



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS - FCA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
FLORESTAIS E AMBIENTAIS – PPGCIFA

DINÂMICA TEMPORAL DA VELOCIDADE DO FLUXO DE SEIVA DE INDIVÍDUOS
ARBÓREOS EM RESPOSTA A FATORES AMBIENTAIS E MORFOANATÔMICOS
NA AMAZÔNIA CENTRAL

José Carlos Rodrigues Soares

MANAUS
Junho, 2020



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS - FCA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
FLORESTAIS E AMBIENTAIS – PPGCIFA

DINÂMICA TEMPORAL DA VELOCIDADE DO FLUXO DE SEIVA DE INDIVÍDUOS
ARBÓREOS EM RESPOSTA A FATORES AMBIENTAIS E MORFOANATÔMICOS
NA AMAZÔNIA CENTRAL

José Carlos Rodrigues Soares

Orientador: Dr. João Victor F. C. Rodrigues

Coorientador: Dr. Marciel José Ferreira

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ciências Florestais e Ambientais
(PPG-CIFA) da Universidade
Federal do Amazonas como parte
das exigências para obtenção do
título de Mestre em Ciências
Florestais e Ambientais.

MANAUS

Junho, 2020

RELAÇÃO DA BANCA EXAMINADORA



Poder Executivo
Ministério da Educação
Universidade Federal do Amazonas
Faculdade de Ciências Agrárias
Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Ciências Florestais e Ambientais - PPGCIFA



Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado do(a) “**JOSE CARLOS RODRIGUES SOARES**”, aluno(a) do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais – PPGCIFA, Faculdade de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Amazonas, dia 10 de junho de 2020.

Aos décimo dias do mês de junho de 2020, às 09:00 horas, por meio de Transmissão por Vídeo Conferência, realizou-se a Defesa de Mestrado, intitulada “**DINÂMICA TEMPORAL DA VELOCIDADE DO FLUXO DE SEIVA DE INDIVÍDUOS ARBÓREOS EM RESPOSTA A FATORES AMBIENTAIS E MORFOANATÔMICOS NA AMAZÔNIA CENTRAL**”, do(a) discente **JOSE CARLOS RODRIGUES SOARES**, como parte dos requisitos para a obtenção do título de **MESTRE “Magister Scientia” EM CIÊNCIAS FLORESTAIS E AMBIENTAIS**, área de concentração em **CIÊNCIAS FLORESTAIS E AMBIENTAIS (CIFA)**. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Doutor (a) João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues (UFAM), Doutor (a) Robinson Negron-Juarez (Lawrence Berkeley National Laboratory), Doutor(a) Bruno Oliva Gimenez (Smithsonian Tropical Research Institute). Após o fim da apresentação e da arguição pelos membros da Banca Examinadora, esta se reuniu e decidiu pela:

(X) **APROVAÇÃO**, devendo o(a) discente entregar a versão final no prazo de 30 dias sob pena de desligamento, conforme § 2º, § 3º e *caput*, Art.13, Res. n° 033/2014.

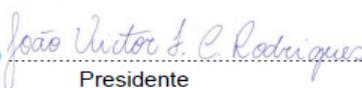
() **SUSPENSÃO DA SESSÃO**, devendo o(a) discente satisfazer, no prazo máximo de 60 dias, às exigências listadas na Folha de Modificação anexa ao Parecer, conforme §1º, art.13, Res. 033/ 2014.

() **NÃO APROVAÇÃO**, *caput* do art.13, Res. 033/2014.

A sessão foi encerrada e eu, Gillieny de Souza Rodrigues, Secretária do PPGCIFA, lavrei esta Ata que depois de lida e aprovada será assinada pelos membros da Banca Examinadora e pelo discente.

Manaus (AM), 10 de junho de 2020.

Banca Examinadora:

Doutor(a) 
Presidente
UFAM


Doutor(a) Robinson Negron-Juarez
Membro Titular
Lawrence Berkeley National Laboratory


Doutor(a) Bruno Oliva Gimenez
Membro Titular
Smithsonian Tropical Research Institute



Poder Executivo
Ministério da Educação
Universidade Federal do Amazonas
Faculdade de Ciências Agrárias
**Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Ciências Flo-
restais e Ambientais - PPGCIFA**



Ciência do Discente:

João Carlos P. Soares

Assinatura

FICHA CATALOGRÁFICA

S676d Soares, José Carlos Rodrigues
Dinâmica temporal da velocidade do fluxo de seiva de indivíduos arbóreos em resposta a fatores ambientais e morfoanatômicos na Amazônia Central / José Carlos Rodrigues Soares . 2020
55 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues
Coorientador: Marciel José Ferreira
Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais e Ambientais) -
Universidade Federal do Amazonas.

1. Ecohidrologia. 2. Floresta amazônica. 3. Relações hídricas. 4. Características funcionais. 5. Sazonalidade. I. Rodrigues, João Victor Figueiredo Cardoso. II. Universidade Federal do Amazonas
III. Título

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Amazonas (UFAM) e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais (PPG-CIFA) pela oportunidade de realização do mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado.

À minha família, em especial aos meus pais (Maria e Flávio) e aos meus irmãos (Sandra, Maria, Sulamita, Santa e José) pelo amor, compreensão, apoio e incentivo.

Aos meus orientadores, Dr. João Victor F.C. Rodrigues e Dr. Marciel José Ferreira, por todo conhecimento compartilhado, tempo dedicado em prol à construção desta pesquisa.

Aos projetos GOAMAZON “Understanding the Response of Photosynthetic Metabolism in Tropical Forests to Seasonal Climate Variations”- Edital N°013/2013 e “Atributos funcionais para utilização da água de florestas de areia branca em eventos extremos de clima na Amazônia Central” – Edital N° 041/2016 – PROPESP/ UFAM, financiados pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas – FAPEAM e a Universidade Federal do Amazonas – UFAM, respectivamente, que forneceram suporte e recursos necessários para o desenvolvimento deste trabalho.

Aos prezados pesquisadores, Dr. Valery Ivanov, Dra. Elizabeth Agee, Dr. Bruce Nelson e Dr. Savio Ferreira, pelo suporte técnico, contribuições científicas e fornecimentos de dados para o presente estudo.

Aos meus amigos do Laboratório de Silvicultura da UFAM, Thayane, Débora, Guilherme, Victor, Alex, André, Alaíde, pelo apoio e incentivo.

A todas as pessoas incríveis, especialmente, Felipe, Gustavo, Regison, Cristiano e Tayná, que contribuíram de forma significativa para a execução desta pesquisa.

A toda equipe do Programa de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA), em especial ao grupo de hidrologia pelo suporte logístico em campo.

Ao laboratório de Anatomia da madeira do INPA, através do pesquisador Jorge Freitas pelo suporte nas análises laboratoriais.

E a todos os meus colegas e conhecidos que de certa forma contribuíram para o desenvolvimento deste trabalho.

A todos meu muito obrigado!

RESUMO

A velocidade do fluxo de seiva, além de ser considerada um importante parâmetro para as estimativas de taxa de transpiração pela planta, também é um importante proxy para compreensão de processos ecológicos em ecossistemas florestais. Diversos fatores ambientais e características funcionais podem influenciar os padrões de uso da água em espécies arbóreas. Em ambientes heterogêneos com uma rica diversidade de espécies e de atributos funcionais, como as florestas tropicais, os fatores que direcionam a dinâmica temporal da velocidade do fluxo de seiva ainda não são bem compreendidos. Diante disso, o objetivo deste estudo foi investigar como fatores ambientais e morfoanatômicos influenciam a dinâmica temporal da velocidade do fluxo de seiva de indivíduos arbóreos em uma floresta de terra firme na Amazônia Central. O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical - ZF2. Foram selecionados nove indivíduos pertencentes à nove espécies em área de platô e com diferentes diâmetros, alturas e posições fitossociológicas. Os indivíduos foram monitorados com sensores de fluxo de seiva entre fevereiro e setembro de 2019. Foram medidas variáveis ambientais (temperatura e umidade relativa do ar, déficit de pressão de vapor, radiação solar direta e umidade do solo) e variáveis relacionadas às características funcionais (velocidade do fluxo de seiva, área foliar individual, área foliar específica, anatomia quantitativa da epiderme foliar, anatomia quantitativa e densidade do xilema do galho). Verificou-se que os efeitos dos principais fatores que direcionam a velocidade do fluxo de seiva variam em resposta aos períodos sazonais, sendo a radiação solar o fator ambiental chave no período chuvoso, e o déficit de pressão de vapor, no período seco. Os indivíduos analisados possuem diferentes padrões de velocidade do fluxo de seiva, os quais estão correlacionados com determinadas características funcionais em resposta ao período sazonal, destacando-se as características de captação de luz (área foliar específica) e arquitetura e eficiência hidráulica (altura da árvore, frequência de vasos e densidade estomática) nos períodos chuvoso e seco, respectivamente. Conclui-se que a contribuição de diferentes características funcionais para a maior eficiência no uso dos recursos hídricos pelas árvores é regulada por pressões ambientais em resposta às mudanças sazonais.

Palavras-chave: ecohidrologia, floresta amazônica, relações hídricas, características funcionais, sazonalidade.

ABSTRACT

The sap flow velocity, in addition to being considered an important parameter for the estimates of transpiration rate by the plant, it is also an important proxy for understanding ecological processes in forest ecosystems. Several environmental factors and functional traits can influence water use patterns. In heterogeneous environments with a rich diversity of species and functional attributes, such as tropical forests, the factors that drive the temporal dynamics of sap velocity are still not well understood. Therefore, the aim of this study is to investigate how environmental and morphoanatomical factors influence the temporal dynamics of the sap flow velocity of arboreal individuals in a terra firme forest in Central Amazon. The study was conducted at the Tropical Silviculture Experimental Station - ZF-2. We selected nine individuals of nine species located in a plateau area and with different diameters, heights and phytosociological positions. The individuals were monitored with sap flow sensors between February and September 2019. We measured the environmental variables (air temperature and relative humidity, vapor pressure deficit, direct solar radiation and soil moisture) and variables related to functional traits (sap flow velocity, leaf area, specific leaf area, quantitative anatomy of the leaf epidermis, quantitative anatomy and branch xylem density). We identify that influence of the main factors que directs the velocity of sap vary in response to changing seasonality, the solar radiation is the key environmental factor in the wet period and VPD to the dry period. We also identify that the individuals presented different patterns of sap flow velocity, these patterns are related to some functional traits in response to the period, evidencing the characteristics of light capture (specific leaf area) and hydraulic architecture and efficiency (tree height, frequency of vessels and stomatal density) for the wet and dry periods, respectively. We concluded that the contribution of different functional traits to the greater efficiency in the use of water resources by tree is regulated by environmental pressures in response to seasonal changes.

Key words: ecohydrology, Amazon rainforest, water relations, functional traits, seasonality.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa de localização da área de estudo.....20
- Figura 2.** Precipitação mensal durante o ano de 2019 (linha preta tracejada) e ao longo dos anos 1998 a 2018 (barras cinzas). Valores de precipitação entre 1998 – 2014 são dados TRMM (Tropical Rainfall Measuring Mission) e de 2015 a 2018 são dados de monitoramentos realizados no sítio ZF2, torre K34 (Pluviômetro ARG-100, Environmental Measurements).....21
- Figura 3.** Variação diária dos fatores ambientais: Déficit de pressão de vapor (DPV), temperatura do ar (T), radiação solar direta (R), precipitação (P) e umidade do solo (US), durante o ano de 2019. As faixas em cinza e em vermelho claro representam, respectivamente, os períodos chuvoso e seco. O período chuvoso abrange os dias de 19 de fevereiro a 31 de março, enquanto o período seco compreende o intervalo de 01 de agosto a 02 de setembro, quando as medições foram feitas em campo. Os períodos com ausência de dados são referentes aos dias sem coletas devido a possíveis falhas nos equipamentos.....22
- Figura 4.** Esquema do sensor de Granier (adaptado de Pimentel, 2010).....25
- Figura 5.** Sensor modelo SF-G (ECOMATIK) com duas agulhas (A), processo de perfuração das árvores (B), sensor instalado a 1,30 m acima do solo (C) e protetor isolante térmico (D).26
- Figura 6.** Relação entre média diária da velocidade de seiva e radiação solar direta para o período chuvoso. Modelo linear misto foi utilizado na análise tendo os indivíduos e a radiação solar como efeito aleatório e fixo, respectivamente. A linha em negrito representa o ajuste geral do modelo e as linhas coloridas os modelos ajustados para cada indivíduo.32
- Figura 7.** Relação entre média diária da velocidade de seiva e DPV para o período seco. Modelo linear misto foi utilizado na análise tendo os indivíduos e a radiação como efeito aleatório e fixo, respectivamente. A linha em negrito representa o ajuste geral do modelo e as linhas coloridas os modelos ajustados para cada indivíduo....32

- Figura 8.** Variação dos padrões (amplitude) de velocidade de fluxo de seiva dos indivíduos em resposta aos períodos sazonais analisados. A faixa cinza representa o período chuvoso (19 de fevereiro a 31 de março); a faixa vermelho claro, o período seco (01 de agosto a 02 de setembro).....33
- Figura 9.** Variação da amplitude de velocidade de fluxo de seiva dos indivíduos em resposta aos períodos analisados (chuvoso e seco).....34
- Figura 10.** Anatomia do xilema do galho (secção transversal) das espécies analisadas: A – *Anomalocalyx uleanus*, B – *Andira surinamensis*, C – *Buchenavia parvifolia*, D – *Eschweilera* sp., E – *Eschweilera cyathiformis*, F – *Mouriri nigra*, G – *Pouteria oblanceolata*, H – *Pouteria* sp., I – *Scleronema micranthum*. Barra de escala = 100 µm.35
- Figura 11.** Anatomia da epiderme foliar (face abaxial) das espécies analisadas: A – *Andira surinamensis*, B – *Anomalocalyx uleanus*, C – *Buchenavia parvifolia*, D – *Eschweilera* sp., E – *Eschweilera cyathiformis*, F – *Mouriri nigra*, G – *Pouteria oblanceolata*, H – *Pouteria* sp., I – *Scleronema micranthum*. Barra de escala = 20 µm.36
- Figura 12.** Matriz de correlação de Pearson entre a velocidade do fluxo de seiva e as características funcionais no período chuvoso (A) e seco (B): (*) e (**) indicam os níveis de significância de p-valor < 0,05 e 0,10, respectivamente. Abreviações: VMFS – velocidade média de fluxo de seiva, DAP – Diâmetro a altura padrão, ID – Índice de Dawkins, AF – área foliar, AFE – área foliar específica, DE – densidade estomática, TE – tamanho estomático, DXG – densidade do xilema do galho, DV – diâmetros médio de vasos e FV – frequência de vasos.....39
- Figura 13.** Relação entre a velocidade de fluxo de seiva e as características funcionais analisadas por período (chuvoso e seco). Figura (A) velocidade de fluxo de seiva e altura, (B) velocidade de fluxo de seiva e frequência de vasos, (C) velocidade de fluxo de seiva e área foliar específica, (D) velocidade de fluxo de seiva e densidade estomática. (*) e (**) indicam os níveis de significância de p-valor < 0,05 e 0,10, respectivamente.40
- Figura 14.** Gráfico de regressão entre as características funcionais durante o período

seco. (A) relação entre diâmetro de vasos e frequência de vasos e (B) relação entre área foliar e diâmetro de vasos. (*) indica o nível de significância de p-valor < 0,05....40

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Variação média dos fatores ambientais por período. Os valores são a média \pm desvio padrão.....30
- Tabela 2:** Tabela de seleção de modelos para estimativas da velocidade do fluxo de seiva a partir de fatores ambientais durante o período chuvoso. Os valores presentes na tabela são referentes aos coeficientes de cada modelo.....30
- Tabela 3:** Tabela de seleção de modelos para estimativas da velocidade do fluxo de seiva a partir de fatores ambientais durante o período seco. Os valores presentes na tabela são referentes aos coeficientes de cada modelo.....31
- Tabela 4:** Velocidade média diária de fluxo de seiva por período e características funcionais. Os valores são a média \pm desvio padrão, sendo o desvio apresentado quando mais de uma medida foi realizada para cada parâmetro.....37

LISTA DE SIGLAS

AF	Área foliar;
AFE	Área foliar específica;
AIC	Critério de informação de Akaike;
DAP	Diâmetro a altura do peito;
DE	Densidade estomática;
DPV	Déficit de pressão de vapor;
DV	Diâmetros médio de vasos;
DXG	Densidade do xilema do galho;
FAA	Formaldeído, ácido acético e álcool;
FV	Frequência de vasos;
ID	Índice de Dawkins;
P	Precipitação;
R	Radiação solar direta;
T	Temperatura do ar;
TE	Tamanho estomático;
TRMM	Tropical Rainfall Measuring Mission;
U	Densidade da velocidade de fluxo de seiva em cm hr^{-1} ;
UR	Umidade relativa do ar;
US	Umidade do Solo;
VMFS	Velocidade média de fluxo de seiva;
ΔTC	Diferença de temperatura atual medida entre as sondas;
$\Delta\text{TC}_{\text{max}}$	Diferença máxima de temperatura entre as sondas.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	16
2. OBJETIVOS.....	19
2.1. <i>Objetivo Geral:</i>	19
2.2. <i>Objetivos específicos:</i>	19
3. MATERIAL E MÉTODOS	20
3.1. <i>Localização e caracterização do sitio de estudo</i>	20
3.2. <i>Variáveis ambientais</i>	22
3.3. <i>Seleção dos indivíduos arbóreos</i>	23
3.4. <i>Descrição amostral</i>	24
3.5. <i>Velocidade do fluxo de seiva xilemática</i>	24
3.6. <i>Variáveis morfoanatômicas</i>	27
3.6.1. <i>Área foliar</i>	27
3.6.2. <i>Área foliar específica</i>	27
3.6.3. <i>Anatomia quantitativa da epiderme</i>	27
3.6.4. <i>Anatomia quantitativa e densidade do xilema do galho</i>	28
3.7. <i>Análises estatísticas</i>	29
4. RESULTADOS	30
4.1. <i>Sazonalidade das variáveis ambientais</i>	30
Variáveis ambientais	30
4.2. <i>Fatores ambientais que direcionam a velocidade do fluxo de seiva</i> ..	30
4.3. <i>Mudanças nos padrões de velocidade do fluxo de seiva em resposta aos períodos sazonais</i>	33
4.4. <i>Características funcionais morfoanatômicas</i>	34
4.5. <i>Relação da velocidade do fluxo de seiva com as características funcionais em resposta aos períodos sazonais</i>	38
5. DISCUSSÃO.....	41
5.1. <i>Variação sazonal dos fatores ambientais que direcionam o transporte de seiva</i>	41
5.2. <i>Mudanças nos padrões de velocidade do fluxo de seiva em resposta aos períodos sazonais</i>	42
5.3. <i>Relação da velocidade do fluxo de seiva com as características funcionais em resposta aos períodos sazonais</i>	43
6. CONCLUSÃO	47
7. REFERÊNCIAS	48

1. INTRODUÇÃO

Nos ecossistemas tropicais, as florestas possuem um papel de destaque, principalmente por atuarem como sumidouro de carbono e ciclagem da água (FISHER *et al.*, 2009; PAN *et al.*, 2011). Em regiões tropicais, em torno de 50% da precipitação é resultado da reciclagem pela transpiração da própria floresta e, em escala global, mais de 64% da água terrestre retorna para a atmosfera via mecanismos vasculares das plantas (SALATI, 1987; FISHER *et al.*, 2009; GOOD *et al.*, 2015). Segundo Kunert *et al.* (2017), os indivíduos arbóreos emergentes em uma floresta amazônica são os mais influentes nas taxas de transpiração, atuando fortemente na manutenção hidrológica desse ecossistema.

O fluxo de seiva inorgânica definido pelo movimento de fluidos em determinados órgãos das plantas (e.g. tronco) pode ser considerado uma estimativa direta da taxa de transpiração pela planta, pois esse movimento da água possui forte relação linear com a transpiração dos indivíduos (DRAGONI *et al.*, 2005; KUME *et al.*, 2008). Desta forma, destaca-se o importante papel desse processo para manter a conexão hidráulica entre o solo e a atmosfera (STEPPE *et al.*, 2015).

As estimativas de transpiração são elementos fundamentais para compreensão de processos fisiológicos da árvore e sobre a dinâmica do fluxo transitório de água (GRANIER, 1985). Sendo a transpiração um componente importante no balanço hídrico nos ecossistemas florestais (SUN *et al.*, 2014; KUNERT *et al.*, 2017), diversas técnicas foram desenvolvidas com intuito de mensurar a velocidade do fluxo de seiva do xilema - parâmetro principal para estimar a transpiração - das quais podemos destacar o método de dissipação de calor, conhecido também como método de Granier, sendo o mais difundido e utilizado (ver GRANIER, 1985; GRANIER, 1987; OREN; PATAKI, 2001; O'BRIEN *et al.*, 2004; CHANG *et al.*, 2014; CHEN *et al.*, 2011; KUNERT *et al.*, 2017; TIE *et al.*, 2017; BUTZ, *et al.*, 2018; TFWALA *et al.*, 2019).

De modo geral, o funcionamento hidráulico das árvores é um processo dinâmico, sendo fortemente ligado às condições hidroedáficas do ambiente no qual as plantas se desenvolvem (STEPPE *et al.*, 2015). Além disso, diversos fatores ambientais podem influenciar o processo de transpiração, como: radiação solar, déficit de pressão de vapor (DPV), temperatura do ar e umidade do solo (OREN *et al.*,

1999; PATAKI *et al.*, 2000; O'BRIEN *et al.*, 2004; TIE *et al.*, 2017; TFWALA *et al.*, 2019). Tais fatores ambientais que influenciam a dinâmica do fluxo seiva variam ao longo do tempo (LIU *et al.*, 2011; CHEN, *et al.*, 2011; MEI *et al.*, 2016).

Segundo Tie *et al.*, (2017), a radiação solar foi o principal direcionador da dinâmica do fluxo de seiva, porém, o grau de correlação do fluxo de seiva com essa e as demais variáveis ambientais (temperatura e DPV) variou em escala mensal, sem correlações fortes entre o fluxo de seiva e o teor de água no solo. Esse padrão difere de resultados encontrados na literatura, como observado por Mei *et al.* (2016), em que houve um declínio do fluxo de seiva com relação a diminuição do teor de água no solo. Segundo Granier (1987), a disponibilidade hídrica periódica do solo tem se mostrado um forte direcionador na variação anual da produtividade em ecossistemas florestais, por limitar a transpiração. Entretanto, em uma floresta tropical durante eventos de seca extrema (e.g. El Niño 2015-2016), o DPV foi o fator mais importante para a transpiração do que a umidade do solo (BRUM *et al.*, 2018).

A disponibilidade hídrica é um dos principais fatores que influencia o crescimento das plantas (MARENCO *et al.*, 2014). As adaptações e estratégias de utilização da água que resultam em otimização deste recurso trazem vantagens de colonização e sobrevivência para as plantas (BUTZ *et al.*, 2018). Em ecossistemas florestais, a variação da disponibilidade hídrica é um fator direcionador para a distribuição das espécies e a funcionalidade desses ecossistemas (GRANIER *et al.*, 2007; ESQUIVEL-MUELBERT *et al.*, 2017). A falta de água no solo pode afetar processos como o fechamento dos estômatos, que ocorre quando a taxa de transpiração supera a capacidade de absorção pelas raízes ou o transporte pelo tronco e galhos da planta (RODRIGUEZ-ZACCARO; GROOVER, 2019), além de danificar estruturas do vegetal, como a aceleração da taxa de degradação da clorofila (MAFAKHERI *et al.*, 2010). Como resposta a esses tipos de estresse, as espécies arbóreas podem apresentar redução nas taxas fotossintéticas (SANTOS *et al.*, 2018). Devido à importância desses processos para o funcionamento e produtividade dos ecossistemas florestais, cria-se a necessidade de se identificar os principais fatores que direcionam a velocidade do transporte de seiva e a utilização da água ao longo da variação temporal em florestas tropicais.

Além dos fatores ambientais, as características funcionais, que são definidas como características morfológicas, fisiológicas e fenológicas, medidas ao nível do indivíduo que afetam indiretamente o desempenho no que se refere ao seu

crescimento, reprodução e sobrevivência (VIOLLE *et al.*, 2007), também influenciam diretamente a dinâmica da velocidade do fluxo de seiva. Dentre as características funcionais que mais se destacam estão a anatomia do xilema, como diâmetro e tamanho de vasos (MCCULLOH *et al.*, 2011), fenologia das espécies (TIE *et al.*, 2017; BUTZ, *et al.*, 2018) e variação no tamanho do diâmetro do tronco (BUTZ, *et al.*, 2017; BUTZ, *et al.*, 2018), que são características utilizadas nos estudos, permitindo classificar as espécies quanto a eficiência e segurança hidráulica na utilização dos recursos.

Nas últimas décadas, diversos trabalhos têm sido publicados acerca dos processos que influenciam a dinâmica do fluxo de seiva. Entretanto, além dos fatores ambientais, a maioria das variáveis voltadas para compreensão em nível de indivíduos são características morfológicas, como diâmetro do tronco e altura total, que podem apresentar uma relação positiva com o fluxo de seiva (TFWALA *et al.*, 2019). O fluxo de seiva no tronco é um fator-chave para compreensão da capacidade hidráulica da planta (BHUSAL *et al.*, 2019). Logo, o tronco é o órgão majoritariamente avaliado nos trabalhos sobre a compreensão dos processos hidrológicos (MEINZER *et al.*, 2001; BUTZ, *et al.*, 2017; BUTZ, *et al.*, 2018; TFWALA *et al.*, 2019). Diante disso, faz-se necessário o desenvolvimento de estudos que busquem avaliar de forma acoplada as características hidráulicas de galhos e das folhas, pois são fundamentais para a compreensão das estratégias hidráulicas em nível de indivíduo (FU *et al.*, 2019). Porém, ainda é um desafio selecionar características funcionais que possam indicar o comportamento e desempenho das plantas em resposta à sazonalidade ambiental (SACK *et al.*, 2016; SHIPLEY *et al.*, 2016). Isso acontece principalmente quando se faz referência aos ecossistemas com uma rica diversidade taxonômica e atributos funcionais, como os encontrados nas florestas tropicais (TER STEEGE *et al.*, 2013).

No presente estudo, as seguintes questões foram investigadas: (I) Diferentes indivíduos co-habitando uma determinada área com condições ambientais semelhantes possuem estratégias e dinâmica temporal do fluxo de seiva distintas? (II) Como os padrões de utilização da água (definidos a partir da velocidade de transporte de seiva) identificados se comportam em resposta à variação nas mudanças ambientais? (III) Existem características funcionais chaves que podem direcionar os padrões de utilização da água?

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral:

Investigar como fatores ambientais e morfoanatômicos influenciam a dinâmica temporal da velocidade do fluxo de seiva de indivíduos arbóreos em uma floresta de terra firme na Amazônia Central.

2.2. Objetivos específicos:

- (I) Investigar os padrões de utilização da água (velocidade de seiva) em indivíduos arbóreos de diferentes espécies.
- (II) Identificar os principais fatores ambientais que direcionam a dinâmica temporal do fluxo de seiva em indivíduos arbóreos.
- (III) Avaliar as relações entre a dinâmica da velocidade de seiva em resposta às diferenças das características funcionais morfoanatômicas em indivíduos arbóreos.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Localização e caracterização do sítio de estudo

O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical - ZF2, na Reserva Biológica do Rio Cuieiras. A reserva possui cerca de 22.735 ha de Floresta Tropical Úmida Densa de Terra Firme, localizada a 60 km ao norte de Manaus (ANDREAE *et al.*, 2002), pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), onde está situada a base do Programa de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA). A torre de monitoramento K34, na qual foram realizadas as medidas das variáveis meteorológicas, encontra-se instalada em uma área de platô nas coordenadas geográficas - Latitude: 2° 36' 32.67" S e Longitude: 60° 12' 33.48" W, (Figura 1).



Figura 1. Mapa de localização da área de estudo.

Segundo a classificação de Koppen, o clima da região é caracterizado como Am tropical chuvoso (KOTTEK *et al.*, 2006). A área possui pouca variação sazonal de temperatura, sendo a média mensal de temperatura variando entre 24 e 27°C. A precipitação anual fica em torno de 2.200 mm, com período de baixa precipitação nos meses de agosto e setembro (<100 mm por mês), e os de maior precipitação sendo março e abril (ARAÚJO *et al.*, 2002) (Figura 2). A variação diária das variáveis ambientais da área de estudo no ano de 2019 pode ser visualizada conforme a Figura 3.

O solo é classificado como Latossolo para os platôs, sendo essa área pobre em nutrientes, e Espodosolo nas regiões de baixios (ARAÚJO *et al.*, 2002; LUIZÃO *et al.*, 2004). A vegetação da área é classificada como Floresta Tropical Úmida de Terra Firme, possuindo uma composição florística com alta diversidade de espécies, sendo as famílias botânicas com maior abundância: Lecythidaceae, Sapotaceae, Arecaceae, Euphorbiaceae, Burseraceae e Chrysobalanaceae. Os gêneros com maior densidade no local são: *Pouteria*, *Licania*, *Protium*, *Eschweilera* e *Inga* (CARNEIRO, 2004).

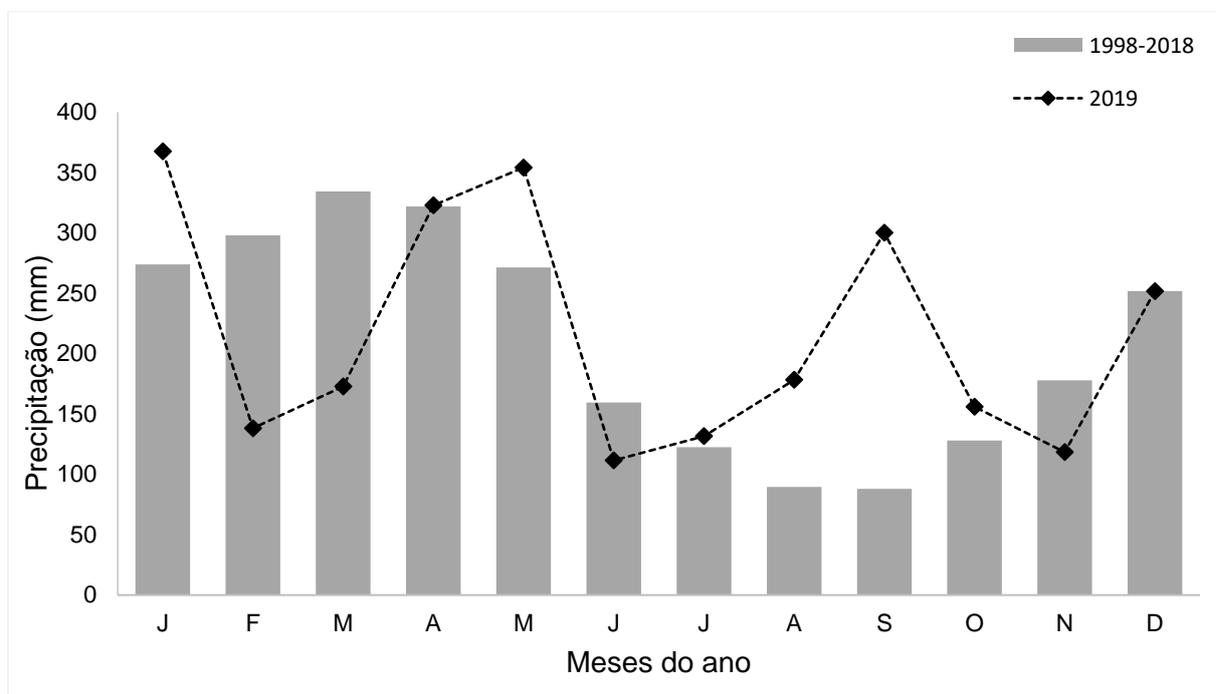


Figura 2. Precipitação mensal durante o ano de 2019 (linha preta tracejada) e ao longo dos anos 1998 a 2018 (barras cinzas). Valores de precipitação entre 1998 – 2014 são dados TRMM (Tropical Rainfall Measuring Mission) e de 2015 a 2018 são dados de monitoramentos realizados no sítio ZF2, torre K34 (Pluviômetro ARG-100, Environmental Measurements).

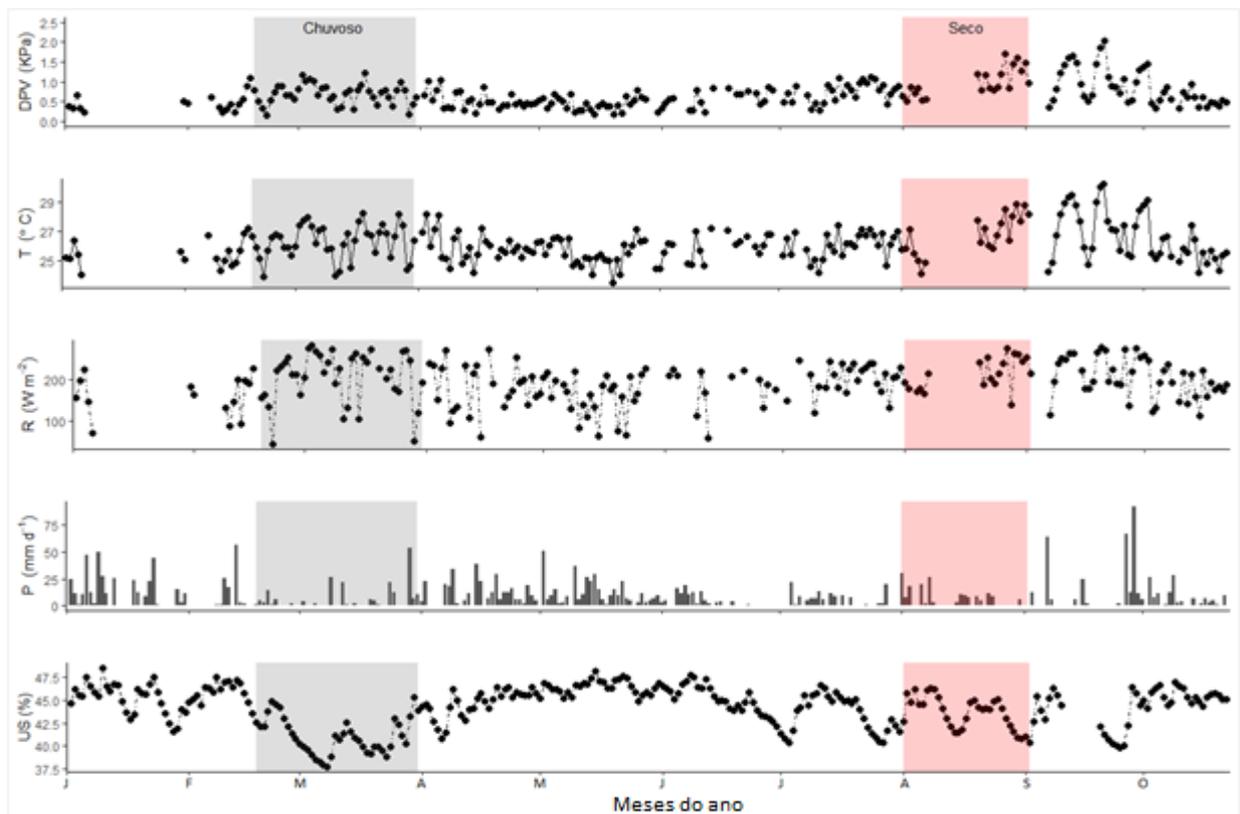


Figura 3. Variação diária dos fatores ambientais: Déficit de pressão de vapor (DPV), temperatura do ar (T), radiação solar direta (R), precipitação (P) e umidade do solo (US), durante o ano de 2019. As faixas em cinza e em vermelho claro representam, respectivamente, os períodos chuvoso e seco. O período chuvoso abrange os dias de 19 de fevereiro a 31 de março, enquanto o período seco compreende o intervalo de 01 de agosto a 02 de setembro, quando as medições foram feitas em campo. Os períodos com ausência de dados são referentes aos dias sem coletas devido a possíveis falhas nos equipamentos.

3.2. Variáveis ambientais

O monitoramento das variáveis ambientais ocorreu entre janeiro e outubro de 2019. As variáveis meteorológicas foram coletadas em escala diária com intervalos de 30 minutos. Esses dados foram obtidos a partir de sensores presentes na torre K34 posicionados a 28 m de altura do solo. As variáveis medidas foram: temperatura (T, °C) e umidade relativa do ar (UR, %) que foram medidas com Termohigrômetro (HMP45AC, Vaisala). Tais variáveis foram utilizadas para calcular o déficit de pressão de vapor (DPV, kPa) com a seguinte equação:

$$DPV = \left(\frac{100-UR}{100} \right) * PV \text{ sat} \quad \text{Eq. (1)}$$

O valor de *PV sat* (Pressão de vapor saturado, kPa) é gerado pela Equação de Tetens:

$$PV \text{ sat} = A * \exp \frac{17.3*T}{237,3+T} \quad \text{Eq. (2)}$$

Onde:

A = 0,61221 (obtenção dos resultados em kPa), UR = umidade relativa do ar (%) e T= temperatura do ar (°C).

A precipitação (P, mm d⁻¹) foi mensurada com auxílio de um Pluviômetro (ARG-100, Environmental Measurements). A radiação solar direta (R, W m⁻²) foi medida com sensor Piranômetro (CNR4, Kipp & Zonen).

Além das variáveis já mencionadas, também foi medida, no mesmo intervalo de tempo e de amostragem das demais variáveis, a umidade do solo (US, %), que foi mensurada com sensores volumétricos de conteúdo de água (CS655, Campbell Scientific, Inc). Foram realizadas medidas nas seguintes profundidades: 2,5 – 5 – 15 – 30 – 50 – 80 cm, as quais (seis profundidades) foram utilizadas para gerar uma média de umidade do solo. Os sensores foram instalados em um poço com dimensões de 1,2 m comprimento x 1,8 m largura x 17 m de altura; porém, para o presente trabalho, foram considerados apenas dados de 2,5 a 80 cm de profundidade. O poço está localizado a 30 m de distância da torre K34, que é supervisionado pelo grupo de pesquisa em hidrologia do LBA.

3.3. Seleção dos indivíduos arbóreos

As espécies analisadas no estudo foram: *Andira surinamensis* (Bondt) Spilg, *Anomalocalyx uleanus* (Pax & K.Hoffm.) Ducke, *Buchenavia parvifolia* Ducke, *Eschweilera* sp., *Eschweilera cyathiformis* S.A.Mori, *Mouriri nigra* (DC.), *Scleronema micranthum* (Ducke) Ducke, *Pouteria oblanceolata* Pires e *Pouteria* sp., descritas na Tabela 4. Foram selecionados nove indivíduos. Um dos importantes critérios que foi levado em consideração na seleção foi a proximidade dos indivíduos com a torre K-34. Além disso, outros critérios levados em consideração foram: indivíduos com diferentes diâmetros a altura do peito (DAP) a 1,30 m acima do solo, alturas e posições

fitossociológicas. No presente estudo, para a posição fitossociológica foi considerado o grau de exposição da copa conforme o Índice de Dawkins, modificado por Synnott (1979), através do qual em cada árvore foi verificada a posição da copa, adotando a seguinte classificação: 5 – emergente: Copa completamente exposta a luz; 4 – dossel: copa verticalmente exposta, mas com outras copas nas laterais; 3 – sub-dossel parte vertical da copa exposta a luz e lateral por outras copas; 2 – sub-bosque superior: copa verticalmente sombreada recebendo luz de forma indireta; 1 – sub-bosque inferior: copa sombreada sem nenhuma exposição (vertical e lateral) a luz direta.

3.4. *Descrição amostral*

Para o monitoramento da velocidade do fluxo de seiva e de todas as variáveis ambientais, foram realizadas medidas mensais repetidas no tempo entre fevereiro e setembro de 2019. Levando em consideração que as características funcionais, AF – área foliar, AFE – área foliar específica, DE – densidade estomática, TE – tamanho estomático, DXG – densidade do xilema do galho, DV – diâmetros médio de vasos e FV – frequência de vasos não sofrem grandes variações intra-anual, foi realizada apenas uma coleta pontual.

3.5. *Velocidade do fluxo de seiva xilemática*

Os indivíduos foram monitorados entre fevereiro e agosto de 2019, no qual foram selecionados os meses de março e agosto, definidos como os períodos chuvoso e seco, respectivamente. O total de dias de velocidade do fluxo de seiva utilizados nas análises por período para cada indivíduo variou de 10 a 39 dias no chuvoso e 14 a 30 dias no período seco.

Para a amostragem da velocidade do fluxo de seiva foi utilizado o método de sonda de dissipação do calor, no qual a medida da variável ocorre com a inserção de duas agulhas de forma vertical no tronco das árvores, sendo a agulha superior aquecida com uma potência elétrica de 0,2 W, e a inferior é a referência. A diferença de temperatura entre a sonda superior (agulha aquecida) e a sonda inferior (agulha não aquecida) é determinada pelo transporte convectivo de calor pela seiva na planta. A maior diferença de temperatura registrada entre as sondas significa que o fluxo é mínimo ou quase nulo; sendo assim, a mínima diferença significa uma maior taxa de fluxo de seiva na área amostrada (GRANIER, 1985; 1987) (Figura 4).

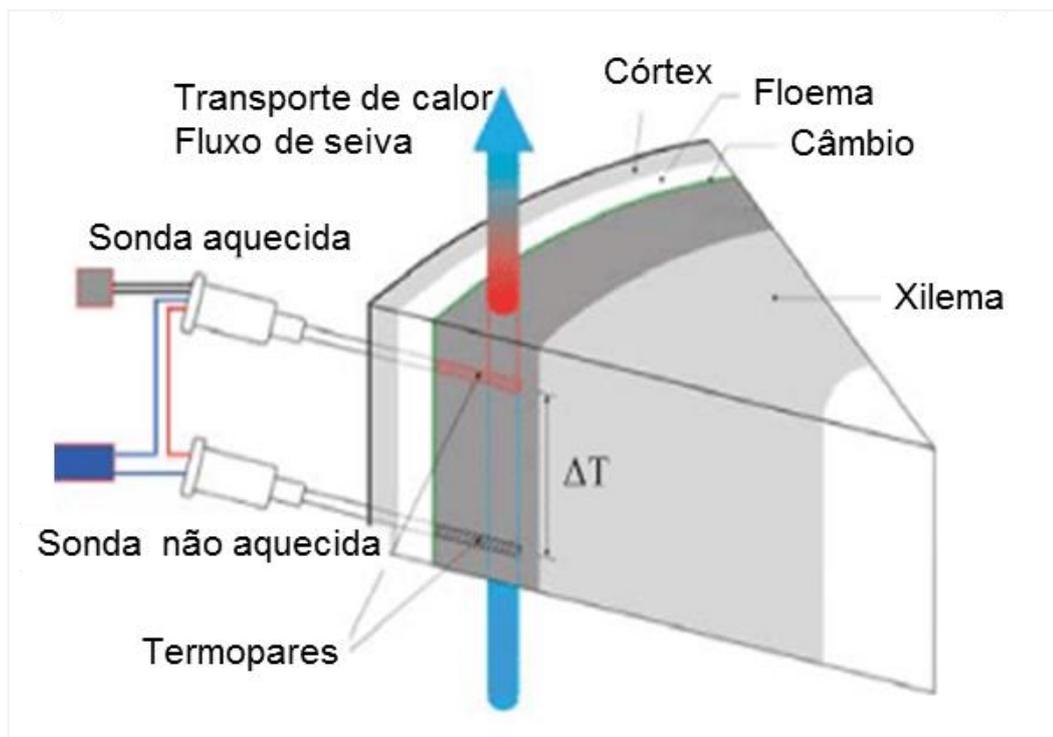


Figura 4. Esquema do sensor de Granier (adaptado de Pimentel, 2010).

Para o presente estudo foram utilizados os sensores de fluxo de seiva modelo SF-G com duas agulhas da ECOMATIK (com agulhas de 33 mm de comprimento e 1,5 mm de diâmetro) (Figura 5 A), e também sensores de fabricação manual com essas mesmas configurações de tamanho. As agulhas foram inseridas verticalmente com a distância de 15 cm entre a agulha aquecida e a de referência (Figura 5 B).

Todos os sensores foram instalados a 1,30 m do solo para evitar possíveis influências do gradiente natural de temperatura do solo, e na direção norte-sul, para evitar efeito direto da radiação solar. Desta forma, os sensores foram cobertos com um isolante térmico, evitando influência da radiação externa, do aumento de temperatura, além da proteção contra chuvas (Figura 5 D). As agulhas dos sensores, quando já instaladas, foram envolvidas com uma massa de modelar, procurando, assim, privar as agulhas de contato direto com a água que escoava pelo tronco, além de evitar que as árvores expilam a agulha para fora (Figura 5 C).



Figura 5. Sensor modelo SF-G (ECOMATIK) com duas agulhas (A), processo de perfuração das árvores (B), sensor instalado a 1,30 m acima do solo (C) e protetor isolante térmico (D).

A velocidade do fluxo de seiva foi estimada pela seguinte fórmula:

$$U = 0.0119 * \left(\frac{\Delta TC_{max} - \Delta TC}{\Delta TC} \right)^{1.231} * 3600 \text{ cm hr}^{-1} \quad \text{Eq. (3)}$$

Onde:

U= velocidade do fluxo de seiva em cm hr^{-1}

ΔTC = diferença de temperatura atual medida entre as sondas

ΔTC_{max} = diferença máxima de temperatura entre as sondas

Todos os procedimentos de processamento dos dados gerados pelos sensores foram realizados no software BaseLiner (Version 3.0.10, developed by Ram Oren, Duke University). Tal programa permite uma maior flexibilização na hora de processar os dados, pois é possível, de forma manual, visualizar e alterar os pontos de ancoragens diários (ΔTC_{max}). O software cria uma linha de base que dimensiona as outras medidas diárias, além da vantagem de se visualizar a relação da diferença de temperatura com variáveis (déficit de pressão de vapor e radiação) altamente correlacionadas com o fluxo de seiva (OISHI *et al.*, 2016).

3.6. Variáveis morfoanatômicas

Todas as coletas das características funcionais foliares foram realizadas em folhas completamente expandidas e expostas ao sol, apresentando um bom estado fitossanitário. As características funcionais do galho foram amostradas em galhos finos localizados na extremidade da copa.

3.6.1. Área foliar

Para obtenção da área foliar, foram coletadas 15 folhas de cada indivíduo. A área individual das folhas foi mensurada com auxílio de um escâner portátil (CI-202 Portable laser leaf áreameter Bio-Science).

3.6.2. Área foliar específica

A área foliar específica (AFE) foi medida em cinco folhas de cada indivíduo, sendo retirados dez discos por folha com área dos discos conhecida ($0,283 \text{ cm}^2$), sendo a área foliar específica calculada pela razão entre a área foliar total dos discos frescos pela massa foliar seca (65°C durante 48 horas) (EVANS; POORTER, 2001).

3.6.3. Anatomia quantitativa da epiderme

Para a anatomia foliar, foram coletadas três folhas por indivíduo. O material coletado em campo foi seccionando na região central da folha, logo após fixado em uma solução de FAA 70% por mais de 24h, e depois conservado em álcool 70% até

o momento de realização dos cortes e dissociação da epiderme. Para a dissociação da epiderme, duas amostras (lado direito e esquerdo da região central) de cada folha foram imersas em solução de Franklin (Peróxido de hidrogênio 30%, Ácido Acético 100% 1:1 v/v) e colocadas em estufa a 70°C por 24h, adaptado de Kraus e Arduin (1997). As epidermes dissociadas foram coradas com safranina, e desidratadas em diferentes soluções alcoólicas (30%, 50%, 70% e 90%), sendo montadas entre lâmina e lamínula, em seguida. Cada amostra foi fotografada em três campos distintos usando um microscópio de luz com uma câmara acoplada (Carl Zeiss Microscopy GmbH). A análise da quantificação e mensuração das células epidérmicas para a determinação da densidade estomática e do tamanho estomático - comprimento das células guardas - (30 estômatos por folha) foi realizada com o programa ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>).

3.6.4. Anatomia quantitativa e densidade do xilema do galho

Foram coletadas de todos os indivíduos três amostras de galhos finos, das quais uma amostra de 2-5 cm de comprimento foi utilizada para a caracterização anatômica. As outras duas amostras foram utilizadas para cálculo de densidade média da madeira, que consiste na razão entre a massa seca por unidade de volume fresco, para mensurar o volume das amostras. Após a retirada do floema e, em alguns casos, também da medula, foi utilizado o método de deslocamento de água (princípio de Arquimedes). As amostras foram colocadas por mais 24h em água destilada para saturarem. Após esse processo, tais amostras foram imersas em uma proveta com água, adaptada em cima de uma balança de precisão. O peso deslocado da água corresponde ao volume da amostra (BUCCI *et al.*, 2012). Logo em seguida, essas amostras seguiram para estufa com temperatura de 105°C até atingirem massa constante. Após a retirada das amostras e resfriamento das mesmas, estas foram pesadas para se obter a massa seca.

A amostra de 2-5 cm retirada de cada indivíduo foi fixada em solução FAA (Formaldeído, ácido acético e álcool) por mais 72h. Logo em seguida, foram armazenadas em álcool 70% até o momento do corte com um micrótomo. Para a caracterização das medidas anatômicas do xilema do galho, como diâmetro médio de vasos e densidade de vasos, foram realizados cortes transversais 18-30 µm com um micrótomo de deslize. Os cortes foram alvejados com hipoclorito de sódio a 30%,

sendo lavados em seguida em água destilada, e desidratados em diferentes soluções alcoólicas (30%, 50%, 70% e 90%), e corados com safranina. Os cortes foram fotografados em um microscópio com uma câmera acoplada e as imagens foram analisadas no programa ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>). Nas imagens obtidas, foram mensurados os diâmetros individuais dos vasos e contabilizado o número total de vasos para estimar, desta forma, o diâmetro médio dos vasos e a frequência dos mesmos.

3.7. Análises estatísticas

Para verificar as premissas de normalidade, os dados de cada variável das características funcionais foram submetidos ao teste de Shapiro-Wilk; aos que não atenderam essa premissa, foram aplicadas as seguintes transformações: log10, raiz quadrada, box cox.

Os dados dos fatores ambientais foram analisados por meio de modelos lineares mistos, levando em consideração as variáveis ambientais como efeito fixos e os indivíduos como efeito aleatório utilizando o pacote LmerTest (KUZNETSOVA *et al.*, 2017). Foi utilizada a função dredge() do pacote MuMIn (BARTON, 2019) para seleção do melhor modelo que explica a variação dos dados dentro de cada período (chuvoso e seco), através do Critério de informação de Akaike (AIC).

A análise de correlação de Pearson foi utilizada para obtenção de coeficientes de correlação entre as variáveis e, com base nesses coeficientes, foi avaliada qualitativamente a relação em: $0,00 < r < 0,30$ correlação fraca; $0,30 \leq r < 0,60$ correlação moderada; $0,60 \leq r < 0,90$ correlação forte; e $0,90 \leq r < 1,00$ correlação muito forte (CALLEGARI-JACQUES *et al.*, 2003). As relações que foram significativas foram submetidas a análises de regressão, tendo a velocidade de seiva como variável resposta e as demais características funcionais como variáveis preditoras. As análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Core Development Team 2019).

4. RESULTADOS

4.1. Sazonalidade das variáveis ambientais

Analisando as médias dos valores dos fatores ambientais por período, observou-se as seguintes variações (Tabela 1).

Tabela 1: Variação média dos fatores ambientais por período. Os valores são a média \pm desvio padrão.

Variáveis ambientais	Período: chuvoso	Período: seco
Déficit de pressão de vapor (kPa)	0,69 \pm 0,26	0,99 \pm 0,35
Temperatura do ar ($^{\circ}$ C)	26,30 \pm 1,17	26,77 \pm 1,37
Radiação solar direta ($W m^{-2}$)	209,53 \pm 63,91	215,41 \pm 39,18
Umidade do solo (%)	41,04 \pm 2,02	43,63 \pm 1,78

4.2. Fatores ambientais que direcionam a velocidade do fluxo de seiva

Os resultados obtidos indicam que, para o período chuvoso, o melhor modelo (menor valor de AIC) possui como variável preditora a radiação solar (Tabela 2). Entretanto, para o período seco, os resultados demonstram que o melhor modelo detém o déficit de pressão de vapor como variável independente (Tabela 3).

Os resultados dos modelos gerados para cada período, chuvoso e seco, demonstram uma relação significativa entre radiação solar (R^2 marginal= 0,12, R^2 condicional= 0,77, e $p < 0,001$, Figura 6), déficit de pressão de vapor (DPV) (R^2 marginal = 0,03, R^2 condicional= 0,88, e $p < 0,001$, Figura 7) e o efeito aleatório, respectivamente.

Tabela 2: Tabela de seleção de modelos para estimativas da velocidade do fluxo de seiva a partir de fatores ambientais durante o período chuvoso. Os valores presentes na tabela são referentes aos coeficientes de cada modelo.

Combinação	(Intrc)	DPV	R	T	US	GL	AICc
3	-0,0920		0,0072			4	500,7
4	-0,0828	0,0868	0,0069			5	502,9
7	-0,3681		0,007	0,0122		5	506,1
11	1,1360		0,007		-0,028	5	506,8
8	-0,1047	0,084	0,0069	0,001		6	507,9
12	1,1740	-0,058	0,0072		-0,029	6	509
2	0,3384	1,557				4	510,3
15	1,8360		0,0074	-0,026	-0,031	6	512
6	-3,0000	0,9717		0,1428		5	512,9
16	1,8820	0,0168	0,0073	-0,028	-0,031	7	513,9

5	-7,6760		0,3469		4	516,4
10	1,0260	1,509		-0,016	5	517,6
14	-2,3650	0,9681	0,1357	-0,011	6	520,5
13	-6,9650		0,3384	-0,012	5	523,9
9	5,4210			-0,096	4	582,9
1	1,4600				3	591,2

Abreviações das variáveis: Intrc – Intercepto, DPV – déficit de pressão de vapor, R – radiação solar direta, T – temperatura do ar, US – umidade do solo, GL – grau de liberdade e AIC – Critério de informação de Akaike.

Tabela 3: Tabela de seleção de modelos para estimativas da velocidade do fluxo de seiva a partir de fatores ambientais durante o período seco. Os valores presentes na tabela são referentes aos coeficientes de cada modelo.

Combinação	(Intrc)	R	T	US	DPV	GL	AICc
9	0,66				0,5131	4	144,8
11	1,503		0,03624		0,64	5	150,6
13	0,7395			-0,0017	0,5075	5	152,8
3	-1,722		0,1081			4	156,6
10	0,5079	0,001226			0,3999	5	157,5
15	2,315		0,04841	0,01136	0,6458	6	158,1
2	0,2379	0,004306				4	158,8
12	1,484	0,001419	0,04299		0,5327	6	163,1
7	-1,283		0,102	0,00636		5	164,1
6	1,651	0,003736		-0,0297		5	164,7
4	-0,5225	0,003263	0,0369			5	164,7
5	3,785			-0,0604		4	165,2
14	0,8205	0,001367		0,00708	0,3639	6	165,3
1	1,158					3	166,7
16	3,186	0,002022	0,07147	-0,0239	0,4993	7	169,9
8	1,999	0,003935	0,00929	0,03298		6	170,9

Abreviações das variáveis: Intrc – Intercepto, DPV – déficit de pressão de vapor, R – radiação solar direta, T – temperatura do ar, US – umidade do solo, GL – grau de liberdade e AIC – Critério de informação de Akaike.

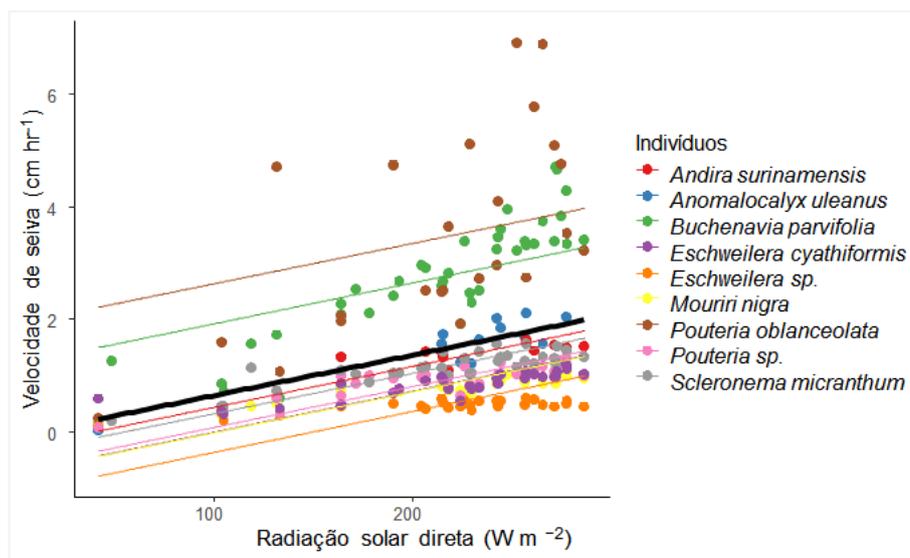


Figura 6. Relação entre média diária da velocidade de seiva e radiação solar direta para o período chuvoso. Modelo linear misto foi utilizado na análise tendo os indivíduos e a radiação solar como efeito aleatório e fixo, respectivamente. A linha em negrito representa o ajuste geral do modelo e as linhas coloridas os modelos ajustados para cada indivíduo.

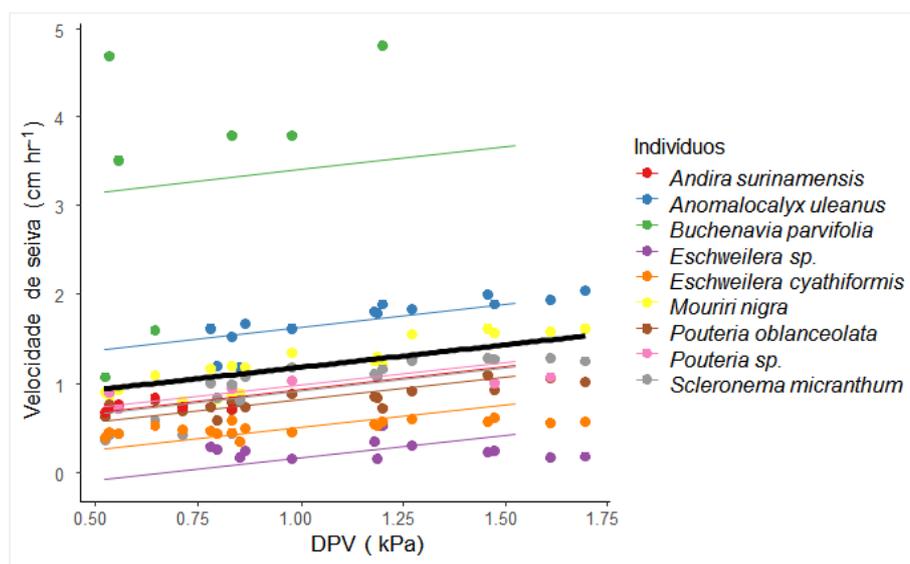


Figura 7. Relação entre média diária da velocidade de seiva e DPV para o período seco. Modelo linear misto foi utilizado na análise tendo os indivíduos e a radiação como efeito aleatório e fixo, respectivamente. A linha em negrito representa o ajuste geral do modelo e as linhas coloridas os modelos ajustados para cada indivíduo.

4.3. Mudanças nos padrões de velocidade do fluxo de seiva em resposta aos períodos sazonais

Os indivíduos analisados demonstram diferentes padrões de magnitude de velocidade de fluxo de seiva no xilema. A variação ocorre tanto dentre indivíduos quanto entre indivíduos ao longo dos períodos analisados (chuvoso e seco) (Figura 8, Figura 9). No período chuvoso, a velocidade do fluxo de seiva variou de 0,47 a 3,61 cm hr^{-1} nas espécies *Eschweilera* sp. e *Pouteria oblanceolata*, respectivamente. Por outro lado, no período seco, a velocidade do fluxo de seiva entre os indivíduos variou de 0,34 a 3,79 cm hr^{-1} , sendo o menor valor para a espécie *Eschweilera* sp. e o maior valor para espécie *Buchenavia parvifolia* (Tabela 4).

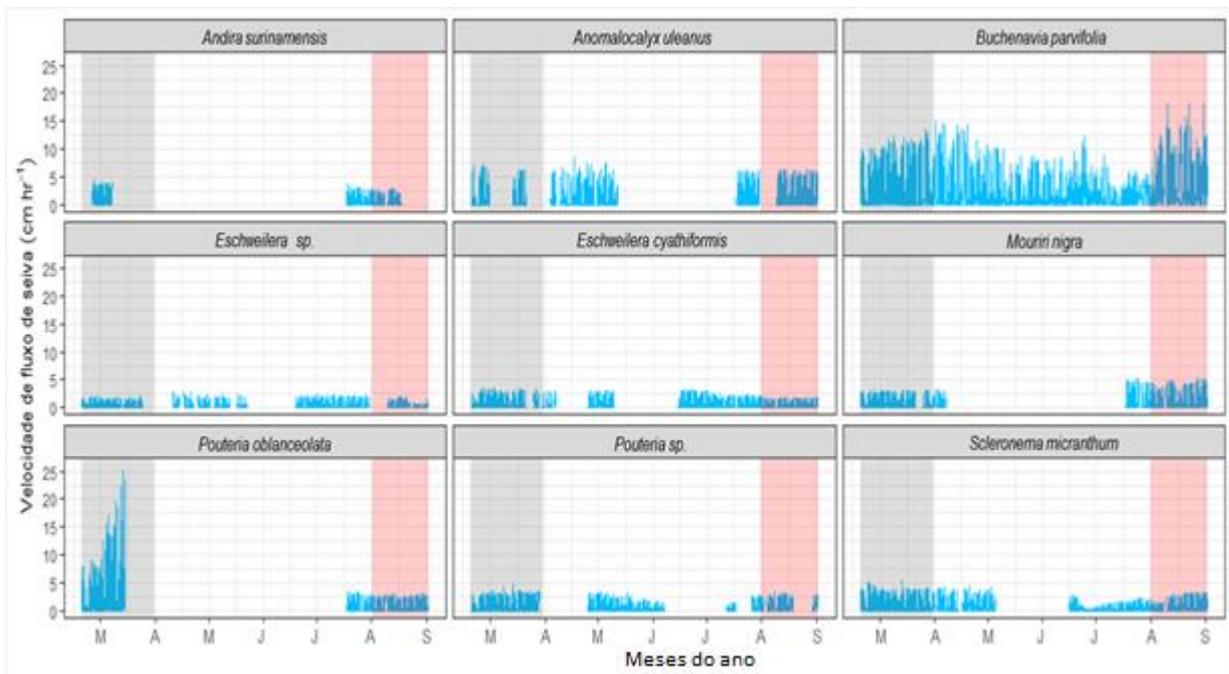


Figura 8. Variação dos padrões (amplitude) de velocidade de fluxo de seiva dos indivíduos em resposta aos períodos sazonais analisados. A faixa cinza representa o período chuvoso (19 de fevereiro a 31 de março); a faixa vermelho claro, o período seco (01 de agosto a 02 de setembro).

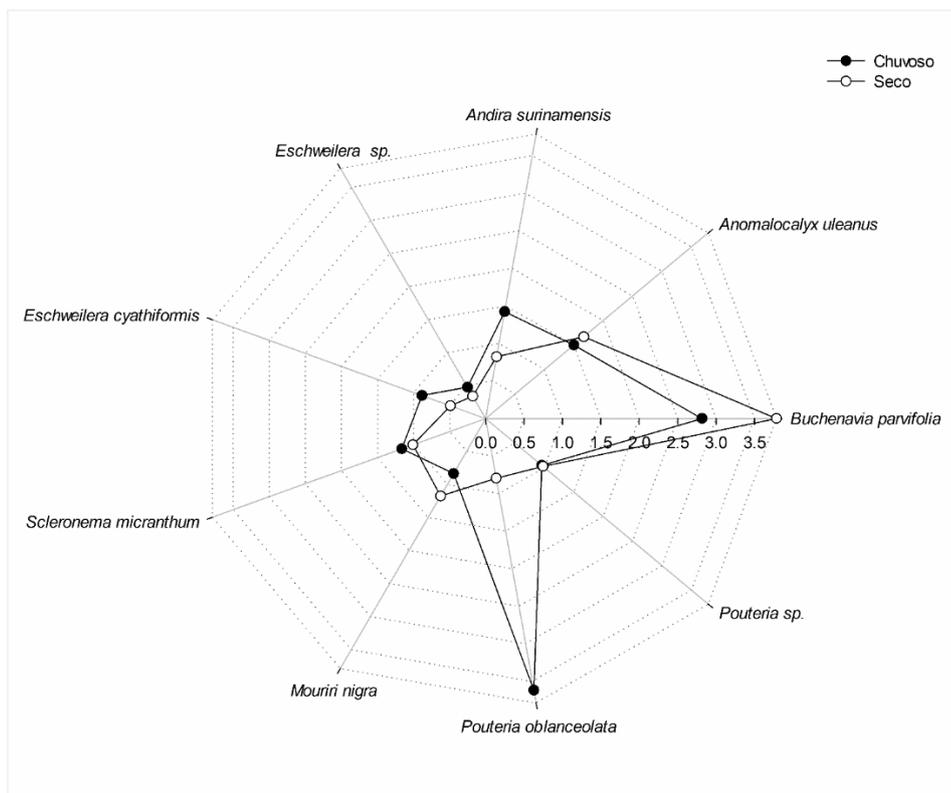


Figura 9. Variação da amplitude de velocidade de fluxo de seiva dos indivíduos em resposta aos períodos analisados (chuvoso e seco).

4.4. Características funcionais morfoanatômicas

Com base na avaliação das características morfoanatômicas, observou-se diferentes traços funcionais entre os indivíduos. A área foliar específica (AFE) entre os indivíduos variou de 75,7 a 224,9 cm² g⁻¹, sendo o menor valor para a espécie *Eschweilera cyathiformis* e o maior valor para a espécie *Buchenavia parvifolia*. A variação na altura ocorreu de 15,9 a 27,9 m para *Buchenavia parvifolia* e *Scleronema micranthum*, respectivamente. Em relação à frequência de vasos, os valores foram de 15,1 a 106,5 n^o mm⁻², sendo o menor valor correspondente a espécie *Buchenavia parvifolia* e o maior valor para a espécie *Eschweilera cyathiformis* (anatomia do xilema do galho, Figura 10). Na densidade estomática, variou de 192,2 a 534,2 n^o mm⁻² nas espécies *Buchenavia parvifolia* e *Eschweilera sp.*, (anatomia da epiderme foliar, Figura 11), respectivamente. Quanto a variação dos valores das demais características funcionais, estes podem ser visualizados na Tabela 4.

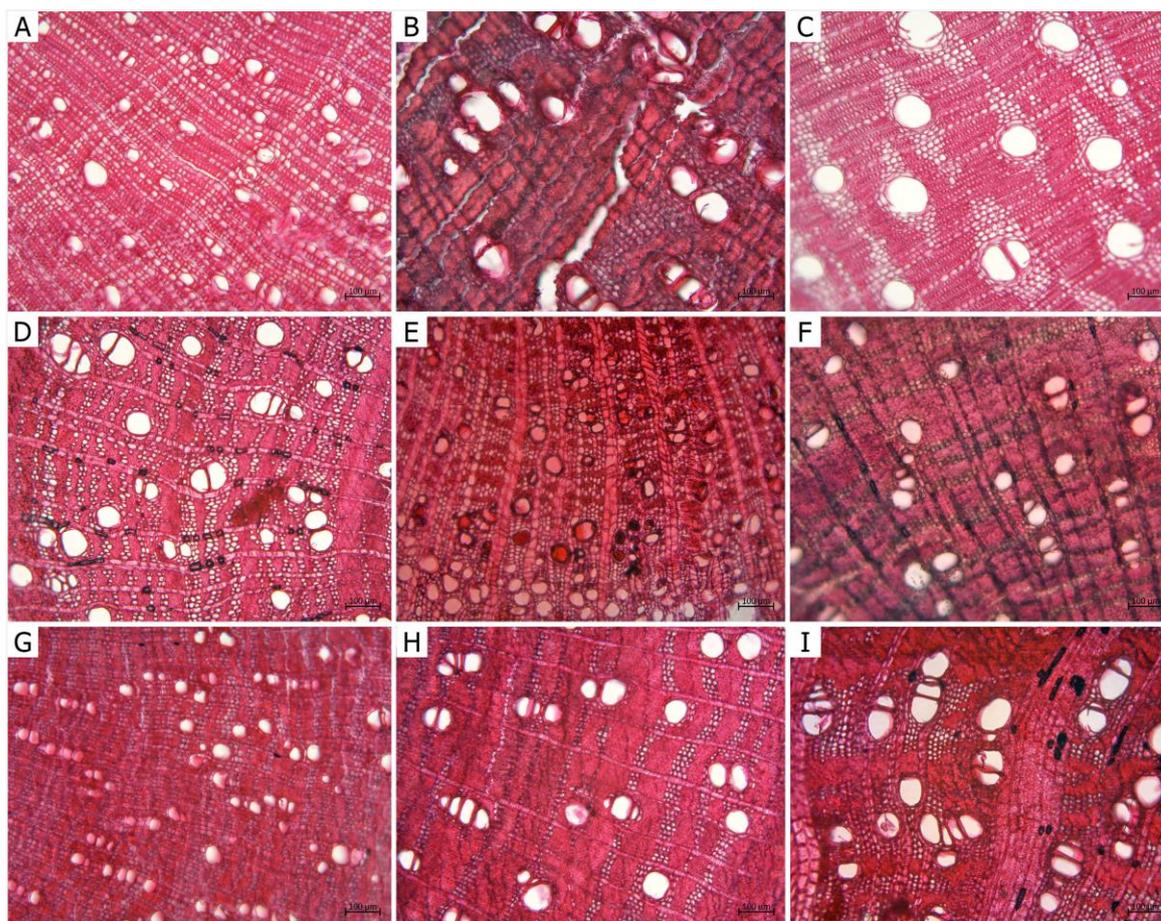


Figura 10. Anatomia do xilema do galho (secção transversal) das espécies analisadas: A – *Anomalocalyx uleanus*, B – *Andira surinamensis*, C – *Buchenavia parvifolia*, D – *Eschweilera* sp., E – *Eschweilera cyathiformis*, F – *Mouriri nigra*, G – *Pouteria oblanceolata*, H – *Pouteria* sp., I – *Scleronema micranthum*. Barra de escala = 100 µm.

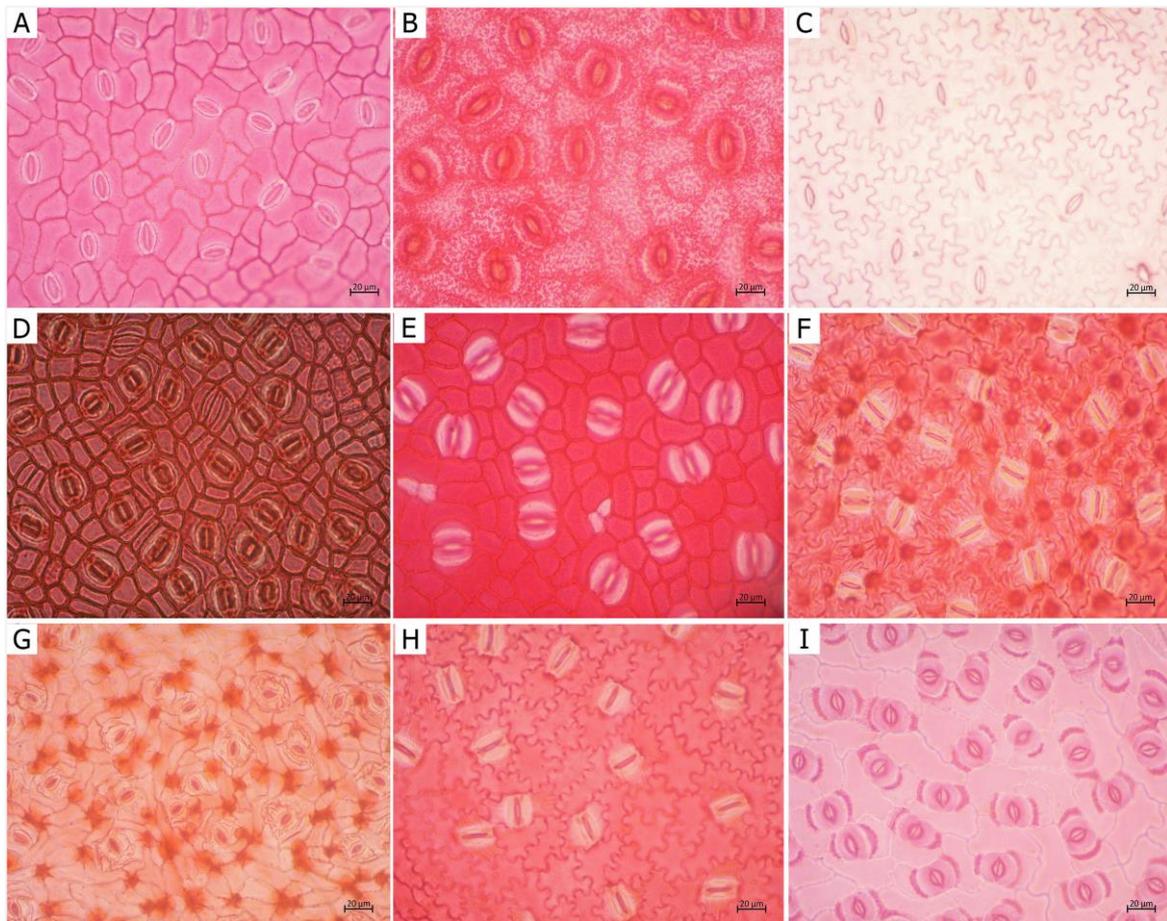


Figura 11. Anatomia da epiderme foliar (face abaxial) das espécies analisadas: A – *Andira surinamensis*, B – *Anomalocalyx uleanus*, C – *Buchenavia parvifolia*, D – *Eschweilera* sp., E – *Eschweilera cyathiformis*, F – *Mouriri nigra*, G – *Pouteria oblanceolata*, H – *Pouteria* sp., I – *Scleronema micranthum*. Barra de escala = 20 µm.

Tabela 4: Velocidade média diária de fluxo de seiva por período e características funcionais. Os valores são a média \pm desvio padrão, sendo o desvio apresentado quando mais de uma medida foi realizada para cada parâmetro.

Família/espécie	Velocidade da seiva (cm hr ⁻¹) Período: chuvoso	Velocidade da seiva (cm hr ⁻¹) Período: seco	DAP (cm)	Altura (m)	Índice de Dawkins	Área foliar (cm ²)	Área foliar específica (cm ² g ⁻¹)	Densidade estomática (nº mm ⁻²)	Tamanho estomático (µm)	Densidade do xilema do galho (g cm ⁻³)	Diâmetro de vasos (µm)	Frequência de vasos (nº mm ⁻²)
COMBRETACEAE												
<i>Buchenavia parvifolia</i> Ducke	2,82 \pm 0,98	3,79 \pm 1,23	18,56	15,9	3	6,34 \pm 1,41	224,92 \pm 46,29	192,17 \pm 27,24	25,60 \pm 0,48	0,66 \pm 0,004	102,40 \pm 12,12	15,11 \pm 0,65
EUPHORBIACEAE												
<i>Anomalocalyx uleanus</i> (Pax & K.Hoffm.) Ducke	1,50 \pm 0,51	1,67 \pm 0,37	38,61	16,9	3	75,47 \pm 21,75	88,70 \pm 3,07	270,00 \pm 10,91	28,19 \pm 0,93	0,71 \pm 0,033	45,21 \pm 10,52	34,20 \pm 6,80
FABACEAE												
<i>Andira surinamensis</i> (Bondt) Spilg	1,42 \pm 0,15	0,82 \pm 0,18	30,75	20,6	4	41,36 \pm 9,82	123,51 \pm 11,27	388,18 \pm 33,66	21,23 \pm 0,20	0,71 \pm 0,019	81,71 \pm 14,47	26,44 \pm 5,11
LECYTHIDACEAE												
<i>Eschweilera</i> sp.	0,47 \pm 0,09	0,34 \pm 0,14	23,55	22,5	3	44,80 \pm 6,78	77,15 \pm 8,72	534,23 \pm 64,86	24,13 \pm 1,94	0,73 \pm 0,029	60,21 \pm 11,64	40,23 \pm 2,40
<i>Eschweilera cyathiformis</i> S.A.Mori.	0,88 \pm 0,19	0,49 \pm 0,09	35,78	25,9	5	41,25 \pm 7,77	75,74 \pm 5,63	292,10 \pm 32,14	25,60 \pm 0,18	0,59 \pm 0,038	47,11 \pm 10,80	106,52 \pm 20,83
MALVACEAE												
<i>Scleronema micranthum</i> (Ducke) Ducke	1,16 \pm 0,28	1,01 \pm 0,21	48,38	27,9	4	74,60 \pm 32,94	90,57 \pm 3,18	489,07 \pm 53,33	20,91 \pm 0,90	0,68 \pm 0,080	76,95 \pm 11,65	32,48 \pm 2,36
MELASTOMATACEAE												
<i>Mouriri nigra</i> (DC.)	0,83 \pm 0,21	1,17 \pm 0,31	22,60	18,4	4	53,37 \pm 9,53	95,60 \pm 7,89	268,08 \pm 28,39	23,35 \pm 0,05	0,78 \pm 0,009	57,07 \pm 8,83	40,79 \pm 3,93
SAPOTACEAE												
<i>Pouteria oblanceolata</i> Pires	3,61 \pm 1,64	0,79 \pm 0,15	18,4	22	3	71,31 \pm 21,59	125,03 \pm 5,59	407,40 \pm 23,12	13,33 \pm 0,50	0,76 \pm 0,025	38,69 \pm 5,54	92,54 \pm 2,36
<i>Pouteria</i> sp.	0,96 \pm 0,22	0,98 \pm 0,19	22,2	20	2	49,64 \pm 11,12	93,33 \pm 8,32	203,22 \pm 14,27	16,48 \pm 0,03	0,75 \pm 0,003	63,70 \pm 8,64	32,29 \pm 2,12

4.5. *Relação da velocidade do fluxo de seiva com as características funcionais em resposta aos períodos sazonais*

A relação da velocidade do fluxo de seiva com as características funcionais morfoanatômicas diferiu entre os períodos analisados, sendo as relações mais significativas no período seco (Figura 12 B). No período chuvoso, a área foliar específica foi a única variável funcional preditora da velocidade de fluxo de seiva, tendo uma forte correlação positiva e significativa ($r = 0,80$, $p = 0,009$), obtendo os seguintes parâmetros na análise de regressão: $R^2 = 0,64$, $p = 0,009$ (Figura 13 C).

No período seco, as características funcionais que tiveram relação com a velocidade do fluxo de seiva foram: área foliar específica ($r = 0,71$, $p = 0,03$), altura ($r = -0,67$, $p = 0,04$) e frequência de vasos ($r = -0,69$, $p = 0,04$), todas apresentando uma forte correlação com a variável resposta. As variáveis relacionadas à arquitetura hidráulica (altura e frequência de vasos) tiveram correlação negativa com a velocidade do fluxo de seiva (Figura 12 B). Os parâmetros obtidos na análise de regressão para essas relações, tendo as seguintes variáveis predictoras, foram: altura: $R^2 = 0,45$, $p = 0,04$; e frequência de vasos: $R^2 = 0,47$, $p = 0,04$ (Figura 13 A e B). Além dessas características, observou-se também uma correlação negativa entre a velocidade do fluxo de seiva e a densidade estomática no período seco, ($r = -0,62$, $p = 0,07$, Figura 12 B e 13 D).

Dentre as variáveis funcionais predictoras, houve forte correlação negativa entre o diâmetro e frequência de vasos ($r = -0,84$, $p = 0,004$) e entre a área foliar e o diâmetro de vasos ($r = -0,67$, $p = 0,04$). Tais relações obtiveram os seguintes parâmetros na análise de regressão: diâmetro e frequência de vasos: $R^2 = 0,71$, $p = 0,004$; área foliar e diâmetro de vasos: $R^2 = 0,45$, $p = 0,04$ (Figura 14 A e B).

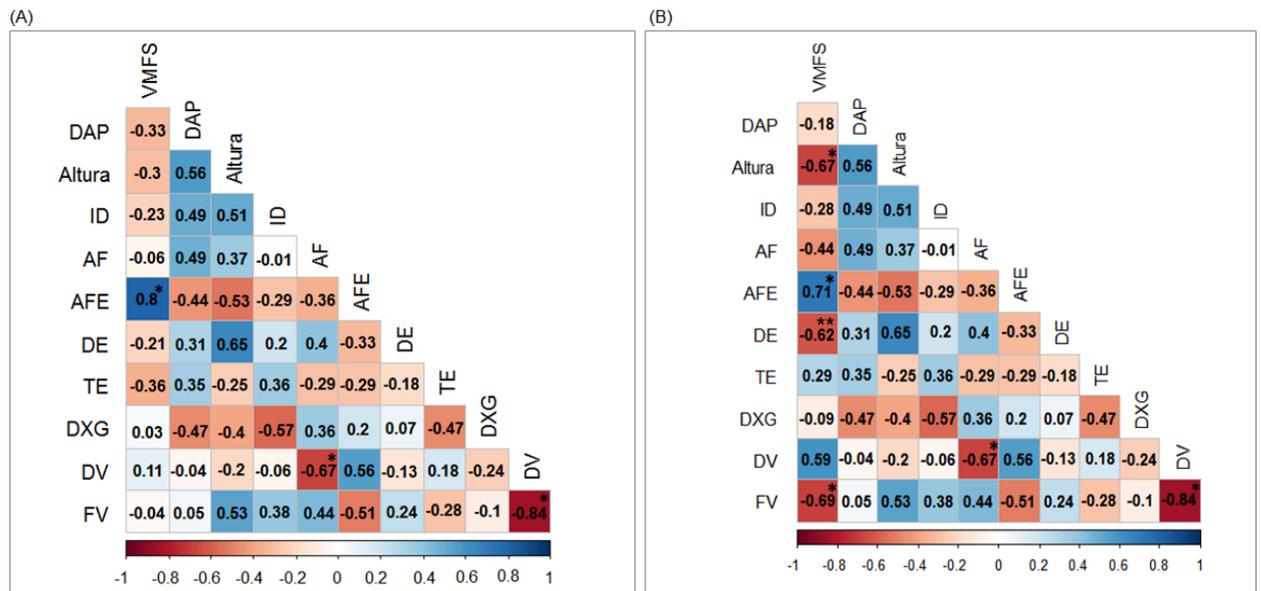


Figura 12. Matriz de correlação de Pearson entre a velocidade do fluxo de seiva e as características funcionais no período chuvoso (A) e seco (B): (*) e (**) indicam os níveis de significância de p-valor < 0,05 e 0,10, respectivamente. Abreviações: VMFS – velocidade média de fluxo de seiva, DAP – Diâmetro a altura padrão, ID – Índice de Dawkins, AF – área foliar, AFE – área foliar específica, DE – densidade estomática, TE – tamanho estomático, DXG – densidade do xilema do galho, DV – diâmetros médio de vasos e FV – frequência de vasos.

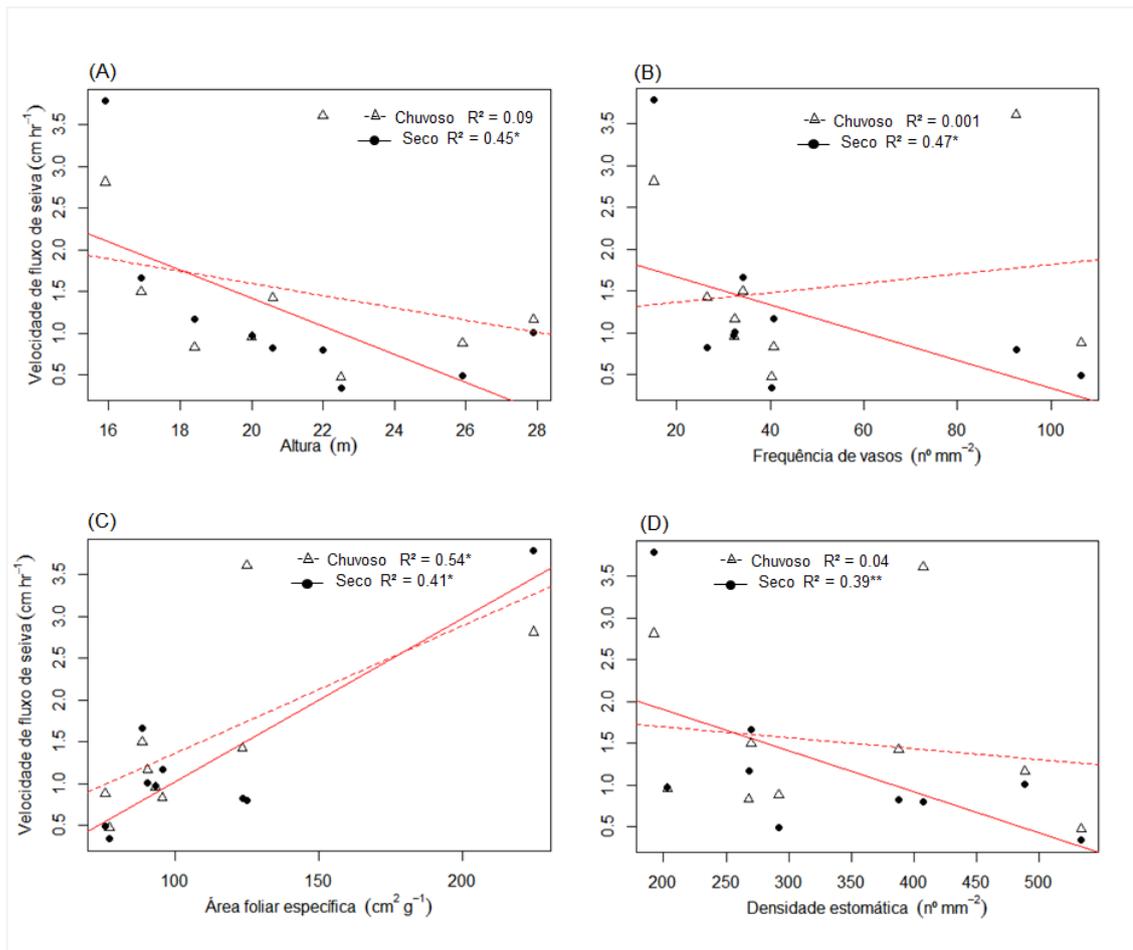


Figura 13. Relação entre a velocidade de fluxo de seiva e as características funcionais analisadas por período (chuvoso e seco). Figura (A) velocidade de fluxo de seiva e altura, (B) velocidade de fluxo de seiva e frequência de vasos, (C) velocidade de fluxo de seiva e área foliar específica, (D) velocidade de fluxo de seiva e densidade estomática. (*) e (**) indicam os níveis de significância de p-valor < 0,05 e 0,10, respectivamente.

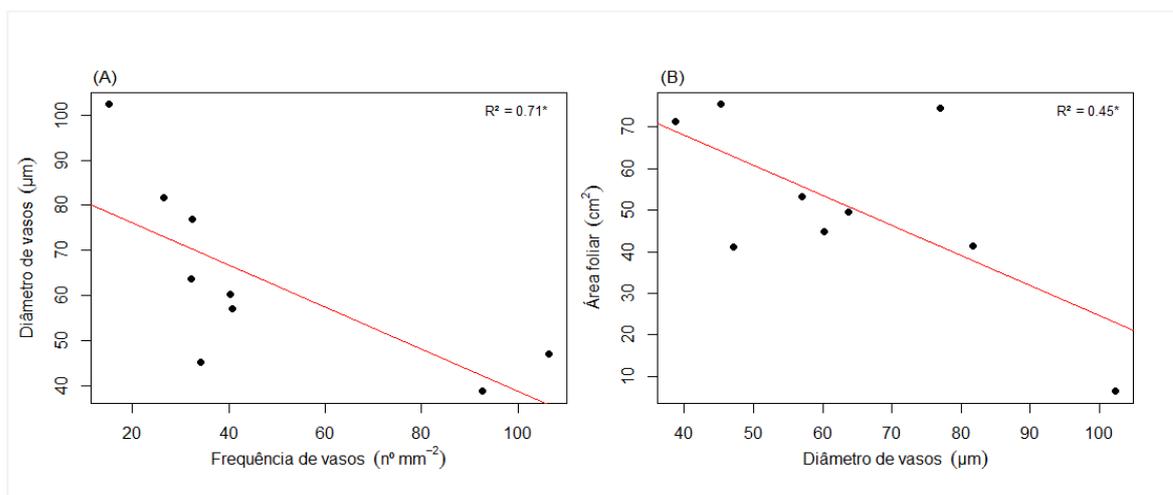


Figura 14. Gráfico de regressão entre as características funcionais durante o período seco. (A) relação entre diâmetro de vasos e frequência de vasos e (B) relação entre área foliar e diâmetro de vasos. (*) indica o nível de significância de p-valor < 0,05.

5. DISCUSSÃO

5.1. *Variação sazonal dos fatores ambientais que direcionam o transporte de seiva*

Os principais fatores ambientais que regulam a velocidade do fluxo de seiva mudam ao longo dos períodos sazonais, com um período chuvoso mais extenso e um período seco curto. Apesar de alguns trabalhos relatarem um único fator principal que direciona o fluxo de seiva (PIERUSCHKA *et al.*, 2010; MA *et al.*, 2017), outros trabalhos também têm demonstrado que os fatores podem variar de acordo com determinadas variações climáticas (LIU *et al.*, 2012; YIN *et al.*, 2013; TIE *et al.*, 2017). No período chuvoso, dentre as variáveis analisadas (DPV, temperatura, radiação solar e umidade do solo), o principal fator direcionador identificado foi a radiação solar. Tal resultado corrobora com estudos anteriores que têm demonstrado que a radiação é um dos fatores-chave que atuam em processos biofísicos de direcionamento de padrões de uso da água em ecossistemas florestais (CHANG *et al.*, 2014; MA *et al.*, 2017; TIE *et al.*, 2017; BRUM *et al.*, 2018).

O destaque da radiação solar como fator significativo na dinâmica da velocidade de seiva no período chuvoso pode estar associado à hipótese de redução desse recurso nesse período, dado ao aumento da quantidade de cobertura de nuvens, ocasionada pelas mudanças na sazonalidade por alterações espaciais e temporais nas condições meteorológicas na região amazônica (FISCH *et al.*, 1988; GRAHAM *et al.*, 2003), onde leva também a uma redução da temperatura e déficit de pressão de vapor (ARAÚJO *et al.*, 2002).

A radiação solar é uma fonte de energia para o processo fotossintético, o qual possui uma forte relação direta com a transpiração da planta (LAMBERS *et al.*, 2008). Logo, pequenas variações na sua disponibilidade resultam em forte estímulo a respostas fisiológicas nas plantas afetando a fotossíntese e condutância estomática (MARENCO *et al.*, 2014). Trabalhos têm evidenciado que, em florestas tropicais, a radiação é considerada um fator limitante para produtividade máxima do ecossistema devido a limitação de assimilação de CO₂ (GRAHAM *et al.*, 2003; WAGNER *et al.*, 2017). Nesse sentido, sua redução no período chuvoso pode fazer com que se torne um recurso direcionador da dinâmica da velocidade de transporte de seiva.

O DPV foi o principal fator direcionador da velocidade de seiva no período seco, sendo uma variável acoplada que descende da temperatura e da umidade do ar, onde nesse período ocorre um aumento da temperatura e uma diminuição na umidade do ar. Assim, quando ocorre um acréscimo do DPV no período seco, há um aumento na demanda evaporativa da atmosfera (ARAÚJO *et al.*, 2002), afetando diretamente a velocidade de seiva, pois esse fator microclimático é considerado a força motriz da transpiração dos vegetais, uma vez que estimula o aumento da diferença de gradiente de potencial hídrico entre a folha e a atmosfera (LAMBERS *et al.*, 2008). Diversos trabalhos têm relatado a forte influência do DPV sobre a taxa de transpiração em florestas tropicais (O'BRIEN *et al.*, 2004; KURNET *et al.*, 2017; DA COSTA *et al.*, 2017; BRETTFELD *et al.*, 2018). Estudo recente acerca do efeito do fenômeno de seca extrema (El Niño) sobre as taxas de transpiração de espécies arbóreas na Amazônia Oriental, demonstrou que o DPV e a radiação solar são fatores que mais influenciam o consumo de água pelas árvores comparados à disponibilidade de água no solo (BRUM *et al.*, 2018). Portanto, os fatores ambientais que modulam a velocidade do fluxo de seiva em árvores de um sítio na Amazônia Central diferem em resposta ao período sazonal.

5.2. *Mudanças nos padrões de velocidade do fluxo de seiva em resposta aos períodos sazonais*

Observamos que indivíduos arbóreos co-habitando uma área de platô, sujeitos aos mesmos fatores ambientais (radiação solar e déficit de pressão de vapor) que regulam a dinâmica da velocidade do fluxo de seiva, possuem diferentes padrões de resposta para a velocidade do fluxo de seiva ao longo dos períodos sazonais. Tal afirmação sobre os diferentes padrões de velocidade é corroborada por trabalhos recentes realizados em floresta tropical, especificamente na Amazônia Central, os quais têm demonstrado que determinados indivíduos de diferentes espécies arbóreas possuem padrões distintos de velocidade de transporte de seiva em respostas aos mesmos estímulos ambientais, como encontrado no presente trabalho (FONTES *et al.*, 2018; GIMENEZ *et al.*, 2019).

Os padrões podem estar relacionados à variação na composição funcional que trazem vantagens para determinadas espécies quanto à utilização dos recursos disponíveis (TAYLOR *et al.*, 2008), visto que as florestas tropicais são ambientes

heterogêneos com uma rica diversidade taxonômica e de atributos funcionais (TER STEEGE *et al.*, 2013). A diversidade de grupos e espécies pode influenciar na dinâmica da transpiração nesses ecossistemas, que pode ser observado por meio estudos em florestas tropicais onde os indivíduos de diferentes grupos e posições ecológicas, devido a estratificação do dossel da floresta, apresentaram diferentes taxas de consumo de água (APARECIDO *et al.*, 2016; KURNET *et al.*, 2017).

Os indivíduos avaliados no presente estudo mudaram seus padrões de magnitude de velocidade do fluxo de seiva em resposta ao período sazonal, no qual as mudanças nas condições climáticas evidenciaram que esses padrões estão ligados aos mecanismos de resposta das espécies, com indivíduos apresentando redução e/ou aumento na velocidade de seiva no período seco quando comparados com o período chuvoso. Tal observação pode estar associada às alterações nos padrões de consumo de água pelas árvores em virtude de mudanças na sazonalidade (MEINZER *et al.*, 1999). Essas mudanças nos padrões de velocidade de transporte de seiva das espécies pode ser corroborada por recente trabalho sobre os efeitos do El Niño nas relações hídricas das árvores, em que os autores demonstraram que os indivíduos reduziram a velocidade de seiva após o evento de seca extrema, a redução foi associada às características intrínsecas dos indivíduos, como a combinação da suscetibilidade a cavitação do xilema e o fechamento estomático (FONTES *et al.*, 2018). Outros aspectos que agem no direcionamento de mudanças do consumo de água, mas que não foram avaliados no presente estudo, são a fenologia e a profundidade das raízes das espécies (BRAGA *et al.*, 2016; BUTZ, *et al.*, 2018; BRUM *et al.*, 2019).

O nosso estudo demonstra que os indivíduos arbóres analisados possuem diferentes respostas para a velocidade do fluxo de seiva ao mesmo direcionador ambiental durante os períodos sazonais, e isso deve ser levado em consideração nos estudos sobre processos hidrológicos que ocorrem em florestas tropicais para podermos melhor compreender as estratégias vegetais de utilização da água e o papel da floresta nas questões climáticas.

5.3. *Relação da velocidade do fluxo de seiva com as características funcionais em resposta aos períodos sazonais*

Observamos que o ambiente, através de alterações nos fatores

microclimáticos, exerce pressões sobre os indivíduos, fazendo com que certas características sejam requeridas para aclimatação às condições ambientais predominantes em um determinado período sazonal. No período chuvoso, por exemplo, a única característica que teve relação com a velocidade média de fluxo de seiva (VMFS) foi a área foliar específica (AFE), na qual os indivíduos com uma maior AFE tiveram maior VMFS.

A relação entre AFE e VMFS durante a estação chuvosa pode estar associada com implicações ecológicas dessa característica, uma vez que representa a proporção de alocação de carbono em área de superfície foliar para captação de luz e biomassa de tecido foliar (MARAÑÓN; GRUBB 1993; EVANS; POORTER 2011), sendo fortemente influenciada por mudanças na disponibilidade de irradiância (EVANS; POORTER 2011; GRATANI *et al.*, 2014).

Como discutido anteriormente, a radiação é o fator chave para a dinâmica da velocidade do fluxo de seiva (ver CHANG *et al.*, 2014, TIE *et al.*, 2017, BRUM *et al.*, 2018), atuando como limitante para a produtividade máxima do ecossistema (ver GRAHAM *et al.*, 2003; WAGNER *et al.*, 2017). Logo, a AFE parece ser uma característica direcionadora da VMFS no período chuvoso já que, nesse período, ocorre uma redução desse recurso; então, como estratégias de sobrevivência e crescimento, os indivíduos otimizam a captação de luz a partir do incremento em AFE. Alguns trabalhos apontam uma estreita relação entre AFE e fotossíntese (REICH *et al.*, 1999; MARENCO *et al.*, 2005; BARROS *et al.*, 2020); desta forma, nossa associação de que a AFE é uma característica direcionadora da VMFS se baseia no fato de que a fotossíntese possui relação direta com a transpiração em florestas tropicais (LAMBERS *et al.*, 2008, WU *et al.*, 2016; TAN *et al.*, 2019).

As mudanças sazonais dos fatores climáticos (e.g. aumento do DPV, Radiação e temperatura no período seco) podem selecionar características dos indivíduos que estão relacionadas com a arquitetura e segurança hidráulica. Em nosso estudo, durante o período seco, as principais relações ocorreram entre a VMFS e a altura, frequência de vasos (FV) e densidade estomática (DE). A altura das árvores tem sido demonstrada como um forte fator de direcionamento do fluxo de seiva, em que indivíduos mais altos apresentam maiores taxas de fluxo de seiva (MOTZER *et al.*, 2005; TFWALA *et al.*, 2019). A relação demonstrada nesses trabalhos é possível pois esse parâmetro fisiológico é obtido por meio da velocidade de transporte de seiva com

a área do xilema ativo. Haja vista, que os indivíduos mais altos possuem um maior diâmetro e, como consequência do tamanho em diâmetro, tendem a ter uma maior área condutiva no xilema (APARECIDO *et al.*, 2019), fazendo com que esses indivíduos tenham maiores taxas fluxos de seiva devido ao aumento da área de transporte (MEINZER *et al.*, 2001; BERRY *et al.*, 2018; CHEN *et al.*, 2020). No entanto, em nosso trabalho, observamos que a velocidade do fluxo de seiva tende a ser menor nos indivíduos mais altos. Dentre os fatores que poderiam explicar essa relação, destaca-se o fato de que essa relação inversa entre a velocidade do fluxo de seiva e o tamanho da árvore pode estar associada à restrição hidráulica no xilema causada pelo incremento em altura (RYAN; YODER 1997; MEINZER *et al.*, 2001). Outra observação, que corrobora nossos resultados, é a relação entre altura e AFE, na qual os indivíduos menores possuem uma maior AFE (ROZENDAAL *et al.*, 2006; LIU *et al.*, 2010), em que os indivíduos com maiores AFE tiveram maiores velocidades de fluxo de seiva. Isso pode ser corroborado devido à altura ser uma característica morfológica que está ligada ao grau de exposição da copa a fatores microclimáticos (Radiação e DPV) (GOLDSTEIN *et al.*, 1998). Logo, os indivíduos expostos a essas condições precisam utilizar determinadas características para uma melhor eficiência no uso do recurso.

Característica associada à eficiência e segurança hidráulica foi requerida para um período onde ocorre um aumento nos fatores que estimulam a dinâmica do fluxo de seiva (e.g. radiação, DPV), como demonstrado pela relação encontrada entre VMFS e frequência de vasos (FV), em que os indivíduos com maiores FV tiveram menor velocidade de seiva. Essa relação inversa pode estar associada ao *trade off* entre segurança e eficiência hidráulica, o qual ocorre pela relação inversa entre FV e diâmetro de vasos (DV) (POORTER *et al.*, 2010; COSME *et al.*, 2017). Tal relação também foi demonstrada no presente trabalho. Logo, por questões de segurança hidráulica, os indivíduos com maiores frequências de vasos tendem a possuí-los com diâmetros médio menores, pois vasos com esses diâmetros são mais resistentes ao fenômeno de embolismo pela quebra da coluna de água (cavitação) causada pelo aumento da tensão nos vasos xilemáticos provocada pelo processo de transpiração (MAHERALI; DELUCIA *et al.*, 2000).

Sendo assim, com as mudanças sazonais que acentuam o aumento da demanda evaporativa na atmosfera, estimulando o processo de transpiração, criam-

se pressões nos indivíduos à utilização de característica de segurança hidráulica (aqui citada FV) para uma melhor eficiência na utilização do recurso hídrico. Diversos trabalhos têm descrito a importância das características anatômicas hidráulicas da planta em resposta aos efeitos das mudanças nas condições ambientais como, por exemplo, em fenômenos com alto déficit hídrico e aumento dos fatores climáticos, no quais a principal causa da mortalidade dos indivíduos está ligada à vulnerabilidade, à falha no mecanismo hidráulico do xilema (JACOBSEN *et al.*, 2007, ALLEN *et al.*, 2010; ROWLAND *et al.*, 2015). Além da importância dessas características no desenvolvimento da planta (crescimento e sobrevivência), outro parâmetro importante que compõe o sistema hidráulico da planta são os estômatos (SKELTON *et al.*, 2015). Portanto, a coordenação entre essas duas características funcionais é importante no desempenho dos indivíduos perante a utilização do recurso hídrico, como podemos observar pela relação inversa encontrada entre VMFS e a densidade estomática (DE) no período seco, demonstrando que tal característica que regula a eficiência no uso da água é requerida nesse período. Podemos observar uma redução de velocidade do fluxo de seiva dos indivíduos ao ponto que ocorre aumento da densidade estomática. Isso pode estar relacionado ao fato de que espécies com maiores valores de DE possuem um maior controle da condutância estomática, tornando-se mais eficiente no processo de transpiração (ICHIE *et al.*, 2016; ADAMS *et al.*, 2017). Tal característica foliar pode sofrer modificações por ser altamente plástica em resposta aos estímulos ambientais, principalmente a irradiância, para um ajuste fisiológico do aumento da eficiência no uso da água (HETHERINGTON; WOODWARD *et al.*, 2003; BERTOLINO *et al.*, 2019). Nesse sentido, a posição ecológica dos indivíduos, usando como critério a altura total, pode influenciar mudanças na DE. Alguns trabalhos demonstram que espécies expostas a um alto grau de irradiância possuem maior densidade estomática quando comparada com espécies expostas a condições contrárias (CAMARGO *et al.*, 2011; ICHIE *et al.*, 2016).

Portanto, o nosso estudo destaca a importância das características xilemáticas e foliares medidas em nível de indivíduo para prever padrões e estratégias de consumo de água em florestas tropicais.

6. CONCLUSÃO

As mudanças na dinâmica da velocidade do fluxo de seiva são controladas por fatores ambientais dependentes do período sazonal. A radiação solar é o principal fator ambiental que direciona a velocidade de seiva no período chuvoso. Por outro lado, o DPV é o fator chave que impulsiona a dinâmica temporal da velocidade de seiva durante o período seco.

Os indivíduos arbóreos co-habitando uma área de platô com condições ambientais semelhantes possuem diferentes padrões de uso da água, como determinado pela velocidade de transporte de seiva xilemática. Tais padrões estão correlacionados com características funcionais que otimizam a captação de luz (área foliar específica) durante a estação chuvosa e à arquitetura e eficiência hidráulica (altura, frequência de vasos e densidade estomática), que aumentam a eficiência no uso da água durante a estação seca. Portanto, as pressões ambientais em resposta às mudanças sazonais do microclima regulam a participação de diferentes características funcionais que garantem eficiência no uso dos recursos hídricos ao longo do tempo.

7. REFERÊNCIAS

- ADAMS, H. D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nature ecology & evolution**, v. 1, n. 9, p. 1285-1291, 2017.
- ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest ecology and management**, v. 259, n. 4, p. 660-684, 2010.
- ANDRADE, J. L. et al. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 282-289, 2005.
- ANDREAE, M. O. et al. Biogeochemical cycling of carbon, water, energy, trace gases, and aerosols in Amazonia: The LBA-EUSTACH experiments. **Journal of Geophysical Research: Atmospheres**, v. 107, n. D20, p. LBA 33-1-LBA 33-25, 2002.
- APARECIDO, L. M. T. et al. Comparison of tree transpiration under wet and dry canopy conditions in a Costa Rican premontane tropical forest. **Hydrological processes**, v. 30, n. 26, p. 5000-5011, 2016.
- ARAÚJO, A. C. et al. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. **Journal of Geophysical Research: Atmospheres**, v. 107, n. D20, p. LBA 58-1-LBA 58-20, 2002.
- BARROS, V. et al. Different resource-use strategies of invasive and native woody species from a seasonally dry tropical forest under drought stress and recovery. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 147, p. 181-190, 2020.
- BARTON, K.; BARTON, M. K. Package 'MuMIn'. **R package version**, v. 1, n. 6, 2019.
- BERRY, Z. C. et al. Why size matters: the interactive influences of tree diameter distribution and sap flow parameters on upscaled transpiration. **Tree physiology**, v. 38, n. 2, p. 263-275, 2018.
- BERTOLINO, L. T.; CAINE, R. S.; GRAY, J. E. Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. **Frontiers in plant science**, v. 10, 2019.
- BHUSAL, N.; HAN, S.; YOON, T. Impact of drought stress on photosynthetic response, leaf water potential, and stem sap flow in two cultivars of bi-leader apple trees (*Malus domestica* Borkh.). **Scientia Horticulturae**, v. 246, p. 535-543, 2019.
- BRAGA, N. S. et al. Weak relationships between leaf phenology and isohydric and anisohydric behavior in lowland wet tropical forest trees. **Biotropica**, v. 48, n. 4, p. 453-464, 2016.

BRETFELD, M; EWERS, B. E.; HALL, J. S. Plant water use responses along secondary forest succession during the 2015–2016 El Niño drought in Panama. **New Phytologist**, v. 219, n. 3, p. 885-899, 2018.

BRUM, M. et al. ENSO effects on the transpiration of eastern Amazon trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 373, n. 1760, p. 20180085, 2018.

BRUM, M. et al. Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 1, p. 318-333, 2019.

BUCCI, S. J. et al. Hydraulic differences along the water transport system of South American Nothofagus species: do leaves protect the stem functionality?. **Tree physiology**, v. 32, n. 7, p. 880-893, 2012.

BUTZ, P. et al. Tree responses to moisture fluctuations in a neotropical dry forest as potential climate change indicators. **Ecological Indicators**, v. 83, p. 559-571, 2017.

BUTZ, P. et al. Tree water use patterns as influenced by phenology in a dry forest of southern Ecuador. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 945, 2018.

CAMARGO, M. A. B.; MARENCO, R. A. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. **Acta Amazonica**, v. 41, n. 2, p. 205-212, 2011.

CARNEIRO, V. M. C. **Composição Florística e Análise Estrutural da Floresta Primária de Terra Firme na Bacia do Rio Cuieiras, Manaus - AM**. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 2004.

CHANG, X.; ZHAO, W.; HE, Z. Radial pattern of sap flow and response to microclimate and soil moisture in Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) in the upper Heihe River Basin of arid northwestern China. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 187, p. 14-21, 2014.

CHEN, L. et al. Biophysical control of whole tree transpiration under an urban environment in Northern China. **Journal of Hydrology**, v. 402, n. 3-4, p. 388-400, 2011.

CHEN, Z. et al. Biophysical controls on nocturnal sap flow in plantation forests in a semi-arid region of northern China. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 284, p. 107904, 2020.

DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Tree growth, wood and bark water content of 28 Amazonian tree species in response to variations in rainfall and wood density. **iForest-Biogeosciences and Forestry**, v. 9, n. 3, p. 445, 2016.

DRAGONI, D.; LAKSO, A. N.; PICCIONI, R. M. Transpiration of apple trees in a humid climate using heat pulse sap flow gauges calibrated with whole-canopy gas exchange chambers. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 130, n. 1-2, p. 85-94,

2005.

DUJARDIN, E.P. Eine neue HolzZellulosenfaerbung. *Mikrokosmos*, n. 53, p. 94, 1964.

EVANS, J.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. ***Plant, Cell & Environment***, v. 24, n. 8, p. 755-767, 2001.

FATICHI, S.; PAPPAS, C. Constrained variability of modeled T: ET ratio across biomes. ***Geophysical Research Letters***, v. 44, n. 13, p. 6795-6803, 2017.

FISCH, G., MARENGO, J. A., NOBRE, C.A. Uma Revisão Geral do Clima da Amazônia. *Acta Amazônica*, 28, 101-126. 1998.

FISHER, Joshua B. et al. The land-atmosphere water flux in the tropics. ***Global Change Biology***, v. 15, n. 11, p. 2694-2714, 2009.

FONTES, C. G. et al. Dry and hot: the hydraulic consequences of a climate change-type drought for Amazonian trees. ***Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences***, v. 373, n. 1760, 2018.

FU, X. et al. Coordination and trade-offs between leaf and stem hydraulic traits and stomatal regulation along a spectrum of isohydry to anisohydry. ***Plant, cell & environment***, 2019.

GIMENEZ, B. O. et al. Species-specific shifts in diurnal sap velocity dynamics and hysteretic behavior of ecophysiological variables during the 2015-2016 El Niño event in the Amazon forest. ***Frontiers in plant science***, v. 10, p. 830, 2019.

GOLDSTEIN, G. et al. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. ***Plant, Cell & Environment***, v. 21, n. 4, p. 397-406, 1998.

GOOD, S. P.; NOONE, D.; BOWEN, G. Hydrologic connectivity constrains partitioning of global terrestrial water fluxes. ***Science***, v. 349, n. 6244, p. 175-177, 2015.

GRAHAM, E. A. et al. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. ***Proceedings of the National Academy of Sciences***, v. 100, n. 2, p. 572-576, 2003.

GRANIER, A. A new method of sap flow measurement in tree stems. ***Ann For Sci***, v. 42, p. 193-200, 1985.

GRANIER, A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. ***Tree physiology***, v. 3, n. 4, p. 309-320, 1987.

GRANIER, A. Mesure du flux de sève brute dans le tronc du douglas par une

nouvelle method thermique. *Annales des Sciences Forestières*, v.44, p.1-14, 1987.

GRATANI, L. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany*, v. 2014, p. 1-17. 2014.

HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, v. 424, n. 6951, p. 901-908, 2003.

ICHIE, T. et al. Ecological distribution of leaf stomata and trichomes among tree species in a Malaysian lowland tropical rain forest. *Journal of plant research*, v. 129, n. 4, p. 625-635, 2016.

JACOBSEN, A. L. et al. Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California. *Ecological Monographs*, v. 77, n. 1, p. 99-115, 2007.

JONES, H. G. **Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology**. Second Edition. Cambridge University Press, 1992. 85 p.

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

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro: Edur, 1997.

KUME, T. et al. Less than 20-min time lags between transpiration and stem sap flow in emergent trees in a Bornean tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 148, n. 6-7, p. 1181-1189, 2008.

KUNERT, N. et al. A revised hydrological model for the Central Amazon: the importance of emergent canopy trees in the forest water budget. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 239, p. 47-57, 2017.

KUZNETSOVA, A.; BROCKHOFF, P. B.; CHRISTENSEN, R. H. B. lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *Journal of statistical software*, v. 82, n. 13, 2017.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. Plant Water Relations. In: **Plant Physiological Ecology**. New York: Springer New York, 2008. p. 163-223.

LIU, B.; ZHAO, W.; JIN, B. The response of sap flow in desert shrubs to environmental variables in an arid region of China. *Ecohydrology*, v. 4, n. 3, p. 448-457, 2011.

LIU, F. et al. Plant size effects on the relationships among specific leaf area, leaf nutrient content, and photosynthetic capacity in tropical woody species. *Acta Oecologica*, v. 36, n. 2, p. 149-159, 2010.

LUIZÃO, R. C.C et al. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, v. 10, n.

5, p. 592-600, 2004.

MA, C. et al. Environmental controls on sap flow in black locust forest in Loess Plateau, China. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 1-12, 2017.

MAFAKHERI, A. et al. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. **Australian journal of crop science**, v. 4, n. 8, p. 580, 2010.

MAHERALI, H.; DELUCIA, E. H. Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting climates. **Tree Physiology**, v. 20, n. 13, p. 859-867, 2000.

MARAÑÓN, T.; GRUBB, P. J. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. **Functional Ecology**, p. 591-599, 1993

MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. Specific leaf area and photosynthetic parameters of tree species in the forest understorey as a function of the microsite light environment in central Amazonia. **Journal of Tropical Forest Science**, p. 265-278, 2005.

MARENCO, R. A. et al. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Ceres**, v. 61, n. 7, 2015.

MCCULLOH, K. A. et al. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. **oecologia**, v. 167, n. 1, p. 27-37, 2011.

MEI, T. et al. Water use patterns of four tropical bamboo species assessed with sap flux measurements. **Frontiers in plant science**, v. 6, p. 1202, 2016.

MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; ANDRADE, J. L. Regulation of water flux through tropical forest canopy trees: do universal rules apply?. **Tree physiology**, v. 21, n. 1, p. 19-26, 2001.

MEINZER, F. C. et al. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. **Oecologia**, v. 121, n. 3, p. 293-301, 1999.

MOTZER, T. et al. Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. **Tree physiology**, v. 25, n. 10, p. 1283-1293, 2005.

SANTOS, V.A.H.F et al. Causes of reduced leaf-level photosynthesis during strong El Niño drought in a Central Amazon forest. **Global change biology**, v. 24, n. 9, p. 4266-4279, 2018.

O'BRIEN, J. J.; OBERBAUER, S. F.; CLARK, D. B. Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. **Plant, Cell & Environment**, v. 27, n. 5, p. 551-567, 2004.

OISHI, A. C.; HAWTHORNE, D. A.; OREN, R. Baseline: an open-source, interactive tool for processing sap flux data from thermal dissipation probes. *SoftwareX* 5: 139–143. 2016.

OREN, R. et al. Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest. ***Tree Physiology***, v. 19, n. 6, p. 337-347, 1999.

OREN, R.; PATAKI, D. E. Transpiration in response to variation in microclimate and soil moisture in southeastern deciduous forests. ***Oecologia***, v. 127, n. 4, p. 549-559, 2001.

PAN, Y. et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. ***Science***, p. 1201609, 2011.

PATAKI, D. E.; OREN, R.; SMITH, W. K. Sap flux of co-occurring species in a western subalpine forest during seasonal soil drought. ***Ecology***, v. 81, n. 9, p. 2557-2566, 2000.

PIERUSCHKA, R.; HUBER, G.; BERRY, J. A. Control of transpiration by radiation. ***Proceedings of the National Academy of Sciences***, v. 107, n. 30, p. 13372-13377, 2010.

PIMENTEL, J. S.; SILVA, T. J. A.; BORGES JUNIOR, J. C. F.; FOLEGATTI, M. V.; MONTENEGRO, A. A. A. Estimativa da transpiração em cafeeiros utilizando-se sensores de dissipação térmica. ***Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental***, v.14, p.187–195, 2010.

PINTO JR, O. B. et al. Transpiração pelo método da sonda de dissipação térmica em floresta de transição Amazônica-Cerrado. ***Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental-Agriambi***, v. 17, n. 3, 2013.

POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. ***New phytologist***, v. 185, n. 2, p. 481-492, 2010.

R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

REICH, P. B. et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. ***Ecology***, v. 80, n. 6, p. 1955-1969, 1999.

RODRIGUEZ-ZACCARO, F. D.; GROOVER, A. Wood and water: How trees modify wood development to cope with drought. ***Plants, People, Planet***, 2019.

ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. ***Nature***, v. 528, n. 7580, p. 119-122, 2015.

ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult

stature. **Functional Ecology**, v. 20, n. 2, p. 207-216, 2006.

RYAN, M. G.; YODER, B. J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. **Bioscience**, v. 47, n. 4, p. 235-242, 1997.

SACK, L. et al. Plant hydraulics as a central hub integrating plant and ecosystem function: meeting report for 'Emerging Frontiers in Plant Hydraulics' (Washington, DC, May 2015). **Plant, cell & environment**, v. 39, n. 9, p. 2085-2094, 2016.

SALATI, E. The forest and the hydrological cycle. The Geophysiology of Amazonia. RE Dickinson, Ed. 1987.

SHIPLEY, B. et al. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. **Oecologia**, v. 180, n. 4, p. 923-931, 2016.

SKELTON, R. P.; WEST, A. G.; DAWSON, T. E. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 18, p. 5744-5749, 2015.

STEPPE, K. et al. Sap flow as a key trait in the understanding of plant hydraulic functioning. **Tree physiology**, v. 35, n. 4, p. 341-345, 2015.

SUN, S. et al. Partitioning oak woodland evapotranspiration in the rocky mountainous area of North China was disturbed by foreign vapor, as estimated based on non-steady-state ¹⁸O isotopic composition. **Agricultural and forest meteorology**, v. 184, p. 36-47, 2014.

SYNNOTT, T. J. **A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests**. Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford, 1979.

TAN, Z. et al. Surface conductance for evapotranspiration of tropical forests: Calculations, variations, and controls. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 275, p. 317-328, 2019.

TAYLOR, D.; EAMUS, D. Coordinating leaf functional traits with branch hydraulic conductivity: resource substitution and implications for carbon gain. **Tree physiology**, v. 28, n. 8, p. 1169-1177, 2008.

TFWALA, C. M. et al. Whole tree water use: Effects of tree morphology and environmental factors. **Ecological Indicators**, v. 102, p. 366-373, 2019.

TIE, Q; et al. Environmental and physiological controls on sap flow in a subhumid mountainous catchment in North China. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 240, p. 46-57, 2017.

TURNER, N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and soil**, v. 58, n. 1-3, p. 339-366, 1981.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 1 maio 2007.

WAGNER, F. H. et al. Climate drivers of the Amazon forest greening. **PloS one**, v. 12, n. 7, 2017.

WU, J. et al. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. **Science**, v. 351, n. 6276, p. 972-976, 2016.