

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

**ANÁLISE DE UM ECOSISTEMA DE VEGETAÇÃO
MISTA NA BAIXADA CUIABANA EM ÁREA DE
INFLUÊNCIA DE TORRE MICROMETEOROLÓGICA A
LUZ DA TEORIA DA ESCALA METABÓLICA**

ROBERTA LIMA MORETTI

IRAMAIA JORGE CABRAL DE PAULO

Cuiabá, MT

Dezembro de 2021.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

**ANÁLISE DE UM ECOSSISTEMA DE VEGETAÇÃO
MISTA NA BAIXADA CUIABANA EM ÁREA DE
INFLUÊNCIA DE TORRE MICROMETEOROLÓGICA A
LUZ DA TEORIA DA ESCALA METABÓLICA**

ROBERTA LIMA MORETTI

*Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação
em Física Ambiental da Universidade Federal de
Mato Grosso, como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutor em Física Ambiental.*

IRAMAIA JORGE CABRAL DE PAULO

Cuiabá, MT
Dezembro de 2021.

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

L732a LIMA MORETTI, ROBERTA.
ANÁLISE DE UM ECOSISTEMA DE VEGETAÇÃO
MISTA NA BAIXADA CUIABANA EM ÁREA DE
INFLUÊNCIA DE TORRE MICROMETEOROLÓGICA A LUZ
DA TEORIA DA ESCALA METABÓLICA / ROBERTA LIMA
MORETTI. -- 2021
viv, 92 f. : il. color. ; 30 cm.

Orientador: IRAMAIA JORGE CABRAL DE PAULO.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Mato Grosso,
Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física
Ambiental, Cuiabá, 2021.
Inclui bibliografia.

1. Teoria da Escala Metabólica. 2. Série Temporal de Biomassa.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Permitida a reprodução parcial ou total, desde que citada a fonte.



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
PRÓ-REITORIA DE ENSINO DE PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

FOLHA DE APROVAÇÃO

**TÍTULO: ANÁLISE DE UM ECOSISTEMA DE VEGETAÇÃO MISTA NA
BAIXADA CUIABANA EM ÁREA DE INFLUÊNCIA DE TORRE
MICROMETEOROLÓGICA A LUZ DA TEORIA DA ESCALA METABÓLICA**

AUTOR (A): DOUTORANDO (A) ROBERTA LIMA MORETTI

Tese defendida e aprovada em **27** de **dezembro** de **2021**.

COMPOSIÇÃO DA BANCA EXAMINADORA

- 1. Profa. Dra. Iramaia Jorge Cabral de Paulo** (Presidente Banca /
Orientadora).
INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso
- 2. Prof. Dr. Denilton Carlos Gaio** (Membro Interno)
INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso
- 3. Prof. Dr. Sérgio Roberto de Paulo** (Membro Interno)
INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso
- 4. Prof. Dr. Vinícius Buscioli Capistrano** (Membro Externo)
INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso do Sul
- 5. Prof. Dr. Higo José Dalmagro** (Membro Externo)
INSTITUIÇÃO: Universidade de Cuiabá
- 6. Prof. Dr. Luis Philippe de Arruda Lima** (Membro Externo)
INSTITUIÇÃO: Instituto Federal de Mato Grosso

Cuiabá, 27/12/2021.



Documento assinado eletronicamente por **SERGIO ROBERTO DE PAULO, Coordenador(a) de Programas de Pós-Graduação em Física Ambiental IF/UFMT**, em 27/12/2021, às 18:46, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Luis Philippe de Arruda Lima, Usuário Externo**, em 27/12/2021, às 19:10, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Higo J Dalmagro, Usuário Externo**, em 27/12/2021, às 19:58, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Vinicius Buscioli Capistrano, Usuário Externo**, em 30/12/2021, às 19:06, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **IRAMAIA JORGE CABRAL DE PAULO, Docente da Universidade Federal de Mato Grosso**, em 01/01/2022, às 15:57, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site http://sei.ufmt.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **4289932** e o código CRC **2182A581**.

Referência: Processo nº 23108.112549/2021-86

SEI nº 4289932

DEDICATÓRIA

**Dedico ao meu esposo Lui e aos meus
filhos, Sebastian e Ana Terra.**

AGRADECIMENTOS

Agradeço especialmente à minha orientadora, Profa. Dra. Iramaia Jorge Cabral de Paulo, pelo apoio, conhecimento e confiança depositados em mim na orientação deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Sérgio Roberto de Paulo, por compartilhar seus conhecimentos sobre a Teoria dos Sistemas Complexos, apontando caminhos simples e coerentes para seguir adiante nas análises.

Ao Prof. Dr. José de Souza Nogueira (*in memoriam*), por compartilhar seu entusiasmo e nos motivar sempre.

Ao Dr. Paulo Henrique Zanella de Arruda pela gentileza em me disponibilizar os dados utilizados neste trabalho.

À Profa. Dra. Carmem Eugenia Rodríguez Ortíz pela solicitude e presteza em articular as minhas visitas à Fazenda Miranda para realizar os trabalhos de campo.

Aos professores Dr. Denilton Carlos Gaio, Dr. Carlo Ralf de Muis, Dra. Marta Cristina de Jesus Albuquerque Nogueira, Dr. Geraldo Lúcio Diniz e Dra. Luciana Sanches, pelos preciosos conhecimentos compartilhados ao longo do curso de doutorado.

Aos funcionários da Pós-Graduação em Física Ambiental: MSc. Soilce Carrilho e Cesário Gonçalves de Queiroz Filho pela gentileza em todos os momentos.

Ao IFMT pela possibilidade de afastamento para cursar o Doutorado, concedida a mim, durante o período de 2 anos.

À CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pelo apoio financeiro concedido no primeiro ano do curso de doutorado.

A todas as pessoas que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
1.1	OBJETIVO GERAL	16
1.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	16
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	18
2.1	OS PRINCÍPIOS FÍSICOS ADJACENTES AO ENTENDIMENTO DO METABOLISMO	18
2.2	TEORIA DA ESCALA METABÓLICA	23
2.2.1	Teoria da Escala Metabólica: Uma Visão Geral.....	24
2.2.2	Teoria da Escala Metabólica Aplicada à Plantas e a Ecossistemas Florestais	26
2.3	FOOTPRINT, BIOMASSA E RESPIRAÇÃO ECOSSISTÊMICA	34
2.3.1	Footprint e a Classificação da Cobertura do Solo	34
2.3.2	Biomassa	36
2.4	MÉTRICAS DE ENERGIA	40
3	MATERIAL E MÉTODOS	41
3.1	LOCAL DE ESTUDO	41
3.2	A ESTIMATIVA DA BIOMASSA DO ECOSSISTEMA.....	45
3.3	ESTIMATIVA DO METABOLISMO DO ECOSSISTEMA	46
3.4	AJUSTE DA DINÂMICA ECOSSISTÊMICA AO MODELO TEM	47
3.4.1	Transformadas logarítmicas das equações	47
3.4.2	Visualização das relações na TEM.....	48
3.4.3	Ajustando o modelo TEM aos dados	49
3.5	CÁLCULOS DE DENSIDADE DE ENERGIA.....	50
4	RESULTADOS E DISCUSSÕES	51
4.1	SÉRIE TEMPORAL DA BIOMASSA.....	51
4.1.1	Footprint e cobertura do solo	51
4.1.2	EVI	52
4.1.3	Estimativa da Biomassa a partir do EVI.....	54
4.2	O METABOLISMO DO ECOSSISTEMA	56
4.2.1	Estimativa da respiração (Reco) e do metabolismo do ecossistema (B_{eco}).....	56
4.3	AJUSTE DA DINÂMICA DO ECOSSISTEMA AO MODELO TEM	59
4.3.1	Visualização dos dados	59
4.3.2	Ajuste dos dados a TEM.....	61
	Rotina 1	61
4.4	MÉTRICAS DE DENSIDADE DE ENERGIA METABÓLICA.....	65

5	CONCLUSÕES.....	69
	REFERÊNCIAS.....	71

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Conceito geral do fluxo de footprint.	22
Figura 2	Local de estudo	32
Figura 3	Perfil esquemático de distribuição da vegetação no gradiente noroeste da Fazenda Miranda.....	33
Figura 4	Gráficos compilados que relacionam taxa metabólica em função da massa e da temperatura para indivíduos.....	38
Figura 5	Mapas da área da torre de fluxo com linhas de varredura e contorno de footprint de 10 a 90%, em etapas de 10%, com escala em metros (m), obtidos com a ferramenta Flux Footprint Prediction (FFP)	41
Figura 6	O paralelogramo delimitado pela linha laranja representa o pixel (250x250) selecionado para obtenção do EVI.....	42
Figura 7	Série temporal do índice de vegetação melhorado.....	43
Figura 8	Estimativas da biomassa	46
Figura 9	Comportamento do fluxo de CO ₂ (μmol/m ² .s) em função da velocidade de fricção (m/s).....	46
Figura 10	Série temporal da respiração ecossistêmica.....	47
Figura 11	Série temporal do metabolismo ecossistêmico	48
Figura 12	Gráficos da taxa metabólica em função da biomassa ecossistêmica e da temperatura plotados em escala logarítmica...	49
Figura 13	Regressão linear - linha preta- entre metabolismo do ecossistema (Beco) e a massa do ecossistema elevada ao expoente esperado....	50
Figura 14	O gráfico apresenta a regressão linear entre metabolismo do ecossistema e a massa do ecossistema elevada ao expoente esperado estação chuvosa e seca.....	51
Figura 15	O gráfico apresenta a regressão linear entre metabolismo do ecossistema e a massa do ecossistema elevada ao expoente esperado estação de crescimento e de não crescimento.....	52
Figura 16	Boxplot dos valores de densidades energéticas em função das (a) estações de crescimento e de não-crescimento e (b) estações seca e chuvosa.....	55

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Valores médios de BAS e BSS para o errado.....	25
Tabela 2	Variáveis de interesse, instrumentos e respectivas alturas na torre micrometeorológica.....	29
Tabela 3	Médias diárias nas estações secas e chuvosa no período de estudo ($\pm 95\%$ IC)	32
Tabela 4	Médias do EVI e da precipitação quinzenal média tomadas nas estações seca e chuvosa (IC de $\pm 95\%$)	44
Tabela 5	Médias da biomassa seca (BS), biomassa seca ponderada (BSP), biomassa úmida(B) e biomassa úmida ponderada (BP) em kg/m ² (IC de 95%)	45
Tabela 6	Tabela para comparação dos ajustes entre Beco e Meco α para diferentes valores de α	53
Tabela 7	Testou se a inclinação de um eixo principal padronizado é igual ao valor específico de 0.6.....	53

LISTA DE QUADROS

Quadro 1	Sequência metodológica da estimativa de biomassa	35
Quadro 2	Sequência metodológica da estimativa de biomassa	39
Quadro 2	Classes de densidade de energia metabólica, seus significados e equacionamento.....	40

LISTA DE ABREVIACÕES E/ OU SÍMBOLOS

ATP	- adenosina trifosfato
B	- metabolismo do indivíduo
B	- refletância da superfície na banda do azul
B	- biomassa úmida
BAS	- biomassa acima do solo
BSS	- biomassa do subsolo
B_{eco}	- metabolismo do ecossistema
b_0	- constante de normalização proveniente da expressão $B=b_0.r^2$
BP	- biomassa úmida ponderada
BS	- médias da biomassa seca em kg/m ²
BSP	- biomassa seca ponderada
b_V	- constante de normalização
c_m	- constante de normalização com origem na relação alométrica entre o raio do tronco e a biomassa da planta (m), $m=c_m.r^{3/8}$
c_n	- constante de normalização derivada da função da distribuição de tamanhos
CO ₂	- gás carbônico
$CSAp$	- cobertura de Solo Arbórea percentual
E_{at}	- energia de ativação
E_a	- densidade de energia disponível para atividades metabólicas
E_{atp}	- densidade de energia para reciclagem de ATP e NADHP
EC	- do inglês, <i>eddy covariance</i>
E_{in}	- densidade de energia fotossintética da formação e armazenamento da glicose.
E_m	- densidade de energia metabólica
E_{max}	- densidade de energia disponível de Reco
E_r	- reserva de energia
EVI	- do inglês, <i>Enhance Vegetation Index</i>
G	- fator de ganho
GPP	- do inglês, <i>Gross Primary Production</i>
IC	- intervalo de confiança

K	- constante de Boltzmann
l	- representa o comprimento dos galhos
M	- massa do organismo
M_{eco}^{tot}	- massa ecossistêmica total
MT	- Mato Grosso
NADHP	- Fosfato de dinucleótido de nicotinamida e adenina
NEE	- do inglês, <i>Net Ecosystem Exchange</i>
NIR	- refletância da superfície na banda do infravermelho próximo
n_L	- número de folhas
O ₂	- gás oxigênio
OLS	- do inglês, <i>Ordinary Least Squares regression</i>
\dot{P}	- taxa de fotossíntese
PPT	- precipitação pluviométrica
\dot{Q}	- fluxo através da rede de ramificações
r	- raio do tronco
R	- refletância da superfície na banda do vermelho
\dot{R}	- taxa de respiração
R _{eco}	- respiração do ecossistema
RMA	- do inglês, <i>Ranged Major Axis regression</i>
S	- superfície do corpo do animal
T	- temperatura
TEM	- Teoria da Escala Metabólica
EM -	- Ecologia Metabólica
u*	- velocidade de fricção do vento
u* _{crítico}	- velocidade de fricção crítica
UR	- umidade relativa do ar
Usolo	- umidade do solo
V	- volume do corpo do animal
WBE	- modelo idealizado por West, Brown e Enquist
θ	- expoente de escalonamento

RESUMO

A Teoria da Escala Metabólica (TEM) é um dos modelos mais gerais na ecologia e pode ser utilizada para vincular propriedades físicas das florestas, como a biomassa, aos processos ecológicos, como o metabolismo ecossistêmico. A TEM é fundamentada em pressupostos a respeito da distribuição de tamanhos, descrevendo a relação entre esses tamanhos com uma lei de potência que vale tanto para partes dos indivíduos - folhas, galhos e troncos - como para o ecossistema - distribuição da altura das árvores, por exemplo. Para ecossistemas, a TEM afirma que o expoente de escala específico da lei de potência que relaciona o metabolismo à massa ecossistêmica é $\alpha=0,6$. A teoria para um ecossistema do tipo cerrado campo sujo foi testada utilizando dois tipos distintos de rotinas. Para estimar o metabolismo e biomassa e testar o ajuste dos dados à TEM, utilizou-se 3 anos de dados do EC e EVI em um ecossistema de campo sujo. Os ajustes obtidos para as estações seca e chuvosa, bem como de crescimento e de não crescimento da vegetação foram analisados e contrastados. Comparou-se o expoente de escala alométrica teórico ($\alpha=2/3$), com aquele que melhor representa os dados analisados neste trabalho ($\alpha=5$). Em seguida, variáveis ambientais e métricas de energia foram utilizadas para explicar o desvio das expectativas teóricas. O coeficiente alométrico previsto pela TEM é estatisticamente compatível com os dados coletados, contudo não se pode afirmar que seja esse o valor do coeficiente que melhor representa a relação entre metabolismo e biomassa ecossistêmica, uma vez que há compatibilidade para um largo espectro de valores. Indica-se que a inclusão dos fatores disponibilidade de água e fenologia da vegetação pode contribuir para o avanço da TEM aplicada a ecossistemas.

Palavras-chave: Teoria da Escala Metabólica, Série Temporal de Biomassa, Cerrado, Coeficiente Alométrico.

ABSTRACT

The Metabolic Scale Theory (MET) is one of the most general models in ecology and can be used to link physical properties of forests, such as biomass, to ecological processes, such as ecosystem metabolism. TEM is based on assumptions about size distribution, describing the relationship between these sizes with a power law that holds for parts of individuals - leaves, branches and trunks - as well as for the ecosystem - tree height distribution, for example. For ecosystems, TEM states that the specific scale exponent of the power law that relates metabolism to ecosystem mass is $\alpha=0.6$. The theory for an ecosystem of the cerrado campo sujo type was tested using two different types of routines. To estimate metabolism and biomass and test the fit of the data to TEM, 3 years of EC and EVI data were used in a campo sujo ecosystem. The adjustments obtained for the dry and rainy seasons, as well as the growth and non-growth of vegetation were analyzed and contrasted. The theoretical allometric scale exponent ($\alpha=2/3$) was compared with the one that best represents the data analyzed in this work ($\alpha=5$). Then, environmental variables and energy metrics were used to explain the deviation from theoretical expectations. The allometric coefficient predicted by TEM is statistically compatible with the data collected, however, it cannot be said that this is the value of the coefficient that best represents the relationship between metabolism and ecosystem biomass, since there is compatibility for a wide spectrum of values. It is indicated that the inclusion of water availability and vegetation phenology factors can contribute to the advancement of MET applied to ecosystems.

Keywords: Metabolic Scale Theory, Biomass Time Series, Cerrado, Allometric Coefficient.

1 INTRODUÇÃO

O metabolismo é fundamentado em reações químicas orgânicas e construído a partir de estruturas e interações que acontecem em diferentes escalas, desde as reações metabólicas no interior das células até níveis maiores de organização biológica, estabelecendo vínculos entre as muitas formas de organização na biosfera, e operando em um tipo de arquitetura muito específica que controla os fluxos da rede de interações entre a biosfera e os demais elementos dos sistemas terrestres. Todas as interações ecológicas envolvem trocas de matéria e energia, portanto a ecologia é fundamentalmente metabólica e o metabolismo, por ser gerador e controlador da biogeoquímica, é fundamental para o entendimento da interação biosfera-atmosfera (ENQUIST et. al, 2003).

Além disso, estimativas de fluxo de CO₂ obtidos por covariância de vórtices turbulentos em regiões de savana apontam para a magnitude da contribuição dessa vegetação para a dinâmica do carbono, bem como a sua relevância em escala global. (ARRUDA et. al, 2016)

A Teoria de Escala Metabólica (TEM) descreve o metabolismo, tanto de indivíduos, como de ecossistemas, como um conjunto de leis derivadas principalmente da idealização da estrutura da rede de distribuição de recursos do sistema. Para tanto, considera-se que nos diversos sistemas vasculares existe um fluxo de fluido que entrega recursos às diferentes partes do organismo, caracterizado por uma rede de ramificações que possivelmente apresenta simetria fractal para redução de gastos. (BROW et. al, 2004).

Embora possam existir diferenças na estrutura das redes e no fluido, como viscosidade e tipo de recurso a ser distribuído, ainda sim, foi possível construir um modelo conceitual com princípios básicos e ferramentas matemáticas que possibilite o estudo dessas redes vasculares. Além disso, características fundamentais de espécies medidas a diferentes níveis biológicos de organização parecem ser descritas por uma função matemática do tipo Lei de Potência, que relaciona essas características a massa do corpo (M), com expoentes que são múltiplos de ¼. (BROW et. al, 2012)

A Lei de Potência estrutura à TEM, que aponta que os expoentes proporcionais à quarta potência podem ser explicados considerando que o metabolismo basal (B) é proporcional à M^{0,75}. A TEM considera ainda que, devido ao metabolismo ser uma

sequência de reações químicas determinadas por processos biológicos, a temperatura possui forte influência na taxa metabólica. Portanto, a equação central da TEM é estruturada em duas relações: Lei de Potência e Equação de Arrhenius para Cinética Bioquímica. (SIBLY et al., 2012)

Ao assumir que o metabolismo depende primordialmente da massa do ser vivo, e considerando que um ecossistema é formado por uma comunidade de seres vivos, a TEM tem sido utilizada em para descrever tanto indivíduos, como ecossistemas. Os resultados encontrados são diversos, tanto no sentido de corroborar com o modelo teórico, como também de apontar desvios e possibilidades de ajustes para a teoria (ALLEN; GILLOOLY, 2009; ELSER et al., 2001; PRICE et al., 2010). Ainda não está claro se as previsões de modelos de escala 'universais' para plantas se mantêm entre as diversas espécies e ambiente, e possivelmente fatores ecofisiológicos possam ter influência significativa nas relações alométricas e no metabolismo específico de indivíduos e ecossistemas. Portanto, é interessante entender como esses modelos respondem ao serem aplicados a vegetações que se caracterizam por se desenvolverem em condições ambientais adversas, o que provoca variação sazonal significativa de biomassa, uma vez que essa é a variável chave no equacionamento da taxa metabólica.

O cerrado, também conhecido por savana brasileira, é a segunda maior formação vegetal nacional, cobrindo aproximadamente 20 a 25% do território do Brasil (FURLEY E RATTER, 1988). O cerrado é composto por um complexo vegetacional, cuja a grande variedade de fatores como solo, clima, disponibilidade de água, drenagem do solo e frequência de fogo, faz com que este possua fitofisionomias distintas que variam em função da altura, cobertura e / ou densidade das árvores e que englobam formações florestais, savânicas e campestres (EITEN, 1972; GOODLAND, 1971; LOPES e COX., 1977).

A vegetação da área de estudo é e apresenta traços peculiares para realização de estudos nesta área, sendo caracterizada (1) pela heterogeneidade de espécies que se arranjam para constituir sua estrutura, respondendo de modo peculiar às variáveis ambientais e, (2) por se desenvolver em regiões com clima extremamente sazonal, com meses sem chuva e períodos de alta precipitação, apresentando brusca variação em sua biomassa entre os ápices das estações seca e chuvosa (BIUDES et al., 2008; BIUDES

et al., 2015; DA ROCHA et al., 2009; VOURLITIS et al., 2013; VOURLITIS; DA ROCHA, 2019)

Neste sentido elegeu-se a Fazenda Miranda, localizada no município de Santo Antônio de Leverger a 15 km de Cuiabá, para a realização do presente estudo. A área da fazenda conta com a presença de uma torre micrometeorológica que registrou dados de temperatura, velocidade e direção do vento, umidade relativa do ar e de fluxos de CO₂ e de energia no período de 2011 à 2013, possibilitando acesso às principais variáveis de interesse para este trabalho. A cobertura vegetal da área de influência da torre é heterogênea, identificando-se a presença de pastagem, cerrado campo sujo e cerrado strictu sensu, e pode ser classificada de maneira abrangente como cerrado, ou mesmo, savana. Sua biomassa pode ser estimada a partir da pegada da torre (do inglês, *footprint*) e do EVI (do inglês, *Enhance Vegetation Index*).

Diversos estudos abordaram os padrões de troca de matéria e energia provenientes da interação biosfera-atmosfera, bem como a relação desses com a dinâmica da vegetação na região de instalação da torre micrometeorológica (ARRUDA et al., 2016; BIUDES et al. 2008; BIUDES et al. 2015; RODRIGUES, 2014; SILVA et al. 2018), o diferencial do nosso trabalho é interpretar esses processos à luz da Teoria da Escala Metabólica.

1.1 OBJETIVO GERAL

Investigar as inter-relações dos processos biogeoquímicos à luz da TEM em um ecossistema localizado em área de influência de torre micrometeorológica caracterizada por cobertura vegetal heterogênea em condições de cerrado campo sujo.

Tem-se como hipótese que existe uma correlação positiva entre o metabolismo, a biomassa e a temperatura e a função que descreve essa relação pode ser ajustada para o modelo primário da Teoria da Escala Metabólica (TEM).

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Caracterizar a variação sazonal da biomassa do ecossistema.

Caracterizar a variação sazonal do metabolismo do ecossistema cerrado campo sujo.

- b) Encontrar as relações entre as variáveis metabolismo, biomassa e temperatura e testar a convergência do comportamento das variáveis com o proposto pela TEM;

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

A revisão bibliográfica foi realizada em três etapas:

- (1) Elencou-se referências importantes para a compreensão do metabolismo do ponto de vista teórico da Física, com o objetivo de destacar a relevância dos processos metabólicos para a compreensão da interação biosfera-atmosfera como um fenômeno intrínseco à vida.
- (2) Delimitou-se a referências alusivas à teoria que é o foco central deste trabalho, a “Teoria da Escala Metabólica” com o objetivo de compreender a construção de seu corpo teórico e as críticas pertinentes à TEM. Considerando que a TEM é uma teoria abrangente, foi necessário afunilar a revisão. Para isso, estabeleceu-se como critério de seleção principal escolher trabalhos que refletissem as nuances dessa teoria no campo da inclusão de indivíduos arbóreos e dos ecossistemas florestais. Nesta etapa, incluímos trabalhos, tanto do âmbito teórico como experimental, apresentando pontos da teoria que precisam ser desenvolvidos para consolidação de sua representatividade frente aos fenômenos ecológicos.
- (3) Buscou-se na literatura trabalhos que aclarassem o tratamento e obtenção das variáveis de interesse.

2.1 OS PRINCÍPIOS FÍSICOS ADJACENTES AO ENTENDIMENTO DO METABOLISMO

A história da ciência, em geral, aponta a física como a ciência detentora de uma longa tradição de entender fenômenos díspares como partes do mesmo fenômeno, estabelecendo hierarquias entre as teorias e buscando uma descrição unificada da natureza (ELLIS, 2017). A busca por leis universais que regem a emergência da vida levou a aplicação de princípios fundamentais da termodinâmica para o entendimento da origem e evolução dos sistemas vivos. Nesta seção, descreve-se os sistemas vivos através do prisma da física de maneira geral, partindo de uma perspectiva termodinâmica da vida, baseada principalmente nas ideias de Schroedinger, e culminando na concepção de metabolismo como um subespaço da química da vida no qual tais processos termodinâmicos acontecem.

Antes de prosseguir para a caracterização física desses sistemas, apresenta-se aqui definições recentes para vida. De acordo com Parent (1996), sistemas vivos são, por definição, sistemas auto-organizados abertos que possuem características especiais da vida e interagem com seu ambiente, tais sistemas são mantidos por meio de fluxos de informação, energia e matéria. Sob uma outra perspectiva e, na tentativa de evidenciar características essenciais de algo que possa ser considerado um ser vivo, o *NASA ASTROBIOLOGY INSTITUTE (2002)* definiu vida como: “*Life is a self-sustained chemical system capable of undergoing Darwinian evolution*”¹. Em outras palavras, a vida é um sistema químico que se auto-propaga, ou seja, um sistema vivo é capaz de fazer mais de si mesmo e, a cada nova geração, está sujeito à evolução adaptativa (DEAMER; FLEISCHAKER, 1994).

Por volta de 1850, o entendimento da evolução dos sistemas biológicos no tempo avançou. Enquanto Darwin apresentou, em sua Teoria da Evolução, uma visão da crescente complexidade, especialização e organização dos sistemas vivos, a termodinâmica de Boltzmann descrevia a natureza como se degenerando em direção à morte inevitável (Segunda Lei da Termodinâmica). Esta aparente contradição, motivou Erwin Schroedinger a empregar princípios fundamentais da física e da química para compreender a vida, trabalho que culminou em seu livro *O que é vida?* (Schroedinger, 1944).

Schroedinger notou que os sistemas vivos parecem desafiar a Segunda Lei da Termodinâmica. Na escala de organismos, plantas, por exemplo, são estruturas altamente organizadas estabelecidas a partir de moléculas desorganizadas provenientes do ar e do solo. A biosfera, por outro lado, é um exemplo de processo de ordenação e evolução dos ecossistemas, originado a partir das dinâmicas de interação entre os ecossistemas e destes com a atmosfera.

Há 2,5 bilhões de anos, a atmosfera era constituída por quatro componentes principais: metano, dióxido de enxofre, amônia, gás carbônico e vapor d'água. Provenientes em sua maioria de erupções vulcânicas, esses gases estabeleceram uma atmosfera quimicamente impossibilitada para a formação de gás oxigênio. O acúmulo de gás carbônico e água, criou uma atmosfera propícia para a fotossíntese, via

¹ “Vida é um sistema químico autossustentável capaz de passar pela evolução Darwiniana.”, tradução nossa.

metabólica que faz uso de carbono proveniente do CO_2 e de energia proveniente do Sol e gera como subproduto o O_2 . O acúmulo, agora de O_2 forjou um ambiente favorável para o amplo desenvolvimento da respiração aeróbica, que permeia grande parte da vida. Atualmente a atmosfera terrestre é composta de 78% de gás nitrogênio e 21% de oxigênio. O gás nitrogênio é responsável por uma parte considerável da pressão atmosférica ideal para existência da água nos três estados líquidos, bem como integra um ciclo no qual adquire uma forma substancial própria para ser absorvido como nutriente pelos seres vivos que aqui habitam. Já o oxigênio está disponível em uma quantidade ótima para o desenvolvimento da vida animal e para a formação do gás ozônio, essencial por proteger formas vivas da ação ionizante provocada por radiações energéticas. Com relação a temperatura terrestre, pode-se afirmar que o dióxido de carbono, o gás metano e o vapor de água, principais gases responsáveis pelo efeito estufa, regulam a sua dinâmica caracterizada por oscilações brandas de temperatura - comparado às variações de temperatura nas superfícies de outros planetas - e ponderam as trocas de calor acarretando a predominância de temperatura média ótima para o desenvolvimento e perpetuação da vida. (OLSON et al., 2018).

A proporção de cada um desses gases na atmosfera é, portanto, essencial para a manutenção e perpetuação da vida nos ecossistemas terrestres. Entretanto, nem sempre essas condições ideais existiram. A atmosfera primitiva não possuía essa mesma configuração e evoluiu ao longo de milhares de anos. A interconecção entre os processos geológicos, químicos, físicos e biológicos por meio de interações de retroalimentação caracterizadas por *feedbacks* positivos e negativos, resultou em um sistema vivo auto-organizante.

A regulação dessas dinâmicas, parece desobedecer ao Segundo Princípio da Termodinâmica que afirma que a quantidade de entropia de qualquer sistema isolado termodinamicamente tende a incrementar-se com o tempo, ou seja, o grau de desordem de um sistema deve aumentar espontaneamente. Uma análise superficial do fenômeno da vida, pode levar a conclusão precipitada de que ele contraria esse princípio, uma vez que os sistemas vivos são constituídos por processos químicos e biológicos de elevado grau de organização. Schrödinger resolveu esse problema tratando os sistemas vivos como sistemas em não equilíbrio que dependem de fluxos de matéria e energia para se manterem em estado altamente organizado retirando energia de alta qualidade

do meio externo, processando essa energia para produzir um estado mais organizado dentro de si e, devolvendo energia de qualidade reduzida ao meio, tendo como consequência o aumento da entropia do meio externo ao organismo. (SCHNEIDER; KAY, 1995).

Notadamente, sistemas vivos encontram-se em estados quase estáveis a uma certa distância do equilíbrio, dissipando gradientes de energia impostos pelo meio externo para realizar esses processos de auto-organização (NICOLIS e PRIGOGINI, 1977) e configuram-se, portanto, como sistemas dissipativos. Nos sistemas dissipativos, a variação total da entropia é a soma da quantidade de entropia gerada internamente – que é maior ou igual a zero – com a entropia proveniente do ambiente – que pode ser igual, menor ou maior do que zero. Para que o sistema se mantenha afastado do equilíbrio a troca de entropia precisa ser negativa e no mínimo, igual a entropia gerada internamente.

Ele só pode se manter afastado, isto é, vivo, atraindo continuamente do seu ambiente, entropia negativa, ou seja, pode-se dizer que um organismo se alimenta de entropia negativa. As trocas de matéria e energia entre o sistema vivo e a sua vizinhança são impulsionadas e processadas pelas reações metabólicas. Sem o metabolismo, o sistema caminharia para um estado de equilíbrio, no qual modificações subsequentes não seriam possíveis (EIGEN, 1997). “Ou, para ser menos paradoxal, o essencial no metabolismo é que o organismo consiga se libertar de toda a entropia que não pode deixar de produzir enquanto vivo” (SCHRÖNDIGER, 1944, p.41, tradução nossa).

A convergência entre a visão termodinâmica de Schrödinger e as definições de vida, que notabilizam a seleção natural e a autopropagação como aspectos essenciais dos sistemas vivos, é melhor evidenciada quando Schrödinger concebe que a vida é delineada por dois processos fundamentais: a ordem a partir da desordem e a ordem a partir da ordem. A vida só acontece

“(…) porque a termodinâmica comanda a ordem, a partir da desordem sempre que suficientes gradientes termodinâmicos existirem. Mas, se a vida deve continuar, as mesmas regras exigem que ela seja capaz de se regenerar, isto é, de criar a ordem a partir da ordem. A vida não pode existir sem ambos os processos, ordem a partir da desordem para gerar vida e ordem a partir da ordem para dar-lhe continuidade.” (SCHNEIDER e KAY, 1997, p. 198)

Nesse sentido, o metabolismo é um processo que permeia todos os aspectos emergentes das estruturas vivas. O conjunto de reações metabólicas inerente a esses sistemas encontra-se em um estado altamente organizado e distante do equilíbrio termodinâmico (SCHRÖDINGER, 1992). E embora, a vida seja denotada pela sua diversidade, a formação e evolução da vida aconteceu em torno de um núcleo metabólico comum, sendo que sua compreensão é essencial para entender como a física e a química delinearam a vida e sua evolução. (MOROWITZ e SMITH, 2007).

Fundamentado em reações químicas orgânicas, o metabolismo é construído a partir de estruturas e interações que acontecem em diferentes escalas, desde as reações metabólicas no interior das células até níveis maiores da organização biológica. Seus padrões, em escalas maiores, motivaram Braakman e Smith (2012, p.30) a entender “o metabolismo como uma fonte de vínculos das muitas formas de organização na biosfera, um tipo de arquitetura muito específica que controla os fluxos da rede de interações da biosfera e fornece a característica mais essencial da natureza química do estado vivo” (tradução nossa).

Por ser um gerador da biogeoquímica e ao mesmo tempo, controlado pela mesma, o metabolismo é fundamental para o entendimento da evolução da atmosfera terrestre (BROWN et al., 2004). A biosfera pode ser descrita como um sistema complexo composto por sub-sistemas inter-relacionados, ou seja, é um sistema complexo hierárquico. A maioria das hierarquias físicas ou biológicas são descritas em termos de subespaços. Nesse aspecto, o metabolismo é o subsistema da química orgânica no qual a vida ganhou o controle catalítico, sendo que na construção e otimização dos fenótipos biológicos, toda matéria flui através desse subespaço (SIMON, 1991). Nesse aspecto, teorias de caráter universal em ecologia, como a Teoria da Escala Metabólica, assumem que o metabolismo constitui a base de todos os processos relevantes que governam a dinâmica dos organismos (WEST et al. 1999, 2001; ENQUIST et al. 2001, SAVAGE et al. 2007) e ecossistemas (ENQUIST et al. 2002; ENQUIST et. al, 2003).

A descrição matemática do metabolismo como uma variável dependente da quantidade de matéria que constitui os organismos, ou os ecossistemas, perpassa pelo entendimento de como os fluxos de matéria e energia se distribuem num sistema vivo, portanto, relaciona-se à geometria fractal das redes de captação e de distribuição de

recursos, figuradas como o fenótipo deste organismo, cuja expressão é regulada pelo genótipo e pela interação desse sistema com o seu meio.

A Teoria da Escala Metabólica, objeto de estudo da próxima seção, assume uma geometria vascular ideal com o objetivo de elaborar um modelo universal primário para a determinação da taxa metabólica dos organismos, contribuindo para a compreensão e predição do metabolismo tanto de organismos, quanto de ecossistemas, nosso objeto de estudo.

2.2 TEORIA DA ESCALA METABÓLICA

A Teoria da Escala Metabólica (TEM) é fundamentada nos trabalhos pioneiros de West, Brown e Enquist, que culminaram no modelo WBE (1997, 1999). Estes autores partiram de alguns pressupostos a respeito da otimização da rede de captação e distribuição de recursos em um organismo para elaborar um modelo preditivo para o seu metabolismo, que propõe que a taxa metabólica de um organismo é uma função do tipo lei de potência cuja única variável independente é o tamanho do corpo (traduzido do termo em inglês *size body*, se refere à massa do corpo). Posteriormente, Brown et al. (2004) propuseram acrescentar um termo dependente da temperatura ao modelo WBE e o resultado foi denominado Teoria Metabólica da Ecologia (TME). A TME pode ser considerada uma extensão da TEM, ou ainda, podem ser consideradas um corpo teórico único, visão adotada no presente trabalho, conforme definição reportada no *Oxford Bibliographies*:

A teoria metabólica da ecologia (MTE), também conhecida como teoria da escala metabólica (TEM), é uma coleção de teorias inter-relacionadas e observações empíricas que tentam forjar ligações mecanicistas entre muitos níveis diferentes de organização em biologia e ecologia, de organelas a ecossistemas. A teoria mais ampla invoca os papéis centrais do tamanho do organismo, temperatura e metabolismo na determinação de vários padrões. (PRICE, 2014, tradução nossa)

Atualmente, uma teoria ainda mais abrangente e em desenvolvimento, busca descrever os mais diversificados processos, funções e formas de organismos e ecossistemas por meio de leis de potência: a Ecologia Metabólica (SIBLY; BROWN; KODRIC-BROWN, 2012). Esta revisão abordará os fundamentos teóricos, as aplicações e algumas críticas ao modelo WBE e das teorias subsequentes para as plantas e ecossistemas terrestres.

2.2.1 Teoria da Escala Metabólica: Uma Visão Geral

A variação nas taxas de metabolismo, reprodução ou outros processos biológicos dependentes de energia está relacionada ao tamanho do corpo de maneira evidente e pode ser expressa pela lei de potência:

$$B = a.M^b, (1)$$

na qual B é a taxa metabólica, M é a massa do organismo, a é a constante de proporcionalidade e b, o expoente (constante).

Em 1883, Rubner partiu da premissa de que existe uma relação geométrica entre a razão da área total de um organismo - superfície pela qual acontece a troca de calor com o meio - e o volume desse organismo (S/V), com a sua massa total (M). Rubner trabalhou com animais homeotérmicos e associou a perda de calor à taxa metabólica corporal basal, visto que a energia liberada por este conjunto de reações bioquímicas é direcionada para manutenção da temperatura corporal. Uma vez que a área possui dimensão 2, e o volume do corpo, no qual o calor é armazenado, possui dimensão 3, Rubner concluiu que $b=2/3$. (WIESER, 1984).

Em 1932, Max Kleiber observou que, para a grande maioria dos animais, a taxa metabólica é proporcional a massa do organismo elevada a $3/4$. Ou seja, se B é a taxa metabólica do animal e M é a massa do animal, então a lei de Kleiber afirma que $B \sim M^{3/4}$. Assim, fixando um período de tempo, um cachorro com uma massa cerca de 100 vezes a massa de um camundongo irá consumir em torno de 32 vezes a energia consumida pelo camundongo, contrariando o resultado obtido por Rubner. (KLEIBER, 1932)

Outros trabalhos obtiveram resultados convergentes com o de Kleiber (SCHMIDT-NIELSEN; NUT, 1984; FELDMAN; MCMAHON, 1983). Atualmente a afirmação feita por Kleiber (1932), de que a taxa metabólica escala com a massa por um expoente de $3/4$, de bactérias e protista à mamíferos, foi revista e estudos apontam que existe uma diferença sutil, porém significativa entre os filos, sendo que nos mamíferos a inclinação cresce sistematicamente das espécies menores para as maiores (KOLOKOTRONES et al., 2010) e nas plantas, a inclinação decresce dos pequenos aos grandes indivíduos (ENQUIST et al., 2007; MORI et al., 2010).

Tentativas foram feitas para explicar a origem do expoente $3/4$ e passaram-se quase 70 anos entre a elaboração da Lei de Kleiber (1932) e o modelo WBE, que

explica a lei de potência com expoente $\frac{3}{4}$ como resultado da física e da geometria das redes internas de transporte de recursos cuja estrutura atua no sentido de minimizar o gasto de energia.

O objetivo do modelo WBE foi provar que o volume total de fluido circulante está diretamente relacionado à massa corporal (1) e que uma certa estrutura geométrica que contém esse fluido é uma consequência natural para os seres vivos (2), e partindo desses resultados, (3) obter o valor do expoente de escala da relação entre a taxa de metabolismo basal e a massa corporal equivalente a $\frac{3}{4}$. (CHAUI-BERLINCK, 2006)

Para deduzir matematicamente o modelo WBE, os autores partiram de alguns pressupostos a respeito dos organismos: a taxa metabólica é proporcional a taxa de sangue bombeada pelo coração (1); a rede de ramificações arterial é do tipo fractal (2); a rede leva suprimentos para todo espaço 3D ocupado pelo corpo (3); as unidades finais (capilares) são invariantes em estrutura, função e dinâmica (4); e o sistema vivo evoluiu no sentido de minimizar o gasto de energia para bombear sangue aos capilares (5) (West et al., 1997) e sua expressão final é:

$$B \propto M^{\frac{3}{4}} \quad (2),$$

sendo que as variáveis B e M representam, respectivamente, a taxa metabólica e a massa do organismo. Posteriormente, este modelo foi adaptado para plantas pelos mesmos autores que, modelando o fluxo do fluido em uma rede de xilema (West et al., 1999), obtiveram uma relação do tipo Lei de Potência entre a taxa metabólica e o tamanho do corpo também em plantas (verificar seção 2.2.2 desta revisão bibliográfica).

Críticas aos modelos de escala para a taxa metabólica em função da biomassa com expoente universal de $\frac{3}{4}$ são feitas há décadas e se direcionam a dois aspectos distintos. O primeiro se refere ao suporte empírico deste valor de expoente, ou seja, questiona-se se a função matemática que melhor descreve a taxa metabólica é uma lei de potência cuja variável independente é a massa do organismo e cujo expoente é o $\frac{3}{4}$ (DODDS, 2010; SUAREZ; DARVEAU, 2005). O segundo aspecto se refere a coerência das etapas de sua derivação teórica (CHAUI-BERLINCK, 2006).

Críticas de natureza teórica ao modelo WBE apontam para o caráter simplificador do modelo, uma vez que, por definição um modelo é uma simplificação da realidade que tenta capturar a essência desta realidade mais complicada (FRIGG &

HARTMANN, 2020). Todas as suposições feitas pelo modelo WBE são violadas em algum grau quando o modelo é transposto para sistemas reais, a ponderação sobre a possibilidade de uso do modelo WBE deve ser feita analisando as diferenças entre o modelo idealizado e a realidade biológica que podem ser: (1) suficientemente pequenas para serem ignoradas; (2) grande o suficiente a ponto de serem necessárias alterações nas suposições lógicas internas e predições, mantendo-se a mesma estrutura; e (3) grande a ponto de invalidar o modelo WBE.

Brown e Sibly (2012), bem como membros do grupo do Novo México², defendem o posicionamento (2) e afirmam que as publicações de cunho crítico ao modelo WBE tem identificado problemas significantes nas suas suposições e predições, entretanto estes ajustes não alterariam a estrutura do modelo que prevê uma lei de potência com expoente múltiplo de $\frac{1}{4}$ para descrever estruturas e processos biológicos. Os pontos assumidos pelos autores como problemáticos no modelo atual são: (a) os comprimentos dos vasos escalonam com $M^{1/4}$, mas experimentalmente se aproximam mais de $M^{1/3}$, valor de expoente não explicado teoricamente (BANAVAR et al. 2010; APOL, ETIENNE & OLFF, 2008); (b) assumir que os capilares são invariantes e preenchem um volume de serviço que escala com $M^{1/4}$ (BANAVAR et al. 2010); (c) mudanças na velocidade do sangue durante o seu trajeto partindo do coração e alcançando o capilar (BANAVAR et al. 2010; APOL; ETIENNE; OLFF, 2008).³

Além disso, o aprimoramento do modelo deve ir ao encontro a uma descrição mais detalhada da realidade ecossistêmica, o que presume a incorporação de termos que signifiquem fatores como clima, habitat, alimentação, temperatura corporal, fase de desenvolvimento, tipo da taxa metabólica - basal, de campo ou máxima (SAVAGE et al., 2010), e etapa da história de vida (SIBLY, 2012) no modelo.

2.2.2 Teoria da Escala Metabólica Aplicada à Plantas e a Ecossistemas Florestais

2.2.2.1 TEM aplicada à indivíduos arbóreos

² Pesquisadores do *Santa Fe Institute* dedicados a compreender e descrever estruturas e processos em organismos e sociedades a partir de relações de escala.

³ “O WBE reconhece que a velocidade do sangue deve diminuir em um fator de cerca de 1000 entre deixar o coração e entrar nos capilares (...)”. (SIBLY, 2012, p. 43, tradução nossa)

Uma revisão dos fundamentos da Teoria Metabólica da Ecologia aplicada a botânica mostra como ela não é uma teoria completamente nova, mas constrói e une várias linhas de investigação antigas da botânica, sendo elas:

- (1) Alometria: estudo de como as formas e funções de plantas mudam conforme incrementos no tamanho (HUXLEY, 1932; NIKLAS, 1994). Pode-se afirmar que a maioria das variações relacionadas ao tamanho podem ser expressas matematicamente por:

$$Y = Y_0 \cdot M^\alpha \quad (3),$$

em que Y é a variável de interesse, Y_0 é uma constante de normalização cujo valor pode variar entre os grupos taxonômicos e devido aos fatores ambientais e α é o expoente de escalonamento alométrico.

- (2) Modelo de Pipe: evidenciou, pela primeira vez como as dimensões de uma planta escalonam com a sua biomassa e como o número de folhas em sua copa. (SHINOZAKI, 1964). Este modelo prevê a “preservação da área”, ou seja, a área da secção transversal dos galhos é preservada a cada nível de ramificação. Se as folhas são os ramos finais, o número de folhas (n_L) projetada a partir de um determinado ramo de raio obedecerá à relação: $n_L \sim r^{-2}$, e a biomassa total acima do solo obedecerá a relação: $M \sim r^{\frac{8}{3}}$. O modelo WBE é baseado no modelo Pipe, entretanto inclui um modelo de condutância hidráulica desenvolvido para uma rede de ramificações de tamanho finito, porém com infinitas ramificações.
- (3) Superfícies de troca: As superfícies de troca de recursos foram moldadas pela seleção natural, e é interessante observar que para o universo de plantas vasculares existem poucos tipos de arquitetura de ramificação (NIKLAS, 2004). Fatos que foram posteriormente utilizados no modelo WBE para criar o conceito de “*space-filling*”, ou seja, preenchimento de espaço pela folhagem.
- (4) Modelos de hidráulica de planta: são modelos gerados para compreender como a fisiologia das plantas e os fatores ambientais determinam o gradiente de potencial hídrico das raízes para as folhas e, portanto, a taxa de transporte de fluídos (ex.: (SPERRY et al., 1993; COMSTOCK & SPERRY, 2000). As variações na seleção natural devido às imposições ambientais geraram vínculos que permitiram a TEM prever o escalonamento da produtividade da planta e de sua dinâmica ecológica (ENQUIST & BENTLEY, 2012).

(5) A Lei do Auto-desbaste (YODA et al., 1963): mostra que a maioria das plantas em populações ou florestas exibem uma relação negativa entre tamanho e número de indivíduos com aquele tamanho, o que reflete em última análise as taxas de crescimento e mortalidade (KOHYAMA, 1993) dentro da comunidade. Este aspecto está relacionado à aplicação da Teoria Metabólica da Ecologia à ecossistemas, uma vez que, supondo que os recursos estão em estado estacionário, o uso dos recursos (metabolismo) restringe a taxa de mortalidade e natalidade dos indivíduos, ou seja, a partir daí pressupõe-se a “estabilidade da floresta” necessário para o desenvolvimento teórico do modelo (STORCH, 2012).

A compreensão da elaboração do modelo WBE aplicado a plantas perpassa pelo conhecimento das hipóteses centrais do modelo, das hipóteses secundárias e finalmente de sua dedução matemática.

DEDUÇÃO DO MODELO WBE APLICADO ÀS PLANTAS

Dedução do modelo WBE aplicado às plantas, apresentando as suposições e as consequências preditivas de cada uma delas. As ideias aqui apresentadas são baseadas nos trabalhos de West et al. (1999) e de Enquist e Bentley (2012).

As suposições centrais do modelo são:

- (a) A maneira como o metabolismo escalona é influenciada diretamente pela geometria das redes vasculares que controlam o escalonamento de áreas superficiais nas quais acontecem a troca de recursos;
- (b) A normalização é determinada por características que definem a demanda metabólica das unidades terminais (folhas);
- (c) A seleção pode atuar para moldar o escalonamento do metabolismo e várias relações alométricas associadas por meio da seleção para ampliação do acesso aos recursos e minimização do custo para distribuição dos mesmos.

Já as suposições secundárias do modelo são relacionadas a idealização das relações alométricas na planta:

- (d) A rede de ramificações externa da planta é uma rede hierárquica e simétrica, ou seja, as razões abaixo se mantêm constantes:

$$\gamma = \frac{l_{k+1}}{l_k} = n_k^{-b} \quad (4) \quad \text{e} \quad \beta = \frac{r_{k+1}}{r_k} = n_k^{-a} \quad (5)$$

A variável l representa o comprimento dos galhos e r , representa o raio dos mesmos. Os subíndices k e $k+1$ se referem aos níveis de ramificação subsequentes e o n representa o número de galhos que emergem da ramificação k .

Embora esse modelo tenha sido desenvolvido considerando-se a existência de infinitos níveis de ramificação em uma planta, ele passa a ser representativo para plantas que tenham no mínimo 20 níveis de ramificação (SAVAGE et al., 2008) e para aquelas que já passaram certa etapa de sua fase de crescimento (ENQUIST et al., 2007).

Considerando essas suposições, seguem as predições do modelo WBE aplicado às plantas:

- (i) O fluxo através da rede de ramificações (\dot{Q}) é proporcional ao seu metabolismo (B), que é igual a uma constante de normalização (b_V) – que indexa a quantidade de metabolismo por unidade volumétrica de dossel ou de enraizamento - multiplicado pelo volume da planta V elevado ao expoente de escalonamento θ . Portanto:

$$\dot{Q} \propto B = b_V \cdot V^\theta \quad (6), \text{ onde } \theta = \frac{1}{2a+b} \quad (7).$$

Os termos a e b podem ser definidos a partir do número total de ramos terminais (N_N) das plantas: $N_N \propto r_0^{1/a}$ e $N_N \propto l_0^{1/b}$, sendo r_0 e l_0 o raio e o comprimento do ramo, ou caule, no nível zero. Portanto, a e b estão correlacionados com a maneira como a árvore se ramifica para dar origem as folhas.

As unidades de medidas mais comuns são Watts (W) para o metabolismo (B) e metro (m) para os valores para raio e comprimento do ramo, compondo a unidade de W/m^3 para b_V .

- (ii) Seguindo o raciocínio tem-se que a taxa de respiração (\dot{R}) é proporcional a taxa de fotossíntese (\dot{P}), que é proporcional ao fluxo no nível zero, (\dot{Q}_0), proporcional ao número de ramos terminais (n_L), que é proporcional a massa elevada ao expoente de escalonamento (M^θ):

$$\dot{R} \sim \dot{P} \sim \dot{Q}_0 \sim n_L \sim M^\theta \quad (8)$$

O valor de $\theta=3/4$, tem origem nas suposições secundárias adicionais do modelo WBE, que são:

- (e) A seleção natural maximizou o escalonamento da área foliar total, resultando em uma rede de ramificações do tipo *space filling* e a consequência é $b=1/3$.
- (f) A seleção atuou no sentido de maximizar a condutância hidráulica, minimizar a resistência hidrodinâmica e evitar a flambagem elástica, ou seja, a ruptura do tecido vegetal proveniente da instabilidade mecânica da estrutura da planta. A consequência é $a=1/2$.

Substituindo $a=1/2$ e $b=1/3$ em $\theta = \frac{1}{2a+b}$, encontra-se $\theta = \frac{3}{4}$.

As críticas fundamentais da extensão do modelo WBE às plantas se referem:

(a) as suposições a respeito da morfologia das plantas para chegar às equações que relacionam a massa da planta ao metabolismo; (b) de uma perspectiva mais ampla são feitas suposições a respeito da estabilidade da floresta quando essa teoria é aplicada a ecossistemas. (ENQUIST; BENTLEY, 2012); (c) a obtenção dos expoentes das leis de potência é resultado de análises estatísticas que devem ser condizentes com dados de natureza alométrica (WHITE et al., 2012). Segundo Enquist & Bentley (2012), a teoria pode se tornar mais preditiva e responder às críticas flexibilizando suas suposições secundárias e aquelas que dizem respeito à otimização presente no modelo original WBE.

O metabolismo de um organismo é constituído por uma sequência de reações químicas e a relevância da temperatura (T) para os processos metabólicos é apoiada pelo estudo da cinética das reações químicas, e expressa pelo termo $e^{\frac{-E_{at}}{kT}}$ proveniente da equação de Arrhenius (ARRHENIUS, 1915), no qual E_{at} é a energia de ativação, que assume valores no intervalo de 0.6–0.7 eV, no caso de processos oriundos da respiração (DELL; PAWAR; SAVAGE, 2011), e K é a constante de Boltzmann.

A incorporação do termo da temperatura ao modelo WBE aconteceu em 2001 por Gillooly e colaboradores no trabalho intitulado “Efeitos do Tamanho e da Temperatura na Taxa Metabólica” (tradução nossa), sendo sua equação matemática:

$$B \sim M^{\frac{3}{4}} \cdot e^{-\frac{E_a}{kT}} \quad (9),$$

Na maior parte dos casos, organismos operam na faixa de temperatura de 0°C à 40°C (PRECH et al., 1973). Dentro desse intervalo, a performance de suas atividades biológicas cresce quase que exponencialmente com a temperatura, atinge um pico, e decresce rapidamente conforme a temperatura aumenta em direção a valores letais, exibindo comportamento exponencial na faixa de 0-40°C aproximadamente (KNIES; KINGSOLVER, 2010). Dessa maneira, a incorporação do termo temperatura ao modelo WBE engloba mais um fator ao modelo.

2.2.2.2 TEM aplicada a ecossistemas

Considerando que nos ecossistemas, os organismos transformam matéria e energia para alimentar suas atividades, constituir seu próprio organismo e criar um ambiente com características distintas, e que essas estruturas e dinâmicas criadas são geradas pelo metabolismo, Enquist et al. (2003) propuseram estender, para ecossistemas, o modelo alométrico do metabolismo a indivíduos proposto por Gillooly et al. (2001). Enquist et al. (2003) assumiram que o metabolismo do ecossistema (B_{eco}) é equivalente a uma soma dos metabolismos individuais (B_j) de todos os indivíduos (N_j) que habitam um ecossistema:

$$B_{eco} \approx \sum_{j=1}^n B_j N_j \quad (10),$$

Substituindo B_j pela expressão de Gillooly et al. (2001) e, fazendo manipulações algébricas, a equação se torna:

$$\ln(B_{eco}) = \frac{-E_{at}}{1000k} \cdot \left(\frac{1000}{T}\right) + \ln(b_0 \cdot C) \quad (11),$$

$$\text{na qual } C = M_{eco} \left(\sum_{j=1}^n \alpha_j m_j^{-1/4} \right) \quad (12) \text{ e } \alpha_j = \frac{m_j N_j}{M_{eco}} \quad (13)$$

A equação 11 relaciona o logaritmo do metabolismo ecossistêmico, $\ln(B_{eco})$, ao logaritmo da massa ecossistêmica, $\ln(M_{eco})$ e estrutura-se em dois termos (a) o primeiro contendo a Energia de Ativação (E_{at}) e a temperatura (T) e (b) e o último, que mantém a relação entre metabolismo e massa individual - proporcionais a massa do indivíduo elevada a $3/4$ - e indica que o metabolismo total é a soma dos metabolismos individuais,

Os autores pressupõem ainda que, se a quantidade de recursos é estável, a biomassa poderá ser estimada a partir dessa quantidade de recursos, e o metabolismo do ecossistema teria como única variável independente, a temperatura.

A centralização dos processos metabólicos na compreensão dos ecossistemas também foi proposta por Brown et al. (2004) e se refletiu na denominação da teoria publicada em seu trabalho: *TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY*. Para elaboração da teoria, os autores partiram de 4 princípios básicos, sendo eles: (1) estado estável do recurso, ou seja, a quantidade de recurso disponível não está variando; (2) estado demográfico estável, ou seja, o número de indivíduos que ocupa determinada classe de desenvolvimento não muda; (3) os indivíduos preenchem o espaço ecológico para utilizar todo recurso disponível; e (4) existe semelhança alométrica entre os táxons. Considerando ainda o trabalho de Gillooly et al., 2001, Brown e colaboradores convergiram com as ideias de Enquist et al. (2003) e reafirmam a independência do metabolismo ecossistêmico com relação a sua massa total, relação justificada principalmente pela constância do recurso e invariabilidade da biomassa.

Entretanto, é necessário considerar que um sistema cujos recursos são estáveis é extremamente idealizado, pois em um intervalo de tempo de um ano, recursos fundamentais como água, radiação solar e presença de matéria orgânica no solo, embora possuam certa regularidade, são variáveis. No cerrado, por exemplo, o recurso água possui grande variação devido ao clima ser caracterizado pelas estações seca e chuvosa (Palhares et al., 2010).

Em 2008, Enquist, West e Brown, idealizadores do modelo WBE, ampliaram sua teoria para estrutura e dinâmica da floresta (WEST et. al, 2009), derivando uma equação para o metabolismo de ecossistemas que expressou a dependência deste com a biomassa e a temperatura, e forneceu uma base quantitativa para entender como fatores, incluindo variações na arquitetura e limitações de recursos, por exemplo, podem afetar a dinâmica da floresta desviando os resultados das previsões originais. A teoria apresentada é uma extensão da Teoria da Escala Metabólica e para sua derivação matemática os autores examinaram o afrouxamento das suposições estabelecidas anteriormente, gerando um modelo que escala de maneira não isométrica com a biomassa total da floresta, sendo sua expressão matemática:

$$B_{eco} = b_0 c_n \left(\frac{5c_m}{3c_n} M_{eco} \right)^{\frac{3}{5}} \quad (14),$$

Em que b_0 é uma constante de normalização proveniente da expressão $B=b_0.r^2$, c_n é outra constante de normalização derivada da função da distribuição de tamanhos $f(r)=c_n.r^2$. E a constante c_m tem origem na relação alométrica entre o raio do tronco

e a biomassa da planta (m), $m=c_m.r^{3/8}$. Portanto, b_0 , c_n e c_m são constantes de normalização relacionadas a taxa metabólica de uma unidade de ser vivo, à distribuição dos tamanhos dos raios dos troncos de árvore e à relação alométrica entre o raio do caule e a biomassa. Dado um ecossistema estável, c_n e c_m permanecem constantes, entretanto b_0 pode ser afetada devido alterações nas variáveis disponibilidade de água, de temperatura e de nutrientes. Dessa forma, esta expressão vincula características das plantas e da floresta ao processo metabólico de todo ecossistema. (Enquist et al., 2009*, Enquist; Bentley, 2012)

Entretanto, o modelo de nível ordinário da teoria não prevê originalmente variações em nenhuma dessas constantes de normalização e análise segue mantendo essa perspectiva.

Os objetivos principais dos trabalhos que utilizam o modelo WBE ou a Teoria Metabólica para Ecologia para compreensão de fenômenos naturais podem se dar no nível de indivíduo ou de ecossistema. No primeiro caso, os objetivos principais têm sido: (1) investigar as relações de escala na própria planta (ex.: SPERRY et al. (2008)); (2) relações de escala na planta inteira no que diz respeito a produção e particionamento da biomassa (ex.: ENQUIST et al. (2007)). Já quando se trata de ecossistemas, os objetivos têm sido: (3) associar o tamanho dos indivíduos arbóreos à frequência de distribuição desses indivíduos dentro de um ecossistema e/ ou às suas taxas de mortalidade (ex.: ENQUIST; NIKLAS; 2002, GUILHERME, 2017); (4) estabelecer relações de natureza alométrica entre processos como a Produtividade Primária Líquida e/ou a Respiração de um ecossistema e a sua biomassa (ex.: KERKHOFF e ENQUIST, 2006).

Esta teoria tem como ponto de partida as relações alométricas interespecíficas, quanto com relação ao uso de recursos, preenchimento do espaço e crescimento. Além disso, os autores derivam as relações matemáticas que descrevem o metabolismo assumindo uma floresta deliberadamente simplificada que não inclui possíveis perturbações, variações na arquitetura ramificada ou limitação de recursos, por exemplo.

A descrição matemática de sistemas/ ecossistemas à luz da TEM perpassa pela plotagem de gráficos e busca pelos pelo expoente de escala alométrica. As relações entre tamanho e fatores morfológicos, fisiológicos e ecológicos são tipicamente

plotadas em eixos do tipo log-log e relações entre temperatura e esses fatores são exibidos utilizando a interpretação de Arrhenius com a variável y plotada em um eixo do tipo log contra a relação $1/kT$. Se os dados plotados apresentam uma configuração linear, as relações estabelecidas pela escala metabólica podem dar sentido ao fenômeno estudado.

Após uma primeira visualização dos dados, Sibly (2012) recomenda que os efeitos das variáveis massa e temperatura sejam analisados separadamente e, posteriormente, regressões lineares para dados transformados (log-log) devem ser ajustadas. Sibly (2012) recomenda ainda o uso do pacote *SMATR*^{*4} para obter a melhor visualização da relação com variável de interesse, uma vez que esse pacote foi especialmente desenvolvido para o ajuste de relações alométricas.

2.3 FOOTPRINT, BIOMASSA E RESPIRAÇÃO ECOSISTÊMICA

Nesta etapa, foi realizado o levantamento bibliográfico que fundamenta os procedimentos adotados para obtenção das estimativas da biomassa e da respiração ecossistêmica. O *footprint*, (tradução para o português, pegada de fluxo), a classificação da cobertura do solo, a escolha de um modelo para obtenção da série temporal para a biomassa e o cálculo da respiração ecossistêmica a partir de dados do método *eddy covariance* são pontos cruciais deste trabalho.

2.3.1 Footprint e a Classificação da Cobertura do Solo

O *footprint*, em termos simples, é uma medida da área “enxergada” pelo instrumento e sua tradução para o português é a “pegada do fluxo”. A sua conceituação e obtenção é extremamente relevante para delinear experimentos com *eddy covariance*.

Na Figura 2, é possível visualizar o conceito de *footprint*: as amostras de fluxos turbulentos verticais capturadas por um instrumento de medição posicionado no alto da torre são compostas por parcelas provenientes de áreas posicionadas contra o vento que variam em localização desde o pé da torre até distâncias que se estendem ao infinito, de tal forma que o transporte de calor, vapor de água, gás e momento gerados

⁴ Pacote desenvolvido para ajustar regressões bivariadas em alometria.

nessa área são registrados pelo aparelho. O peso de contribuição dessas áreas é representado por um gradiente de tons de vermelho e quanto mais escuro, maior é a contribuição.

O *footprint* varia de acordo com características locais - no que diz respeito a relevo e cobertura vegetal – e com as condições atmosféricas e está associado a heterogeneidade das áreas estudadas. Existem diversas metodologias que podem ser utilizadas para o cálculo da área de *footprint* e nenhuma delas é totalmente completa uma vez que existe um número ilimitado de fatores que poderiam influenciar na trajetória das amostras capturadas pelos instrumentos, entretanto segundo Aubinet et. al (2012), modelos que objetivam descrever essa área devem considerar dois fatores principais: a altura da torre e a direção do vento. Para Burba (2001), os fatores mais importantes para obtenção do *footprint* são altura da medição, rugosidade da vegetação e estabilidade térmica da atmosfera.

Kljun et al. (2015) propuseram uma parametrização simples para previsões de *footprint*, cujo algoritmo embasou o desenvolvimento de um *software* que apresenta como resultado uma representação gráfica da pegada de fluxo (Figura 1) sobreposta ao mapa da região onde está localizada a torre (KLJUN et al., 2015)⁵.

Em sensoriamento remoto, pode-se obter imagens de áreas extensas, utilizando técnicas de classificação, às quais permitem associar a cada *pixel*, e seus similares, uma classe determinada. Há dois métodos, um deles é a classificação supervisionada, na qual indica-se ao algoritmo quais padrões de *pixels* devem ser associados à determinada cobertura do solo, e o outro é a não supervisionada, na qual o próprio algoritmo busca padrões para agrupar os *pixels* em classes.

⁵ Disponível em <http://footprint.kljun.net/index.php>. (acessado em 05/04/2019)

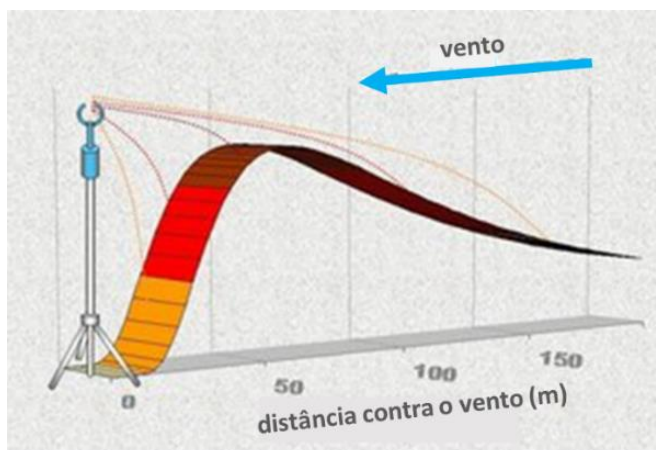


FIGURA 1 - Conceito geral do fluxo de *footprint*. Quanto mais escura a cor vermelha, maior a contribuição que vem da área de superfície a uma certa distância para o instrumento.

FONTE: adaptado de <https://bit.ly/2WCBjPl>. (acessado em: 19/03/2019).

Na classificação não supervisionada são utilizados algoritmos para reconhecer as classes presentes na imagem. O algoritmo define áreas heterogêneas para a classificação, para assegurar que todas as possíveis classes e suas variabilidades sejam incluídas. Os *pixels* dentro de uma área são submetidos a um algoritmo de agrupamento (*clustering*) que determina o agrupamento do dado, numa feição espacial de dimensão igual ao número de bandas presentes. Este algoritmo assume que cada *cluster* representa a distribuição de probabilidade de uma classe (MOREIRA, 2005). Schoeninger (2008), Saraiva (2011), Domingues (2015) reportaram a utilização de diferentes técnicas de classificação da cobertura do solo como etapas para obtenção da biomassa de florestas.

O mesmo *software* possui uma ferramenta que deriva a classificação da cobertura do solo para a área de *footprint* com base em um mapa RGB e Sentinel que apresenta como resultado principal a contribuição relativa de cada tipo de cobertura de terra para os fluxos medidos (KLJUN, 2018).

2.3.2 Biomassa

Em ecologia, biomassa é a quantidade de matéria viva presente em uma determinada área ou volume da superfície terrestre (PARRESSOL, 2001). Em um ecossistema, a biomassa dos organismos vivos pode ser classificada de acordo com o conteúdo de água em biomassa fresca (contém água) e biomassa seca (não contém água). A maioria dos termos de biomassa ecológica refere-se à biomassa seca (BARON et. al, 2018). Já a classificação de acordo com a vitalidade da biomassa resulta nos termos biomassa viva (localizada em organismos vivos) e biomassa morta (em

organismos ou parte de organismos mortos). Outro critério é a sua origem, sendo a biomassa denominada de fitomassa, quando proveniente de plantas, zoomassa, quando proveniente de animais, e biomassa microbiana, originada em microrganismos, incluindo fungos e bactérias (LEITE; ARAÚJO, 2007).

Bar-on et. al (2008) apresentaram uma estimativa da biomassa global expressa em giga toneladas de Carbono e os resultados obtidos apontam que 80% da biomassa global é do tipo fitomassa. Nos ecossistemas terrestres, existe 1000 vezes mais fitomassa do que zoomassa, além disso a biomassa microbiana representa em média de 2% a 5% do carbono orgânico (JENKINSON, 1988).

A quantificação da biomassa é importante para avaliar a contribuição das florestas para dinâmica do CO₂ (BRIENEN et al., 2015) e, neste trabalho, para testar se essa grandeza se relaciona com o metabolismo ecossistêmico de acordo com a TEM. Sua estimativa é determinada por métodos diretos, quando feita de forma destrutiva e por métodos indiretos, quando se utiliza de equações alométricas associadas a variáveis medidas em campo, como altura, diâmetro e densidade da madeira (SOARES e TOMÉ, 2004; SANQUETTA et al., 2014).

A biomassa do cerrado sofre alterações consideráveis no decorrer do ano (RODRIGUES et al., 2013), o que pôde ser inferido pelas variações nos valores do Índice de Vegetação Melhorado (do inglês, *Enhance Vegetation Index* – EVI) para área de estudo (VOURLITIS, 2013).

O EVI é um índice de vegetação 'otimizado' projetado para aprimorar o sinal da vegetação, com sensibilidade aprimorada em regiões de alta biomassa e redução das influências atmosféricas, cujo valor é dado pela expressão:

$$EVI = G \times \frac{NIR-RED}{NIR+C1RED-C2XBLUE+L} \quad (15),$$

na qual NIR, RED e BLUE correspondem, respectivamente, a refletância da superfície nas bandas infra-vermelho próximo, vermelho e azul com correção atmosférica.

O EVI é um produto MOD13A1 V6, que fornece seu valor em uma base por pixel (250m x 250m) e pode ser obtido com algoritmos na plataforma *Google Earth Engine*. Os coeficientes adotados no algoritmo MODIS-EVI são: L = 1, C1 = 6, C2 = 7,5 e G (fator de ganho) = 2,5.

O EVI e outros índices de vegetação derivados de dados de sensoriamento remoto, tem sido utilizado para modelagem da biomassa de ecossistemas (ANAYA; CHUVIECO; PALACIOS, 2008; LIANG et al. 2009; YANG et al., 2015; BARRACHINA et al., 2015; GANG et al., 2017). Um dos modelos, apresentado por Anaya, Chuvieco e Palacio (2008) é caracterizado por ter sido desenvolvido para uma região de savana extensa com predomínio de pastagem e alta dinâmica de biomassa interanual, características similares às encontradas na área de estudo (equação 16).

$$BAS = (0,0014 \times EVI - 2,8911) \times \frac{100 - VCf_t}{100} + (4,3149 \times VCf_t - 80,202) \times \frac{VCf_t}{100} \quad (16)$$

As variáveis BAS, EVI e VCf_t correspondem respectivamente à biomassa acima do solo (dada Mg/ ha), ao índice de vegetação melhorado multiplicado por um fator de 10^4 e ao percentual de cobertura arbórea.

A biomassa abaixo do solo (BSS) também deve ser considerada na quantificação da biomassa ecossistêmica e, segundo Aduan, Vilela e Klink (2003), o maior estoque de carbono e talvez o mais complexo esteja no solo, e abarca tanto a matéria orgânica, quanto o sistema radicular. A Tabela 1 reporta valores encontrados para biomassa acima do solo (BAS) e biomassa de subsolo (BSS) para diferentes fitofisionomias do cerrado.

TABELA 1 – Valores médios de BAS e BSS para o cerrado

Classe Vegetação	BAS (Mg/ha)	BSS (Mg/ha)
campo limpo	5,5 ± 0,3	16,3
campo sujo	9,3 ± 0,8	30,1
cerrado aberto	24,8 ± 2,5	46,6
cerrado denso	24,0 ± 2,9	52,9

FONTE: Castro e Kauffman (1998).

2.3.3. Metabolismo e Respiração do Ecossistema (Beco e Reco)

O modelo TEM assume que as organelas celulares, como as mitocôndrias, os cloroplastos e os ribossomos, são subunidades invariantes de um organismo, ou seja, metabolizam matéria e energia da mesma maneira, independente dos organismos que os contém (BROWN et. al, 2004). As taxas metabólicas de um organismo devem se

correlacionar com a densidade tecidual dessas unidades e com a maneira que essas subunidades participam da cadeia de reações metabólicas com reações distintas (ENQUIST, 2001). Portanto, a taxa metabólica de um organismo deve estar associada a estequiometria de processos para geração/ uso de energia pelo organismo, como a fotossíntese e/ou a respiração (SIBLY, 2012, p.60).

O *eddy covariance* (EC) tem sido o método mais utilizado para a amostragem dos fluxos de gás carbônico, água e energia entre uma superfície vegetada e a atmosfera (BALDOCCHI et al., 2001), possibilitando a construção de séries temporais de fluxos de matéria e energia em escalas temporais que variam de intervalos de horas a intervalos de anos. Conhecido por fornecer amostragem das trocas líquidas de gás carbônico (*Net Ecosystem Exchange - NEE*) que acontecem em um ecossistema, o *eddy covariance* também tem sido utilizado em estimativas das principais componentes do fluxo *NEE*: absorção de carbono no ecossistema (*Gross Primary Production - GPP*) e respiração do ecossistema (REICHSTEIN et al., 2003).

Medir a respiração do ecossistema com dados de *NEE* não é trivial, uma vez que além do processo de respiração, o processo de fotossíntese também é determinante para os valores de *NEE*. Durante o dia, ocorre no ecossistema a fotossíntese, que provoca o influxo de CO_2 , e a respiração, que provoca o efluxo de CO_2 . Quando a radiação solar se aproxima de zero, a fotossíntese cessa, e pode-se afirmar que a troca líquida de CO_2 no período noturno se deve apenas à respiração.

Entretanto, a técnica de *eddy covariance* apresenta bons resultados para níveis razoáveis de turbulência do ar, uma vez que ela se baseia no princípio de que o fluxo vertical de uma grandeza, como o CO_2 , na camada superficial é proporcional à covariância da velocidade vertical do vento e da concentração da grandeza e no período noturno a turbulência é caracterizada por níveis baixos de turbulência devido às baixas velocidades de fricção do vento (u^*) (AUBINET et al., 2012, p. 143).

Para evitar problemas frequentemente associados aos dados de EC provenientes do período noturno, deve se utilizar dados associados a uma velocidade de fricção acima de um limiar específico ($u^*_{\text{crítico}}$) para as condições do ecossistema em questão (AUBINET et al., 2012, p. 145).

Para separar as parcelas de *NEE* relativas à respiração do ecossistema e a *GPP*, são utilizados algoritmos de particionamento de fluxos, que podem ser classificados naqueles que usam apenas dados noturnos filtrados pelo limite mínimo de u^* capaz de

provocar uma turbulência razoável para a estimativa da respiração do ecossistema (1) e aqueles que extrapolam dados noturnos para o dia, usando curvas de alta resposta a temperatura (2) (REICHSTEIN et al., 2003).

2.4 MÉTRICAS DE ENERGIA

A alocação de energias provenientes das métricas metabólicas pode diferir para as diferentes estações do cerrado. Uma estação é uma divisão do ano marcada pelo clima, ecologia e quantidade de luz disponível. No cerrado as estações bem marcadas pela quantidade de precipitação, a estação seca (maio a setembro) e outra chuvosa (outubro a abril).

Outra classe de estação, determinada pelos fatores climáticos e também pela fenologia da vegetação, divide o ano em estação de crescimento e de não crescimento (ADHIKARI, 2021). Ainda que a estação de crescimento seja limitada pela disponibilidade de água, existe um adiantamento da estação de crescimento com relação a estação chuvosa no cerrado (MORAES, 2019).

Trabalhos que objetivam a aplicabilidade da TEM (DAI et al., 2017; TROMBONI et al., 2017), relacionam a massa com o metabolismo dos organismos, estimando o metabolismo a partir de dados da respiração ou da fotossíntese (no caso de plantas). Entretanto, as etapas do metabolismo envolvem aquisição, dissipação e armazenamento de energia em um ecossistema, apresentando variáveis com métricas distintas (BALDOCCHI e PENUELAS, 2019).

A identificação da dinâmica de alocação das densidades de energia nos ecossistemas nas diferentes estações, pode ser usada para refinar teorias ecológicas, como a TEM (WIESNER, 2020).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCAL DE ESTUDO

O experimento foi conduzido na Fazenda Miranda (Figura 2) com coordenadas geográficas de 15°43'53'' de latitude sul e 56°4'19'' de longitude oeste e altitude de 182 m acima do nível do mar, situada no município de Santo Antônio do Leverger MT, distante 15 km de Cuiabá (MT).

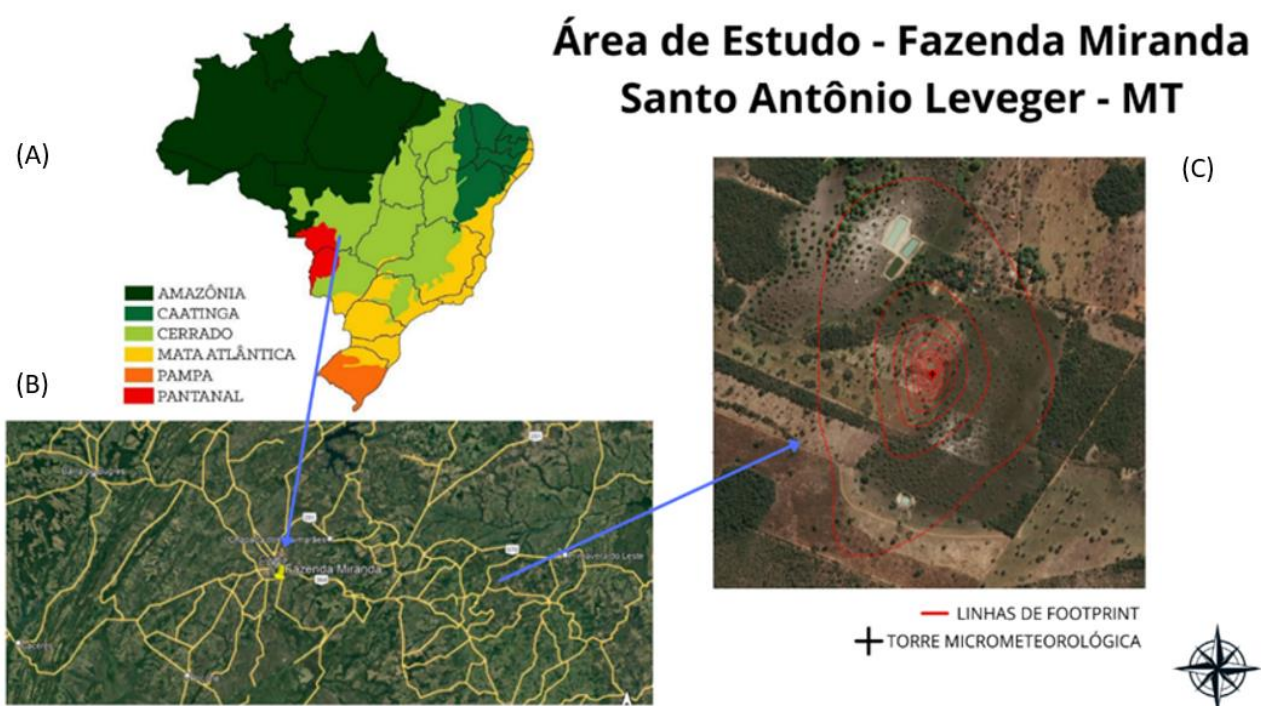


FIGURA 2 - Local de estudo. (A) A área de estudo está localizada no bioma cerrado em uma zona de transição entre os biomas Amazônia e pantanal. (B) Imagem de satélite da região. (C) Linhas de footprint em torno da torre micrometeorológica. **FONTE:** própria autora.

O clima da região é do tipo Aw, segundo classificação de Köppen, também denominado Tropical semi-úmido ou Clima de Cerrado. Possui duas estações bem definidas, sendo uma úmida (primavera-verão) e outra seca (outono-inverno), esta última caracterizada por quatro a cinco meses extremamente secos. A média anual da temperatura é de aproximadamente 26,5°C e, a pluviométrica é de 1420 mm, respectivamente (VOURLITIS; DA ROCHA, 2011).

O solo da área experimental foi classificado como Planossolo Háplico eutotrófico gleissólica (FAUSTO et al., 2013). A vegetação original da área de estudo poderia ser classificada como cerrado, entretanto foi parcialmente desmatada

há 35 anos. Atualmente a vegetação consiste em uma área com baixo grau de intervenção humana, onde predomina cobertura de pastagem mesclada com coberturas que apresentam heterogeneidade de fitofisionomias do cerrado, inalteradas ou em processo de regeneração.

A área de estudo possui uma torre micrometeorológica com 20 m de altura equipada para coleta de dados das variáveis climatológicas fundamentais para abordagem deste trabalho, detalhada na Tabela 2.

A estrutura florestal do ecossistema é variada, apresentando na região de influência da torre micrometeorológica predominância de herbáceas e gramíneas, que compõe a paisagem com espécies arbóreas como a *Curatella americana L.*, e a *Cnidocolus pubescens* (Figura 3), vulgarmente conhecidas como Lixeira e Cansação, e índice de área foliar é de aproximadamente 1,5 (VOURLITIS et al., 2013).

TABELA 2: Variáveis de interesse, instrumentos e respectivas alturas na torre micrometeorológica.

Variável de interesse	Função e Instrumentos		Altura (m)
Velocidade do vento	Anemômetro sônico tridimensional	CSAT3 Campbell Scientific, Logan, UT, USA	18
Direção do vento	Anemoscópio	03002-L Wind Sentry Set RM Young, inc., USA	18
Fluxo de CO₂	Concentração de CO ₂	LI-7500A (LICOR Inc., Lincoln, NE, USA)	10
Temperatura do Ar	Termohigrômetros HMP 45AC (Vaisala, Inc., Helsinki, Finland)	HMP 45AC (Vaisala, Inc., Helsinki, Finland)	5
Umidade relativa do ar	Termohigrômetros	HMP 45AC (Vaisala, Inc., Helsinki, Finland) 5, 10, 18	10
Precipitação pluviométrica	Pluviômetro de Bâscula	TR-525M Rainfall Sensor (Texas Eletronics, Inc., USA)	5
Umidade do solo	Reflectômetro	CS616 Soil Mixture Sensor (Campbell Scientific, Inc., USA)	0,20

FONTE: própria autora.

O fluxo de CO₂ foi medido utilizando-se um sistema de eddy covariance, cujos sensores foram montados a 10 m acima do nível do solo, o que foi aproximadamente

8m acima da copa da vegetação lenhosa. O analisador (LI-7500, LI-COR, Inc., Lincoln, NE, EUA) foi utilizado para medir as quantidades médias e flutuantes de vapor de CO₂ e H₂O. Um sensor, que mede a flutuação da densidade de CO₂ e H₂O, coletou amostras e enviou os dados brutos (10Hz) e fluxos médios de 30 minutos foram processados e armazenados (CR1000, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, EUA).

O estudo compreendeu o período de março/2011 a janeiro/2014, e neste intervalo, as médias das variáveis microclimáticas nas estações seca e úmida no intervalo deste estudo são apresentadas na Tabela 3.

TABELA 3: Médias diárias nas estações secas e chuvosa no período de estudo ($\pm 95\%$ Intervalo de Confiança9IC).

	Estação Úmida	Estação Seca	Unidade
Radiação solar	200 \pm 11	200 \pm 6	J/m ² .s
Radiação líquida	134 \pm 9	106 \pm 6	J/m ² .s
Temperatura do Ar	26.8 \pm 0.4	25.8 \pm 0.6	°C
Déficit de Pressão de Vapor	0.9 \pm 0.1	1.5 \pm 0.2	kPa
Precipitação	4.8 \pm 1.4	0.8 \pm 0.3	mm/d
Conteúdo de Água no solo	5.7 \pm 0.5	3.7 \pm 0.3	%/vol
Velocidade do vento	1.6 \pm 0.1	1.7 \pm 0.1	m/s
Velocidade de fricção	0.24 \pm 0.01	0.22 \pm 0.02	m/s

FONTE: Arruda et al., 2016.



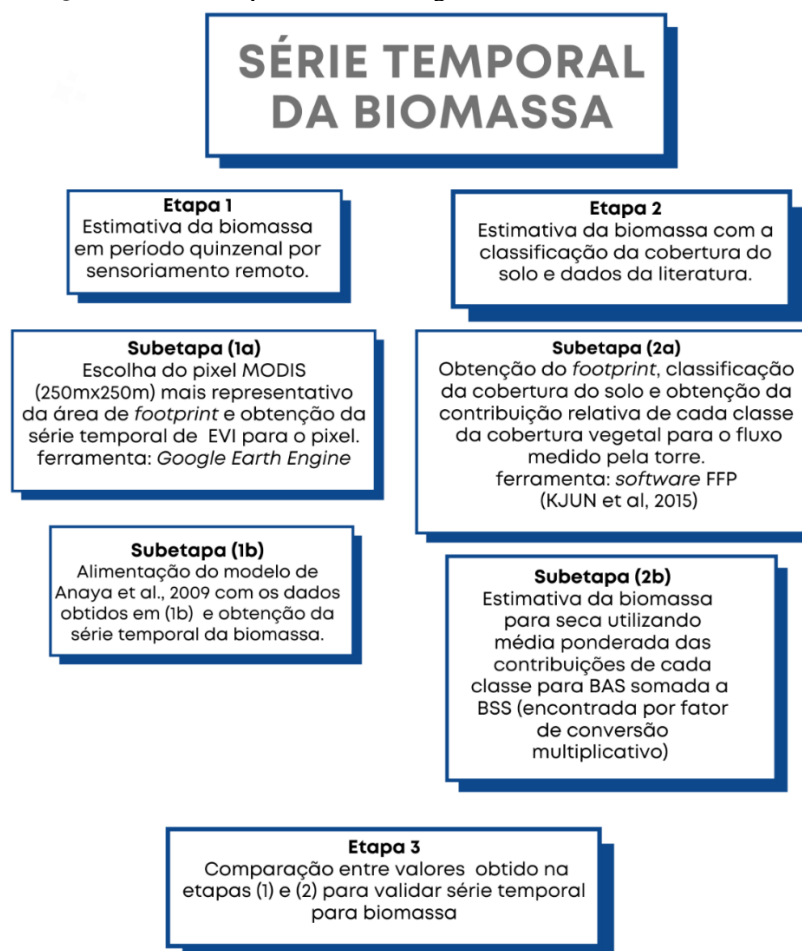
	Nome popular	Nome científico		Nome popular	Nome científico		Nome popular	Nome científico
1	Lixeira	<i>Curatella americana</i>	10	Jacarezinho	<i>Myrcia Albotomentosa</i>	19	Pequí	<i>Caryocar Brasilienses</i>
2	Calção véio	<i>Cordia insignis</i>	11	Nativa	<i>Poaceae</i>	20	Coração	<i>Cardiptallum calophyllum</i>
3	Cansansão	<i>Cnodosculos urens</i>	12	Gabiroba	<i>Eugenia sp.</i>	21	Angiquinho	<i>Calliandra parriflora</i>
4	Fedegosão	<i>Senna sylvestris</i>	13	Ananás	<i>Ananas ananasoides</i>	22	Olho de burro	<i>Tocoyena formosa</i>
5	Olho de boi	<i>Dyospiros hispida</i>	14	Mangava brava	<i>Lafoense pacari</i>	23	Pé de anta	<i>Cydistax Antissyphylitica</i>
6	Pau terra	<i>Qualea grandiflora</i>	15	Café brabo	<i>Mathayba guianenses</i>	24	Marmelada bola	<i>Alibertia edulles</i>
7	Guaranazinho	<i>Copaifera martii</i>	16	Pata de vaca	<i>Bauhinia forficata</i>	25	Cambará	<i>Vochysia divergens</i>
8	Ariticum	<i>Annona dioica</i>	17	Pau de bicho	<i>Terminália Argenta</i>	26	Embauva	<i>Cecropia pachystachya</i>
9	Semaneira	<i>Byrsonima pachyphylla</i>	18	Goiabinha	<i>Eugenia inundata</i>	27	Pau de Perdiz	<i>Simarouba versicolor</i>

FIGURA 3: Perfil esquemático de distribuição da vegetação no gradiente noroeste da Fazenda Miranda. O ponto inicial é a torre micrometeorológica e o ponto final é a linha 8 do *footprint*, que delimita uma área que contribui para 80% do fluxo medido no alto da torre. As espécies identificadas estão enumeradas no eixo horizontal e os nomes listados na Tabela abaixo do perfil. **FONTE:** próprio autora.

3.2 A ESTIMATIVA DA BIOMASSA DO ECOSSISTEMA

A série temporal para biomassa foi obtida por meio de duas etapas paralelas (1,2) e uma etapa (3) final: (1) estimativa da biomassa quinzenal no período de março/2011 a janeiro/2014 por sensoriamento remoto; (2) estimativa da biomassa com a classificação da cobertura do solo e dados de biomassa do cerrado levantados na literatura. Por fim, (3) comparou-se os valores obtidos nas etapas (1) e (2), afim de validar a série temporal para biomassa. A sequência detalhada está no quadro 1.

QUADRO 1 – Sequência metodológica da estimativa de biomassa.



FONTE: próprio autora.

Neste trabalho, (a) utilizou-se a biomassa úmida (BU) do ecossistema, uma vez que a equação para o metabolismo proveniente da TEM se baseia no conceito de *space-filling* que considera o volume ocupado pela rede de distribuição vascular; (b) para obter a biomassa úmida a partir da biomassa seca (BS), adotou-se o fator de conversão multiplicativo igual a 1,7 - depreendido Vale et. al (2002); (c) admitiu-se que a biomassa ecossistêmica equivale a fitomassa; (d) obteve-se BSS a partir de BAS, deduzindo-se o fator de conversão igual a 0,6 (RIBEIRO et al., 2011).

3.3 ESTIMATIVA DO METABOLISMO DO ECOSISTEMA

Estimou-se a taxa metabólica do ecossistema (B_{eco}) a partir da sua respiração (R_{eco}) e esta última, a partir de dados do *eddy covariance* (EC) de efluxo de CO_2 noturno.

O período noturno foi definido como o intervalo entre o início e o fim do crepúsculo astronômico. Utilizou-se apenas dados associados a uma velocidade de fricção acima de um limiar específico ($u^*_{crítico}$) para as condições do ecossistema em questão. Além disso, fluxos noturnos negativos, bem como dados espúrios, foram descartados da análise. Após a aplicação desses filtros, obteve-se os valores médios quinzenais para R_{eco} .

Os valores da respiração, em unidades de $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, foram convertidos em fluxo de energia, em unidades de $W \cdot m^{-2}$ para a padronização da respiração do ecossistema sistema, em unidades de energia metabólica. Estima-se que durante o processo de respiração para cada 6 mol de CO_2 exalado, é disponibilizada uma quantidade de energia equivalente a 32ATP, sendo que cada mol de ATP corresponde a 51kJ de energia (COX e NELSON, 2000). Para a conversão de respiração ecossistêmica (R_{eco}) em metabolismo ecossistêmico (B_{eco}), utilizou-se a equação empregada por ENQUIST *et al.* (2003) para o NEE noturno:

$$B_{eco} = R_{eco} \times \frac{0,272J}{\mu mol CO_2} \quad (17),$$

dessa forma $[B_{eco}] = W$.

3.4 AJUSTE DA DINÂMICA ECOSSISTÊMICA AO MODELO TEM

A sequência metodológica adotada para análise dos dados foi baseada em Ethan et al., 2012.

3.4.1 Transformadas logarítmicas das equações

Duas funções matemáticas principais caracterizam o equacionamento atual da TEM: (a) expressão das relações alométricas, descrita por uma função de potência do tipo $y = c_1 M^\alpha$, e (b) a equação de Arrhenius, cuja forma geral é $y = c_2 \cdot e^{-E/kT}$. Combinadas, estruturam o modelo da TEM para organismos: $B = B_0 M^\alpha e^{-E/kT}$.

As equações foram linearizadas por meio de transformada logarítmica do tipo log-log, derivando-se as eq. (18) e (19):

$$\log(y) = \log(c_1) + \alpha \log(M) \quad (18)$$

$$\ln(y) = \ln(c_2) - E/kT, \quad (19)$$

cujos expoentes correspondem aos coeficientes angular (equação 18) e linear (equação 19) da reta.

Inicialmente, o interesse foi entender a importância de cada fator separadamente, e isso foi feito removendo o efeito de um fator e então plotando para o fator de interesse - equações (20) e (21).

$$\frac{y}{c_2 e^{-E/kT}} = c_1 M^\alpha \rightarrow \log\left(\frac{y}{e^{-E/kT}}\right) = \log C_1 + \alpha \log M \quad (20)$$

$$\frac{y}{c_1 M^\alpha} = c_2 e^{-E/kT} \rightarrow \ln\left(\frac{y}{M^\alpha}\right) = \ln C_2 + \frac{-E \alpha t}{kT} \quad (21)$$

O valor para a variável dependente foi determinado dividindo o valor observado pela transformação apropriada de temperatura (eq. 20) ou massa (eq.21) para então realizar a transformada logarítmica. Assumiu-se nesta etapa que $E = -0,65$ eV e $\alpha = 0,75$, valores reportados na literatura (SIBLY; BROWN; KODRIC-BROWN, 2012).

Para ecossistemas, aplicou-se a mesma lógica de transformadas logarítmicas à eq. 14.

$$B_{eco} = b_0 c_n \left(\frac{5c_m}{3c_n} M_{eco}\right)^{\frac{3}{5}} \rightarrow \log(B_{eco}) = \log C_3 + \frac{3}{5} \log M_{eco} \quad (22)$$

Tendo visto as equações da TEM e suas transformadas log ou log-log, dirige-se para a visualização dos dados.

3.4.2 Visualização das relações na TEM

Antes de seguir para estatística formal, plotou-se os dados de acordo com as equações (18), (19), (20) 2 (21) e visualizou-se os gráficos verificando se eles apresentam o mesmo padrão exibido por aqueles apresentados na Figura 4.

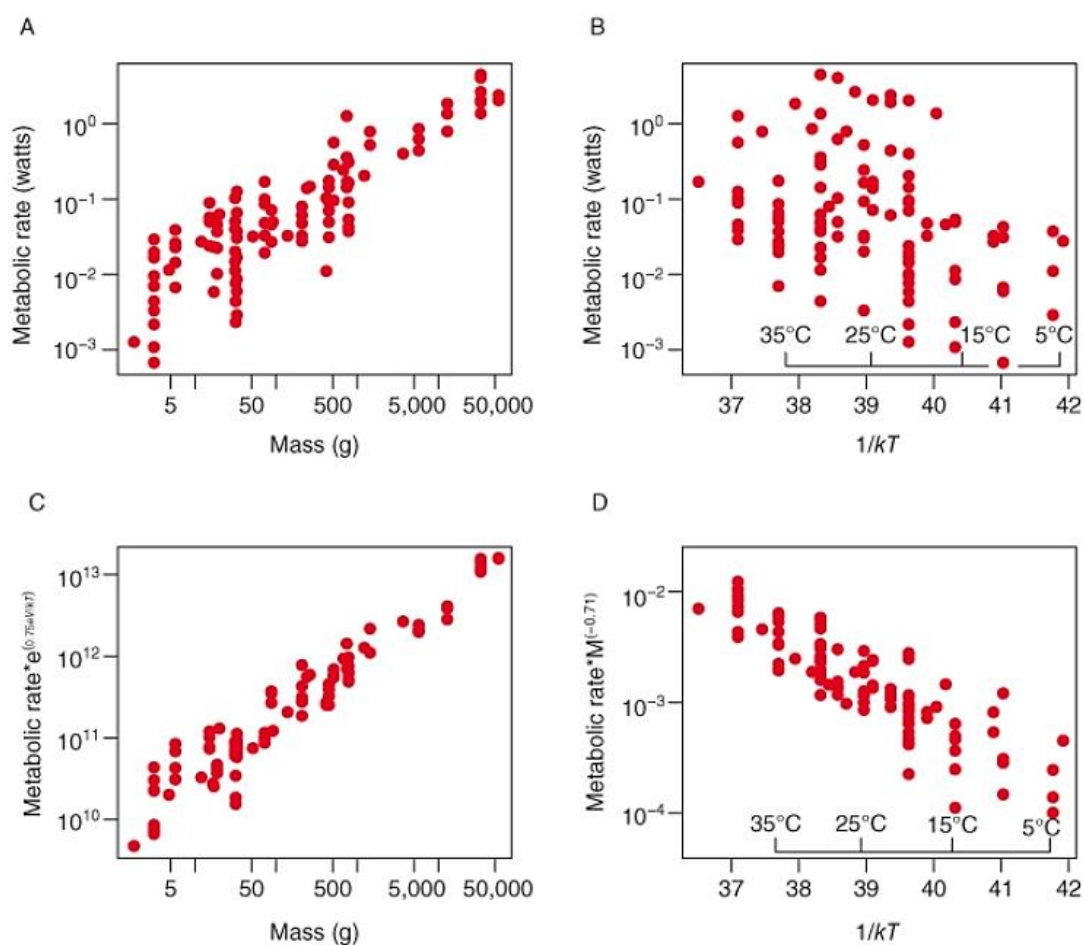


FIGURA 4: Gráficos compilados que relacionam taxa metabólica em função da massa e da temperatura para indivíduos. (A) Gráfico log-log de massa vs. taxa metabólica não contabilizando a temperatura. (B) Gráfico de Arrhenius da temperatura vs. taxa metabólica não contabilizando a massa. (C) Gráfico log-log da massa vs. taxa metabólica contabilizando a temperatura. (D) Gráfico de Arrhenius da temperatura vs. taxa metabólica contabilizando a massa.

FONTE: Sibly et al., 2012, p. 29.

3.4.3 Ajustando o modelo TEM aos dados

A etapa de ajuste dos dados à TEM obedeceu a três rotinas distintas, cujos métodos estatísticos estão apresentados no quadro 2.

- Rotina 1: admitiu-se que a relação entre o metabolismo do ecossistema (B_{eco}) e a biomassa total do ecossistema (M_{eco}) é aquela expressa pela equação (22) e obteve-se uma regressão linear entre as variáveis $Y = B_{eco}$ e $X = M_{eco}^{0.6}$;
- Rotina 2: obteve-se uma regressão do tipo eixo principal reduzido (RMA) entre as variáveis $Y = \log(B_{eco})$, $X = \log(M_{eco})$, e observou-se se o coeficiente angular obtido (α) poderia assumir valores próximos do esperado, a saber 0.6.
- Rotina 3: Comparou-se as elevações e as inclinações das rotinas entre as estações seca e chuvosa (A) e, de crescimento e de não crescimento (B).

QUADRO 2 – Estatísticas utilizadas para o ajuste dos dados à TEM.

Propósito	Chave estatística	Método
Testar associação entre Y e X.	ρ	OLS
Estimar a força da relação linear entre Y e X.	R^2	Correlação de Pearson
Estimar a linha de regressão que melhor descreve a dispersão bivariada entre Y e X	$\hat{\beta}$	SMA
Testar se as inclinações são iguais a um valor específico para a linha que melhor descreve as relações entre X e Y.	$\hat{\beta}$	SMA
Testar se as inclinações entre os grupos são iguais	ρ	Compara os escores de resíduos das regressões R.
Testar se as elevações são iguais entre os grupos.	ρ	Compara os escores de pontos ajustados F.
Testa associação entre variáveis	p	Correlação de Spearman.

FONTE: adaptado de FALSTER et al., 2006.

O ajuste dos dados ao modelo TEM na rotina 2 foi obtido utilizando-se a regressão do eixo principal reduzido (RMA). Enquanto a abordagem dos mínimos quadrados comuns (OLS) assume que a variação residual ocorre apenas na direção vertical no gráfico, RMA permite a variação também na direção horizontal, minimizando a soma dos produtos dos desvios nas direções vertical e horizontal.

Geralmente, as inclinações estimadas por RMA são mais íngremes do que as estimadas por regressão (SMITH, 2009; HARVEY E PAGEL, 1991; MP O'CONNOR et al. 2007a).

Todas as rotinas foram executadas no pacote *SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0*. E os gráficos foram gerados utilizando a versão deste programa no *R Project for Statistical Computing Version 4.0.2*.

3.5 CÁLCULOS DE DENSIDADE DE ENERGIA

A metodologia para obtenção da métrica de densidade metabólica do sistema em estudo foi baseada na metodologia apresentada no trabalho Wiesner et al. (2020) e as classes de densidade de energia metabólica estão descritas no Quadro 4.

QUADRO 4 – Classes de densidade de energia metabólica, seus significados e equacionamento.

Classe	Descrição	Equacionamento
E_{in}	Densidade de energia fotossintética da formação e armazenamento da glicose.	$E_{in} = GEE \times 0,506/1000 \text{ J}$
E_{ATP}	Densidade de energia para reciclagem de ATP e NADHP.	$E_{ATP} = GEE \times 0,1771/1000 \text{ J}$
E_{MAX}	Densidade de energia disponível de Reco.	$E_{MAX} = R_{eco} \times 0,506 \text{ J}/1000 \text{ J}$
E_M	Densidade de energia metabólica.	$E_M = E_{MAX} - E_{ATP}$
E_A	Densidade de energia disponível para atividades metabólicas.	$E_A = E_{in} - E_{ATP}$
E_R	Reserva de energia, quando (+) ou uso, quando (-).	$E_R = E_M - E_A$

FONTE: adaptado de WIESNER et al. (2020)

Ecossistemas incorporam carbono por meio da fotossíntese, ganhando energia metabólica, sendo E_{in} a quantidade de energia recebida. A energia dissipada por meio da respiração é denominada E_{MAX} . Uma parcela dessa energia é consumida pela planta para reciclagem da ATP (E_{ATP}) e o restante é energia disponível para condução das atividades metabólicas da planta, como crescimento e transporte intracelular (E_A) por meio da energia metabólica (E_M). A diferença entre elas indica energia armazenada pelo ecossistema (E_R). (SILVA et al., 2015, NIKOLOSKI et al., 2015, WIESNER et al., 2020).

4 RESULTADOS E DISCUSSÕES

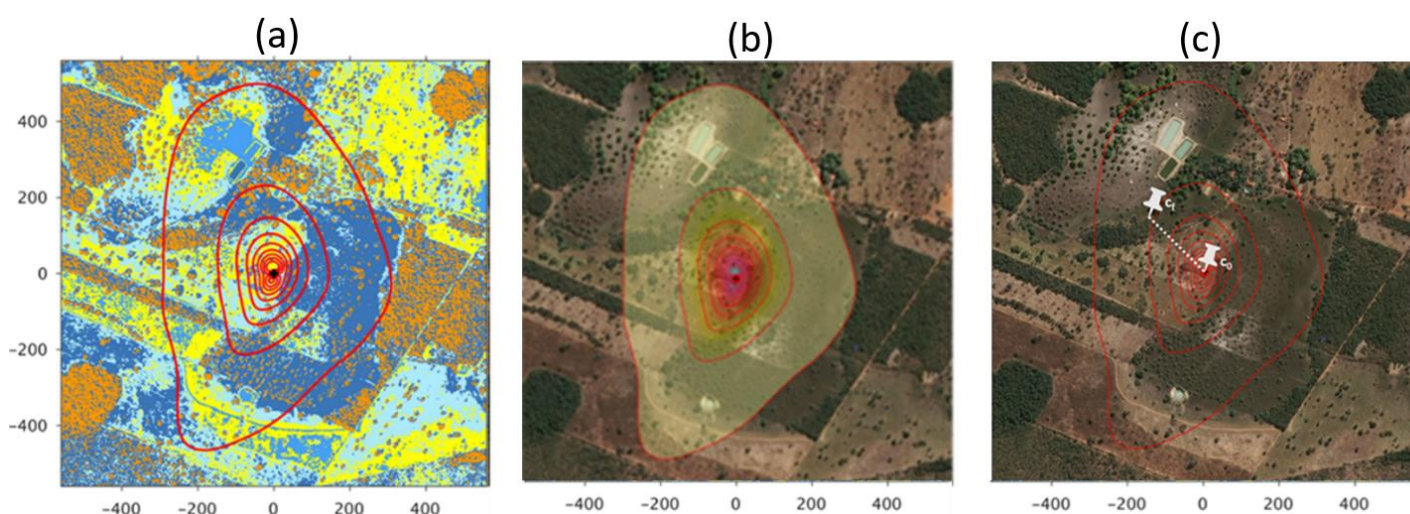
4.1 SÉRIE TEMPORAL DA BIOMASSA

4.1.1 *Footprint* e cobertura do solo

O *footprint* obtido está representado por uma sucessão de linhas de contorno em volta da torre micrometeorológica (Lj), sendo que cada área delimitada por duas linhas consecutivas contribui em média para 10% da composição da amostra de gás analisada no alto da torre pela covariância de vórtices turbulentos (Figura 5). Portanto, embora as áreas localizadas a distâncias maiores da torre micrometeorológica possuam maior extensão, a contribuição de todas as áreas para as amostras é a mesma.

A cobertura do solo foi classificada automaticamente pelo FFP (KLJUN et. al, 2015) em cinco classes e a partir do levantamento do gradiente de vegetação (Figura 6), atribuiu-se a cada classe uma cobertura (Tabela 1), a saber: campo sujo (amarelo), cerrado denso (laranja), cerrado aberto (azul escuro), solo exposto (azul médio) e campo limpo (azul piscina).

FIGURA 5 - Mapas da área da torre de fluxo com linhas de varredura e contorno de *footprint* de 10 a 90%, em etapas de 10%, com escala em metros (m), obtidos com a ferramenta *Flux Footprint Prediction*



(FFP) para o período de fevereiro/ 2011 a fevereiro/ 2012. (a) Classificação não supervisionada do solo em 5 classes. (b) *Footprint* sobreposto à imagem de satélite (sentinel) da área de estudo e (c) A linha pontilhada representa o transecto no qual coletou-se os dados para a sistematização do perfil de vegetação, e tem c_0 o ponto de partida (posição da torre micrometeorológica) e c_f como ponto de chegada (borda L8 do *footprint*).

FONTE: própria autora.

A análise do gradiente de vegetação, cujo levantamento foi realizado no transecto indicado em Figura 5 (c), indica que certas espécies de árvores da Fazenda Miranda, como *Curatella americana* (9 ocorrências) e *Vochysia divergens* (8 ocorrências), tiveram uma abundância relativa maior do que outras (média de 2 ocorrências). Esse resultado vai ao encontro ao reportado por Vourlitis et al. (2013) que descreveu a variação da estrutura e diversidade da vegetação na Fazenda Miranda. Estudos sobre as características morfológicas e o intercâmbio gasoso dessas espécies também foram realizados nessa mesma área por Junior et al. (2011) e Dalmolin et al. (2015).

4.1.2 EVI

A série temporal do EVI foi estabelecida a partir de valores tomados para a base de um pixel, representado na Figura 6. A área delimitada pelo contorno do pixel é responsável por gerar mais de 80% dos fluxos de CO₂ capturados pela torre micrometeorológica.

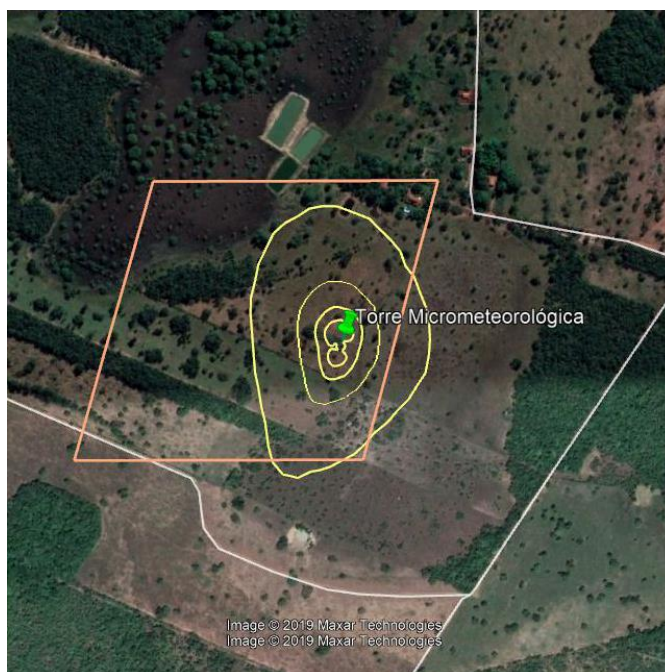


FIGURA 6 - O paralelogramo delimitado pela linha laranja representa o *pixel* (250x250) selecionado para obtenção do EVI. A linha amarela mais externa a todas as outras corresponde a L8 do *footprint*.

FONTE: própria autora.

O EVI foi maior durante a estação chuvosa do que durante a estação seca (precipitação < 50mm/ mês) para todos os anos do período de estudo (Figura 7 e Tabela 4), neste sentido, Feng et al. (2013), Penatti et al. (2014), Vicente-Cerrano et al. (2014) e Li. J. Fan. K e Xu. Z. (2016), identificaram que a vegetação é altamente sensível a mudanças no ciclo hidrológico.

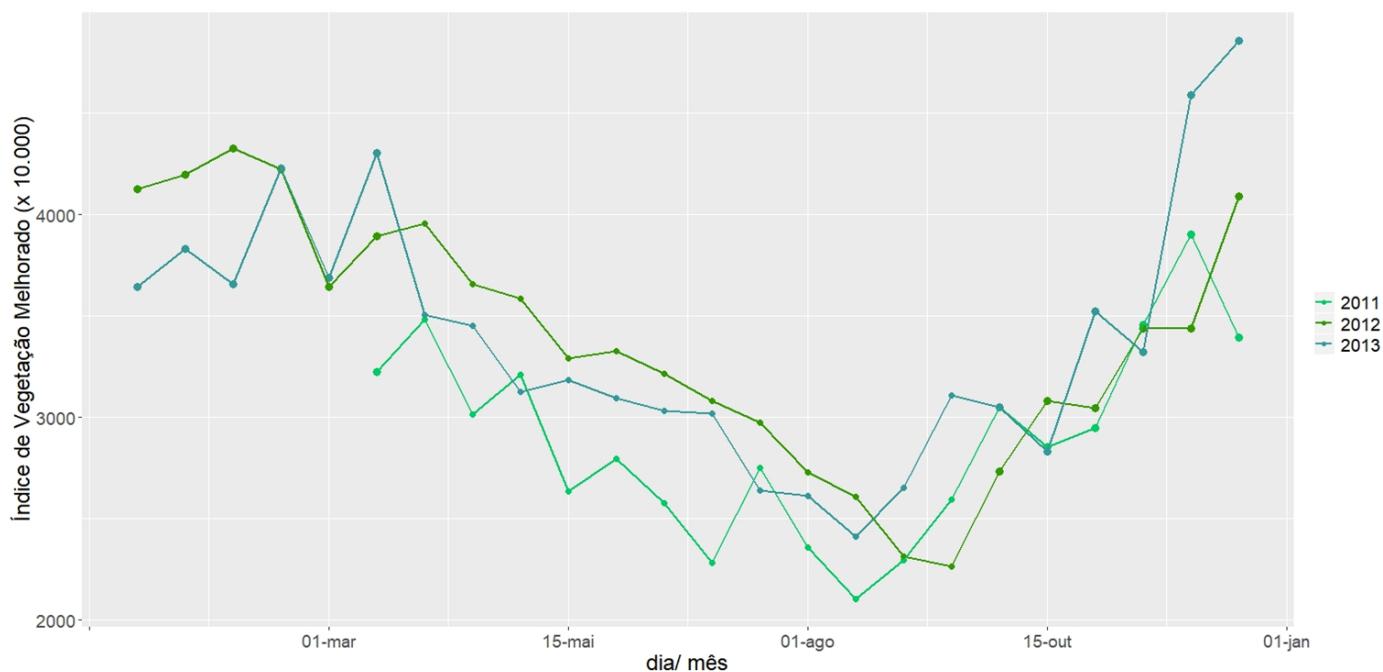


Figura 7 - Série temporal do Índice de Vegetação melhorado (EVI) tomado de mar/2011 a dez/2013. A delimitação do pixel analisado está indicada na Figura 6. As linhas com diferentes tonalidades de verde correspondem a anos distintos.

FONTE: própria autora.

Depreende-se do gráfico que os menores valores de EVI foram obtidos para o ano de 2011, evento que é explicado por este ano ter tido a menor precipitação acumulada do triênio em análise, conforme reportado por Arruda et. al (2016).

Embora o declínio do EVI seja mais acentuado na estação seca, pode-se observar que seus valores começam a decrescer antes do início dessa estação. O mesmo efeito acontece para a estação chuvosa, antecedida por um rápido aumento do EVI (Figura 7). Neste sentido, estudos apontam que aclimação de plantas é caracterizada por um efeito legado ou memória ecológica, o que sugere que as condições ambientais antecedentes têm o potencial de influenciar fortemente a

fenologia da planta e, portanto, o funcionamento do ecossistema (ANDEREGG et al., 2015; OGLE et al., 2015; HUGHES et al., 2019).

A variabilidade espaço-temporal da fenologia de uma área na transição cerrado e pantanal, que inclui o fragmento de cerrado aqui descrito, foi realizado para um período de 10 anos (2007 a 2017) por Moraes (2019) e baseou-se nos valores de NDVI⁶. O autor encontrou que a senescência - detectada pelo esverdeamento intenso da vegetação - antes do início da estação chuvosa “(...) pode ser um artifício capaz de maximizar o ganho de carbono aumentando as taxas de assimilação de carbono quando as primeiras chuvas iniciarem” (apud FRANCO et al. 2005; ROSSATTO et al. 2009). Dessa maneira, infere-se que para ecossistemas fortemente marcados pela alternância de alta disponibilidade de água/ escassa disponibilidade de água, não somente a presença desse recurso dirige os processos metabólicos, como também a fenologia da vegetação.

Tabela 4 – Médias do EVI e da precipitação quinzenal média (mm/ quinz.) tomadas nas estações seca e chuvosa (IC de $\pm 95\%$).

Estação	2011		2012		2013		PERÍODO DE ESTUDO	
	seca	chuvosa	seca	chuvosa	seca	chuvosa	seca	chuvosa
EVI	0,26	0,35	0,30	0,39	0,30	0,37	0,29	0,37
	$\pm 0,03$	$\pm 0,03$	$\pm 0,04$	$\pm 0,03$	$\pm 0,03$	$\pm 0,06$	$\pm 0,04$	$\pm 0,05$
<i>todas as estações</i>								0,33
								$\pm 0,05$
P (mm/ quinz.)	5,88	82,81	18,38	68,88	4,05	72,88	10,12	74,29
	$\pm 0,06$	$\pm 0,80$	$\pm 0,18$	$\pm 0,69$	$\pm 0,04$	$\pm 0,73$	$\pm 0,10$	$\pm 0,74$
<i>todas as estações</i>								38,77
								$\pm 0,74$

FONTE: própria autora.

4.1.3 Estimativa da Biomassa a partir do EVI

A biomassa ecossistêmica ponderada apresentou valores maiores do que a biomassa ecossistêmica, o que indica que para áreas constituídas por mosaicos

⁶ NDVI é a abreviação da expressão em inglês para Normalized Difference Vegetation Index, o que equivale em português a Índice de Vegetação da Diferença Normalizada. Serve para analisar a quantidade, qualidade e desenvolvimento da vegetação natural ou agrícola nas imagens geradas por sensores remotos.

diversos em robustez da vegetação, a configuração de distribuição da vegetação com relação à torre micrometeorológica deve ser levada em conta ao se descrever a origem dos fluxos capturados pela torre.

As estimativas de biomassa para as estações secas são menores do que para as estações chuvosas. No ano de 2012, os valores de biomassa foram os maiores do período de estudo, o que está associado a alta precipitação que caracterizou a estação chuvosa daquele ano.

A Figura 8 corresponde à série temporal das estimativas das diferentes classes de biomassa, biomassa seca (BS), biomassa seca ponderada (BSP), biomassa total (B) e biomassa ponderada total (BP). Os valores foram estimados para região de *footprint* que corresponde à 80% dos fluxos capturados no alto da torre, e corresponde a uma área de 98.617 m². Os menores valores de biomassa anuais encontrados aconteceram nos meses de setembro, de 5-6 meses após o início da estação seca.

Tabela 5 – Médias da biomassa seca (BS), biomassa seca ponderada (BSP), biomassa úmida (BU) e biomassa úmida ponderada (BP) em kg/m² (IC de ±95%).

Biomassa	2011		2012		2013		período de estudo	
	seca	chuvosa	seca	chuvosa	seca	chuvosa	seca	chuvosa
BS	3.65	3.92	3.80	4.13	3.79	3.99	3.77	4.00
	± 0.07	± 0.09	± 0.08	± 0.07	± 0.05	± 0.10	± 0.04	± 0.06
	todas as estações						3.86	± 0.07
BSP	2.94	3.15	3.06	3.32	3.05	3.21	3.03	3.22
	± 0.05	± 0.07	± 0.06	± 0.06	± 0.04	± 0,08	± 0.03	± 0.05
	todas as estações						3.13	± 0.06
B	6.14	6.6	6.39	6.94	6.37	6.71	6.32	6.72
	± 0.11	± 0.14	± 0.09	± 0.11	± 0.07	± 0.14	± 0.07	± 0.10
	todas as estações						6.52	± 0.09
BP	4.94	5.3	5.1	5.58	5.12	5.4	5.08	5.41
	± 0.09	± 0.12	± 0.09	± 0.10	± 0.07	± 0.14	± 0.05	± 0.08
	todas as estações						5.06	± 0.09

FONTE: própria autora.

A biomassa ecossistêmica total na estação seca é cerca de 7% menor do que a estimada na estação chuvosa. Essa diferença é próxima àquela encontrada por Fidelis

et al. (2012) para cerrado do tipo campo limpo, ao comparar a biomassa total entre as estações seca e chuvosa (~8%).

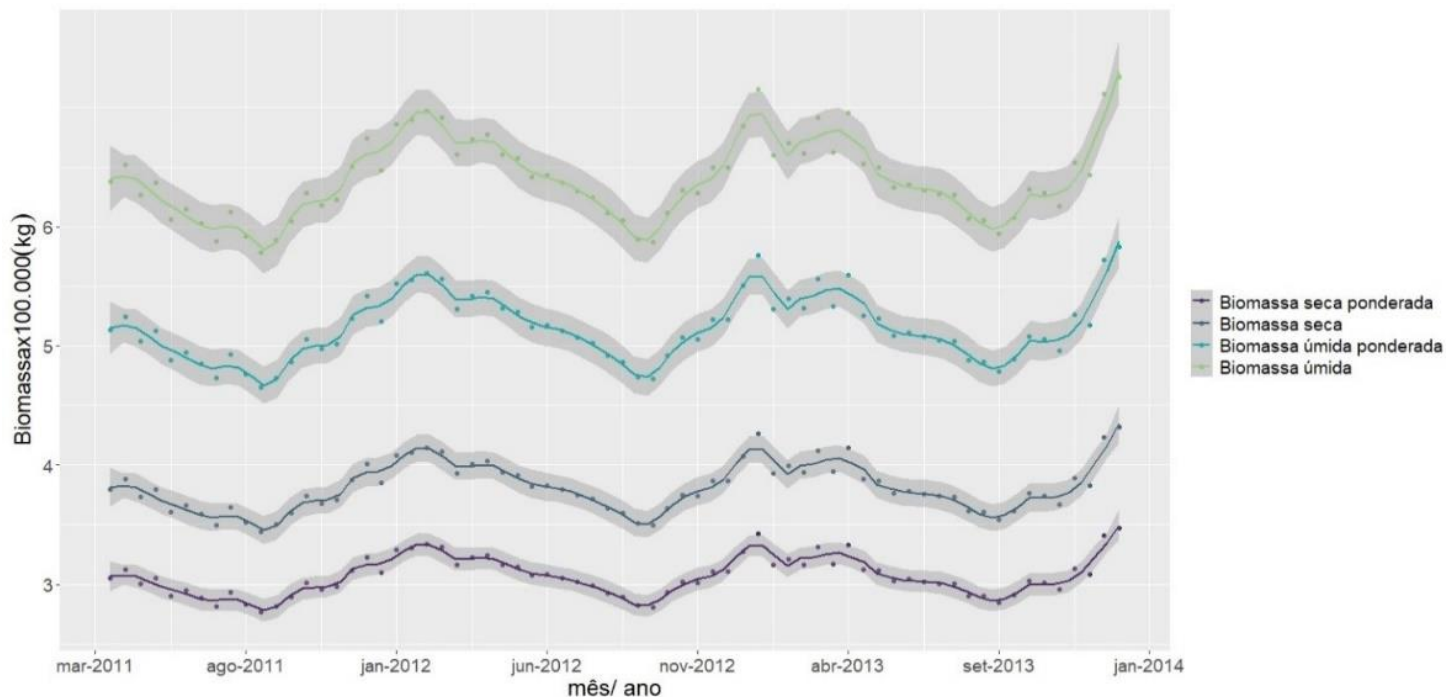


FIGURA 8 – Estimativa da biomassa seca (BS) presente na área de *footprint* para o período de estudo obtida com o modelo de Anaya et al. (2009), da biomassa seca ponderada (BSP), e da biomassa úmida (B) e úmida ponderada (BP). O sombreamento em cinza nos gráficos corresponde ao intervalo de confiança IC=95%.
FONTE: própria autora

4.2 O METABOLISMO DO ECOSISTEMA

4.2.1 Estimativa da respiração (Reco) e do metabolismo do ecossistema (B_{eco})

O efluxo de CO_2 foi plotado contra a velocidade de fricção (u^*) e obteve-se a velocidade de fricção crítica ($u^*_{critico}=0,16m/s$), identificando o ponto na curva em que o aumento de efluxo de CO_2 deixa de estar associado ao aumento da velocidade de fricção (Figura 9).

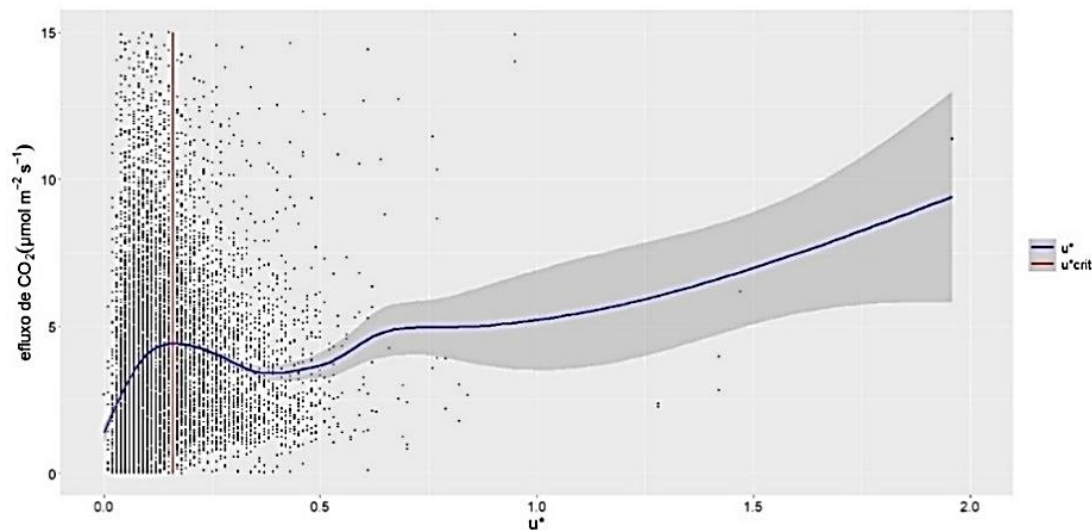


FIGURA 9: Comportamento do fluxo de CO₂ ($\mu\text{mol/m}^2.\text{s}$) em função da velocidade de fricção (m/s). O sombreamento em cinza nos gráficos corresponde ao intervalo de confiança IC=95%. **FONTE:** própria autora.

A série temporal da respiração do ecossistema R_{eco} , tomada como equivalente ao fluxo de NEE noturno filtrado pelo u^{*crit} , é apresentada na Figura 10. E a série temporal de B_{eco} , na Figura 11.

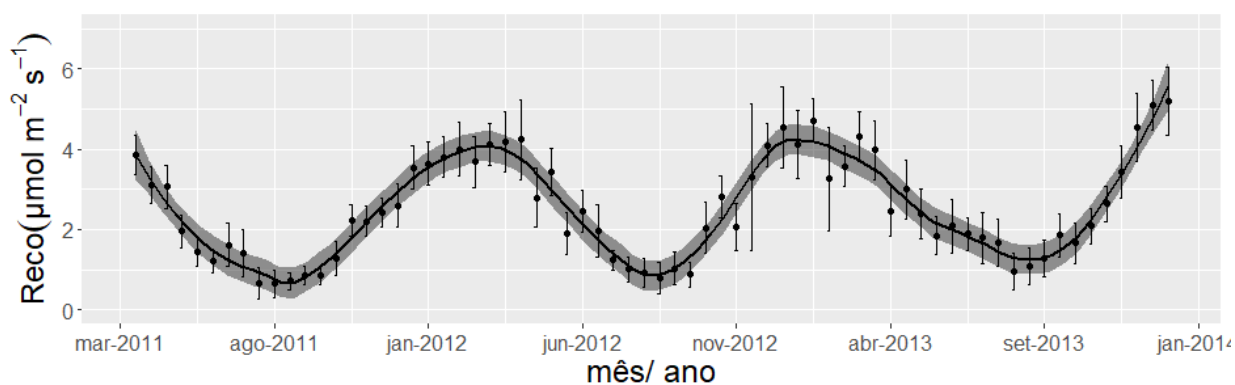


FIGURA 10: Série temporal (15/03/2011 15/12/2013) da respiração ecossistêmica ($\mu\text{mol/m}^2. \text{s}$). A sequência de pontos corresponde as médias quinzenais acompanhadas de suas barras de erro e imersas numa região sombreada equivalente ao IC de 95%. **FONTE:** própria autora.

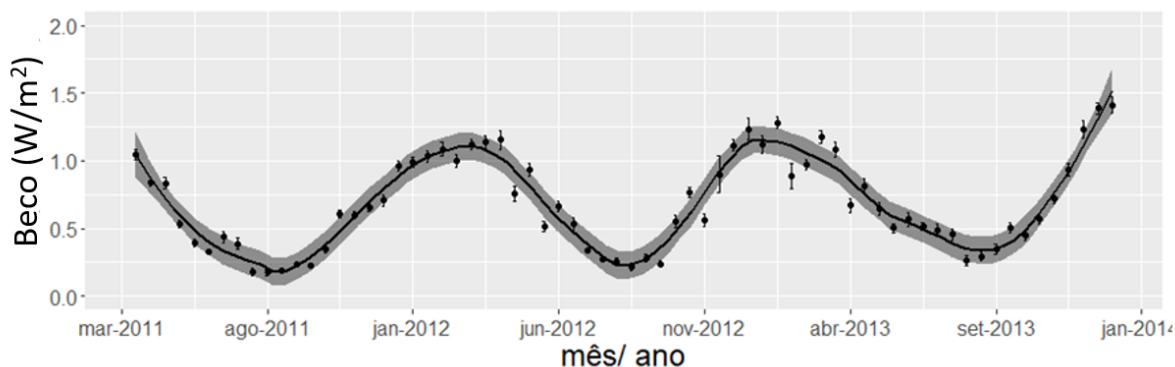


FIGURA 11: Série temporal (15/03/2011 -15/12/2013) do metabolismo ecossistêmico (W/m^2). A sequência de pontos corresponde as médias quinzenais acompanhadas de suas barras de erro e imersas numa região sombreada equivalente ao IC de 95%. **FONTE:** própria autora.

Tanto R_{eco} quanto B_{eco} demonstraram variabilidade sazonal consoantes com variações mais pronunciadas em R_{eco} , o que se justifica pela obtenção de B_{eco} a partir de um fator multiplicativo menor 1 aplicado a R_{eco} . O valor mínimo R_{eco} foi de $0,66 \pm 0,17 \mu mol/m^2.s$ (agosto de 2011) e o máximo, $5,20 \pm 0,48 \mu mol/m^2.s$ (dezembro de 2013), e a média para o período de estudo foi de $2,81 \pm 0,28 \mu mol/m^2.s$.

Para outros tipos de cobertura vegetal, Chambers et al. (2004) estimaram a respiração ecossistêmica (floresta tropical úmida – Amazonia) a partir do particionamento de fluxos e encontraram $7,8 \mu mol/m^2.s$. Já Speckman et al. (2015) estudaram os fluxos de CO_2 em uma floresta estacional sempre-verde, e encontram $R_{eco} = 3,3 \mu mol/m^2.s$. Fei et. al (2017) estimaram R_{eco} em um sistema savânico em território chinês e encontraram uma média de $0,52 \mu mol/m^2.s$ na estação seca e de, $0,95 \mu mol/m^2.s$ na chuvosa, obtendo uma variação de quase 50% entre as estações. Os valores encontrados são diversos, o que dificulta comparações. Entretanto, sabe-se que estimativas da R_{eco} utilizando dados de fluxo de CO_2 para o período noturno, ainda que filtrados por u^* , subestimam a respiração ecossistêmica (GALVAGNAGO et al., 2017; HAYEK, 2018; JIA, 2020; SHAHAN, 2020).

Arruda et. al (2016) estimaram a respiração ecossistêmica na área de *footprint* da torre micrometeorológica, no mesmo período de estudo, utilizando a metodologia proposta por Reichstein et al. (2005) – que leva em conta a temperatura do ecossistema – e a substituição dos dados associados à baixas turbulências por medidas obtidas em condições semelhantes que atendiam a velocidade de fricção mínima. Os autores

encontraram uma média de $4.12 \pm 0.33 \mu\text{mol}/\text{m}^2.\text{s}$ para o período chuvoso e $1.81 \pm 0.21 \mu\text{mol}/\text{m}^2.\text{s}$ para o período seco, valores significativamente diferentes aos obtidos no presente estudo: $3,65 \pm 0,31 \mu\text{mol}/\text{m}^2.\text{s}$ (estação chuvosa) e $1,53 \pm 0,24 \mu\text{mol}/\text{m}^2.\text{s}$ (estação seca), $\rho=0,05$.

4.3 AJUSTE DA DINÂMICA DO ECOSISTEMA AO MODELO TEM

4.3.1 Visualização dos dados

A visualização dos gráficos é importante para avaliar se um ajuste linear, a partir das transformadas logarítmicas, seria representativo dos dados. Gráficos desta mesma natureza (Figura 4) foram obtidos por Gillogy et al. (2001) em um estudo sobre répteis. Sibly et al. (2012), que introduzem essa metodologia de ajuste dos dados a TEM, consideram que os gráficos tomados pelos autores para a visualização de dados (Figura 14) são uma referência para visualização desta possibilidade de ajuste dos dados à TEM.

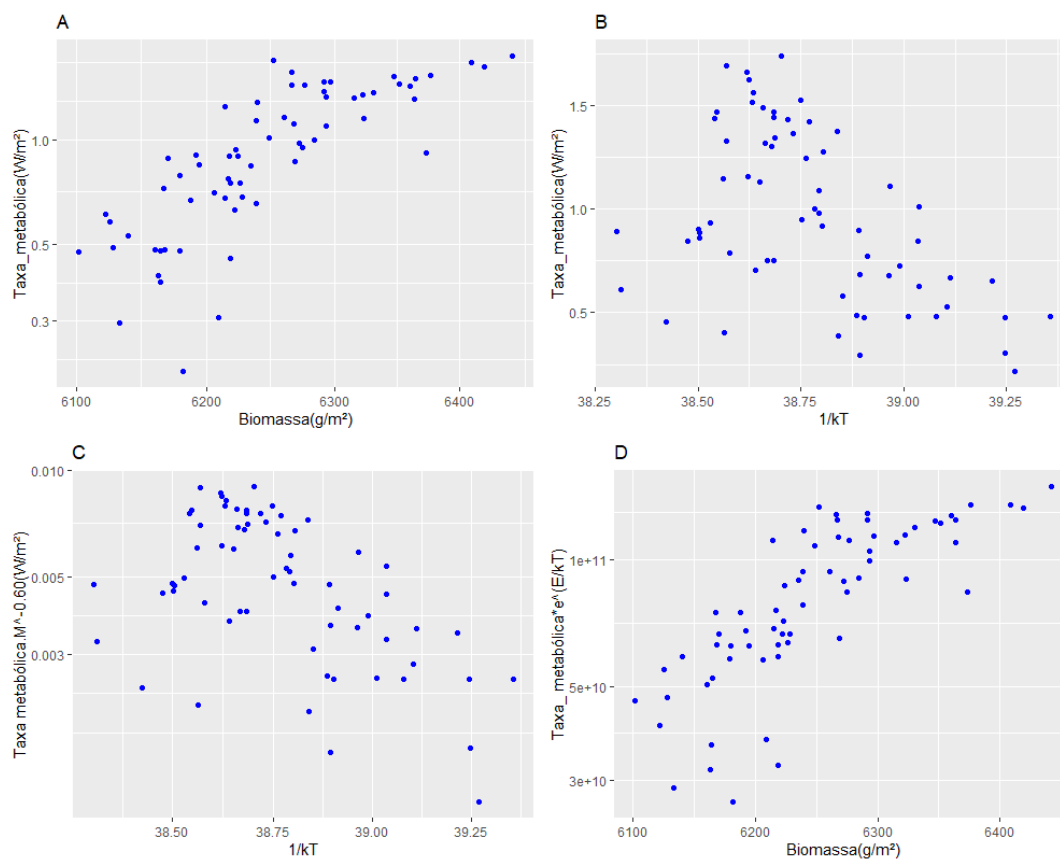


FIGURA 12 – Gráficos da taxa metabólica em função da biomassa ecossistêmica e da temperatura plotados em escala logarítmica: (A) Gráfico log-log de taxa metabólica vs. biomassa ecossistêmica. (B) Gráfico da taxa metabólica vs. a temperatura de Arrhenius do tipo logy. (C) Gráfico da taxa metabólica transformada pela biomassa vs. temperatura de Arrhenius do tipo logy (D) Gráfico log-log da taxa metabólica transformada pela temperatura de Arrhenius da temperatura vs. a biomassa.

FONTE: própria autora.

Um ajuste linear parece ser representativo para os gráficos (A) e (D), a saber taxa metabólica (Beco) contra a biomassa ecossistêmica (Meco) e taxa metabólica transformada pela massa (Beco/M^{0,6}) contra a biomassa ecossistêmica (Meco).

Comparando os resultados obtidos Gillogy et al. (2001) - Figura 4 - com os do presente estudo (Figura 12), infere-se que os gráficos que relacionam metabolismo com temperatura (Figura 12, gráficos B e C) apresentam pontos dispersos que não seriam bem representados por um ajuste linear.

Outro fator importante a ser ponderado é que as médias quinzenais da temperatura, para o período de estudo, geraram uma série com baixa amplitude, o que

pode ser um fator limitante para a detecção da relação entre metabolismo e temperatura, nesse ecossistema.

Além disso, Helliker et. al (2008) aponta que a temperatura no interior das plantas não é necessariamente igual à do ar onde as medidas são realizadas, ocorrendo um processo metabólico de homeostase. Dessa maneira, é possível que no interior das árvores, a amplitude de variação da temperatura não seja o suficiente para gerar grandes alterações nas reações metabólicas, a ponto de não conseguirmos observar de maneira consistente a influência da temperatura na quantificação do metabolismo desse ecossistema.

Considerando essas observações, na próxima etapa o objetivo foi avaliar se os dados se ajustam bem à Equação (14), que expressa o metabolismo independente da temperatura.

4.3.2 Ajuste dos dados a TEM

Rotina 1

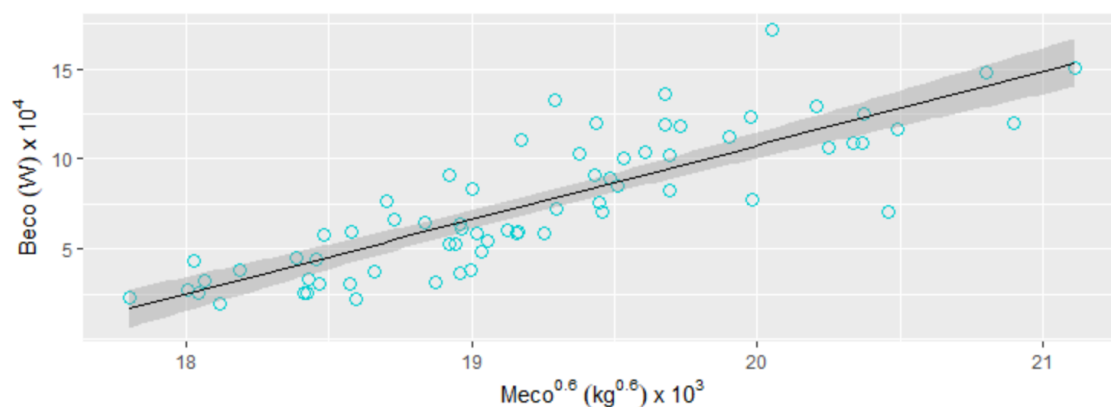


FIGURA 13: Regressão linear - linha preta- entre metabolismo do ecossistema (B_{eco}) e a massa do ecossistema elevada ao expoente esperado ($M_{eco}^{0,6}$) - círculos azuis – com IC de 95% (área cinza). H_0 : variables uncorrelated (rejeitada). R-Squared: ~ 0.70. **FONTE:** própria autora.

A estatística da regressão linear entre as variáveis metabolismo ecossistêmico (B_{eco}) e massa do ecossistema (M_{eco}) elevada a 0,6, aponta que as variáveis estão correlacionadas e 70,23% da variabilidade encontrada em B_{eco} pode ser explicada pela $M_{eco}^{0,6}$. Outros valores para o expoente alométrico (α) foram testados, seguindo o mesmo procedimento, para testar se explicariam tão bem esta relação (Tabela 6).

Tabela 6 - Tabela para comparação dos ajustes entre B_{eco} e M_{eco}^α para diferentes valores de α .

α	elevação	inclinação	R^2	α	elevação	inclinação	R^2
0.15	-47.4	37.6	0.70	1	-6.41847	1.4	0.70
0.25	-28.1	19.1	0.70	2	-2.796573	0.1	0.70
0.5	-13.7	6.3	0.70	3	-1.588426	0.0	0.69
0.60	-10.1	3.7	0.70	4	-0.9837942	0.0	0.68
0.75	-8.8	2.8	0.70	5	-0.6206365	0.0	0.67
0.9	-7.2	1.8	0.70	6	-0.3782774	0.0	0.66
				7	-0.2050012	0.0	0.65

FONTE: própria autora.

Os valores das variáveis estatísticas apresentadas na Tabela 6 indicam que não há grande diferença do R^2 quando os expoentes variam cerca de uma ordem de grandeza. Para valores dentro do intervalo 0,15 a 7, o R^2 diminui à medida que os valores aumentam. Além disso, os valores de coeficiente angular diminuem a medida que α aumenta, e os valores do coeficiente linear aumentam, à medida que α aumenta. Comparou-se também se houve diferenças nos ajustes para as diferentes estações seca e chuvosa (Figura 14) e, de crescimento e de não crescimento (Figura 16).

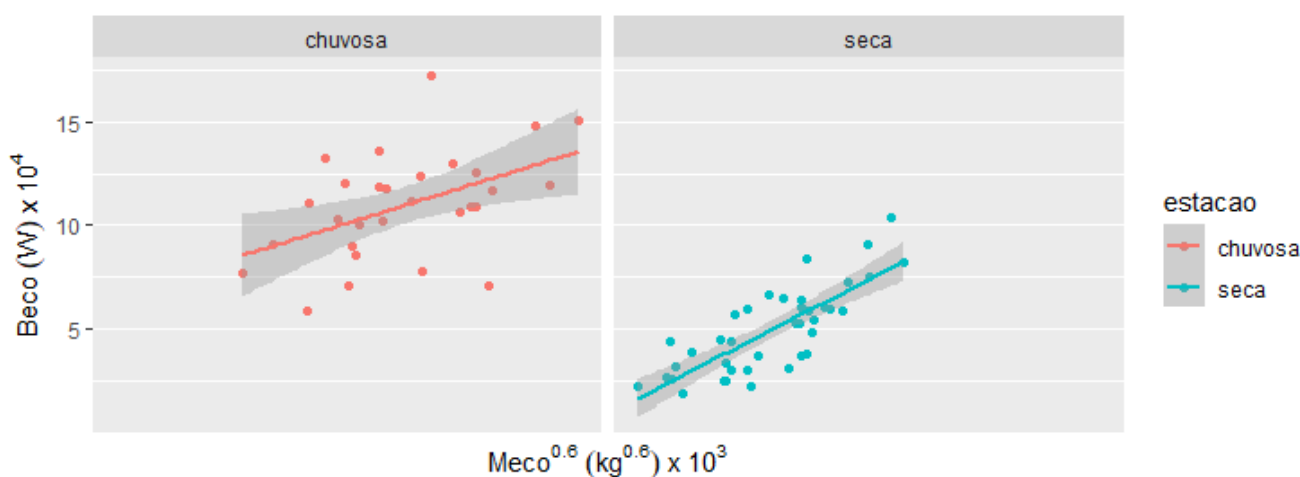


FIGURA 14: O gráfico apresenta a regressão linear entre metabolismo do ecossistema (B_{eco}) e a massa do ecossistema elevada ao expoente esperado ($M_{eco}^{0.6}$) para dois grupos de dados: estação chuvosa (laranja) e seca (verde), com IC de 95% (área cinza). H_0 : as inclinações são iguais (aceita). p -valor= 0.94. H_0 : não existe diferença nas elevações (rejeita). p -valor= 0.11.

FONTE: própria autora.

Ao comparar as estações seca e chuvosa, pode-se afirmar que as inclinações das regressões lineares são iguais, entrando as elevações destas regressões são diferentes. A principal diferença entre as estações é a disponibilidade de água. No modelo primário, a constante de normalização que representa a disponibilidade de recursos é b_0 e sua interação com a M_{eco}^α é de caráter multiplicativo.

A diferença marcante entre as elevações das regressões associadas à dinâmica do regime de chuvas, indica que um aprimoramento do modelo, a interação entre b_0 e M_{eco}^α deverá ter caráter somativo e não, multiplicativo.

A mesma análise foi feita classificando os dados em “estação de crescimento” (c) e “estação de não crescimento (nc)” e pode ser visualizada na Figura 15.

Ao comparar as estações de crescimento e não crescimento (Figura 15), pode-se afirmar que as inclinações das regressões lineares são significativamente diferentes. Isso mostra que a massa pode possuir mais influência no metabolismo do ecossistema durante a estação de não crescimento, o que parece contraditório, uma vez que o metabolismo das células vegetais é maior na estação de crescimento.

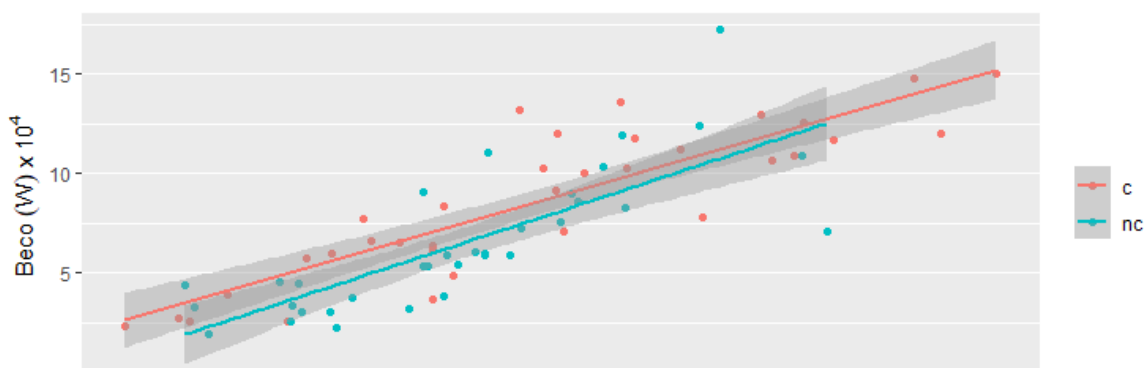


Figura15: O gráfico apresenta a regressão linear entre metabolismo do ecossistema (Beco) e a massa do ecossistema elevada ao expoente esperado ($M_{\text{eco}}^{0.6}$) para dois grupos de dados: estações de crescimento (laranja) e estação de não crescimento (verde), com IC de 95% (área cinza). Teste comparando as inclinações - H_0 : as inclinações são iguais. p -valor: 0.090062. Teste comparando as elevações: H_0 : não há diferenças na elevação. P -valor: 0.18. **FONTE:** própria autora.

Uma possível explicação para esse fato é que quando se classifica os dados por estação de crescimento e não crescimento, outras variáveis importantes para os processos metabólicos não tem sua influência considerada, como por exemplo, a média pluviométrica e presença de serrapilheira na área de estudo.

Nesse sentido, o trabalho de Martins (2017), no qual buscou-se entender a dinâmica da serrapilheira da Fazenda Miranda (nosso local de estudo) indicou que a serrapilheira acumulada é maior no período denominado sub-úmido, que corresponde aos meses de outubro, novembro e abril, bem como tem sua produção mais intensificada no período árido – junho, julho, agosto e setembro.

Dessa maneira, explica-se o aumento de metabolismo por unidade de fitomassa ecossistêmica no período de não crescimento (02-08/2011;02-08/2012; 04-08/2012), associando-o à decomposição da matéria orgânica proveniente de serrapilheira.

Rotina 2

Obteve-se com a rotina 2, o coeficiente angular do ajuste linear para os dados log-transformados. O valor do expoente que eleva a massa ecossistêmica que melhor se ajusta aos dados analisados para um intervalo de confiança de 95% é de 4,99. Comparando os valores apresentados na Tabela 6 (rotina 1) com aqueles, nas tabelas 7 e 8 (rotina 2), infere-se que a análise envolvendo a transformação log-log dos dados é extremamente sensível, uma vez que na segunda rotina (para IC-95%), o coeficiente alométrico esperado foi rejeitado.

Tabela 7: Testou se a inclinação de um eixo principal padronizado é igual ao valor específico de 0.6.

Hipótese Nula	R ²	P-valor	Conclusão
H0: As variáveis não são correlacionadas	0.70	2.22e-16	Rejeita H0
H0: A inclinação não é diferente de 0.6		2.22e-16	Rejeita H0

FONTE: própria autora.

Tabela 8: Estimativa dos coeficientes angular e linear da regressão SMA e os seus limites inferiores e superiores dentro do IC 95%.

Coefficiente	Linear	angular
Estimado	-2292837	4.98
Limite inferior	-2619690	4.39
Limite superior	-1965984	5.66

FONTE: própria autora.

Enquanto a abordagem dos mínimos quadrados comuns (OLS) assume que a variação residual ocorre apenas na direção vertical, SMA permite a variação também

na direção horizontal, minimizando a soma dos produtos dos desvios nas direções vertical e horizontal. Geralmente, as inclinações estimadas por SMA são mais íngremes do que as estimadas por OLS (SMITH; 2009; HARVEY & PAGEL, 1991; MP O'CONNOR et al., 2007).

Outro fator a ser considerado são os erros de medição, entretanto Warton et al. (2006) encontraram para vários conjuntos de dados que os efeitos dos erros nas inclinações são relativamente pequenos, menores que 8%, reportando que os erros geralmente são insignificantes em alometria.

4.4 MÉTRICAS DE DENSIDADE DE ENERGIA METABÓLICA

As densidades de energia E_a , E_{atp} , E_m , E_{max} (Figura 16) aumentaram com relação as suas médias nas estações chuvosa e de crescimento (~39%) e diminuíram com relação as suas médias nas estações seca e de não crescimento (~18%), apontando que a energia disponível para os processos metabólicos e para reciclagem ATP e NADHP aumenta nas estações de crescimento e chuvosa. No geral, as diferenças observadas nas estações seca e chuvosa foram mais acentuadas e assimétricas (64% de incremento e 49% de decréscimo), quando comparadas com aquelas observadas nas estações de crescimento e de não crescimento (13% de incremento e 13% de decréscimo).

A reserva de energia E_r manteve sua média positiva durante as quatro classificações de estações (seca/ chuvosa/ crescimento e não crescimento) analisadas, entretanto apresentou valores negativos de baixo módulo do meio para o final da estação chuvosa, indicando uma grande investidura do ecossistema na realização de atividades metabólicas antes do início da seca. Nesse contexto, os ecossistemas que experimentam distúrbios frequentes modificam o E_m em resposta a E_a mais baixo, de modo que o E_r é conservado (WIESNER et al., 2020)

E_{in} apresentou incremento com relação à sua média nas estações de crescimento, de não crescimento e chuvosa, sendo que nesta última observou-se um acréscimo na estação chuvosa (~164%) e decréscimo apenas na estação seca (~56%).

O incremento acentuado de E_{in} na estação chuvosa indica que nesse período o ecossistema investe em formação e armazenamento de glicose.

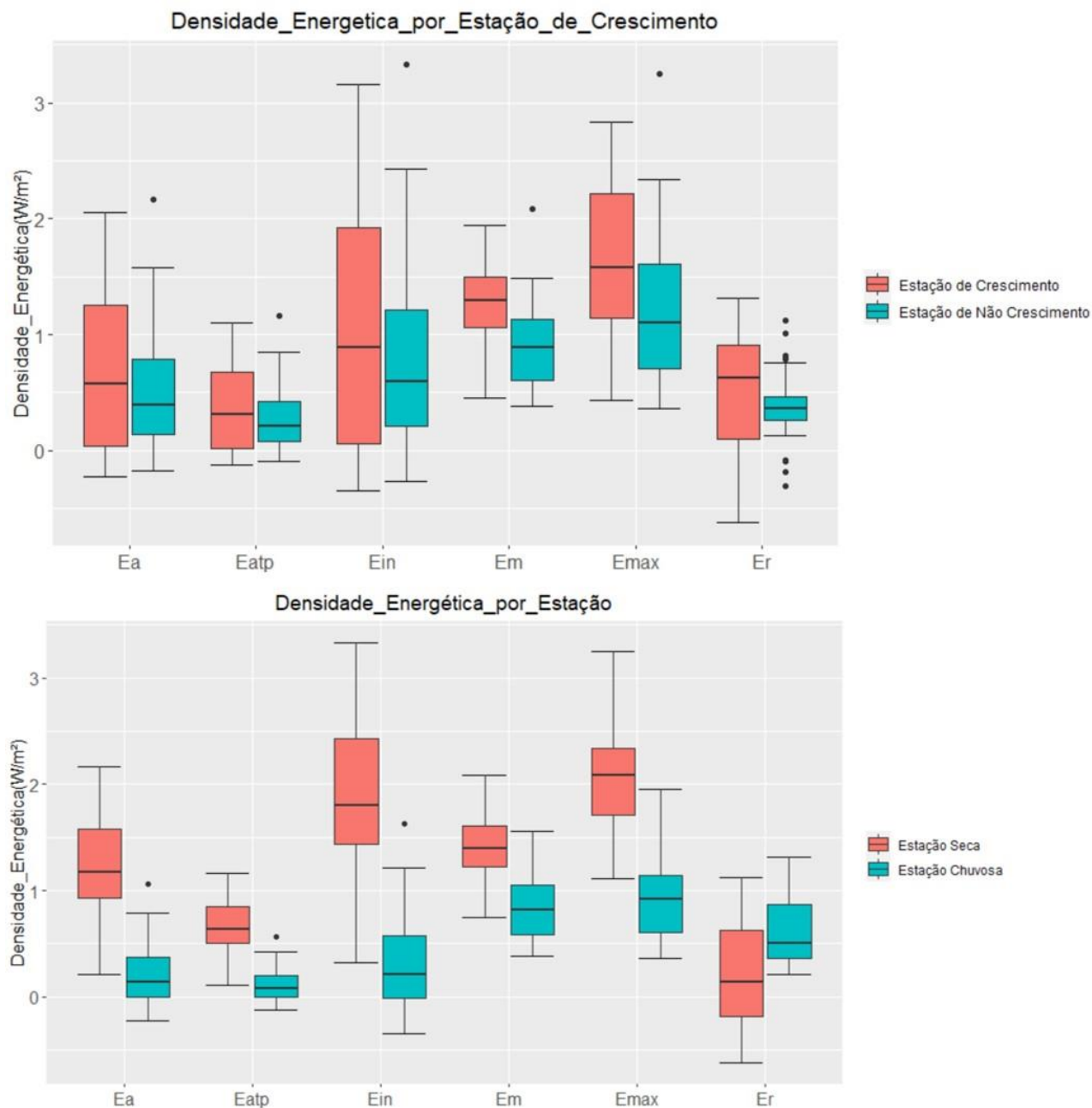


FIGURA 16: Boxplot dos valores de densidades energéticas em função das (a) estações de crescimento e de não-crescimento e (b) estações seca e chuvosa. **FONTE:** própria autora.

Embora TEM quantifique as taxas metabólicas por tamanho corporal e temperatura em um estado estacionário (PRICE et al., 2010 ; SCHRAMSKI et al., 2015), ela não considera a energia armazenada no presente, mas assume que a taxa

metabólica pode ser obtida considerando-se apenas a respiração do ecossistema (ENQUIST et al., 2003).

A discrepância encontrada entre os fluxos metabólicos do fragmento de cerrado analisado e as previsões da TEM para esse ecossistema, indicam que outras variáveis além de massa ecossistêmica e temperatura devem ser consideradas.

O correlograma (Figura 19), mostra que a densidade de energia disponível para atividades metabólicas (E_a) possui maior correlação com EVI, indo de encontro à teoria, uma vez que o EVI é um parâmetro biofísico diretamente associado à biomassa. entretanto se correlaciona mais fortemente às densidades de energia E_{max} ($p=0,84$), E_m ($p=0,71$) e E_r ($p=0,54$) e à disponibilidade de água no ecossistema, representadas por UR ($p=0,72$), Usolo ($p=0,68$) e PPT ($p=0,53$), do que à variável temperatura ($p=0,32$).

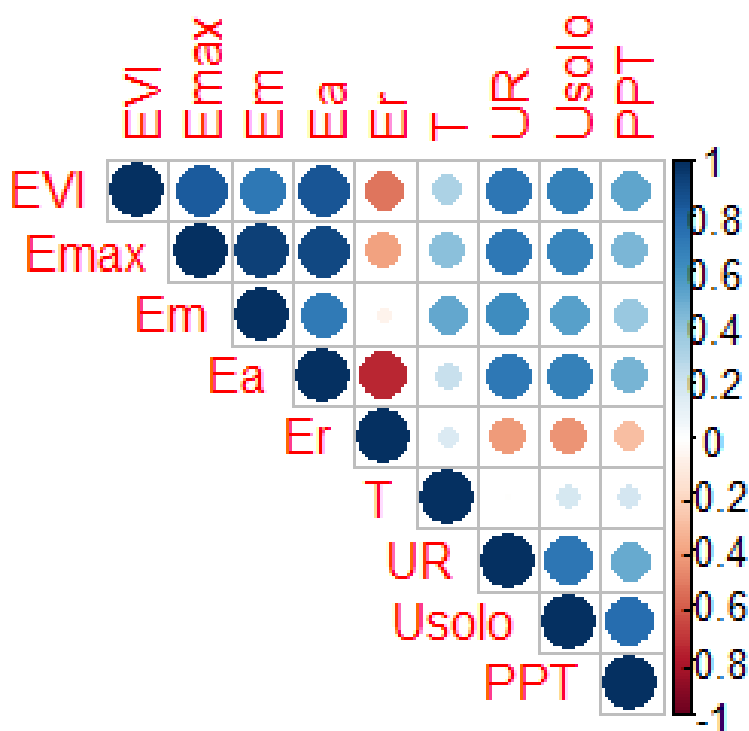


FIGURA 17: Correlograma entre o EVI e as médias quinzenais de E_{max} , E_m , E_a , E_r , T, UR, Usolo, considerando o método de Spearman para o cálculo do coeficiente de correlação, com valor $p < 0,001$. **FONTE:** própria autora.

Neste sentido, pesquisas sobre ecossistemas terrestres que partem da TEM apontam para a necessidade de considerar a disponibilidade de recurso – água,

principalmente – para melhor descrição, ou mesmo, modelagem dos fluxos em um ecossistema (CHOI et al. 2016, LIN et al. 2013, HUANG et al., 2020).

A adaptação da fotossíntese e da respiração sugere que outros fatores além da cinética de reação regulam o fluxo da planta (CHAMBERS et al., 2004. TALTS et al. , 2004; ATKIN et al., 2005; GALMÉS et al. , 2005). Ao investigar porquê os processos metabólicos dos ecossistemas não são influenciados igualmente pela temperatura em baixas e altas latitudes, Enquist et al. (2007) encontraram que “(...) se os traços que influenciam o valor de b_0 ou c_g nas equações A e B variam inversamente com a temperatura, (...) então temperatura provavelmente não será um controlador importante dos fluxos do ecossistema” (tradução nossa). Essa informação clarifica a dinâmica deste fragmento do cerrado, uma vez que é bem reportada na literatura a diminuição do metabolismo celular durante o stress hídrico de plantas C3 (MCDOWELL et al., 2008, HARTMANN et al., 2018”, SANKARAN, 2019).

Pesquisas no cerrado que abordam a dinâmica dos fluxos de CO_2 , fundamental para as estimativas do metabolismo dos ecossistemas, apontam que as suas variações temporais são impulsionadas principalmente pela disponibilidade de água (MIRANDA et al., 1997; DA ROCHA et al., 2002; SANTOS et al., 2003; OLIVEIRA et al ., 2005; GIAMBELLUCA et al ., 2009; RODRIGUES et al . 2014).

Especificamente na área de estudo, pesquisas realizadas por ARRUDA et al. (2016), indicam uma forte correlação entre o NEE e a disponibilidade de água, que molda os fluxos de CO_2 com tamanha intensidade, a ponto de este fragmento de cerrado se comportar como fonte de CO_2 na estação seca, e sumidouro na estação chuvosa.

5 CONCLUSÕES

Por meio de medidas obtidas durante quase 3 anos - tanto de efluxo de CO₂, quanto de EVI - no fragmento de cerrado estudado, e das estimativas subsequentes da biomassa e do metabolismo desse ecossistema, pode-se compreender a dinâmica desta floresta à luz da Teoria da Escala Metabólica.

Testou-se se o coeficiente alométrico previsto teoricamente ($\alpha=0,6$) representa a relação entre metabolismo e biomassa ecossistêmica e fez-se apontamentos a respeito de como o modelo primário desta teoria mecanicista para o metabolismo pode avançar, no sentido de descrever ecossistemas que possuem dinâmicas sazonais, caracterizando-se por uma complexidade maior de variáveis que influenciam as métricas de metabolismo, quando comparado ao modelo simplificado de floresta, ponto de partida para West, Brown e Enquist (2008).

O coeficiente alométrico previsto pela TEM ($\alpha=0,6$) é estatisticamente compatível com os dados coletados e ficou evidente que o metabolismo do ecossistema pode ser descrito por uma Lei de Potência, contudo não se pode afirmar que seja esse o valor do coeficiente que melhor representa a relação entre metabolismo e biomassa ecossistêmica para o ecossistema estudado, uma vez que há compatibilidade para um largo espectro de valores. O expoente que melhor se ajustou foi $\alpha=5$. Os resultados indicam que, outros fatores devem ser considerados, como a disponibilidade de água e a configuração das métricas de energia para as diferentes estações.

A descrição do fragmento de Cerrado partindo do modelo para o metabolismo ecossistêmico – parte da TEM – expresso matematicamente pela equação 13, pode ser pensada por dois caminhos aparentemente antagônicos: o primeiro, pretende “encaixar” a realidade na teoria, e o segundo, identificar quais pontos da teoria precisam avançar para que a descrição da realidade se torne cada vez mais fidedigna. O fenômeno estudado é, portanto, estatisticamente bem descrito pela TEM, entretanto é possível que o avanço deste modelo deva considerar a dinâmica de interação da floresta com os ciclos hidrológico e de crescimento.

AcBSSrescentar este fator à teoria, amplia o entendimento da interdependência entre os ecossistemas, trazendo importância ao fato de que o metabolismo

ecossistêmico não é impulsionado apenas pela massa do próprio ecossistema, mas sua ignição acontece na presença da água, fator de classe abiótica que, entretanto, está atrelado à esfera da vida.

REFERÊNCIAS

ANDEREGG, W. R.; KONINGS, A. G.; TRUGMAN, A. T.; Yu, K., BOWLING, D. R.; GABBITAS, R., KARP, D. S.; PACLA, S.; SPERRY, J. S.; SULMAN, B. N.; ZENES, N. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. **Nature**, v. 561, n. 7724, p. 538-541, 2018

ADHIKARI, A.; MASTERS, R. E.; MAINALI, K. P.; ZOU, C. B.; JOSHI, O.; WILL, R. E. Management and climate variability effects on understory productivity of forest and savanna ecosystems in Oklahoma, USA. **Ecosphere**, v. 12, n. 6, p. e03576, 2021.

ADUAN, R. E; VILELA, M. de F.; KLINK, C. A. Ciclagem de carbono em ecossistemas terrestres: o caso do cerrado brasileiro. **Embrapa Cerrados- Documentos (INFOTECA-E)**, 2003.

ALLEN, Andrew P.; GILLOOLY, James F. Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. **Ecology Letters**, v. 12, n. 5, p. 369-384, 2009.

ANAYA, Jesús A.; CHUVIECO, Emilio; PALACIOS-ORUETA, Alicia. Aboveground biomass assessment in Colombia: A remote sensing approach. **Forest Ecology and Management**, v. 257, n. 4, p. 1237-1246, 2009

APOL, M. E. F.; ETIENNE, R. S.; OLFF, H. Revisiting the evolutionary origin of allometric metabolic scaling in biology. **Functional Ecology**, v. 22, n. 6, p. 1070–1080, 2008.

ARRHENIUS, S. **Quantitative laws in biological chemistry**. [s.l.] G. Bell, 1915. v. 1915

ARRUDA, P. H. Z. D; VOURLITIS, G. L.; SANTANNA, F. B.; PINTO JR, O. B.; LOBO, F. A.; DE SOUZA NOGUEIRA, J. Large net CO₂ loss from a grass-dominated tropical savanna in south-central Brazil in response to seasonal and interannual drought. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 121, n. 8, p. 2110–2124, 2016.

ARRUDA, P. H. Z. **Dinâmica Das Trocas De Massa E Energia Em Região De Cerrado Na Baixada Cuiabana**. 2014. 69 f. Tese (Doutorado em Física Ambiental) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2014.

ARRUDA, P.. Z. D. et al. Large net CO₂ loss from a grass-dominated tropical savanna in south-central Brazil in response to seasonal and interannual drought. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 121, n. 8, p. 2110–2124, 2016.

ATKIN, O. K.; TJOELKER, M. G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. **Trends in Plant Science**, v. 8, p. 343– 351, 2003.

AUBINET, M.; VESALA, T.; PAPALE, D. **Eddy covariance: a practical guide to measurement and data analysis**. [s.l.] Springer Science & Business Media, 2012.

BALDOCCHI, D. et al. FLUXNET: A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and

Energy Flux Densities. **Bulletin of the American Meteorological Society**, v. 82, n. 11, p. 2415–2434, 1 nov. 2001.

BANAVAR, J. R.; MOSES, M. E.; BROWN, J. H.; DAMUTH, J.; RINALDO A; SIBLY, R. M.; MARITAN, A. A general basis for quarter-power scaling in animals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 36, p. 15816–15820, 7 set. 2010.

BAR-ON, Y.; PHILLIPS, R.; MILO, R.. The biomass distribution on Earth. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 25, p. 6506-6511, 2018.

BARRACHINA, M.; CRISTÓBAL, J.; TULLA, A. F.. Estimating above-ground biomass on mountain meadows and pastures through remote sensing. **International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation**, v. 38, p. 184-192, 2015.

BIUDES, M. S.; VOURLITIS, G. L.; MACHADO, N. G.; DE ARRUDA, P. H. Z.; NEVES, G. A. R.; LOBO, F. A.; DE SOUZA NOGUEIRA, J. Patterns of energy exchange for tropical ecosystems across a climate gradient in Mato Grosso, Brazil. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 202, p. 112–124, 15 mar. 2015.

BIUDES, M.S.; VALENTINI, C.M.A.; JÚNIOR, J.H.C.; DE SOUZA NOGUEIRA, J. Estimativa da Evapotranspiração numa Pastagem Mista, em Condições de Cerrado, pelos Métodos de Razão de Bowen e Penman-Monteith. **Ciência e Natura**, v. 30, n. 1, p. 71–86, 16 jun. 2008.

BRAAKMAN, R.; SMITH, E. The compositional and evolutionary logic of metabolism. **Physical biology**, v. 10, n. 1, p. 011001, 2012.

BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F.; ALLEN, A. P.; SAVAGE, V. M.; WEST, G. B. TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771–1789, jul. 2004.

BROWN, J. H.; SIBLY R. M. The Metabolic Theory of Ecology and Its Central Equation. In: SIBLY, R. M.; BROWN, J. H.; KODRIC-BROWN, A. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**. 1. ed. [s.l.] John Wiley & Sons, 2012. v. 1

BURBA, G. **Guidelines for Eddy Covariance Method**. 2008. Disponível em:

<https://pdfs.semanticscholar.org/d694/370ad7a14914608195267baf920d3381fb54.pdf>Acessado em: 17/03/2020.

CASTRO, E. A. D.; KAUFFMAN, J. B. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. **Journal of Tropical Ecology**, v. 14, n. 3, p. 263–283, maio 1998.

CHAMBERS, J. Q.; TRIBUZY, E. S.; TOLEDO, L. C.; CRISPIM, B. F.; HIGUCHI, N.; SANTOS, J. D.; ARAÚJO A. C.; NOBRE A. D.; TRUMBORE S. E. Respiração de um ecossistema de floresta tropical: partição de fontes e baixa eficiência no uso de carbono. **Aplicações ecológicas**, v. 14, n. sp4, p. 72-88, 2004.

CHAU-BERLINCK, J. G. A critical understanding of the fractal model of metabolic scaling. **Journal of Experimental Biology**, v. 209, n. 16, p. 3045–3054, 15 ago. 2006.

CHOI, S.; KEMPES, C. P.; Park, T.; GANGULY, S.; WANG, W.; Xu, L.; BASU S.; DUNGAN, J. L.; SIMARD, M.; SAATCHI, S. S.; PIAO, S.; NI, X.; SHI Y.; CAO, C.; NEMANI, R. R.; KNYAZIKHIN, Y.; MYNENI, R. B.; KEMPES, C. P.; PARK, T.; GANGULY, S.; Application of the metabolic scaling theory and water–energy balance equation to model large-scale patterns of maximum forest canopy height. **Global Ecology and Biogeography**, v. 25, n. 12, p. 1428-1442, 2016.

COMSTOCK, J. P.; SPERRY, J. S. Tansley Review No. 119 Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants. **The New Phytologist**, v. 148, n. 2, p. 195–218, nov. 2000.

DA ROCHA, Rosmeri P. et al. Precipitation diurnal cycle and summer climatology assessment over South America: An evaluation of Regional Climate Model version 3 simulations. **Journal of Geophysical Research: Atmospheres**, v. 114, n. D10, 2009.

DAI, Z.; LOCASALE, J. W. Understanding metabolism with flux analysis: From theory to application. **Metabolic engineering**, v. 43, p. 94-102, 2017.

DALMOLIN, A. C.; de OLIVEIRA THOMAS, S. E.; DE ALMEIDA, B. C.; ORTIZ, C. E. R. Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. **Revista brasileira de Biociências**, v. 13, n. 1, 2015.

DEAMER, D. W.; FLEISCHAKER, G. R. **Origins of Life: The Central Concepts**. 1 edition ed. Boston: Jones & Bartlett Learning, 1994.

DELITTI, W. B. C.; PAUSAS, J. G.; BURGER, D. M. Belowground biomass seasonal variation in two Neotropical savannahs (Brazilian Cerrados) with different fire histories. **Annals of Forest science**, v. 58, n. 7, p. 713-721, 2001.

DELL, A. I.; PAWAR, S.; SAVAGE, V. M. Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 108, p. 10591–10596, 2011.

DODDS, P. S. Optimal Form of Branching Supply and Collection Networks. **Physical Review Letters**, v. 104, n. 4, p. 048702, 27 jan. 2010.

DOMINGUES, G. F. **Estimação de biomassa aérea e volume em povoamentos de eucaliptos através de imagens do satélite ALOS**. 2015. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Viçosa.

EIGEN, M. O que restará da biologia do século XX? *In*: MURPHY, M. P. **O que é vida? 50 anos depois**. UNESP, 1997. p. 13-33.

EITEN, G. The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, v. 38, n. 2, p. 201-341, 1972.

ELLIS, G.; SLOAN, D. Celebrate the scientific hierarchy. **Nature Physics**, v. 13, n. 11, p. 1034-1034, 2017.

ELSER, J. J., FAGAN, W. F., KERKHOFF, A. J., SWENSON, N. G., Enquist, B. J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. **New Phytologist**, v. 186, n. 3, p. 593-608, 2010.

ENQUIST, B. J. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. **Tree Physiology**, v. 22, n. 15–16, p. 1045–1064, 1 nov. 2002.

ENQUIST, B. J.; ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F.; KERKHOFF, A. J.; NIKLAS, K. J.; PRICE, C. A.; WEST, G. B. Does the exception prove the rule? **Nature**, v. 445, n. 7127, p. E9–E10, fev. 2007.

ENQUIST, B. J.; ECONOMO, E. P.; HUXMAN, T. E.; ALLEN, A. P. Scaling metabolism from organisms to ecosystems. **Nature**, v. 423, n. 6940, p. 639–642, jun. 2003.

ENQUIST, B. J.; KERKHOFF, A. J.; HUXMAN, T. E.; ECONOMO, E. P.; Adaptive differences in plant physiology and ecosystem paradoxes: insights from metabolic scaling theory. **Global Change Biology**, v. 13, n. 3, p. 591–609, 2007.

ENQUIST, B. J.; KERKHOFF, A. J.; STARK, S. C.; SWENSON, N. G.; MCCARTHY, M. C.; PRICE, C. A. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. **Nature**, v. 449, n. 7159, p. 218–222, 13 set. 2007.

ENQUIST, B. J.; WEST, G. B.; BROWN, J. H. Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 17, p. 7046–7051, 28 abr. 2009.

ENQUIST, B. J.; BENTLEY, L. P. Land Plants: New Theoretical Directions and Empirical Prospects. *In*: SIBLY, R. M.; BROWN, J. H.; KODRICK-BROWN, A. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**. 1. ed. [s.l.] John Wiley & Sons, 2012. v. 1

FALSTER, D. S.; WARTON, D. I.; WRIGHT, I. J. User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0. URL: http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/SMATR_users_guide.pdf, 2006.

FAUSTO, M. A. et al. **Comparação do Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) em uma Área de Cerrado, MT**. IX Congresso Brasileiro de Agroinformática. **Anais...**2013

FEI, X., JIN, Y., ZHANG, Y., SHA, L., LIU, Y., SONG, ZHOU, W.; LIANG, N.; YU, G.; ZHANG, L.; ZHOU, R.; LI, J.; ZHANG, S.; LI P. Eddy covariance and biometric measurements show that a savanna ecosystem in Southwest China is a carbon sink. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 1-14, 2017.

FELDMAN, H. A.; MCMAHON, T. A. The 3/4 mass exponent for energy metabolism is not a statistical artifact. **Respiration Physiology**, v. 52, n. 2, p. 149–163, 1 maio 1983.

FIDELIS, A.; LYRA, M. F. D. S.; PIVELLO, V. R. Above-and below-ground biomass and carbon dynamics in Brazilian Cerrado wet grasslands. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 2, p. 356-364, 2013.

FRIGG, R.; HARTMANN, S. Models in Science. In: ZALTA, E. N. (Ed.). **The Stanford Encyclopedia of Philosophy**. Spring 2020 ed. [s.l.] Metaphysics Research Lab, Stanford University, 2020.

FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. **Journal of Biogeography**, p. 97-108, 1988.

GALMES, J.; FLEXAS, J.; KEYS, A. J.; CIFRE, J.; MITCHELL, R. A.; MADGWICK, P. J. et al. Rubisco specificity factor tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves. **Plant, Cell & Environment**, v. 28(5), p. 571-579, 2005.

GALVAGNO, M.; WOHLFAHRT, G.; CREMONESE, E.; FILIPPA, G.; MIGLIAVACCA, M.; CELLA, U. M.; VAN GORSEL, E. Contribution of advection to nighttime ecosystem respiration at a mountain grassland in complex terrain. **Agricultural and forest meteorology**, v. 237, p. 270-281, 2017.

GANG, F.; WEI, S.; SHAOWEI, L.; JING, Z.; CHENGQUN, Y.; ZHENXI, S. (2017).. Modeling aboveground biomass using MODIS images and climatic data in grasslands on the Tibetan Plateau. **Journal of Resources and Ecology**, v. 8, n. 1, p. 42-49, 2017.

GIAMBELLUCA, Thomas W. et al. Evapotranspiration and energy balance of Brazilian savannas with contrasting tree density. **Agricultural and forest meteorology**, v. 149, n. 8, p. 1365-1376, 2009.

GILLOOLY, J. F.; BROWN, J. H.; WEST, G. B.; SAVAGE, V. M.; CHARNOV, E. L. Effects of size and temperature on metabolic rate. **Science; Washington**, v. 293, n. 5538, p. 2248–51, 21 set. 2001.

GOODLAND, R.. A physiognomic analysis of the Cerrado'vegetation of Central Brasil. **The Journal of Ecology**, p. 411-419, 1971.

GUILHERME, A. P. **Abordagem Teórico-Experimental Das Relações De Escala E Fractalidade: Uma Aplicação Do Modelo “Wbe” Em Área De Várzea Da Floresta Amazônica**. 2017. 100 f. Tese (Doutorado em Física

Ambiental) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2017.

HARTMANN, Henrik et al. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. **New Phytologist**, v. 218, n. 1, p. 15-28, 2018.

HARVEY, P. H.; PAGEL, M. **The Comparative Method in Evolutionary Biology. Oxford:** Oxford University Press, 1991.

HAYEK, Matthew N. et al. A novel correction for biases in forest eddy covariance carbon balance. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 250, p. 90-101, 2018.

HELLIKER, B. R.; RICHTER, S. L. Subtropical to boreal convergence of tree-leaf temperatures. **Nature**, v. 454, n. 7203, p. 511- 514, 2008.

HUANG, Heng et al. Water content quantitatively affects metabolic rates over the course of plant ontogeny. **New Phytologist**, v. 228, n. 5, p. 1524-1534, 2020.

HUGHES, Terry P. et al. Ecological memory modifies the cumulative impact of recurrent climate extremes. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 1, p. 40-43, 2019.

HUXLEY, J. S. 1932. Problems of Relative Growth. **Methuen & Co.: London**, [s.d.].

JENKINSON, D. S. Determination of microbial biomass carbon and nitrogen in soil. **Advances in nitrogen cycling**, p. 368-386, 1988.

JIA, Xin et al. Seasonal and interannual variations in ecosystem respiration in relation to temperature, moisture, and productivity in a temperate semi-arid shrubland. **Science of The Total Environment**, v. 709, p. 136210, 2020.

JÚNIOR, Mario Zortéa Antunes et al. Efeito do microclima no intercâmbio gasoso potencial de cambará (*Vochysia divergens* Pohl) e lixeira (*Curatella americana* L.) em área de Cerrado. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 9, n. 1, 2011..

KERKHOFF, Andrew J.; ENQUIST, Brian J. Ecosystem allometry: the scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities. **Ecology Letters**, v. 9, n. 4, p. 419-427, 2006.

KLEIBER, M."Body size and metabolism. **Hilgardia**. v. 6, n. 11, p. 315-353, 1932.

KLJUN, N. *A simple two-dimensional parameterisation for Flux Footprint Prediction (FFP)*. **GMD**, v. 8, n. 11, p. 3695–3713, nov. 2015.

KLJUN, N.; TOMELLERI, E.; D’Onofrio, C.; El-Madany, T.; & Wohlfahrt, G. The Flux Footprint Prediction-Online Tool. In: **EGU General Assembly Conference Abstracts**. 2018. p. 10315.

KNIES, J. L.; KINGSOLVER, J. G. Erroneous Arrhenius: Modified Arrhenius Model Best Explains the Temperature Dependence of Ectotherm Fitness. **The American Naturalist**, v. 176, n. 2, p. 227–233, 1 ago. 2010.

KOHYAMA, T. Size-Structured Tree Populations in Gap-Dynamic Forest--The Forest Architecture Hypothesis for the Stable Coexistence of Species. **Journal of Ecology**, v. 81, n. 1, p. 131–143, 1993.

KOLOKOTRONES, T.; SAVAGE, V.; DEEDS, E. J.; FONTANA, W. Curvature in metabolic scaling. **Nature**, v. 464, n. 7289, p. 753–756, abr. 2010.

LEFSKY, M. A., TURNER, D. P., GUZY, M. E COHEN, W. B. Combining lidar estimates of aboveground biomass and Landsat estimates of stand age for spatially extensive validation of modeled forest productivity. **Remote Sensing of Environment**, v. 95, n. 4, p. 549-558, 2005.

LEITE, L. F. C; ARAÚJO, A. S. F. **Ecologia microbiana do solo**. Embrapa Meio-Norte-Documentos (INFOTECA-E), 2007.

LI, Zhanqing et al. Aerosol and monsoon climate interactions over Asia. **Reviews of Geophysics**, v. 54, n. 4, p. 866-929, 2016.

LIANG, T.; CUI, X.; FENG, Q.; WANG, Y.; XIA, W. Remotely sensed dynamics monitoring of grassland aboveground biomass and carrying capacity during 2001-2008 in Gannan pastoral area. **Acta Prataculturae Sinica**, v. 18, n. 6, p. 12-22, 2009.

LIEBSCH, DIETER; MIKICH, SANDRA BOS. Fenologia reprodutiva de espécies vegetais da Floresta Ombrófila Mista do Paraná, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 32, n. 2, p. 375-391, 2009

LIN, Y. Plant interactions alter the predictions of metabolic scaling theory. **PloS one**, v. 8, n. 2, p. e57612, 2013.

LOPES, A. S.; COX, F. R. Cerrado Vegetation in Brazil: An Edaphic Gradient 1. **Agronomy Journal**, v. 69, n. 5, p. 828-831, 1977.

MARTINS, A. L. Possíveis destinos do carbono da serrapilheira no ecótono Cerrado-Pantanal. 2017.

MCDOWELL, N. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. **New phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719-739, 2008.

MIRANDA, A. C. et al. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. **Plant, Cell & Environment**, v. 20, n. 3, p. 315-328, 1997.

MORAES, T. J, **Variabilidade espaço-temporal da fenologia da vegetação na transição do cerrado e pantanal mato-grossense**. 2019. 84f. Tese (Doutoradoem Física Ambiental) –Instituto de Física, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 2019.

MOREIRA, M. A. **Fundamentos do sensoriamento remoto e metodologias de aplicação**. [s.l.] UFV, 2005.

MORELLATO, L. P. C., TALORA, D. C., TAKAHASI, A., BENCKE, C. C., ROMERA, E. C., & ZIPPARRO, V. B. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study 1. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 811-823, 15 mar. 2000.

MORI, S.; YAMAJI, K.; ISHIDA, A.; PROKUSHKIN, S.G.; MASYAGINA, O.V.; HAGIHARA, A.; HOQUE, A.R.; SUWA, R.; OSAWA, A.; NISHIZONO, T.; UEDA, T. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 4, p. 1447–1451, 26 jan. 2010.

MURPHY, Michael P. **O que é vida? 50 anos depois**. UNESP, 1997.

NASA Astrobiology Institute. Disponível em: <<https://nai.nasa.gov/about/>>.

Acesso em: 28 fev. 2020.

NELSON, D. L.; COX, M. M.; LEHNINGER, A. L. **Principles of biochemistry.** Freeman New York:, 2008.

NICOLIS, G. Self-Organization in Nonequilibrium Systems. **Dissipative Structures to Order Through Fluctuations**, p. 339–426, 1977

NIKLAS, K. J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? **Biological Reviews**, v. 79, n. 4, p. 871–889, nov. 2004.

O’CONNOR, M. P.; AGOSTA, S. J.; HANSEN, F. et al. Phylogeny, regression, and the allometry of physiological traits. **American Naturalist**, v.170, p; 431–442, 2007.

OGLE, Kiona et al. Quantifying ecological memory in plant and ecosystem processes. **Ecology letters**, v. 18, n. 3, p. 221-235, 2015.

OLIVEIRA, R. S. et al. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. **Functional Ecology**, v. 19, n. 4, p. 574-581, 2005..

OLSON, S. L.; SCHWIETERMAN, E. W.; REINHARD, C. T.; LYONS, T. W. Earth: Atmospheric Evolution of a Habitable Planet. In: DEEG, H. J.; BELMONTE, J. A. (Eds.). **Handbook of Exoplanets.** Cham: Springer International Publishing, 2018. p. 1–37.

PALHARES, D.; FRANCO, A. C.; ZAIDAN, Lílian Beatriz Penteadó. Respostas fotossintéticas de plantas do cerrado nas estações seca e chuvosa. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 8, n. 2, 2010.

PARENT, E. The living systems theory of James Grier Miller. **Retrieved November**, v. 29, n. 2007, p. 3, 1996.

PARRESOL, B. Biomass. *In*: EL-SHAARAWI, A.H.; PI EGORSCH, W. W. **Encyclopedia of Environmetrics**. 1. ed. [s.l.] John Wiley & Sons, v.1. 2001

PENATTI, N. C.. **Geobotânica e fenologia da superfície terrestre no estudo da diversidade do Pantanal: uma abordagem multi-sensor**. 2014. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

PENATTI, N. C; DE ALMEIDA, T. I. R; FERREIRA, L. G; ARANTES, A. E; COE, M. T. Satellite-based hydrological dynamics of the world's largest continuous wetland. **Remote Sensing of Environment**, v. 170, p. 1-13, 2015.

PRECHT, H.; CHRITOPHENSER, J; HENSEL, H.; LARCHER, W. **Temperature and life**. New York, Springer Verlag, 779p. 1973.

PRICE, C. (2014). **Metabolic Scaling Theory**. **Oxford University Press**. <https://www.oxfordbibliographies.com/view/document/obo-9780199830060/obo-9780199830060-0101.xml> (acessado em 9 Dez. 2021).
PRICE, Charles A. et al. The metabolic theory of ecology: prospects and challenges for plant biology. **New Phytologist**, v. 188, n. 3, p. 696-710, 2010.

REICHSTEIN, M. et al. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. **Global Change Biology**, v. 11, n. 9, p. 1424–1439, 2005.

RIBEIRO, S. C.; FEHRMANN, L.; SOARES, C. P. B.; JACOVINE, L. A. G.; KLEINN, C.; DE OLIVEIRA GASPAR. Above-and belowground biomass in a Brazilian Cerrado. **Forest Ecology and Management**, v. 262, n. 3, p. 491-499, 2011.

RODRIGUES, T. R. **Análise de parâmetros biofísicos que controlam o fluxo de calor latente em área de cerrado campo sujo**. 2014. 94 f. Tese (Doutorado em Física Ambiental) — Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 2014.

RODRIGUES, T. R., DE PAULO, S. R., NOVAIS, J. W., CURADO, L. F., NOGUEIRA, J. S., DE OLIVEIRA, R. G.; VOURLITIS, G. L. Temporal patterns of energy balance for a Brazilian tropical savanna under contrasting seasonal conditions. **International Journal of Atmospheric Sciences**, v. 2013, 2013.

RUBNER, M. 1883. Uber den Einfluss der Korpergrosse auf Stoff-und Kraftwechsel. **Zeitschrift fur Biologie** (Munich), 19: 535–562.

SANKARAN, M.. Droughts and the ecological future of tropical savanna vegetation. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 4, p. 1531-1549, 2019.

SANTOS, A. J. B. Effects of fire on surface carbon, energy and water vapour fluxes over campo sujo savanna in central **Brazil**. **Functional Ecology**, v. 17, n. 6, p. 711-719, 2003.

SARAIVA, S.C. Mapeamento Semiautomático das Formações Florestais para Estimativa de Biomassa por Sensoriamento Remoto na Amazônia. **XX Jornada de Iniciação Científica PIBIC INPA–CNPq/FAPEAM**, 2011.

SAVAGE, V. M.; ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F.; HERMAN, A. B.; WOODRUFF, W. H.; WEST, G. B. 2007. Scaling of number, size, and metabolic rate of cells with body size in mammals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 11, p. 4718–4723, 13 mar. 2007.

SAVAGE, V. M.; BENTLEY, P.; ENQUIST, B. J.; SPERRY, J. S.; SMITH, D. D.; REICH, P. B.; ALLMEN, P. I., von. Hydraulic trade-offs and space filling enable better predictions of vascular structure and function in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 11 dez. 2010.

SAVAGE, V. M.; DEEDS, E. J.; FONTANA, W. Sizing Up Allometric Scaling Theory. **PLOS Computational Biology**, v. 4, n. 9, p. e1000171, 12 set. 2008.

SCHMIDT-NIELSEN, K.; KNUT, S.-N. **Scaling: Why is Animal Size So Important?** [s.l.] Cambridge University Press, 1984.

SCHNEIDER, E. D.; KAY, J.J. A ordem a partir da desordem: a termodinâmica da complexidade biológica. *In*: MURPHY, M. P. **O que é vida? 50 anos depois**. UNESP, 1997. p. 187-201.

Schoeninger, E. R., Koehler, H. S., Watzlawick, L. F.; de Oliveira Filho, P. C. Uso de redes neurais artificiais como uma alternativa para mapeamento de biomassa e carbono orgânico no componente arbóreo de florestas naturais

Artificial neural net use as an alternative to biomass and organic carbon mapping in natural forest trees. **Ambiência**, v. 4, n. 3, p. 529-549, 2008.

SCHRÖDINGER, E. **What is life? the physical aspect of the living cell ; with, Mind and matter ; & Autobiographical sketches**. Cambridge ; New York: Cambridge University Press, 1992.

SHAHAN, Julie. Combining Soil Chamber and Eddy Covariance Measurements to Better Constrain CO₂ and CH₄ Fluxes in a Restored Tidal Wetland. In: **AGU Fall Meeting Abstracts**. 2020. p. B048-0008.

SHEN, M.; PIAO, S.; CONG, N.; ZHANG, G.; JASSENS, I. A. Precipitation impacts on vegetation spring phenology on the Tibetan Plateau. **Global change biology**, 21(10), p. 3647-3656. 28 abr. 2015.

SHINOZAKI, K. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I & II. **Jpn. J. Ecology**, v. 14, p. 133-139, 1964.

SIBLY, R. M. Life Story. In: SIBLY, R. M.; BROWN, J. H.; KODRICK-BROWN, A. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**. 1. ed. [s.l.] John Wiley & Sons, 2012. v. 1

SILVA, J. B.; CURADO, L. F. A.; MUSIS, C. R.; DE SOUZA NOGUEIRA, J.; RODRIGUES, T. R. Utilização de modelos de estimativa da radiação de onda longa atmosférica para Cerrado Campo Sujo. *Revista Ibero-Americana de Ciências Ambientais*, v. 9, n. 8, p. 46-56, 2018.

SIMON, H. A. The Architecture of Complexity. In: KLIR, G. J. (Ed.). **Facets of Systems Science**. International Federation for Systems Research

International Series on Systems Science and Engineering. Boston, MA: Springer US, 1991. p. 457–476.

SMITH, R. J. Use and misuse of the reduced major axis for line-fitting. **American Journal of Physical Anthropology**, v.140, p. 476–486, 2009.

SPERRY, J. S.; ALDER, N. N.; EASTLACK, S. E. The Effect of Reduced Hydraulic Conductance on Stomatal Conductance and Xylem Cavitation. **Journal of Experimental Botany**, v. 44, n. 6, p. 1075–1082, 1 jun. 1993.

SPERRY, J. S.; MEINZER, F. C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, n. 5, p. 632–645, maio 2008.

STORCH, D. M. Life Story. *In*: SIBLY, R. M.; BROWN, J. H.; KODRIC-BROWN, A. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**. 1. ed. [s.l.] John Wiley & Sons, 2012. v. 1

SUAREZ, R. K.; DARVEAU, C. A. Multi-level regulation and metabolic scaling. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, n. 9, p. 1627–1634, 1 maio 2005.

TALTS, P.; PÄRNIK, T.; GARDESTRÖM, P.; KEERBERG, O. Respiratory acclimation in *Arabidopsis thaliana* leaves at low temperature. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, n.5, p. 573–579, 2004.

TROMBONI, F.; DODDS, W. K.; NERES-LIMA, V.; ZANDONÀ, E.; MOULTON, T. P. Heterogeneity and scaling of photosynthesis, respiration, and nitrogen uptake in three Atlantic Rainforest streams. **Ecosphere**, v. 8, n. 9, p. e01959, 2017.

VALE, Ailton Teixeira do; FIEDLER, Nilton César; SILVA, Gilson Fernandes da. Avaliação energética da biomassa do cerrado em função do diâmetro das árvores. **Ciência Florestal**, v. 12, p. 115-126, 2002.

VICENTE-SERRANO, Sergio M.; CAMARERO, J. Julio; AZORIN-MOLINA, Cesar. Diverse responses of forest growth to drought time-scales in the Northern Hemisphere. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 9, p. 1019-1030, 2014.

VOURLITIS, G. L.; DA ROCHA, H. R. Flux Dynamics in the Cerrado and Cerrado–Forest Transition of Brazil. In: **Ecosystem Function in Savannas**. [s.l.] CRC Press, 2010. p. 137–156.

VOURLITIS, G. L.; LOBO, F. A.; LAWRECE, S.; LUCENA, I. C.; PINTO, O. B.; DALMAGRO, H. J.; ORTIZ, C. E. R.; NOGUEIRA, J. S. Variations in stand structure and diversity along a soil fertility gradient in a Brazilian savanna (Cerrado) in southern Mato Grosso. **Soil Science Society of America Journal**, v. 77, n. 4, p. 1370–1379, 2013.

WARTON, D. I.; WRIGHT, I. J.; FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological reviews**, v. 81(2), p.259-291, 2006.

WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A general model for ontogenetic growth. **Nature**, v. 413, n. 6856, p. 628–631, out. 2001.

WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology. **Science**, v. 276, n. 5309, p. 122–126, 4 abr. 1997.

WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. **Nature**, v. 400, n. 6745, p. 664–667, ago. 1999.

WEST, G. B.; ENQUIST, B. J.; BROWN, J. H. A general quantitative theory of forest structure and dynamics. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 17, p. 7040–7045, 28 abr. 2009.

WHITE, E. P.; XIAO, W. X.; ISAAC, N. J. B.; SIBLY R. M. Methodological Tools. *In*: SIBLY, R. M.; BROWN, J. H.; KODRIC-BROWN, A. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**. 1. ed. [s.l.] John Wiley & Sons, 2012. v. 1

WIESER, W. A distribution must be made between the ontogeny the phylogeny of metabolism in order to understand the mass exponent of energy metabolism.. **Respiration physiology** .v.55.1, p 1-9, 1984.

WIESNER, S.; STARR, G.; BORING, L. R.; CHERRY, J. A.; STOY, P. C.; STAUDHAMMER, C. L. Forest structure and composition drive differences in metabolic energy and entropy dynamics during temperature extremes in longleaf pine savannas. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 297, p. 108252, 2021

WIESNER, S.; STOY, P.C.; STAUDHAMMER, C.L; STARR, G. Using metabolic energy density metrics to understand differences in ecosystem function during drought. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, 125(3), p.e2019JG005335, 2020

WOHLFAHRT, G.; GALVAGNO, M. Revisiting the Choice of the Driving Temperature for Eddy Covariance CO₂ Flux Partitioning. **Agricultural and Forest Meteorology**. v. 237–238, p. 135-142, 2017.

YANG, Y. H.; FANG, J. Y.; PAN, Y. D.; JI, C. Aboveground biomass in Tibetan grasslands. **Journal of Arid Environments**, v. 73, n. 1, p. 91-95, 2009.