da floresta (Choat et al. 2012, Crous 2019). Essas possíveis alterações na estrutura da floresta também poderão afetar diretamente a dinâmica do ciclo do carbono, onde os principais componentes a serem alterados são, por exemplo, a produção primária bruta (PPB), produção primária líquida (PPL) e a respiração autotrófica (RA) (Chambers et al. 2004, Zhang et al. 2014). Além disso, caso as emissões atuais de  $\text{CO}_2$  sejam mantidas e o cenário futuro de mudança climática se confirme, poderá ocorrer um possível balanço negativo entre a absorção de  $\text{CO}_2$  pela fotossíntese e consequente liberação pela respiração, alterando o papel de “sumidouro de carbono” que as florestas tropicais desempenham (Brienen et al. 2015, Cavaleri et al. 2017). Neste cenário, a vegetação deixaria de atuar como “sumidouro” e passaria a ser “fonte” de carbono, devido, por exemplo, ao estresse e à uma maior mortalidade. Este desbalanço, poderia alterar a troca líquida de carbono, resultante da diferença entre a (PPB) e a

respiração do ecossistema (Chen et al. 2016, Cavaleri et al. 2017, Tcherkez and Ghashghaie 2017).

A respiração autotrófica é um dos processos que mais contribuem no balanço de carbono mundial (Chambers et al. 2004). Este processo é crucial para o crescimento e desenvolvimento das plantas, fornecendo energia por meio da quebra dos açúcares fixados pela fotossíntese para a manutenção dos processos metabólicos (Slot and Kitajima 2015). Nas florestas tropicais, estudos apontam que somente 30% do carbono fixado pela fotossíntese é alocado para formação de novos tecidos (biomassa), sendo o restante respirado de volta para a atmosfera (Chambers et al. 2004, Malhi et al. 2014, O’Leary and Plaxton 2016). Dessa forma, compreender a dinâmica das taxas de emissão e absorção de carbono das florestas tropicais são fundamentais para as estimativas globais, além de melhorar os modelos climáticos atuais (Tcherkez et al. 2017a).

Embora tenham a mesma importância, a respiração é menos estudada do que a fotossíntese (Huntingford et al. 2017). Isso pode ser explicado pela dificuldade em sua mensuração e quantificação (Meir et al. 2001, Chambers et al. 2004, Heskell 2018) e seu reduzido fluxo quando comparado com a fotossíntese (Tcherkez et al. 2017b). Além disso, o metabolismo respiratório é dinâmico e complexo, pois durante o dia é regulado pelas interações com a fotossíntese, fotorrespiração e outras vias, como a assimilação de nitrogênio por exemplo (Tcherkez et al. 2017a, b). Nas florestas tropicais, a respiração autotrófica chega a contribuir com até 24 Mg C ha ano<sup>-1</sup>, sendo a respiração foliar o componente de maior contribuição, com aproximadamente 50% do total (Chambers et al. 2004, Metcalfe et al. 2010, Malhi 2012). Dessa forma, é necessária atenção maior à sua estimativa e o comportamento por espécie, dado a grande biodiversidade das florestas tropicais (Heskell et al. 2016, Tcherkez et al. 2017a).

Quando se fala em respiração foliar, sabe-se que esta é inibida pela luz (Kok, 1948), no entanto, os processos envolvidos na sua supressão e quais fatores podem estar relacionados à sua variação precisam ser estudados (Weerasinghe et al. 2014, Heskell and Tang 2018). Alguns estudos foram realizados com o objetivo de quantificar esse componente onde pode-se citar os trabalhos de Crous et al. (2012), Weerasinghe et al. (2014), Gong et al. (2018), Heskell and Tang (2018) e Way et al. (2018). Heskell e Tang (2018) por exemplo, ao estudarem a inibição da respiração foliar pela luz e o efeito de sua não contabilização nos modelos, em uma floresta temperada, observaram que quando a inibição da respiração pela luz é desconsiderada ocorre uma superestimativa do fluxo de CO<sub>2</sub> respiratório em até 13%. Além disso os modelos atuais não levam em consideração a variação em função dos fatores ambientais como, por exemplo, a



variação sazonal e as mudanças no gradiente vertical, principalmente com relação à precipitação e disponibilidade de luz (Weerasinghe et al. 2014, Heskell and Tang 2018).

A luz é considerada um recurso limitante nas florestas tropicais (Wu et al. 2016), por este motivo as árvores modificam suas estratégias de captação e uso do recurso em função de sua disponibilidade, refletindo em mudanças na sua estrutura morfológica e química, devido à elevada competição (Wright et al. 2004). As taxas respiratórias também estão associadas às variações químicas e morfológicas das folhas, como a massa foliar e teor de nutrientes além do nitrogênio e do fósforo (Meir et al. 2001, Weerasinghe et al. 2014, Rowland et al. 2017, Tcherkez et al. 2017a). Estudos como os de Kosugi et al. (2012), Weerasinghe et al. (2014), Heskell and Tang (2018) relatam o efeito da posição da copa nas respostas fisiológicas das árvores, isso porque a luz é um fator de grande influência na adaptação das espécies ao ambiente. Ademais, o processo respiratório pode ser regulado também pela demanda por substratos respiratórios, sendo os açúcares e amido considerados os principais (Collalti et al. 2019).

Por fim, devido à grande importância da floresta amazônica no contexto climático global, surgiram vários projetos científicos com objetivo de compreender a dinâmica da floresta onde pode-se citar o projeto “Next Generation Ecosystem Experiments - Tropics” (NGEE - Tropics), que tem como um dos objetivos principais alimentar o modelo E3SM-FATES (em inglês, Energy Exascale Earth System Model - Functional Assembled Terrestrial Ecosystem Simulator) e dessa forma prever, com um baixo grau de incerteza, o clima da Terra até o final deste século. Os resultados desta dissertação de mestrado, serão fundamentais para a alimentação do modelo E3SM-FATES, podendo contribuir para a redução da incerteza quanto aos efeitos da mudança do clima com dados de algumas espécies de terra firme na Amazônia Central. Com o objetivo de quantificar o fluxo de carbono proveniente da respiração autotrófica, este estudo surge como ponto de partida, atuando principalmente na quantificação do componente que mais contribui com a respiração autotrófica e a mais sensível às mudanças ambientais: as folhas (Chambers et al. 2004, Malhi et al. 2014, Cavaleri et al. 2017).

Dessa forma, as perguntas que nortearam este trabalho foram: i) Quais as taxas de respiração foliar diurna e noturna de espécies de árvores de terra firme na Amazônia Central e qual a sua taxa de supressão luminosa?; ii) Existe algum tipo de variação sazonal dessas taxas em resposta às variações da precipitação?; iii) A posição da copa influencia na variação das taxas de respiração foliar?; iv) Quais as relações das taxas respiratórias com os traços funcionais foliares e o crescimento dos indivíduos?

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 Mudança do clima**

O quinto relatório de avaliação (AR5 em inglês) do Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima (IPCC) apontou que a temperatura média global subiu numa ordem de  $0,85 \pm 0,2$  °C (IC 95%, período de 1880-2012) (IPCC, 2014). Confirmando que o aumento da temperatura média global é um fato. A elevação da temperatura é explicada devido ao aumento das concentrações de CO<sub>2</sub> atmosférico, o qual intensifica o efeito estufa. O aumento da concentração de CO<sub>2</sub> quando avaliado de forma isolada em curto prazo é benéfico para floresta (Lloyd and Farquhar 2008), pois haverá maior disponibilidade do principal substrato responsável pela fotossíntese.

Simulações climáticas com base nos anos 1986-2005 preveem que até 2100 aconteça um aumento considerável na temperatura média do planeta. O cenário pessimista aponta um aumento de 5 a 6 °C e perda de 10 a 20% da média da precipitação para a região amazônica até 2100 (IPCC, 2014). A temperatura controla vários processos fisiológicos, incluindo o crescimento da planta (Crous 2019). O seu efeito em conjunto com os eventos de seca (por exemplo El Niño), podem levar a um aumento das taxas de mortalidade da floresta (McDowell et al. 2008, Rowland et al. 2015a), afetando a dinâmica e estrutura da floresta além da distribuição geográfica das espécies (Giardina et al. 2018, Crous 2019).

O aumento das taxas de mortalidade causa a perda da biomassa e consequentemente aumento das emissões de CO<sub>2</sub> (Brienen et al. 2015; Higuchi et al. 2011). No contexto de mudança do clima, conhecer os componentes responsáveis pela fixação e liberação de carbono da atmosfera são de grande importância. Um cenário de aquecimento para as florestas tropicais pode torná-las fonte de carbono devido a diminuição da produtividade primária bruta (PPB) e o aumento da respiração. Portanto é fundamental a realização de estudo para melhor compreender a aclimatação fisiológica das plantas e o seu papel nas reservas de carbono dos ecossistemas (Cavaleri et al. 2017).

### **2.2 A floresta amazônica**

Uma árvore da Amazônia central é composta em média de 40% de água e 50% de carbono. Além disso, as árvores contribuem na conversão da energia luminosa em química (Pardos 2005, Silva 2007). A maior parte do bioma Amazônia pertence ao Brasil e essa parcela

constitui 12% da área florestal mundial e 59% do território brasileiro (MacDicken et al. 2016, Silva et al. 2019) e apresenta grande diversidade florística (Ter Steege et al. 2013, Cardoso et al. 2017, Esquivel-Muelbert et al. 2019). Neste cenário de mudança do uso da terra, a floresta pode apresentar um novo papel, saindo de “sumidouro” para “fonte” de carbono (Brienen et al. 2015).

As reservas de carbono nas florestas tropicais podem variar em função de diversas variáveis, inclusive aos efeitos da mudança do clima (Huntingford et al. 2013). As florestas desempenham um papel crítico como sumidouros terrestres do carbono e possuem uma forte relação com o CO<sub>2</sub> atmosférico (Pan et al. 2011). O carbono fixado pelas plantas tem como principal componente a PPL, resultante da diferença entre a fotossíntese (PPB) e o carbono perdido pela respiração da planta (Aragão et al. 2014, Chen et al. 2016). O impacto do aumento das concentrações de CO<sub>2</sub> e a elevação da temperatura nas respostas do crescimento das árvores estão diretamente relacionados com mudanças nas taxas de fotossíntese, fotorrespiração e respiração, podendo tornar a floresta tanto uma fonte como um sumidouro de carbono (Dusenage et al. 2018).

As mudanças ambientais representam um risco crescente para a manutenção dos estoques de carbono e a produtividade das florestas amazônicas (Aragão et al. 2014). No cenário de mudança de clima, o papel das florestas como “sumidouro” de carbono é fundamental para a mitigação desses efeitos. Dessa forma, conhecer a fisiologia das árvores e seu relacionamento com o ambiente é fundamental para prever sobre a mudança climática e reduzir as incertezas dos modelos de predição climática.

### **2.3 Respiração autotrófica**

Dentre os processos fisiológicos mais importantes para as plantas estão a fotossíntese e a respiração. O carbono assimilado pela fotossíntese é conhecido como a produtividade primária bruta, esse quando descontados os gastos com a respiração resulta na produtividade líquida, a qual é utilizada pelas plantas para investirem na biomassa (Malhi 2012, Malhi et al. 2014). No que diz respeito a respiração do ecossistema, ela é constituída por dois componentes: respiração autotrófica e heterotrófica. O presente estudo teve como foco o principal componente da respiração autotrófica, que é a respiração foliar. O processo de respiração celular ocorre nas mitocôndrias de todas as células vivas de todos os organismos de forma constante (Heskel et al. 2013, Heskel 2018). Seu principal papel é fornecer energia, para sustentar o crescimento, a manutenção e produção de biomassa das plantas (Tcherkez et al. 2012, Crous et al. 2017a).

A respiração engloba múltiplos processos, tendo como principais etapas a glicólise, o ciclo de Krebs e a cadeia transportadora de elétrons, os quais transformam os produtos da fotossíntese em ATP (adenosina trifosfato), consomem oxigênio e liberam dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) (Figura 1) (Heskel 2018). Durante a glicólise ocorre a quebra da molécula de glicose em piruvato, que ao ser oxidada produz o Acetil-CoA e libera uma molécula de  $\text{CO}_2$ . O Acetil-CoA entra no Ciclo de Krebs, é reduzido a  $\text{CO}_2$  e libera redutores que serão utilizados na Cadeia transportadora de elétrons, a qual tem por objetivo principal a produção de adenosina trifosfato (ATP) que fornecerá energia suficiente para os processos vitais das células da planta (Dusenge et al. 2018).

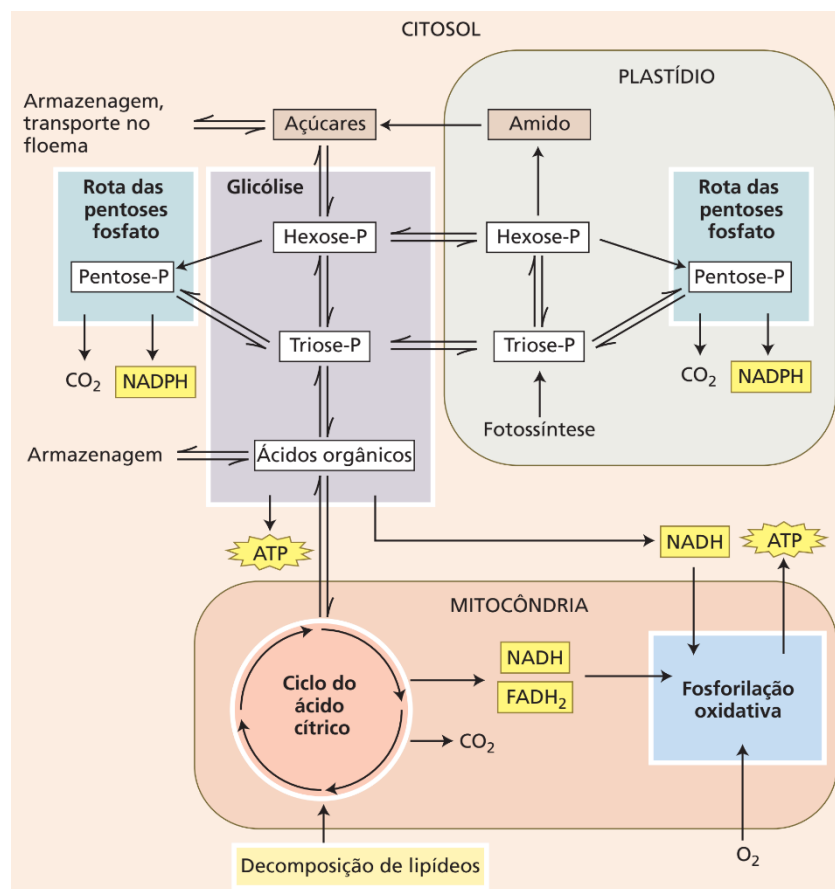


Figura 1. Etapas do processo de respiração (adaptado de Taiz e Zeiger, 2017).

A respiração foliar é considerada um dos mais importantes processos bioquímicos de balanço de carbono entre a vegetação e a atmosfera, sendo fundamental para o desenvolvimento da planta, pois produz ATP, sustenta a assimilação de nitrogênio e coordena o metabolismo celular (Noguchi and Yoshida 2008, Tcherkez et al. 2012, Tcherkez and Ghashghaie 2017), representando significativa fração da respiração total do ecossistema e do componente de

carbono da planta (Chambers et al. 2004, Tcherkez et al. 2017a). Diferentemente da fotorrespiração que ocorre somente na presença de luz, a respiração consome O<sub>2</sub> e libera CO<sub>2</sub> tanto na luz quanto no escuro, podendo ser definido como o consumo de oxigênio não fotorrespiratório e ocorrendo durante toda a vida celular vegetal (Tcherkez and Ghashghaie 2017, Tcherkez et al. 2017a).

Embora por muitos anos, tenha-se assumido que a respiração mitocondrial não ocorria na presença de luz, devido a produção de ATP via fotofosforilação que supria as necessidades da célula (O’Leary and Plaxton 2016) e muitos estudos tenham se concentraram na respiração mitocondrial no escuro (Meir et al. 2001, Asao et al. 2015, Atkin et al. 2015, O’Leary et al. 2017) é importante destacar a importância da respiração durante o dia e a sua interação com diversas rotas metabólicas que ocorrem na folha (Tcherkez et al. 2017b, Heskell 2018). Sob condições de luz, ocorrem várias vias que interagem com a fotossíntese, fotorrespiração e com a assimilação de nitrogênio (Noguchi and Yoshida 2008) e influenciam diretamente as taxas de respiração. Dessa forma, assumir que a respiração diurna é igual a noturna ou inexistente pode levar ao desbalanço na previsão da liberação de CO<sub>2</sub> e incertezas quanto a produtividade da planta (Crous et al. 2017a).

A respiração da vegetação é uma parte substancial do ciclo de carbono (Chambers et al. 2004, Malhi et al. 2014) e as respostas da respiração da planta às variações diárias e sazonais de temperatura e luz devem ser incluídas nos modelos climáticos para prever com precisão esses fluxos de CO<sub>2</sub> (Way et al. 2015). Entre os componentes da respiração autotrófica do ecossistema, a respiração foliar contribui com a maior fração (Chambers et al. 2004, Malhi et al. 2014). Em um estudo no Sudoeste da Amazônia, descobriu-se que a respiração foliar libera  $8,86 \pm 2,84 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ , representando cerca de 43% da respiração autotrófica do ecossistema (Malhi et al. 2014). Embora possuam alta capacidade em capturar o carbono da atmosfera, somente parte deste é incorporado nos tecidos da planta, cerca de 30% do que é assimilado pela fotossíntese (Chambers et al. 2004). Quantificar o seu fluxo pode ajudar a esclarecer se as florestas tropicais são ou não, limitadas pelo carbono (Chambers et al. 2004, Heskell et al. 2013).

### **2.3.1 Influência da luz na respiração foliar**

A respiração foliar é menor durante o dia do que na noite devido a inibição promovida pela luz (Wehr et al. 2016). O processo de respiração foliar durante o dia é bastante complexo pois envolve múltiplas reações enzimáticas e vias alternativas (Tcherkez and Ghashghaie

2017). Devido a interação que ocorre entre a fotossíntese e a respiração diurna, há uma redução do efluxo de CO<sub>2</sub> quando comparado com a respiração no escuro (Griffin and Heskell 2013, Tcherkez et al. 2017b). As hipóteses relacionadas a essa inibição estão relacionadas à redução da atividade das enzimas mitocondriais devido a luz, à refixação do CO<sub>2</sub> respiratório pela fotossíntese e pelo uso do oxaloacetato, substrato do ciclo de Krebs, na via de assimilação do nitrogênio (Noguchi and Yoshida 2008, Tcherkez and Ghashghaie 2017, Tcherkez et al. 2017a, Heskell and Tang 2018). O ciclo do ácido tricarboxílico na presença de luz forma duas rotas, a que direciona o citrato armazenado para assimilar nitrogênio e a que é produzido C4-ácidos pelas trioses fosfatadas (Tcherkez e Ghashghaie, 2017).

Dessa forma, estimar as taxas da respiração e captar a influência da luz no processo é bastante complexo (Tcherkez et al. 2017b). Vários métodos foram desenvolvidos para realização dessas estimativas Kok (1948) e Laisk (1977) por meio de trocas gasosas. O método de Kok (1948), (Figura 2) representa a curva resposta da fotossíntese em baixa luminosidade (Tcherkez et al. 2017a). O efeito Kok representa a mudança na inclinação da taxa fotossintética em função da radiação fotossinteticamente ativa, que ocorre em irradiâncias próximas ao ponto de compensação de luz (Crous et al. 2012). A supressão da respiração pela luz obtida pelo método Kok, é explicado por uma mudança abrupta no rendimento quântico da taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, que ocorre com densidade de fluxo de fótons muito baixo, próximo ao ponto de compensação da luz fotossintética (Buckley et al. 2017). No entanto, alguns autores indicam que o efeito Kok não é somente respiratório e, portanto, as taxas de respiração obtidas com o método Kok devem ser trabalhadas com cautela (Tcherkez et al. 2017b).

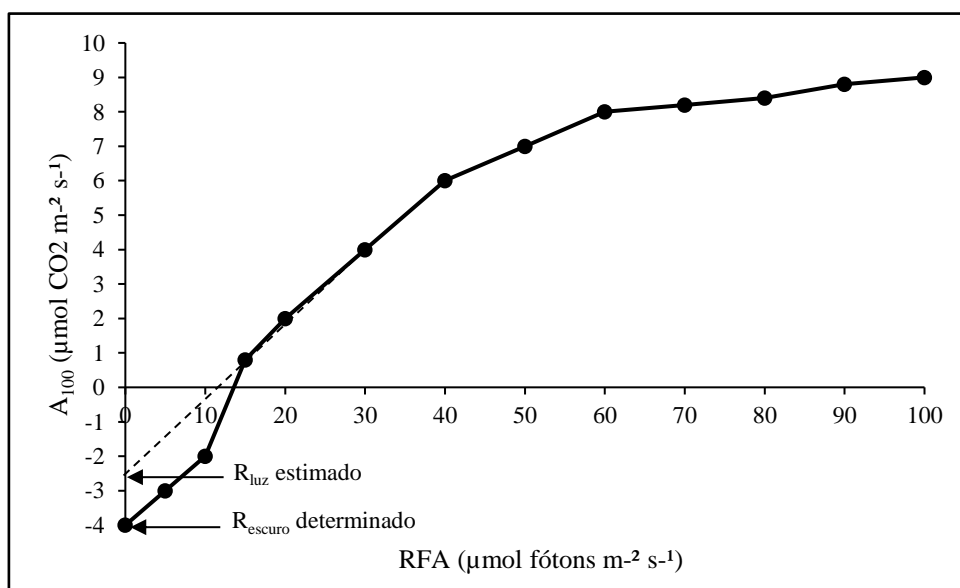


Figura 2. Representação ilustrativa do método Kok, apresentando no eixo y a assimilação de CO<sub>2</sub> em função da irradiância (eixo x).  $R_{\text{escuro}}$  representa a respiração no escuro e  $R_{\text{luz}}$  a respiração na luz a qual é estimada pela extrapolação dos dados da curva.

Já o método Laisk é obtido por curvas da resposta fotossintética a diferentes concentrações de CO<sub>2</sub>. Tem como desvantagem a variação da resposta da respiração diurna à fração molar de CO<sub>2</sub> (Tcherkez *et al.* 2017a). O efeito em curto prazo do CO<sub>2</sub> nas taxas de respiração é inversamente correlacionado, em baixas concentrações há um aumento nas taxas respiratórias e uma redução em níveis elevados de CO<sub>2</sub>. Esse comportamento pode ser explicado pelo metabolismo fotorrespiratório do nitrogênio (Tcherkez *et al.* 2017a; Tcherkez e Ghashghaie, 2017). Nesse contexto alguns trabalhos foram realizados com o objetivo de comparar métodos para estimativa da respiração diurna, sendo eles (Gong *et al.*, 2018; Way *et al.*, 2018) sendo que este último indica o método Kok como o melhor a ser utilizado em campo.

## 2.4 Traços funcionais foliares

Os traços funcionais foliares se resumem em características morfológicas, fisiológicas e fenológicas. Estas características contribuem para o crescimento, sobrevivência e reprodução da planta (Violle *et al.* 2007). Estas formam o *spectrum* de economia foliar, sendo os traços principais: massa foliar específica (MFE), tempo de vida, teor de N e P, taxas fotossintéticas e respiratórias (Wright *et al.* 2004, Thomson *et al.* 2018).

As plantas são seres autotróficos e via fotossíntese produzem carboidratos a partir do CO<sub>2</sub> e do nitrogênio inorgânico são sintetizados os aminoácidos e esqueletos de carbono (O'Leary e Plaxton 2016). Os nutrientes são fundamentais para os processos de manutenção da planta, como formação de proteínas, ácidos nucleicos e moléculas de energia como o ATP. A fonte de carbono para assimilar nitrogênio vem da respiração, sendo oxoglutarato o esqueleto de carbono necessário para executar o ciclo da síntese de glutamina (Tcherkez e Ghashghaie, 2017). A ausência de alguns nutrientes pode restringir tanto a glicólise como o transporte de elétrons mitocondriais interferindo diretamente no processo de respiração (Atkin *et al.* 2015, Rowland *et al.* 2017, Tcherkez and Ghashghaie 2017).

A composição química das folhas prediz sobre seu *status* de crescimento e sobrevivência. Meir *et al.* (2001) ao estudarem a relação entre a respiração noturna e características funcionais das folhas em diferentes alturas do dossel, observaram que a concentração de nitrogênio e respiração foram significativamente relacionados com as mudanças na área foliar específica (AFE) e massa foliar específica (MFE) ao longo do gradiente de luz das copas. Dessa forma, mudanças na (MFE) influenciam fortemente a resposta relativa na taxa de respiração da folha a mudanças na concentração de nutrientes foliares. Quando

expostas ao aumento de temperatura, o teor de nitrogênio da folha aumenta isso devido à maior demanda de energia para fotossíntese e crescimento (Crous *et al.* 2017).

O crescimento das plantas pode ser obtido pela razão entre a assimilação fotossintética e a liberação respiratória de CO<sub>2</sub> (O’Leary e Plaxton 2016). A respiração é maior em tecidos jovens, de crescimento rápido, como meristemas apicais ou folhas em expansão e podem responder rapidamente a modificações ambientais afetando as taxas de crescimento (Gifford 2003). Conhecer a dinâmica da respiração e sua relação com características foliares é fundamental para melhor compreender as respostas frente as mudanças ambientais e possibilitar a incorporação de uma representação mais precisa nos modelos do sistema terrestre (Wehr *et al.* 2016).

O efeito da demanda de energia na respiração escura ocorre em função da energia metabólica que é necessária para o crescimento, manutenção e transporte. Portanto, quando os tecidos crescem rapidamente, absorvem íons rapidamente e/ou tem uma rápida rotatividade de proteínas, eles geralmente têm uma alta taxa de síntese respiratória (Noguchi and Yoshida 2008). Dessa forma, a demanda respiratória é determinada pela necessidade do fornecimento de energia e esqueletos de carbono à planta, ou seja, a respiração é movida pela demanda de substratos (Lambers *et al.* 2008, Collalti *et al.* 2019).



### **3 OBJETIVOS**

#### **Geral**

Investigar a influência da exposição da copa na variação das taxas de respiração foliar e supressão luminosa em uma floresta de Terra Firme na Amazônia Central.

#### **Específicos**

- Quantificar as taxas de respiração foliar, na luz e no escuro, e a supressão luminosa da respiração em diferentes espécies na Amazônia Central.
- Investigar a influência do grau de exposição da copa nas taxas de respiração diurna e noturna e a supressão luminosa.
- Analisar a relação entre as taxas de respiração e supressão luminosa com os traços foliares (*i.e.* teor de macronutrientes foliares, massa foliar específica, teor de carboidratos solúveis) e incremento dos diferentes indivíduos.
- Descrever o relacionamento entre a respiração na luz em função dos traços foliares analisados.

## 4 MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Localização e caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (E.E.S.T./INPA), área denominada ZF-2. O acesso é por meio da rodovia federal BR-174, ao norte de Manaus, com estrada vicinal localizada no km 50. A ZF-2 possui área aproximada de 23.000 ha. A coleta de dados foi realizada no transecto Norte-Sul (Figura 3), localizado no km 34 da estrada vicinal.

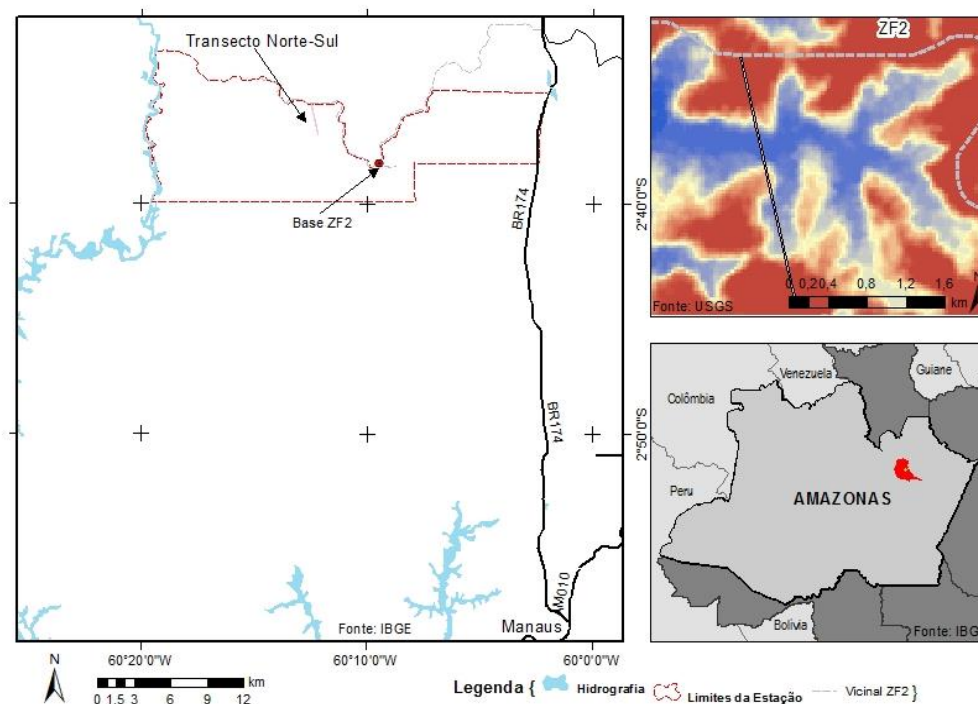


Figura 3. Mapa de localização da área de estudo, próximo à cidade de Manaus. Fonte: Laboratório de Manejo Florestal, LMF.

O transecto é uma parcela permanente que foi instalada em 1994, pelo Laboratório de Manejo Florestal (LMF), abrangendo uma faixa de 20 x 2.500 m (5 ha) subdivididos em 125 subparcelas de 20 x 20 m e desde 2017 é remeida anualmente. Além do inventário realizado anualmente, algumas árvores do transecto tem seu crescimento acompanhado mensalmente desde 1999 com o auxílio de bandas dendrométricas (Silva et al. 2003). Além dos estudos de acompanhamento do crescimento arbóreo, outros estudos foram realizados no transecto, a citar: dinâmica de raízes finas (Souza 2016), sazonalidade de serapilheira (Ourique et al. 2016) e estrutura florística e fitossociológica (Carneiro 2004).

A vegetação predominante na reserva é do tipo Floresta Tropical Úmida Densa de Terra-firme com grande diversidade de espécies lenhosas e herbáceas (Teixeira *et al.* 2007). Carneiro, (2004) ao realizar seu estudo sobre estrutura florística e horizontal do transecto Norte-Sul e Leste-Oeste, observou que nas áreas de platô de ambos os transectos apresenta-se a predominância de espécies pertencentes as famílias Lecythidaceae, Sapotaceae, Burseraceae e Fabaceae. Dentre essas famílias, as espécies mais comuns foram pertencentes aos gêneros *Eschweilera*, *Pouteria*, *Protium*, *Swartzia* e *Inga*.

Segundo Ferraz et al. (1998) o solo do transecto varia de acordo sua topografia (Figura 4). Nos platôs, os solos são argilosos, nas encostas variam de argilo-arenoso a areno-argiloso e nos baixios são de textura arenosa. As árvores estudadas neste trabalho estão localizadas no primeiro platô do transecto Norte-Sul, entre os metros 200 e 400.

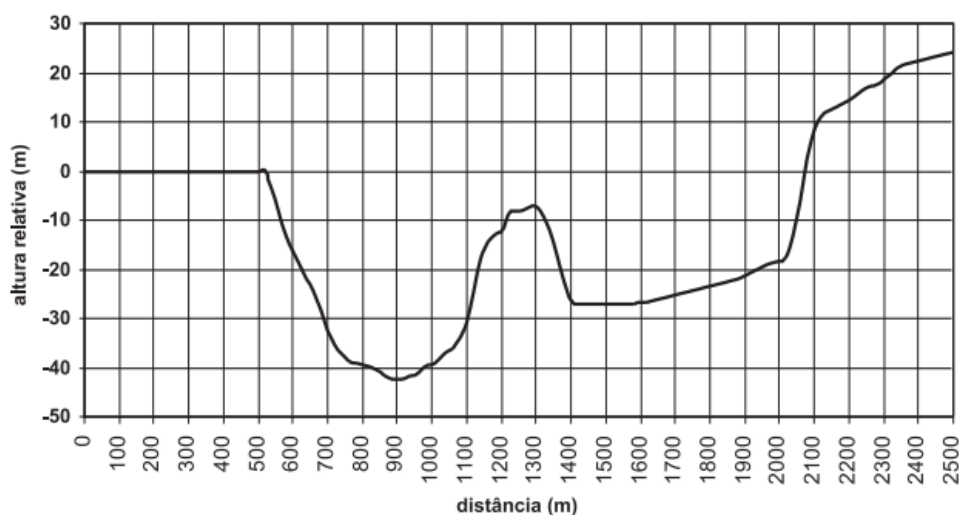


Figura 4. Perfil vertical da topossequência do transecto Norte-Sul, ZF-2, Manaus-AM (Adaptado de Teixeira et al. 2007).

#### 4.2 Caracterização micro meteorológica do ano de 2019

O ano de 2019 foi considerado atípico em função da precipitação acima da média quando comparada com a média histórica. O mês de agosto, por exemplo, historicamente seco pois geralmente apresentam precipitação mensal menor que 100 mm, apresentou em 2019 uma precipitação acumulada acima de 200 mm e com distribuição de alta intensidade, como observado com os dados obtido do pluviógrafo, localizado na base da E.E.S.T., ZF-2 (Figura 5).

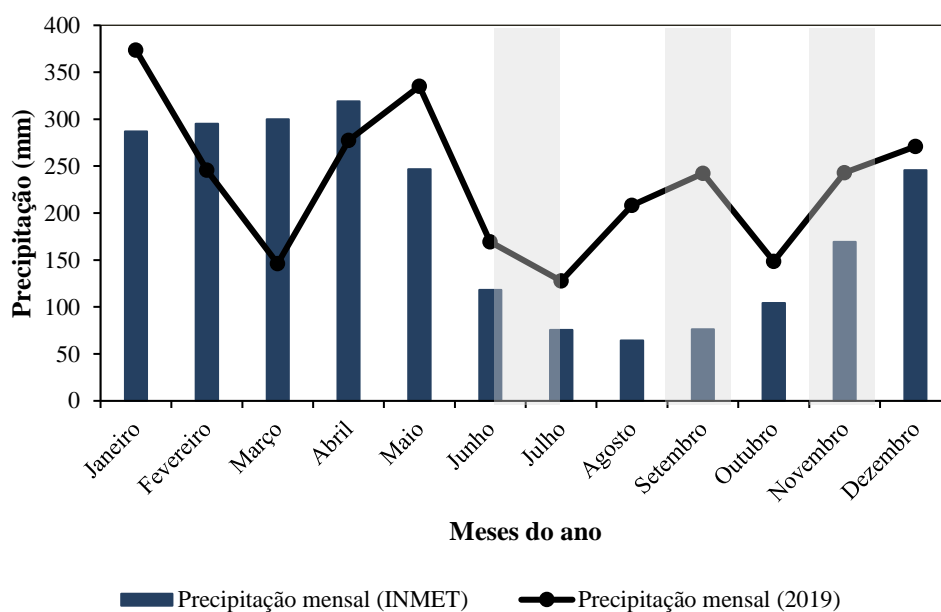


Figura 5. Precipitação média histórica (INMET) entre os anos 1981-2010 para a região de Manaus (barras) e precipitação observada na área de estudo durante o ano de 2019 (linhas). Valores de precipitação de 2019 foram obtidos de pluviômetro de base basculante. Fonte dos dados: Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), via: <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=clima/normaisclimatologicas>.

Já quanto a temperatura e irradiância (Figura 6), observa-se que houve uma variação sazonal ao longo do ano, que pode estar relacionado ao período de “seca” apresentar redução da nebulosidade. Dessa forma, os meses de coleta de dados apresentaram diferenças quanto a temperatura e irradiância.

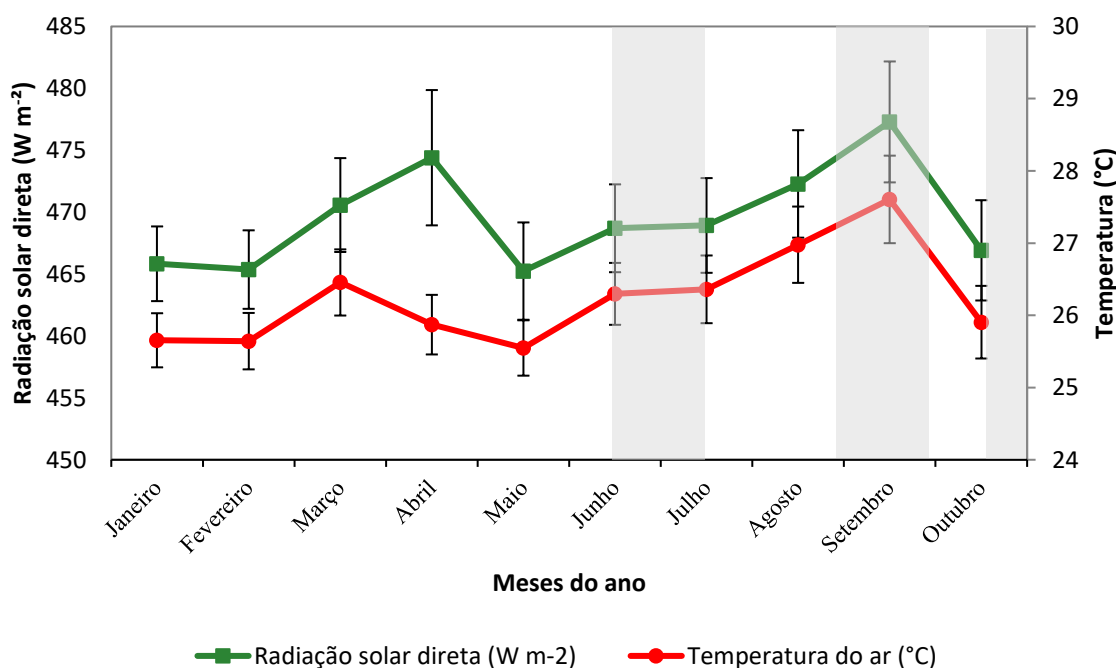


Figura 6. Variação mensal da radiação solar direta (linha preta) e temperatura (linha cinza), para os meses de janeiro a outubro. Os valores são observações obtidos na torre K-34, localizada na E.E.S.T./INPA representados pela média  $\pm$  erro padrão.

Embora os dados tenham sido coletados em períodos considerados sazonais, por ter sido um ano atípico quanto a precipitação, não ocorreu limitação hídrica que pudesse alterar os processos fisiológicos dos indivíduos estudados. Foi observado que em mais de 50% dos dias de coleta houve precipitação de no mínimo 10 mm na noite anterior. Dessa forma, não houve variação sazonal no que se refere a disponibilidade hídrica. Alguns indivíduos apresentaram mudanças nas taxas respiratórias ao longo dos períodos estudados, mas devido a análise a nível de comunidade essas mudanças não foram evidentes.

Para avaliar o efeito da sazonalidade, a coleta de dados foi realizada em três estações. Estas foram definidas segundo as normais de precipitação para a região de Manaus (Figura 5) e a variação da disponibilidade de luz e temperatura ao longo dos mesmos períodos (Figura 6). A transição entre estação chuvosa e seca ocorre em julho, estação seca em setembro e transição da estação seca para a chuvosa em novembro. Esta caracterização ocorreu em função da precipitação, temperatura e irradiância mensal observada. Além desses fatores, sabe-se que há uma variação intra-anual da idade foliar em algumas espécies (Ceron, 2016), a qual tentou-se controlar selecionando somente folhas consideradas maduras.

### 4.3 Coleta de dados

#### 4.3.1 Seleção das amostras

Foram estudados 26 indivíduos (Tabela 1), localizados ao longo do Transecto Norte-Sul, entre os metros 200 e 400, predominantemente em áreas de platô. O acesso às folhas do dossel foi obtido com o auxílio de um escalador. Dessa forma, as árvores foram selecionadas levando em consideração: i) aspectos ecológicos, avaliando-se a dominância das espécies de acordo com os trabalhos de Ter Steege et al. (2013) e Cardoso et al. (2017) e ii) práticos, relacionados a facilidade de acesso do escalador aos galhos do indivíduo. Para fins de identificação e verificação das espécies amostradas, foram preparadas as exsiccatas dos indivíduos não descritos em nível de espécie (sp. e sp.1), com base na literatura e no acervo do herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Tabela 1. Indivíduos estudados, com dados de família, nome científico e variáveis dendrométricas, diâmetro a altura padrão (DAP) e altura total (Ht) e classificação de copa, segundo índice de Synnot, (1979).

<b>Espécie N-S</b>	<b>Família</b>	<b>Nome Científico</b>	<b>DAP</b>	<b>Ht</b>	<b>Exposição da copa</b>
BREU BRANCO	Burseraceae	<i>Protium strumosum</i>	26.5	17	3b
INGA VERMELHA	Fabaceae	<i>Inga umbratica</i>	14.5	16.5	3b

MATA MATA AMARELO	Lecythidaceae	<i>Eschweilera wachenheimii</i>	15.8	13	2c
BREU VERMELHO	Burseraceae	<i>Protium sp.</i>	12.5	11.7	2b
MATA MATA AMARELO	Lecythidaceae	<i>Eschweilera wachenheimii</i>	23.1	15	2c
MATA MATA AMARELO	Lecythidaceae	<i>Eschweilera wachenheimii</i>	12.5	12	2b
MACUCU CHIADOR	Chrysobalanaceae	<i>Licania caudata</i>	29.5	22.5	4
MATA MATA AMARELO	Lecythidaceae	<i>Eschweilera truncata</i>	24.5	20	3b
INGA VERMELHA	Fabaceae	<i>Inga cordatoalata</i>	18.7	18	4
BREU VERMELHO	Burseraceae	<i>Protium sp.</i>	13.6	13.4	2b
INGA VERMELHA	Fabaceae	<i>Inga umbratica</i>	19.5	21	4
LOURO ARITU	Lauraceae	<i>Ocotea sp.</i>	14.5	11	2a
ABIURANA	Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>	10.9	14.7	4
BREU VERMELHO	Burseraceae	<i>Protium hebetatum var. 2</i>	12	9.5	2a
CORACAO DE NEGRO	Fabaceae	<i>Swartzia corrugata</i>	17	18.5	3b
MACUCU CHIADOR	Chrysobalanaceae	<i>Licania caudata</i>	11.9	10.8	3a
LOURO FOFO	Lauraceae	<i>Ocotea percurrans</i>	12.3	14	3b
ABIURANA	Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>	24.5	21	4
TACHI PRETO	Fabaceae	<i>Tachigali myrmecophyla</i>	17.6	23	4
Ripeiro	Lecythidaceae	<i>Eschweilera tesmanii</i>	11.5	14.5	4
ABIURANA ABIU	Sapotaceae	<i>Pouteria guianensis</i>	14.2	13	3b
CORACAO DE NEGRO	Fabaceae	<i>Swartzia panacoco (Aubl.) R.S. Cowan</i>	16	18	4
ABIURANA	Sapotaceae	<i>Pouteria sp.</i>	10.4	8	2a
LOURO FOFO	Lauraceae	<i>Ocotea matogrossensis</i>	16	17	4
MACUCU CHIADOR	Chrysobalanaceae	<i>Licania macrophylla</i>	14.8	14.5	3b
CORACAO DE NEGRO	Fabaceae	<i>Swartzia panacoco (Aubl.) R.S. Cowan</i>	15.1	17	3b

#### 4.3.2 Exposição da copa

A classificação do índice de exposição da copa foi realizada segundo Synnot (1979) (Anexo I). O autor descreve cinco classes de exposição, sendo: 1) copa sem incidência de luz direta; 2) copa com luz lateral, sendo as variações – 2a pouca luz lateral; 2b – média luz lateral; 2c – alta luz lateral; 3) copa na altura do dossel, com variações - 3a – pouca luz vertical; 3b – alta luz vertical; 4) copa completamente exposta a luz vertical e 5) emergentes. Nos 26 indivíduos estudados, foram observadas copas com as classificações distribuídas nas classes 2, 3 e 4. Dessa forma, para as análises estatísticas, realizou-se uma adaptação dessas classes em

novos grupos, sendo que aquelas classificadas na classe 2, 3 e 4 farão parte do dossel inferior, dossel médio e dossel superior, respectivamente.

### 4.3.3 Trocas gasosas foliares

Para as medidas de trocas gasosas, os galhos cortados pelo escalador (Figura 7c), foram recortados dentro de um recipiente com água, para restaurar a condutividade hidráulica (Albert et al. 2018; Weerasinghe et al. 2014). O fluxo de CO<sub>2</sub> respiratório das folhas amostradas foi medido por meio de um analisador de gás infravermelho (Li- 6400XT, Li-Cor®, Lincoln, EUA), (Figura 7a e 7b), sistema aberto que realiza medidas de fotossíntese e transpiração por diferença da corrente de ar que flui em uma câmara de 6 cm<sup>2</sup>. As medições foram realizadas ao longo do ano de 2019, em três diferentes períodos sazonais (transição Chuvosa/seca, Seca e transição Seca/chuvosa). O horário de coleta dos dados foi entre 8h e 13h. As medições foram feitas prioritariamente utilizando folhas completamente maduras, expandidas e com bom aspecto fitossanitário. Uma folha totalmente expandida por árvore foi selecionada em cada período sazonal. Por conta do método de acesso ao dossel, a obtenção dos galhos não foi padronizada quanto as posições norte, sul, leste e oeste da copa.



Figura 7. Licor-6400XT (a) – câmara de luz realizando medidas de trocas gasosas em uma folha; (b) – galho em balde com água; (c) – escalador subindo uma árvore para a coleta de galho.

#### 4.3.3.1 Curvas de luz

Na configuração do Li-Cor 6400 XT foi padronizado o CO<sub>2</sub> de referência a 400 ppm, a temperatura do bloco foi mantida constante a 31 °C, temperatura ótima para fotossíntese em espécies tropicais (Slot and Winter 2017), umidade relativa (UR) de 60 – 70% e fluxo de ar de 300 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Crous et al. 2012, 2017a, Weerasinghe et al. 2014, Heskell and Tang 2018). Os valores de assimilação fotossintética (A) foram registrados em valores de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de 100, 90, 80, 70, 60, 50, 40, 30, 20, 15, 10, 5 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Logo após 10 minutos de aclimatação no escuro foi realizada a medição com 0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Os dados foram obtidos a cada 5 segundos, 6 um intervalo de 60 segundos, para cada nível de irradiância. Devido às interações que ocorrem na presença da luz, foi utilizado o método Kok (1948), para a estimativa das taxas respiratórias durante o dia. O efeito Kok consiste em determinar R<sub>luz</sub> em baixa irradiância, devido a “quebra” que ocorre na curva de luz próximo ao ponto de compensação luminosa. Conforme este método, R<sub>luz</sub> pode ser estimada como o intercepto, no eixo "y", da taxa de fotossíntese em função da irradiância, em baixa intensidade de luz.

#### 4.3.3.2 Estimativa de R<sub>luz</sub>: método Kok

Durante a realização dos ajustes para estimativa de R<sub>luz</sub> por meio do método Kok, foram observadas algumas desvantagens. Inicialmente, o ponto de compensação observado para as espécies trabalhadas foi baixo, < 10 PAR, o que dificultou a observação da “quebra” da curva, como descrito pelo método. Por este motivo, nos indivíduos em que foram observados baixo ponto de compensação de luz, as estimativas foram realizadas usando os pontos de 0 a 40 PAR da curva de luz e nas demais árvores os ajustes foram realizados com os pontos de 5 a 40 PAR. Com os dados de respiração na luz e no escuro, foi calculada a supressão luminosa da respiração foliar em porcentagem, por meio da equação (1):

$$(Eq. 1) \text{ Supressão} = \left[ \frac{(R_{\text{escuro}} - R_{\text{luz}})}{R_{\text{escuro}}} \right] * 100$$

Onde:

R<sub>escuro</sub> – respiração no escuro

R<sub>luz</sub> – respiração na luz



#### 4.3.4 Traços foliares funcionais

##### 4.3.4.1 Área e massa foliar específica

As folhas utilizadas para as medidas de trocas gasosas foram coletadas, sendo obtidos seis discos de diâmetro conhecido (1.7 cm). Estes foram secos em estufa a 65 °C por 72 horas até a obtenção da massa constante (Figura 8). A razão entre a massa e área foliar fornecem a massa foliar específica (MFE g m<sup>-2</sup>) e a razão entre área e massa foliar fornecem a área foliar específica (AFE m<sup>2</sup> Kg<sup>-1</sup>), segundo as equações (2 e 3), respectivamente.

$$(Eq. 2) \quad MFE = \frac{massa (g)}{área (m^2)} \quad (Eq. 3) \quad AFE = \frac{área (m^2)}{massa (Kg)}$$



Figura 8. Pesagem dos discos de área conhecida para obtenção da AFE e MFE.

##### 4.3.4.2 Teor de macronutrientes

Além das folhas utilizadas para trocas gasosas, foram coletadas outras folhas do mesmo galho para as análises de teor de macronutrientes, sendo seguidos o mesmo processo de secagem e subsequentemente as amostras de folhas foram trituradas em um moinho de facas, tipo Wiley (Figura 9a) e enviadas à Embrapa para análise de teor de macronutrientes. O teor de nitrogênio (N) foi determinado pelo método de Kjeldahl. O conteúdo de fósforo (P) obtido por colorimetria e as leituras das absorbâncias feitas em 660 nm no espectrofotômetro usando molibdato de amônio e ácido ascórbico a 3%. O potássio (K) foi determinado por fotometria de chama, cálcio (Ca) e magnésio (Mg) por espectrofotometria de absorção atômica (Silva, 2009).



Figura 9. Processo de moagem das folhas (a) e pó obtido para análise de macronutrientes (b).

#### 4.3.4.3 Carboidratos solúveis

Amostras de folhas foram coletadas no meio da manhã (por volta das 9 horas), mantidas e transportadas em uma caixa com gelo, com temperatura entre 0-4 °C. Em laboratório, foram colocadas em micro-ondas por 90 segundos e secas em estufa por 72 horas a 65 °C. Logo após, foram moídas em um moinho de bolas e enviadas ao Laboratório Nacional do Noroeste do Pacífico (PNNL), em Washington D.C para análises. Foram determinados os teores de açúcares solúveis (glicose, sacarose e frutose), amido e os carboidratos totais. Para essas variáveis, foram coletadas amostras somente no período de transição entre a estação seca e chuvosa. O protocolo laboratorial foi descrito por Dickman et al. (2019).

#### 4.3.5 Incremento diamétrico

O incremento médio anual (IMA) dos indivíduos foi obtido da base de dados do inventário florestal contínuo do transecto Norte-Sul. As medidas de DAP foram obtidas das medições no período de 1996 a 2019 com os intervalos (1996, 2000, 2002, 2004, 2006, 2008, 2010, 2011, 2013, 2015, 2016, 2017, 2018 e 2019). Árvores recrutadas com menos de 4 medições não foram consideradas nos cálculos.

#### 4.4 Análise de dados

As análises foram realizadas com o auxílio do software R versão 3.6.0 (R Development Core Team, 2019). As inferências estatísticas dos resultados foram descritas com base nas

recomendações do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC), segundo Mastrandrea et al. (2010). Para atender os objetivos deste projeto foram realizadas as seguintes análises:

*i) Análise descritiva*

Foi utilizada uma representação gráfica da média e desvio padrão das taxas de respiração e supressão luminosa dos 26 indivíduos estudados.

*ii) Comparação de médias*

As variáveis fisiológicas e de traço foliar, foram testadas quanto à homogeneidade e normalidade. A normalidade foi testada pelo teste de Shapiro e Wilk e a homogeneidade segundo o teste de Levene. Como os dados não seguiram a normalidade, foi aplicado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis para comparação de médias.

*iii) Correlações entre as taxas respiratórias e variáveis estudadas*

A relação linear entre as variáveis estudadas foi analisada por meio da matriz de correlação de Pearson (Apêndice 1). Esta mede a afinidade entre 2 variáveis, indicando o comportamento de uma em relação a outra, podendo variar de -1 a +1. Valores positivos indicam relação proporcional entre as variáveis e valores negativos relação inversamente proporcional. Quanto mais próximos de 1 ou -1, mais forte é a correlação.

Neste trabalho foram feitas as seguintes correlações:

- Respiração na luz ( $R_{luz}$ ) e respiração no escuro ( $R_{escuro}$ );
- Respiração na luz ( $R_{luz}$ ) e supressão luminosa;
- Respiração na luz ( $R_{luz}$ ) e área foliar específica (AFE);
- Respiração na luz ( $R_{luz}$ ) e massa foliar específica (MFE);
- Respiração na luz ( $R_{luz}$ ) e teor de macronutrientes;
- Respiração na luz ( $R_{luz}$ ) e carboidratos solúveis;
- Respiração na luz ( $R_{luz}$ ) e variáveis do indivíduo (altura total e IMA).

*iv) Regressão múltipla*

Para obter um modelo para a estimativa de  $R_{luz}$  foi ajustada uma regressão múltipla, utilizando-se as variáveis  $R_{escuro}$ , MFE, N e P. Para isso foram considerados como critérios o erro padrão residual e coeficiente de determinação ajustado.

## 5 RESULTADOS

### 5.1 Quantificação das variáveis respiratórias e de supressão luminosa

As taxas de respiração foram obtidas com a realização de curvas de luz para cada indivíduo. Na Figura 10 observa-se a curva média dos dados para cada classe de exposição de copa estudado. O padrão da curva foi o mesmo, embora durante a transição da estação chuvosa/seca os valores de assimilação fotossintética tenham sido maiores. A linha pontilhada, representa o ponto de compensação luminosa. Observa-se que os diferentes grupos atingem esse ponto em níveis de luz muito baixos,  $< 10 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Esses resultados podem indicar a capacidade desses indivíduos em aproveitar ao máximo a quantidade de luz disponível para a realização da fotossíntese.

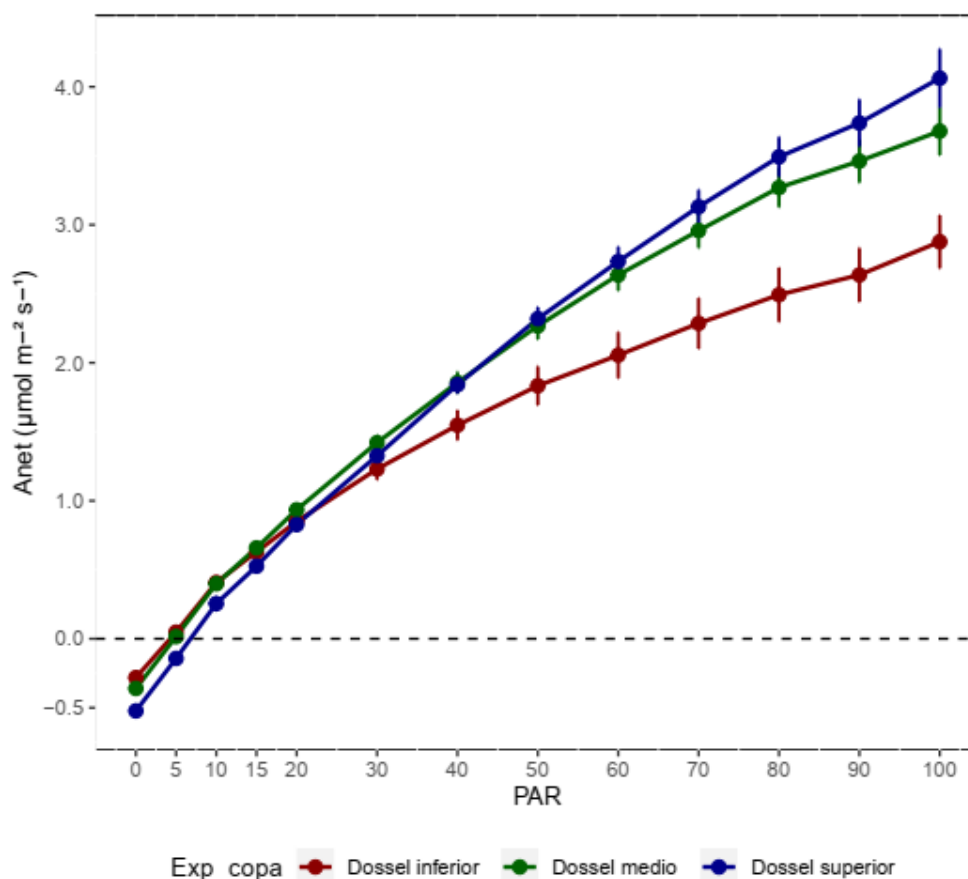


Figura 10. Curva de luz média dos indivíduos estudados em cada grupo de exposição da copa, representando a assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  versus a radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Observa-se na linha pontilhada o ponto de compensação luminosa, indicando que os grupos estudados o atingem em níveis baixos de luz. Valores são médias  $\pm$  erro padrão ( $n$  dossel inferior = 24;  $n$  dossel médio = 27;  $n$  dossel superior = 26).

Com relação as taxas respiratórias e supressão luminosa das espécies (Figura 11), observou-se os valores médios de  $R_{\text{escuro}}$  entre os 26 indivíduos variando de  $0.19 \pm 0.07$  (IC

95%) a  $0.90 \pm 0.22$  (IC 95%)  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Quanto a  $R_d$ , os valores variaram de  $0.05 \pm 0.05$  (IC 95%) a  $0.75 \pm 0.2$  (IC 95%)  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Com relação a supressão luminosa, observou-se valores entre  $15.7 \pm 7.2$  (IC 95%) a  $79.5 \pm 12.2\%$  (IC 95%). Essa grande amplitude de variação dos dados é devida à heterogeneidade do número de indivíduos estudados e a condição estrutural que representam na floresta, por exemplo com relação a sua altura, diâmetro, exposição de copa e as necessidades energéticas intrínsecas de cada árvore.

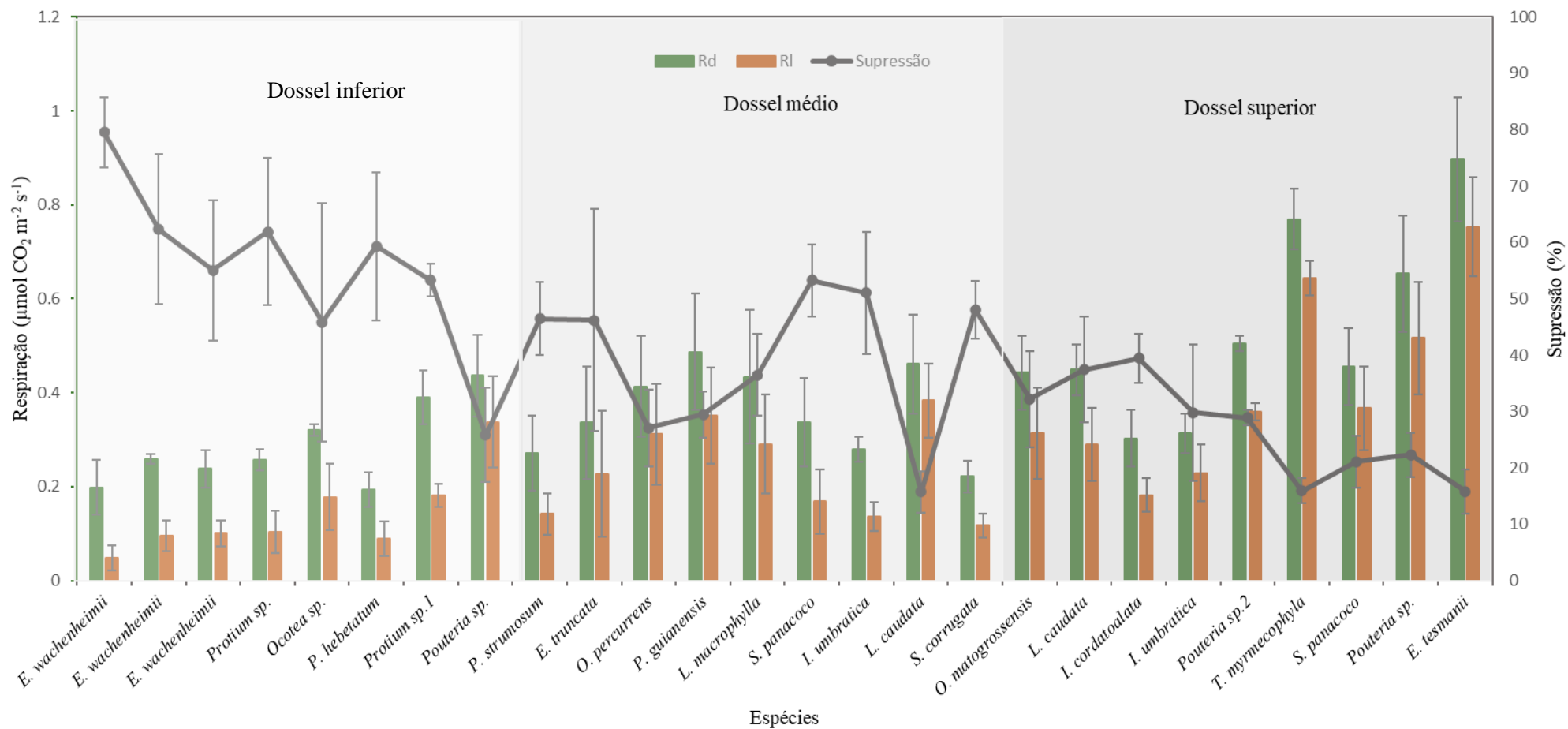


Figura 11. Valores médios das taxas de respiração na luz (barra laranja), no escuro (barra verde) e a supressão luminosa de cada espécie estudada (linha cinza). Os valores são médias  $\pm$  erro padrão (n = 3).

## 5.2 Efeito do grau de exposição da copa nas variáveis estudadas

### 5.2.1 Variáveis fisiológicas

Dentre as variáveis relacionadas aos parâmetros fotossintéticos, as variações em função da sazonalidade se deram somente para a transpiração (E), sendo as médias virtualmente diferentes ( $p = 0.0009$ ). As médias de transpiração na transição seca/chuvosa foram virtualmente diferentes ( $p = 0.0008$ ;  $\bar{x} = 1.72 \pm 0.38 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) da transição chuvosa/seca ( $\bar{x} = 0.87 \pm 0.13 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e muito provável ( $p = 0.032$ ) de serem superiores a média da estação seca ( $\bar{x} = 1.32 \pm 0.24 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Para as demais variáveis, fotossíntese a 100 de luz ( $A_{100}$ ) e condutância estomática (gs), é muito provável ( $p = 0.067$ ) e improvável ( $p = 0.462$ ), que existem diferenças sazonais (Tabela 2). Já para as variáveis relacionadas a respiração foi observado que é muito improvável ( $p = 0.701$ ) e improvável ( $p = 0.509$ ;  $0.477$ ) que existe diferenças sazonais para  $R_{\text{escuro}}$ ,  $R_{\text{luz}}$  e supressão, respectivamente.

Tabela 2. Síntese da análise de variância (teste Kruskal-Wallis) para as variáveis fisiológicas estudadas, sendo  $A_{100}$ - fotossíntese em 100 RFA; gs – condutância estomática; E – transpiração;  $R_{\text{escuro}}$  – respiração no escuro;  $R_{\text{luz}}$  – respiração na luz; Supressão luminosa.

Variáveis	p - values		
	Estação	Exposição da copa	Interação
$A_{100}$	0.067	<0.001	ns
gs	0.462	<0.001	ns
E	0.0009	0.011	ns
$R_{\text{escuro}}$	0.701	<0.001	ns
$R_{\text{luz}}$	0.509	<0.001	ns
Supressão	0.477	<0.001	ns

Para o grau de exposição da copa (Figura 12A, B, C), avaliado isoladamente, pode-se afirmar que os grupos são virtualmente diferentes para todas as variáveis fotossintéticas estudadas,  $A_{100}$  ( $p = 0.00023$ ), gs ( $p = 0.0015$ ) e E ( $p = 0.016$ ), nas quais as médias para o dossel superior são sempre superiores ( $4.06 \pm 0.41$  (IC 95%)  $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $0.16 \pm 0.04 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $1.56 \pm 0.29 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) quando comparados com o dossel inferior ( $2.88 \pm 0.38 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $0.08 \pm 0.02 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $1 \pm 0.28 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), respectivamente.

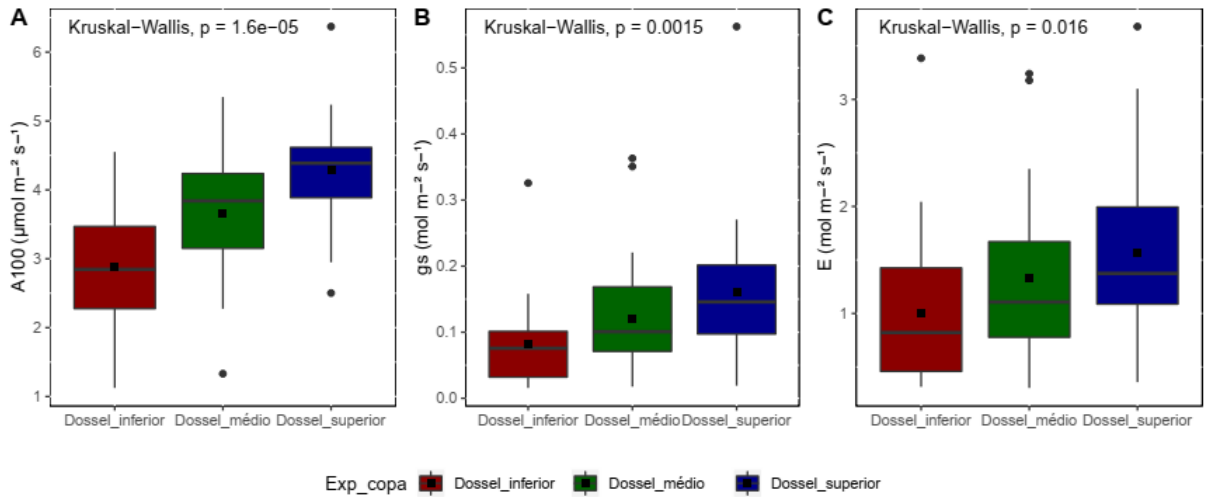


Figura 12. Box plots das taxas de fotossíntese a 100 RFA (A100, A); condutância estomática (gs, B) e transpiração (E, C). A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média. (n dossel inferior = 24; n dossel médio = 27; n dossel superior = 26). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.

Com relação ao efeito da exposição da copa (Figura 13A, B e C), observa-se que para as três variáveis estudadas,  $R_{\text{escuro}}$ ,  $R_{\text{luz}}$  e Supressão, as médias são virtualmente diferentes para ambos os grupos ( $p < 0.0001$ ;  $p < 0.0001$ ;  $p < 0.0001$ ). As médias do dossel superior foram superiores quanto as taxas respiratórias ( $0.52 \pm 0.08 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $0.39 \pm 0.08 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), com taxas de supressão menores ( $27.4 \pm 4.76\%$ ). Já o dossel inferior apresentou menores taxas respiratórias ( $0.28 \pm 0.04 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e  $0.14 \pm 0.04 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), e supressão superior ( $55.38 \pm 9.29\%$ ).

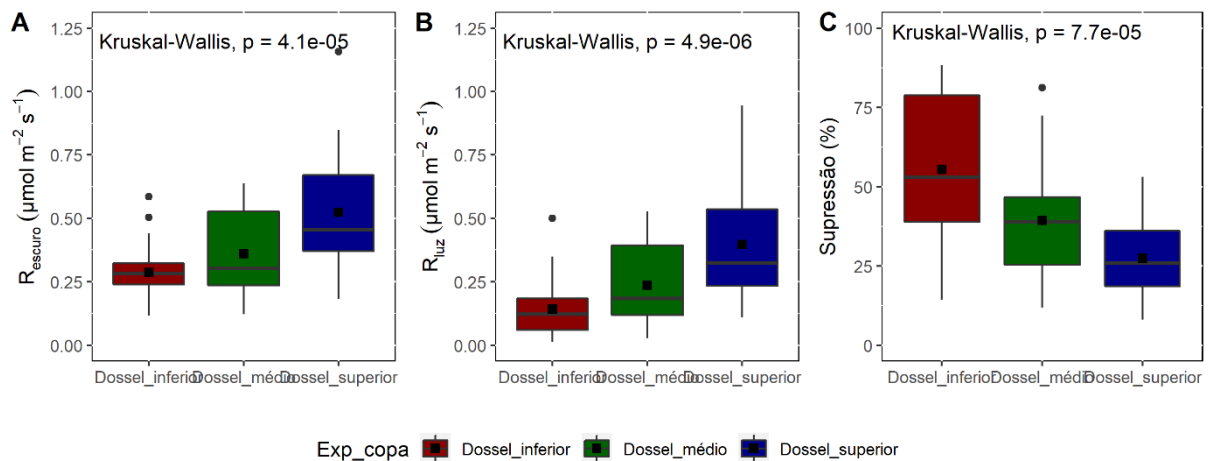


Figura 13. Box plots das taxas de respiração no escuro ( $R_{\text{escuro}}$ , A); respiração na luz ( $R_{\text{luz}}$ , B) e supressão luminosa (Supressão, C). A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média. (n dossel inferior = 24; n dossel médio = 27; n dossel superior = 26). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.



### 5.2.2 Traços foliares

Dentre as variáveis relacionadas às características foliares (Tabela 3), é improvável o efeito da sazonalidade na MFE e AFE ( $p = 0.367$ ). Para os teores de macronutrientes é improvável o efeito da sazonalidade para os teores de Mg e para a razão N\_P ( $p = 0.569$  e  $p = 0.507$ , respectivamente). Já para os teores de N ( $p = 0.734$ ) e K ( $p = 0.853$ ) é muito improvável que as médias sejam diferentes. Para o teor de P ( $p = 0.317$ ) é provável que haja diferenças sazonais e para o teor de Ca ( $p = 0.060$ ) é muito provável que as médias das estações se diferenciem.

Tabela 3. Síntese da análise de variância (teste Kruskal-Wallis) para as variáveis AFE – área foliar específica; MFE – massa foliar específica; N – teor de nitrogênio; P – teor de fósforo; N\_P – razão nitrogênio:fósforo; K – teor de potássio; Mg – teor de magnésio e Ca – teor de cálcio.

Variáveis	p - values		
	Estação	Exposição da copa	Interação
AFE	0.367	0.07	ns
MFE	0.367	0.07	ns
N	0.734	0.29	ns
P	0.317	0.28	ns
N_P	0.507	0.04	ns
K	0.853	0.65	ns
Mg	0.569	0.007	ns
Ca	0.060	0.007	ns

Com relação aos valores médios de área e massa foliar específica para os diferentes grupos estudados (Figura 14A e B), é muito provável ( $p = 0.069$ ) que existem diferenças. Com relação a massa foliar específica o dossel superior apresentou médias levemente superior ( $21.32 \pm 1.77 \text{ g cm}^{-2}$ ) quando comparado com o dossel inferior ( $18.48 \pm 0.69 \text{ g cm}^{-2}$ ). Já para a área foliar específica, o dossel inferior teve média superior ( $54.53 \pm 1.95 \text{ m}^2 \text{ Kg}^{-1}$ ) quando comparada ao dossel superior ( $49.12 \pm 4.05 \text{ m}^2 \text{ Kg}^{-1}$ ), embora este tenha apresentado alto desvio.

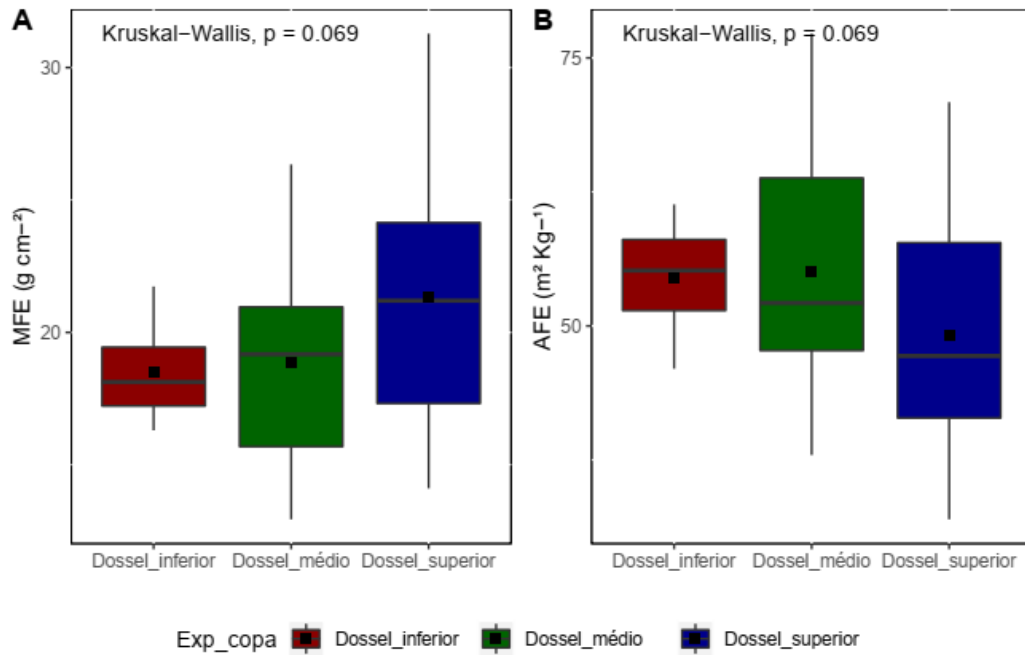


Figura 14. Box plots da massa foliar específica (MFE, A) e área foliar específica (AFE, B). A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos são outliers. (n dossel inferior = 24; n dossel médio = 27; n dossel superior = 26). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.

Para os teores de macronutrientes (Figura 15A, B, C, D, E e F), quando avaliados em função da exposição da copa, observou-se que para o teor de N ( $p = 0.29$ ) e P ( $p = 0.28$ ) as variações foram prováveis, com o dossel superior apresentando as maiores médias. Para os teores de K ( $p = 0.65$ ) as variações foram improváveis e para a razão N:P ( $p = 0.041$ ), é muito provável que o dossel inferior apresente médias superiores. Para os teores de Ca ( $p = 0.0078$ ) e de Mg ( $p = 0.0075$ ), a média do dossel superior é virtualmente diferente das demais.

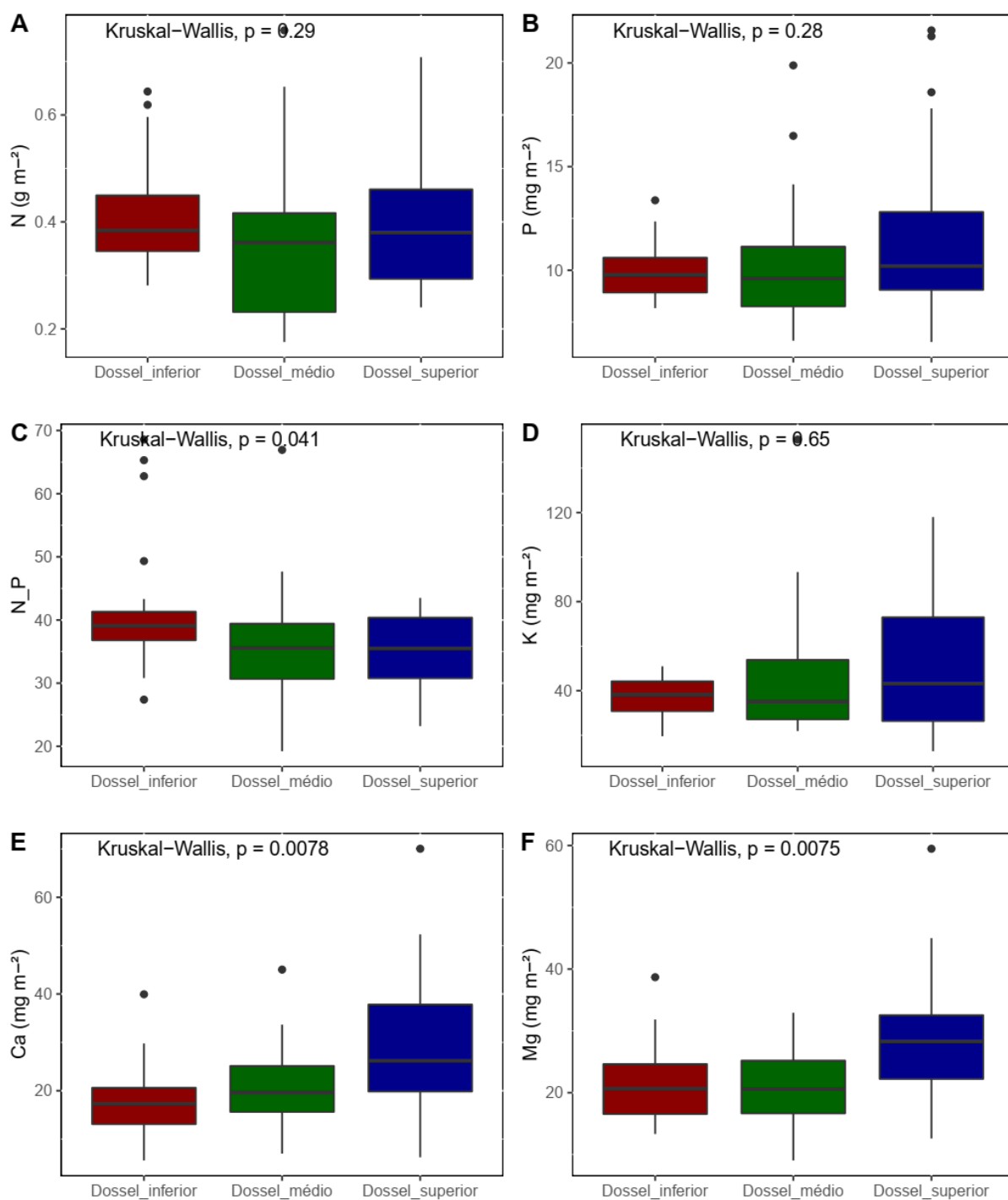


Figura 15. Box plots dos teores de macronutrientes, sendo eles Teor de nitrogênio (N, A), fósforo (P, B), razão nitrogênio e fósforo (N\_P, C), Potássio (K, D), Cálcio (Ca, E) e Magnésio (Mg, F) A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média (n dossel inferior = 24; n dossel médio = 27; n dossel superior = 26). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.

Quanto aos teores de carboidratos estruturais (Figura 16), observa-se que é muito provável os teores de açúcares solúveis serem diferentes ( $p = 0.089$ ) ao longo das diferentes

classes de exposição da copa, sendo que a média das árvores do dossel superior são menores ( $0.87 \pm 0.46\%$ ). Com relação aos teores de amido, é improvável ( $p = 0.45$ ) afirmar que existem diferenças. A média dos teores de carboidratos solúveis totais é muito provável de ser diferente ( $p = 0.082$ ). Sendo maior a média para o dossel inferior ( $2.68 \pm 0.57\%$ ) quando comparado ao dossel superior ( $1.55 \pm 0.25\%$ ).

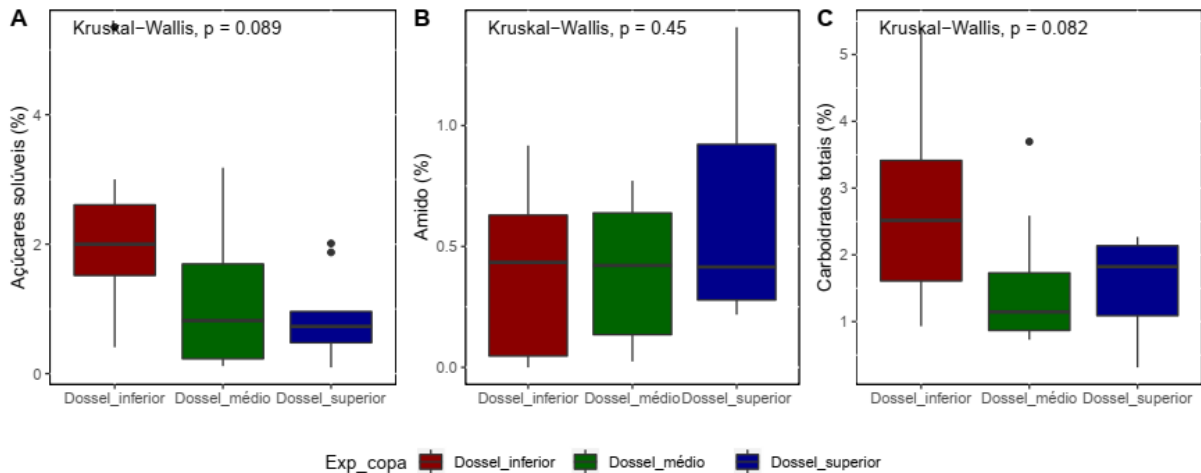


Figura 16. Box plots dos teores de carboidratos solúveis, sendo eles, açúcares solúveis (A), amido (B) e carboidratos totais (C). A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média. (n dossel inferior = 8; n dossel médio = 9; n dossel superior = 9). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.

Com relação às variáveis do indivíduo (Ht, DAP e IMA) e o grau de exposição da copa (Figura 17 A, B e C), observa-se que a média da altura total para as três classes é virtualmente diferente ( $p = 0.001$ ), sendo elas  $11.7 \pm 1.54$  m,  $15.7 \pm 1.99$  m e  $18.9 \pm 2.2$  m para o dossel inferior, médio e superior, respectivamente. Com relação ao DAP é provável ( $p = 0.21$ ) que a média do dossel superior ( $18.24 \pm 4.08$  cm) seja superior a média do dossel inferior ( $14.34 \pm 2.68$  cm). Quanto ao IMA dos indivíduos estudados (Figura 17C) que a média do crescimento do dossel inferior foi de  $0.70 \pm 0.21$  mm ano<sup>-1</sup> (IC 95%), sendo virtualmente diferente ( $p = 0.003$ ) das médias do dossel médio e superior, sendo estas as maiores médias ( $1.95 \pm 0.29$  mm ano<sup>-1</sup> e  $1.96 \pm 0.20$  mm ano<sup>-1</sup> respectivamente).

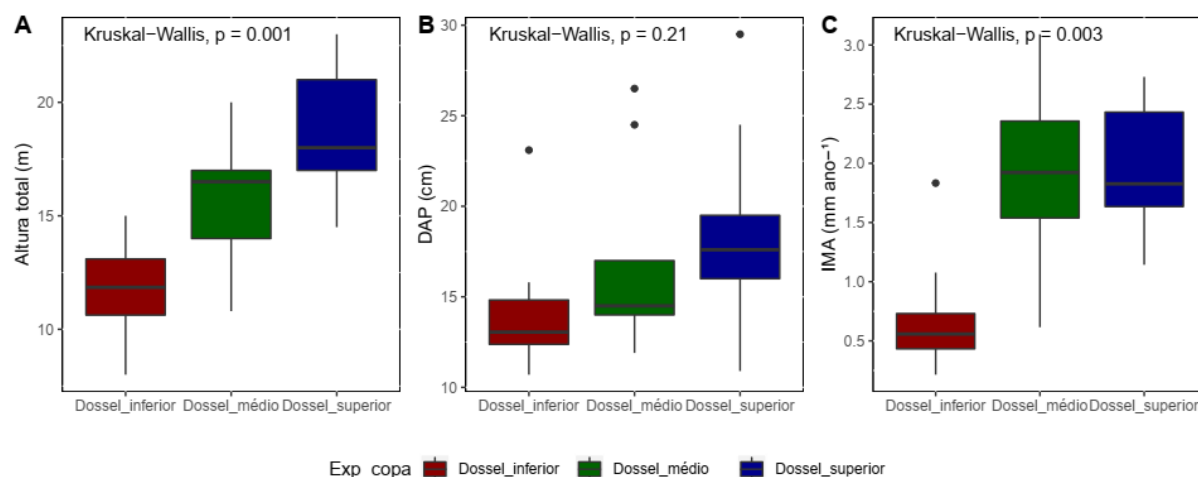


Figura 17. Box plots da altura total (A), DAP (B) e incremento médio anual (C) nas diferentes classes de exposição de copa. A linha dentro da caixa indica a mediana dos dados, a barra representa a variação de 50% dos dados, as linhas de erro são os percentis, os pontos redondos são outliers e o ponto quadrado na caixa representa a média. (n dossel inferior = 8; n dossel médio = 9; n dossel superior = 9). O teste aplicado foi o não paramétrico, Kruskal-Wallis.

### 5.3 Correlações com Respiração na luz

#### 5.3.1 Respiração na luz versus características foliares

A Figura 18 apresenta as relações lineares entre a respiração na luz e no escuro (Figura 18A, e C) e com a supressão luminosa (Figura 18B, D). Para as relações de  $R_{\text{luz}} \times R_{\text{escuro}}$ , observa-se uma forte correlação positiva ( $r > 0.84$ ), sendo virtualmente significativas essas relações para ambas as exposições de copa ( $p < 0.0001$ ) e para todos os dados ( $p < 0.0001$ ). A relação  $R_{\text{escuro}} \times$  Supressão luminosa foi inversa e virtualmente significativa para ambas as exposições de copa ( $p < 0.0001$ ), com forte correlação negativa ( $r > 0.76$ ). Quando avaliado todos os dados, observa-se uma relação do tipo exponencial negativa, sendo virtualmente significativa ( $p < 0.0001$ ), com  $R^2 = 68\%$ . É possível observar na figura que as relações entre  $R_{\text{luz}}$  e  $R_{\text{escuro}}$  são positivas, ou seja, maiores valores de  $R_{\text{escuro}}$  resultam em maiores valores de  $R_{\text{luz}}$ . Já quando se observa que essa relação com a supressão luminosa, a relação é inversa e gradual, demonstrando que maiores valores de respiração diurna apresentam menores valores de supressão luminosa, mas tendem a se estabilizar nas menores taxas respiratórias.

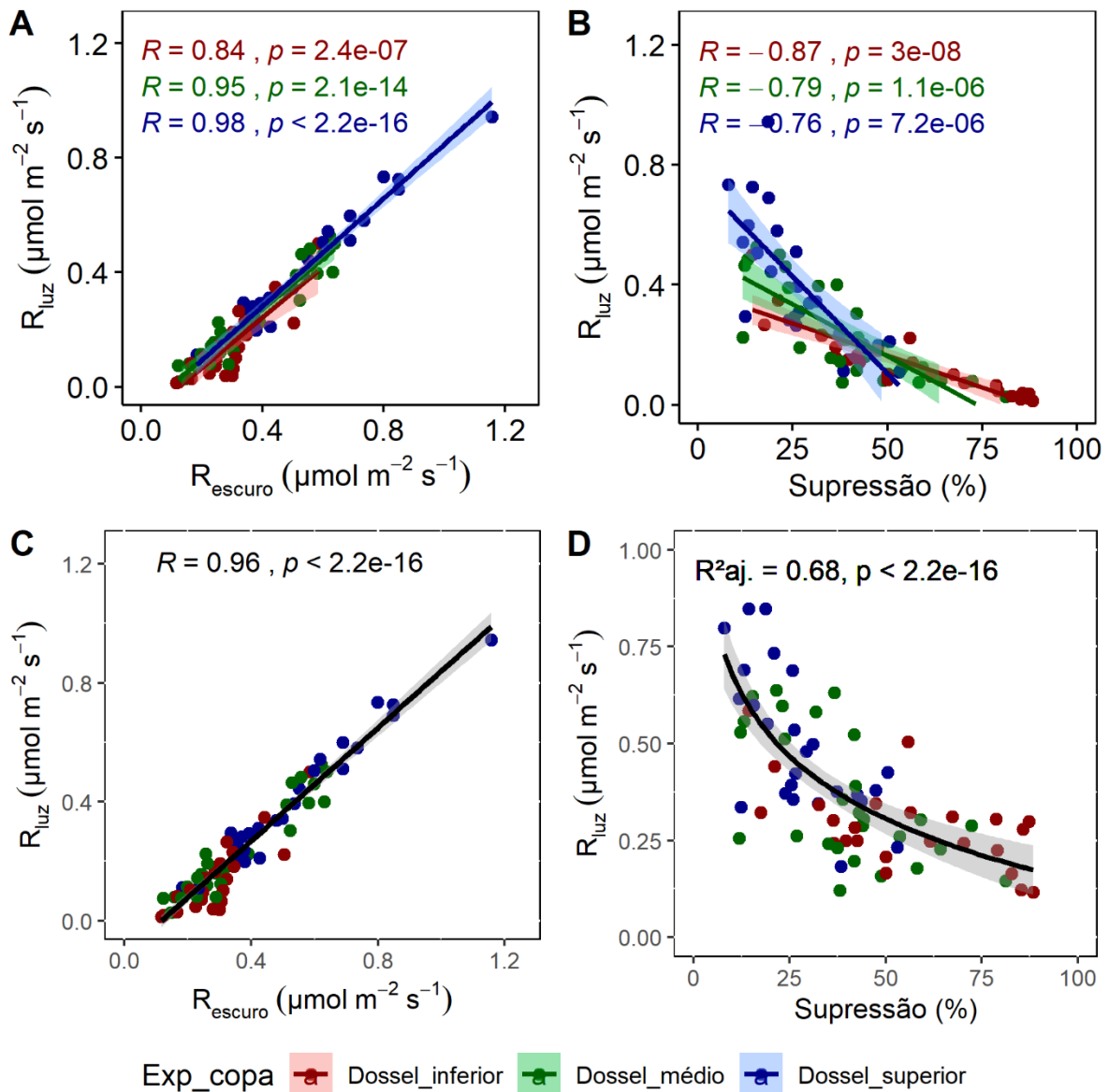


Figura 18. Taxas de respiração na luz plotada em função da respiração no escuro, para cada grupo de exposição da copa (A) e para todos os grupos em conjunto (C). Taxas de respiração na luz em função da supressão luminosa, para cada grupo de exposição da copa (B) e para todos os grupos em conjunto (D). Os dados são oriundos das medidas coletadas durante as três estações para as árvores do dossel superior (azul), médio (verde) e inferior (vermelho).

Ao se avaliar a relação da respiração diurna com as características morfológicas foliares, (*i.e.* área e massa foliar), observa-se relações interessantes (Figura 19). Como são variáveis inversamente proporcionais, as relações  $R_{luz} \times AFE$  e  $R_{luz} \times MFE$  também foram inversas. Para todos os grupos analisados em conjunto, com relação a área foliar a correlação foi negativa e virtualmente significativa ( $p < 0.0001$ ). Já para a massa foliar, a correlação foi positiva e virtualmente significativa ( $p < 0.0001$ ). Quando os grupos de exposição da copa foram avaliados separadamente, verificou-se que para o dossel inferior as relações foram fracas, para

a área e massa ( $r = -0.27$  e  $r = 0.29$ ), sendo provável ( $p = 0.22$  e  $p = 0.16$ ) a significância dessas relações.

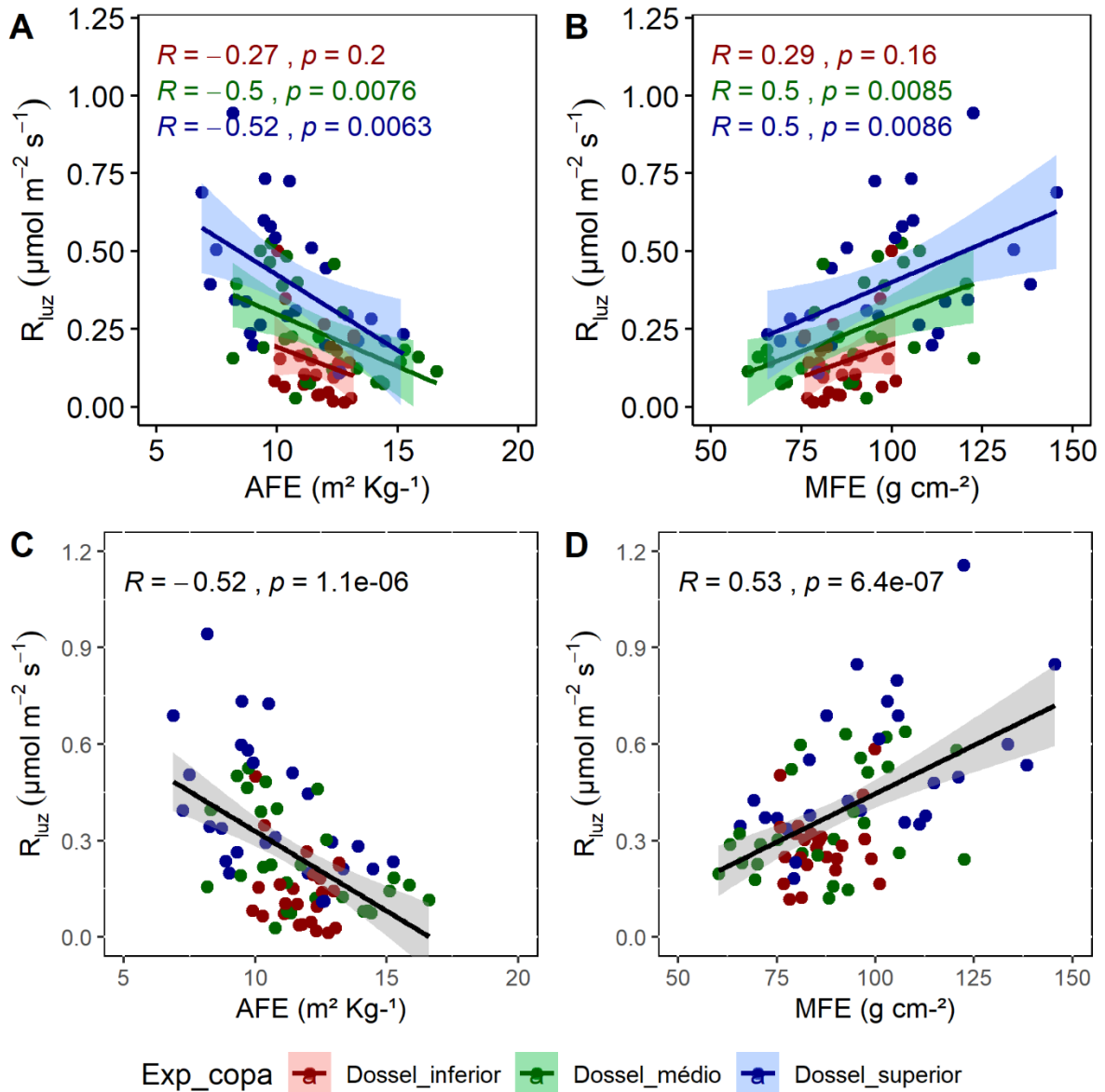


Figura 19. Taxas de respiração na luz plotada em função área foliar específica (AFE), para cada grupo de exposição da copa (A) e para todos os grupos em conjunto (C) e para a massa foliar específica (MFE) para cada grupo de exposição da copa (B) e para todos os grupos em conjunto (D). Os dados são oriundos das medidas coletadas durante as três estações para as árvores do dossel superior (azul), médio (verde) e inferior (vermelho).

Quanto aos teores de macronutrientes foliares (Figura 20), observa-se que os teores de N, P e Mg além da razão N:P apresentaram correlações com  $R_d$ . Sendo positivas e prováveis para o N ( $p = 0.05$ ), P ( $p < 0.0001$ ), Mg ( $p = 0.043$ ). Já a razão N:P, apresentou correlação negativa e muito provável ( $p = 0.064$ ). A relação entre a respiração diurna e os teores de Ca foram excepcionalmente diferentes ( $p = 0.91$ ).

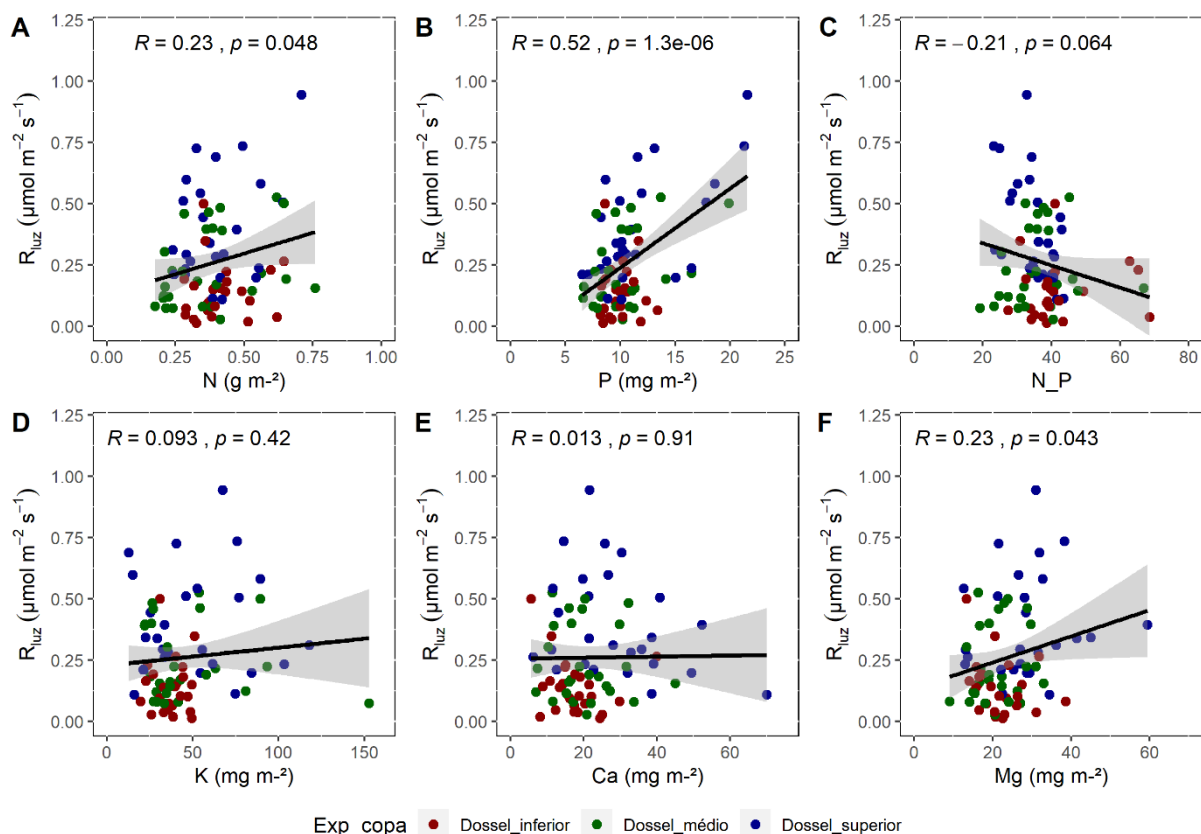


Figura 20. Correlação entre respiração na luz e os teores de nitrogênio (N, A), fósforo (P, B), razão nitrogênio e fósforo (N\_P), Potássio (K, D), Cálcio (Ca, E) e Magnésio (Mg, F) da folha em função da exposição da copa dos indivíduos. Os dados são oriundos das medidas coletadas durante as três estações para as árvores do dossel superior (azul), médio (verde) e inferior (vermelho).

Quanto às correlações entre a respiração na luz e os teores de carboidratos solúveis (Figura 21 A, B e C), é possível afirmar que os açúcares solúveis são provavelmente correlacionados com a respiração diurna ( $p = 0.24$ ), com uma relação negativa, ou seja, maiores taxas de respiração apresentam menores teores de açúcares solúveis. Já com relação ao amido, é excepcionalmente improvável essa relação ( $p = 0.82$ ).

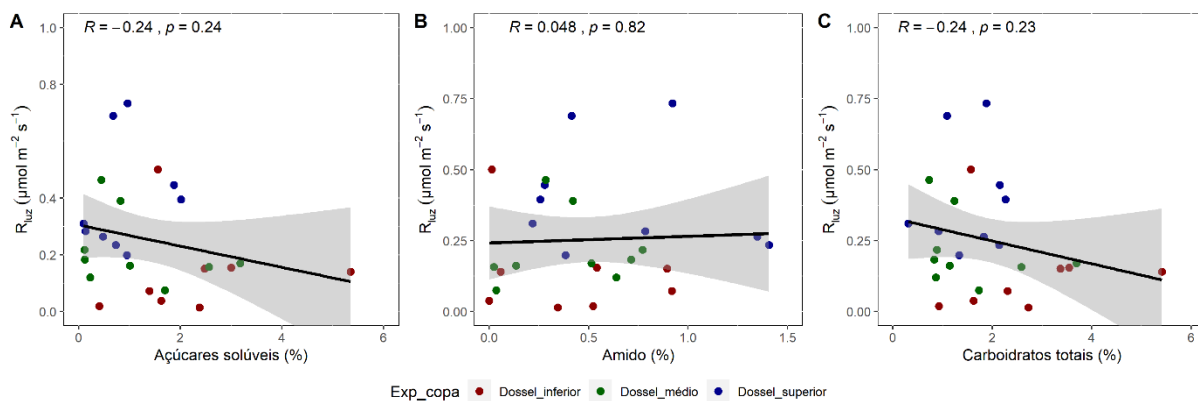


Figura 21. Correlação entre os dados respiração na luz e os dados de teor de carboidratos não estruturais, sendo eles açúcares solúveis e amido. Os valores são oriundos das coletas realizadas no fim da primeira campanha de campo, no mês de julho. (n dossel inferior = 8; n dossel médio = 9; n dossel superior = 9).



### 5.3.2 Características do indivíduo

A respiração foliar na presença de luz apresentou fraca correlação com a altura total e IMA dos indivíduos (Figura 22 A e B). Sendo prováveis ( $p = 0.31$ ;  $p = 0.15$ ) essas relações. Embora exposição de copa e altura total sejam relacionadas, essa variação irá depender do ambiente que as árvores estão localizadas. Dessa forma, o aumento da respiração em função da altura total não ocorre de forma gradual. Já para o IMA, além das variações ambientais, as características intrínsecas das espécies podem influenciar sua variação.

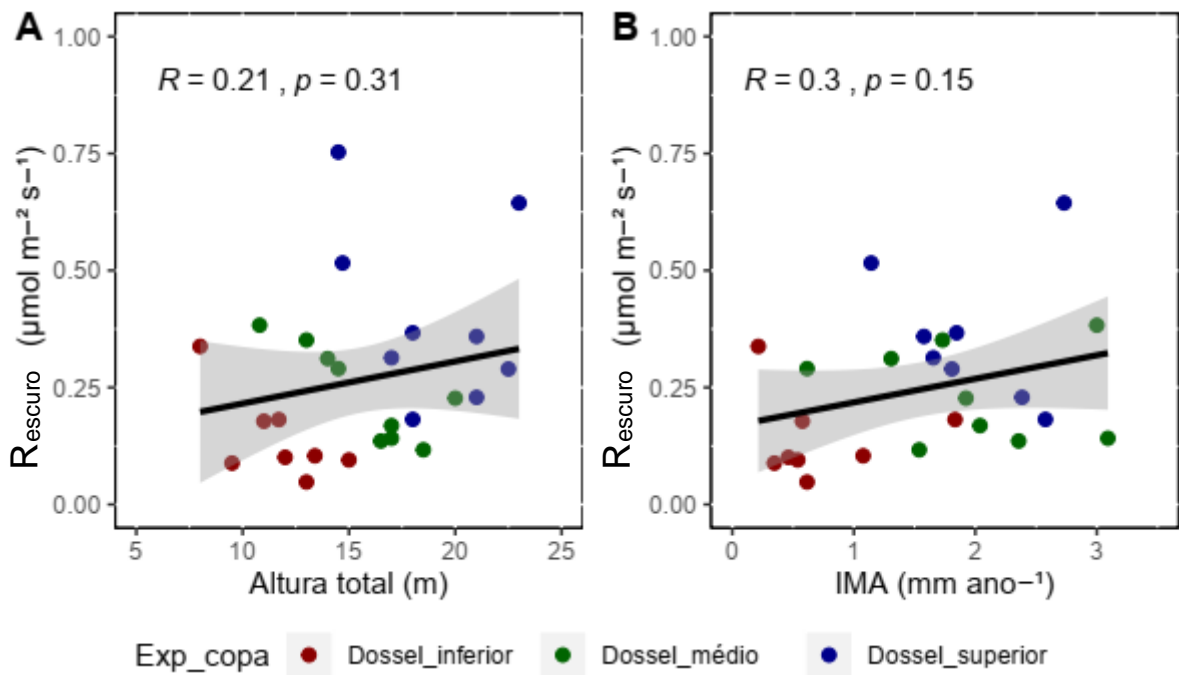


Figura 22. Correlação entre altura total (A) e o incremento médio anual (IMA, B) com a respiração no escuro ( $R_{\text{escuro}}$ ), (n dossel inferior = 8; n dossel médio = 9; n dossel superior = 9).

### 5.4 Modelagem da respiração em função das variáveis foliares

Devido à dificuldade de obtenção dos dados de respiração na luz, foi proposto o desenvolvimento de um modelo que melhor estimasse essa variável. Dessa forma, regressões lineares e múltiplas foram ajustadas em função das variáveis  $R_{\text{escuro}}$ , MFE, teor de N e teor de P em base de massa. Na tabela 4 observa-se os resultados referentes aos ajustes, com os valores de significância da análise e o coeficiente de determinação ajustado para cada equação.

Tabela 4. Resultado da análise de regressão múltipla para estimativa de  $R_{\text{luz}}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em função das variáveis  $R_{\text{escuro}}$ , MFE, N e P, onde  $R_{\text{luz}} = a + bR_{\text{escuro}} + c\text{MFE} + dN_{\text{m}} + eP_{\text{m}}$ . (n = 77).

Combinação	Intercepto	$R_{\text{escuro}}$	MFE	N	P	$R^2$	Syx (%)	p - regressão
1	-0.1120*	0.9511*	-	-	-	0.93	5,28	2.2 e-16
2	-0.1577*	0.9216*	0.0029 <sup>ns</sup>	-	-	0.93	5,3	2.2 e-16
3	-0.1586*	0.9219*	0.0027 <sup>ns</sup>	0.0110 <sup>ns</sup>	-	0.93	5,6	2.2 e-17
4	-0.1597*	0.9175*	0.0027 <sup>ns</sup>	-0.0003 <sup>ns</sup>	0.0008 <sup>ns</sup>	0.93	5,9	2.2 e-18
5	-0.3017*	-	0.0287*	-	-	0.3	16	1.84e-07
6	-0.2985*	-	0.0293*	-0.0361 <sup>ns</sup>	-	0.29	17	1.33e-06
7	-0.3343*	-	0.0199*	-	0.0192*	0.36	16	3.33e-08
8	-0.3143*	-	0.0214*	-0.4379*	0.0307*	0.4	15	1.23e-08
9	0.1279 <sup>ns</sup>	-	-	0.3375*	-	0.04	20	4.76e-02
10	-0.0849 <sup>ns</sup>	-	-	-	0.0323*	0.26	17	1.30e-06

MFE ( $\text{g m}^{-2}$ ),  $P_{\text{m}}$  ( $\text{mg Kg}^{-1}$ ),  $N_{\text{m}}$  ( $\text{g Kg}^{-1}$ ) são as variáveis para a regressão, \* indica a significância da variável  $p < 0.001$  e <sup>ns</sup> indica a não significância.  $R^2$  é coeficiente ajustado de determinação e Syx (%) o erro padrão residual em porcentagem.

Observa-se que sozinha a variável  $R_{\text{escuro}}$  explicou 93% da variação de  $R_{\text{luz}}$ . A MFE explicou 30% da variação de  $R_{\text{luz}}$ . A adição da variável nitrogênio não resultou em grandes mudanças no coeficiente de determinação ( $R^2$ ) e embora o ajuste com o teor de fósforo tenha fornecido um  $R^2$  próximo ao do ajuste com a massa foliar, o intercepto da regressão foi não significativo. O melhor modelo ajustado foi o resultante da variável  $R_{\text{escuro}}$ , resultando numa explicação de 93% na variação da respiração na luz.

## 6 DISCUSSÃO

### 6.1 Variação sazonal da respiração

A média das taxas respiratórias analisadas durante os três períodos de medidas, sendo estes a transição Seca/chuvosa, estação Seca e transição estação Seca/chuvosa, não se diferiram significativamente (Tabela 2). Ainda que tenha havido mudanças intrínsecas nas diferentes espécies, já que estas taxas variam em função do ambiente, da espécie estudada (Atkin et al. 2015, O’Leary et al. 2017) e fenologia foliar. Na mesma área do presente estudo foi observado uma variação intra-anual da idade foliar, com predominância de folhas velhas e novas inserções na transição seco-chuvoso, período seco com folhas bem distribuídas nas diferentes idades e na transição seco-chuvoso predominância de folhas maduras (Ceron 2016). Embora tenha sido observado o aumento da temperatura e irradiância (Figura 6) no período “seco” (setembro), a ausência do efeito da sazonalidade nas variáveis respiratórias pode ser explicado devido à pluviosidade acima da média nos meses de estudo, indicando que as espécies não passaram por um período de limitação hídrica (Figura 5). A sazonalidade das variáveis ambientais também influencia os processos fisiológicos das árvores, principalmente no que diz respeito a fotossíntese (Wu et al. 2016, Albert et al. 2018).

Na Amazônia oriental, em situação de limitação da disponibilidade hídrica (projeto de exclusão da chuva – ESECAFLOR - Caxiuanã) foi observado que a respiração foliar no escuro apresentou aumento (Metcalf et al. 2010) os quais não interferiram nas taxas fotossintéticas. Esse aumento ocorreu especialmente em espécies vulneráveis a seca, as quais necessitaram maior energia para reparo e manutenção osmótica (Rowland et al. 2015b). Já na Amazônia central, em ano de El Niño (2015-2016) foi observado em indivíduos do dossel e sub-bosque que a respiração no escuro não variou ao longo do ano, tendo apenas uma leve decaída no período seco de 2015. Neste caso, devido ao controle estomático, as plantas conseguiram manter a hidratação foliar, não sendo necessária demanda extra de energia para manutenção dos processos metabólico (Santos et al. 2018). Já em ambientes temperados, o efeito da sazonalidade ambiental é claro, ocorrendo um aumento da respiração na época de expansão foliar (crescimento), devido ao aumento da temperatura média (Heskel et al. 2014, Araki et al. 2017, Heskel and Tang 2018).

As curvas de luz atingiram o ponto de compensação luminosa em níveis muito baixos, inferiores a  $5 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 10). Fato semelhante foi observado para espécies tropicais em uma floresta no norte da Austr\u00e1lia, as quais atingiram o ponto de compensa\u00e7\u00e3o

luminoso em valores menores que  $10 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , indicando que a inibi\u00e7\u00e3o da respira\u00e7\u00e3o ocorre em quantidades de luz muito baixas (Weerasinghe et al. 2014; Atkin et al. 2000). Baixos pontos de compensa\u00e7\u00e3o luminosa indicam que as esp\u00e9cies aproveitam ao m\u00e1ximo a luz dispon\u00edvel para produ\u00e7\u00e3o de fotoassimilados. Geralmente essa caracter\u00edstica \u00e9 associada a esp\u00e9cies de sub-bosque (Lambers et al. 2008). Neste estudo foram encontrados padr\u00f5es semelhantes, o que pode indicar que as \u00e1rvores da Amaz\u00f4nia Central s\u00e3o altamente eficientes no uso da luz, corroborando com a hip\u00f3tese de que folhas com maior efici\u00eancia no uso da luz podem aumentar em at\u00e9 27% a fotoss\u00edntese do ecossistema na floresta amaz\u00f4nica (Wu et al. 2016).

## **6.2 Exposi\u00e7\u00e3o da copa e sua influ\u00eancia nos processos fisiol\u00f3gicos da folha**

As vari\u00e1veis fisiol\u00f3gicas relacionadas a fotoss\u00edntese e respira\u00e7\u00e3o se diferem em fun\u00e7\u00e3o da exposi\u00e7\u00e3o da copa (Figura 12A, B, C e Figura 13A, B). A necessidade por luz varia de forma cont\u00ednua entre as esp\u00e9cies e influencia suas estrat\u00e9gias de vida, direcionando o investimento de seus recursos, seja para o crescimento ou sobreviv\u00eancia (Poorter and Bongers 2006). A respira\u00e7\u00e3o foliar \u00e9 afetada pela disponibilidade de luz (Meir et al. 2001, Kosugi et al. 2012, Asao et al. 2015, Araki et al. 2017), pois o microambiente ao longo do gradiente vertical da floresta \u00e9 diferente, principalmente no que diz respeito da temperatura (Marenco et al. 2014). Tal fato corrobora com estudos que avaliam o efeito da temperatura foliar nas vari\u00e1veis fisiol\u00f3gicas. Tribuzy (2005) observou altos valores de respira\u00e7\u00e3o,  $1,40 \pm 0,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , para esp\u00e9cies de dossel, cujas folhas s\u00e3o mais expostas a alta irradi\u00e2ncia. \u00c1rvores de dossel, que apresentam copa totalmente exposta apresentam maiores valores m\u00e9dios de respira\u00e7\u00e3o, massa foliar e teores de nitrog\u00eanio (Asao et al. 2015, Araki et al. 2017).

Estes resultados demonstram a import\u00e2ncia do gradiente vertical nas caracter\u00edsticas fisiol\u00f3gicas das folhas (Meir et al. 2001, Kosugi et al. 2012, Weerasinghe et al. 2014, Heskell and Tang 2018). Contudo, Tribuzy (2005) n\u00e3o encontrou diferen\u00e7as ao comparar a m\u00e9dia de respira\u00e7\u00e3o de folhas de sombra e de sol. Uma explica\u00e7\u00e3o para esse fato \u00e9 que o autor trabalhou com diferentes temperaturas e relatou que as esp\u00e9cies de sub-bosque responderam fortemente ao aumento da temperatura, j\u00e1 que a temperatura \u00f3tima para a respira\u00e7\u00e3o \u00e9 superior a temperatura \u00f3tima da fotoss\u00edntese (Marenco et al. 2014, Heskell 2018).

A rela\u00e7\u00e3o das maiores taxas de respira\u00e7\u00e3o com a disponibilidade de luz, pode estar relacionada a maior demanda por energia para poss\u00edveis reparos por foto danos (Weerasinghe et al. 2014). Em contrapartida os menores valores no dossel inferior, indicam que estas \u00e1rvores

não necessitam de muita energia. Tal fato garante um balanço positivo de carbono, característica típica de espécies de sub-bosque que investem em maior sobrevivência, esperando o momento ideal de recursos para investir no crescimento (Poorter and Bongers 2006, Lambers et al. 2008).

Além das variáveis fisiológicas, a supressão luminosa também foi influenciada pela exposição da copa (Figura 13 C), apresentando maiores valores no dossel inferior e menores no dossel superior. Contudo, os autores (Weerasinghe et al. 2014, Heskell and Tang 2018), ao avaliarem o efeito da posição das folhas na parte superior e inferior da mesma copa, não observaram diferenças significativas na supressão. Essa divergência entre os estudos pode ser explicada pelo uso de diferentes espécies em distintas posições de copa, uma vez que os autores acima citados, trabalharam com a variação intraespecífica dos indivíduos.

### **6.3 Supressão luminosa da respiração e seu impacto para o balanço de carbono**

A taxa de supressão luminosa da respiração e o grau de exposição da copa tiveram relações inversas. A supressão é maior nas espécies que ocupam os menores estratos no dossel e são menores nas espécies do estrato superior (Figura 13 C e Figura 18 B, D). A atividade respiratória ao longo do dia é regulada pela demanda de energia e carboidratos estruturais durante o processo de fotossíntese (Lambers et al. 2008). Dessa forma, as taxas de supressão são menores nas espécies que apresentam maior atividade metabólica. Maiores irradiâncias resultam em maior demanda por produtos respiratórios, como ATP, NADH e esqueletos de carbono, refletindo em maiores taxas de respiração na presença da luz (Weerasinghe et al. 2014). Para elucidar quais fatores influenciam a variação da inibição da respiração é necessário conhecer o efeito da temperatura e da irradiância na respiração da foliar (Atkin et al. 2000, Lambers et al. 2008, Way et al. 2015, 2018).

A taxa de inibição foliar pode variar em condições de limitação hídrica (Crous et al. 2012) e em função da idade dos solos, sendo maiores em solos antigos e deficientes em P (Atkin et al. 2013). Em florestas temperadas, a inibição da respiração possui variação sazonal (Heskell et al. 2014, Heskell and Tang 2018), pois apresentam estações definidas. O impacto da inibição da respiração das folhas pela luz depende das condições ambientais de temperatura, disponibilidade hídrica e nutrientes (Tcherkez et al. 2017a). Além disso, a supressão pode variar em função do método de estimativa da respiração diurna (Way et al. 2018, Keenan et al. 2019). Conhecer a supressão luminosa da respiração nos diferentes ecossistemas permite inferir sobre

a eficiência no uso do carbono (EUC). Contudo são necessários estudos específicos, uma vez que a supressão varia em cada tipo de ambiente (Atkin et al. 2013, Turnbull et al. 2017).

A respiração responde exponencialmente ao aumento da temperatura (Heskel 2018). Entretanto, as plantas podem se aclimatar a esse aumento. Em função da mudança do clima, estudos apontam que a aclimatação térmica da respiração a longo prazo pode aumentar em 30% as estimativas da respiração atuais (Huntingford et al. 2017) e conseqüentemente irão alterar as estimativas da PPL e quantidade de CO<sub>2</sub> absorvido pelas árvores (Slot et al. 2014). Além disso, no contexto de mudança do clima é previsto maior ocorrência de eventos extremos que ocasionarão um aumento na frequência de distúrbios naturais na floresta e conseqüentemente o favorecimento de indivíduos do sub-bosque, e aumento de suas taxas respiratórias, como evidenciado por este trabalho.

Considerando que 40% da floresta é composta por árvores de dossel (Araujo 2019) e estas apresentam maiores taxas de crescimento ( $1.96 \pm 0.20$  mm ano<sup>-1</sup>) quando comparado com as árvores de sub-bosque ( $0.70 \pm 0.21$  mm ano<sup>-1</sup>) (Figura 17C) o impacto na emissão de CO<sub>2</sub> é diferente em cada estrato da floresta. Os resultados deste trabalho evidenciam esse fato, já que a respiração foliar está correlacionada com o IMA (Figura 23A). A emissão de CO<sub>2</sub> respiratório é maior nas árvores de dossel pois suas taxas de respiração são em média 2x maiores que as do dossel inferior. Espécies no estrato inferior tem crescimento mais lento, e por isso investem mais em economia de carbono, já as de dossel, por ter mais luz e maiores temperaturas, respiram mais, emitindo maior quantidade de CO<sub>2</sub> atmosférico pela floresta.

Embora a floresta amazônica tenha grande importância para o ciclo global do carbono, a quantificação da supressão luminosa da respiração neste bioma ainda é limitada. A inibição da respiração foliar influencia fortemente as estimativas de respiração do ecossistema e quando não considerada nos modelos, ocasionam superestimativas e, conseqüentemente, subestimam a produtividade primária líquida (Kroner and Way 2016, Wehr et al. 2016, Keenan et al. 2019). Estudos que estimaram a respiração autotrófica do ecossistema na floresta amazônica (Chambers et al. 2004, Malhi et al. 2014), consideraram a inibição da respiração pela luz por meio de fatores de correção obtidos em estudos não realizados na Amazônia.

#### **6.4 Respostas da respiração em função dos traços foliares**

A  $R_{luz}$  tem forte relação com  $R_d$  (Figura 18 A e C) e média correlação com a massa foliar (Figura 19A e C), o que indica que quanto maior a respiração, maior a massa. As árvores do dossel superior apresentam maiores médias de massa (Figura 14A), o que pode estar associado

às estratégias da planta no uso da luz. Os indivíduos do dossel superior investem em menor área e maior massa para proteger-se dos danos por excesso de irradiância, enquanto os do dossel inferior (Figura 14B) investem em maior área para interceptação de luz (Poorter and Bongers 2006, Lambers et al. 2008).

A respiração na luz apresenta correlação com os teores de nitrogênio, fósforo e magnésio (Figura 20A, B e F). Cada nutriente possui funções específicas. O magnésio está presente na composição da molécula da clorofila e, especificamente, nas rotas respiratórias participa das atividades metabólicas da mitocôndria, na forma de Mg-ATP, sendo o substrato para diversas enzimas (Tcherkez and Ghashghaie 2017). Os substratos respiratórios participam das vias de assimilação de nitrogênio e o fósforo está presente na molécula do ATP, principal substrato respiratório (Tcherkez et al. 2017a). Além disso, a média do teor de Ca foram superiores nas árvores do dossel superior (Figura 15 E), fato que pode estar relacionado a idade foliar, pois folhas mais velhas apresentam maiores concentrações (Han et al. 2008) e também a maior MFE desses indivíduos .

Os teores de nitrogênio e fósforo demonstram ser importantes para modelar a respiração no escuro em termos de área e massa devido a energia respiratória que é necessária para o *turnover* protéico das folhas (Rowland et al. 2017). Embora o teor de N tenha importância para as respostas da respiração em diferentes temperaturas (Crous et al. 2017b), neste estudo, foram encontradas relações fracas (Figura 20A). Meir et al. (2001) observaram resultado semelhante ao compararem a floresta Amazônica com uma floresta na África, cujas relações com N foram fracas no Brasil. Com relação ao teor de P (Figura 21 B), sabe-se que os solos amazônicos são limitados por esse nutriente (Quesada et al. 2010). Contudo, este nutriente, ligado à respiração por meio de múltiplos processos, é essencial para a formação de proteínas, ácidos nucleicos, triose fosfato e fosforilação do ADP. Podendo restringir a glicólise e a cadeia de transporte de elétrons (Atkin et al. 2015, Rowland et al. 2017, Tcherkez and Ghashghaie 2017).

As relações de  $R_{\text{escuro}}$  e teores de N e P são maiores em áreas com solos com menor teor de P. Isso pode ser explicado pelo alto custo respiratório para o investimento em nutrientes foliares. A fotossíntese saturada é menos sensível que a respiração às baixas concentrações de P no solo (Crous et al. 2017b, Rowland et al. 2017). Contudo, Meir et al. (2001), observaram que em sítios com menores teores de fósforo, as taxas respiratórias eram menores. As relações das principais características da folha (N, P e MFE ou AFE) com a respiração mostram uma variação biogeográfica significativa (Atkin et al. 2015, Crous et al. 2017b, Rowland et al. 2017). Estes resultados são de relevância para a modelagem do ciclo do carbono nas florestas tropicais,

pois sustentam as hipóteses de que as limitações de nutrientes afetam as taxas fotossintéticas e respiratórias (Lambers et al. 2008) em diferentes escalas.

Os carboidratos não estruturais fornecem os esqueletos de carbono para vias de biossíntese, crescimento, defesa e produção de energia (Chapin et al. 1990, Heldt, 2005, Dickman et al. 2019). Neste último caso, suprem as demandas respiratórias. A relação entre teor de açúcares e respiração, encontrada nesse estudo (Figura 16A e C) demonstra maior demanda respiratória da folha e menor teor de açúcares armazenados. É importante destacar que para os teores de amido, esta relação não foi evidente (Figura 16B), o que pode ser explicado devido ao amido ser um carboidrato de reserva e não de consumo rápido como os açúcares (Dickman et al. 2019). Dessa forma, a variação da exposição da copa e as demandas respiratórias não influenciaram o teor de amido.

Folhas mais expostas ao sol apresentam maiores teores de açúcares solúveis quando comparados com folhas de sombra (Weerasinghe et al. 2014) corroborando com a hipótese relatada por diversos autores (Urban 2004, Domec and Pruyn 2008, De Schepper et al. 2010, Asao and Ryan 2015), de que maiores taxas respiratórias se correlacionam positivamente com a concentração de carboidratos solúveis. Os resultados encontrados neste estudo indicam um leve sinal de que essa relação é inversa (Figura 21A e C). Asao e Ryan (2015), relatam que alterações nos teores de carboidratos não são capazes de mudar as respostas da fotossíntese e respiração. Entretanto, Collalti et al. (2019) afirmam que a variação da respiração é dependente da demanda por substratos, demonstrando que as taxas respiratórias variam em função da necessidade da planta, seja essa para produção de fotoassimilados ou investimento em sua biomassa.

## **6.5 Estabelecendo um proxy para $R_{\text{luz}}$**

A respiração na luz é uma variável difícil de ser obtida, pois é sensível e interage com a fotossíntese. Existem incertezas quanto a sua correta estimativa, sendo apresentados vários métodos com vantagens e desvantagens (Tcherkez et al. 2017a). Na Amazônia Central, observou-se significativas relações de  $R_{\text{luz}}$  com a  $R_{\text{escuro}}$ , MFE e o teor de P. Crous et al. (2012) ao estudar as relações da respiração na luz no gênero *Eucalyptus* na Austrália, observou que somente  $R_d$  explicou 80% da variação de seus dados e o teor de nitrogênio embora com  $R^2$  de 15% representa uma boa variável preditiva.

Meir et al. (2001) ao compararem o comportamento da respiração foliar noturna na floresta do Jaru em Rondônia e em uma floresta do Camarões, observaram que no Brasil, a área



foliar específica explicou 20% da variação de  $R_d$  e em Camarões, 70%. No Brasil, as melhores variáveis preditoras foram MFE e teor de P. Embora alguns estudos relatem uma forte relação das taxas respiratórias com o teor de nitrogênio, deve-se levar em consideração as características do sítio de estudo, como por exemplo a fertilidade dos solos (Crous et al. 2017b, Rowland et al. 2017).

Quanto as respostas da respiração, observa-se que há uma variação biogeográfica, o que indica que a fertilidade do solo tem forte influência nessas respostas, sendo inversamente proporcional a disponibilidade de P no solo (Atkin et al. 2015, Crous et al. 2017b, Rowland et al. 2017). Pensando em um modelo para estimativa de uma determinada variável, um aspecto a ser considerado é a facilidade de obtenção das variáveis preditoras. Neste estudo somente a variável  $R_{escuro}$  explicou 93% da variação de  $R_{luz}$ . Ademais o uso de outras variáveis de obtenção complexa, promovem pouco acréscimo na explicação da respiração (

Tabela 4). Dessa forma, recomenda-se o uso da variável  $R_{escuro}$  para estimativa de  $R_{luz}$ .

## 7 CONCLUSÃO

A supressão luminosa da respiração foliar, varia em função do grau de exposição da copa. Além disso, os resultados indicam uma supressão média de 40% da respiração na luz. Essa, quando não considerada nos modelos ocasionam uma subestimativa da produtividade líquida. Ademais o conhecimento sobre o impacto da exposição da copa na supressão da respiração permitirá o refinamento da parametrização dos modelos de predição climática, Já que as árvores do dossel apresentam menor supressão e conseqüentemente apresentam maior troca de  $CO_2$  com a atmosfera do que os estratos inferiores. Em condições de abertura de clareiras, tanto pela exploração florestal quanto pelos distúrbios naturais que devem se intensificar devido a mudança do clima, algumas espécies poderão ser beneficiadas, recebendo mais luz e conseqüentemente investindo mais energia para a alocação de carbono em sua biomassa.

## 8 REFERÊNCIAS

- Albert, L.P.; Wu, J.; Prohaska, N.; de Camargo, P.B.; Huxman, T.E.; Tribuzy, E.S.; et al. 2018. Age-dependent leaf physiology and consequences for crown-scale carbon uptake during the dry season in an Amazon evergreen forest. *New Phytologist* 219: 870–884.
- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; De Moraes Gonçalves, J.L.; Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.
- Aragão, L.E.O.C.; Poulter, B.; Barlow, J.B.; Anderson, L.O.; Malhi, Y.; Saatchi, S.; et al. 2014. Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. *Biological Reviews* 89: 913–931.
- Araki, M.G.; Gyokusen, K.; Kajimoto, T. 2017. Vertical and seasonal variations in temperature responses of leaf respiration in a *Chamaecyparis obtusa* canopy. *Tree Physiology* 37: 1269–1284.
- Araujo, R.F. 2019. *Estrutura do dossel, dinâmica florestal e fenologia foliar com uso de Aeronave Remotamente Pilotada na Amazônia Central*. 81p.
- Asao, S.; Ryan, M.G. 2015. Carbohydrate regulation of photosynthesis and respiration from branch girdling in four species of wet tropical rain forest trees. *Tree Physiology* 35: 608–620.
- Asao, S.; Bedoya-Arrieta, R.; Ryan, M.G. 2015. Variation in foliar respiration and wood CO<sub>2</sub> efflux rates among species and canopy layers in a wet tropical forest. *Tree Physiology* 35: 148–159.
- Atkin, O.K.; Holly, C.; Ball, M.C. 2000. Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: The importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. *Plant, Cell and Environment* 23: 15–26.
- Atkin, O.K.; Turnbull, M.H.; Zaragoza-Castells, J.; Fyllas, N.M.; Lloyd, J.; Meir, P.; et al. 2013. Light inhibition of leaf respiration as soil fertility declines along a post-glacial chronosequence in New Zealand: An analysis using the Kok method. *Plant and Soil* 367: 163–182.
- Atkin, O.K.; Bloomfield, K.J.; Reich, P.B.; Tjoelker, M.G.; Asner, G.P.; Bonal, D.; et al. 2015. Global variability in leaf respiration among plant functional types in relation to climate and leaf traits. *New Phytologist* 206: 614–636.
- Brienen, R.J.W.; Phillips, O.L.; Feldpausch, T.R.; Gloor, E.; Baker, T.R.; Lloyd, J.; et al. 2015.

- Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* 519: 344–348.
- Buckley, T.N.; Vice, H.; Adams, M.A. 2017. The Kok effect in *Vicia faba* cannot be explained solely by changes in chloroplastic CO<sub>2</sub> concentration. *New Phytologist* 216: 1064–1071.
- Cardoso, D.; Särkinen, T.; Alexander, S.; Amorim, A.M.; Bittrich, V.; Celis, M.; et al. 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114: 10695–10700.
- CARNEIRO, V.M.C. 2004. COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ANÁLISE ESTRUTURAL DA FLORESTA PRIMÁRIA DE TERRA FIRME NA BACIA DO RIO CUIEIRAS, MANAUS-AM. *Dissertação de Mestrado*: 77.
- Cavaleri, M.A.; Coble, A.P.; Ryan, M.G.; Bauerle, W.L.; Loescher, H.W.; Oberbauer, S.F. 2017. Tropical rainforest carbon sink declines during El Niño as a result of reduced photosynthesis and increased respiration rates. *The New phytologist* 216: 136–149.
- Ceron, J.V.B. 2016. *Variação intra-anual da dinâmica etária foliar e características ecofisiológicas de árvores de dossel na Amazônia Central*. 65p.
- Chambers, J.Q.; Tribuzy, E.S.; Toledo, L.C.; Crispim, B.F.; Higuchi, N.; Dos Santos, J.; et al. 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: Partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications* 14: 72–88.
- Chapin, F. S. III, Schulze, E. D., & Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 423–447.
- Chen, W.Y.; Suzuki, T.; Lackner, M. 2016. *Handbook of climate change mitigation and adaptation, second edition*. Vol. 1–4.1–3331p.
- Choat, B.; Jansen, S.; Brodribb, T.J.; Cochard, H.; Delzon, S.; Bhaskar, R.; et al. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752–755.
- Collalti, A.; Tjoelker, M.G.; Hoch, G.; Mäkelä, A.; Guidolotti, G.; Heskell, M.; et al. 2019. Plant respiration: Controlled by photosynthesis or biomass? *Global Change Biology* 23.
- Crous, K.Y. 2019. Plant responses to climate warming: physiological adjustments and implications for plant functioning in a future, warmer world. *American Journal of Botany* 106: 1049–1051.
- Crous, K.Y.; Wallin, G.; Atkin, O.K.; Uddling, J.; Ekenstam, A.A. 2017a. Acclimation of light and dark respiration to experimental and seasonal warming are mediated by changes in leaf nitrogen in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology* 37: 1069–1083.
- Crous, K.Y.; Zaragoza-Castells, J.; Ellsworth, D.S.; Duursma, R.A.; Löw, M.; Tissue, D.T.; et

- al. 2012. Light inhibition of leaf respiration in field-grown *Eucalyptus saligna* in whole-tree chambers under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and summer drought. *Plant, Cell and Environment* 35: 966–981.
- Crous, K.Y.; O’Sullivan, O.S.; Zaragoza-Castells, J.; Bloomfield, K.J.; Negrini, A.C.A.; Meir, P.; et al. 2017b. Nitrogen and phosphorus availabilities interact to modulate leaf trait scaling relationships across six plant functional types in a controlled-environment study. *New Phytologist* 215: 992–1008.
- De Schepper V, Steppe K, Van Labeke M-C, Lemeur R (2010) Detailed analysis of double girdling effects on stem diameter variations and sap flow in young oak trees. *Experimental Botany* 68:149–156.
- Dickman, L.T.; McDowell, N.G.; Grossiord, C.; Collins, A.D.; Wolfe, B.T.; Detto, M.; et al. 2019. Homeostatic maintenance of nonstructural carbohydrates during the 2015–2016 El Niño drought across a tropical forest precipitation gradient. *Plant Cell and Environment* 42: 1705–1714.
- Domec JC, Pruyn ML (2008) Bole girdling affects metabolic properties and root, trunk and branch hydraulics of young ponderosa pine trees. *Tree Physiology* 28:1493–1504
- Dusenge, M.E.; Duarte, A.G.; Way, D.A. 2018. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO<sub>2</sub> and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist* 2017.
- Esquivel-Muelbert, A.; Baker, T.R.; Dexter, K.G.; Lewis, S.L.; Brienen, R.J.W.; Feldpausch, T.R.; et al. 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biology* 25: 39–56.
- Ferraz, J.; Ohta, Salles, P.C. 1998. Distribuição dos solos ao longo de dois transectos em floresta primária ao norte de INPA, Manaus, AM. In: Higuchi, N., Campos, M.A.A., Sampaio, P.T.B., dos Santos, J. (Eds), Pesquisas Florestais para conservação da floresta e reabilitação de áreas degradadas da Amazônia, p. 111-143.
- Giardina, F.; Konings, A.G.; Kennedy, D.; Alemohammad, S.H.; Oliveira, R.S.; Uriarte, M.; et al. 2018. Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. *Nature Geoscience* 11: 405–409.
- Gifford, R.M. 2003. Plant respiration in productivity models: Conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. *Functional Plant Biology* 30: 171–186.

- Gong, X.Y.; Tcherkez, G.; Wenig, J.; Schäufele, R.; Schnyder, H. 2018. Determination of leaf respiration in the light: comparison between an isotopic disequilibrium method and the Laisk method. *New Phytologist* 218: 1371–1382.
- Griffin, K.L.; Heskell, M. 2013. Breaking the cycle: How light, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> affect plant respiration. *Plant, Cell and Environment* 36: 498–500.
- Han, Q.; Kawasaki, T.; Nakano, T.; Chiba, Y. 2008. Leaf-age effects on seasonal variability in photosynthetic parameters and its relationships with leaf mass per area and leaf nitrogen concentration within a *Pinus densiflora* crown. *Tree Physiology* 28: 551–558.
- Heldt (2005) Plant biochemistry. Third Edition. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088391-2.X5000-7>.
- Heskell, M.A. 2018. Small flux, global impact: Integrating the nuances of leaf mitochondrial respiration in estimates of ecosystem carbon exchange. *American Journal of Botany* 105: 815–818.
- Heskell, M.A.; Tang, J. 2018. Environmental controls on light inhibition of respiration and leaf and canopy daytime carbon exchange in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology* 38: 1886–1902.
- Heskell, M.A.; Atkin, O.K.; Turnbull, M.H.; Griffin, K.L. 2013. Bringing the Kok effect to light: A review on the integration of daytime respiration and net ecosystem exchange. *Ecosphere* 4.
- Heskell, M.A.; Bitterman, D.; Atkin, O.K.; Turnbull, M.H.; Griffin, K.L. 2014. Seasonality of foliar respiration in two dominant plant species from the Arctic tundra: Response to long-term warming and short-term temperature variability. *Functional Plant Biology* 41: 287–300.
- Heskell, M.A.; O’Sullivan, O.S.; Reich, P.B.; Tjoelker, M.G.; Weerasinghe, L.K.; Penillard, A.; et al. 2016. Convergence in the temperature response of leaf respiration across biomes and plant functional types. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 3832–3837.
- 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: 427–434.
- Huntingford, C.; Zelazowski, P.; Galbraith, D.; Mercado, L.M.; Sitch, S.; Fisher, R.; et al. 2013. Simulated resilience of tropical rainforests to CO<sub>2</sub>-induced climate change. *Nature Geoscience* 6: 268–273.
- Huntingford, C.; Atkin, O.K.; Martinez-De La Torre, A.; Mercado, L.M.; Heskell, M.A.;

- Harper, A.B.; et al. 2017. Implications of improved representations of plant respiration in a changing climate. *Nature Communications* 8.
- IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Keenan, T.F.; Migliavacca, M.; Papale, D.; Baldocchi, D.; Reichstein, M.; Torn, M.; et al. 2019. Widespread inhibition of daytime ecosystem respiration. *Nature Ecology and Evolution* 3: 407–415.
- Kok B (1948) A critical consideration of the quantum yield of Chlorella photosynthesis. *Enzymologia* 13, 1–56.
- Kosugi, Y.; Takanashi, S.; Yokoyama, N.; Philip, E.; Kamakura, M. 2012. Vertical variation in leaf gas exchange parameters for a Southeast Asian tropical rainforest in Peninsular Malaysia. *Journal of Plant Research* 125: 735–748.
- Kroner, Y.; Way, D.A. 2016. Carbon fluxes acclimate more strongly to elevated growth temperatures than to elevated CO<sub>2</sub> concentrations in a northern conifer. *Global change biology* 22: 2913–2928.
- Kunert, N.; Aparecido, L.M.T.; Wolff, S.; Higuchi, N.; Santos, J. dos; Araujo, A.C. de; 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.
- Laisk A. 1977. Kinetics of photosynthesis and photorespiration in C<sub>3</sub> plants. Moscow, Russia: Nauka.
- Lambers, H.; Chapin, S.; Pons, T. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Vol. 53.1689–1699p.
- Lloyd, J.; Farquhar, G.D. 2008. Effects of rising temperatures and [CO<sub>2</sub>] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 1811–1817.
- MacDicken, K.; Jonsson, O.; Piña, L.; Maulo, S.; Contessa, V.; Adikari, Y.; et al. 2016. *Global Forest Resources Assessment 2015: How Are the World's Forests Changing?* 244p.
- Malhi, Y. 2012. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 100: 65–75.
- Malhi, Y.; Farfán Amézquita, F.; Doughty, C.E.; Silva-Espejo, J.E.; Girardin, C.A.J.; Metcalfe, D.B.; et al. 2014. The productivity, metabolism and carbon cycle of two lowland tropical

- forest plots in south-western Amazonia, Peru. *Plant Ecology and Diversity* 7: 85–105.
- Marengo, R.A.; Antezana-vera, S.A.; Romenya, P.; Angelo, M.; Camargo, B.; Oliveira, M.F. De; et al. 2014. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia : fotossíntese , respiração e relações hídricas. *Acta Amazônica*: 786–789.
- Mastrandrea, M.D., C.B. Field, T.F. Stocker, O. Edenhofer, K.L. Ebi, D.J. Frame, H. Held, E. Kriegler, K.J. Mach, P.R. Matschoss, G.-K. Plattner, G.W. Yohe, and F.W. Zwiers, 2010: Guidance Note for Lead Authors of the IPCC Fifth Assessment Report on Consistent Treatment of Uncertainties. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Available at <<http://www.ipcc.ch>>.
- McDowell, N.; Pockman, W.T.; Allen, C.D.; Breshears, D.D.; Cobb, N.; Kolb, T.; et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? 178.
- Meir, P.; Grace, J.; Miranda, A.C. 2001. Leaf respiration in two tropical rainforests: Constraints on physiology by phosphorus, nitrogen and temperature. *Functional Ecology* 15: 378–387.
- Metcalfe, D.B.; Meir, P.; Aragão, L.E.O.C.; Lobo-do-Vale, R.; Galbraith, D.; Fisher, R.A.; et al. 2010. Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. *New Phytologist* 187: 608–621.
- Noguchi, K.; Yoshida, K. 2008. Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves. *Mitochondrion* 8: 87–99.
- O’Leary, B.M.; Plaxton, W.C. 2016. Plant Respiration. *ELS*: 1–11.
- O’Leary, B.M.; Lee, C.P.; Atkin, O.K.; Cheng, R.; Brown, T.B.; Millar, A.H. 2017. Variation in leaf respiration rates at night correlates with carbohydrate and amino acid supply. *Plant Physiology* 174: 2261–2273.
- Ourique, L.K. De; Silva, R.O.; Souza, C.A.S.D.S.; Noguchi, H.; Santos, J. Dos; Higuichi, N. 2016. S c i e n t i a F o r e s t a l i s Relação da produção de serapilheira com incremento em diâmetro de uma floresta madura na Amazônia Central Relationship of litter fall with diameter increment in an old growth forest in central Amazon region Resumo. *Scientia florestalis*: 875–886.
- Pan, Y.; Birdsey, R.A.; Fang, J.; Houghton, R.; Kauppi, P.E.; Kurz, W.A.; et al. 2011. A large and persistent carbon sink in the world’s forests. *Science* 333: 988–993.
- Pardos, J.A. 2005. Ecophysiology, a meeting point between function and management of forest ecosystems. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 14: 277.

- Poorter, L.; Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733–1743.
- Quesada, C.A.; Lloyd, J.; Schwarz, M.; Patiño, S.; Baker, T.R.; Czimczik, C.; et al. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7: 1515–1541.
- Rowland, L.; Da Costa, A.C.L.; Galbraith, D.R.; Oliveira, R.S.; Binks, O.J.; Oliveira, A.A.R.; et al. 2015a. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* 528: 119–122.
- Rowland, L.; Lobo-do-Vale, R.L.; Christoffersen, B.O.; Melém, E.A.; Kruijt, B.; Vasconcelos, S.S.; et al. 2015b. After more than a decade of soil moisture deficit, tropical rainforest trees maintain photosynthetic capacity, despite increased leaf respiration. *Global Change Biology* 21: 4662–4672.
- Rowland, L.; Zaragoza-Castells, J.; Bloomfield, K.J.; Turnbull, M.H.; Bonal, D.; Burban, B.; et al. 2017. Scaling leaf respiration with nitrogen and phosphorus in tropical forests across two continents. *New Phytologist* 214: 1064–1077.
- Santos, V.A.H.F. dos; Ferreira, M.J.; Rodrigues, J.V.F.C.; Garcia, M.N.; Ceron, J.V.B.; Nelson, B.W.; et al. 2018. Causes of reduced leaf-level photosynthesis during strong El Niño drought in a Central Amazon forest. *Global Change Biology* 24: 4266–4279.
- Silva, F. C. 2009. Handbook for chemical analysis in soil, plant and fertilizers. 2nd ed. EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária), Brasília.
- Silva, F. de F.; Perrin, R.K.; Fulginiti, L.E. 2019. The opportunity cost of preserving the Brazilian Amazon forest. *Agricultural Economics (United Kingdom)* 50: 219–227.
- Silva, R.P. 2007. *Alometria, estoque e dinâmica da biomassa em florestas primárias e secundárias na região de Manaus (AM)*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 135 pp.
- Silva, R.P. da; Nakamura, S.; Azevedo, C.P. de; Chambers, J.Q.; Rocha, R. de M.; Pinto, A.C.M.; et al. 2003. Uso de banda dendrométrica na definição de padrões de crescimento individual em diâmetro de árvores da bacia do rio Cuieiras. *Acta Amazonica* 33: 67–84.
- Slot, M.; Kitajima, K. 2015. General patterns of acclimation of leaf respiration to elevated temperatures across biomes and plant types. *Oecologia* 177: 885–900.
- 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.
- Slot, M.; Rey-Sánchez, C.; Gerber, S.; Lichstein, J.W.; Winter, K.; Kitajima, K. 2014. Thermal acclimation of leaf respiration of tropical trees and lianas: Response to experimental canopy warming, and consequences for tropical forest carbon balance. *Global Change Biology* 20: 2915–2926.
- Souza, C.A.S. 2016. TURNOVER E BIOMASSA DE RAÍZES FINAS E SUAS RELAÇÕES COM O PADRÃO DE CRESCIMENTO EM DIÂMETRO DE ÁRVORES EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL. *Tese de doutorado*, 156pp.
- Synnott, T.J. (1979) A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests. Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford.
- Tcherkez, G.; Ghashghaie, J. 2017. *Plant Respiration : Metabolic Fluxes and Carbon Balance*. 302p.
- Tcherkez, G.; Boex-Fontvieille, E.; Mahé, A.; Hodges, M. 2012. Respiratory carbon fluxes in leaves. *Current Opinion in Plant Biology* 15: 308–314.
- Tcherkez, G.; Gauthier, P.; Buckley, T.N.; Busch, F.A.; Barbour, M.M.; Bruhn, D.; et al. 2017a. Leaf day respiration: low CO<sub>2</sub> flux but high significance for metabolism and carbon balance. *New Phytologist* 216: 986–1001.
- Tcherkez, G.; Gauthier, P.; Buckley, T.N.; Busch, F.A.; Barbour, M.M.; Bruhn, D.; et al. 2017b. Tracking the origins of the Kok effect, 70 years after its discovery. *New Phytologist* 214: 506–510.
- Teixeira, L. M.; Chambers, J. Q.; Silva, A. R.; Lima, A. J. N.; Carneiro, V. M. C.; Santos, J. Higuchi, N. 2007. Projeção da dinâmica da floresta natural de Terra firme, região de Manaus-AM, com o uso da cadeia de transição probabilística de Markov. *Acta Amazonica*, 37 (3): 377-384.
- Ter Steege, H.; Pitman, N.C.A.; Sabatier, D.; Baraloto, C.; Salomão, R.P.; Guevara, J.E.; et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342.
- Thomson, E.R.; Malhi, Y.; Bartholomeus, H.; Oliveras, I.; Gvozdevaite, A.; Peprah, T.; et al. 2018. Mapping the leaf economic spectrum across West African tropical forests using UAV-Acquired hyperspectral imagery. *Remote Sensing* 10.
- Tribuzy, E.S. 2005. Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO<sub>2</sub> na Amazônia Central. *Tese de doutorado*: 102pp.

- Turnbull, M.H.; Ogaya, R.; Barbeta, A.; Peñuelas, J.; Zaragoza-Castells, J.; Atkin, O.K.; et al. 2017. Light inhibition of foliar respiration in response to soil water availability and seasonal changes in temperature in Mediterranean holm oak (*Quercus ilex*) forest. *Functional Plant Biology* 44: 1178–1193.
- Urban L (2004) Effect of fruit load and girdling on leaf photosynthesis in *Mangifera indica* L. *J Exp Bot* 55:2075–2085.
- Violle, C.; Navas, M.-L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; et al. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Way, D.A.; Holly, C.; Bruhn, D.; Ball, M.C.; Atkin, O.K. 2015. Diurnal and seasonal variation in light and dark respiration in field-grown *Eucalyptus pauciflora*. *Tree Physiology* 35: 840–849.
- Way, D.A.; Aspinwall, M.J.; Drake, J.E.; Crous, K.Y.; Company, C.E.; Ghannoum, O.; et al. 2018. Responses of respiration in the light to warming in field-grown trees: a comparison of the thermal sensitivity of the Kok and Laisk methods. *New Phytologist* 222: 132–143.
- Weerasinghe, L.K.; Creek, D.; Crous, K.Y.; Xiang, S.; Liddell, M.J.; Turnbull, M.H.; et al. 2014. Canopy position affects the relationships between leaf respiration and associated traits in a tropical rainforest in Far North Queensland. *Tree Physiology* 34: 564–584.
- Wehr, R.; Munger, J.W.; McManus, J.B.; Nelson, D.D.; Zahniser, M.S.; Davidson, E.A.; et al. 2016. Seasonality of temperate forest photosynthesis and daytime respiration. *Nature* 534: 680–683.
- Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- Wu, J.; Albert, L.P.; Lopes, A.P.; Restrepo-Coupe, N.; Hayek, M.; Wiedemann, K.T.; et al. 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science* 351: 972–976.
- Zhang, Y.; Yu, G.; Yang, J.; Wimberly, M.C.; Zhang, X.; Tao, J.; et al. 2014. Climate-driven global changes in carbon use efficiency. *Global Ecology and Biogeography* 23: 144–155.

## ANEXO 1

### 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)

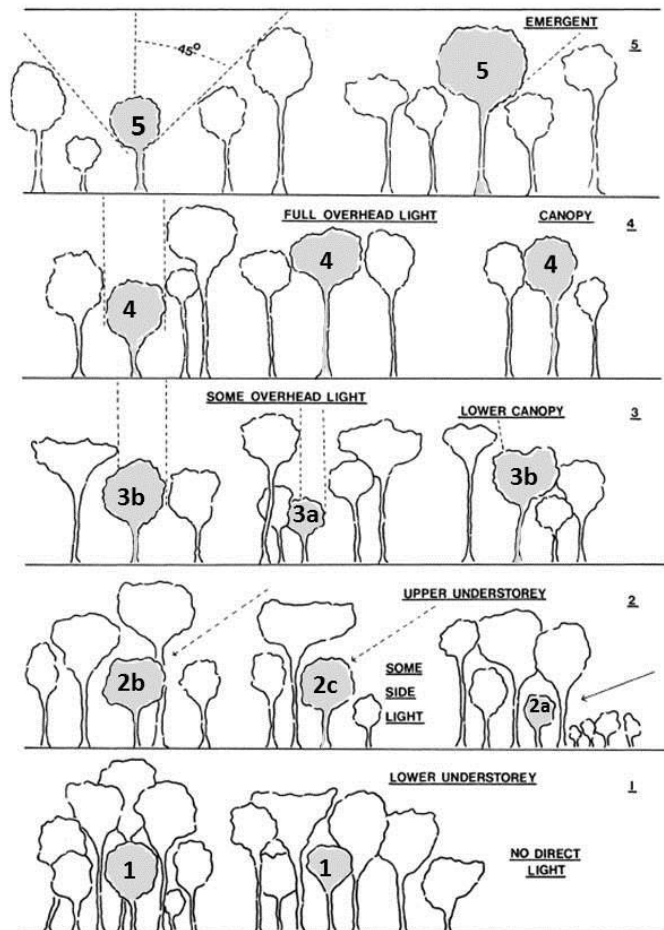


Figure 1. Crown Position Scores  
(Reproduced from Silvicultural Research Plan, 1959-63, Forest Dept., Uganda.)

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.

## APÊNDICE 1

### Matriz de correlação das variáveis estudadas

Valores de correlação com significância de 5% (números sem o X).

