**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
Centro de Energia Nuclear na Agricultura**

**A composição isotópica do CO₂ respirado e sua variabilidade sazonal
na Amazônia Oriental**

Françoise Yoko Ishida

**Tese apresentada para obtenção do título de Doutor
em Ecologia Aplicada**

**Piracicaba
2007**

Françoise Yoko Ishida
Bióloga

**A composição isotópica do CO₂ respirado e sua variabilidade sazonal na
Amazônia Oriental**

Orientador:
Dr. **PLÍNIO BARBOSA DE CAMARGO**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ecologia Aplicada

Piracicaba
2007

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP

Ishida, Françoise Yoko

A composição isotópica de CO₂ respirado e sua variabilidade sazonal na
Amazônia Oriental / Françoise Yoko Ishida - - Piracicaba, 2007.
99 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2007.
Bibliografia.

1. Amazônia Oriental 2. Florestas tropicais 3. Isótopos estáveis 4 Mudanças
climáticas. I. Título

CDD 634.90913

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Ofereço e dedico as páginas a seguir aos
meus pais (Toshio & Yoshie),
irmãos (Clara, Eliza, Tom e Júlio - meu
caçula), sobrinhos (Alessandra e Leandro)
e avós Isamu & Emiko Saiki (*in memoriam*)
que mesmo distantes, sempre estão de
algum modo, junto a mim, dando apoio,
suporte e incentivo incomensuráveis da
expressão maior do amor ÁGAPE.

AGRADECIMENTOS

Certo dia o filósofo e poeta Ralph W. Emerson disse: “A glória da amizade não é a mão estendida, nem o sorriso carinhoso, nem mesmo a delícia da companhia. É a inspiração da alma que vem quando você descobre que alguém acredita e confia em você”. Estas palavras traduzem de forma inequívoca minha gratidão aos meus orientadores: *Plínio Barbosa de Camargo*, *Jean Pierre Ometto*, *James Ehleringer (Jim)* e *Luiz Antônio Martinelli (Zebu)*. Obrigada por toda a paciência e dedicação do início ao fim deste trabalho, que se tornou real com a ajuda de Deus e porque vocês um dia acreditaram em mim.

Ao projeto LBA (CD-02), pelo apoio logístico e concessão de auxílio a pesquisa durante 2 anos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de doutorado por 2 anos.

Ao curso de Pós-Graduação Interunidades “Ecologia Aplicada” da Esalq-CENA, pela oportunidade de fazer parte do corpo discente.

A cidade de Santarém do Pará, lugar que foi meu endereço e onde realizei as coletas deste estudo por 2 anos memoráveis de minha vida.

Ao sr. Sabino e D. Neli, pelo cuidado nos acampamentos-base e pelas maravilhosas refeições feitas com carinho e primor.

A toda equipe de logística de Santarém, ao querido escudeiro Haroldo Jackson, Nego, Roberto e Vanderlei pelo auxílio nas coletas de campo.

Aos amigos mcorongos: “Arigó”, Kadson, Gabi, Risonaldo, Williams, Eráclito, Jadson, Mel, Hudson, Rose, Cleber, Cleuton, Michela e Zé pela companhia e as risadas inesquecíveis vividos em Santarém.

À cidade de Piracicaba por ter me acolhido de forma impar.

Aos técnicos Edmar Mazzi, Toninha e Geraldo pela ajuda nas análises isotópicas.

À querida Neuza, que no papel de secretária foi impecável ao me receber carinhosamente aqui no Laboratório e a Regina Freitas, a nossa secretária do programa Interunidades que sempre nos trata com carinho e respeito.

À Dani, Ivan, Sandroca, Salomão, Dri e Van, os primeiros colegas que fiz quando cheguei à sala de alunos e hoje *amigos*.

A Gina Cardinot, Gabriela Nardoto, Tomas Domingues e Simone Vieira, uma amizade que ultrapassou os limites de campanhas de campo iniciados na Amazônia, mantendo-se até hoje.

À amiga e conselheira científica Luciene Lara, pela amizade e apoio sempre.

Aos amigos e colegas do LEI (laboratório de ecologia isotópica): Fabiana, Xanda, Gustavo, Simoni, Bethe, Lu, Daiana, Déia, Dri, Gra, Fernanda, Yuri, Bruno, Lê, Uwe, Eloise, Erich, Daniel V., Carolina e Markitos Caramelo, pela amizade e momentos inesquecíveis de rara prova de amizade e convivência.

Ao pessoal do “lado de cá”: *Tati, Tina, Eduardo, Maria e Eráclito* – e “do lado de lá”: *Carol, Fernando, Fátima, Jadson, Urso, Joba, Rodrigo, Maira, Vânia, Carlão, Marcos Bolson e Peixe*. Obrigada pelos momentos descontraídos nas horas das refeições e no dia-a-dia!

Ao querido “dad” Eric Davidson, cientista e amigo fantástico que me deu a oportunidade de trabalhar por vários anos no Instituto de Pesquisa da Amazônia (IPAM) e no LBA, com quem aprendi muito da arte de fazer ciência.

À Prof.^a Mercedes e Michael Keller, obrigada pela amizade e confiança.

À amiga Maria Del Carmen, que mesmo longe, sempre teve tempo para a nossa amizade, seja nas horas fáceis ou difíceis.

Ao meu amigo Moacyr Dias-Filho, sempre com conselhos de suma importância para a minha vida profissional e pessoal.

Aos amigos piracicabanos, fora do circuito acadêmico, Sr. Pedro e Mara, Amauri, Sr. Orlando e Edna obrigada pelo carinho, amizade e cuidado comigo e com meu filhote de todas as horas: Galileu.

Ao sorriso cativante do Lorenzo e seus pais Kátia e Erik, pela amizade e apoio sempre, e em todas as horas.

A Vanessa, Dani, Michela, Zé Mauro, Simoni, BethE, Carol, Tati, Eráclito, Caramelo e Galileu, companheiros de farra, risadas, por vezes suporte de pancadas! Provas vivas que amizade se constrói baseada não somente por momentos agradáveis, mas certamente quando as adversidades da vida surgem.

Ao querido amigo **Alexandre Santos**, pela amizade e apoio desde quando comecei a rascunhar as primeiras palavras desta tese até a finalização da mesma. Onde quer que estejas!

“Dois importantes fatos nesta vida, saltam aos olhos; primeiro que cada um de nós sofre inevitavelmente derrotas temporárias, de formas diferentes, nas ocasiões mais diversas. Segundo, que cada adversidade traz consigo a semente de um benefício equivalente. Ainda não encontrei homem/mulher algum (a) bem-sucedido (a) na vida que não houvesse antes sofrido derrotas temporárias. Toda vez que um homem/mulher supera os reveses, torna-se mental e espiritualmente mais forte... É assim que aprendemos o que devemos à grande lição da adversidade.”

(Andrew Carnegie e Napoleon Hill)

Assim....

"É preciso que não se tenha medo de dizer alguma coisa que possa ser considerado um *erro*. Porque tudo que é novo parece aos olhos antigos como errado. É sempre nesta violação do que é considerado certo que nasce o novo e acontece a criação. E este espírito deve ser redescoberto pela juventude brasileira".

(adaptado de Mário Schenberg)

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	9
LISTA DE SÍMBOLOS.....	14
RESUMO.....	15
ABSTRACT	16
1 INTRODUÇÃO	17
1.1 Objetivos:	19
1.2 Hipótese	19
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	20
3 MATERIAL E MÉTODOS	25
3.1 Descrição da área de estudo.....	25
3.2 Técnicas Analíticas	27
3.2.1 Carbono orgânico.....	27
3.2.2 Carbono produzido pelo processo de respiração	28
3.3 Amostragens	28
3.3.1 Folhas.....	28
3.3.2 Serapilheira	30
3.3.3 Madeira morta	30
3.3.4 Amostragem de CO ₂ atmosférico.....	30
3.3.5 Respiração do solo.....	31
3.3.6 Respiração de madeira morta	32
3.4 Retas de Keeling	34
3.5 Dados meteorológicos registrados pela torre do km 67	38
3.6 Análise estatística	39
4 RESULTADOS	40
4.1 A composição Isotópica do material orgânico	40
4.2 Variação do $\delta^{13}\text{C}$ do CO ₂ atmosférico ($\delta^{13}\text{C-CO}_2$) e sua concentração ao longo do perfil vertical da floresta.....	45

4.3 Variação média da razão entra a concentração de CO ₂ na câmara estomatal (ci) e a concentração de CO ₂ atmosférico (ci/ca) ao longo do perfil vertical da vegetação primária	49
4.4 Variação da composição isotópica proveniente da respiração do ecossistema ($\delta^{13}\text{C}_R$) e de seus componentes	51
4.4.1 Ecossistema ($\delta^{13}\text{C}_{\text{Reco}}$)	51
4.4.3 Madeira morta ($\delta^{13}\text{C}_{\text{Rmad}}$)	59
5 DISCUSSÃO	60
5.1 Variação vertical dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ das folhas e ci/ca ao longo do perfil da vegetação	60
5.2 Implicações sazonais na variação dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos componentes orgânicos do ecossistema	63
5.3 Variação anual e interanual dos valores de $\delta^{13}\text{C}_R$ e $\delta^{13}\text{C}$ orgânico dos componentes do ecossistema	65
6 CONCLUSÕES	71
REFERÊNCIAS	72
ANEXOS	87

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Medidas recentes registradas no observatório de Mauna Loa no Havaí, incluindo dados completos dos últimos quatro anos. Os dados de 2007 são preliminares e necessitam de alguns ajustes. A linha em vermelho pontilhado representa a média mensal, indicando as variações sazonais. A linha sólida em preto representa a média mensal, corrigidos os dados da flutuação sazonal.....21
- Figura 2 - Imagem da localização do sítio de coleta do km 67, onde está localizada a torre do projeto LBA (seta), pertencente à FLONA do Tapajós, em Santarém do Pará.....25
- Figura 3 - Média mensal de precipitação coletados entre os anos de 1968 a 2004 para Santarém do Pará.....26
- Figura 4 - Visão geral do sistema de coleta de amostras de ar ao longo do perfil da torre (a) e as instalações do Laboratório de Ecologia Isotópica (CENA-USP) onde foram realizadas as análises laboratoriais.....31
- Figura 5 - Câmara de respiração no momento da instalação no solo, para a coleta das amostras de ar32
- Figura 6 - Esquema de coleta de amostras de ar em frascos de vidro, utilizando-se a câmara de respiração33
- Figura 7 - Câmara de respiração instalado no campo para a coleta de amostras de ar do CO₂ respirado pelo: (a) solo com serapilheira e (b) solo sem serapilheira33
- Figura 8 - Câmara de respiração instalado no campo para a coleta dos frascos representando a respiração de madeira morta34
- Figura 9 - Obtenção do valor do $\delta^{13}\text{C}_R$ através da reta de Keeling, correlacionando-se os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ de quatro diferentes alturas do perfil da vegetação pelo inverso das suas concentrações37
- Figura 10 - Foto da torre instrumentada do km 67 (Santarém – PA, Brasil), com os equipamentos meteorológicos devidamente instalados ao longo da torre....38

- Figura 11 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}$ de folhas do sub-bosque (n= 46), meio (n= 100) e topo de dossel (n= 72). As folhas foram coletadas ao longo do perfil com acesso pela torre, localizado na Floresta Nacional do Tapajós. Médias seguidas de mesma letra entre as alturas dentro do mesmo ano e estação, não diferiram a 5%41
- Figura 12 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}$ de folhas do sub-bosque (n= 46), meio (n= 100) e topo de dossel (n= 72), analisadas dentro de altura e comparando-se entre as estações chuvosa e seca dos anos de 2003 e 2004. As folhas foram coletadas ao longo do perfil da torre, localizado na Floresta Nacional do Tapajós. Médias seguidas de mesma letra, não diferiram a 5%.....42
- Figura 13 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}$ do material orgânico de solo (n= 12), madeira morta (n= 12) e serapilheira (n= 15), coletadas na Floresta Nacional do Tapajós. Os dados foram separados por estação chuvosa e seca, coletados entre os anos de 2003 e 200443
- Figura 14 - Média dos valores mensais de $\delta^{13}\text{C}$ do material orgânico das folhas localizadas na altura 34 m, separados por grupos funcionais: arbóreos (n= 17) e lianas (n= 33), coletados ao longo dos dois anos de estudo44
- Figura 15 - Valores médios de $\delta^{13}\text{C}\text{-CO}_2$ atmosférico, coletados ao longo do perfil da vegetação (0,2 a 1 m, 7 m, 21 m e 45 m) após as 18:00h. As médias foram separadas por estações úmida e seca, avaliadas nos anos 2003 e 2004, na Floresta Nacional do Tapajós (Santarém-Pará). Médias seguidas de mesma letra não diferiram entre si a 5%46
- Figura 16 - Valores médios da concentração do CO_2 , coletados ao longo do perfil da vegetação (0,2 a 1 m, 7m, 21 m e 45 m) após as 18:00h. As médias foram separadas por estações úmida e seca, avaliadas nos anos 2003 e 2004, na Floresta Nacional do Tapajós (Santarém-Pará). Médias seguidas de mesma letra não diferiram entre si a 5%47

- Figura 17 – Exemplo de reta de Keeling correspondente ao mês de março de 2003, utilizando-se os valores que se encontram na Tabela 1. O número destacado em negrito na equação de reta corresponde ao sinal isotópico integrado do CO₂ emitido pela floresta48
- Figura 18 - Valores estimados de ci/ca coletados nas estações chuvosa e seca, nos anos de 2003 e 2004. A determinação do o ci/ca foi obtida utilizando-se o sinal isotópico das folhas coletadas ao longo do perfil da torre do km 67: sub-bosque (n= 46), meio (n= 100) e topo (n= 72) de dossel. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% dentro de uma mesma estação e ano.....50
- Figura 19 - Distribuição dos valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ ($\pm$ erro padrão) do CO₂ respirado pelo ecossistema, coletados no período noturno em relação à precipitação mensal em 2003. Cada valor de $\delta^{13}\text{C}_R$ foi obtido pelo método da reta de Keeling (n= 16). Os dados mensais de precipitação foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA.....52
- Figura 20 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ do CO₂ respirado pelo ecossistema em 2003 correlacionados com a precipitação correspondente de cada mês. O $\delta^{13}\text{C}_R$ foi obtido pela técnica da reta de Keeling (n= 16). Os dados mensais de precipitação foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA.....53
- Figura 21 - Distribuição dos valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ ($\pm$ erro padrão) do CO₂ respirado pelo ecossistema, coletados no período noturno correlacionados com a precipitação mensal em 2004. Cada valor de $\delta^{13}\text{C}_R$ foi obtido pelo método da reta de Keeling (n= 16). Os dados mensais de precipitação foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA.....54
- Figura 22 - Valor médio de $\delta^{13}\text{C}_R$ do ecossistema, agrupados por estações seca e chuvosa durante os anos de 2003 e 2004. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si a 5%55

- Figura 23 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ do carbono respirado pelo solo + serapilheira, obtidos pela técnica da reta de Keeling (cada reta $n= 16$) e agrupados por estações chuvosa e seca nos anos de 2003 e 2004. Média seguida de mesma letra não foi significativa a 5%.....56
- Figura 24 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ do carbono respirado pelo solo, obtidos pela técnica da reta de Keeling (cada reta $n= 16$), agrupados por estações chuvosa e seca, coletados nos anos de 2003 e 2004. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5%57
- Figura 25 - Valores mensais estimados de $\delta^{13}\text{C}_R$ do carbono respirado pelo solo e solo + serapilheira, obtidos pela técnica da reta de Keeling, amostrados em 2003 e 2004. O valor mensal do $\delta^{13}\text{C}_R$ foi obtido pelo método da reta de Keeling (cada reta $n= 16$). Os dados mensais de precipitação foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA58
- Figura 26 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ do carbono respirado pela madeira morta, obtidos pela técnica da reta de Keeling (cada reta $n= 16$), agrupados por estações chuvosa e seca, coletados nos anos de 2003 e 2004. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5%59
- Figura 27 - Média dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ orgânico de folhas (sub-bosque, meio e topo de dossel), serapilheira, solo (0-10 cm) e madeira morta coletados no ano de 2003.....62
- Figura 28 - Média dos valores de $\delta^{13}\text{C}_R$ pelo ecossistema e seus componentes: serapilheira + solo, solo e madeira morta) obtidos no ano de 2003.....67
- Figura 29 - Correlação entre os valores médios mensais de da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ do ecossistema no ano de 2003. Os dados mensais de RFA foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA68
- Figura 30 - Correlação entre os valores médios mensais de déficit de pressão de vapor (DPV) e valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ do ecossistema no ano de 2003. Os dados mensais de DPV foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA.....70

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Valores reais da concentração de CO ₂ e de $\delta^{13}\text{C}$ -CO ₂ dos frascos coletados ao longo do perfil da vegetação, nas respectivas alturas e horário.....	48
Tabela 2 - Médias ($\pm$ desvio padrão) de alguns parâmetros de trocas gasosas, obtidas em uma floresta primária localizado no km 67, município de Santarém, no estado do Pará. [A= árvore; L= lianas]; (n). Médias seguidas de mesma letra na mesma linha, não diferem significativamente (5%).....	61
Tabela 3 - Valor médio de $\delta^{13}\text{C}$ (n) das folhas localizadas na altura 34 m, separados por grupos funcionais, coletados nos anos de 2003 e 2004	64
Tabela 4 - Valores médios de precipitação, déficit de pressão de vapor (DPV) e radiação fotossinteticamente ativa (RFA), coletados pela torre instrumentada do LBA, localizado no km 67 na Floresta Nacional do Tapajós. Dados de 2003 e 2004. (LBA 2005)	69

LISTA DE SÍMBOLOS

C_{bio} → carbono biogênico

C_{flor} → carbono da floresta

C_R → carbono respirado

g_s → condutância estomática

A_{max} → Fotossíntese máxima

a → fracionamento associado a difusão lenta do ¹³CO₂ (4,4‰)

b → fracionamento associado a enzima Ribulose bi fosfato carboxilase (RubisCo) (27‰)

ci/ca → razão entre as concentrações do CO₂ intercelular e a atmosférica (ci/ca= ~0,6 a 0,8 em plantas C₃)

$$\delta = 1000 \left(\frac{R_{amostra} - R_{padrão}}{R_{padrão}} \right)$$
 onde: R= ¹³C/¹²C e R_{padrão}= 0,0112372 (PDB -Pee Dee Belamite)

δ¹³C → composição isotópica do carbono

δ¹³C_{folha} → composição isotópica de folhas

δ¹³C → atmosférico composição isotópica da atmosfera

δ¹³C_R → composição isotópica do carbono respirado (ex: ecossistema, solo, madeira morta).

RESUMO

A composição isotópica do CO₂ respirado e sua variabilidade sazonal na Amazônia Oriental

O presente estudo foi conduzido na Floresta Nacional do Tapajós (FLONA) (2°51'S 54°58'W) localizado no km 67 nos anos de 2003 e 2004. O objetivo foi avaliar as mudanças na composição isotópica do carbono respirado por uma floresta e seus componentes ($\delta^{13}\text{C}_R$), além da composição isotópica do material orgânico ($\delta^{13}\text{C}$) de folhas, solo, serapilheira e madeira morta. A técnica da reta de Keeling e a equação de Farquhar foram utilizadas para determinar o valor de $\delta^{13}\text{C}_R$ e para estimar o valor de ci/ca, respectivamente. De acordo com os resultados, o $\delta^{13}\text{C}$ respirado pelo ecossistema foi significativamente influenciado pela sazonalidade em 2003. O $\delta^{13}\text{C}$ das folhas apresentou uma estratificação significativa ao longo do perfil vertical, apresentando valores mais enriquecidos no topo de dossel. O valor médio de ci/ca apresentou um aumento vertical no sentido do sub-bosque. As correlações encontradas entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ respirado com temperatura, DPV, RFA e precipitação indicam uma estreita relação entre as trocas gasosas e variabilidade climática local, onde a intensificação nas amostragens ao longo de dois anos consecutivos confirmou as diferenças sazonais observadas anteriormente. A definição dos padrões isotópicos de um ecossistema em diferentes condições climáticas é de fundamental importância para a melhor compreensão do ciclo do carbono, desde uma folha até o ecossistema; especialmente na região Amazônica onde as atividades antrópicas têm aumentado significativamente, fortalecendo o cenário de mudanças no clima.

Palavras-chave: Amazônia Oriental; Florestas tropicais; Isótopos estáveis; Mudanças climáticas

ABSTRACT

Isotopic composition of respired CO₂ and seasonal variability in the Amazon tropical forest

This study was conducted in 2003 and 2004 at the km 67 old growth forest in the Tapajós National Forest (2°51'S 54°58'W). The objective was measure the carbon isotope ratio ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) of respired CO₂ from the entire ecosystem and isotope composition of organic components leaves, soil, litter and dead wood. The Keeling plot technique and Farquhar's leaf model was used to examine the physiological drivers of the isotopic composition of these components as well as the seasonal response for them. A variation of respired $\delta^{13}\text{C}_\text{R}$ - CO₂ by the ecosystem was well related with precipitation variation, VPD and PAR, and a significant seasonal difference was found in 2003. The $\delta^{13}\text{C}$ of leaf organic matter showed a clear stratification along the vertical profile. The estimated ci/ca ratio values showed significant differences between heights and seasons. The results indicated that the isotopic composition of respired CO₂ and organic matter was sensitive to microclimatic variations; so far the $\delta^{13}\text{C}$ values can be used to understand how environmental changes can affect the carbon cycle at ecosystem scale.

Keywords: Eastern Amazon; Tropical forests; Stable isotopes; Climatic changes

1 INTRODUÇÃO

As grandes variações na concentração de dióxido de carbono (CO_2) na atmosfera, desde a revolução industrial nos meados do século XVIII, estão associadas às ações antrópicas, especialmente queima de combustíveis fósseis e atividades de ocupação do solo (MARLAND et al., 2001; SCHIMEL et al., 2001). O relatório mais recente do *Intergovernmental Panel on Climatic Changes* (IPCC) sobre mudanças climáticas (IPCC 2002, 2007) indica que o aumento da concentração de CO_2 , dentre outros gases, vem ocasionando uma elevação da temperatura do ar na superfície da Terra. Um dos grandes vilões do aumento do CO_2 atmosférico é a queima de biomassa (18% a 25% do total emitido), sendo o Brasil um dos principais emissores (IPCC, 2007; GCP, 2007; RAUPACH et al., 2007). As conseqüências globais dessas mudanças são umas séries de alterações no clima, que potencialmente pode alterar a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas (CONDIT et al., 1995; NIINEMETS et al., 1999; WILLIAMSON et al., 2000).

A região Amazônica, devido ao seu tamanho e as suas características, pode modificar significativamente os fluxos de carbono e água entre a biosfera e atmosfera (DAVIDSON; ARTAXO, 2004; MARLAND et al., 2001; OMETTO et al., 2005; SALESKA et al., 2003; SCHAPHOFF et al., 2006; TIAN et al., 1998). O entendimento sobre o papel da Amazônia no ciclo global do carbono requer a aplicação concomitante de várias técnicas, tais como modelagem numérica, sensoriamento remoto, análise de vórtices turbulentos de CO_2 e estudos ecológicos (DA ROCHA et al., 2004; GOULDAN et al., 2002; MILLER et al., 2004; SALESKA et al., 2003).

Os resultados até o presente são controversos, em algumas áreas houve um ganho líquido de carbono pelo ecossistema, enquanto em outras áreas houve uma perda líquida (MALHI; BALDOCCHI; JARVIS 1999, MALHI; GRACE 2000; OMETTO et al., 2006; SALESKA et al., 2003). Independentemente da direção predominante das trocas gasosas, um dos desafios é definir a origem do carbono respirado pelo ecossistema terrestre oriundos dos vários componentes (solo, madeira morta, vegetação e serapilheira), e determinar a contribuição de cada um (BOWLING; COOK; EHLERINGER 2001; BUCHMANN et al., 1997; YAKIR; STERNBERG, 2000).

Diante dessas perspectivas, pesquisas utilizando as técnicas isotópicas vêm sendo largamente empregadas, com contribuições significativas para a compreensão dos processos de absorção e emissão de carbono pelas florestas tropicais. Nas últimas décadas vários estudos têm demonstrado que, além da importância relativa dos vários reservatórios de carbono que compõem o produzido pelo processo de respiração, ocorrem variações interanuais e sazonais importantes na sua produção (BOWLING; PATAKI; EHLERINGER 2003; BUCHMANN et al., 1997; CIAIS ET AL., 1999; EHLERINGER 1993; EHLERINGER et al., 2002; HOULTUM; WINTER, 2005; LLOYD; FARQUHAR, 1994; McDOWELL et al., 2004a; SCARTAZZA et al., 2004; SCHIMEL 1995; YAKIR; WANG, 1996). Estudos atuais conduzidos na região Amazônica, mais especificamente próximo à cidade de Santarém, no Estado do Pará, concluíram que as variações observadas no $\delta^{13}\text{C}$ do carbono produzido pela respiração e pelas folhas, relacionaram-se com as variações microclimáticas da região (OMETTO et al., 2002; OMETTO et al., 2005; OMETTO et al., 2006; MARTINELLI et al., 2007).

Portanto, definir a composição isotópica de cada componente responsável pelas emissões de carbono gerado pelo processo de respiração, atuando em vários reservatórios de carbono da floresta Amazônica, será um passo importante para o entendimento das respostas ecofisiológicas de uma floresta mediante as variações microclimáticas locais. Resultados dessa natureza podem auxiliar na compreensão das mudanças em níveis regionais, aumentando a confiabilidade dos modelos matemáticos para as estimativas globais.

1.1 Objetivos:

Investigar a dinâmica do CO₂ produzido pelo processo de respiração em uma floresta de terra-firme situada na região oriental da Amazônia brasileira, utilizando-se técnicas isotópicas. As ações específicas deste estudo foram:

- Estimar a contribuição relativa dos seguintes reservatórios no processo de respiração de uma floresta de terra-firme: dossel, solo, e madeira em decomposição;
- Determinar a variabilidade sazonal, espacial e temporal, dos valores isotópicos do carbono originado pelo processo de respiração dentre os vários reservatórios de carbono de uma floresta de terra-firme.

1.2 Hipótese

O presente estudo investigou a seguinte hipótese:

- Durante o período de chuvas, a composição isotópica do CO₂ respirado pela floresta primária, terá valores mais negativos (maior discriminação), pois as plantas não estarão sob deficiência hídrica.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Mudanças no uso do solo e queima de combustíveis fósseis têm contribuído fortemente para o aumento e para as variações interanuais na concentração de CO₂ na atmosfera (IPCC, 2007). Estimativas associadas a esses processos indicam emissões na ordem de $1,6 \pm 1,0$ e $5,9 \pm 0,5$ Gt CO₂ ano⁻¹, respectivamente (IPCC 2007; SCHIMMEL 1999). Sua concentração aumentou desde o período pré-industrial de 280 ppm para 379 ppm em 2005 (Figura 1) (NOAA 2007). Os últimos dez anos registraram os maiores aumentos de CO₂ atmosférico (média entre 1995 a 2005 foi de 1,9 ppm)—e em média, os aumentos foram na faixa de 1,4 ppm por ano entre 1960 e 2005.

A variabilidade pode ser percebida, por exemplo, na variação histórica na concentração do CO₂ atmosférico, quando uma variação interanual de 3 ppm foi detectada em 1988, em comparação com outros anos estudados, onde os aumentos não ultrapassaram 0,5 ppm (MARLAND et al., 2001). Estudos em longo prazo indicam que a emissão global de carbono pode variar anualmente, e algumas vezes não são detectáveis, como ocorreu no ano de 1992, explicado pela existência de zonas de maior dreno de carbono em relação a outros de maior emissão (CONWAY et al., 1994). A Amazônia, dentro do contexto global, contribuiu grandemente para as variações interanuais na emissão total de carbono (BOUSQUET et al., 2000) sendo que o desmatamento por queimadas é responsável pelo dobro da emissão de carbono ao invés da queima de combustíveis fósseis (DAVIDSON; ARTAXO 2004; HIGUCHI 2000; OMETTO et al., 2005). A medida recente de concentração de CO₂ atmosférico registrada pela estação Mauna Loa é de 383ppm.

Figura 1 – Medidas recentes registradas no observatório de Mauna Loa no Havaí, incluindo dados completos dos últimos quatro anos. Os dados de 2007 são preliminares e necessitam de alguns ajustes. A linha em vermelho pontilhado representa a média mensal, indicando as variações sazonais. A linha sólida em preto representa a média mensal, corrigidos os dados da flutuação sazonal

Avanços no entendimento do balanço de carbono entre a biosfera terrestre e a atmosfera por meio da técnica de fluxos de vórtices turbulentos de CO_2 (eddy covariance), têm sido aplicados na região amazônica (ARAÚJO et al., 2002; DA ROCHA et al., 2004; MILLER et al., 2004; SALESKA et al., 2003). Entretanto, há divergências entre os valores sugeridos por vários autores, provocando controvérsias quanto à funcionalidade da floresta no papel de dreno ou fonte de carbono ao ciclo global deste elemento (ARAÚJO et al., 2002; GRACE et al., 1995; GRACE; MALHI 2002; SALESKA et al., 2003). Um dos grandes desafios consiste na possibilidade de escalonar em níveis local, regional ou global, definindo as partes que compõem esses

fluxos, ou seja, de como ocorrem essas trocas gasosas para o balanço líquido do carbono.

O uso de isótopos estáveis tem sido utilizado como uma ferramenta complementar na elucidação do ciclo de carbono nos diversos ecossistemas (BOWLING; PATAKI; EHLERINGER 2003). As análises da composição isotópica do carbono e oxigênio ganharam importância nos últimos 20 anos (AGREN et al., 1996; BARNARD et al., 2007; BEERLING 1994; BONAL et al., 2005; EHLERINGER et al., 1990; KEELING; CHIN; WHORF 1996; KEELING; BACASTOW; TANS 1980; KEELING et al., 1995; O'LEARY 1980), sendo largamente utilizada no escalonamento dos processos que envolvem o ciclo do CO₂ seja no solo e vegetação, bem como na troposfera (LLOYD et al., 1996; FLANAGAN; EHLERINGER, 1998; EHLERINGER et al., 2002).

O CO₂ respirado pelo ecossistema é o resultado do carbono respirado pelos seus componentes (a saber, comunidade microbiana do solo, raízes e folhas da vegetação). Cada componente emitirá um valor isotópico do CO₂ respirado próximo da composição isotópica do material (carboidrato) utilizado que foi fixado anteriormente pelo processo fotossintético (LUDWING; CANVIN 1971), pois alguns estudos verificaram que, há pouca ou quase inexistência de fracionamento isotópico durante o processo de respiração (LIN; EHLERINGER 1997). As mudanças na concentração do CO₂ presente na atmosfera promovem uma variação da razão ¹³C/¹²C, possibilitando a identificação da participação desses componentes nas trocas gasosas entre biosfera e atmosfera (YAKIR; STERNBERG, 2000).

O material orgânico das plantas composto pelo carbono estrutural e carboidratos de reserva, é resultante da integração ao longo prazo das respostas fisiológicas às variações ambientais, tendo como cerne a dependência no mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos (LAUTERI et al., 1997). As assinaturas isotópicas, tanto para os compostos orgânicos estruturais quanto para o carbono utilizado como substrato na respiração, indicam o grau de estresse imposto sobre a condutância estomática (g_s), (BUKLEY 2005) no momento da fixação de carbono durante a formação dos compostos estruturais da folha (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY 1982; O'LEARY; MADHAVAN; PANETH 1992; PARK; EPSTEIN 1960). Pode-

se ainda, utilizar os valores isotópicos do orgânico das folhas e estimar a razão da concentração interna (ci) e atmosférica de carbono (ca) e assim identificar o grau de estresse hídrico das folhas segundo a equação: $\delta^{13}C_{folha} = \delta^{13}C_{atmosférico} - a - (b - a) ci/ca$.

O conhecimento dos valores isotópicos do material orgânico de folhas tem sido utilizado também, para distinguir grupos funcionais de plantas (ADAMS; GRIERSON, 2001), e em estudos de regeneração de florestas (FOTELLI et al., 2003). Fatores ambientais como radiação, disponibilidade hídrica (KOROL et al., 1999; LIVINGSTON; SPITTLEHOUSE 1996; WARREN; McGRATH; ADAMS 2001), nutrição, morfologia das folhas e diferenças em altitude (HULTINE; MARSHALL, 2000; WARREN; ADAMS, 2000), em diferentes escalas espaciais e temporais de crescimento (DAMESIN et al., 1998; GESSLER et al., 2001), têm sido relacionadas com as variações encontradas na composição isotópica de plantas.

No que tange a disponibilidade hídrica das plantas, o sinal isotópico dos tecidos foliares é uma poderosa ferramenta para os estudos de comportamentos fisiológicos face às mudanças climáticas (FOTELLI et al., 2003; SAXE et al., 2001). As variações no ci/ca é que promovem as diferenças nas taxas de assimilação líquida de CO₂, as quais variam de acordo com as espécies e entre florestas tropicais e consequentemente com na produtividade (BONAL et al., 2000; FRANKS; COWAN; FARQUHAR 1997; HOGAN; SMITH; SAMANIEGO 1995; WRIGTH 1992).

Em contrapartida, a determinação de assinaturas isotópicas do carbono respirado, estabelece padrões isotópicos de carbono mais recentemente fixado durante a fotossíntese, e temporalmente está diretamente relacionado com as respostas fisiológicas no momento da sua fixação (VONCAEMMERER; EVANS 1991). A disponibilidade de água no sistema é chave para estas variações, pois impõe limites ao mecanismo de abertura e fechamento estomático das folhas (FRANKS; COWAN; FARQUHAR 1997; MEINZER 1993; MEINZER et al., 1993; MEINZER et al, 1997; TINOCO-OJANGUREN; PEARCY 1993). É importante salientar que a grande diversidade genética presente dentro de uma mesma vegetação resulta em variações na g_s, seja entre espécies ou em intervalos temporais de um mesmo dia e até entre estações do ano (BONAL et al., 2000; DOMINGUES 2005). Vários estudos relatam a relação inversa entre o aumento da condutância com a diminuição de fatores como:

temperatura do ar, umidade, déficit de pressão de vapor (DPV) e fenologia, dentre outros (AYENEH et al., 2002; JUHRBANDT; LEUSCHENER; HOLSCHER 2004; KUMAGAI et al., 2004).

Estudos indicam que as variações sazonais e interanuais da concentração de CO₂ atmosférico estão relacionadas com as mudanças nas taxas de respiração e fotossíntese (CIAIS et al., 1995; CIAIS et al., 1997). As alterações nesses processos que definem a entrada e saída do carbono entre os ambientes terrestre e atmosférico, são refletidas na composição isotópica desse carbono (KEELING; CHIN; WHORF 1996). Algumas investigações em ecossistemas temperados, i.e., realizados na costa leste dos Estados Unidos, demonstraram uma nítida correlação entre a média do δ CO₂ respirado com a precipitação anual e DPV (BOWLING; COOK; EHLERINGER 2001). Em estudos envolvendo vários continentes (América do Norte e Sul), a interpretação de 146 valores da composição isotópica obtida pela equação de reta (KEELING 1958; 1961), conhecida como retas de Keeling (vide item 2.2.4), indicou uma alta correlação entre esses valores isotópicos do carbono respirado com as variações temporais e espaciais de precipitação (PATAKI et al., 2003). Recentes pesquisas realizadas na Amazônia utilizaram duas florestas primárias (Manaus e Santarém), e indicaram padrões de variações na composição isotópica do carbono respirado e do material orgânico, associado com a sazonalidade e precipitação local (OMETTO et al., 2002).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Descrição da área de estudo

As coletas foram realizadas na Floresta Nacional (FLONA) do Tapajós ($2^{\circ}51'S$ $54^{\circ}58'W$), localizado ao sul da cidade de Santarém do Pará, próximo ao marco km 67 da rodovia Santarém-Cuiabá BR-163 (Figura 2). A área foi estabelecida como FLONA em 1974, sendo gerenciado pelo IBAMA e abrange uma dimensão aproximada de 400.000 ha (IBAMA 2003), classificada como floresta tropical de *terra firme*, vegetação tipo densa e sempre verde (CLARK; CLARK, 1996; CUEVAS 2001), com alta produtividade, mantida mesmo em períodos de baixa precipitação, favorecido pelo profundo sistema radicular (NEPSTAD et al., 1994; OLIVEIRA et al., 2006).

Figura 2 - Imagem da localização do sítio de coleta do km 67, onde está localizada a torre do projeto LBA (seta), pertencente à FLONA do Tapajós, em Santarém do Pará
Fonte: Google Earth 2007

A localidade de Santarém do Pará se apresenta dentro do contexto da região da Amazônia Oriental, por apresentar períodos de estiagem mais longos (aproximadamente 5 meses), normalmente de julho a novembro, quando a precipitação média mensal é menor que 100 mm (SOMBROEK, 2001). O histórico da região desde a década de 60 até o presente apresenta média anual de chuvas de 2.190 mm (Figura 3). A temperatura do ar varia de acordo com o ano, apresentando valores médios entre 20°C a 32°C (LBA 2003). Os solos desta região são predominantemente do tipo Latossolo amarelo alumínico com alto conteúdo de argila (60-80%), baixo pH (4,0-4,3), baixo conteúdo de nutrientes, especialmente o fósforo (OLIVEIRA JR. 2001; TELLES et al., 2003) e conteúdo de água no solo de aproximadamente de 0,3 cm³. cm⁻³ a 10 cm de profundidade (GOULDEN et al., 2004).

Figura 3 - Média mensal de precipitação coletados entre os anos de 1968 a 2004 para Santarém do Pará
Fonte: INMET e LBA

3.2 Técnicas Analíticas

3.2.1 Carbono orgânico

Todo o material orgânico analisado foi previamente seco em estufa a 65 °C até atingir massa constante. Após a secagem, o material foi moído em finas partículas e pesado subamostras de 1-2 mg para posteriormente serem acomodadas em cápsulas de estanho. As cápsulas foram colocadas para combustão no analisador elementar (Carla Erba, modelo 1110), acoplado a um espectrômetro de massa para análise da composição isotópica (IRMS Delta plus, Finnigan MAT), operando em fluxo contínuo. A partir dos resultados destas análises, a razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e conteúdo elementar de carbono (%C) e de nitrogênio (N%) foram obtidos. Os valores isotópicos foram expressos em notação “delta” ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) e por mil (‰), descrito a seguir:

$$\delta = 1000 \left(\frac{R_{\text{amostra}} - R_{\text{padrão}}}{R_{\text{padrão}}} \right) \quad \text{eq. (1)}$$

O R_{amostra} e $R_{\text{padrão}}$ representa a razão de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ da amostra e do padrão, respectivamente.

O padrão internacional utilizado para o carbono é uma rocha calcária denominada de PDB (Pee Dee Belemite). O erro analítico para o $\delta^{13}\text{C}$ e C% foi de 0,30‰ e 3%, respectivamente. Para o nitrogênio, o ar atmosférico é referido como padrão internacional. A atropina foi utilizada como referência para as amostras vegetais e o LECO como referência para as amostras de solo, com erro analítico de 0,01% (N%) e 0,15% ($\delta^{15}\text{N}$).

3.2.2 Carbono produzido pelo processo de respiração

Para determinar a razão dos isótopos estáveis de CO₂ produzido pelo processo de respiração ($\delta^{13}\text{C}_R$), utilizou-se um pré-concentrador (PreCon, Finnigan MAT) acoplado ao espectrômetro de massa (Delta Plus, Finnigan MAT) em fluxo contínuo. Subamostras de ar de aproximadamente 300 µL foram retiradas dos frascos de vidro e injetadas no equipamento, segundo a metodologia descrita por Ehleringer e Cook (1998). A precisão da técnica é estimada entre 0,13 e 0,20‰. Após a análise isotópica, o ar restante foi usado para avaliar a concentração de CO₂, segundo metodologia descrita por Bowling et al. (2001), para comparar os valores de concentração obtidos em campo. A precisão desta técnica é estimada em 0,2 e 0,3 ppm (BOWLING; COOK; EHLERINGER 2001).

3.3 Amostragens

3.3.1 Folhas

A coleta de folhas foi mensal, totalizando 221 amostras (fevereiro de 2003 a outubro de 2004), que foram coletadas ao longo de um perfil vertical da floresta, utilizando-se uma torre de plataformas para contemplar alturas desde o sub-bosque (0,2-2 m), meio do extrato florestal (4-18 m) até o topo do dossel (20–34 m). As folhas foram destacadas com o auxílio de uma tesoura de poda, e foram colocadas em sacos de papel para posterior secagem e moagem para as análises isotópicas em laboratório. O horário das coletas restringiu-se ao período compreendido entre 09:00h a 11:00h com todas as amostras previamente identificadas com data, hora e quando possível o nome vulgar e científico da planta.

Obtidos os valores isotópicos do material orgânico das folhas, foi aplicado o modelo de *Farquhar* (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY 1982; FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK 1989), para estimar a razão das concentrações externa e interna de carbono (c_i/c_a), segundo fórmula descrita a seguir:

$$\delta^{13}C_{folha} = \delta^{13}C_{Atm} - a - (b - a) \cdot \frac{c_i}{c_a} \quad \text{eq. (2)}$$

O $\delta^{13}C_{folha}$ representa o valor isotópico da amostra orgânica analisada; $\delta^{13}C_{atm}$ a composição isotópica da fonte de carbono do ar atmosférico utilizado durante o processo fotossintético; a é o valor do fracionamento associado durante a difusão do ar no estômato; b o fracionamento associado durante a carboxilação do CO_2 pela enzima Rubisco e c_i/c_a são as pressões parciais do gás carbônico intercelular e atmosférico, respectivamente. Neste estudo, foi assumido o valor de $b = 27,0\text{‰}$ e $a = 4,4\text{‰}$ (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY 1982; FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK 1989). Os valores isotópicos do CO_2 atmosférico foram determinados de acordo com os dados diurnos mensais (Anexo 1), obtidos para os cálculos das retas de Keeling (item 3.4).

A composição isotópica do material vegetal (folha) pode também ser expressa como a discriminação relativa do $\delta^{13}C$ do CO_2 atmosférico de acordo com a equação descrita por O'Leary (1992):

$$\delta^{13}C = \delta^{13}C_{Atm} - \delta^{13}C_{folha} / 1 + (\delta^{13}C_{folha}/1000) \quad \text{eq. (3)}$$

3.3.2 Serapilheira

Ao longo dos dois anos de estudo, foram coletados 54 amostras de serapilheira, sendo uma amostra retirada do interior da câmara de respiração encerrada a primeira amostragem da respiração de solo com a presença da mesma e duas amostras nas proximidades da torre.

3.3.3 Madeira morta

Foram retiradas duas subamostras de madeira morta do interior da câmara de respiração após a coleta dos frascos de ar, totalizando 24 amostragens ao longo dos dois anos de estudo.

3.3.4 Amostragem de CO₂ atmosférico

As amostras de ar foram coletadas mensalmente a partir de fevereiro de 2003 a outubro de 2004. O gás foi coletado via tubos instalados ao longo do perfil da torre (Dekoron, 6 mm) em quatro alturas distintas (0,2 m, 7 m, 21 m e 31 m), compondo cinco repetições realizadas a intervalos de 30 minutos. O ar foi succionado por estes tubos passando previamente pelo dissecante perclorato de magnésio [Mg (ClO₄)₂] e capturado em frascos de vidros (100 mL) através do uso de uma bomba de sucção (Capex-V2 Charles Austen). A concentração do CO₂ foi previamente avaliada em campo por um analisador de gás infravermelho (IRGA, Gas Hound LI 800 LICOR,) (Figura 4a). As amostras foram posteriormente analisadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) (Figura 4b).

Figura 4 - Visão geral do sistema de coleta de amostras de ar ao longo do perfil da torre (a) e as instalações do Laboratório de Ecologia Isotópica (CENA-USP) onde foram realizadas as análises laboratoriais
Fotos: Françoise Ishida

3.3.5 Respiração do solo

Seguindo a técnica empregada por Flanagan e Ehleringer (1999), amostras de ar de CO_2 foram coletadas em frascos de vidro previamente evacuados e conectados a uma câmara de alumínio (50 cm x 39 cm x 39 cm) usando-se conectores tipo “Ultra Torr” (Cajon, Swagelok). A câmara de base “vasada” foi instalada na superfície do solo fixando-a a 5 cm de profundidade (Figura 5). Em intervalos de cinco minutos, cinco amostras de ar foram capturadas nos frascos. As amostras de ar foram secadas passando por um tubo de perclorato de magnésio instalado entre a câmara e os frascos, todos coletados no horário matutino (Figura 6). No total, 10 frascos de ar eram coletados para a avaliação da respiração do solo: a) 5 frascos representando o solo com a presença de serapilheira (Figura 7a) e b) 5 frascos representando solo sem a

presença da serapilheira (Figura 7b). Após a coleta, as análises seguiram a metodologia descrita anteriormente (Figura 4b).

Figura 5 - Câmara de respiração no momento da instalação no solo, para a coleta das amostras de ar
Fotos: Françoise Ishida

3.3.6 Respiração de madeira morta

Amostras de madeira em decomposição foram coletadas aleatoriamente nas proximidades da localização da torre no horário matutino, agrupadas e alocadas para o interior da câmara de alumínio. O equipamento foi colocado sobre uma lona plástica para evitar o contato direto do material com o solo. A metodologia descrita anteriormente foi utilizada para obter as amostras do CO₂ respirado, a fim de determinar sua composição isotópica (Figura 8).

Figura 6 - Esquema de coleta de amostras de ar em frascos de vidro, utilizando-se a câmara de respiração
Fotos: Françoise Ishida

Figura 7 - Câmara de respiração instalado no campo para a coleta de amostras de ar do CO_2 respirado pelo: (a) solo com serapilheira e (b) solo sem serapilheira
Fotos: Françoise Ishida

Figura 8 - Câmara de respiração instalado no campo para a coleta dos frascos representando a respiração de madeira morta
Fotos: Françoise Ishida

3.4 Retas de Keeling

A técnica conhecida como “*Keeling plot*” (Retas de Keeling) está baseada em um modelo de mistura (Figura 9) desenvolvido por Keeling (1958, 1961) com a finalidade de calcular a razão isotópica do CO_2 respirado ($\delta^{13}\text{C}_R$) pelo ecossistema como um todo e liberado para a atmosfera (eq. 4). Estimativas para $\delta^{13}\text{C}_R$ são obtidas pela interceptação no eixo y de uma regressão linear $y = bx + a$ (SOKAL; ROHLF, 1995), entre os valores de $y = \delta^{13}\text{C}$ e $x = 1/[\text{CO}_2]$.

As amostragens dos frascos foram realizadas durante o período noturno, livre da atividade fotossintética ativa, objetivando abranger somente o período de respiração do ecossistema. Esta técnica foi similarmente aplicada para as amostras de ar da respiração de solo e madeira morta, aplicando-se a equação a seguir:

$$C_{atmosfera} + C_{biogênico} = C_{floresta} \quad \text{eq. (4)}$$

Multiplicando-se cada termo da equação acima pelo seu respectivo δ tem-se:

$$(C_{atmosfera} \cdot \delta^{13}C_{atmosfera}) + (C_{biogênica} \cdot \delta^{13}C_{biogênica}) = (C_{floresta} \cdot \delta^{13}C_{floresta})$$

Onde:

$$C_{biogênico} = C_{floresta} - C_{atmosfera}$$

Substituindo-se o termo $C_{biogênico}$ na equação (4):

$$\delta^{13}C_{atm} \cdot C_{atm} + \delta^{13}C_{bio} \cdot (C_{flor} - C_{atm}) = \delta^{13}C_{flor} \cdot C_{flor}$$

Dividindo todos os termos por C_{flor} :

$$\frac{\delta^{13}C_{atm} \cdot C_{atm}}{C_{flor}} + \frac{\delta^{13}C_{bio} \cdot C_{flor}}{C_{flor}} - \frac{\delta^{13}C_{bio} \cdot C_{atm}}{C_{flor}} = \frac{\delta^{13}C_{flor} \cdot C_{flor}}{C_{flor}}$$

Desenvolvendo a equação acima:

$$\delta^{13}C_{atm} \cdot \frac{C_{atm}}{C_{flor}} - \delta^{13}C_{bio} \cdot \frac{C_{atm}}{C_{flor}} + \delta^{13}C_{bio} = \delta^{13}C_{flor}$$

Reorganizando a equação anterior e colocando-se o $\delta^{13}\text{C}_{\text{flor}}$ em evidência:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{flor}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{bio}} + (\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{bio}}) \cdot \frac{C_{\text{atm}}}{C_{\text{flor}}}$$

Comparando a uma equação linear:

$$Y = a + b \cdot X$$

onde:

$$Y = \delta^{13}\text{C}_{\text{floresta}}$$

$$a = \delta^{13}\text{C}_{\text{biogênico}}$$

$$b = (\delta^{13}\text{C}_{\text{atmosfera}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{biogênico}}) \cdot C_{\text{atmosfera}}$$

$$X = 1/C_{\text{floresta}}$$

O $\delta^{13}\text{C}$ da floresta ($\delta^{13}\text{C}_{\text{floresta}}$) é inversamente relacionado como a concentração de CO_2 na floresta (C_{floresta}). Portanto, ao relacionar os valores de $\delta^{13}\text{C}$ da floresta contra o inverso da concentração de CO_2 ($1/C_{\text{floresta}}$), obter-se-á uma reta crescente. Pelo contrário, ao relacionar $\delta^{13}\text{C}_{\text{floresta}}$ contra a concentração de CO_2 , obter-se-á ter uma reta decrescente. O $\text{C}_{\text{biogênico}}$ também é chamado de C_R , pois é um CO_2 originado no processo respiratório.

Figura 9 - Obtenção do valor do $\delta^{13}C_R$ através da reta de Keeling, correlacionando-se os valores de $\delta^{13}C_{atm}$ de quatro diferentes alturas do perfil da vegetação pelo inverso das suas concentrações

3.5 Dados meteorológicos registrados pela torre do km 67

Os dados de precipitação, radiação fotossinteticamente ativa (RFA), déficit de pressão de vapor e temperatura do ar, foram extraídos da base de dados do projeto LBA (LBA 2005), com referência aos anos de 2003 e 2004, período que abrangeu este estudo. Os dados foram registrados pela torre de instrumentação, localizada no km 67 (Figura 10) em Santarém, no estado do Pará.

Figura 10 - Foto da torre instrumentada do km 67 (Santarém – PA, Brasil), com os equipamentos meteorológicos devidamente instalados ao longo da torre
Fonte: LBA 2007

3.6 Análise estatística

O teste de Kolmogorov-Smirnov foi utilizado para testar a normalidade dos dados (SOKAL; ROHLF 1995). Definida a normalidade dos dados, foi aplicada a análise de regressão linear para obter os valores da composição isotópica do carbono respirado pelo ecossistema, solo com e sem presença de serapilheira e madeira morta, através dos valores dos interceptos y , como também foram calculadas o erro padrão para cada reta de Keeling.

A análise de regressão linear também foi utilizada para relacionar os valores da respiração isotópica do ecossistema com a radiação fotossinteticamente ativa (RFA), precipitação, temperatura do ar (Tar) e déficit de pressão de vapor (DPV).

Os dados isotópicos do material orgânico das folhas, madeira morta, solo, serapilheira e o $\delta^{13}\text{C}_\text{R}$ do CO_2 respirado foram submetidos à análise de variância (ANOVA). Detectada a significância pela ANOVA (5%), as médias de cada parâmetro avaliado assim como as interações das variações sazonais e interanuais foram testadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Para tal, foi utilizado o programa estatístico Statistica versão 6.1 (STATSOFT 2006) tanto para o desenvolvimento das análises estatísticas como as construções dos gráficos utilizados.

4 RESULTADOS

4.1 A composição Isotópica do material orgânico

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ das folhas aumentou ao longo do perfil vertical da vegetação, no sentido sub-bosque até ao topo do dossel (Figura 11). No ano de 2003, durante a estação seca, a diferença das médias de $\delta^{13}\text{C}$ foi significativa entre as três alturas ($p < 0,00$), enquanto que na estação chuvosa, a significância foi observada apenas entre as folhas localizadas entre as alturas extremas da vegetação. No ano subsequente, a composição isotópica das folhas foi significativamente diferente entre as três alturas na estação chuvosa ($p < 0,002$). Entretanto, nos meses de seca somente as folhas do sub-bosque se diferenciaram das demais alturas ($p < 0,001$). Os efeitos de sazonalidade não foram observados nas folhas localizadas no sub-bosque em 2003 ($p < 0,00$) e nas folhas do topo de dossel no ano de 2004 ($p < 0,00$) (Figura 12).

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ do solo, madeira morta e serapilheira não variaram sazonalmente nos dois anos de estudo (Figura 13). Uma maior variabilidade nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ foi observada na serapilheira em relação aos outros componentes.

Figura 11 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}$ de folhas do sub-bosque (n= 46), meio (n= 100) e topo de dossel (n= 72). As folhas foram coletadas ao longo do perfil com acesso pela torre, localizado na Floresta Nacional do Tapajós. Médias seguidas de mesma letra entre as alturas dentro do mesmo ano e estação, não diferiram a 5%

Figura 12 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}$ de folhas do sub-bosque (n= 46), meio (n= 100) e topo de dossel (n= 72), analisadas dentro de altura e comparando-se entre as estações chuvosa e seca dos anos de 2003 e 2004. As folhas foram coletadas ao longo do perfil da torre, localizado na Floresta Nacional do Tapajós. Médias seguidas de mesma letra, não diferiram a 5%

Figura 13 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}$ do material orgânico de solo ($n= 12$), madeira morta ($n= 12$) e serapilheira ($n= 15$), coletadas na Floresta Nacional do Tapajós. Os dados foram separados por estação chuvosa e seca, coletados entre os anos de 2003 e 2004
Fonte: Nardoto, (2005).

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ de folhas de indivíduos arbóreos não foram estatisticamente distintos dos valores de folhas de lianas. Observa-se que há uma variabilidade maior na composição isotópica dentro do grupo das lianas em relação às espécies arbóreas (Figura 14).

Figura 14 - Média dos valores mensais de $\delta^{13}\text{C}$ do material orgânico das folhas localizadas na altura 34 m, separados por grupos funcionais: arbóreos (n= 17) e lianas (n= 33), coletados ao longo dos dois anos de estudo

4.2 Variação do $\delta^{13}\text{C}$ do CO_2 atmosférico ($\delta^{13}\text{C}\text{-CO}_2$) e sua concentração ao longo do perfil vertical da floresta

Analisando-se os valores de $\delta^{13}\text{C}\text{-CO}_2$ ao longo do perfil da vegetação no sentido sub-bosque ao topo do dossel (Figura 15), observa-se um decréscimo em seus valores, que foram inversamente relacionados com as suas concentrações ($r^2 = 0,9$; $p < 0,04$) (Figura 16). Os valores médios de $\delta^{13}\text{C}\text{-CO}_2$ e da concentração do CO_2 atmosférica foram estatisticamente distintos ao longo do perfil da floresta (Figuras 15 e 16). A partir dos valores isotópicos do CO_2 e o inverso dos valores da concentração de cada altura (Tabela 1), aplicou-se a equação da reta de Keeling para determinar o valor da composição isotópica do carbono proveniente do processo de respiração pelo ecossistema (Figura 17).

Figura 15 - Valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ -CO₂ atmosférico, coletados ao longo do perfil da vegetação (0,2 a 1 m, 7 m, 21 m e 45 m) após as 18:00h. As médias foram separadas por estações úmida e seca, avaliadas nos anos 2003 e 2004, na Floresta Nacional do Tapajós (Santarém-Pará). Médias seguidas de mesma letra não diferiram entre si a 5%

Figura 16 - Valores médios da concentração do CO₂, coletados ao longo do perfil da vegetação (0,2 a 1 m, 7m, 21 m e 45 m) após as 18:00h. As médias foram separadas por estações úmida e seca, avaliadas nos anos 2003 e 2004, na Floresta Nacional do Tapajós (Santarém-Pará). Médias seguidas de mesma letra não diferiram entre si a 5%

Tabela 1 - Valores reais da concentração de CO₂ e de $\delta^{13}\text{C-CO}_2$ dos frascos coletados ao longo do perfil da vegetação, nas respectivas alturas e horário

Frascos	Hora	Altura (m)	[CO ₂] (ppm)	1/[CO ₂] (ppm)	$\delta^{13}\text{C-CO}_2$ (‰)
1	20:05	45	402,0	0,00249	-10,5
2	20:08	21	427,9	0,00234	-11,4
3	20:11	7	443,6	0,00225	-12,2
4	20:15	0,2	499,5	0,00200	-14,3
1	20:47	45	410,5	0,00244	-10,6
2	20:50	21	415,6	0,00241	-10,9
3	20:54	7	441,6	0,00226	-12,2
4	20:58	0,2	510,8	0,00196	-14,2
1	21:34	45	408,1	0,00245	-10,4
2	21:37	21	426,8	0,00234	-11,2
3	21:40	7	428,4	0,00233	-11,7
4	21:44	0,2	443,0	0,00226	-12,2
1	22:17	45	411,7	0,00243	-10,6
2	22:20	21	438,7	0,00228	-12,2
3	22:23	7	435,8	0,00229	-11,6
4	22:27	0,2	450,0	0,00222	-12,4

Figura 17 – Exemplo de reta de Keeling correspondente ao mês de março de 2003, utilizando-se os valores que se encontram na Tabela 1. O número destacado em negrito na equação de reta corresponde ao sinal isotópico integrado do CO₂ emitido pela floresta

4.3 Variação média da razão entra a concentração de CO₂ na câmara estomatal (ci) e a concentração de CO₂ atmosférico (ci/ca) ao longo do perfil vertical da vegetação primária

A razão média de ci/ca foi calculada a partir dos valores da composição isotópica do material orgânico das folhas, aplicando-se a equação de Farquhar et al. (1982) (equação 2):

$$\delta^{13}C_{folha} = \delta^{13}C_{Atm} - a - (b - a) \cdot \frac{c_i}{c_a}$$

Para se estimar cada valor médio mensal de ci/ca, foram utilizados valores de $\delta^{13}C$ atmosférico referentes a cada altura, que foram obtidos pelas amostras de ar coletados nos frascos para a determinação das retas de Keeling (Anexo 2). Os valores mensais médios estimados de ci/ca foram agrupados nas estações seca e chuvosa de acordo com três estratos de altura da copa: sub-bosque, meio e topo do dossel (Figura 18).

Em 2003, durante a estação chuvosa, apenas entre as alturas extremas foram encontradas diferenças significativas ($p < 0,000$) entre os valores médios estimados de ci/ca (Figura 18). Durante a estação seca do mesmo ano, os valores médios estimados de ci/ca que representam as folhas do sub-bosque foram significativamente diferentes das demais alturas ($p < 0,001$), não se observando o mesmo para as folhas do meio e topo (Figura 18).

Em 2004, tanto na estação seca como na chuvosa, observou-se que o valor médio estimado de ci/ca que representam as folhas do sub-bosque diferiu daquelas que representam as folhas do topo ($p < 0,013$). A variação entre as folhas do meio e do topo não foram estatisticamente diferentes. Não foram encontradas diferenças sazonais significativas entre os valores de ci/ca localizadas em uma mesma altura entre os anos de 2003 e 2004.

Figura 18 - Valores estimados de ci/ca coletados nas estações chuvosa e seca, nos anos de 2003 e 2004. A determinação do o ci/ca foi obtida utilizando-se o sinal isotópico das folhas coletadas ao longo do perfil da torre do km 67: sub-bosque (n= 46), meio (n= 100) e topo (n= 72) de dossel. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% dentro de uma mesma estação e ano

4.4 Variação da composição isotópica proveniente da respiração do ecossistema ($\delta^{13}\text{C}_R$) e de seus componentes

4.4.1 Ecossistema ($\delta^{13}\text{C}_{\text{Reco}}$)

Em 2003, os valores médios mensais de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Reco}}$ foram mais elevados ($p < 0,0015$) nos meses de menor precipitação (Figura 19). Em decorrência, obteve-se uma relação inversa e significativa ($p < 0,05$) dos valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Reco}}$ e a precipitação mensal (Figura 20). Em 2004, observou-se um ligeiro aumento do $\delta^{13}\text{C}_{\text{Reco}}$ durante a estação seca, mas que não foi estatisticamente significativo ($p < 0,20$) (Figura 21). As diferenças nos valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Reco}}$ dentro de uma mesma estação (úmida e seca) durante os dois anos de coletas não diferiram significativamente ($p < 0,135$ e $p < 0,163$) (Figura 22).

Figura 19 - Distribuição dos valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ ($\pm$ erro padrão) do CO_2 respirado pelo ecossistema, coletados no período noturno em relação à precipitação mensal em 2003. Cada valor de $\delta^{13}\text{C}_R$ foi obtido pelo método da reta de Keeling ($n=16$). Os dados mensais de precipitação foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA

Figura 20 - Valores mensais de $\delta^{13}C_R$ do CO_2 respirado pelo ecossistema em 2003 correlacionados com a precipitação correspondente de cada mês. O $\delta^{13}C_R$ foi obtido pela técnica da reta de Keeling ($n = 16$). Os dados mensais de precipitação foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA

Figura 21 - Distribuição dos valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ ($\pm$ erro padrão) do CO_2 respirado pelo ecossistema, coletados no período noturno correlacionados com a precipitação mensal em 2004. Cada valor de $\delta^{13}\text{C}_R$ foi obtido pelo método da reta de Keeling ($n=16$). Os dados mensais de precipitação foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA

Figura 22 - Valor médio de $\delta^{13}\text{C}_R$ do ecossistema, agrupados por estações seca e chuvosa durante os anos de 2003 e 2004. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si a 5%

4.4.2 Solo com a presença de serapilheira ($\delta^{13}\text{C}_{\text{R solo+s}}$) e sem a presença de serapilheira ($\delta^{13}\text{C}_{\text{R solo-s}}$)

Não houve diferenças significativas entre os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{R solo+s}}$ entre as estações seca e chuvosa em ambos os anos estudados (Figura 23).

Figura 23 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_{\text{R}}$ do carbono respirado pelo solo + serapilheira, obtidos pela técnica da reta de Keeling (cada reta $n = 16$) e agrupados por estações chuvosa e seca nos anos de 2003 e 2004. Média seguida de mesma letra não foi significativa a 5%

Não houve diferença estatisticamente significativa entre os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{R solo-s}}$ obtida no período de seca e cheia e nem entre os dois anos estudados (Figura 24). As barras de erro indicam a grande variabilidade da composição isotópica desse compartimento.

Figura 24 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ do carbono respirado pelo solo, obtidos pela técnica da reta de Keeling (cada reta $n = 16$), agrupados por estações chuvosa e seca, coletados nos anos de 2003 e 2004. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5%

Não houve um padrão sazonal claro nos valores de $\delta^{13}\text{C}_R$ do solo com e sem serapilheira (Figura 25).

Figura 25 - Valores mensais estimados de $\delta^{13}\text{C}_R$ do carbono respirado pelo solo e solo + serapilheira, obtidos pela técnica da reta de Keeling, amostrados em 2003 e 2004. O valor mensal do $\delta^{13}\text{C}_R$ foi obtido pelo método da reta de Keeling (cada reta $n= 16$). Os dados mensais de precipitação foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA

4.4.3 Madeira morta ($\delta^{13}\text{C}_{\text{Rmad}}$)

Observou-se que os valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Rmad}}$ estatisticamente menores na estação chuvosa de 2003 em relação à estação seca do mesmo ano ($p < 0,05$). Por outro lado, em 2004 não houve diferença significativa entre as duas estações (Figura 26).

Figura 26 - Valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_{\text{R}}$ do carbono respirado pela madeira morta, obtidos pela técnica da reta de Keeling (cada reta $n = 16$), agrupados por estações chuvosa e seca, coletados nos anos de 2003 e 2004. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5%

5 DISCUSSÃO

5.1 Variação vertical dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ das folhas e ci/ca ao longo do perfil da vegetação

O aumento dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ das folhas ao longo do perfil vertical da copa, mostrado na Figura 27, foi observado em outros estudos em florestas neotropicais (MEDINA; STERNBERG; CUEVAS 1991; STERNBERG; MULKEY; WRIGHT 1989) e em florestas temperadas (DAMESIN; LELARGE 2003; FESSENDEN; EHLERINGER 2003). Utilizando-se os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ das folhas, foram estimados os valores médios de ci/ca, os quais decresceram ao longo do dossel em direção ao topo das árvores (Figura 18) (BUCHMANN et al., 1997; PONS; WELSCHEN, 2003). Estudos realizados na mesma região deste estudo, também encontraram uma estratificação vertical, obtendo valores menores de ci/ca para folhas localizadas no topo da vegetação, diferindo significativamente das folhas do sub-bosque (Tabela 2) (DOMINGUES et al., 2005).

Tabela 2 - Médias ($\pm$ desvio padrão) de alguns parâmetros de trocas gasosas, obtidas em uma floresta primária localizado no km 67, município de Santarém, no estado do Pará. [A= árvore; L= lianas]; (n). Médias seguidas de mesma letra na mesma linha, não diferem significativamente (5%)

	p (5%)	Topo de dossel [A/L]	Meio	Sub-bosque
$A_{\max}$ ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	0,03	^a 10,7 $\pm$ 4,3(6)/ ^a 7,7 $\pm$ 1,1 (6)	^{ab} 7,8 $\pm$ 2,4 (6)	^b 4,6 $\pm$ 1,8 (6)
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	0,0001	^a -29,9 $\pm$ 1,0 (11)/ ^b -28,6 $\pm$ 0,9 (6)	^c -32,2 $\pm$ 1,8 (46)	^d -35,2 $\pm$ 0,7 (12)
ci/ca	0,003	^a 0,67 $\pm$ 0,05 (6)/ ^a 0,61 $\pm$ 0,08 (6)	^{ab} 0,67 $\pm$ 0,04 (6)	^b 0,77 $\pm$ 0,07 (6)
gs@Amax ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	0,24	0,18 $\pm$ 0,10 (6)/ 0,11 $\pm$ 0,03 (6)	0,13 $\pm$ 0,05 (6)	0,11 $\pm$ 0,02 (6)

(Tabela adaptada de Domingues et al., 2007)

Figura 27 - Média dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ orgânico de folhas (sub-bosque, meio e topo de dossel), serapilheira, solo (0-10 cm) e madeira morta coletados no ano de 2003

5.2 Implicações sazonais na variação dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos componentes orgânicos do ecossistema

Considerando-se que a Amazônia está localizada numa região onde a precipitação é alta, seria esperado que mesmo durante períodos mais secos, as plantas não apresentassem mudanças fisiológicas significativas (DA ROCHA et al., 2004; GOULDEN et al., 2004). Segundo a literatura, valores mais altos de condutância estomática (gs) correlacionam-se inversamente com o déficit de pressão de vapor (DPV) (PANEK; WARING 1997). Uma das conseqüências seria que alterações na gs causaria mudanças na razão ci/ca, influenciando a taxa fotossintética das plantas (EHLERINGER; COOK 1998; FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK 1989; O'LEARY 1998). A grande variabilidade de espécies existentes na Amazônia (REICH et al., 2004) e a individualidade das respostas à seca podem ter mascarado os efeitos da sazonalidade nos valores médios estimados de ci/ca, pois estudos indicaram que a produtividade primária bruta (PPB) na floresta localizado no km 67 em Santarém não diminuiu significativamente durante os meses mais secos (GOULDEN et al., 2004). Alguns estudos comprovaram que mesmo as plantas submetidas a grandes eventos de seca, podem não apresentar variação significativas nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ das folhas, devido a capacidade de tolerância ao déficit hídrico de cada espécie, seja a nível de indivíduo ou grupos funcionais (BONAL et al., 2007; NAHM et al., 2007).

Domingues et al. (2005), encontraram uma diminuição nas taxas de transpiração nos meses mais secos, diminuindo os valores de gs e aumentando a discriminação isotópica nas folhas de uma floresta localizada em Santarém. Um estudo conduzido em Manaus, cidade distante cerca de 1.000 km à oeste da cidade de Santarém, evidenciou a grande importância da variação da temperatura do ar na temperatura das folhas, que por sua vez influenciou na capacidade fotossintética das plantas; interferindo, portanto, na produtividade de todo o ecossistema (TRIBUZY 2005). Resultados dessa natureza devem ser levados em consideração nos modelos regionais sobre o balanço de carbono na Amazônia.

Em relação aos grupos funcionais, os resultados de $\delta^{13}\text{C}$ das folhas de arbóreas e lianas, não diferiram significativamente (Figura 12). Esta não diferença entre estes grupos funcionais pode estar relacionado com a própria condição anatômica das lianas e na tolerância das espécies arbóreas à períodos de seca mais prolongados (ANDRADE et al. 2005; NEPSTAD et al., 2002; SANTIAGO; WRIGTH 2007; TYREE; EWERS 1996).

Tabela 3 - Valor médio de $\delta^{13}\text{C}$ (n) das folhas localizadas na altura 34 m, separados por grupos funcionais, coletados nos anos de 2003 e 2004

Nome da espécie	Grupo funcional	$\delta^{13}\text{C}$ ‰
<i>Abuta rufescens</i> (Aubl.)	Liana	-29,1 (2)
<i>Tetrapterys</i> sp.	Liana	-28,8 (13)
<i>Prionostema</i> aff. <i>aspera</i> (Lam.-Miers)	Liana	-30,6 (17)
<i>Copaifera multijuga</i>	Árvore	-29,0 (17)

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ da serapilheira indicam que a sua formação foi essencialmente das folhas localizadas mais ao topo da vegetação (MEDINA et al., 1986; OMETTO et al., 2002). Em média, componente madeira morta apresentou valores isotópicos um pouco mais enriquecidos que as folhas e serapilheira (Figura 27), provavelmente devido aos compostos orgânicos predominantes em sua formação (celulose e lignina), que possuem valores isotópicos mais enriquecidos que os carboidratos que formam as folhas (FOTELLI et al., 2003; GHASHGHAIE et al., 2001; HEIM; SCHIMIDT 2007; LIPP et al., 1996; MARTINELLI et al., 1998; OELBERMANN; VORONEY 2007). O solo apresentou valores aproximados ao da serapilheira e da madeira morta, enriquecendo-se com a profundidade (FIGUEIRA 2006; NARDOTO 2005; OELBERMANN; VORONEY 2007; OMETTO et al., 2006).

5.3 Variação anual e interanual dos valores de $\delta^{13}\text{C}_R$ e $\delta^{13}\text{C}$ orgânico dos componentes do ecossistema

A variabilidade dos valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_{\text{Reco}}$ do CO_2 respirado pelo ecossistema neste estudo ao longo de dois anos foi de 2,3 ‰, que por sua vez foi menor que valores encontrados em florestas boreais da América do Norte (BOWLING et al., 2002; FESSENDER; EHLERINGER, 2003; KNOHL et al., 2005; LAI et al., 2005; McDOWELL et al., 2004b) e na região do Mediterrâneo (WERNER et al., 2006) que ultrapassaram o valor de 7‰. A grande diferença pode ser explicada pelo fato que na região Amazônica os estresses hídricos a que as plantas são submetidas é significativamente menor em relação às florestas localizadas em latitudes mais elevadas. Porém, a própria variabilidade encontrada em cada estudo, pode ser atribuída à dinâmica do metabolismo das plantas, e as diferentes vias de alocações de carbono como respostas às variações microclimáticas locais, fazendo com que os componentes do ecossistema contribuam de modo diferenciado na respiração total do ecossistema, resultando nessa complexa variação nos valores de $\delta^{13}\text{C}_R$ (BUCHMANN et al., 1997a; BUCHMANN; BROOKS; EHLERINGER 2002; SCARTAZZA et al., 2004).

O $\delta^{13}\text{C}_{\text{Reco}}$ obtido pelas retas de Keeling e utilizado com maior frequência em estudos com florestas temperadas (BUCHMANN et al., 1997a; ENTING; TRUDINGER; FRANCEY 1995; MEDINA et al., 1989; OMETTO et al., 2002; PATAKI et al., 2003; QUAY et al., 1989), mostraram que em média, foram semelhantes ao encontrados em florestas tropicais úmidas da Guiana Francesa (BUCHMANN et al., 1997a). As florestas boreais, também apresentaram variação nos valores de $\delta^{13}\text{C}_R$ ao longo de um ano de estudo (FLANAGAN et al., 1996), contudo não foi observada uma influência significativa de sazonalidade nessa região. Por outro lado, em estudos conduzidos em florestas de *Acer*, *Populus* e *Pinus* localizadas em regiões submetidas a severos períodos de seca e baixa temperatura (Estados Unidos), o $\delta^{13}\text{C}_R$ foi significativamente influenciado pela sazonalidade (BUCHMANN et al. 1997b).

Neste estudo, o efeito da sazonalidade resultou em valores de $\delta^{13}\text{C}_\text{R}$ consistentemente mais empobrecidos durante os meses de maior precipitação em ambos os anos, com maior destaque para 2003 (Figura 28). O maior volume de chuvas que ocorreu durante a estação chuvosa de 2004, parece ter mascarado os valores isotópicos do $\delta^{13}\text{C}_\text{R}$ pelo ecossistema e os seus componentes, com menor aproximação com o CO_2 respirado pelo solo sem serapilheira. Alguns estudos apontam a variabilidade nos valores de $\delta^{13}\text{C}_\text{R}$ devido às respostas fisiológicas das plantas, influenciando diretamente na abertura e fechamento dos estômatos (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY, 1982). Pesquisas nos Estados Unidos mostraram uma relação direta entre a variação isotópica do carbono respirado (retas de Keeling) emitidas por florestas de coníferas com a variação da precipitação e VPD (BOWLING et al., 2002). Além desses fatores, outros estudos indicaram uma relação direta do aumento no valor do $\delta^{13}\text{C}_\text{R}$ com os maiores índices de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (BUCHMANN et al., 1997a), e maior disponibilidade hídrica no solo (McDOWELL et al. 2004b). Encontrou-se estudo, uma relação significativa entre a RFA e DPV com os valores de $\delta^{13}\text{C}_\text{R}$ do ecossistema (Figuras 29 e 30), ao utilizar os dados de RFA e de DPV (Tabela 4) obtidos pela torre instrumentada do LBA.

Figura 28 - Média dos valores de $\delta^{13}C_R$ pelo ecossistema e seus componentes: serapilheira + solo, solo e madeira morta) obtidos no ano de 2003

Os valores de $\delta^{13}C_R$ pelo ecossistema e alguns dos seus principais componentes, o CO_2 emitido pelo solo com e sem serapilheira, e madeira morta (Figura 28) foram aproximados, indicando contribuição destes na respiração total do ecossistema. Em ecossistemas temperados, por exemplo, a respiração do solo é a predominante (~70%), mas em ambientes tropicais essa proporção diminui (CHAMBERS et al., 2004; KIRA 2002). A participação da madeira morta, especificamente na floresta de Santarém, foi observada que fluxos de CO_2 tiveram uma participação maior da componente madeira morta (RICE et al., 2004), diluindo assim os valores isotópicos desses componentes. Dentre eles, o componente solo foi o que apresentou os valores mais enriquecidos de $\delta^{13}C_R$, estando de acordo com outros estudos (BOWLING et al., 2002; BUCHMANN et al., 1997b; HEMMING et al., 2005).

Sendo que os valores isotópicos do solo aumentam com a profundidade (FIGUEIRA 2006; NARDOTO 2005). A grande variabilidade nos resultados do $\delta^{13}\text{C}_R$ pelo sistema solo indicam a complexidade da dinâmica em que os processos de respiração ocorrem (HEMMING et al., 2005). Faz-se necessário um estudo mais detalhado separando a respiração autotrófica (folhas, troncos, galhos e raízes) da heterotrófica (decomposição da matéria orgânica) (EKBLAD; HOGBERG 2001) e relacionar com os fatores abióticos como a temperatura e umidade do solo compreensão (EKBLAD et al., 2005; LLOYD; TAYLOR 1994; TRUMBORE, 2006).

Figura 29 - Correlação entre os valores médios mensais de da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) valores mensais de $\delta^{13}\text{C}_R$ do ecossistema no ano de 2003. Os dados mensais de RFA foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA

Tabela 4 - Valores médios de precipitação, déficit de pressão de vapor (DPV) e radiação fotossinteticamente ativa (RFA), coletados pela torre instrumentada do LBA, localizado no km 67 na Floresta Nacional do Tapajós. Dados de 2003 e 2004. (LBA 2005)

Mês/ano	Precipitação (mm)	DPV (mbar)	RFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
jan/03	34,7	10,2	717,9
fev/03	244,4	6,3	673,5
mar/03	234,8	6,8	713,9
abr/03	331	6,8	748,3
mai/03	287,2	7,2	643,7
jun/03	183	7,9	754,2
jul/03	68,5	10,2	822,2
ago/03	62,9	10,8	868,8
set/03	127,5	10,2	822,2
out/03	57	9,4	863,8
nov/03	161	8,7	784,8
dez/03	113	9,6	675
jan/04	407,4	8,4	619,4
fev/04	438	6,3	570,1
mar/04	272,2	6,3	573,9
abr/04	297,7	7,3	559,4
mai/04	318,4	7,7	555,8
jun/04	91,8	9,4	631,3
jul/04	151	10,4	685,5
ago/04	70	10,5	730,9
set/04	47,5	11,2	727,8
out/04	66,5	12,3	746,6
nov/04	24,8	14,6	750
dez/04	65	14,5	639,2

Figura 30 - Correlação entre os valores médios mensais de déficit de pressão de vapor (DPV) e valores mensais de $\delta^{13}C_R$ do ecossistema no ano de 2003. Os dados mensais de DPV foram obtidos através da torre de instrumentação do LBA

6 CONCLUSÕES

A maior frequência de amostragem ao longo de dois anos consecutivos (2003 e 2004) de valores de $\delta^{13}\text{C}_R$ confirmou as diferenças sazonais observadas anteriormente por outros estudos que se utilizou de uma frequência de amostragem relativamente menor (MARTINELLI et al., 2007; OMETTO et al., 2002). Correlações significativas foram encontradas entre os valores de $\delta^{13}\text{C}_R$ com os fatores como precipitação, temperatura do ar, déficit de pressão de vapor atmosférico e radiação fotossinteticamente ativa, indicando uma estreita relação entre as trocas gasosas e a condições climáticas locais. Os resultados deste estudo confirmam e abrem oportunidades de se utilizar a técnica isotópica para definir padrões de $\delta^{13}\text{C}_R$ ao nível de ecossistemas, utilizando esses valores como indicadores de mudanças nas trocas gasosas frente ao cenário de mudanças climáticas.

As composições isotópicas, quais sejam do carbono respirado como do material orgânico dos diversos componentes do ecossistema (OMETTO et al., 2006), também apresentaram variações sazonais e um padrão de enriquecimento ao longo do perfil vertical da vegetação, contudo não foi possível determinar a origem do carbono respirado pelo ecossistema através desses valores.

A “simples” análise da composição isotópica do carbono seja orgânica ou respirada, pode ser útil na verificação em nível de folhas, indivíduos e até mesmo de ecossistemas como padrões de respostas fisiológicas das plantas. Nesse sentido, a disponibilidade hídrica para o sistema se apresentou como um dos mais importantes fatores senão o maior, que definiu de forma direta ou indireta o funcionamento fisiológico da floresta detectado nas variações dos valores isotópicos do $\delta^{13}\text{C}$ orgânico e $\delta^{13}\text{C}_R$ do CO_2 fixado e respirado. A definição dos padrões isotópicos de um ecossistema em diferentes condições climáticas é de fundamental importância para a melhor compreensão do ciclo do carbono, desde uma folha até o ecossistema; especialmente na região Amazônica onde as queimadas têm aumentado significativamente com previsões reais de mudanças no clima.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, M.A.; GRIERSON, P.F. Stable isotopes at natural abundance in terrestrial plant ecology and ecophysiology: an update. **Plant Biology**, New York, v. 3, p. 299-310, Feb., 2001.
- AGREN, G. I.; BOSATTA, E.; BALESIDENT, J. Isotope discrimination during decomposition of organic matter: A theoretical analysis. **Soil Science Society of America Journal**, New York, v.60, n. 4, p. 1121-1126, Jul./Aug., 1996.
- ANDRADE, J.L.; MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G. SCHNITZER, S.A. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. **Trees: Structure and Function**, Berlin, v. 19, n. 3, p. 282-289, May, 2005.
- ARAÚJO, A.C.; NOBRE, A.D.; KRUIJT, B.; CULF, A.D.; STEFANI, P.; ELBERS, J.; DALLAROSA, R.; RANDOW, C.; MANZI, A.O.; VALENTINI, R.; GASH, J.H. C.; KABAT, P. Dual tower long term study of carbon dioxide fluxes for a central Amazonian rain forest - The Manaus LBA site. **Journal of Geophysical Research: atmosphere**, Washington, v. 107, 2002.
- AYENEH, A.; GINKEL, M.; REYNOLDS, M.P.; AMMAR, K. Comparison leaf, spike, peduncle and canopy temperature depression in wheat under heat stress. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 79, n. 2/3, p. 174-184, Jan., 2002.
- BARBOUR, M.M.; CERNUSAK, L.A.; WHITEHEAD, D.; GRIFFIN, K.L.; TURNBULL, M.H.; TISSUE, D.T.; FARQUHAR, G.D. Nocturnal stomatal conductance and implications for modelling delta O-18 of leaf-respired CO₂ in temperate tree species. **Functional Plant Biology**, Australian, v.32, n. 12, Apr., 1107-1121, 2005.
- BARNARD, R.L.; SALMON, Y.; KODAMA, N.; SORGEL, K.; HOLST, J.; RENNENBERG, H.; GESSLER, A.; BUCHMANN, N. Evaporative enrichment and time lags between delta O-18 of leaf water and organic pools in a pine stand. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 30, n. 5, p. 539-550, May, 2007.
- BEERLING, D.J. Predicting Leaf Gas-Exchange and $\delta^{13}\text{C}$ Responses to the Past 30000 Years of Global Environmental-Change. **New Phytologist**, New York, v.128, n. 3, Nov., 1994.
- BONAL, D.; SABATIER, D.; MONTPIED, P.; TREMEAUX, D.; GUEHL, J.M. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. **Oecologia**, New York, v. 124, n. 3, p. 454-468, Aug., 2000.

- BONAL, D.; BORN, C.; BRECHET, C.; COSTE, S.; MARCON, E.; ROGGY, J.C. GUEHL, J. M. The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits. **Annals of Forest Science**, Bordeaux, 64, n. 2, p. 169-176, Mar., 2007.
- BOUSQUET, P.; PEYLIN, P.; CIAIS, P.; LE QUERE, C.; FRIEDLINGSTEIN, P.; TANS, P.P. Regional changes in carbon dioxide fluxes of land and oceans since 1980, **Science**, New York, v. 290, n. 5495, p. 1342-1346, Nov., 2000.
- BOWLING, D.R.; COOK, C.S.; EHLERINGER, J.R. Technique to measure CO₂ mixing ratio in small flasks with a bellows/IRGA system. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v.109, n. 1, p. 61-65, Aug., 2001.
- BOWLING, D.R.; PATAKI, D.E.; EHLERINGER, J.R. Critical evaluation of micrometeorological methods for measuring ecosystem-atmosphere isotopic exchange of CO₂. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 116, p. 159-179, Aug., 2003.
- BOWLING, D.R.; McDOWELL, N.G.; BOND, B.J.; LAW, B.E.; EHLERINGER, J.R. ¹³C content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. **Oecologia**, New York, v.131, p. 113-124, Apr., 2002.
- BUCHMANN, N.J.; BROOKS, R.; EHLERINGER, J.R. Predicting carbon isotope ratios of atmospheric CO₂ within canopies. **Functional Ecology**, British, v., 16, p. 49-57, Feb. 2002.
- BUCHMANN, N.J.; GUEHL, M.; BARIGAH, T.S.J.; EHLERINGER, J.R. Interseasonal comparison of CO₂ concentrations, isotopic composition and carbon dynamics in an Amazonian rain forest (French Guiana). **Oecologia**, New York, v. 110, p. 120-131, 1997a.
- BUCHMANN, N.; KAO, W. Y.; EHLERINGER, J. Influence of stand structure on carbon-13 of vegetation, soils, and canopy air within deciduous and evergreen forests in Utah, United States. **Oecologia**, New York, v. 110, n. 1, p. 109-119, Mar., 1997b.
- BUCKLEY, T. N. The control of stomata by water balance. **New Phytologist**, New York, v. 168, n. 2, p. 275-291, Nov., 2005.
- CHAMBERS, J.Q.; TRIBUZY, E.S.; TOLEDO, L.C.; CRISPIM, B.F.; HIGUCHI, N.; DOS SANTOS, J.; ARAUJO, A.C.; KRUIJT, B.; NOBRE, A.D.; TRUMBORE, S.E. Respiration from a tropical forest ecosystem: Partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecological Applications**, Washington, v. 14, n. 4, p. 72-88 Supplemental S, Aug. 2005.
- CIAIS, P.; FRIEDLINGSTEIN, P.; SCHIMEL, D.S.; TANS, P.P. A global calculation of the $\delta^{13}\text{C}$ of soil respired carbon: Implications for the biospheric uptake of anthropogenic CO₂. **Global Biogeochemical Cycles**, New York, v. 13, n. 2, p. 519-530, 1999.

CIAS, P.; TANS P.P.; TROLIER M.; WHITE J.W.C.; FRANCEY R.J. A large Northern Hemisphere terrestrial CO₂ sink indicated by the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂. **Science**, New York v. 269, n. 5227, p. 1098-1102, Aug., 1995.

CIAS, P., TANS, P.P., DENNING, A.S., FRANCEY, R.J., TROLIER, M., MEIJER, A.J., WHITE, W.C., BERRY, J.A., RANDALL, D.A., COLLATZ G.J., SELLERS, P. J., MONFRAY, P., HEIMAN, M. A three-dimensional synthesis study of ¹⁸O in atmospheric CO₂. Surface fluxes. **Journal of Geophysical Research**, Washington, v. 102, p. 5873-5883, Mar., 1997.

CLARK, D.B.; CLARK, D.A. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. **Forest Ecology and Management**, v. 80, n.1/3, p. 235-244, Jan., 1996.

CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological Monographs**, New York, v. 65, p. 419-439, 1995.

CONWAY, T.J.; TANS, P.P.; WATERMAN, L.S.; THONING, K.W. Evidence for interannual variability of the carbon-cycle from the national-oceanic-and-atmospheric-administration climate-monitoring-and-diagnostics-laboratory global-air-sampling-network. **Journal of Geophysical Research: atmospheres**, Washington, v. 20, p. 22831-22855, Nov., 1994.

CUEVAS, E. Soil versus biological control on nutrient cycling in Terra Firme forests. In: McCLAIN, M.E.; VICTORIA, R.L.; RICHEY, J.E. (Eds.) **The Biogeochemistry of the Amazon Basin**. New York: Oxford University Press, 2001. Chap. 4, p. 53-67.

DAMESIN, C.; RAMBAL, S.; JOFFRE, R. Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. **Acta Oecologia – International Journal of Ecology**, Paris, v. 19, n. 3, p. 195-204, May/Jun., 1998.

DAMESIN, C.; LELARGE, C. Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. **Plant Cell and Environment**, Oxford, n. 26, p. 207–219, Oct., 2003.

DA ROCHA, H.R.; GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.; MENTON, M.C.; PINTO, L.D.V.O.; DE FREITAS, H.C.; FIGUEIRA, A.M.E.S. Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in eastern Amazonia. **Ecological Applications**, Washington, v. 4, n. 4, p. 22-32, Aug., 2004.

DAVIDSON, E.A.; ARTAXO, P. Globally significant changes in biological processes of the Amazon Basin: results of the Large-scale Biosphere-Atmosphere Experiment. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, n. 5, p. 519-529, May, 2004.

DEINES, P. The isotopic composition of reduced organic carbon. In: FRITZ, P.; FONTES, J. (Eds.) **Handbook of Enviromental Isotope Geochemistry**, Elsevier: Amsterdam, 1980, p. 329-406

DOMINGUES, T.F. Photosynthetic gas exchange in eastern Amazonian primary forest and pasture ecosystems. 2005, p. 124 (Tese de doutorado), Utah, 2005.

DOMINGUES, T.F.; MARTINELLI, L.A.; EHLERINGER, J.R. Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pature ecosystems from eastern amazônia, Brazil. **Plant Ecology**, New York, doi: 10.1007/s11258-006-9251-z, 2007.

DOMINGUES, T.F.; BERRY, J.A.; MARTINELLI, L.A.; OMETTO, J.P.H.B.; EHLERINGER, J.R. Parameterization of canopy structure and leaf-level gas exchange for an eastern Amazonian tropical rain forest (Tapajos National Forest, Para, Brazil). **Earth Interactions**, Washington, v. 9, n. 17, Sep., 2005.

EARTH GOOGLE. Disponível em: <<http://earth.google.com>> (v. home edition). Acesso em: 14 ago. 2007.

EHLERINGER, J.R. Variation in leaf carbon-isotope discrimination in *Encelia farinosa* – implications for growth, competition and drought survival. **Oecologia**, New York, v. 95, n. 3, p. 340-346, Sep., 1993.

EHLERINGER, J.R.; COOK, C.S. Carbon and oxygen isotope ratios of ecosystem respiration along an Oregon conifer transect: preliminary observations based on small-flask sampling. **Tree Physiology**, Canadian, v. 8/9, p. 513-519, Aug./Sep, 1998.

EHLERINGER, J.R.; WHITE, J.W.; JOHNSON, D.A.; BRICK, M. Carbon Isotope Discrimination, Photosynthetic Gas-Exchange, and Transpiration Efficiency in Beans and Range Grasses. **Acta Oecologica-International Journal of Ecology**, Washington, v. 11, n. 4, p. 611-625, 1990.

EHLERINGER, J.R.; BOWLING, D.R.; FLANAGAN, L.B.; FESSENDER, J.; HELLIKER, B.; MARTINELLI, L.A.; OMETTO, J.P.H. Stable Isotopes and Carbon Cycle Process in Forests and Grasslands. **Plant Biology**, New York, v.4, p. 181-189. Review Article, 2002.

EKBLAD, A.; HOGBERG, P. Natural abundance of ^{13}C of CO_2 respired from forest soils reveals speed of link between photosynthesis and root respiration. **Oecologia**, New York, v. 127, p. 305-308, 2001.

EKBLAD, A.; BOSTROM, B.; HOLM, A.; COMSTEDT, D. Forest soil respiration rate and $\delta^{13}\text{C}$ is regulated by recent above ground weather conditions, **Oecologia**, New York, v. 143, n. 1, p. 136-142, Mar., 2005.

ENTING, I.G.; TRUDINGER, C.M.; FRANCEY, R.J. A synthesis inversion of the concentration and $\delta^{13}\text{C}$ of atmospheric CO_2 . **Tellus Series B- Chemical and Physical Meteorology**, Copenhagen, v. 47, n. 1-2, p. 35-52, Feb./Apr., 1995.

EXPERIMENTO DE GRANDE ESCALA DA BIOSFERA – ATMOSFERA NA AMAZÔNIA (LBA). Disponível em: <<http://lba.cptec.inpe.br/lba/>>. Acesso em: 12 jan. 2003.

EXPERIMENTO DE GRANDE ESCALA DA BIOSFERA – ATMOSFERA NA AMAZÔNIA (LBA). Disponível em: <<http://beija-flor.ornl.gov/lba>>. Acesso em: 20 Fev. 2005.

EXPERIMENTO DE GRANDE ESCALA DA BIOSFERA – ATMOSFERA NA AMAZÔNIA (LBA). Disponível em: <<http://lbaconferencia.org/port/imagens.TorreSantarem.jpg>>. Acesso em: 20 Abr. 2007.

FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J.R.; HUBICK K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual Review Plant Physiology Molecular Biology**, Washington, v. 40, p. 503-537, Ago., 1989.

FARQUHAR, G.D.; O'LEARY, M.H.; BERRY, J.A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the inter-cellular carbon-dioxide concentration in leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood Victoria, v. 2, p. 121-137, 1982.

FESSENDEN, J.E.; EHLERINGER, J.R. Temporal variation in $\delta^{13}\text{C}$ of ecosystem respiration in the Pacific Northwest: links to moisture stress. **Oecologia**, New, York, v. 136, n. 1, p. 129-136, Jun., 2003.

FIGUEIRA, A.M.S. **Mudanças no uso e cobertura do solo na Amazônia e suas implicações no ciclo do nitrogênio**. 2006, p. 115. Dissertação (Mestrado em Ecologia aplicada) – Escola Superior na Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2006.

FLANAGAN, L.B.; EHLERINGER, A.R. Ecosystem-atmosphere CO_2 exchange: interpreting signals of change using stable isotope ratios. **Trends in Ecology & Evolution**, New York, v. 13, n., 1, p. 10-14, Jan., 1998.

FLANAGAN, L.B.; EHLERINGER, J.R. Ecosystem-atmosphere CO_2 exchange: interpreting signals of change using stable isotope ratios. **Trends in Ecology & Evolution**, New York, v. 13, n. 1, p. 10-14, Jan., 1999.

FLANAGAN, L.B.; BROOKS, J.R.; VARNEY, G.T.; BERRY, J.A.; EHLERINGER, J.R. Carbon isotope discrimination during photosynthesis and the oxygen isotopic ratio of respired CO_2 in boreal forest ecosystems. **Global Biogeochemistry Cycles**, Washington, v.10, p. 629-640, Dec, 1996.

FOTELLI, M.N.; RENNENBERG, H.; HOLST, T.; HELMUR, M.; GESSLER, A. Carbon isotope composition of various tissues of beech (*Fagus sylvatica*) regeneration s indicative of recent environmental conditions within the forest understorey. **New Phytologist**, New York, v. 159, p. 22-244, Jul., 2003.

FRANKS, P.J.; COWAN, I.R.; FARQUHAR, G.D. The apparent feedforward response of stomata to air vapor pressure deficit: information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 20, n. 1, p. 142-145, Jan., 1997.

GHASHGHAIE, J.; DURANCEAU, M.; BADECK, F.W.; CORNIC, G.; ADELIN, M.T.; DELEENS E. $\delta^{13}\text{C}$ of CO_2 respired in the dark in relation to $\delta^{13}\text{C}$ of leaf metabolites: comparison between *Nicotiana sylvestris* and *Helianthus annuus* under drought. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.24, n. 5, p. 505-515, May, 2001.

GESSLER A.; SCHREMPP, S.; MATZARAKIS, A.; MAYER, H.; RENNENBERG, H.; ADAMS, M.A. Radiation modifies the effect of water availability on the carbon isotope composition of beech (*Fagus sylvatica*) **New Phytologist**, New York, v. 150, n. 3, p. 653-664, Jun., 2001.

GLOBAL CARBON PROJECT (GCP). Carbon Trends State of the carbon cycle: An annual update of the global carbon budget. Disponível: <<http://www.globalcarbonproject.org/misc/carbontrends.htm>>. Acesso em: 10 maio 2007.

GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.; DA ROCHA, H.R.; MENTON, M.C.; DE FREITAS, H.C.; FIGUEIRA, A.M.E.S.; DE SOUSA, C.A.D. **Ecological applications**, Washington, v. 14, n. 4, p. 42-54, Supplemental S, Aug., 2004.

GRACE, J.; MALHI, Y. Global change - Carbon dioxide goes with the flow. **Nature**, London, v. 416, n. 6881, p. 594-595, Apr., 2002.

GRACE, J.; LLOYD, J.; MCINTYRE, J.; MIRANDA, A.C.; MEIR, P.; MIRANDA, H.S.; NOBRE, C.; MONCRIEFF, J.; MASSHEDER, J.; MALHI, Y.; WRIGHT, I.; GASH, J. Carbon Dioxide Uptake by an Undisturbed Tropical Rain Forest in Southwest Amazonia, 1992 to 1993., **Science**, New York, v. 270, n. 3, p. 778-780, Nov., 1995.

HEIM, A.; SCHMIDT, M.W.I. Lignin turnover in arable soil and grassland analysed with two different labelling approaches. **European Journal of Soil Science**, Austria, v. 58, n. 3, p. 599-608, Jun., 2007.

HEMMING, D.; YAKIR, D.; AMBUS, P.; AURELA, M.; BESSON, C.; BLACK, K.; BUCHMANN, N.; BURLETT, R.; CESCATTI, A.; CLEMENT, R.; GROSS, P.; GRANIER, A.; GRUNWALD, T.; HAVRANKOVA, K.; JANOUS, D.; JANSSENS, I.; A.KNOHL, A.; OSTNER, B. K.; KOWALSKI, A.; LAURILA, T.; MATA, C.; MARCOLLA, B.; MATTEUCCI, G.; MONCRIEFF, J.; MOORS, E. J.; OSBORNE, B.; PEREIRA, J. S.; PIHLATIE, M.; PILEGAARD, K.; PONTI, F.; ROSOVA, Z.; ROSSI, F.; SCARTAZZA, A.; VESALA, T. Pan-European $\delta^{13}\text{C}$ values of air and organic matter from forest ecosystems. **Global Change Biology**, Oxford, v.11, n. 7, p. 1065-1093, Jul., 2005.

HIGUCHI, N. Ciência e tecnologia e o desmatamento no Amazonas. **Jornal Gazeta Mercantil Amazonas**, Manaus, 2000, p. 20.

HOGAN, K.P.; SMITH, A.P.; SAMANIEGO, M. Gas exchange in 6 tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and dry seasons. **Biotropica**, New York, v. 27, n. 3, p. 324-333, Sep., 1995.

HOULTUM, J.A.; WINTER, K. Carbon isotope composition of canopy leaves in a tropical forest in Panama throughout a seasonal cycle. **Trees: Structure and Function**, Washington, v. 10, p. 545-551, Sep., 2005.

HULTINE, K.R.; MARSHALL, J.D. Altitude trends in conifer leaf morphology and carbon isotope composition. **Oecologia**, New York, v. 123, p. 32-40, Apr., 2000.

INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS (IBAMA). Disponível em: <<http://www.ibama.gov.br/projetotapajos/>>. Acesso em: 15 jan. 2003.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA (INMET). Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/>>. Acesso em: 21 mar. 2003.

INTERGOVERNAMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC): WATSON, R.T. (Ed.). **Synthesis report and the core writing**, Geneva, 2002, p. 184.

INTERGOVERNAMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC): The Physical Science Basis Summary for Policymakers. **Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**, Paris, Feb, 2007.

JUHRBANDT, J.; LEUSCHENER, C.; HOLSCHEER, D. The relationship between maximal stomatal conductance and leaf traits in eight Southeast Asia early successional tree species. **Forest Ecology and Management**, Netherlands, v. 202, n. 1/3, p. 245-256, Dec., 2004.

KEELING, C.D. The concentration and isotopic abundances of carbon dioxide in rural and marine air. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, New York, v. 24, n. 3-4, p. 277-298, 1961.

KEELING, C.D. The concentration and isotopic abundances of atmospheric carbon dioxide in rural areas. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, New York, v. 13, p. 322-334, 1958.

KEELING, C.D.; CHIN, J.F.S.; WHORF, T.P. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. **Nature**, London, v. 382, n. 11, p. 146-149, Jul., 1996.

KEELING, C.D.; WHORF, T.P.; WAHLEN, M.; VANDERPLICHT, J. Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. **Nature**, London, v. 375, n. 22, p. 666-670, Jun., 1995.

KNOHL, A.; WERNER, R.A.; BRAND, W.A.; BUCHMANN, N. Short-term variations in $\delta^{13}\text{C}$ of ecosystem respiration reveals link between assimilation and respiration in a deciduous forest. **Oecologia**, New York, v.142, n. 1, p. 70-82, Jan., 2005.

KOROL, R.L.; KIRSCHBAUM, M.U.F.; FARQUHAR, G.D.; JEFFREYS, M. Effects of water status and soil fertility on the C-isotope signature in *Pinus radiata*. **Tree Physiology**, Canadian, v. 19, p. 551-562, Jul., 1999.

KIRA, T. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of Southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. In: CHAZDON, R.L.; WHITEMORE, T.C. (Eds.). **Foundations of Tropical Forest Biology**, Chicago: Chicago Press, 2002, chap. 24, p. 673-702.

KUMAGAI, T.; SAITOH, T. M.; SATO, Y.; MANFROI, O.J.; KURAJI, K.; SUZUKI, M. Transpiration, canopy conductance and the decoupling coefficient of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak, Borneo: dry spell effects. **Journal of Hydrology**, Netherlands, v. 287, n. 1/4, p. 237-251, Feb., 2004.

LAI, C.T.; EHLERINGER, J.R.; SCHAUER, A.J.; TANS, P.P.; HOLLINGER, D.Y.; PAW, U. K.T.; MUNGER, J.W.; WOFSY, S.C. Canopy-scale $\delta^{13}\text{C}$ of photosynthetic and respiratory CO₂ fluxes: observations in forest biomes across the United States. **Global Change Biology**, Oxford, v. 11, n. 4, p. 633-643, Apr., 2005.

LAUTERI, M.; SCARTAZZA, A.; GUIDO, M.C.; BRUGNOLI, E. Genetic variation in photosynthetic capacity, carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in provenances of *Castanea sativa* adapted to different environments, **Functional Ecology**, Oxford, v. 11, n. 6, p. 675-683, Dec., 1997.

LIN, G.H.; EHLERINGER, J.R. Carbon isotopic fractionation does not occur during dark respiration in C₃ and C₄. **Plant Physiology**, New York, v. 114, n. 1, p. 391-394, May, 1997.

LIVINGSTON, N.J.; SPITTLEHOUSE, D.L. Carbon isotope fractionation in tree ring early and late wood in relation to intra-growing season water balance. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 19, p. 768-774, Jul., 1996.

LLOYD, J.; FARQUHAR, G.D. ^{13}C discrimination during CO_2 assimilation by the terrestrial biosphere. **Oecologia**, New York, v. 3-4, p. 201-215, Oct., 1994.

LLOYD, J.; TAYLOR, J.A. On the temperature dependence of soil respiration. **Functional Ecology**, England, v. 8, p. 315-323, 1994.

LLOYD, J.; KRUIJT, B.; HOLLINGER, D.Y.; GRACE, J.; FRANCEY, R.J.; WONG, S.C.; KELLIHER, F.M.; MIRANDA, A.C.; FARQUHAR, G.D.; GASH, J.H.C.; VYGODSKAYA, N.N.; WRIGHT, I.R.; MIRANDA, H.S.; SCHULZE, E.D. Vegetation effects on the isotopic composition of atmospheric CO_2 at local and regional scales. Theoretical aspects and a comparison between rain forest in Amazonian and boreal forest in Siberia, **Australian Journal Plant Physiology**, Australia, v. 23, p. 371 – 399, Jun., 1996.

LUDWING, L.J.; CANVIN, D.T. the rate pf photorespiration during photosynthesis and the relationship of the substrate of light respiration to the products of photosynthesis in sunflower leaves. **Plant Physiology**, New York, v. 48, p. 712-719, 1971.

MALHI, Y.; GRACE, J. Tropical forest and atmospheric carbon dioxide. **Trends Ecology Evolution**, New York, v. 15, p. 332-337, 2000.

MALHI, Y.; BALDOCCHI, D.D; JARVIS, P.G. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. **Plant cell and environment**, Oxford, v. 22, n. 6, p. 715-740, Jun., 1999.

MARLAND, G. R.; J. ANDRÉS, T. A.; BODEN, C.; BRENKERT, A. Global, regional and national annual CO_2 emissions estimates from fossil fuel burning, cement production and gas flaring. 1751-1998 (revised in august, 2003), Rep. ORNL/CDIAC/ NDP-030, Oak Ridge Natl. Lab., Oak Ridge, Tenn., 2001. Disponível: <http://cdiac.esd.ornl.gov/ndps/ndp030.html>. Acesso: 14 maio 2007.

MARTINELLI, L.A.; OMETTO, J.P.H.B.; ISHIDA, F.Y.; DOMINGUES, T.F.; NARDOTO, G.B.; OLIVERIA, R.S.; EHLERINGER, J. A. The use of carbon and nitrogen stable isotopes to track effects of land-use changes in the Brazilian Amazon region. In: DAWSON, T.; SIEGWOLF, R. (Eds.). **Stable isotope as an indicator of ecological change**. Amsterdam: Spring Verlarg, Elsevier, chap. 19, 2007.

MARTINELLI, L.A.; ALMEIDA, S.; BROWN, I.F.; MOREIRA, M.Z.; VICTORIA, R.L.; STERNBERG, L.S.L.; FERREIRA, C.A.C.; THOMAS, W.W. Stable carbon isotope ratio of tree leaves, boles and fine litter in a tropical forest in Rondonia, Brazil. **Oecologia**, New York, v. 114, n. 2, p. 170-179, Apr., 1998.

McDOWELL, N.G.; BOWLING, D.R.; BOND, B.L.; IRVINE, J.; LAW, B.E.; ANTHONI, P.; EHLERINGER, J.R. Responses of the carbon isotopic content of ecosystem, leaf, and soil respiration to meteorological and physiological driving factors in a *Pinus ponderosa* ecosystem. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 18, n. 1, p. 1232-1237, Jan., 2004a.

McDOWELL, N.G.; BOWLING, D.R.; SCHAUER, A.; IRVINE, J.; BOND, B.J.; LAW, B. E.; EHLERINGER, J.R. Associations between carbon isotope ratios of ecosystem respiration, water availability and canopy conductance. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, n., 10, p. 1767-1784, Oct., 2004b.

MEDINA E; STERNBERG L; CUEVAS E.; Vertical stratification of $\delta^{13}\text{C}$ values in closed natural and plantation forests in the Luquillo mountains, Puerto Rico. **OECOLOGIA**, New York, v. 87 n. 3, p. 369-372, 1991.

MEDINA, E.; MONTES, G.; GUEVAS, E.; ROKZANDIC, Z. profiles of CO_2 concentration and $\delta^{13}\text{C}$ values in tropical rain forest of the upper Rio negro basin Venezuela. **Journal of tropical ecology**, New York, v. 2, n. 3, p. 207-217, 1989.

MEINZER, F.C. Control of transpiration. **Trends in Ecology & Evolution**, Oxford, v. 8, n. 8, p. 289-294, Aug., 1993.

MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G.; HOLBROOK, N.M.; JACKSON, P.; CAVELIER, J. Stomatal and environmental-control of transpiration in a lowland tropical forest tree. **Plant and Cell Environment**, Oxford, v. 16, n. 4, p. 429-436, May, 1993.

MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G.; HOLBROOK, N.M.; CAVELIER, J.; JACKSON, P. Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 20, n. 10, p. 1242-1252, Oct., 1997.

MILLER, S.D.; GOULDEN, M.L.; MENTON, M.C.; DA ROCHA, H.R.; DE FREITAS, H.C.; FIGUEIRA, A.M; DE SOUSA, C.A.D. Biometric and micrometeorological measurements of tropical forest carbon balance. **Ecological Applications**, Washington, v. 14, n. 4, p. 114-126, Aug., 2004.

NAHM, M.; MATZARAKIS, A.; RENNENBERG, H.; GESSLER, A. Seasonal courses of key parameters of nitrogen, carbon and water balance in European beech (*Fagus sylvatica* L.) grown on four different study sites along a European North-South climate gradient during the 2003 drought. **Trees-Structure and Function**, London, v. 21, n. 1, p. 79-92, Jan., 2007.

NARDOTO, G.B. **Abundância natural de $\delta^{15}\text{N}$ na Amazônia e no Cerrado – implicações para a ciclagem de nitrogênio**. 2005, p. 100 Tese (Doutorado em Ecologia de Agroecossistemas) – Escola Superior na Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2005.

NEPSTAD, D.C.; CARVALHO, C.R.; DAVIDSON, E.A.; JIPP, P.H.; LEFEBVRE, P.A.; NEGREIROS, G.H.; DASILVA, E.D.; STONE, T.A.; TRUMBORE, S.E.; VIEIRA, S. The Role of Deep Roots in the Hydrological and Carbon Cycles of Amazonian Forests and Pastures. **Nature**, London, v. 372, n. 6507, p. 66-669, Dec., 1994.

NEPSTAD, D.C.; MOUTINHO, P.; DIAS, M.B.; DAVIDSON, E.; CARDINOT, G.; MARKEWITZ, D.; FIGUEIREDO, R.; VIANNA, N.; CHAMBERS, J.; RAY, D.; GUERREIROS, J.B.; LEFEBVRE, P.; STERNBERG, L.; MOREIRA, M.; BARROS, L.; ISHIDA, F.Y.; TOHLVER, I.; BELK, E.; KALIF, K.; SCHWALBE, K. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. **Journal of Geophysical Research-Atmospheres**, Whashington, v. 107, n. 20, p. 1012-1028, Oct., 2002.

NIINEMETS, U.; KULL, O.; TENHUNEN, J.D. Variability in leaf morphology and chemical composition as a function of canopy light environment in coexisting deciduous trees. **International Journal Plant Science**, Australian, v. 160, p. 837-848, 1999.

NOILHAN, J.; PLANTON, S. A Simple Parameterization of Land Surface Processes for Meteorological Models. **Monthly Weather Review**, v. 117, n. 3, p. 536-549, Mar., 1989.

NATIONAL OCEANIC AND ATMOSPHERIC ADMINISTRATION (NOAA). Disponível em: <<http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends>>. Acesso em: 12 Jul. 2007.

OELBERMANN, M.; VORONEY, R. P. Carbon and nitrogen in a temperate agroforestry system: Using stable isotopes as a tool to understand soil dynamics. **Ecological Engineering**, Cambridge, v. 29, n. 4, p. 342-349, Apr., 2007.

O' LEARY, M.H. Carbon isotope fractionation plants. **Phytochemistry**, New York, v. 20, n. 4, p. 553-567, 1980.

O'LEARY, M. H. Carbon isotopes in photosynthesis. **Bioscience**, New York, v. 38, p. 328-336, Feb., 1998.

O'LEARY, M.H.; MADHAVAN S.; PANETH P. Physical and chemical basis of carbon isotope fractionation in plants. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 15, p. 1099-1104, Apr., 1992.

O'LEARY, M.H.; MADHAVAN, S.; PANETH, P. Physical and chemical basis of carbon isotope fractionation in plants. **Plant Cell and Environment**, London, v. 15, n. 9, p. 1099-1104, Dec., 1992.

OLIVEIRA JUNIOR, R.C. Caracterização dos solos do município de Belterra, Estado do Pará: Embrapa 2001, n° 2 (**Embrapa Amazônia Oriental, documentos, 234**).

- OLIVEIRA, R.S.; DAWSON, T. E.; BURGESS, S.S.O.; Nepstad, D.C. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. **Oecologia**, New York, v. 145, n. 3, p. 354-363, Sep., 2005.
- OMETTO, J.P.H.B.; NOBRE, A.D.; ROCHA, H.R.; ARTAXO, P.; MARTINELLI, L.A. Amazonia and the modern carbon cycle: lessons learned, **Oecologia**, New York, v. 143, n. 4, p. 483-500, May, 2005.
- OMETTO, J.P.H.B.; FLANAGAN, L.B.; MARTINELLI, L.A.; MOREIRA, M.Z.; HIGUCHI, N.; EHRLINGER, J.R. Carbon Isotope discrimination in forest and pasture ecosystems of the Amazon Basin, Brazil. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 16, n. 4, p. 1109-1115, Dec., 2002.
- OMETTO, J.P.H.B.; EHRLINGER, J.R.; DOMINGUES, T. .; BERRY, J.A.; ISHIDA, F.Y.; MAZZI, E.; HIGUCHI, N.; FLANAGAN, L.B.; NARDOTO, G.B; MARTINELLI, L.A. The carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. **Biogeochemistry**, Netherlands, v. 79, n. 1/2, p. 251-274, Jun., 2006.
- PANEK, J.A.; WARING, R.H. Stable carbon isotope as indicators of limitations to forest growth imposed by climate changes. **Ecological Applications**, Washington, v. 7, n. 3, p. 854-863, Aug., 1997.
- PARK, R; EPSTEIN, S. Carbon isotope fractionation during photosynthesis. **Geochim. Cosmochimica Acta**, Washington, v. 21, p. 110-126, 1960.
- PATAKI, D.E.; EHRLINGER, J.R; FLANAGAN, L.B.; YAKIR, D.; BOWLING, D.R.; STILL, C.J.; BUCHMANN, L.; KAPLAN, J.O.; BERRY, J.A. The Application and Interpretation of Keeling Plots in terrestrial carbon cycle research. **Global Biogeochemical Cycle**, Washington, v. 17, n. 1, p. 1022-1035, Sep., 2003.
- PONS T.L.; WELSCHEN R.A.M. Midday depression of net photosynthesis in the tropical rainforest tree *Eperua grandiflora*: contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning. **Tree Physiology**, New York, v. 23, n. 14, p. 937-947, Oct., 2003.
- QUAY, P.S.; KING, D.; WILBUR, S.; WOFSY, J. RICHEY, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ of atmospheric CO_2 in the Amazon Basin: Forest and River Sources. **Journal of Geophysical Research**, Washington, v. 94, n. 15, p. 18327-18336, 1989.
- REICH, P.B.; UHL, C.; WALTERS, M.B.; PRUGH, L.; ELLSWORTH, D.S. Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest. A census of 40.000 leaves of 23 tree species. **Ecological Monography**, New York, v. 74, n. 1, p. 3-23, Jan., 2004.

RAUPACH, M.R.; MARLAND, G.; CIAIS, P.; LE, C.; CANADELL, J.G.; KLEPPER, G.; FIELD, C.B. Global and regional drivers of accelerating CO₂ emissions. **PNAS**, Massachusetts, v.7, n. 4/6, p. 1-6, 2007.

RICE, A. H.; PYLE, E. H.; SALESKA, S. R.; HUTYRA, L.; PALACE, M.; KELLER, M.; DE CAMARGO, P. B.; PORTILHO, K.; MARQUES, D. F.; WOFSY, S. C. Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest **Ecological Applications**, Washington, v.14, n. 4, p. 55-71, Aug., 2004.

SALESKA, S.R.; MILLER, S.D.; MATROSS, D.M.; GOULDEN, M.L.; WOFSY, S.C.; DA ROCHA, H.R.; DE CAMARGO, P.B.; CRILL, P.; DAUBE, B.C.; DE FREITAS, H.C.; HUTYRA, L.; KELLER, M.; KIRCHHOFF, V.; MENTON, M.; MUNGER, J.W.; PYLE, E.H.; RICE, A.H.; SILVA, H. Carbon in Amazon forests: Unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. **Science**, London, v. 302, n. 28, p. 1554-1557, Nov., 2003.

SANTIAGO, L.S.; WRIGHT, S.J. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. **Functional Ecology**, British, v. 21, n. 1, p. 19-27, Jul., 2007.

SAXE, H.; CANNEL, M.G.; JOHNSEN, O.; RYAN, M.G.; VOURLITIS, G. TANSLEY Review, 123. Tree and forest functioning in response to global warming. **New Phytologist**, New York, v. 149, p. 369-400. Mar., 2001.

SCARTAZZA, A.; MATA, C.; MATTEUCCI, G.; YAKIR, D.; MOSCATELLO, S.; BRUGNOLI, E. Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ of photosynthetic products and ecosystem respiratory CO₂ and their responses to seasonal climate variability. **Oecologia**, New York, v. 140, p. 340-351, 2004.

SCHAPHOFF, S.; LUCHT, W.; GETEN, D.; SITCH, S.; CRAMER, W.; PRENTICE, I.C. Terrestrial biosphere carbon storage under alternative climate projection. **Climatic Change**, Netherlands, v. 74, n. 1/3, p. 97-122, 2006.

SCHIMEL, D. S.; HOUSE, J. I.; HIBBARD, K. A.; BOUSQUET, P.; CIAIS, P.; PEYLIN, P.; BRASWELL, B. H.; APPS, M. J.; BAKER, D.; BONDEAU, A.; CANADELL, J.; CHURKINA, G.; CRAMER, W.; DENNING, A. S.; FIELD, C. B.; FRIEDLINGSTEIN, P.; GOODALE, C.; HEIMANN, M.; HOUGHTON, R. A.; MELILLO, J. M.; MOORE, B.; MURDIYARSO, D.; NOBLE, I.; PACALA, S. W.; PRENTICE, I. C.; RAUPACH, M. R.; RAYNER, P. J.; SCHOLES, R. J.; STEFFEN, W. L.; WIRTH, C. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems, **Nature**, London, v. 414, n. 8, p. 169-172, Nov., 2001.

SCHIMEL, D. S. Terrestrial ecosystems and the global carbon cycle. **Global Change Biology**, Oxford, v. 1, p. 77-91, 1995.

SCHIMEL, D.S. The terrestrial biosphere and global change: Implications for natural and managed ecosystems. **Nature**, London, v. 400, p. 522-523, Aug., 1999.

SOKAL, R.R.; ROHLF, F. J.W.H.; FREEMAN. **Biostatistics**, New York: Academic Pres, 1995, 234 p.

SOMBROEK, W. Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall - Consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forests. **Ambio**, New York, v. 30, n. 7, p. 388-396, Nov., 2001.

STATSOFT, INC. Statistica 6.0. Disponível em: <<http://www.statsoft.com>>. Acesso em: 20 jan. 2006.

STERNBERG, L.D.L.; MULKEY, S.S.; WRIGHT, S.J. Ecological Interpretation of Leaf Carbon Isotope Ratios - Influence of Respired Carbon-Dioxide. **Ecology**, Washington, v. 70, n. 5, p. 1317-1324, Oct., 1989.

TELLES E.D.C.; DE CAMARGO P.B.; MARTINELLI L.A.; TRUMBORE S.E.; DA COSTA E.S.; SANTOS J.; HIGUCHI N.; OLIVEIRA R.C. **Global biogeochemical cycles**, Washington, v. 18, n. 1, Jan., 2004.

TIAN, H.; HALL, C.A.S.; QI, Y. Modeling primary productivity of the terrestrial biosphere in changing environments: Toward a dynamic biosphere model. **Critical Reviews in Plant Sciences**, New York, v. 17, n. 5, p. 541-557, 1998.

TINOCO_OJANGUREN, C.; PEARCY, R.W. Stomatal dynamic and its importance to carbon gain in two rainforest *Piper* species- II Stomatal versus biochemical limitations during photosynthesis induction. **Oecologia**, New York, v. 94, n. 3, p. 395-402, Jun., 1993.

TRIBUZY, E.S. Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO₂ na Amazônia Central. 2005, 112 p. Tese (doutorado em Ecologia de Agroecossistemas) – Escola Superior na Agricultura Luiz de Queiroz, 2005.

TYREE, M.T.; EWERS, F.W. Hydraulic architecture of woody tropical plants. In: MULKEY, S.S.; CHAZDON, R.L.; SMITH, A.P. (Eds.) **Tropical Forest Plant Ecophysiology**, New York: Chapman & Hall, 1996, p. 217-243.

TRUMBORE, S.; DA COSTA, E.S.; NEPSTAD, D.C.; DE CAMARGO, P.B.; MARTINELLI, L.A.; RAY, D.; RESTOM, T.; SILVER, W. Dynamics of fine root carbon in Amazonian tropical ecosystems and the contribution of roots to soil respiration. **Global Change Biology**, Washington, v. 12, n. 2, p. 217-229, Feb., 2006.

VONCAEMMERER, S.; EVANS, J.R. Determination of the average partial-pressure of CO₂ in chloroplasts from leaves of several C₃ plants. **Australian Journal of Plant Physiology**, Australian, v. 18, n. 3, p. 287-305, Sep., 1991.

WARREN, C.R.; ADAMS, M.A. Water availability and branch length determine $\delta^{13}\text{C}$ in foliage of *Pinus pinaster*. **Tree Physiology**, Canadian, v. 20 p. 637-643, May, 2000.

WARREN, C.R.; McGRATH, J.F.; ADAMS, M.A. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. **Oecologia**, New York, v. 127, p. 476-486, May, 2001.

WERNER, C.; UNGER, S.; PEREIRA, J.S.; MAIA, R.; DAVID, T.S.; KURZ-BESSON, C.; DAVID, J.S.; MAGUAS, C. Importance of short-term dynamics in carbon isotope ratios of ecosystem respiration $\delta^{13}\text{C}_\text{R}$ in a Mediterranean oak woodland and linkage to environmental factors. **New Phytologist**, New York, v. 172, n. 2, p. 330-346, 2006.

WILLIAMSON, G.B.; LAURENCE, W.F.; OLIVEIRA, A.A.; DELAMONICA, P.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.E.; POHL, L. Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. **Conservation Biology**, Washington, v. 14, n. 5, p. 1538-1542, 2000.

WRIGHT S.J. Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant-communities. **Trends in Ecology & Evolution**, New York, v. 7, n. 8, p. 260-263, Aug., 1992.

YAKIR, D.; STERNBERG, L.S. The use of stable isotopes to study ecosystem gas exchange. **Oecologia**, New York, v. 123, p. 297-311, 2000.

YAKIR, D.; WANG, X.F. Fluxes of CO_2 and water between terrestrial vegetation and the atmosphere estimated from isotope measurements. **Nature**, London, v. 380, p. 515-517, 1996.

ANEXOS

Anexo 1 - Valores médios do $\delta^{13}\text{C}$ (‰) atmosférico utilizado para os cálculos das estimativas de ci/ca

	Sub-bosque	Meio	Topo de dossel
Fevereiro-2003	-11,32	-10,99	-9,82
Março-2003	-11,35	-10,95	-10,38
Abril-2003	-12,30	-12,40	-9,02
Maio-2003	-11,70	-12,24	-9,25
Junho-2003	-12,89	-11,78	-9,45
Julho-2003	-12,11	-12,24	-9,08
Agosto-2003	-12,11	-12,91	-11,02
Setembro-2003	-12,35	-9,98	-9,18
Outubro-2003	-13,95	-11,47	-9,66
Dezembro-2003	-11,15	-10,93	-9,78
Fevereiro-2004	-12,38	-11,47	-10,25
Março-2004	-11,93	-12,95	-11,25
Abril-2004	-12,86	-11,33	-11,00
Maio-2004	-13,47	-11,10	-10,17
Junho-2004	-13,39	-11,68	-9,24
Julho-2004	-12,33	-11,21	-9,40
Agosto-2004	-12,40	-12,17	-9,03
Outubro-2004	-12,15	-13,25	-10,67

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continua)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>sub (0-1m) – sem identificação</i>			1	7,71	-34,34	44,49	2,88	15,51
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	7,04	-32,84	55,17	3,96	13,94
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,91	-34,98	48,18	2,27	21,27
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	7,31	-29,81	46,84	2,08	24,17
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	4,34	-30,72	45,31	1,68	26,97
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,17	-29,05	35,3	1,41	25,06
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,75	-35,32	41,57	3,01	13,82
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	3,75	-36,4	41,18	2,85	14,46
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,67	-34,02	42,03	2,44	17,23
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	7,52	-33,96	48,21	1,9	25,36
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	8,41	-34,9	41,99	2,87	14,62
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,56	-36,97	48,2	1,52	31,35
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	4,62	-35,86	47,57	2,55	18,62
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	4,52	-32,8	48,88	3,17	15,44
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,44	-35,28	44,51	2,27	19,63
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,71	-36,39	52,09	3,04	17,11
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,66	-36,44	48,6	1,99	24,45
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	7,97	-36,28	43,34	3,33	13,03
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,65	-36,15	46,79	3,56	13,16

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continuação)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,15	-34,24	48,63	2,01	24,21
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,03	-34,6	47,12	2,77	17
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,25	-29,27	41,88	1,43	31,43
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	7,08	-32,09	46,52	2,24	22,05
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,33	-30,48	42,68	1,67	25,6
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,09	-34,64	43,86	2,94	14,91
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	3,72	-37,2	45,64	1,7	26,84
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	4,3	-35,49	40,71	2,26	18,01
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,95	-31,02	45,22	3,2	14,17
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,9	-35,13	44,77	3,11	14,41
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,79	-35,58	46,13	2,32	19,88
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,47	-35,21	49,7	2,04	24,38
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	3,66	-36,16	46,83	2,67	17,51
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,9	-35,17	5,13	2,77	16,91
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,92	-37,12	46,92	3,74	12,56
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	3,34	-37,45	48,46	2,21	21,98
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	7,92	-36,08	3,45	1,7	25,98
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	4,05	-37,14	50,16	3,82	13,17
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	3,41	-38,53	46,11	2,32	19,85
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,01	-30,06	52,77	1,28	41,27
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	8,84	-31,15	46,56	2,23	20,9
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,79	-31,99	50,08	2,48	20,21

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continuação)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	4,68	-36,83	44,9	4,21	10,67
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,15	-35,99	48,06	3,42	14,05
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	6,55	-35,12	47,55	1,77	26,86
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,27	-38,01	49,06	2,56	19,17
<i>sub (0-1m) - sem identificação</i>			1	5,39	-36,63	49,28	4,09	12,05
<i>Faramea capillaries</i>	Árvore	Rubiaceae	2	5,33	-35,23	44,76	2,08	21,49
<i>Faramea capillaries</i>	Árvore	Rubiaceae	2	5,34	-30,05	43,42	0,99	43,69
<i>Faramea capillaries</i>	Árvore	Rubiaceae	4	5,31	-33,68	33,99	2,05	16,58
<i>Faramea capillaries</i>	Árvore	Rubiaceae	4	5,56	-34,57	36,56	2,3	15,9
<i>Faramea capillaries</i>	Árvore	Rubiaceae	4	7,49	-33,91	46,86	2,33	20,1
<i>Faramea capillaries</i>	Árvore	Rubiaceae	4	5,13	-33,77	36,24	2,12	17,06
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	8,12	-33,31	46,25	2,42	19,11
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	5,42	-33,64	32,97	2,04	16,18
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	6,25	-34,6	36,56	2,24	16,29
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	3,63	-30,14	40,01	0,84	47,63
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	5,73	-34,2	35,47	2,28	15,58
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	4,09	-32,01	41,46	7,03	18,96
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	4,05	-34,58	35,88	2,2	16,33
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	5,28	-33,24	35	2,16	16,18
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	4,94	-34,35	35,98	2,26	15,91

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continuação)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	5,05	-29,14	46	1,9	24,25
<i>Faramea platyneura</i>	Árvore	Rubiaceae	4	4,74	-35,06	43,72	2,92	14,95
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	4	7,6	-33,48	48,73	2,43	20,09
<i>Foramea capillaries</i>	Árvore	Rubiaceae	6	5,42	-33,23	34,57	2,06	16,82
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,62	-33	47,86	2,47	19,41
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	6,72	-34,74	47,58	2,16	22,07
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,61	-34,53	50,05	2,39	20,9
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	8,48	-33,67	48,4	2,38	20,34
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	8,03	-32,56	51,76	2,37	21,84
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,91	-33,38	45,9	2,41	19,02
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	6,82	-31,17	48,5	2,27	21,34
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,84	-32,56	46,99	2,37	19,82
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,23	-33,21	41,53	2,51	16,53
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,41	-33,71	45,42	2,78	16,31
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	6,16	-33,54	49,17	2,44	20,18
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	6,15	-33,41	47,19	2,34	20,22
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,4	-33,59	48,48	2,32	20,88
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,68	-34,07	45,14	3,03	14,9
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,69	-33,73	46,93	2	23,58
<i>Protium sp.</i>	Árvore	Burseraceae	6	7,27	-33,87	48,05	2,2	21,87

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continuação)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>Protium</i> sp.	árvore	Burseraceae	6	5,34	-28,9	40,53	1,34	30,34
<i>Protium</i> sp.	árvore	Burseraceae	6	5,07	-33,48	36,75	2,16	16,99
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	7,05	-32,94	43,14	2,57	16,77
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	6,93	-31,19	49,21	2,35	20,91
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	7,44	-33,5	45,31	2,89	15,72
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	7,38	-33,68	45,78	2,68	17,11
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	7,39	-32,83	48,65	2,71	17,96
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	7,1	-32,74	44,09	2,85	15,46
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	7,82	-31,64	42,4	2,39	18,22
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	6,17	-31,7	48,03	2,07	23,26
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	4,76	-32,34	49,16	2,33	21,14
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	7,7	-33,31	43,72	2,84	15,45
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	5,24	-31,99	46,61	2,13	21,91
<i>Derris amazonicum</i>	árvore	Fabaceae	10	7,7	-34,08	47,05	3,05	15,48
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	12	7,1	-31,69	44,43	2,44	18,24
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	12	5,22	-31,66	49,3	2,14	23,06
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	8,16	-33,25	46,2	2,55	18,13
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	7,84	-33,58	45,8	2,59	17,68
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	6,2	-31,92	45,56	2,19	20,81
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	5,23	-31,75	47,11	1,99	23,69

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continuação)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	6,13	-31,58	46,64	2,2	21,24
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	6,64	-31,57	52,09	2,46	21,15
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	7,01	-30,19	47,61	2,65	17,99
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	6,05	-32,75	47,8	2,25	21,23
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	6,54	-31,59	51,49	2,38	21,65
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	4,23	-31,63	47,31	2,23	21,24
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	5,23	-32,53	47,95	2,04	23,45
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	4,91	-31,81	50,08	2,41	20,76
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	6,79	-29,76	42,08	2,06	20,38
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	6,54	-35,72	50,59	1,53	33,22
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	6,8	-31,76	50,46	2,27	22,24
<i>Lecythis idatum</i>	árvore	Lecythidaceae	14	4,75	-31,93	50,3	2,24	22,48
<i>Protium sp.</i>	árvore	Burseraceae	14	7,17	-33,27	48,24	2,55	18,94
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	16	7,88	-32,3	46,99	2,28	20,61
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	16	8,5	-31,45	49,96	2,3	21,77
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	16	6,76	-31,1	44,65	2,24	19,93
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	18	7,25	-31,65	45,16	4,65	9,72
<i>Sclerolobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	4,88	-32,31	50,51	2,1	24,09
<i>Sclerolobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,59	-31,55	46,09	2,1	21,95

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continuação)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,68	-30,87	54,29	2,29	23,67
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,77	-31,46	49,74	2,34	21,23
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	8,73	-30,36	46,31	2,15	21,57
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,31	-31,23	49,05	2,45	20,03
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	9,19	-28,83	47,52	2,57	18,5
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,64	-32,06	52,81	2,4	21,97
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,48	-31,53	52,57	2,33	22,57
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	7,22	-32,52	50,65	2,51	20,16
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	7	-30,25	39,72	2,08	19,1
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,71	-31,17	50,96	2,27	22,47
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,16	-31,7	53,16	2,29	23,18
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	7,94	-30,53	46,84	2,28	20,56
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,8	-31,03	51,42	2,25	22,85
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,7	-31,25	50,19	2,2	22,78
<i>Sclerobium micropetalum</i>	árvore	Caesalpiniaceae	18	6,5	-31,36	51,02	2,49	20,46
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	7,51	-30,58	49,29	1,91	26,77
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	6,78	-30,3	49,97	1,68	29,71
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	7,48	-29,81	45,69	2,23	20,48
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	5,99	-30,48	50,06	1,25	39,94
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	9,11	-30,56	46,23	2,35	19,68
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	8,59	-31,28	48,18	2,46	19,59

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continuação)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	8,27	-30,71	47,86	2,46	19,45
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	8,84	-31,44	44,58	2,49	17,87
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	6,86	-29,54	49,11	1,43	34,34
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	7,8	-30,45	46,97	2,4	19,61
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	6,33	-31,24	52,58	2,24	23,46
<i>Chimarrhis turbinata</i>	árvore	Rubiaceae	20	8,97	-31,49	46,2	2,06	22,41
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,64	-30,26	53,03	1,46	36,3
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,26	-29,96	51,44	1,53	33,57
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	5,55	-30,57	53,12	1,46	36,31
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	7,32	-35,75	47,02	4,09	11,51
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,61	-30,25	51,7	1,37	37,66
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	7,75	-29,78	48,65	2,33	20,91
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,14	-31,1	53,79	1,48	36,28
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,82	-30,05	57,36	1,68	34,23
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,56	-30,53	51,84	1,45	35,85
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,36	-30,87	43,03	1,21	35,5
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,01	-30,34	54,18	1,51	35,81
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	8,59	-30,44	45,1	2,09	21,59
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	10,31	-31,31	41,64	1,91	21,79
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,6	-26,66	45,61	2,87	15,88

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continuação)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	26	6,21	-30,29	53,41	1,42	37,69
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	27	6,1	-30,66	50,81	1,47	34,64
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	27	6,65	-29,8	51,59	1,56	32,98
<i>Manilkara huberi</i> (Ducke-A. Chev.)	árvore	Sapotaceae	27	6,7	-31,02	53,13	1,51	35,09
<i>Abuta rufescens</i> (Aubl.)	liana	Menispermaceae	34	7,39	-28,78	53,23	1,83	29,09
<i>Abuta rufescens</i> (Aubl.)	liana	Menispermaceae	34	8,14	-29,5	50,96	1,58	32,22
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,16	-28,45	51,14	2,73	18,73
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,05	-30,33	52,08	2,81	18,52
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,34	-29,93	52,17	2,51	20,76
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,79	-28,44	50,84	2,67	19,01
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	6,64	-28,31	51,05	2,73	18,73
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	5,11	-29,92	33,69	2,06	16,32
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,94	-32,82	50,34	2,81	17,94
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	6,65	-26,43	53,92	1,47	36,78
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,75	-30,52	54,09	2,75	19,67
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,5	-28,1	53,12	2,69	19,74
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,34	-28,37	50,22	2,52	19,96
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,55	-28,41	39,09	2,11	18,53
<i>Copaifera multijuga</i>	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,45	-30	49,85	2,3	21,68

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(continuação)

Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>Copaifera multijuga</i> (árvore)	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,48	-27,69	52,39	2,33	22,49
<i>Copaifera multijuga</i> (árvore)	árvore	Caesalpiniaceae	34	8,3	-28,36	51,82	2,52	20,6
<i>Copaifera multijuga</i> (árvore)	árvore	Caesalpiniaceae	34	7,88	-28,05	51,25	2,75	18,64
<i>Copaifera multijuga</i> (árvore)	árvore	Caesalpiniaceae	34	9,95	-28,81	44,83	1,83	24,55
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	7,88	-31,38	44,54	2,34	18,67
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	9,67	-28,81	44,38	1,65	26,88
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	10	-30,94	42,68	1,69	25,25
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	6,57	-30,94	47,6	2,82	16,86
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	7,13	-28,64	43,46	2,93	14,84
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	5,91	-28,32	42,88	3,74	11,46
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	10	-36,94	44,44	2,18	20,34
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	7,73	-28,99	54,17	2,79	19,48
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	10,44	-28,18	44,3	1,83	24,06
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	10,91	-29,92	47,49	1,84	25,83
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	10,38	-32,25	42,98	1,78	24,19
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	7,54	-31,06	47,32	2,42	19,85
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	9,56	-29,73	43,89	2,26	19,44
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	7,83	-30,39	43,89	2,57	17,37
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	9,17	-31,92	45,2	1,89	23,86
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	9,36	-29,98	45,39	1,86	24,41

Anexo 2 - Lista de amostras de folhas identificados a partir da altura 2m, coletadas ao longo do perfil vertical da Floresta Nacional do Tapajós (FLONA), localizado em Santarém, no estado do Pará

(conclusão)								
Nome Científico	Grupo funcional	Familia	Altura	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	%C	%N	C/N
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	9,81	-31,28	43,92	1,94	22,68
<i>Prionostema aff. aspera</i> (Lam.-Miers)	liana	Hippocrateaceae	34	6,67	-31,54	45,03	2,04	22,06
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	6,79	-27,62	46,32	1,92	24,17
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	6,56	-27,59	46,03	2,61	17,63
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	6,01	-27,2	47,04	2,7	17,43
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	7,64	-27,64	46	2,48	18,64
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	6,09	-28,74	39,93	2,25	17,8
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	7,35	-35,81	44,16	2,32	19,07
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	6,51	-28,56	47,81	2,74	17,48
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	7,16	-28,52	45,05	2,29	19,64
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	7,8	-27,62	7,61	23,52	19,91
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	7,92	-27,85	47,73	2,37	20,16
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	7,62	-28,59	45,59	2,26	20,14
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	9,13	-28,08	43,59	1,7	25,68
<i>Tetrapteryx sp.</i>	liana	Malpighiaceae	34	6,85	-31,22	46,53	2,31	20,19