

Produção, Estoques e Fluxo de Carbono nas Florestas Amazônicas

Yadvinder Malhi,¹ Sassan Saatchi,² Cecile Girardin,¹

Luiz E. O. C. Aragão¹

Os estoques de carbono e a dinâmica de florestas tropicais são assunto de interesse de importantes políticas científicas internacionais. A pesquisa associada ao Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) gerou avanços substanciais para o entendimento da ciclagem de carbono em sítios selecionados de florestas da Amazônia brasileira e produziu novos resultados sobre o modo como esses processos podem variar através da vasta região amazônica. Relatamos aqui aspectos desse novo entendimento. Apresentamos, em particular, uma síntese abrangente do ciclo do carbono em três sítios focais do LBA (Manaus, Tapajós e Caxiuanã) com ênfase nos estudos de produtividade, queda de liteira, respiração, fisiologia e fluxos do ecossistema. Esses estudos são colocados no contexto da região amazônica mais ampla com utilização de resultados da Rede de Inventário Florestal da Amazônia (RAINFOR) e de outras parcelas da floresta. Discutimos a distribuição, em toda a bacia, da biomassa florestal derivada mediante a combinação de dados dessas parcelas e de um conjunto de dados de satélite e examinamos a dinâmica da ciclagem de carbono no contexto dos estoques regionais de carbono na floresta. Damos particular atenção à forte relação entre a produtividade e *turnover* da floresta, que sugere que os níveis mais altos de produtividade da floresta aumentam o dinamismo florestal e não a biomassa florestal. Concluimos com a discussão sobre quais deveriam ser as prioridades científicas para um entendimento sintético da dinâmica do carbono na região como um todo e dos estoques das florestas amazônicas.

¹ Environmental Change Institute, School of Geography and the Environment, University of Oxford, Oxford, UK.

² Jet Propulsion Laboratory, California Institute of Technology, Pasadena, California, EUA.

1. INTRODUÇÃO

Atualmente há um interesse sem precedentes na ciclagem do carbono de florestas tropicais, estimulado por um renovado esforço global para limitar as taxas de emissões de dióxido de carbono de desmatamento como estratégia visando à mitigação da mudança atmosférica global e, também, por uma preocupação sobre a mudança climática que poderá resultar em emissões líquidas de carbono de florestas tropicais com

retroalimentação positiva na mudança do clima. Muito desse interesse está centrado na avaliação da magnitude dos estoques de carbono dessas florestas, no entendimento daquilo que determina a magnitude desses estoques e na exploração do modo como esses estoques responderão, seja para mitigar ou acelerar a mudança climática.

A Amazônia abriga metade das florestas tropicais do mundo, embora até recentemente tenha havido pouca investigação detalhada sobre a dinâmica do carbono de suas florestas e a variação espacial do seu ciclo de carbono. O programa Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) e pesquisa associada propiciaram uma oportunidade única para a investigação dessas questões por meio de estudos intensivos em muitos sítios e sob uma perspectiva pan-amazônica sobre o papel da Amazônia no ecossistema da Terra.

Neste capítulo, apresentamos uma revisão e uma síntese de alguns avanços recentes que a pesquisa integrada do LBA produziu para o nosso entendimento da ciclagem do carbono de florestas amazônicas, focalizando três questões: (1) Que panorama sintético os estudos de campo em sítios chave de pesquisa do LBA de fato fornecem sobre os estoques e os fluxos de carbono nesses sítios? (2) Como esses sítios focais do LBA se encaixam no contexto mais amplo das florestas amazônicas? (3) O que nos mostra a relação entre alocação de carbono, produção de biomassa, e estoque de biomassa a respeito das variações espaciais e temporais na ciclagem e no estoque de florestas amazônicas maduras?

Para buscar responder a essas questões, focalizaremos três principais linhas de pesquisa. Primeiro, discutimos uma síntese detalhada de pesquisa de ciclagem de carbono em três sítios de estudos do LBA (Manaus, Tapajós e Caxiuanã; aqui referidos como “sítios focais”), nos quais tem havido uma sobreposição de medições da floresta e estudos de produtividade primária líquida (PPL), medições ecofisiológicas e de respiração, e estudos de covariância de fluxos de vórtices turbulentos acima do dossel. Essa síntese é, em sua maioria, produzida a partir de *Malhi et al.* [2009]; a análise detalhada e a discussão de questões que ainda precisam de mais investigação também estão nesse artigo.

Neste capítulo, resumimos os resultados dessa síntese sem, contudo, nos estendermos em questões metodológicas. Segundo, para situar esses sítios em um contexto mais amplo, selecionamos as parcelas florestais e estudos de PPL em toda a Amazônia a partir da Rede de Inventário Florestal da Amazônia (RAINFOR) [*Malhi et al.*, 2001], em particular, estudos da variação espacial de produtividade [*Malhi et al.*, 2004; *Aragão et al.*, 2009] e biomassa [*Baker et al.*, 2004; *Malhi et al.*, 2006]. As alterações temporais na dinâmica do carbono da floresta observadas nessa rede são discutidas por *Phillips et al.* [neste volume], e as relações espaciais da ecofisiologia da planta são discutidas por *Lloyd et al.* [neste volume]. Nosso foco é a média anual ou balanços de longo prazo no ciclo do carbono: não discutiremos variações interanuais ou sazonais (de alguma forma discutidas por *Saleska et al.* [neste volume]). Terceiro, também destacamos e discutimos a abordagem baseada em sensoriamento remoto para extrapolação espacial de dados biométricos, conforme empregados por *Saatchi et al.* [2007].

Os três sítios focais de estudo situam-se em florestas de terra firme em Oxissolos profundos, altamente lixiviados, em florestas de terra firme de áreas altas de planícies no leste da Amazônia. Em Manaus e Caxiuanã, a paisagem de Oxissolos é ocasionalmente cortada por vales de Espodosolos sazonalmente encharcados e uma floresta de baixa biomassa, enquanto o sítio no Tapajós situa-se em um amplo planalto (~90m acima do nível do mar) com pouca ocorrência de igarapés. A maioria dos estudos detalhados de processos focalizou a paisagem de terra firme/Oxissolos, enquanto que a área de alcance da torre de fluxo se estende por uma paisagem mais ampla do planalto e vales de rios. Para discussão adicional dos sítios, ver *Malhi et al.*, [2009]. Relatamos também novas avaliações de PPL em outros sítios, particularmente na Amazônia ocidental (Colômbia e Peru), conforme reportado por *Aragão et al.*, [2009]. Um resumo desses sítios acha-se na Tabela 1, e a localização detalhada dos sítios na Figura 1.

2. ESTOQUES DE CARBONO

Na Figura 1, apresentamos uma síntese de valores relatados de estoques de carbono em cada

sítio focal. 1. Discussão detalhada do conjunto de dados e o procedimento empregado para obter a média entre os sítios de estudo são apresentados por *Malhi et al.* [2009]. Todos os estoques de carbono estão em Mg C ha^{-1} ; 1 Mg C ha^{-1} é igual a 100 g C m^{-2} .

Tabela 1. Código dos sítios, localizações e características climáticas da produtividade primária líquida dos 10 sítios amazônicos relatados neste estudo, inclusive os três Sítios Focais do Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA), Caxiuanã, Manaus K34 e K67, no Tapajós^a.

^a Os dados climáticos apresentados nesta tabela são valores médios de 1960 a 1998, derivados da Climatologia Observacional da Universidade East Anglia [*New et al.*, 1999] e publicados no trabalho de *Malhi et al.* [2004]. A Precipitação Anual Cumulativa é dada em mm a^{-1} , a duração da estação seca (*dry season length* (DSL)) em meses, corresponde à soma de meses consecutivos com precipitação $<100 \text{ mm mês}^{-1}$, e a temperatura é a temperatura média anual (TMA) em graus Celsius. Modificado de *Aragão et al.* [2009].

Figura 1. Um mapa do Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) e Produtividade Primária Líquida (PPL) dos Sítios da Rede Amazônica de Inventários Florestais (RAINFOR) mencionados neste capítulo. Os sítios focais LBA (Manaus, Tapajós e Caxiuanã) estão sublinhados. Os códigos dos sítios estão listados na Tabela 1. De *Aragão et al.* [2009].

2.1. Biomassa Viva Acima do Solo

A biomassa viva acima do solo (AG) é mais alta em Caxiuanã, levemente mais baixa no platô de Manaus, e mais baixa no Tapajós, km 67 e nos baixios do vale de Manaus. Algumas dessas diferenças se refletem na estrutura florestal: Caxiuanã tem uma proporção maior de árvores de grande porte do que Manaus. Todos esses estudos aplicaram a equação alométrica de *Chambers et al.*, [2001], modificada por densidades de espécie específicas, conforme aplicado por *Baker et al.* [2004]. Consequentemente, as diferenças entre os sítios refletem em grande parte as diferenças estruturais e não as metodológicas. *Palace et al.* [2008] estimaram a densidade e o tamanho das árvores de sete sítios na

Amazônia, incluindo os três sítios focais deste capítulo, com a mesma tendência de densidade e tamanho de árvore com base na largura da copa (mais árvores por hectare, mas árvores menores, em Manaus, em comparação com árvores maiores, mas em menor quantidade em Caxiuanã).

No contexto mais amplo da Amazônia, esses sítios focais tendem a ter uma biomassa mais alta do que a média [*Baker et al.*, 2004; *Malhi et al.*, 2006]. A biomassa AG típica dessas florestas de Oxissolos profundos na Amazônia oriental é entre 300 e 350 Mg peso seco por ha^{-1} (Quadro 2), equivalente a 150–175 Mg C ha^{-1} . Valores similares de alta biomassa são encontrados nas Guianas, mas a biomassa tende a diminuir em direção às margens mais secas da Amazônia à medida que o volume de madeira diminui (Figura 2). Essa diminuição ocorre provavelmente porque a seca sazonal intensifica a importância relativa da competição das raízes por água e a competição das copas por luz, o espaçamento médio entre árvores aumenta e, conseqüentemente, o número de troncos por unidade de área diminui. Por outro lado, a biomassa também tende a diminuir à medida que se avança para oeste, não importando se em direção à Amazônia seca do sudoeste ou à Amazônia chuvosa do noroeste (Quadro 2). Essa diminuição parece associada ao aumento da produtividade lenhosa e a um decréscimo na densidade média de madeira (Quadro 1). Por isso, a alta biomassa AG nos sítios focais da Amazônia oriental parece ser determinada, em grande parte, por influência dos solos na estrutura florestal e pelas características da história de vida da árvore. Solos inférteis tendem a favorecer o crescimento lento, espécies de árvores de vida longa, que investem em estratégias herbívoras e patógenas de defesa, tal como a densidade lenhosa. A densidade média é aproximadamente 15% mais alta nos sítios RAINFOR do leste amazônico do que nos sítios do oeste [*Baker et al.*, 2004].

2.1. Biomassa Morta Acima do Solo

Resíduos lenhosos brutos (CWD) acima do solo medidos em Manaus [*Chambers et al.*, 2004] e Tapajós mostraram taxas muito maiores em múltiplos sítios ao longo do Tapajós. Os estoques de CWD no Tapajós parecem estar em desequilíbrio em

uma vasta área [Pyle et al., 2008] e em consonância com a baixa biomassa AG, o que sugere que a região do Tapajós sofreu recentemente um importante e extenso distúrbio, muito provavelmente nos anos 1990 [Keller et al., 2004; Pyle et al., 2008]. O CWD não foi medido em Caxiuanã, mas avaliado por estimativas de entradas de mortalidade de biomassa as quais, divididas por uma constante de madeira em decomposição k_{madeira} , de $0,16 \pm 0,04$ (ver abaixo) [Malhi et al., 2009], produziram valores muito próximos aos observados em Manaus ($15 \pm 5 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ versus $14 \pm 2 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, respectivamente). Isso pressupõe condições próximas ao equilíbrio, mas no sítio da torre de Caxiuanã há pouca evidência das inúmeras árvores de grande porte caídas na K67, no Tapajós (Y. Malhi, observação pessoal). Um censo recente não publicado de CWD de Caxiuanã (D. Metcalfe, dados não publicados, 2008) confirma essa estimativa. Valores de CWD no Tapajós são os mais altos relatados sobre qualquer sítio das planícies da Amazônia [Baker et al., 2007].

2.2. Biomassa Abaixo do Solo

Os estoques de biomassa abaixo do solo (BG) estão predominantemente em raízes grossas de árvores vivas, e as raízes finas são um componente menor do estoque (embora seja um grande componente do *turnover*; ver abaixo). A biomassa da raiz raramente tem sido medida por coleta direta, exceto nas adjacências de Manaus por Klinge [1973] e mais recentemente por N. Higuchi et al. (dados não publicados, 2008). Estimativas baseadas em testemunhos de solo ou covas tendem a subestimar a biomassa por serem forçadas a excluir as áreas proximais da raiz imediatamente abaixo das árvores. Na falta de escavação direta, a melhor estimativa de biomassa BG pode ser obtida por razões empíricas generalizadas para florestas chuvosas tropicais: Malhi et al. [2009] estimaram a biomassa de raiz multiplicando-se valores de biomassa AG de platôs por uma razão raiz:broto de $0,21 \pm 0,03$, compreendendo os valores relatados para os trópicos nos levantamentos globais de Jackson et al. [1996] e Cairns et al. [1997]. Um valor similar de 0,21 foi confirmado por amostragem extensiva e abrangente de biomassa BG de 131 árvores no entorno das parcelas do projeto Biomassa e Nutrientes na

Floresta Tropical (BIONTE), próximas a Manaus (N. Higuchi et al., dados não publicados, 2008).

Figura 2. (oposto) Estoques de carbono nos compartimentos acima do solo (AG) e abaixo do solo (BG) dos três sítios focais de florestas amazônicas do LBA. (a) Manaus, (b) Tapajós, (c) Caxiuanã. Unidades estão em Mg C ha^{-1} .

Há muito pouca informação sobre uma provável variação em escala regional da biomassa de raízes. Supõe-se que a biomassa de raiz seja baixa em solos rasos (como parece ocorrer em regiões com escudos cristalinos ou encostas em declive), solos com crostas concrecionadas e impermeáveis, ou quando são limitados por anoxia associada aos altos níveis freáticos que ocorrem sazonalmente, uma vez que são extensos na ampla e insuficientemente drenada paisagem entre Manaus e as colinas no sopé dos Andes. Em termos de solos adequados, a proporção de biomassa em raízes pode ser maior em florestas sazonalmente secas, e sabe-se que são muito maiores em regiões do cerrado e cerradão, onde mais de 71% da biomassa viva total pode estar abaixo do solo (BG) [Castro e Kauffmann, 1998].

2.3. Carbono do Solo

Em geral, as descrições de estoques de carbono (C) do solo se referem somente aos solos a 30 cm do topo ou a 1 m do topo, e variam entre 74 e 127 Mg C ha^{-1} nos estudos de nossos sítios focais. Quesada descreve (citado por Malhi et al. [2009]) estoques de C de três sítios a 2m de profundidade, que mostram estoques substanciais de C nessa profundidade e evidências de mais estoque de carbono em profundidades maiores, em particular no Tapajós.

2.4. Estoque Total de Carbono

Os estoques de C-total AG são similares nos três sítios (Manaus 199, Tapajós 202, Caxiuanã, 231 Mg C ha^{-1}), com a menor quantidade de biomassa na vegetação viva no Tapajós compensada pelo CWD mais alto. Os de carbono-total a 2 m de profundidade estão descritos na Figura 2, a partir de Malhi et al. [2009]; os dados foram derivados de Quesada et al. [2009]. Os estoques de carbono BG a

2 m de profundidade são muito similares em magnitude ao estoque AG, com estoques mais altos de C do solo encontrados no Tapajós. Os estoques de C-total (a 2 m de profundidade) são de 406 Mg C ha⁻¹ em Manaus, 422 Mg C ha⁻¹ no Tapajós e 427 Mg C ha⁻¹ em Caxiuanã. Esses valores certamente aumentariam se fossem consideradas profundidades maiores e seriam muito menores em Manaus se a paisagem completa do platô e vale também fosse considerada. De modo geral, a mesma quantidade de C é estocada BG e AB, o que fortalece enormemente o reservatório de C do solo. A importância desses estoques quando se considera o valor do carbono de florestas chuvosas depende de sua vulnerabilidade às mudanças no uso da terra. A conversão para criação de gado tem pouco impacto nos estoques de C, uma vez que a agricultura intensiva associada às práticas com arado pode produzir uma oxidação substancial dos estoques de carbono nas camadas superiores do solo.

3. PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA LÍQUIDA E SEUS COMPONENTES

A PPL, a quantidade líquida de carbono fixado por unidade de tempo na matéria orgânica, é uma propriedade fundamental prevista por muitos modelos de ecossistemas e uma métrica de uso de recurso usado pelos ecossistemas. Medições abrangentes de PPL têm sido raras nas florestas tropicais [Clark *et al.*, 2001a; Chambers *et al.*, 2004] e a maioria dos estudos relata apenas a produtividade da madeira ou a produtividade total AG (produtividade lenhosa mais a queda de liteira fina). A intensidade dos esforços do LBA nos sítios focais é uma oportunidade para se produzir uma avaliação mais abrangente de PPL e situar as medições do componente em contexto. Malhi *et al.* [2009] examinaram e sintetizaram os estudos dos componentes de PPL nos sítios focais, incluindo uma análise de incerteza e autoconsistência, e uma discussão das questões que demandam mais investigação. Os valores sintetizados de PPL (e respiração) dos sítios focais do LBA estão ilustrados na Figura 3, e dos dez sítios do RAINFOR, componentes de PPL AG e BG, estão representados na Figura 4 [extraídos de Aragão *et al.*, 2009].

Discutimos cada um dos termos principais na sequência adequada.

3.1. Produtividade da Biomassa Lenhosa

A produtividade lenhosa AG, PPL_{caule}, é o aspecto mais visível da produtividade da floresta e pode ser medida por censo de diâmetros de árvores e recrutas. As relações alométricas [ex., Chambers *et al.*, 2001; Chave *et al.*, 2005] são então empregadas para converter essas estimativas em mudanças na biomassa lenhosa e as mudanças desses termos por unidade de tempo são somadas às árvores individuais e então usadas para estimar a produtividade total AG com algumas correções da fração de árvores não incluídas nos censos [Malhi *et al.*, 2004]. Todos os valores reportados aqui empregam a alometria de Chambers *et al.* [2001], conforme modificada por Baker *et al.* [2004] para incorporar a densidade de madeira onde os valores de densidade de madeira eram dados. A alternativa que empregou amplamente a equação alométrica tropical de Chaves *et al.* [2005] parece superestimar a biomassa de árvores amazônicas de grande porte [Pyle *et al.*, 2008]. Conforme definido aqui, a PPL_{caule} inclui a produção lenhosa líquida da copa das árvores associada com mudanças no tamanho e forma da árvore, mas exclui qualquer *turn over* e substituição de galhos da copa (este termo, PPL_{galho} encontra-se discutido abaixo).

A PPL_{caule} nos sítios de Manaus e Caxiuanã varia entre 2,0 e 2,9 Mg C a⁻¹, valores que são típicos das florestas do leste amazônico [Malhi *et al.*, 2004]. O Tapajós tende a mostrar produtividade lenhosa mais alta numa área extensa, particularmente em censos de maiores escalas [Pyle *et al.*, 2008]. Como indicado acima, isso parece estar correlacionado com alto CWD, indicando a ocorrência de um distúrbio na região do Tapajós nos últimos anos.

Os valores em Manaus e Caxiuanã estão entre os mais baixos de PPL_{caule} relatados sobre as florestas amazônicas [Malhi *et al.*, 2004] (Figura 4). A produtividade lenhosa mostra uma tendência regional distinta através da Amazônia, com valores mais altos encontrados na Amazônia ocidental, tanto no noroeste úmido como no sudoeste sazonalmente seco. Os valores no sítio no leste do Tapajós, no entanto, são comparáveis com os valores altos

encontrados no oeste da Amazônia. Os valores geralmente mais altos encontrados através da Amazônia ocidental, sem se considerar a precipitação, sugerem que o clima não é o principal fator determinante da produtividade lenhosa. Ao contrário, os solos parecem exercer mais influência, muito provavelmente através do suprimento de fósforo [Davidson *et al.*, 2007], e há uma tendência para uma produtividade crescente com o aumento da fertilidade do solo, especificamente o fósforo do solo [Malhi *et al.*, 2004; Quesada *et al.*, 2009; Aragão *et al.*, 2009]. Solos de florestas de planície no oeste da Amazônia tendem a ser menos inférteis, tipicamente do período Pleistocênico ou Holocênico e iniciados com a deposição, por rios sinuosos, de sedimentos oriundos da erosão dos Andes. Os valores mais baixos de PPL_{caule} são encontrados em solos arenosos brancos e na região do alto Rio Negro (noroeste da Amazônia). Solos de planícies da Amazônia oriental em geral são lixiviados, erodidos, e redepositados numa escala de tempo muito mais longa do que os da Amazônia ocidental.

3.2. Produtividade do Dossel

A PPL do dossel, PPL_{dossel}, é a taxa anual da fixação líquida de carbono nas estruturas das folhas, flores, frutos e, (para conveniência metodológica) em pequenos galhos (tipicamente <1 cm de diâmetro). Em floresta em quase equilíbrio, o valor anual pode ser medido por um conjunto de coletores para captar a matéria orgânica em intervalos frequentes (ex., quinzenalmente) para minimizar a decomposição [Clark *et al.*, 2001b]. Estimativas de produtividade baseadas em queda de liteira se apóiam na suposição de que a queda de liteira é aproximadamente igual à produtividade daquele componente. Esse pressuposto é mais fraco se a variabilidade interanual for significativa, especialmente em grandes componentes tais como galhos, e também é complicado pela coleta e decomposição *in situ* da matéria morta no dossel. As medições são também desafiadas quando se agrega o padrão espacial da queda de liteira em lugar de uma “chuva” uniforme de liteira.

Em Caxiuanã e Manaus, os valores de queda de liteira fina são em média 3,6 – 3,8 Mg C ha⁻¹ ano⁻¹ (Figura 3). O Tapajós é, novamente, uma exceção, com valores médios mais elevados quase na

proporção da produtividade lenhosa mais alta. Em Caxiuanã, 73% da liteira foi composta de folhas, 12% de flores e frutos, 8% de pequenas galhos, e 7% sem identificação (Almeida e L.E.O.C. Aragão, dados não publicados, 2008).

No contexto mais amplo dos Neotrópicos, Malhi *et al.* [2004] relataram uma relação linear bem forte, entre PPL_{liteira} e PPL_{caule} (esta análise incluiu dados mais antigos dos dois sítios focais, Caxiuanã e Manaus, com o valor mais alto registrado na Ilha Barro Colorado, no Panamá. Os dados mais recentes de PPL dos 10 sítios amazônicos são consistentes com essa relação (Figura 5). A produtividade lenhosa mais baixa em Caxiuanã e Manaus se reflete na produtividade mais baixa do dossel, uma vez que a produtividade lenhosa e do dossel no Tapajós está entre as mais altas registradas nas florestas neotropicais, mesmo quando comparadas com os sítios produtivos da Amazônia ocidental ou o sítio fértil de terra preta.

3.3. Queda de Liteira Lenhosa Bruta

A queda de liteira lenhosa bruta pode ser um componente importante da ciclagem de carbono da floresta, mas sua medição é reconhecidamente difícil. Ela pode ser dividida em três componentes: mortalidade do tronco, perda não letal de galhos de grande porte, e queda de ramos e pequenos galhos (peças entre 1 cm e 10 cm de diâmetro). A separação da liteira fina em geral se estabelece em 1 cm de diâmetro para pequenos ramos. Essa separação se faz principalmente por conveniência metodológica: os pequenos galhos são demasiadamente heterogêneos quando em seus lugares e demasiadamente grandes para serem adequadamente capturados por coletores de serapilheira fina.

A mortalidade do tronco, D_{caule} deveria ser bem próxima da produtividade de florestas *quasi* em equilíbrio, embora em muitas parcelas, ela tenha sido considerada levemente mais baixa, resultando em um incremento desprezível da biomassa líquida AG ao longo do tempo. As taxas de perda de galhos em Manaus e Tapajós [Chambers *et al.*, 2001; Nepstad *et al.*, 2002; Palace *et al.*, 2008] mostraram um valor típico de 1 ± 1 Mg C ha⁻¹ a⁻¹ [Malhi *et al.*, 2009]. Essa é uma medida aproximada de *turnover* de galho,

PPL_{galho} (ver discussão de *Malhi et al.* [2004]) e está acrescentada à estimativa total da PPL AG.

3.4. Emissões de Compostos Orgânicos Voláteis

A emissão de compostos orgânicos voláteis (COVs) da vegetação é uma fonte de carbono de vegetação e desempenha um papel importante na química atmosférica regional e local [ver *Kesselmeier et al.*, neste volume]. Na torre K34 próxima a Manaus, *Kuhn et al.* [2007] relatam um fluxo total de COV (isopreno mais monoterpeno) de 24 h de 24 Mg C m⁻² dia⁻¹ durante o período de 17 a 25 de julho de 2001, o qual, se bem constante ao longo do ano, é equivalente a um total anual de 0,088 Mg C ha⁻¹ ano⁻¹. Valores similares foram relatados por *Greenberg et al.* [2004] no Tapajós e por estudos anteriores no norte de Manaus (resumido por *Kuhn et al.* [2007]). Em termos de carbono apenas, o fluxo COV é claramente um pequeno componente do ciclo interno de carbono, e para a nossa síntese alocamos um valor de 0,1 ± 0,05 Mg C ha⁻¹ a⁻¹ para todos os três sítios focais.

As emissões de metano de florestas tropicais de terra firme são um novo tópico de interesse, mas ainda controverso. *Do Carmo et al.* [2006] aplicaram um modelo de balanço de dossel a fluxos medidos de metano solo-atmosfera para estimar as emissões líquidas de metano de florestas de planície de 2–21 Mg CH₄ m⁻² d⁻¹, equivalente a 0,005–0,06 Mg C ha⁻¹ a⁻¹. Considerando a variação média, *Malhi et al.* [2009] alocam 0,03 ± 0,03 Mg C ha⁻¹ ano⁻¹ às emissões de metano. Estes, combinados com a estimativa de emissões de isopreno e monoterpeno, tem-se uma estimativa do total de emissões voláteis de 0,13 ± 0,06 Mg C ha⁻¹ a⁻¹.

3.5. Produtividade da Raíz Fina

Dois grandes componentes da produtividade BG, D_{raiz} , são a produtividade da raiz bruta e a produtividade da raiz fina. Um terceiro componente é o transporte de matéria orgânica sob a forma de exsudação, ou para simbióticos, tais como fungo micorrízico e bactéria fixadora de nitrogênio. Este terceiro termo é difícil de quantificar e em geral é tratado como parte da respiração da rizosfera (ex., a exsudação que é rapidamente metabolizada é, por

muitas razões práticas, indiferenciável da respiração da raiz).

A produtividade da raiz fina é definida como a produção de material de raiz menor do que um diâmetro limiar, geralmente de 2 mm. O valor calculado para a produção de raiz fina pode depender da metodologia de amostragem, em particular, a técnica empregada e a profundidade em que se faz a coleta. Os valores da produção de raiz fina foram relatados para Caxiuanã e Tapajós. Em Caxiuanã, foram usados os métodos rizotron e anéis de crescimento interno a 30 cm [*Metcalfe et al.*, 2007b]; no Tapajós, foi usada uma combinação de amostragem sequencial de testemunhos de raiz e entrincheiramento de raiz [*Silver et al.*, 2000]. Uma discrepância importante entre esses dois estudos é a profundidade da medição da produção da raiz, 30 cm em Caxiuanã e 10 cm em Tapajós. *Malhi et al.* [2009] tentaram corrigir essa discrepância usando perfis de raiz para padronizar a 1 m de profundidade. Com isso, não há diferença significativa nas estimativas de produtividade fina de raiz entre os dois sítios (Caxiuanã, 2,2 ± 0,6 Mg C ha⁻¹ a⁻¹; Tapajós, 2,0 ± 0,3 Mg C ha⁻¹ ano⁻¹). Para Manaus, não havia dados disponíveis, e então foi usada a média dos valores de Caxiuanã e Tapajós com margens de erro conservadoras de ± 1,0 Mg C ha⁻¹ ano⁻¹. Nos sítios de PPL RAINFOR, a produtividade da raiz foi estimada a partir de anéis de crescimento interno, conforme relatado por *Aragão et al.* [2009].

Os valores resultantes estão descritos nas Figuras 3 e 4.

3.6. Produtividade de Raíz Bruta

A produtividade de raiz bruta é a produtividade de raízes maiores, mais lignificadas. Elas podem ser divididas em raízes de <10 cm de diâmetro, o que pode significar uma distribuição razoavelmente homogênea e acessível à amostragem aleatória convencional ou por grelha, e raízes estruturais maciças, cuja biomassa é muito difícil de avaliar sem escavação, e até mais difícil de monitorar ao longo do tempo. Para as raízes estruturais maciças, a melhor abordagem talvez seja supor que a produção lenhosa por unidade de biomassa seja a mesma que da biomassa lenhosa AG e usar a estimativa da biomassa BG sendo 21% ± 3% de biomassa AG (ver a seção

sobre estoques de carbono acima). Quando acrescentadas às estimativas de queda de liteira acima, isso produz valores de PPL BG total de $2,9 \pm 0,6 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ Caxiuanã), $2,8 \pm 0,7 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Manaus), e $3,0 \pm 0,5 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Tapajós).

3.7. Vazamento de Carbono Orgânico Dissolvido

A possibilidade de o carbono em ambiente aquático desaparecer lateralmente, seja por escoamento de superfície ou por escoamento subterrâneo para pequenos rios, foi levantada em estudos de vórtices turbulentos como uma possível causa de aparentes sumidouros de carbono e como uma fonte parcial do alto CO_2 respirado pelos rios [Richey et al., 2002; ver também Richey et al., neste volume]. Waterloo et al. [2006] mediram o escoamento de carbono orgânico dissolvido (COD) na bacia de drenagem do Igarapé Açu, que cobre uma área de $6,8 \text{ km}^2$, inclusive a torre micrometeorológica K34 em Manaus.

O transporte líquido de carbono durante 2 anos (2002 e 2003) somou $0,19 \pm 0,07 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. Quase todo esse transporte parecia se originar na zona ripária dos baixios do vale, que cobrem 35% da área da bacia de drenagem na paisagem local. Nas regiões de platô, o transporte total de COD subterrâneo mostrou-se muito menor, em torno de $0,0005 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. No mesmo estudo, as concentrações de COD em precipitação foram de $1,2 \text{ mg l}^{-1}$, resultando em taxas anuais de deposição de COD dissolvido em água de chuva de $0,03 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. Uma proporção significativa de influxos de COD provavelmente seja derivada de processos de remoção de aerossóis durante a formação da chuva e deposição seca. O carbono inorgânico dissolvido não foi relatado, mas é improvável que seja muito maior em magnitude.

Na síntese de Malhi et al. [2009] foram aplicados os valores relatados de transferência de COD da bacia de drenagem Igarapé Açu para Caxiuanã e Manaus. O sítio do Tapajós é um planalto cortado por poucos rios e, portanto, foram empregados os valores apenas dos platôs relatados por Waterloo. Os autores relatam o transporte líquido de COD (escoamento de COD – deposição de DOC). Em todos os casos, o transporte de COD é claramente um componente muito pequeno do ciclo de carbono da floresta. Os

números da bacia de drenagem do Açu são comparáveis com a média anual do transporte de carbono para a bacia do Rio Negro no período de 1982–1984 de $0,126 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ [Richey et al., 1990], o que sugere que, em geral, processos similares operam através da Bacia Amazônica, embora possa haver variação local dependendo do tipo de solo e regime de precipitação.

4. FLUXOS DE RESPIRAÇÃO

A seguir, voltamos nossa atenção para o efluxo de CO_2 do sistema. Esse termo é referido como “respiração”, que se divide em dois termos, “respiração autotrófica” (CO_2 respirado diretamente pelas plantas como produto de sua própria atividade metabólica), e “respiração heterotrófica” (CO_2 respirado por herbívoros, detritívoros, e de níveis tróficos mais altos, à medida que consomem e quebram a matéria orgânica). Em termos de ciclo de carbono, a respiração em geral é concebida como um termo de perda (ganho líquido de carbono = entrada fotossintética – perda respiratória), mas isso pode levar a conclusões equivocadas. As taxas de respiração refletem a alocação (em geral eficiente) da atividade metabólica da planta ou comunidades heterotróficas, seja no crescimento do caule, folha, ou construção do tecido da raiz, seja na manutenção proteica ou reprodução. As plantas ou ecossistemas que respiram uma fração menor do seu carbono fixado não são necessariamente nem um pouco mais “eficientes”; elas simplesmente estão priorizando outras atividades ao invés da construção da biomassa.

A razão entre PPL e respiração autotrófica reflete a partição da energia capturada na fotossíntese da planta [a produtividade primária bruta (PPB)] entre a construção de nova matéria orgânica e o trabalho feito na atividade metabólica:

$$\text{GPP} = \text{PPL} + R_{\text{autotrófica}}$$

Do mesmo modo, a razão entre a respiração autotrófica e heterotrófica reflete a quantidade de atividade metabólica que ocorre no nível trófico mais baixo (as plantas e bactérias fotossintetizantes) e na

soma de todos os níveis tróficos (animais, fungos, bactérias).

4.1. Respiração da Raiz

A partição da respiração do solo em respiração autotrófica (raiz) e heterotrófica é útil em termos da interpretação dos processos, mas apresenta inúmeros desafios metodológicos [Baggs, 2006]. Malhi et al. [2009] relatam medições em Caxiuanã e Manaus.

Em Caxiuanã, Metcalfe et al. [2007a] aplicaram a abordagem da extração direta. Silver et al. [2005] quantificaram a respiração da raiz no Tapajós usando duas abordagens: (1) experimento de entrincheiramento ao redor de um bloco de terra de 2,5 m x 2,5 m e 1 m de profundidade, (2) a abordagem do balanço de massa em estado estacionário baseada na quantificação de entrada de liteira AG e BG, pressupondo que as taxas de respiração heterotróficas são iguais às taxas de entrada de liteira e alocação da respiração remanescente do solo à respiração da raiz. A abordagem de entrincheiramento de raiz obteve sucessos variados: aqui são apenas relatados os resultados da abordagem do balanço da massa.

Há uma diferença de dois fatores entre as estimativas Silver et al. [2005] e Metcalfe et al. [2007a]. Isso poderia refletir (1) diferenças genuínas entre sítios, (2) uma avaliação superestimada da respiração da raiz pelo método de extração, em Caxiuanã, (3) uma avaliação superestimada de respiração heterotrófica pelas abordagens de entrincheiramento e balanço da massa. Detalhes são discutidos por Malhi et al. [2009].

Para Manaus, como não temos dados diretos, foram usados os valores médios de Caxiuanã e Tapajós, com uma margem de erro conservadora de $\pm 2 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ para compor os valores médios dos dois outros sítios. Para uma revisão adicional da dinâmica do solo e raiz, ver Trumbore e de Camargo [neste volume].

4.2. Respiração do caule

A respiração do dióxido de carbono de caules reflete a atividade metabólica de sua manutenção e crescimento (e possivelmente algum efluxo de CO_2

carregado no *stem water stream*). A respiração Do caule foi medida nos três sítios (Chambers et al., 2004; Nepstad et al., 2002; Teixeira et al., dados não publicados, 2008]. As taxas de respiração por unidade de área foram $0,6 \mu\text{mol m}^{-2}$ em Manaus e Tapajós e $0,78 \mu\text{mol m}^{-2}$ em Caxiuanã. Quando escalonado pelo Índice de Área de Tronco para árvores com $>10 \text{ cm}$ de diâmetro na altura do peito (calculado com a fórmula descrita por Chambers et al. [2004]), os fluxos por unidade de área do solo são $4,2 \pm 1,0 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, $3,8 \pm 1,0 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, $5,1 \pm 0,5 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, respectivamente.

Valores similares foram relatados por Meir e Grace [2002]: um valor médio de $\sim 0,6 \mu\text{mol m}^{-2}$ por área de tronco s^{-1} para 23 espécies em Jarú, Rondônia, Brasil. Yoda [1983] relatou que as taxas de respiração do caule aumentam ao longo da altura da árvore; dessa forma, a estimativa de Chambers et al. [2004] da respiração do galho provavelmente seja baixa. Mais recentemente, Cavaleri et al. [2006] relataram que em La Selva, Costa Rica, as taxas de respiração por unidade/área são muito mais altas nos galhos do que no tronco principal. Isso sugere que nossas estimativas podem mostrar uma tendência a serem demasiadamente baixas, embora a respiração total do caule relatada em La Selva ($5,08 \pm 1,35 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) não seja muito diferente daquela relatada para esses sítios da Amazônia.

4.3. Respiração da Folha

A respiração das folhas é uma atividade importante da planta, mas é complicada por várias questões de definição e medição. A primeira questão é estabelecer a distinção entre fotorrespiração, a liberação de certa quantidade de CO_2 mediada pelo Rubisco e uma parte intrínseca de processos fotossintéticos da planta, e a respiração mitocondrial ("escura"), que reflete a atividade metabólica na planta que libera a energia utilizada para manutenção e crescimento da planta. No ciclo diurno, o esperado seria que a respiração mitocondrial aumentasse com a temperatura foliar (a amplitude do ciclo diurno variasse consideravelmente dentro do dossel em função da posição da folha e do sol, e exposição ao vento), mas ela pode também decrescer substancialmente com o aumento da radiação solar [Atkin et al., 2000]. Essa

diminuição ocorre porque a fotossíntese se torna um provedor direto de trifosfato de adenosina (ATP) nos processos metabólicos da planta, reduzindo essa demanda da mitocôndria.

A abordagem adotada aqui é tentar estimar a fotoinibição diurna e, portanto, chegar a um termo da respiração escura total da folha que incorpore toda a sua atividade mitocondrial. Uma abordagem alternativa, em geral adotada [ex., *Litton et al.*, 2007], seria focar somente o período da respiração escura noturna [ex., *Meir et al.*, 2008; *Lloyd et al.*, 2002] e ignorar a respiração escura diurna. Aplicamos uma redução de 67% às taxas de respiração escura medidas durante o dia para permitir a fotoinibição diurna, com base nas equações de fotoinibição de *Atkin et al.* [2000]. Detalhes e correções são discutidos por *Malhi et al.* [2009].

Em Manaus, estimamos uma taxa de respiração da folha em $10,0 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ modificada a partir de dados relatados por *Chambers et al.* [2004]; no Tapajós, $7,4 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, modificada a partir de dados relatados por *Domingues et al.* [2005] e, em Caxiuanã, $8,9 \pm 1,4 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, derivada de L.E.O. Aragão et al. (dados não publicados, 2008).

Em resumo, a respiração da folha provavelmente seja o maior termo único no balanço interno de carbono, mas a determinação de sua exata magnitude permanece complexa. A incerteza sobre a amostragem estimada para Caxiuanã ($\pm 1,4 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) não considera as incertezas sistemáticas potenciais no processo e extrapolação e, para a tabela de síntese, *Malhi et al.* [2009] aplicaram uma taxa de incerteza mais conservadora de $\pm 4,0 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ a todos os três sítios focais do LBA.

5. FOTOSSÍNTESE E RESPIRAÇÃO DO ECOSISTEMA

Estudos de covariância de vórtices turbulentos acima do dossel tentam medir o fluxo líquido de carbono ou troca líquida no ecossistema (NEE) dentro e fora do dossel da floresta [ver *Saleska et al.*, neste volume] e, portanto, essas medições possibilitam estimar o PPB (Produtividade Primária Bruta) e a respiração (R_e) do ecossistema, considerando a amplitude do ciclo diurno do fluxo líquido de carbono conforme esboçado por *Reichstein et al.* [2005]. O método se baseia no pressuposto de que os dados de

fluxo do período noturno (ou um subconjunto adequadamente filtrado desses dados) são confiáveis e na extrapolação para o período diurno (em geral com base em temperatura) para estimar a respiração do período diurno. A diferença entre a absorção líquida de carbono medida e a respiração estimada do ecossistema (que vai em direção contrária) é, então, a produção primária bruta estimada. As incertezas principais dessa abordagem são: (1) a estimativa dos fluxos de respiração noturna do ecossistema, o que é altamente problemático sob condições tropicais calmas, particularmente dentro de altos dosséis, que separam o ar do subdossel da turbulência acima do dossel; (2) os pressupostos subjacentes à extrapolação para o período diurno, em particular, qual a medida de temperatura a ser usada e como calcular a fotoinibição da respiração da folha. Uma vez estimada a respiração do ecossistema, a PPB pode ser calculada como:

$$PPB = R_e - NEE,$$

onde uma NEE negativa indica um fluxo líquido de carbono no dossel da floresta. Estimativas relatadas de PPB estão resumidas na Figura 3.

6. UMA VISÃO ABRANGENTE DO CICLO DO CARBONO DA FLORESTA NOS SÍTIOS FOCALIS DO LBA

Os valores de PPL e a respiração obtida dos três sítios focais de estudo do LBA estão discriminados nas Figuras 2 e 3.

Considerando primeiramente os componentes da produção primária líquida (Figura 3), as PPLs em Manaus e Caxiuanã são similares ($10,1 \pm 1,4 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ e $10,0 \pm 1,2 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, respectivamente), e significativamente mais alta no Tapajós ($14,4 \pm 1,3 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$). Os maiores componentes de PPL são a produção de folha, flor, fruto e galho pequeno, seguidos pela produção do caule. Há pouca evidência de qualquer variação significativa na PPL BG entre os três sítios do LBA (embora o *turnover* estimado da raiz fina em Manaus seja simplesmente uma média dos outros dois sítios). Portanto, a alta PPL no Tapajós é inteiramente explicada por uma alocação desproporcional da produção lenhosa e foliar AG.

Uma vez considerados outros sítios em toda a Amazônia (Figura 4), parece que a PPL BG tende a aumentar quase no mesmo ritmo que a PPL AG, à medida que a fertilidade do solo aumenta. Por essa razão, o distúrbio parece mudar a alocação AG, uma vez que as árvores competem por luz em aberturas recentes, enquanto a fertilidade não parece causar uma mudança tão significativa na alocação.

Os componentes de respiração autotrófica são muito mais desafiadores para serem quantificados e representam as maiores fontes de incerteza de nossos cálculos. As estimativas totais de respiração autotrófica são $19,8 \pm 4,6 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Manaus), $14,9 \pm 4,2 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Tapajós), e $21,4 \pm 4,1 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Caxiuanã). A respiração foliar é o maior componente e o mais incerto. Há consideráveis diferenças metodológicas entre os sítios nas medições da respiração de raiz e folha [descritas em *Malhi et al., 2009*] que possivelmente possam explicar algumas das diferenças entre os sítios.

Essas medições abrangentes de ciclagem de carbono nesses sítios possibilitam duas verificações independentes de autoconsistência. Primeiramente, podem ser comparadas as medições de efluxo de CO_2 da respiração do solo [Malhi et al., 2009]. A respiração do solo esperada pode ser calculada a partir de taxas de influxo no solo.

$$R_{\text{solo, esperada}} = R_{\text{raiz}} R_{\text{MOS}}$$

Se admitirmos as condições de quase-equilíbrio em uma escala de tempo anual e variabilidade interanual desprezível, a respiração heterotrófica será:

$$R_{\text{mos}} = \text{PPL}_{\text{raiz fina}} + \text{PPL}_{\text{raiz grossa}} + F_{\text{CW-solo}} - (\text{PPL}_{\text{tronco}} + \text{PPL}_{\text{galho}}) + \text{PPL}_{\text{BG}} - \Delta C - F_{\text{doc}}$$

onde $F_{\text{(CW - solo)}}$ é a fração de CWD que é transferida para o solo, estimada em $0,24 \pm 0,15$ [Malhi et al. 2009], $F_{\text{CW-soil}}$ é a fração da biomassa da raiz (estimada em $0,21 \pm 0,03$; ver acima), e ΔC é a mudança nos estoques de carbono do solo. Admitimos que seja uma mudança desprezível nos estoques de carbono do solo, (i.e., $\Delta C \ll R_{\text{solo}}$), hipótese esta apoiada em estudos de radiocarbono no Tapajós [Telles et al, 2003]; os cálculos resultantes da R_{solo} esperados estão descritos na Figura 3. Os principais

contribuidores da respiração do solo são a liteira fina, que é razoavelmente bem quantificada, e a respiração de raiz, que apresenta mais incerteza metodológica. O material derivado do componente CWD é relativamente menor e, por essa razão, as suposições sobre o valor exato de $F_{\text{(CW-solo)}}$ não são particularmente importantes. Quando a respiração esperada do solo é comparada com a respiração do solo medida (Figura 3), há uma alta consistência entre as abordagens, o que aumenta a confiança de que o nosso entendimento sobre grande parte do fluxo do ciclo de carbono BG nesses sítios é bem completo (embora haja muitos detalhes nos processos e suas suscetibilidades a fatores ambientais que ainda precisam ser entendidos). Há uma concordância particularmente positiva sobre Manaus, mas em relação aos outros sítios, há algumas indicações de que menos respiração está sendo medida do que se esperava.

Como uma segunda verificação cruzada, calculamos a PPB de medições ascendentes com aquelas estimadas de torres de fluxo. A PPB da floresta é, por definição, a soma da PPL e respiração autotrófica:

$$\text{PPB} = \text{PPL} + R_{\text{autotrófica}}$$

Esses valores da PPB previstos para os sítios focais são $29,9 \pm 4,8 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Manaus), $29,3 \pm 4,4 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Tapajós) e $31,4 \pm 4,4 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Caxiuanã). As margens de erro nessas estimativas são dominadas pelos grandes erros que atribuímos à respiração da folha. Quando essas estimativas são comparadas às da torre de fluxo (Figura 3), a concordância é próxima com relação a Manaus e Tapajós. Isso aumenta grandemente a confiança nessas duas abordagens. Em Caxiuanã, a estimativa da torre de fluxo é significativamente mais alta, mas nossa estimativa é quase idêntica à estimativa ($31,2 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) de Fischer et al. [2007], derivada de parâmetros fotossintéticos medidos e da hidrologia do dossel. Isso dá indicações de que o problema pode estar na torre de Caxiuanã, e não se trata de um problema relacionado às medições ascendentes (a torre de Caxiuanã situa-se no km 6, a favor do vento oriundo de um corpo d'água extenso, que gera grandes circulações que podem complicar as medições do fluxo). O termo

dominante na respiração do ecossistema parece ser a respiração foliar, seguida da respiração da raiz, respiração do tronco e decomposição da liteira fina; todos de magnitude aproximada. Com algumas restrições, a convergência na avaliação das duas abordagens (torres de fluxo ou ecofisiologia, e medições ascendentes) indica que não estão faltando termos muito grandes como a respiração intensificada dos galhos, decomposição de liteira *in situ* no dossel, respiração do subdossel, etc. [Malhi, et al., 2009].

É possível agora calcular a eficiência do uso do carbono do ecossistema, a fração do GPP que é alocada para a PPL:

$$CUE_{eco} = \frac{PPL}{GPP} = \frac{PPL}{PPL + R_{auto}} = 1 - \frac{R_{auto}}{GPP}$$

Os valores de CUE_{eco} em Caxiuana (0,32 ± 0,07) são similares aos de Manaus (0,34 ± 0,10), o que confirma o quadro da baixa eficiência do uso do carbono em florestas tropicais maduras de Manaus, sugerida por Chambers et al. [2004]. No Tapajós, entretanto, o CUE_{eco} é mais alto, com um valor médio de 0,49 ± 0,16, mais próximo dos valores relatados em muitas florestas ombrófilas úmidas temperadas. Dada a larga margem de erro das estimativas CUE, a diferença, no entanto, não é significativa (z teste, $p = 0,14$). Basicamente, essa diferença reflete o fato de que as observações sobre a produção mais alta de material lenhoso e de liteira no Tapajós não são confirmadas por uma PPB mais alta, conforme identificado pelas duas torres de fluxo e a soma das medições “ascendentes”.

Assim, no Tapajós, há algumas sugestões de alocação desproporcional à produtividade acima do solo (dossel e crescimento arbóreo) com uma redução proporcional na atividade metabólica, de tal modo que todo a PPB é muito similar nos três sítios focais do LBA. A diferença na ciclagem do carbono entre o Tapajós e os outros dois sítios pode, portanto, refletir principalmente as diferenças na alocação e não as diferenças na fotossíntese. A hipótese mais plausível para explicar essas diferenças é que provavelmente tenha havido um evento significativo de mortalidade no Tapajós nos anos 1990 [Pyle et al., 2008] e que após essa mortalidade houve um surto no crescimento, com indivíduos sobreviventes e

novo brotamento competindo por maior disponibilidade de luz mediante a alocação desproporcional para a produção lenhosa e de dossel, causando, portanto, um aumento em CUE.

7. INTERPOLAÇÃO ESPACIAL PARA A AMPLA REGIÃO AMAZÔNICA

Os três sítios focais de estudo do LBA estão localizados em região associada à algumas das florestas menos dinâmicas e de crescimento mais lento na Amazônia [Malhi et al., 2009]. Os novos sítios RAINFOR PPL (Figura 4) apresentam parte das primeiras avaliações abrangentes do ciclo do carbono, envolvendo múltiplos sítios, publicadas sobre outras partes da Amazônia. Cavaleri et al. [2008] apresentam uma avaliação bastante abrangente da floresta La Selva, na Costa Rica.

A Tabela 1 [de Malhi et al., 2006] apresenta extrapolações de área basal, produtividade lenhosa AG e tempo de residência da madeira (definida como produtividade da biomassa viva/caule AG). Uma simples extrapolação baseada em *kriging* é empregada aqui para indicar as tendências gerais; estudos mais sofisticados que utilizam mapas e/ou métricas de sensoriamento remoto indicariam diferenças em detalhes, mas as com mesmas tendências gerais.

O aumento na produtividade de leste a oeste se reflete no decréscimo correspondente do tempo de residência da biomassa (definida como a biomassa lenhosa AG dividida pela produtividade lenhosa AG). Esse é o tempo médio que o carbono permanece fixado na biomassa viva de uma floresta na Amazônia. O tempo médio de residência no leste da Amazônia é de 65–70 anos, mas diminui para 30–40 anos no oeste da Amazônia. Nossa extrapolação básica sugere que a produtividade lenhosa AG em toda a região da Amazônia seja em torno de 1,7 Pg C ano⁻¹ (por unidade de área, 2,93 Mg C ha⁻¹ a⁻¹). Esse número aumenta cerca de 21% (para 2,06 Pg C ano⁻¹), se a biomassa BG for considerada. Se, para generalizar, empregarmos nossa estimativa de $PPL_{dossel} = 1,61 \times PPL_{caule}$ (Figura 4), o total de PPL AG das florestas amazônicas será de 4,4 Pg C ano⁻¹. Malhi et al. [2006] utilizam um conjunto de dados similar, mas um conjunto maior de dados para

estimar uma biomassa viva AG de $93 \pm 23 \text{ Pg C ano}^{-1}$ (ver abaixo). A divisão da biomassa AG pela produtividade lenhosa sugere um tempo médio de residência para a biomassa lenhosa viva de 55 anos. Concluímos que as florestas tropicais da Amazônia incorporam cerca de 2 milhões de toneladas de carbono em biomassa lenhosa a cada ano, com tempo de residência da biomassa viva de cerca de 55 anos.

O Quadro 2 mostra a comparação entre duas extrapolações regionais recentes de biomassa. O quadro 2a mostra uma extrapolação inversa de peso e distância baseada em dados de parcela florestal corrigidos pela variação da densidade lenhosa [Malhi et al., 2006]; o Quadro 2b mostra uma extrapolação baseada em sensoriamento remoto construída a partir de um conjunto diferente de dados, com sobreposição parcial de dados de biomassa [Saatchi et al., 2007]. A interpolação de biomassa arbórea apresentada por Malhi et al. [2006] incorpora um entendimento profundo da estrutura florestal e densidade arbórea, mas se baseia em extrapolação relativamente grosseira a partir de alguns pontos de amostragem para toda a região. Isso talvez indique tendências chave, mas não é confiável como preditor de biomassa de nenhuma região em particular. Em especial, Malhi et al. [2006] identificam uma certa diminuição na biomassa de regiões mais produtivas que reflete uma diminuição na média da densidade lenhosa que, por sua vez, reflete a história de vida da troca, uma vez que espécies com crescimento mais rápido e com baixas densidades lenhosas aumentam em abundância relativamente a espécies com alta densidade arbórea e crescimento lento.

Como abordagem alternativa, Saatchi et al. [2007] aplicam múltiplas camadas de sensoriamento remoto a um conjunto (diferente) de dados de biomassa e utilizam uma abordagem de regressão arbórea baseada em técnicas de estimativas diretas para mapear a biomassa viva AG de florestas em resolução espacial moderada (1 km) de toda a bacia e áreas circunvizinhas. A metodologia baseia-se na sensibilidade das medições por sensoriamento remoto a vários atributos da cobertura florestal, tais como a rugosidade e umidade do dossel, densidade arbórea, índice de área foliar, volume da copa e caule para extrapolar os dados da biomassa do solo em toda a bacia, mas incorpora menos entendimento

ecológico direto sobre a composição florestal. Esses atributos são conhecidos por serem fortemente correlacionados com a densidade da biomassa [Saatchi et al., 2007; Chambers et al., 2007; Liddell et al., 2007; Alves e Santos, 2002]. A distribuição da biomassa identificou tanto as variações em larga escala dos estoques de carbono através da Amazônia como as heterogeneidades em escalas mais finas em nível de paisagem, associadas às variações no solo, geomorfologia, topografia e gradientes de umidade.

Ambos os mapas, de sensoriamento remoto e o derivado ecologicamente, mostram tendências similares, com a biomassa mais alta no nordeste e centro da Amazônia e biomassa mais baixa no oeste e sul. Em grande escala, essas regiões com alta biomassa correspondem às áreas com alta pluviosidade e estação seca curta [Malhi et al., 2006; Saatchi et al., 2007]. Em escala mais refinada, as áreas do noroeste e sudoeste da Amazônia com biomassa mais baixa apresentam heterogeneidade mais acentuada, que pode estar associada à composição de espécies, *turnover* mais alto, razão área basal/densidade lenhosa e, até certo ponto, às variações topográficas e de fertilidade do solo [Baker et al., 2004; Saatchi et al., 2007]. No total, Malhi et al. [2006] estimam uma biomassa viva AG de $93 \pm 23 \text{ Pg C}$ em uma área de floresta de $5,76 \times 10^6 \text{ km}^2$ (incluindo uma correção de 10% para a biomassa de pequenas árvores e lianas, em geral não incluídas). Saatchi et al. [2007] obtiveram uma estimativa menor de $66 \pm 15 \text{ Pg C}$ para uma área de $5,46 \times 10^6 \text{ km}^2$. A diferença pode ser explicada, em parte, pela inclusão de savana na estimativa de Saatchi et al. e pela omissão de uma correção de 10% relativa a pequenas árvores e lianas.

Um próximo passo lógico é combinar ambas as abordagens utilizando o conhecimento ecológico a partir de estudos profundos de campo com múltiplas medições por sensoriamento remoto da estrutura florestal, umidade e fenologia. Sob essa abordagem, primeiramente seriam gerados e interpretados mapas de parâmetros relevantes, tais como densidade lenhosa, estrutura florestal (ex., área basal, altura, fração de grandes árvores) para então ser construído um mapa da biomassa de toda a região.

8. O QUE CONTROLA A BIOMASSA E O DINAMISMO DE UMA FLORESTA NA AMAZÔNIA?

As Figuras 3 e 4 destacam que a produção lenhosa compreende apenas uma proporção de PPL nas três florestas amazônicas estudadas aqui e uma proporção até menor da PPB. Por essa razão, é bem provável que pequenas alterações na alocação de carbono possam gerar grandes trocas na produtividade lenhosa (Figura 4). Essas trocas podem ser mais significativas do que as trocas na fotossíntese para a determinação de padrões espaciais e temporais da produção lenhosa.

Uma hipótese inicial seria a de que as áreas de alta produtividade correspondem às áreas de alta biomassa. Esse não é, obviamente, o caso (Quadro 1). Uma observação que emerge disso é que a biomassa de sistemas de crescimento maduro parece ser menos determinada pela produtividade e mais pelo *turnover* ou tempo de residência. Em outras palavras, nas florestas maduras quase em equilíbrio, a taxa de mortalidade em geral aumenta à medida que a produtividade lenhosa aumenta. Isso sugere que, sob uma dada condição ambiental, há uma certa imposição de limites à “capacidade de sustentar” a biomassa de florestas tropicais maduras. Uma causa provável dessa limitação é a competição entre as copas das árvores por fontes de luz. Um dossel fechado da floresta tropical já capta ou reflete quase toda a radiação incidente fotossinteticamente ativa e, na falta de mudanças na radiação solar, o aumento de outros limites à produtividade provavelmente intensifique a competição por fontes de luz e, conseqüentemente, aumente a mortalidade entre aqueles indivíduos que falham na competição por luz. Por essa razão, surge uma limitação à biomassa no nível da parcela que não é possível ser identificada facilmente a partir do entendimento da resposta de árvores individuais ao meio ambiente. Um impulso na produtividade, portanto, induz a um impulso na mortalidade de longo prazo, embora possa haver aumentos transitórios na biomassa à medida que o sistema tenta se reequilibrar.

Essa interpretação emerge da análise de padrões espaciais de produtividade e biomassa. Quando as mudanças na biomassa das florestas maduras ao longo do tempo são contabilizadas, por exemplo, em resposta às considerações sobre o aumento do

dióxido de carbono, limitações similares entram em cena. Pode ser que haja um aumento da biomassa em curto prazo, mas a competição de longo prazo por luz parece apresentar uma limitação da biomassa total em nível de parcela. Pode ser que a resposta dessa limitação, em nível de parcela, à mudança ambiental seja o que determina as futuras mudanças na biomassa de florestas maduras, e não as respostas da produtividade no plano individual. Por exemplo, o aumento das concentrações de CO₂ atmosférico pode aumentar a eficiência do uso da água, afetando a altura máxima das árvores do dossel. Qualquer estímulo da produtividade (seja estimulado pela fertilidade do solo ao invés de espaço, ou por CO₂ ao invés do tempo) pode resultar numa floresta mais dinâmica com o aumento de espécies pioneiras, lianas e outras taxonomias que favorecem o distúrbio. A interação entre o dinamismo crescente, estrutura florestal e características das lianas tem também o potencial para agir como retroalimentação positiva, ou “amplificador” ecológico. À medida que as taxas de mortalidade da floresta aumentam, poderá haver uma maior frequência de aberturas no dossel e maior penetração de luz no subdossel. Isso irá favorecer espécies de crescimento rápido e de vida curta, que aumentam a mortalidade e a abertura do dossel. Tal discussão é especulativa, mas aponta para a nossa falta de conhecimento sobre os controles fundamentais da biomassa de florestas tropicais maduras.

Concluindo, a pesquisa intensiva do LBA nos três sítios focais apresentada aqui desenhou um quadro abrangente da alocação da produtividade, pelo menos nesses sítios na Amazônia oriental, e demonstrou o quão sensível é o crescimento da biomassa lenhosa diante de pequenas alterações nas prioridades de alocação de carbono dentro da floresta. O projeto RAINFOR descreveu a produtividade, em geral alta, da Amazônia ocidental, mas essa produtividade é ainda um assunto de pesquisa ativa para buscar entender se ela é determinada pelo aumento da fotossíntese ou por alteração da alocação para a produção lenhosa. Emergimos de uma década de pesquisa relacionada ao LBA com um quadro bastante amplo da dinâmica local em escala fina em sítios específicos, e um sentido que emerge gradativamente (mas longe de estar completo) das variações regionais em grande

escala de PPL e ciclagem de carbono. Estudos do ciclo contemporâneo de carbono da região amazônica podem agora ser basear mais na validação de ricos dados de múltiplos sítios ao invés de pressuposições de modelos. Estes resultados responderam a algumas perguntas e, inevitavelmente, levantaram outras questões e desafios que serão o foco de outra década de pesquisa. Nós nos aventuramos a sugerir que muitas das respostas a estas perguntas se encontram nos novos sítios de estudo distantes dos sítios do LBA, que foram o foco deste capítulo. Em particular, as florestas raramente estudadas do oeste da Amazônia, as planícies de inundação, os escudos cristalinos e o sopé dos Andes. A nossa jornada em direção à compreensão da maior “máquina de carbono” na superfície da terra está apenas começando.

REFERÊNCIAS

- Alves, L. F., and F. A. M. Santos (2002), Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, southeast Brazil, *J. Trop. Ecol.*, *18*, 245–260.
- Aragão, L. E. O. C., et al. (2009), Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils, *Biogeosci. Discuss.*, *6*, 2441–2488.
- Atkin, O. K., J. R. Evans, M. C. Ball, H. Lambers, and T.L. Pons (2000), Leaf respiration of snow gum in the light and dark interactions between temperature and irradiance, *Plant Physiol.*, *122*, 915–923.
- Baggs, E. M. (2006), Partitioning the components of soil respiration: A research challenge, *Plant Soil*, *284*, 1–5.
- Baker, T. R., et al. (2004), Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass, *Global Change Biol.*, *10*, 545–562.
- Baker, T. R., E. N. Honorio Coronado, O. L. Phillips, J. Martin,
- Cairns, M. A., S. Brown, E. H. Helme, and G. A. Baumgardner (1997), Root biomass allocation in the world’s upland forests, *Oecologia*, *111*, 1–11.
- Castro, E. A., and J. B. Kauffman (1998), Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: A vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire, *J. Trop. Ecol.*, *14*, 263–283.
- Castro, E. A., and J. B. Kauffman (1998), Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: A vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire, *J. Trop. Ecol.*, *14*, 263–283.
- Cavaleri, M. A., S. F. Oberbauer, and M. G. Ryan (2006), Wood CO₂ efflux in a primary tropical rain forest, *Global Change Biol.*, *12*, 2442–2458.
- Cavaleri, M. A., S. F. Oberbauer, and M. G. Ryan (2008), Foliar and ecosystem respiration in an old-growth tropical rain forest, *Plant, Cell Environ.*, *31*(4), 473–483, doi:10.1111/j.1365-3040.2008.01775.x.
- Chambers, J. Q., J. dos Santos, R. J. Ribeiro, and N. Higuchi (2001), Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest, *For. Ecol. Manage.*, *152*, 73–84.
- Chambers J. Q., et al. (2004), Respiration from a tropical forest ecosystem: Partitioning of sources and low carbon use efficiency, *Ecol. Appl.*, *14*, S72–S88.
- Chambers, J. Q., G. P. Asner, D. C. Morton, L. O. Anderson, S. S. Saatchi, F. D. B. Espírito-Santo, M. Palace, and C. Souza Jr. (2007), Regional ecosystem structure and function: Ecological insights from remote sensing of tropical forests, *Trends Ecol. Evol.*, *22*(8), 414–423.
- Chave, J., et al. (2005), Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests, *Oecologia*, *145*, 87–99.
- Clark, D. A., S. Brown, D. W. Kicklighter, J. Q. Chambers, J. R. Thomlinson, J. Ni, and E. A. Holland (2001a), Net primary production in tropical forests: An evaluation and synthesis of existing field data, *Ecol. Appl.*, *11*, 371–384.
- Clark, D. A., S. Brown, D. W. Kicklighter, J. Q. Chambers, J. R. Thomlinson, and J. Ni (2001b), Measuring net primary production in forests: Concepts and field methods, *Ecol. Appl.*, *11*, 356–370.
- Davidson, E. A., et al. (2007), Recuperação of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment, *Nature*, *447*, 995–998.
- do Carmo, J. B., M. Keller, J. D. Dias, P. B. de Camargo, and P. Crill (2006), A source of methane from upland forests in the Brazilian Amazon, *Geophys. Res. Lett.*, *33*, L04809, doi:10.1029/2005GL025436.
- Domingues, T. F., J. A. Berry, L. A. Martinelli, J. Ometto, and J. R. Ehleringer (2005), Parameterization of canopy structure and leaf-

- level gas exchange for an eastern Amazonian tropical rain forest (Tapajós National Forest, Para, Brazil), *Earth Interact.*, *9*(17), E1149, doi:10.1175/EI149.1.
- Fisher, R. A., M. Williams, A. L. da Costa, Y. Malhi, R. F. da Costa, S. Almeida, and P. Meir (2007), The response of an Eastern Amazonian rain forest to drought stress: Results and modeling from a throughfall exclusion experiment, *Global Change Biol.*, *13*, 2361–2378.
- Greenberg, J. P., A. B. Guenther, G. Petron, C. Wiedinmyer, O. Vega, L. V. Gatti, J. Tota, and G. Fisch (2004), Biogenic VOC emissions from forested Amazonian landscapes, *Global Change Biol.*, *10*, 651–662.
- Jackson, R. B., J. Canadell, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney, O. E. Sala, and E. D. Schulze (1996), A global analysis of root distributions for terrestrial biomes, *Oecologia*, *108*, 389–411.
- Keller, M., M. Palace, G. P. Asner, R. Pereira, and J. N. M. Silva (2004), Coarse woody debris in undisturbed and logged forests in the eastern Brazilian Amazon, *Global Change Biol.*, *10*, 784–795.
- Keller, M., M. Palace, G. P. Asner, R. Pereira, and J. N. M. Silva (2004), Coarse woody debris in undisturbed and logged forests in the eastern Brazilian Amazon, *Global Change Biol.*, *10*, 784–795.
- Kesselmeier, J., A. Guenther, T. Hoffmann, M. Piedade, and J. Warnke (2009), Natural volatile organic compound emissions from plants and their roles in oxidant balance and particle formation, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi:10.1029/2008GM000717, this volume.
- Klinge, H. (1973), Root mass estimation in lowland tropical rain forests of central Amazonia, Brazil. 2. Coarse-root-mass of trees and palms in different height classes, *An. Acad. Bras. Cienc.*, *45*, 595–609.
- Kuhn, U., et al. (2007), Isoprene and monoterpene fluxes from Central Amazonian rainforest inferred from tower-based and airborne measurements, and implications on the atmospheric chemistry and the local carbon budget, *Atmos. Chem. Phys.*, *7*, 2855–2879.
- Liddell, M. J., N. Nieuwille, O. C. Campoe, and M. Freiberg (2007), Assessing the above-ground biomass of a complex tropical rainforest using a canopy crane, *Austral Ecol.*, *32*(1), 43–58, doi:10.1111/j.1442-9993.2007.01736.x.
- Litton, C. M., J. W. Raich, and M. G. Ryan (2007), Carbon allocation in forest ecosystems, *Global Change Biol.*, *13*, 2089–2109.
- Lloyd, J., et al. (2002), Seasonal and annual variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central Siberian pine forest, *Tellus, Ser. B*, *54*, 590–610.
- Lloyd, J., M. L. Goulden, J. P. Ometto, S. Patiño, N. M. Fyllas, and C. A. Quesada (2009), Ecophysiology of forest and savanna vegetation, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi:10.1029/2008GM000740, this volume.
- Malhi, Y., et al. (2001), An international network to understand the biomass and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR), *J. Veg. Sci.*, *13*, 439–450.
- Malhi, Y., et al. (2004), The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots, *Global Change Biol.*, *10*, 563–591.
- Malhi, Y., et al. (2006), The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests, *Global Change Biol.*, *12*(7), 1107–1138,
- Malhi, Y., et al. (2009), Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests, *Global Change Biol.*, *15*, 1255–1274.
- Meir, P., and J. Grace (2002), Scaling relationships for woody tissue respiration in two tropical rain forests, *Plant Cell Environ.*, *25*, 963–973.
- Meir, P., D. B. Metcalfe, A. C. L. Costa, and R. A. Fisher (2008), The fate of assimilated carbon during drought: Impacts on respiration in Amazon rain forests, *Philos. Trans. R. Soc. Ser. B*, *363*, 1849–1855.
- Metcalfe, D. B., et al. (2007a), Factors controlling spatio-temporal variation in carbon dioxide efflux from surface litter, roots, and soil organic matter at four rain forest sites in the eastern Amazon, *J. Geophys. Res.*, *112*, G04001, doi:10.1029/2007JG000443.
- Metcalfe, D. B., P. Meir, and M. Williams (2007b), A comparison of methods for converting rhizotron root length measurements into estimates of root mass production per unit ground area, *Plant Soil*, *301*, 279–288, doi:10.1007/s11104-007-9447-6.
- Nepstad, D. C., et al. (2002), The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest, *J. Geophys. Res.*, *107*(D20), 8085, doi:10.1029/2001JD000360.

- Palace, M., M. Keller, and H. Silva (2008), Necromass production: Studies in undisturbed and logged Amazon forests, *Ecol. Appl.*, *18*, 873–884.
- Phillips, O. L., N. Higuchi, S. Vieira, T. R. Baker, K.-J. Chao, and S. L. Lewis (2009), Changes in Amazonian forest biomass, dynamics, and composition, 1980–2002, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi:10.1029/2008GM000739, this volume.
- Pyle, E. H., et al. (2008), Dynamics of carbon, biomass, and structure in two Amazonian forests, *J. Geophys. Res.*, *113*, G00B08, doi:10.1029/2007JG000592.
- Quesada, C. A., J. Lloyd, L. O. Anderson, N. M. Fyllas, M. Schwarz, and C. I. Czimczik (2009), The soils of Amazonia with special reference to the RAINFOR sites, *Biogeosci. Discuss.*, *6*, 3851–3921.
- Reichstein, M., et al. (2005), On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: Review and improved algorithm, *Global Change Biol.*, *11*, 1424–1439.
- Richey, J. R., J. I. Hedges, A. H. Devol, P. D. Quay, R. Victoria, L. A. Martinelli, and B. R. Forsberg (1990), Biogeochemistry of carbon in the Amazon river, *Limnol. Oceanogr.*, *35*, 352–371.
- Richey, J. E., J. M., Melack, A. K. Aufdenkampe, V. M. Ballester, and L. Hess (2002), Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂, *Nature*, *416*, 617–620.
- Richey, J. E., A. V. Krusche, M. S. Johnson, H. B. da Cunha, and M. V. Ballester (2009), The role of rivers in the regional carbon balance, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi:10.1029/2008GM000734, this volume.
- Saatchi, S. S., R. A. Houghton, R. C. Dos Santos Alvala, J. V. Soares, and Y. Yu (2007), Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin, *Global Change Biol.*, *13*(4), 816–837, doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01323.x.
- Saleska, S., H. da Rocha, B. Kruijt, and A. Nobre (2009), Ecosystem carbon fluxes and Amazon forest metabolism, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi:10.1029/2008GM000728, this volume.
- Silver, W. L., J. Neff, M. McGroddy, E. Veldkamp, M. Keller, and R. Cosme (2000), Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem, *Ecosystems*, *3*, 193–209.
- Silver, W. L., A. W. Thompson, M. E. McGroddy, R. K. Varner, J. D. Dias, H. Silva, P. M. Crill, and M. Keller (2005), Fine root dynamics and trace gas fluxes in two lowland tropical forest soils, *Global Change Biol.*, *11*, 290–306.
- Telles, E. D. C., P. B. de Camargo, L. A. Martinelli, S. E. Trumbore, E. S. da Costa, J. Santos, N. Higuchi, and R. C. Oliveira Jr. (2003), Influence of soil texture on carbon dynamics and storage potential in tropical forest soils of Amazonia, *Global Biogeochem. Cycles*, *17*(2), 1040, doi:10.1029/2002GB001953.
- Trumbore, S., and P. B. de Camargo (2009), Soil carbon dynamics, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi:10.1029/2008GM000741, this volume.
- Waterloo, M. J., et al. (2006), Export of organic carbon in run-off from an Amazonian rainforest blackwater catchment, *Hydrol. Processes*, *20*, 2581–2597.
- Yoda, K. (1983), Community respiration in a lowland rain forest in Pasoh, peninsular Malaysia, *Jpn. J. Ecol.*, *33*, 183–197.
- L. E. O. C. Aragão, C. Girardin, and Y. Malhi, Environmental Change Institute, School of Geography and the Environment, University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3QY, UK. (yadvinder.malhi@ouce.ox.ac.uk)
- S. Saatchi, Jet Propulsion Laboratory, California Institute of Technology, Pasadena, CA 91109, USA

Tradução: Ivani Pereira

Copyright © 2010 American Geophysical Union, Washington, D.C., USA. All rights reserved.

These materials are protected by the United States Copyright Law, International Copyright Laws and International Treaty Provisions.

Estes materiais são protegidos pela Lei de Direitos Autorais dos Estados Unidos, por Leis Internacionais de Direitos Autorais e Disposições de Tratados Internacionais.

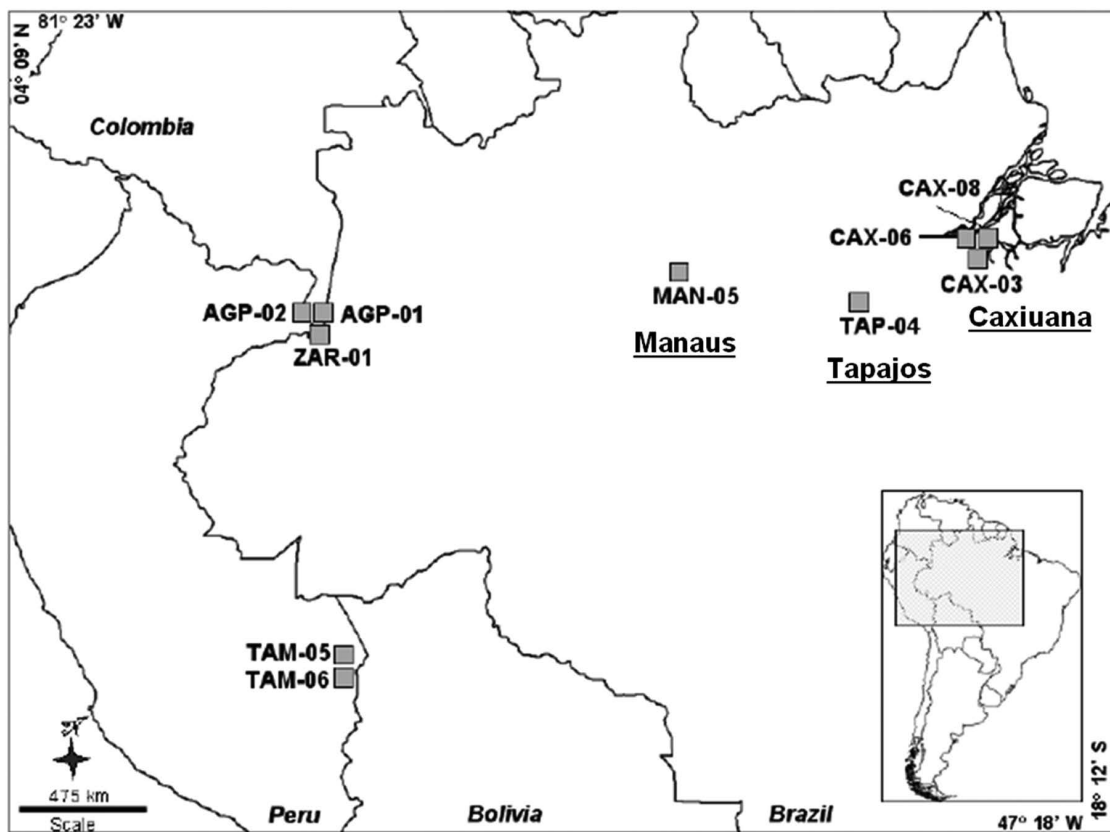


Figure 1

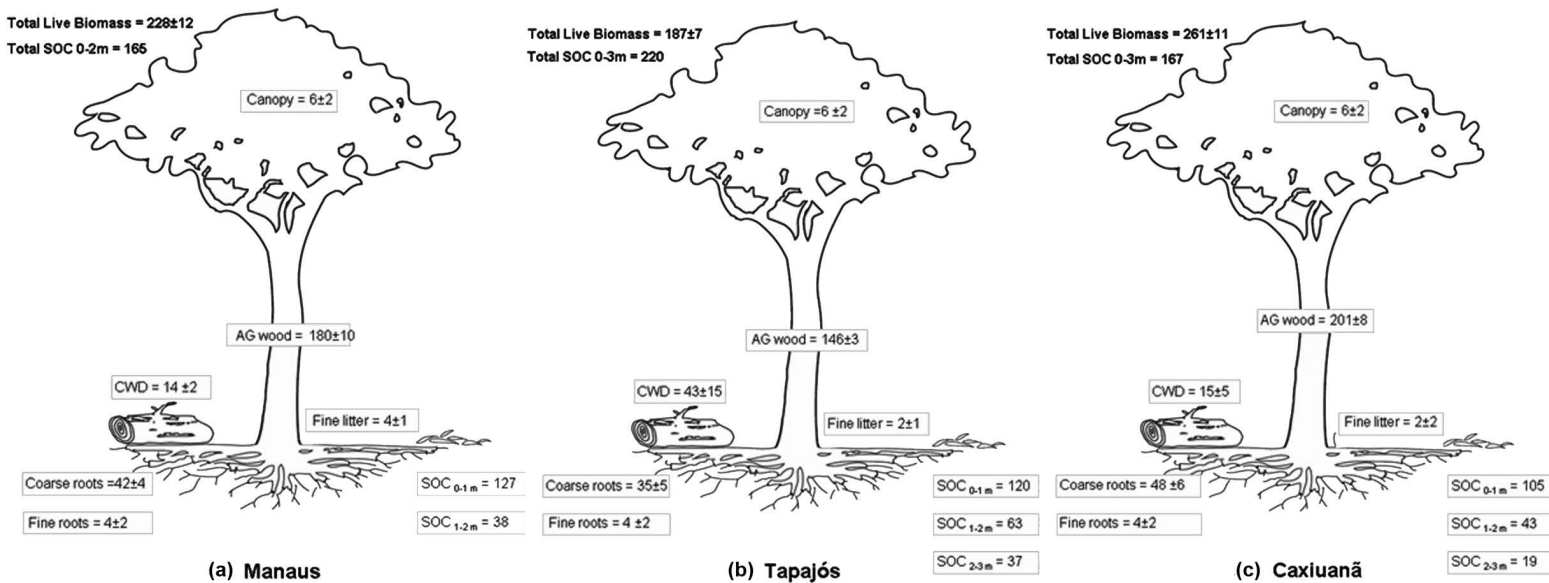


Figure 2

Manaus

GPP_{flux tower} = 30.4; Predicted GPP = 29.9±4.8

(a)

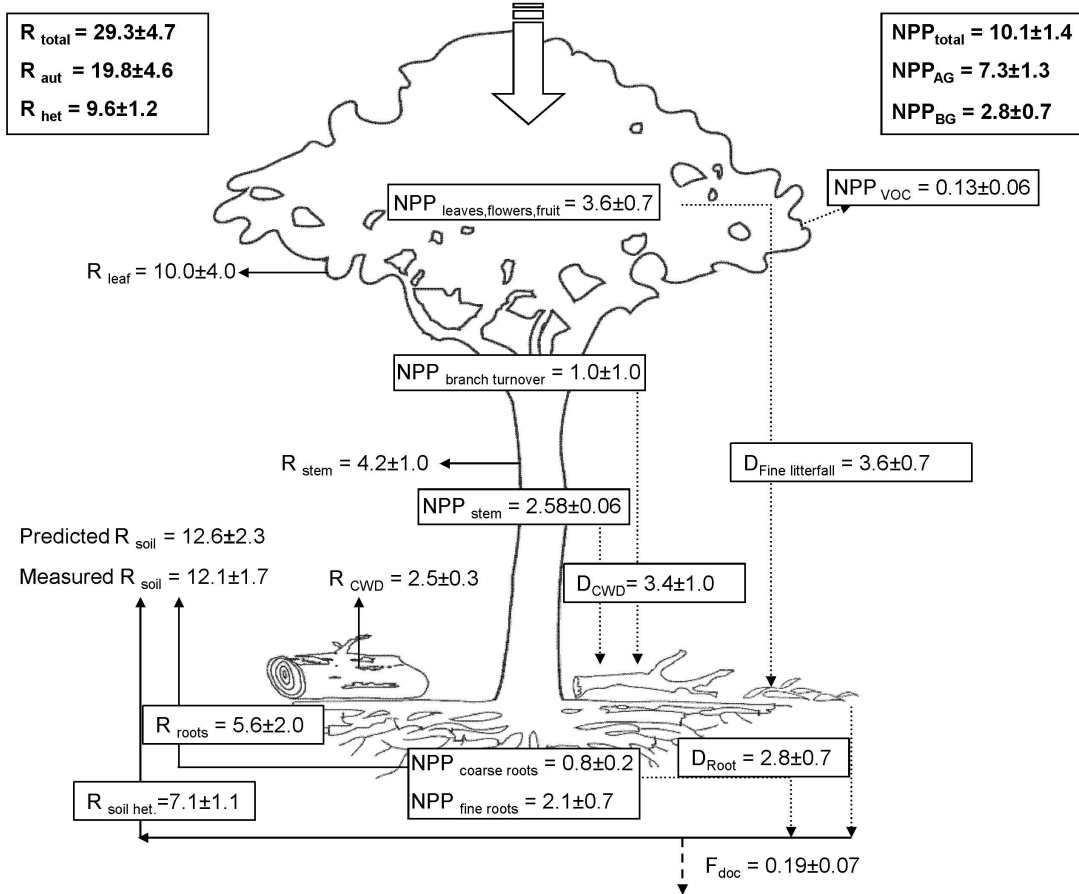


Figure 3a.

Tapajós

GPP_{flux tower} = 31.4±0.4; Predicted GPP = 29.3±4.4

(b)

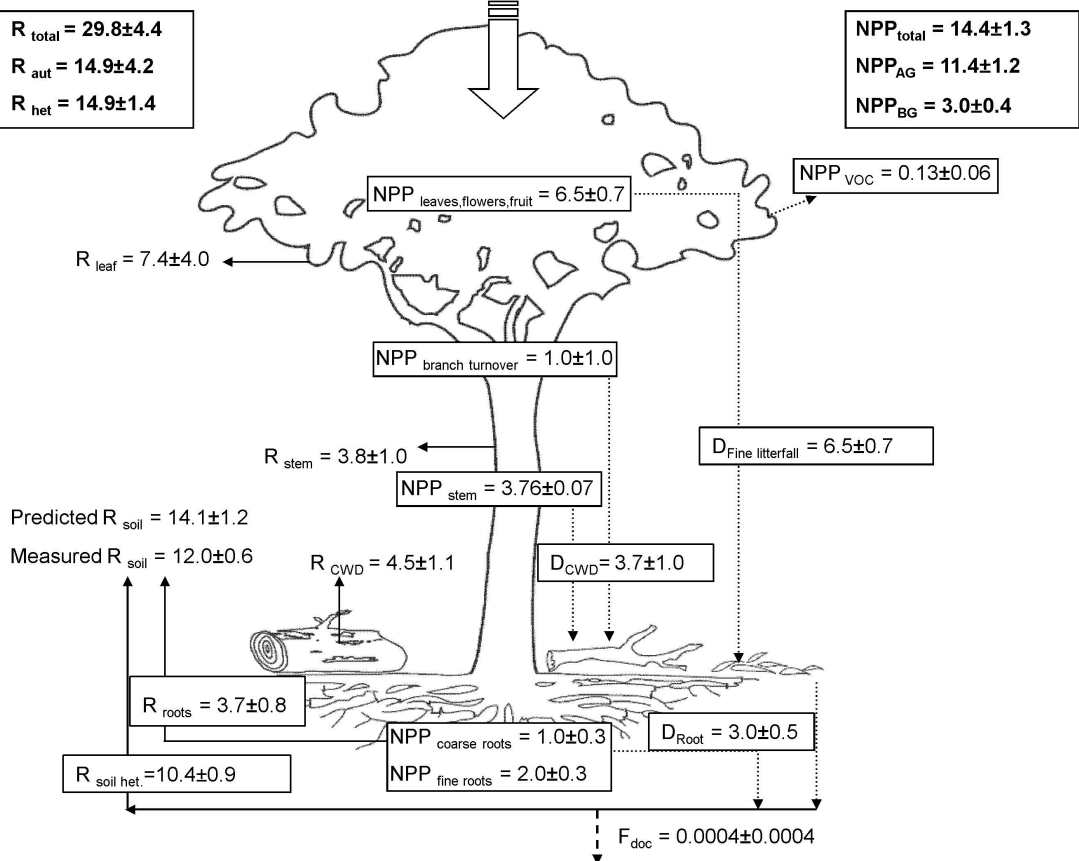


Figure 3b.

Caxiuanã

GPP_{flux tower} = 38.2±2.0; GPP_{ecophysiology} = 31.2; Predicted GPP = 31.4±4.4

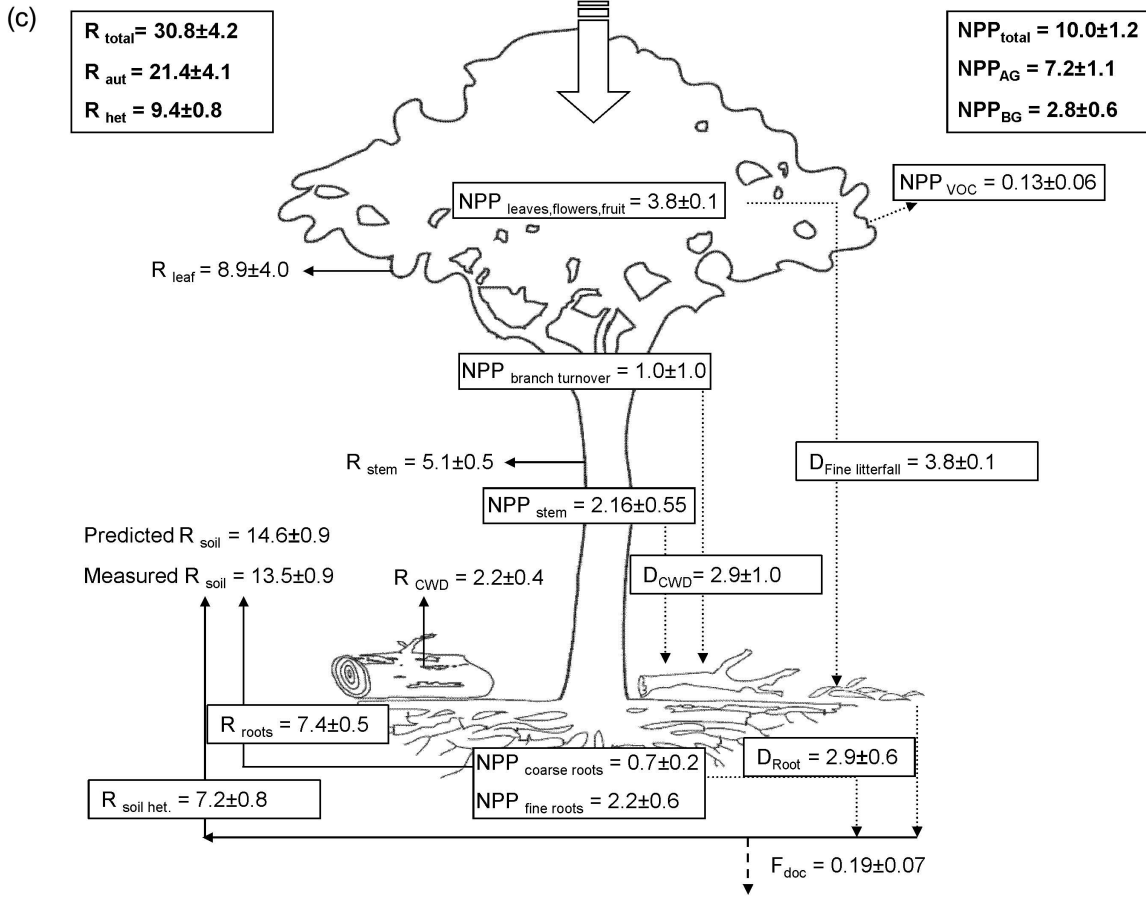


Figure 3c.

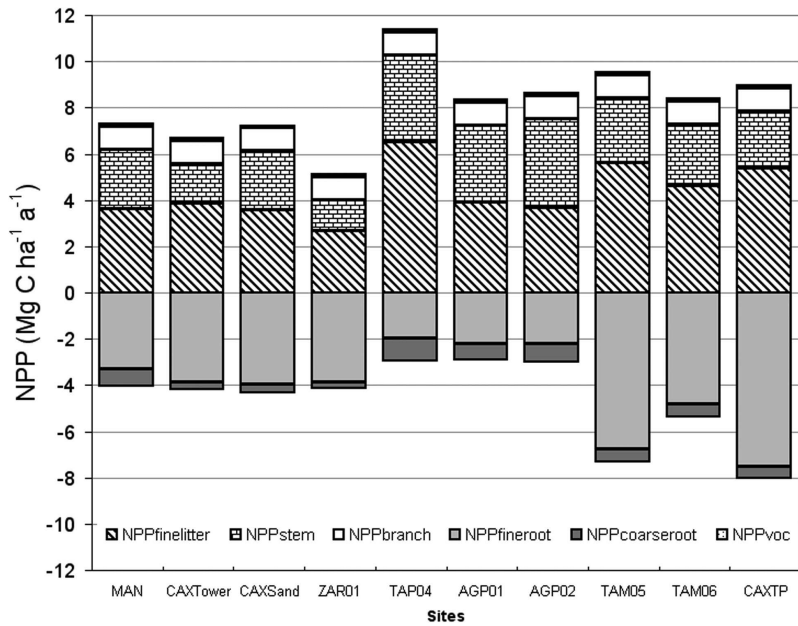


Figure 4

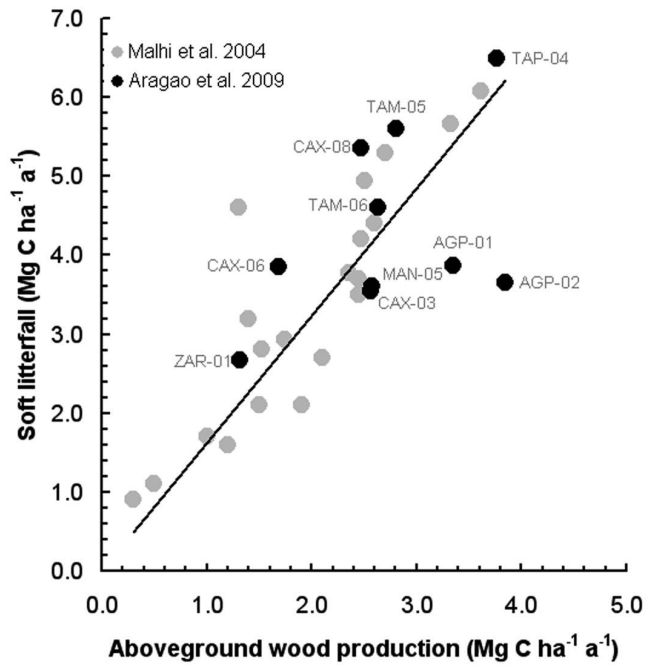


Figure 5

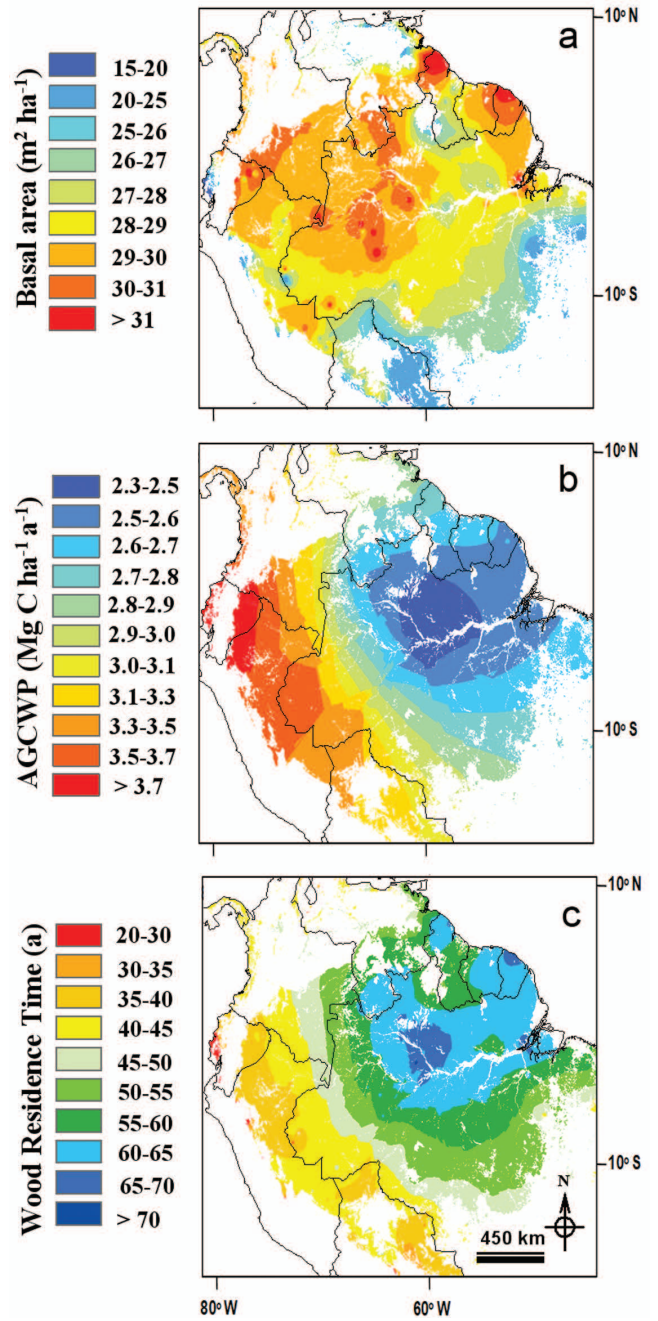


Plate 1

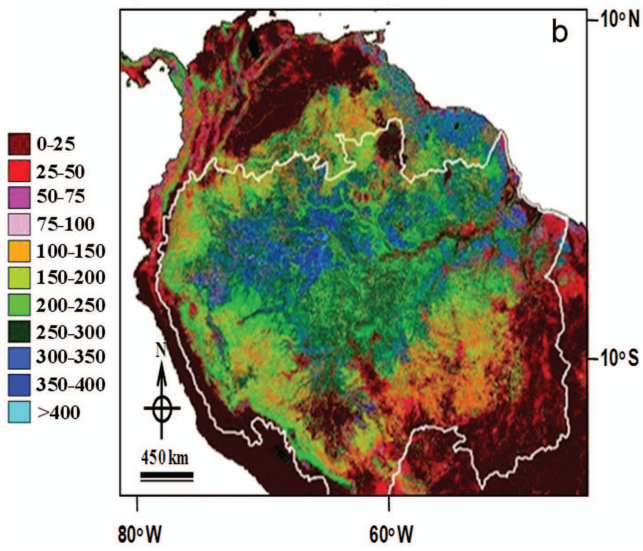
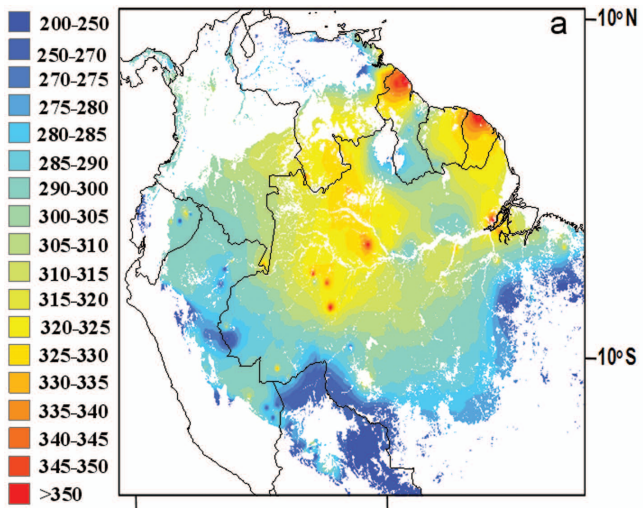


Plate 2