

## Os Efeitos da Seca nas Florestas Chuvosas Amazônicas

P. Meir,<sup>1</sup> P. M. Brando,<sup>2,3,4</sup> D. Nepstad,<sup>5</sup> S. Vasconcelos,<sup>6</sup> A. C. L. Costa,<sup>7</sup>  
E. Davidson,<sup>4</sup> S. Almeida,<sup>8</sup> R. A. Fisher,<sup>9</sup> E. D. Sotta,<sup>10</sup> D. Zarin,<sup>2</sup> e G. Cardinot,<sup>11</sup>

O funcionamento de ecossistemas florestais amazônicos durante a seca tornou-se um ponto central de pesquisa devido aos riscos associados à integridade da floresta e ao clima. Apresentamos uma revisão sobre o entendimento atual dos impactos da seca nas florestas chuvosas amazônicas por meio de resumos de resultados de dois experimentos de exclusão de chuva (“throughfall exclusion experiment” (TFE)) em florestas chuvosas maduras nas Reservas de Caxiuanã e Floresta Nacional do Tapajós, e de um experimento de irrigação em floresta secundária, próxima a Castanhal, Brasil. As propriedades físicas do solo influenciaram fortemente os impactos da seca em cada um desses sítios. Durante um período de um a três anos de redução de umidade do solo, o índice de área foliar diminuiu de 20% a 30% nos sítios do experimento de TFE. A fisiologia foliar e a mortalidade arbórea mostraram diferenças relativamente à resistência à seca, com base em espécies. A mortalidade de árvores inicialmente mostrou-se resistente à seca, mas em Tapajós aumentou para 9% após três anos, seguida de um declínio. A transpiração e a produção primária bruta diminuíram no TFE em Caxiuanã em torno de 30% a 40% e de 12% a 13%, respectivamente, e o risco máximo de fogo em Tapajós aumentou de 27% a 47%. A seca causou a redução das emissões de CO<sub>2</sub> em mais de 20% em Caxiuanã e Castanhal, mas não em Tapajós, onde as emissões de N<sub>2</sub>O e CH<sub>4</sub> diminuíram. De modo geral, os resultados indicam resistência de curto prazo à seca com produtividade reduzida, mas esse aumento de mortalidade parece provável diante da redução substancial de precipitação por vários anos. Esses conjuntos de dados de experimentos de manipulação de campo vêm complementar, de modo particular, as observações em curso na Amazônia e tornar-se-ão cada vez mais importantes à medida que os experimentos forem estendidos. Estimar os impactos de longo prazo (em escala decadal) de seca continuada nas florestas amazônicas exigirá também modelos integrados que permitam acoplar mudanças na vegetação, clima, manejo da terra e risco de fogo.

<sup>1</sup>School of Geosciences, University of Edinburgh,  
Edinburgh, UK.

<sup>2</sup>Department of Botany, University of Florida, Gainesville,  
Florida, USA.

<sup>3</sup>Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônica, Belém,  
Brasil.

<sup>4</sup>Woods Hole Research Center, Falmouth,  
Massachusetts, USA.

<sup>5</sup>Gordon and Betty Moore Foundation, Palo Alto,  
California, USA.

<sup>6</sup>EMBRAPA – Amazônia Oriental, Belém, Brasil.

<sup>7</sup>Centro de Geociências, Universidade Federal do Pará,  
Belém, Brasil.

<sup>8</sup>Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil.

<sup>9</sup>Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, New  
Mexico, USA.

<sup>10</sup>EMBRAPA-Amapá, Macapá, Brasil.

<sup>11</sup>Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, Brasil.

## 1. INTRODUÇÃO

Ao longo da última década, os possíveis impactos da seca tornaram-se a base das questões da ciência ambiental e governança na Amazônia. A extensão geográfica, as propriedades físicas e a diversidade de espécies das florestas amazônicas têm levado à análise de seu papel como provedora de serviços ambientais em todas as escalas. É provável que neste século a limitação de umidade se intensifique na região, e alguns dos serviços fornecidos pelas florestas, inclusive o estoque e sequestro de carbono, evapotranspiração, e manutenção da diversidade de espécies estejam sob risco potencial. O uso antropogênico das riquezas naturais se intersecta com esses papéis devido à rápida mudança no uso da terra e tendências de amplificar as possibilidades de seca e degradação da floresta por meio do fogo.

Há incertezas com respeito a todas essas consequências, governadas por duas questões centrais: (1) Qual a probabilidade de a seca futura ser abrangente e severa? (2) Qual o provável impacto da seca nas propriedades dos ecossistemas florestais da Amazônia? Neste capítulo, tratamos da última questão, considerando as alterações no balanço de carbono, transpiração, mortalidade arbórea, e diferenças baseadas em espécies nas respostas à seca, e vulnerabilidade ao fogo. Evidências da resposta das florestas à seca em geral baseiam-se em observações de processos florestais durante secas naturais. Entretanto, inusitadamente para qualquer região, três experimentos de manipulação de umidade do solo em grande escala foram desenvolvidos na Amazônia durante o Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA). Esses experimentos estão fornecendo novos testes da resposta modelada dos ecossistemas de floresta chuvosa nos níveis de seca que estão além dos limites da variação climática recente, mas em consonância com alguns cenários climáticos futuros. Uma comparação e análise dos primeiros resultados que emergem desses experimentos são o cerne deste capítulo e são usadas para resumir uma perspectiva dos riscos de seca das florestas chuvosas amazônicas, e suas respostas, durante o século vinte e um.

## 2. BACKGROUND

### 2.1. *Seca Futura?*

Duas linhas principais de evidências sugerem que a seca sobre a região Amazônica pode se tornar mais frequente e mais severa durante este século. Primeiro, a seca episódica tem sido associada à ocorrência do El-Niño Oscilação Sul (ENOS), causado pelo aquecimento do Oceano Pacífico tropical leste, e mais recentemente, em 2005, pelo aquecimento atípico do Oceano Atlântico tropical norte, em comparação com o sul [Cox *et al.*, 2008; Marengo *et al.*, 2008]. Futuros aumentos nas concentrações de gases de efeito estufa juntamente com reduções das emissões globais de aerossóis podem aumentar a probabilidade de eventos de seca similares aos de 2005 [Cox *et al.*, 2008] e possivelmente também eventos de ENOS [Timmermann *et al.*, 1999]. De modo mais geral, com respeito à mudança climática ao longo do século vinte e um, o conjunto de dados multimodelares (MMD) usado no Quarto Relatório de Avaliação do IPCC projetou uma média anual de aquecimento na Amazônia de 1,8° a 5,1°C ao longo deste século, resultando em reduções da precipitação em algumas partes da Amazônia central e oriental, especialmente na estação seca [IPCC Working Group I, 2007]. Em análise recente envolvendo 23 modelos MMD, Malhi *et al.* [2008] relataram que 20% a 70% dos modelos concordam com a previsão de reduções substanciais de precipitação na estação seca sobre a Amazônia, com as maiores probabilidades de seca no leste da região.

Segundo, é provável que a mudança no uso da terra venha a exacerbar os efeitos do aquecimento climático. A conversão disseminada de floresta em pastagem e agricultura deve reduzir a precipitação na região por meio de efeitos diferenciados na transferência do calor latente e sensível [Werth e Avissar, 2002; Chagnon et Bras, 2005; Costa *et al.*, 2007; Nobre *et al.*, 1991] e por meio do aumento da carga regional de aerossol atmosférico poderá causar reduções na precipitação [IPCC Working Group I, 2007]. De modo geral, esses resultados podem levar a um aumento na frequência de eventos extremos em escala de tempo sazonal e interanual, e uma mudança secular, em escalas de tempo decadais, e a força de qualquer mudança será profundamente influenciada pela mudança no uso da terra.

## 2.2. Modelagem dos Impactos da Seca

As estimativas do impacto da seca nas florestas amazônicas têm sido feitas, historicamente, com dados de campo limitados, o que contribui para incertezas nas estimativas das concentrações futuras de CO<sub>2</sub> atmosférico global [Meir et al., 2006; IPCC Working Group I, 2007; Huntingford et al., 2009]. Análise recente da distribuição bioclimática da vegetação natural da Amazônia no presente e o resultado preditivo de 19 modelos de circulação global (MCGs) sugerem que é mais provável que a mudança climática no século vinte e um produza condições mais secas, mais apropriadas à floresta sazonal na Amazônia oriental [Malhi et al., 2009], embora as condições edáficas possam, na realidade, favorecer uma transição para floresta degradada ou para um sistema estruturalmente similar a uma savana. Por outro lado, impactos menores podem ocorrer sobre a vegetação presente no oeste da Amazônia [Malhi et al., 2009]. Com base em modelo de vegetação com diversos cenários climáticos futuros, Sampaio et al. [2007] propõem uma variação similar, embora mais extrema, de mudanças de floresta para savana subsequentemente ao aquecimento e ressecamento climáticos. Em ambos os casos, esses cenários em escalas temporais decadais e seculares foram baseados em alguma forma de resposta à seca da vegetação em “equilíbrio”. Na realidade, a resposta da vegetação atual será determinada (rápida e gradativamente) por múltiplos processos ecológicos e físicos, conforme admitido pelos mesmos autores.

Por outro lado, modelos da dinâmica da vegetação com base no processo têm estrutura para capturar a ecologia relevante, permitindo que as interações entre a superfície terrestre e a atmosfera sejam modeladas continuamente. Entretanto, do ponto de vista computacional, eles têm alto custo e, em última análise, requerem parametrização ecológica baseada em observação [Prentice e Lloyd, 1998; Meir et al., 2008]. As primeiras previsões do colapso substancial da Amazônia em resposta ao aquecimento e seca emergiram de um Modelo de Vegetação Global Dinâmica (DGVM) e foram desenvolvidas em escala de tempo decadal-centenária, com representações relativamente simplistas da estrutura do dossel, processos de solo, e diversidade funcional entre espécies [White et al., 1999; Cox et al., 2000].

Grandes diferenças de parametrização e descrição matemática de processos essenciais de ecossistemas desde então têm sido identificados entre os DGVMs [Dufresne et al., 2002; Meir et al., 2006; Friedlingstein et al., 2006; B. Poulter et al., Managing uncertainty of tropical Amazon dieback, submetido à *Global Change Ecology*, 2009; D. Galbraith et al., Quantifying the contributions of different environmental factors to predictions of Amazonian rain forest dieback in three dynamic global vegetation models (DGVMs), submetidas à *Global Change Biology*, 2009] e enfatizam a necessidade de aperfeiçoamento com utilização de medições e experimentações de campo. Modelos biogeoquímicos e de vegetação, não dinâmicos, mas baseados em processos, também foram usados para avançar a representação do funcionamento da floresta amazônica [Lloyd et al., 1995; Williams et al., 1998; Potter et al., 2004], embora com claras diferenças na descrição de processo [Tian et al., 1998; s e Lloyd, 1998; Foley et al., 2002; Zeng et al., 2005; Meir et al., 2008]. Somente recentemente foram feitas validações detalhadas da resposta modelada à seca e com algum sucesso nas escalas de tempo sazonais e interanuais [Fisher et al., 2007; Baker et al., 2008].

A validação da dinâmica de longo prazo da vegetação é mais difícil porque requer conjuntos de dados em escalas que vão de anos à décadas, representando múltiplos processos ecológicos. Os experimentos multianuais de manipulação de umidade do solo descritos aqui possibilitam um entendimento ímpar sobre alguns dos processos fisiológicos e ecológicos relevantes. Ainda, eles indicam os primeiros passos potenciais para a quantificação dos retardos naturais na mudança na vegetação em função da resistência à seca e características de regeneração de espécie arbórea. Entretanto, a mudança na vegetação sob condições de ressecamento climático é fortemente influenciada pelo fogo e desmatamento. A área queimada do subdossel da floresta durante o ENOS de 1998 ( $2,9 \times 10^6$  ha) foi mais de 10 vezes maior do que durante um ano de precipitação média e duas vezes a área de desmatamento anual [Nepstad et al., 1999; Alencar et al., 2006], embora uma área de 2.800 km<sup>2</sup> tenha sido atribuída a uma manifestação isolada de fogo na seca de 2005 [Aragão et al., 2007]. A probabilidade de ocorrência de fogo é maior em floresta previamente queimada [Cochrane, 2003], e os efeitos de fragmentação do

desmatamento tendem a aumentar enormemente o risco de fogo [Uhl e Kauffman, 1990; Cochrane e Laurence, 2002].

O desmatamento tem demonstrado, reiteradamente, afetar o clima regional, embora os efeitos variem em escala [Werth e Avissar, 2002; Chagnon e Bras, 2005]. Em grande escala, os cenários de desmatamento resultam em reduções modeladas na precipitação e umidade relativa, e em aumentos da temperatura [ex., Hoffmann et al., 2003; Costa et al., 2007]. Aumentos significativos de risco de fogo (20% a 120%) têm sido então associados a cenários de desmatamento parcial e completo [Cardoso et al., 2003]. Embora tenhamos necessidade de entender as respostas da floresta amazônica à seca, as interações entre a seca e ao aumento do risco de fogo precisam também ser consideradas, dado que o fogo pode bem ser o agente que, no contexto do ressecamento climático episódico ou secular, provoca a substituição de uma floresta por savana [Hutyra et al., 2005; Aragão et al., 2007].

### 2.3. Observações do Balanço do Carbono da Floresta Durante a Seca em Toda a Bacia

Estudos de inversão forneceram informações baseadas em observações de grande escala sobre os efeitos da seca na Amazônia. Apesar das limitações desse método [ver Houghton et al., neste volume], uma emissão líquida de CO<sub>2</sub> da região de até 1,5 Pg C a<sup>-1</sup> foi identificada nos períodos secos e quentes durante eventos de ENOS [Bousquet et al., 2000, Rödenbeck et al., 2003, Zeng et al., 2005, ver também Houghton et al., neste volume], embora não seja claro se essas emissões maiores resultam principalmente de mudanças na ciclagem de carbono do ecossistema ou do aumento da ocorrência de fogo [Langenfelds et al., 2002; Meir et al., 2008]. Resultados de modelagem biogeoquímica do ciclo de carbono da floresta foram consistentes com a observação de emissões regionais de CO<sub>2</sub> durante o ENOS [ex., Tian et al., 1998; Foley et al., 2002; Zeng et al., 2005], mas os mecanismos subjacentes a esses resultados modelados mostraram tendência de superestimar o papel da sensibilidade da respiração do solo à temperatura durante a seca [Meir et al., 2008]. Phillips et al. [2009] recentemente relataram observações de longo prazo da produtividade da floresta amazônica em toda a bacia. Esses autores

estimaram um impacto negativo total de 1,2 – 1,6 Pg C em florestas primárias durante a seca de 2005, impulsionado por reduções no crescimento e aumentos (especialmente fragmentados) da mortalidade de árvores. Esse resultado é consistente com a noção de que a produção primária bruta (PPB) diminui sob condições de seca. No entanto, sem medições de processos concomitantes que ocorrem no solo (ex., efluxo de CO<sub>2</sub> do solo), a questão do impacto de curto prazo da seca de 2005 na produtividade líquida do ecossistema (PLE) não é resolvida. [PLE é a diferença entre o carbono fotossintetizado e o respirado por um ecossistema.  $PLE = PPB - R_{eco}$ , ( $R_{eco}$  = respiração total do ecossistema)].

Em suma, a análise de dados atmosféricos e de crescimento arbóreo de toda a bacia destaca a importância de se entender a PLE em diferentes escalas temporais. Essa análise identificou também grandes mudanças no possível funcionamento do ecossistema durante a seca em escala interanual, incluindo reduções na produtividade acima do solo, aumentos da mortalidade em resposta à seca, e sobrevivência diferencial de espécies arbóreas [cf. Engelbrecht, 2007]. Esses dados terão valor inestimável para validar estimativas de crescimento arbóreo resultantes de DGVMs ou modelos de vegetação em escala espacial mais fina, mas, isolados, eles não possibilitam identificar os mecanismos determinantes da troca de CO<sub>2</sub> em grande escala observados durante seca intermitente e severa. [ex., Rödenbeck et al., 2003]. Em particular, tem sido difícil identificar os processos de emissão de CO<sub>2</sub>, em primeiro lugar porque os termos da respiração em geral são insuficientemente quantificados [Meir et al., 2008] e, segundo, porque os aumentos de ocorrências de fogo identificados durante o ENOS ou seca de 2005 [Nepstad et al., 1999; Aragão et al., 2007] são difíceis de quantificar em termos de emissões de CO<sub>2</sub> [van der Werf et al., 2004].

### 2.4. Observações em Escala de Parcela

Algumas das primeiras medições de covariância de vórtices turbulentos na Amazônia que quantificaram os ciclos hidrológico e de carbono da floresta em escala de alguns quilômetros quadrados sugeriram pouca sazonalidade na capacidade de troca de carbono da floresta chuvosa [Grace et al., 1995]. Entretanto, embora não universais, os

efeitos da seca sazonal na PLE desde então têm sido observados em algumas florestas da Amazônia, com mudanças observadas na fotossíntese bruta, respiração e transpiração ao longo dos sítios que diferem em sazonalidade, permitindo novos entendimentos sobre a base funcional da resposta [Malhi et al., 1998; Carswell et al., 2002; Saleska et al., 2003; Vourlitis et al., 2005; ver da Rocha et al., neste volume; Saleska et al., neste volume; da Rocha et al., 2009].

De modo bastante particular, a manipulação da umidade do solo em campo experimental possibilita a separação dos efeitos de determinantes ambientais que co-variam naturalmente sob outras condições (i.e., variáveis edafo-atmosféricas) daqueles processos determinantes da PLE, tendo o potencial para produzir um conhecimento importante sobre as respostas dos processos às secas estendidas e de curto prazo. Três desses experimentos de campo foram desenvolvidos no âmbito do LBA, todos no leste da Amazônia, região ameaçada pela seca. Um forte déficit de umidade foi imposto em área de 1 hectare de floresta madura em dois sítios experimentais, nas Reservas da Floresta Nacional de Caxiuanã (próxima a Portel, Estado do Pará) e Tapajós (próxima a Santarém, Estado do Pará) [Nepstad et al., 2002; Fischer et al., 2007; Meir et al., 2008], e em um terceiro sítio, o estresse hídrico da estação seca foi reduzido através da irrigação de parcelas de 0,04 ha em floresta de regeneração secundária perto de Castanhal, Estado do Pará [Vasconcelos et al., 2004].

O restante deste capítulo trata principalmente de como os resultados desses experimentos contribuem para o nosso entendimento dos impactos da seca na floresta chuvosa amazônica, principalmente em relação à ciclagem de carbono e água, mas inclui também a emissão de outros gases traço como o CH<sub>4</sub>, NO, N<sub>2</sub>O e isopreno. Onde possível, fizemos uma primeira comparação dos resultados experimentais ainda emergentes. Três perguntas foram elaboradas: (1) O que descobrimos sobre o impacto da seca em escalas de tempo sazonais a interanuais? (2) O que descobrimos sobre o impacto em escalas de tempo multianuais a decadais? (3) De que modo o impacto combinado de fogo e seca influenciam o risco de perda disseminada da floresta em favor de tipos vegetacionais de menor estatura, tais como savana ou floresta degradada?

### 3. EXPERIMENTOS DE MANIPULAÇÃO DA UMIDADE DO SOLO EM CAXIUANÃ, TAPAJÓS E CASTANHAL

A diversidade de espécies é substancial (>150 – 200 espécies por ha<sup>-1</sup>) nas florestas maduras em Caxiuanã e Tapajós, enquanto apenas quatro espécies arbóreas (=70% de troncos) dominam a regeneração da floresta em Castanhal. A biomassa em pé é muito maior nos sítios de floresta chuvosa (aproximadamente 300 t ha<sup>-1</sup> em Caxiuanã, 240 t ha<sup>-1</sup> em Tapajós, e 50 t ha<sup>-1</sup> em Castanhal) [Baker et al., 2004; Vasconcelos et al., 2004; Brando et al., 2008]. As alturas dos dosséis da floresta chuvosa são similares, entre 30–40 m, enquanto a altura da floresta secundária em Castanhal é de aproximadamente 5 m [Coelho et al., 2004]. Os solos em Caxiuanã e Tapajós são Oxissolos altamente lixiviados, e em Castanhal é um Latossolo distrófico amarelo. Em Caxiuanã, o lençol freático está a uma profundidade de 15 – 20 m; em Tapajós, a composição do perfil do solo é mais rica em argila e muito mais profundo (60 – 80% de argila; >100 m de profundidade); e em Castanhal, o solo é raso e concrecionário, com alto conteúdo de areia (20% argila, 74% areia). A precipitação anual em Caxiuanã, Tapajós e Castanhal é de aproximadamente 2.300, 2.000 e 2.500 mm a<sup>-1</sup>, respectivamente. Outras descrições dos sítios são fornecidas por outros trabalhos [Davidson, 1992; Nepstad et al., 2002; Ruivo et al., 2003; Fisher et al., 2007; Vasconcelos et al., 2004]. O método de exclusão física da chuva que penetra o dossel (“throughfall exclusion” (TFE)) foi replicado em Caxiuanã e Tapajós usando aproximadamente seis mil painéis de plástico de 4,5 m<sup>2</sup> e calhas colocadas a 2 m acima do solo. A infraestrutura permitiu remover aproximadamente 50% da precipitação incidente [Nepstad et al., 2002; Fisher et al., 2007] (Tabela 1) e foi instalada no início de 2000 em Tapajós e em 2002 em Caxiuanã. Cada experimento abrangeu 1 hectare de floresta “controle” (não manipulada). A grande escala da manipulação foi necessária devido à substancial extensão lateral das raízes de grandes árvores à superfície. A replicação do tratamento em ambos os sítios foi limitada por recursos financeiros, mas as medições para calibração do pré-tratamento foram feitas em todas as parcelas para possibilitar replicação ao longo do tempo [Davidson et al., 2004]; o método utilizado nesses experimentos segue o desenho de outros experimentos não replicados de manipulação de

ecossistema em grande escala [ex., *Likens et al.*, 1970], cuja eficácia é reconhecida, especialmente onde os efeitos de grandes tratamentos são esperados [*Hurlbert*, 2004]. Os perímetros das parcelas da TFE foram entrincheirados a 1 – 2 m de profundidade para evitar a entrada horizontal de água do solo adjacente normalmente molhado, e os perímetros da parcela controle foram também entrincheirados para evitar interferência nos efeitos do tratamento. As medições de solo e planta foram feitas a mais de 20 m para dentro do limite perimetral de cada parcela para também evitar interferência nos efeitos do tratamento. O manejo dos experimentos foi similar, exceto no Tapajós, onde os painéis foram removidos durante o pico da estação seca, mas em Caxiuanã esse procedimento não foi adotado devido ao risco constante de tempestade no final da estação seca [*Carswell et al.*, 2002]. A liteira foi manualmente devolvida ao solo sob o painel onde caía. O acesso total ao dossel deu-se por meio de torres de 40 m instaladas em todas as parcelas, que também serviram para a instalação de estações climatológicas automáticas nos sítios. O acesso principal ao solo foi propiciado por quatro poços por parcela, escavados até uma profundidade máxima de 10 m em Caxiuanã e 14 m em Tapajós.

**Tabela 1.** Precipitação Total Incidente de Cada Ano de Tratamento de Seca na Estação Seca (Painéis removidos) e Estação Chuvosa (Painéis instalados)<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Aproximadamente 50% da precipitação incidente foi excluída quando os painéis estavam instalados; esses volumes estão apresentados entre parênteses.

O experimento de irrigação em Castanhal foi planejado para remover o estresse de umidade da estação e teve início em 1999 [*Vasconcelos et al.*, 2004]. A área da parcela era de 20 m x 20 m (0,04 ha); quatro parcelas replicadas foram usadas para comparação com a vegetação irrigada e não perturbada; as parcelas adjacentes foram colocadas a 10 m de distância umas das outras e uma sub-parcela de 10 m x 10 m foi inserida em cada parcela principal de 0,04 ha e usada para medições. Um tratamento adicional de remoção de liteira foi também implantado em Castanhal, mas não é objeto deste capítulo. A irrigação no nível do solo foi feita por meio de uma microfita perfurada a cada 2 m; a água era aplicada a uma taxa de aproximadamente 5 mm d<sup>-1</sup> durante 30 minutos

durante a estação seca. A quantidade de irrigação era definida de modo a repor aproximadamente a evapotranspiração diária estimada regionalmente (660 mm – 790 mm) [*Jipp et al.*, 1998; *Vasconcelos et al.*, 2004]. A disponibilidade de umidade da superfície do solo foi medida em todas as parcelas, e a estatura relativamente pequena da vegetação permitiu acesso ao sub-bosque para medições do potencial hídrico foliar [*Fortini et al.*, 2003].

#### 4. IMPACTOS SAZONAIS A INTERANUAIS DA SECA

##### 4.1. Umidade do Solo e Seu Suprimento às Plantas

A mudança na umidade do solo, em relação à floresta adjacente não perturbada (controle), foi o principal parâmetro experimentalmente manipulado em cada experimento. A infraestrutura do experimento de TFE em Caxiuanã e Tapajós resultou em reduções de disponibilidade de água à planta (ADP) de 80 mm a 200 mm a 3 m de profundidade na camada superior do solo) (Tabela 1 e Figura 1a) [*Fisher et al.*, 2007; 2008; *Brando et al.*, 2008], enquanto a irrigação em Castanhal conseguiu remover quase completamente a limitação de umidade da estação [*Vasconcelos et al.*, 2004]. Uma forte sazonalidade ficou evidente na ADP nos experimentos de TFE, e a taxa de diminuição da umidade do solo foi maior nos primeiros 1 – 3 anos em Caxiuanã do que no Tapajós.

**Figura 1.** (a) Água disponível para as plantas (ADP) durante as estações chuvosas e secas nas parcelas controle (símbolos preenchidos) e exclusão da chuva que penetra o dossel (throughfall) (TFE) (símbolos vazados) em ambos os experimentos – Tapajós (círculos) e Caxiuanã (triângulos). O experimento em Caxiuanã começou em 2001, e em Tapajós foi iniciado em 1999 (pré-tratamento). A ADP é a água disponível às plantas entre a capacidade do campo e um potencial de umidade do solo de -1500 kPa. A seta mostra quando a infraestrutura da TFE foi instalada em cada sítio. Os pontos dos dados são derivados de 48 medições quinzenais feitas em cada túnel de acesso ao solo, quatro túneis de acesso por parcela [*Brando et al.*, 2008; *Fisher et al.*, 2007]. (b) Precipitação natural mensal, balanço hídrico do solo, e déficit hídrico anual do solo em Caxiuanã, 1999 – 2004. A ADP máxima em Caxiuanã é ~400 mm de água (a) [*Fisher et al.*, 2008]; sob precipitação normal, o suprimento de umidade do solo é suficiente para suportar a transpiração, mas sob forte seca, a limitação de umidade é provável.

O impacto na ADP da manipulação de incidência de precipitação no solo foi

profundamente alterado pelas propriedades do solo em cada sítio. Em Caxiuanã, a composição argilo-arenosa criou uma capacidade relativamente alta de retenção de umidade por unidade de volume [Carswell et al., 2002; Fisher et al., 2008], e o solo profundo rico em argila em Tapajós reteve reservas substanciais de água principalmente por causa de seu volume excepcional no solo [Nepstad et al., 2002; Belk et al., 2007]. Medições detalhadas das propriedades hidráulicas do solo [ex., Tomasella e Hodnett, 1997] continuam raras na Amazônia, mas a variação nos parâmetros chave do solo que determinam a ADP, potencial hídrico do solo, condutividade hidráulica e conteúdo do volume de umidade pode causar grandes diferenças em toda a bacia no suprimento hídrico às plantas sob estresse de umidade [Fischer et al., 2008]. Do mesmo modo, a estrutura rasa e concrecionária do solo em Castanhal provavelmente contribua para a limitação de umidade da raiz e atividade microbiana durante a estação seca natural [Vasconcelos et al., 2004]. Outros dados do sistema hidráulico do solo através da região são necessários para se calcular satisfatoriamente a ADP para modelagem de atividade vegetacional.

O suprimento de umidade do solo para a folha é também afetado por diferenças entre os sítios observadas nas propriedades do enraizamento. O enraizamento profundo pode ser substancial, permitindo o aumento do acesso à água do solo: foram detectadas raízes a >14 m de profundidade em Tapajós e Caxiuanã, à profundidade máxima aproximada da escavação, 9 m [Nepstad et al., 2004; Fisher et al., 2007]. Da mesma forma que permite a exploração mais completa do perfil do solo, o enraizamento profundo pode também facilitar a redistribuição hidráulica, consequentemente ajudando também a manter a disponibilidade de umidade da rizosfera e a função da planta sob precipitação reduzida, conforme observado em Tapajós em alguns casos [Oliveira et al., 2005]. Dados iniciais não mostraram grandes mudanças na dinâmica da raiz em Tapajós no experimento de TFE [Brando et al., 2008]. Entretanto, respostas nos modos de crescimento radicular em Caxiuanã são parcialmente consistentes com a teoria [Joslin et al., 2000; Schymanski et al., 2008]. À medida que a seca continuou em Caxiuanã, as raízes superficiais (0 – 30 cm) tenderam a aumentar em comprimento por unidade de massa, aumentando assim o volume de

solo explorado [Metcalf et al., 2008]. mas é menos claro o modo como ocorreram as respostas do crescimento radicular em relação às mudanças na distribuição vertical da disponibilidade de umidade no horizonte do solo, e a resposta a essa pergunta terá implicações para a modelagem de resiliência à seca. A variação de espécies nessas propriedades da raiz afeta diferencialmente a aquisição de água entre as espécies e entre os sítios, e a variação na resistência à seca foi também observada na folhagem. As folhas em geral mostram limitação máxima de umidade diária sob alto déficit de umidade atmosférica logo após o meio dia. Medições do potencial hídrico foliar mínimo tolerado pelas espécies arbóreas em Caxiuanã, Tapajós e Castanhal realizadas no início da tarde demonstraram diferenças entre espécies (Tabela 2), embora o valor mínimo medido em ambos os sítios de TFE fosse similar (-3,2 e -2,7 MPa, respectivamente), o que indica uma possível tolerância máxima à limitação de umidade nas áreas de florestas chuvosas da Amazônia oriental. A condutividade hidráulica do tronco não pareceu ser o limitador maior do suprimento de água à folha com baixa ADP no solo, mas diferenças nesse parâmetro com base em espécies foram também observadas em Caxiuanã [Fisher et al., 2006], influenciando potencialmente outras diferenças com base em espécies observadas na resistência à limitação de umidade do solo [cf. Franks et al., 2007].

Em suma, diferenças substanciais nas propriedades do solo em cada sítio experimental influenciaram fortemente o estoque de água no solo e seu suprimento às raízes de plantas sob a seca. Os resultados da TFE de Tapajós e Caxiuanã também destacaram mecanismos que mostram tolerância à seca em termos de raiz, tronco e propriedades hidráulicas da folha. A variação entre as espécies arbóreas nessas respostas à seca, inclusive evidência adicional de assimilação direta de orvalho por duas espécies no experimento de Tapajós (G. Cardinot et al., manuscrito em revisão, 2009), sugere prováveis diferenças de sobrevivência sob seca em escalas de tempo multianuais ou decadais.

**Tabela 2.** Potencial Mínimo de Água Foliar (Min  $\psi_f$ ). Medições de Três Espécies nos Experimentos TFE de Caxiuanã e Tapajós e o Experimento de Irrigação de Castanhal<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Abreviações são C, Caxiuanã; T, Tapajós; Cs, Castanhal.

<sup>b</sup> Valores para T e C são obtidos de árvores nas parcelas do experimento de TFE, e os valores de Cs são de espécies do subdossel (dados de Fisher et al. [2006], Fortini et al. [2003], e G. Cardinot et al., manuscrito em revisão, 2009).

#### 4.2. Estrutura do Dossel e Produtividade

Embora algumas espécies arbóreas de savana apresentem fenologia decídua ou semi-decídua [Furley et al., 1992], essa estratégia é relativamente incomum em florestas chuvosas, onde o índice de área foliar (IAF, m<sup>2</sup> área foliar por m<sup>2</sup> na unidade de área do solo) se mantém constante sob variação climática normal. Há alguma evidência no solo para os aumentos de IAF na estação seca [Carswell et al., 2002] e albedo [Culf et al., 1995] mas, independentemente de como isso possa afetar o funcionamento da floresta, parece que a ADP pode frequentemente ser mantida pelas árvores da floresta por meio de extensivos, e às vezes excepcionalmente profundos, sistemas radiculares [Nepstad et al., 1994; Bruno et al., 2006]. Entretanto, sob restrição de umidade excessiva na variação climática normal, temos um entendimento insuficiente sobre os limites do acesso à umidade pelas árvores da floresta. Os experimentos de TFE então fornecem um modo direto de determinar os limiares de ADP que podem produzir mudanças na produtividade do dossel, IAF, e vulnerabilidade ao fogo.

**Figura 2.** Variação no índice de área foliar (IAF) durante os experimentos de TFE em Caxiuana e Tapajós. O IAF é expresso como o quociente de (IAF da parcela de TFE)/(IAF da parcela controle). O IAF em floresta não perturbada em ambos os sítios é de 5-6 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>. A seta denota quando a infraestrutura de TFE foi instalada em cada sítio. (IAF foi medido usando um Li2000 (Licor, EUA) em 100 pontos fixos [Brando et al., 2008; Fisher et al., 2007; Metcalfe et al., manuscrito submetido, 2009]).

O IAF em ambos os sítios mostrou-se resistente ao déficit de umidade do solo imposto artificialmente por cerca de um ano após a instalação da infraestrutura do experimento de TFE, permanecendo entre 5 e 6 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>. Após 12 meses, e uma redução da ADP de cerca de 150 – 200 mm, o IAF diminuiu a 70% - 80 % dos valores controle (e originais) de cada sítio (Figura 2), e essa redução se manteve subsequentemente por mais três anos de TFE (Brando et al., 2008, D. B. Metcalfe et al., Impacts of experimentally imposed drought on leaf respiration and morphology in an Amazon rain forest, submetido à *Functional Ecology*, 2009). Entretanto, os padrões de produção de liteira

diferiram entre os sítios, talvez refletindo, parcialmente, as diferenças de respostas de comunidades arbóreas à limitação de umidade. Em Caxiuana, a liteira na parcela da TFE diminuiu nos primeiros 12 meses após a instalação da TFE e permaneceu mais baixa do que a floresta não perturbada ao longo das estações secas seguintes. Na parcela de Tapajós, e em Castanhal sob irrigação, a serapilheira não mudou significativamente e durante os primeiros 2 a 3 anos de manipulação de chuva suas taxas ficaram bem próximas às taxas de fluxo de liteira da floresta controle (Figura 3). Entretanto, aumentos observados na massa foliar por unidade de área durante a seca experimental também contribuíram substancialmente para as mudanças no IAF em Caxiuana e Tapajós [cf. Wright et al., 2006; Metcalfe et al., manuscrito submetido, 2009; Tohver et al., dados não publicados, 2007]. Por fim, mudanças nas taxas de “turnover” foliar e os impactos temporários de eventos de mortalidade após três anos ou mais (dados não mostrados) podem ajudar a explicar os padrões de queda de liteira ao longo de prazos mais longos em Tapajós e Castanhal [Brando et al., 2008; Vasconcelos et al., 2008].

Em suma, a resistência inicial à mudança em IAF durante os primeiros 12 meses de seca do solo em ambos os experimentos de TFE foi seguida por reduções substanciais em IAF de 20% - 30% nos dois anos seguintes, e isso se manteve subsequentemente. A queda de liteira na estação seca diminuiu em Caxiuana com relação à floresta não perturbada, mas a seca e a irrigação artificiais tiveram apenas pequenos efeitos sobre a queda de liteira em Tapajós e Castanhal. Os impactos da seca sobre a fisiologia e estrutura do dossel da floresta foram também examinados com o uso de produtos de sensoriamento remoto [Asner et al., 2004; Saleska et al., 2007; Huete et al., 2008, ver também Saleska et al., neste volume]. Permanece não claramente definido se esses dados podem ser usados para quantificar com confiabilidade as mudanças na produtividade durante a seca, mas os experimentos de TFE mostram uma forma de especificar modelos para testar tais estimativas. As consequências da redução de IAF nas alterações da capacidade de troca gasosa e vulnerabilidade ao fogo estão consideradas abaixo.

#### 4.3. Emissões de Gases Traço do Solo



O fluxo de CO<sub>2</sub> do solo (“respiração do solo”,  $R_s$ ), compreende o maior fluxo respiratório único do ciclo de carbono terrestre e deriva da respiração combinada de componentes heterotróficos (microbiano, da fauna) e autotróficos (raiz) da comunidade biológica do solo [Trumbore, 2006; ver também Trumbore e de Camargo, neste volume]. A  $R_s$  foi medida nos três experimentos, juntamente com medições de NO, N<sub>2</sub>O e CH<sub>4</sub> em Tapajós e Castanhal.

**Figura 3.** Queda de liteira sazonal ( $\pm$ SE) em Caxiuanã, Tapajós, e Castanhal, de 1999 a 2004. As setas denotam quando o experimento de TFE ou tratamentos de irrigação foram instalados. Os dados são derivados de 20 coletores de liteira (1 m<sup>2</sup>) por parcela; o material da liteira foi coletado quinzenal ou mensalmente em cada sítio [Brando et al., 2008; Vasconcelos et al., 2008; Meir et al., manuscrito em preparação, 2009].

Consistente com a expectativa biofísica [Howard, 1979; Meir et al., 2008], as quedas sazonais de  $R_s$  sob umidade reduzida do solo foram observadas amplamente nas florestas chuvosas da América Latina [Davidson et al., 2000; Schwendenmann et al., 2003]. Embora a manipulação experimental da umidade do solo tenha produzido uma forte baixa do  $R_s$  nos dois primeiros anos em Caxiuanã (em >20%, equivalente a >2 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>; Figura 4) [Sotta et al., 2007], a resposta de  $R_s$  à temperatura foi pequena e não significativa [Sotta et al., 2007]. Depois de 3 – 4 anos, o  $R_s$  na parcela de TFE de Caxiuanã permaneceu mais baixo do que no solo da floresta sem exclusão de chuva, embora, de modo geral, as diferenças de  $R_s$  entre parcelas tenham se mostrado menores, talvez devido ao aumento das taxas de respiração de raiz na estação chuvosa na porção da TFE [Metcalf et al., 2007]. Em Castanhal, a diferença em  $R_s$  entre solo irrigado e não perturbado atingiu o grau máximo durante as estações secas, e o  $R_s$  anual em parcelas irrigadas foi de 13% a 27% maior do que em parcelas (mais secas) não perturbadas [Vasconcelos et al., 2004]. Por outro lado, em Tapajós, embora os fluxos brutos não fossem incomuns em magnitude, o  $R_s$  foi similar entre as parcelas de TFE e controle ao longo do experimento, mesmo após 5 anos de tratamento de TFE [Davidson et al., 2008]. Esse resultado foi surpreendente dada a variação sazonal de ADP em Tapajós, e o acompanhamento próximo de  $R_s$  com a ADP sazonal no sítio de TFE em Caxiuanã (Figuras 1 e 4). A similaridade em  $R_s$  entre as parcelas de TFE e controle em Tapajós está

consistente com a similaridade no total de queda de liteira e as idades derivadas de radiocarbono de carbono respirado de ambas as parcelas. Isso sugeriu que as grandes profundidades incomuns do solo e do enraizamento em Tapajós explicam a manutenção não prevista de fluxos normais de  $R_s$  sob seca, embora o aumento de mortalidade radicular e decomposição na parcela de TFE podem também ter sido responsáveis [Brando et al., 2008; Davidson et al., 2008]. Outra possível explicação é que o papel da redistribuição hidráulica tenha sido subestimado. Por exemplo, se ocorreu a recuperação noturna do conteúdo de umidade da rizosfera em Tapajós, mas não foi detectada por reflectômetros no domínio temporal, [Nepstad et al., 2002; Oliveira et al., 2005], então a respiração heterotrófica deve ter continuado nas raízes e rizosfera, respectivamente, mantendo o  $R_s$  relativamente alto mesmo com baixa ADP medida na parcela de TFE, embora o modo como (ou se) o  $R_s$  e PPB foram afetados diferencialmente por tais níveis de disponibilidade de umidade na rizosfera permaneça não explorado em Tapajós.

**Figura 4:** Meses a partir do início do tratamento

**Figura 4.** A respiração do solo (efluxo de CO<sub>2</sub> do solo,  $R_s$ ) em Caxiuanã, Tapajós, e Castanhal. As parcelas de TFE ou irrigadas (triângulos cinza) estão pontilhadas em oposição as parcelas controle (círculos pretos preenchidos) em cada sítio. As medições foram feitas por análise de gás infravermelho com colares instalados permanentemente. Os dados apresentados como médias mensais  $\pm$  SE ( $n=20$  em Caxiuanã e Tapajós,  $n=12$  em Castanhal), com as manipulações experimentais de umidade do solo foram iniciadas no mês 0. Inserção: a relação entre o potencial de umidade do solo e  $R_s$  de Caxiuanã. Os dados são de Vasconcelos et al. [2004], Sotta et al. [2007], e Davidson et al. [2008]. Inserção de Sotta et al. [2007], reimpressa com permissão de Wiley-Blackwell.

As emissões de NO, N<sub>2</sub>O e CH<sub>4</sub> foram também medidas em Tapajós e Castanhal. Os efeitos da limitação de umidade em cada um seguiram a expectativa biofísica [Foster et al., 2007], embora as emissões de NO tenham se mostrado mais resistentes à mudança do que o esperado. No experimento de TFE em Tapajós, as emissões de N<sub>2</sub>O diminuíram, e o consumo de CH<sub>4</sub> aumentou em solos com baixa disponibilidade de umidade. De maneira consistente, a irrigação em Castanhal produziu efeitos reversos nos fluxos dos dois gases traço; os solos de textura fina e a história de regeneração secundária desse sítio foram associados aos fluxos em geral mais baixos

[Vasconcelos et al., 2004]. As emissões de NO não foram alteradas pela irrigação em Castanhal e não aumentaram substancialmente no TFE de Tapajós até que a disponibilidade de umidade do solo se tornasse muito baixa, um resultado também atribuído parcialmente à textura do solo nesse sítio [Vasconcelos et al., 2004; Davidson et al., 2008]. Depois da remoção permanente do tratamento de TFE por cinco anos em Tapajós, Davidson et al. [2008] relataram um retorno de todos os fluxos de solo de gases traço aos níveis do pré-tratamento de TFE e argumentaram que os efeitos do tratamento da seca observados em Tapajós muito provavelmente refletiram mudanças na aeração do solo e não no suprimento de substrato.

Em suma, a manipulação experimental quantificou a forte influência da umidade do solo sobre o  $R_s$  em dois dos três experimentos (em Caxiuanã e Castanhal). Esses resultados demonstraram a importância fundamental da limitação de umidade na temperatura nos processos de respiração durante a seca, o que é consistente com observações em outros sítios da região, e contradizem pressupostos anteriores de modelagem amplamente empregados [Tian et al., 1998; Zeng et al., 2005; Peylin et al., 2005]. A manutenção de  $R_s$  relativamente alta em solo com baixo conteúdo de umidade observada na parcela de TFE em Tapajós, possivelmente explicada pelo perfil excepcionalmente profundo do solo, serve para ressaltar a existência de variação espacial nas respostas da seca ao longo da bacia, embora outras emissões de gases traço de NO, N<sub>2</sub>O e CH<sub>4</sub> relacionadas à seca tenham respondido à disponibilidade reduzida de umidade do solo, como esperado, com reduções temporárias de emissões de CH<sub>4</sub> e N<sub>2</sub>O e aumentos na produção de NO sob severa limitação de umidade.

#### 4.4. Risco de Fogo

Uma das maneiras mais óbvias pelas quais a seca afeta a inflamabilidade de florestas tropicais é através de mudanças temporárias no microclima do sub-bosque: condições mais secas e quentes aumentam o risco de fogo [Alencar et al., 2004], 2006]. Mas, menos óbvios são os efeitos indiretos e duradouros da seca sobre a inflamabilidade da floresta através da ADP reduzida [Nepstad et al., 1999, 2001, 2004]. À medida que a ADP atinge déficits suficientemente grandes para induzir a

abscisão de folha, a radiação que penetra no dossel da floresta aumenta, causando a elevação da temperatura do ar próximo ao chão [Uhl e Kauffman, 1990]. Esse processo acelera a taxa de ressecamento de combustível fino (ex., folhas e pequenas copas), um dos melhores indicadores de inflamabilidade florestal [Hoffmann et al., 2003].

As reduções observadas de IAF em ambos os experimentos de TFE foram suficientes para aumentar a inflamabilidade da floresta nas parcelas de TFE. Com base no IAF e em modelo de precipitação desenvolvido a partir de incêndios experimentais produzidos no entorno do experimento de TFE em Tapajós [Ray et al., 2005], foram calculadas as probabilidades diárias de propagação de fogo em ambas as parcelas, do TFE e controle, do experimento em Tapajós, de julho de 2000 a dezembro de 2004 [equação (1), Figura 5]. Foram geradas duas simulações: uma, na qual tanto a precipitação quanto o IAF variaram, e outra, em que a precipitação foi mantida a zero enquanto o IAF não estava reduzido.

$$P = 1 - \frac{1}{1 + e^{5.35 - 0.3 * cwp - 0.13 * CH - 0.36 * LAI}} \quad (1)$$

onde cwp é a soma da precipitação no tempo ( $t$ ) em dias e a precipitação cumulativa no tempo ( $t - 1$ ) x 0,5; CH é a altura do dossel (mantida constante); e LAI (IAF) é o índice mensal de área foliar.

Durante a estação seca de 2002, a probabilidade máxima de propagação do fogo ( $P$ ) na floresta controle foi de 0,27, enquanto no TFE, a parcela  $P$  foi de 0,47. Esse aumento na suscetibilidade ao fogo ocorreu especialmente após o pulso de mortalidade arbórea, três anos depois da instalação da infraestrutura de TFE. Ao simular a inflamabilidade da floresta baseada somente no microclima do sub-bosque, partimos do pressuposto de que as cargas de combustível fino não limitariam a propagação do fogo, embora tenha sido observado que o aumento do material lenhoso bruto resultante da maior mortalidade teria aumentado a intensidade do fogo.

**Figura 5.** Probabilidade de propagação de fogo nas florestas de TFE de Tapajós (cinza) e florestas controle (preto). As linhas pretas e cinzas representam onde a precipitação medida foi estabelecida em zero, de modo que o IAF está determinando a inflamabilidade da floresta. A probabilidade de propagação do

fogo é calculada usando a equação (1) e os dados do experimento de TFE [Ray et al. 2004].

Em resumo, o tratamento experimental da seca aumentou substancialmente a suscetibilidade da floresta ao fogo, mesmo no curto prazo (Figura 5), convertendo a floresta de um estado em que o fogo parecia improvável a um estado em que seria provável na presença das fontes apropriadas de ignição. O risco de fogo aumenta acentuadamente, portanto, sob períodos prolongados de seca, e isso tem implicações para o estoque e emissões de carbono de longo prazo [van der Werf et al., 2004]. O declínio de IAF nos dois experimentos de TFE e, particularmente, a alta mortalidade em Tapajós significam que as retroalimentações positivas entre seca e fogo podem ser mais fortes do que se supunha anteriormente.

## 5. IMPACTOS DE MÉDIO E LONGO PRAZO DA SECA: RESPOSTAS NA FISIOLOGIA E MORTALIDADE

Respostas fisiológicas à seca, observadas em curto prazo, têm impactos em longo prazo, mais notadamente pelos impactos negativos sobre o crescimento e mortalidade. A morte de árvore libera carbono para o reservatório de decomposição, liberando emissões futuras de CO<sub>2</sub> para a atmosfera e, na falta de reposição por recrutamento e regeneração, a produção primária líquida e a transpiração de modo geral declinam, enquanto o risco de fogo sobe.

McDowell et al. [2008] apresentam uma revisão de respostas fisiológicas de plantas à seca [Tardieu e Simonneau, 1998] e fazem uma distinção entre plantas sob limitação de umidade, que exercem forte controle estomatal para manter o potencial hídrico da folha acima de um valor mínimo (“isohidria”), e aquelas que exercem menos controle estomatal de transpiração, dependendo do fornecimento de água contínuo do solo (“anisohidria”). Sob forte limitação de umidade (e alta tensão), a transpiração do tronco pode se romper (embolizar) e, se isso acontecer em uma grande extensão, é possível que ocorra falha hidráulica, causando a morte da planta [Tyree e Sperry, 1988; West et al., 2008]. Plantas anisohídricas exercem controle mínimo estomatal sob limitação de umidade e, portanto, apresentam risco de mortalidade por falha hidráulica sob seca

severa, a menos que o risco seja reduzido, por exemplo, com a construção de canais resistentes de xilema. Por outro lado, as plantas isohídricas reduzem o risco de falha hidráulica com o fechamento estomatal, embora o risco não seja totalmente evitado, e outros termos de resistência no caminho hidráulico solo-atmosfera possam também se alterar [Franks et al., 2007]. O fechamento estomatal pode levar a altas temperaturas da folha, redução do ganho fotossintético de carbono e, sob seca prolongada, produzir o aumento do risco de mortalidade devido à inanição do metabolismo por déficit de carbono (principalmente a respiração) e/ou aumento da suscetibilidade a ataque patogênico.

Medições do potencial hídrico da folha no experimento de TFE de Caxiuanã foram consistentes com as respostas isohídricas das árvores à seca [Fisher et al., 2006]. Esse modo de resposta proposto é também consistente com: (1) declínios das taxas de produção primária bruta (PPB) e crescimento do tronco depois do tratamento de TFE [Fisher et al., 2007; Brando et al., 2008]; (2) a resistência inicial à mortalidade observada ao longo dos primeiros dois anos de seca experimental em Caxiuanã e Tapajós [Nepstad et al., 2007; A. C. L. Costa et al., manuscrito em preparação, 2009]; e (3) observações pantropicais da média de pequenos aumentos na mortalidade após eventos de ENOS nas três últimas décadas (o aumento médio da mortalidade após um evento de ENOS ao longo de 45 parcelas de floresta tropical foi de 1,2%) [Meir et al., 2008].

Ainda consistente com a noção de que a isohidria pode ser comum às árvores de florestas chuvosas que não estão adaptadas às secas severas de longo prazo, a resistência à mortalidade deu lugar a aumentos substanciais de mortalidade após 2 a 3 anos de tratamento de TFE [Nepstad et al., 2007; Brando et al., 2008], possivelmente como resultado da inanição provocada pela falta de carbono. O experimento de TFE do Tapajós revelou taxas de mortalidade ambientais altamente variáveis (1% – 3%) em ambas as parcelas, TFE e controle, e isso foi então seguido de mortalidade excepcionalmente alta (9% de árvores com dap >10 cm) após três anos de seca experimental [Nepstad et al., 2007; Brando et al., 2008]. No quarto e quinto anos da seca experimental em Tapajós, a mortalidade baixou para apenas um pouco acima dos níveis ambientais (relativamente altos), mas um

ano após a retirada da infraestrutura de TFE em Tapajós, a mortalidade subiu novamente a 7%, o que sugere impactos de longo prazo e possivelmente em espécies específicas. Indicações de uma correlação entre diferenças de espécies quanto ao controle estomatal e mortalidade em Tapajós [Ehleringer et al., 2004] sustentam também a noção de variação específica de espécies quanto ao risco de mortalidade durante a seca [cf. Fisher et al., 2006] (ver Tabela 2), e o aumento de regeneração de espécies do sub-dossel durante o quarto e quinto anos, facilitado pelos impactos na mortalidade do dossel, também terá influência na variação das respostas baseadas em espécies em Tapajós [Brando et al., 2008]. A influência imediata do aumento de mortalidade nas emissões de CO<sub>2</sub> pode ser menor durante a seca por causa da limitação de dessecação na matéria orgânica em degradação [Meir et al., 2008], embora o efeito de pulsos tão fortes da mortalidade arbórea na produção primária do ecossistema seja menos claro porque a mortalidade reduz o IAF enquanto aumenta simultaneamente a disponibilidade de radiação dentro do dossel. Entretanto, no longo prazo, a mortalidade claramente libera um valor substancial de carbono para a atmosfera mediante a degradação de necromassa adicional. Se o alto pulso de mortalidade observado no experimento de TFE de Tapajós depois de 3 anos de seca (5,4 Mg C ha<sup>-1</sup>) [Brando et al., 2008] ocorresse amplamente em toda a região, ele representaria uma grande emissão líquida liberada para a atmosfera. Embora a mortalidade no Tapajós tenha caído de 2% a 4% nos dois anos após o tratamento de TFE [Brando et al., 2008], a biomassa viva removida durante esse evento isolado de mortalidade representou até 8,5 anos de crescimento acima do solo sob precipitação normal [Nepstad et al., 2007].

Os resultados dos experimentos de TFE são consistentes com relatos observacionais recentes sobre efeitos de seca natural nas árvores da floresta amazônica. Por exemplo, após o evento da seca severa de 2005, as observações de crescimento arbóreo em 55 parcelas de 1-ha distribuídas através da Amazônia demonstraram reduções induzidas por seca no crescimento de tronco (principalmente de grandes árvores) e aumentos significativos, mas espacialmente fragmentados, de mortalidade [Phillips et al., 2009]. A seca de 2005 na Amazônia foi menos severa ou menos prolongada do que a limitação de umidade do solo

imposta nos experimentos de TFE e compreendeu impactos climáticos adicionais de temperatura, umidade atmosférica e radiação; entretanto, Phillips et al. [2009] estimaram uma redução geral do crescimento acima do solo de 5,3 Mg ha<sup>-1</sup>, além de um aumento substancial de mortalidade associada às emissões de carbono. A variação espacial em escala regional da mortalidade observada durante 2005 dependeu de diferenças no clima, tipo de solo, e espécies, com maior tendência à mortalidade de espécies com densidade lenhosa mais baixa [Phillips et al., 2009]. Tal variação espacial na resposta à seca foi também evidente em um levantamento pantropical de recentes impactos do ENOS na mortalidade [Meir e Grace, 2005; Meir et al., 2008]. Considerados juntamente com evidências das diferenças de espécies na fotossíntese, crescimento e reprodução a partir dos experimentos de TFE [Ehleringer et al., 2004; Fisher et al., 2006; Brando et al., 2006], esses resultados implicam resistência inicial, mas espacialmente variável, à limitação de umidade do solo no curto prazo, seguida por aumento de mortalidade e prováveis alterações na composição da comunidade arbórea à medida que o rigor da seca se aprofunda e se estende.

Os efeitos de longo prazo (multianuais a decadais) da seca na produtividade líquida do ecossistema (PLE) não estão bem delimitados por nenhum conjunto de dados atuais, mas podem conter surpresas. Conforme observado nos experimentos de TFE e em outros lugares, reduções na produção primária (PPB) e  $R_g$  são prováveis, e o aumento da mortalidade e incidência de fogo aumentarão as perdas de carbono para a atmosfera. Entretanto, observações recentes de aumentos significativos de médio prazo (5 anos) da respiração foliar no experimento de TFE em Caxiuanã [Meir et al., 2008; Metcalfe et al., manuscrito submetido, 2009] sugerem emissões foliares adicionais não previstas de CO<sub>2</sub> durante a seca, mesmo após correções de temperatura. Embora anteriormente não considerado nos cálculos de PLE, esse efeito foi relatado relativamente a outras árvores submetidas à baixa precipitação [Turnbull et al., 2001; Wright et al., 2006] e, assim como reduz a PLE, pode também aumentar o risco de mortalidade por meio do excessivo metabolismo das reservas de carbono. Outros processos não previstos de resposta à seca precisam ser considerados no futuro, inclusive o

potencial de mudanças das emissões de isopreno, atualmente um pequeno componente do ciclo de carbono [Pegoraro *et al.*, 2004], em ataques patogênicos, conhecidos por serem substanciais durante estresse de seca em outros ecossistemas florestais [Ayers e Lombardero, 2000] e na atividade fúngica do solo [Meir *et al.*, 2006].

## 6. MODELAGEM DE IMPACTOS DA SECA DO SÉCULO VINTE E UM NAS FLORESTAS CHUVOSAS AMAZÔNICAS

### 6.1. Efeitos de Curto-Prazo: Sazonal a Interanual

Apesar da possível descoberta de novas respostas à seca de longo prazo, a correta caracterização dos processos fisiológicos em escalas de tempo sazonais ou interanuais é necessária para interpretar os efeitos de anomalias climáticas como o ENOS ou a seca de 2005 na Amazônia, e para fornecer a base para previsões substanciais de modelo.

Os experimentos de TFE simularam reduções de precipitação similares a de um severo ENOS, como o evento de 1997/1998 [Meir *et al.*, 2008], mas os resultados estão apenas começando a ser incorporados às estruturas de modelagem de vegetação. Fisher *et al.* [2007] simularam com sucesso os efeitos da manipulação de TFE de Caxiuana na PPB, especificando um modelo detalhado de solo de múltiplas camadas e fisiologia de dossel [Williams *et al.*, 1996] usando medidas do experimento de TFE das propriedades hidráulicas do solo, capacidade fotossintética e biogeoquímica da folha e IAF, e dados meteorológicos (Figura 6). A troca gasosa foi validada em escala foliar e de dossel usando condutância estomatal independente em escala foliar [Fisher *et al.*, 2006] e medições de fluxo de seiva em tronco de árvore [Fisher *et al.*, 2007]. A análise demonstrou que a PPB e a transpiração em Caxiuana não são limitadas pelo fornecimento de umidade sob variação climática normal [ver Saleska *et al.*, neste volume], mas a limitação mais severa de umidade impôs fortes restrições à transpiração e à PPB. A transpiração diminuiu de 30% a 40% ( $300 - 418 \text{ mm a}^{-1}$ ) e a PPB de 13% a 14% ( $4,0 - 4,3 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ) durante os primeiros dois anos de seca experimental em Caxiuana [Fisher *et al.*, 2007]. Mudanças em IAF e

propriedades hidráulicas (e não biogeoquímicas) foram os principais parâmetros determinantes: a máxima condutância estomatal foliar diminuiu mais de 50% e a resistência hidráulica abaixo do solo aumentou mais de 10 vezes. Combinado com mudanças na respiração heterotrófica e autotrófica [Meir *et al.*, 2008], o impacto da seca na PLE provavelmente seja bem equilibrado e mais próximo de zero do que as grandes emissões previstas em análises de modelos anteriores aos efeitos na PLE da seca do ENOS de 1997/1998 [ex., Tian *et al.*, 1998; Zeng *et al.*, 2005; Peylin *et al.*, 2005].

Modelos de resolução mais baixa têm também sido usados para simular impactos da seca amazônica. Potter *et al.* [2004] usaram o modelo Carnegie Ames Stanford Approach (CASA) para quantificar o funcionamento de ecossistemas florestais durante a seca e produzir simulações parcialmente geradas com dados de sensoriamento remoto. Nesse trabalho, a  $R_s$  mostrou-se mais sensível à umidade do que em análises de modelos anteriores e, em um desenvolvimento subsequente, o sinal espectral do dossel à seca em Tapajós foi também incorporado com sucesso [Asner *et al.*, 2004], oferecendo uma perspectiva futura para a detecção de estresse de seca observada do espaço. Recentemente, o desenvolvimento da terceira geração do modelo de ecossistema SiB [Sellers *et al.*, 1986], Baker *et al.* [2008] incorporou nova profundidade de solo e propriedades de enraizamentos de Tapajós [Oliveira *et al.*, 2005; Lee *et al.*, 2009], juntamente com uma função para  $R_s$  na resposta sazonal de umidade do solo observada em um sítio separado, próximo ao experimento de TFE em Tapajós [Saleska *et al.*, 2003].

**Figura 6.** A resposta modelada à precipitação normal e ao tratamento de TFE pela PPB e condutância (estomatal) do dossel ao vapor de água, em Caxiuana: precipitação incidente (topo); condutância estomatal em escala de dossel (meio), e PPB (abaixo). Os círculos abertos denotam floresta sob tratamento de TFE; círculos sólidos denotam floresta controle. Extraído de Fisher *et al.* [2007], reimpresso com permissão de Wiley-Blackwell.

A nova formulação do modelo replicou com sucesso as medidas de variação sazonal da troca de carbono floresta-atmosfera feita por covariância de vórtices turbulentos em Tapajós. Somente com a combinação de vários mecanismos recentemente observados, foi possível simular corretamente por meio desse modelo a sazonalidade na troca de

carbono [Baker et al., 2008]. Entretanto, para a obtenção correta do suprimento mecânico de água, o ideal seria começar com as propriedades hidráulicas do solo parametrizadas corretamente, conforme salientado por Harris et al. [2004] relativas ao sítio na Amazônia central, próximo a Manaus [cf. Fisher et al., 2008]. Se a reformulação bem sucedida do SiB por Baker et al. [2008] incluiu ou não uma representação de parâmetros hidráulicos não está claro, mas isso poderia influenciar fortemente a modelagem de ADP e a troca de gases de conteúdos com baixo índice de umidade do solo, e reforçar a importância dos esforços para a validação, em andamento, dos dados do modelo.

## 6.2. Efeitos de Prazos Mais Longos

Em escalas de tempo mais longas (décadas a centenas), foi necessário derivar os impactos fisiológicos no metabolismo do carbono da floresta dos aumentos, no século 21, do estresse de seca, temperatura e concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico a partir de princípios fisiológicos e de medições realizadas ao longo de períodos mais curtos [Betts, 2004]. Em recente revisão, Lloyd e Farquhar [2008] argumentaram que o efeito positivo da concentração elevada de CO<sub>2</sub> atmosférico na fotossíntese poderá compensar quaisquer impactos negativos de aquecimento concomitante, e isso provavelmente irá equilibrar em favor de um impacto positivo na PLE. Além disso, a tendência da maioria das plantas de reduzir a condutância estomatal sob alta concentração de CO<sub>2</sub> torna possível as reduções de perda hídrica pela transpiração sem diminuir a assimilação de carbono, e assim ainda aumentar a resistência da vegetação à seca climática. Entretanto, permanecem incertezas sobre as estimativas da transpiração, uma vez que, sob seca e/ou aquecimento, uma atmosfera mais seca irá impor uma maior demanda atmosférica por evaporação com potencial de produzir, por outro lado, taxas mais elevadas de evapotranspiração [Salazar et al., 2007], independentemente de reduções na condutância estomatal. A respiração da planta [Meir et al., 2001] parece, agora, mais apta a se adaptar às temperaturas mais elevadas [Atkin e Tjoelker, 2003; Atkin et al., 2008], e isso pode criar resistência à seca por meio do uso reduzido das reservas de carbono da planta. Mas, é ainda incerto

se as respostas da condutância estomatal à concentração elevada de CO<sub>2</sub> de longo prazo permanecerão ou não similares às medições de curto prazo e, qualquer que seja o caso, a economia do carbono de árvores e ecossistemas poderá ainda ser influenciada por mudanças no IAF e pela resposta da respiração foliar à seca [Atkin e Macherel, 2009; Meir et al., 2008]. É claro que, ao longo de escalas de tempo tão longas, qualquer resistência à seca baseada na fisiologia da planta pode também ser forte e negativamente influenciada por ataque patogênico ou de praga [Ayers e Lombardero, 2000; Meir et al., 2006], ou por um aumento da frequência de eventos climáticos extremos [IPCC Working Group I, 2007].

A incorporação de muitas dessas respostas aos modelos de vegetação que operam ao longo de períodos de tempo para simular mudança na vegetação está ainda em estágio inicial [Meir et al., 2006; Ostle et al., 2009]. Entretanto, a análise dos mecanismos específicos de resposta da seca especificada em diferentes modelos de dinâmica da vegetação global (DGVMs) identificou a necessidade de correções de algumas representações do processo. Os riscos de mortalidade recentemente quantificados de secas naturais e mais severas [Nepstad et al., 2007; Meir et al., 2008; Phillips et al., 2009] não foram ainda incorporados às estruturas atuais de modelagem e requerem estruturas específicas de modelos ou parametrização [Moorcroft, 2006]. Além disso, existem diferenças entre os vários DGVMs na alocação de carbono fixado em componentes de ecossistemas acima e abaixo do solo, e isso tem impacto significativo na resposta da *R<sub>s</sub>* ao aquecimento climático e, conseqüentemente, às mudanças na PLE [Dufresne et al., 2002]. Novo entendimento dos processos de alocação do carbono [ver Malhi et al., neste volume] deverá elucidar essa questão mais adiante. Mais surpreendentemente, Galbraith et al. (manuscrito submetido, 2009), que analisam três DGVMs amplamente usados [Cox et al., 2000; Levy et al., 2004; Sitch et al., 2003], mostraram que a “resposta ao colapso” da vegetação amazônica [Cox et al., 2000; Sitch et al., 2008] é mais fortemente dependente de respostas específicas da temperatura da respiração e fotossíntese do que de efeitos diretos da limitação de umidade, apesar de outras evidências observacionais de adaptação da respiração da planta à temperatura [Atkin e

Tjoelker, 2003] e dos efeitos de seca resumidos aqui. Portanto, o desafio agora é incorporar corretamente a variação dos efeitos da limitação de umidade observada aos DGVMs e a outras estruturas de modelagem de vegetação. Alcançar o equilíbrio correto entre o efeito tampão da seca dos componentes do ecossistema acima e abaixo do solo e representá-los na escala correta irá requerer uma interação nos dois sentidos entre provedores de dados e modeladores. Esse trabalho irá melhorar a modelagem das interações entre a vegetação e a atmosfera durante a seca. Mas, para entender os efeitos como um todo de seca nas florestas chuvosas amazônicas são também necessárias outras ligações externas aos modelos de risco de fogo e mudança no uso da terra.

### 6.3. Seca e Fogo

Mudanças na cobertura vegetal devido ao ressecamento e aquecimento climático foram previstas usando análises de modelo da dinâmica e equilíbrio da vegetação [Oyama e Nobre, 2003; Salazar et al., 2007; Sitch et al., 2008], mas nenhuma dessas simulações parece ser realista sem a inclusão do risco de fogo. Retardos no desenvolvimento da vegetação natural sob mudança climática fora do nicho essencial de muitas espécies arbóreas podem ocorrer porque as árvores são grandes, resistentes e são organismos de vida longa. Entretanto, o fogo tem o potencial de substituir a floresta por savana ou grama, reduzindo drasticamente esses retardos e acelerando rapidamente as taxas naturais de mudanças na vegetação induzidas pelo clima.

As redes de retroalimentações positivas entre aquecimento e ressecamento climático, desmatamento, fragmentação florestal, e fogo foram descritas em detalhes anteriormente [Nepstad et al., 1999, 2001; Soares-Filho, 2006], e o setor sudeste da Amazônia parece mais vulnerável à perda florestal, à medida que o alto risco de seca e as altas taxas de desmatamento se sobrepõem [Malhi et al., 2008]. Entretanto, os modelos dinâmicos integrados de clima, risco de fogo, vegetação e desmatamento ainda não progrediram suficientemente [Nepstad et al., 2008]. Em estudo anterior, Golding e Betts [2008] demonstraram risco de fogo substancialmente elevado em toda a região para 2020, com 50% da região atingindo “alto” risco de fogo em 2080. Essa análise superimpôs cenários

de desmatamento [Soares-Filho et al., 2006; van Vuuren et al., 2007] e um modelo simples [um índice de risco de incêndio florestal (IRI), parametrizado na Austrália] [Noble et al., 1980; Hoffmann et al., 2003] em uma análise de modelo climático por ensemble usando o HADCM3 que incorporou a resposta vegetacional de modo simplificado por meio de conjuntos de parâmetros alterados do MCG [Golding e Betts, 2008]. O próximo passo desse processo será a incorporação de estimativas de inflamabilidade e de respostas da vegetação a partir de dados de TFE e de outros dados observacionais em uma estrutura completamente funcional da vulnerabilidade ao fogo no MCG e DGVM.

O modelo IRI desenvolvido na Austrália por Betts [2008] não considera a vulnerabilidade do sub-bosque da floresta ao fogo, um precursor frequente de eventos de fogo em todo o dossel das florestas amazônicas [Nepstad et al., 2001]. Portanto, os resultados dos experimentos de TFE (Figura 5) provavelmente indiquem uma maior vulnerabilidade ao fogo do que especificado pelo modelo IRI: sob cenários de seca mais forte ou desmatamento maior, o componente biofísico do risco de perda de floresta estimado por Betts et al. [2008] pode vir a ser considerado conservativo. Entretanto, o risco futuro de fogo é também fortemente dependente da natureza da governança ambiental em regiões de floresta por causa de seu impacto no desmatamento e de outros modos de mudança no uso da terra [Malhi et al., 2009]. Nesse sentido, parece haver espaço para otimismo. Em particular, o potencial para mitigar o risco de fogo e degradação florestal por meio de mecanismos locais e regionais de governança cresce rapidamente em algumas partes da Amazônia [Nepstad et al., 2006; Soares-Filho et al., 2006]. A possibilidade de contribuição de acordos nacionais e internacionais que permitam e auxiliem a sustentabilidade financeira do uso da terra com base em pagamentos para os serviços prestados pelos ecossistemas florestais [Mitchell et al., 2008; Daily et al., 2009] pode ainda reduzir o risco de perda florestal associada à seca, e assim retardar ou evitar alguns dos cenários mais extremos de “colapso” que foram modelados para a região.

## 7. CONCLUSÕES

A seca na Amazônia não pode ser representada por um único parâmetro, e as tendências atuais de modelagem estão prosseguindo em direção à uma representação do conjunto de mudanças no clima, vegetação, solo, fogo e uso da terra que mapeiam esse termo. A rede observacional do LBA enriqueceu a nossa capacidade de especificar tais estruturas de modelagem. Os experimentos de manipulação descritos aqui fazem parte dessa rede e compreendem um meio importante pelo qual podemos testar a base mecanicista de processos ecológicos relevantes, bem como validar fluxos brutos de ecossistemas mensurados, e assim propiciar confiança nas previsões de modelos de cenários futuros.

A validação da representação de processos em modelos em escalas temporais multianuais ou mais longas tem se tornado cada vez mais importante, e o valor de dados experimentais de longo prazo tem sido também cada vez mais reconhecido [Sitch *et al.*, 2008]. Com a combinação de resultados experimentais aqui resumidos e dados observacionais de toda a bacia, um quadro dos impactos da seca na vegetação amazônica está começando a emergir. Esse entendimento precisa ser incorporado à próxima geração de DGVMs e atualmente pode ser resumido conforme segue: (1) Resistência do funcionamento da floresta chuvosa à seca sazonal é plausível na maioria das localidades, especialmente em sítios climaticamente marginais. (2) Mesmo diante de seca severa, tais como a imposta pelo experimento de TFE, é provável que ocorra um grau surpreendente de resistência, embora tenham sido observados aumentos de mortalidade em áreas espacialmente fragmentadas durante a seca de 2005. No curto prazo, embora as respostas da PPB, transpiração, respiração, e IAF ocorram durante períodos de forte limitação de umidade de até 24 meses, a PLE como um todo pode apresentar apenas ligeira alteração. (3) Como a seca severa se estende por 3 a 5 anos ou mais, a mortalidade aumenta visivelmente, e as diferenças de espécies podem emergir em termos de perda, sobrevivência, reprodução, e regeneração, com impactos negativos substanciais na PLE e transpiração, e aumentos substanciais da vulnerabilidade ao fogo. (4) Em escalas de tempo mais longas, a nossa habilidade de deter consideravelmente o ritmo e a forma de qualquer

ponto limiar causado pela seca ao funcionamento da floresta está limitada pela disponibilidade de dados, mas o aumento do risco associado à seca significa que as mudanças no tipo de vegetação em escalas decadais ou mais longas dependerão tanto das atividades humanas como do clima.

Novos resultados estão ainda emergindo dos três experimentos de manipulação de umidade do solo em Caxiuanã, Tapajós e Castanhal. A exclusão de chuva em Tapajós foi agora interrompida e os processos que governam a recuperação da seca estão em análise [ex., Davidson *et al.*, 2008]; em Caxiuanã e Castanhal, os tratamentos experimentais continuam. A possibilidade de obtenção de conjuntos de dados de longo prazo oferecida por esses experimentos representa um caminho poderoso e sem paralelo pelo qual podemos começar a entender o modo como a seca em escala multianual e decadal produzirá impactos na composição das espécies, vulnerabilidade e propriedades de troca gasosa da vegetação amazônica.

O ciclo padrão de 3 ou 5 anos de apoio financeiro à ciência é insuficiente para tratar completamente as questões ecológicas desse tipo, e embora isso tenha sido reconhecido no âmbito do LBA e outros [Hobbie *et al.*, 2003], a questão do apoio aos estudos ecológicos de longo prazo é urgente e precisa ser tratada mais amplamente. À medida que os experimentos, dados e análises de modelos forem estendidos, alguns dos desafios chave que emergem para a ciência provavelmente incluam pelo menos algumas das seguintes perguntas:

1. Qual é o conjunto mínimo de propriedades de enraizamento e de profundidade do solo requerido para modelar adequadamente a vegetação e a função do solo durante a seca [Woodward e Osborne, 2000; Bruno *et al.*, 2006; Metcalfe *et al.*, 2008]?

2. De que modo as sensibilidades hidráulica e biogeoquímica da planta podem ser representadas com precisão em grande escala, inclusive sua influência na mortalidade de árvore [Fisher *et al.*, 2006, 2007; McDowell *et al.*, 2008]?

3. De que modo a respiração vegetacional e microbiana pode ser representada em curtas e longas escalas de tempo sob condições de



aquecimento e ressecamento climático? [Trumbore, 2006; Meir et al., 2008]

4. Os riscos de mortalidade e alterações do rendimento produtivo podem ser modelados para se prever mudanças nas propriedades vegetacionais e composição de espécies sob seca [Brando et al., 2008; Meir et al., 2008; Phillips et al., 2009]?

5. Quais são as sensitividades dos componentes da PLE e a alocação da produção líquida primária à ADP e temperatura [Brando et al., 2008; Galbraith et al., manuscrito submetido, 2009]?

6. Podemos modelar a regeneração decorrente da seca, e quanto tempo leva a regeneração [Brando et al., 2008]?

7. De que modo a mudança no uso da terra no século vinte e um, incidência de fogo e seca interagem para afetar o funcionamento da floresta chuvosa ou a transição de floresta chuvosa para diferentes tipos de vegetação [Soares-Filho et al., 2006; Betts et al., 2008]?

*Agradecimentos.* Agradecemos às várias agências de fomento pela iniciação e continuidade do apoio financeiro à pesquisa em todos os três sítios de 1999 a 2009: LBA, Brasil; NERC, Reino Unido; 5th Framework Programme da UE; NASA, EUA; NSF, EUA; CNPq, Brasil. Agradecemos também aos institutos responsáveis pela manutenção das reservas de cada sítio e pela permissão e apoio a este trabalho: MPEG, Belém, Pará; Santarém, Pará; UFRA, Castanhal, Pará. Um grande número de alunos foi treinado nos níveis de graduação, mestrado e doutorado durante o desenvolvimento dos três experimentos. Agradecemos ao LBA por disponibilizar o apoio a esse treinamento.

## REFERÊNCIAS

Alencar, A., D. Nepstad, and M.D.V. Diaz, (2006), Forest understory fire in the Brazilian Amazon in ENSO and non-ENSO years: Area burned and committed carbon emissions. *Earth Interact.* 10, Art No. 6.

Alencar, A.A.C., L.A. Solorzano, and D.C. Nepstad (2004), Modeling forest understory fires in an eastern Amazonian landscape. *Ecol. Appl.* 14, S139-S149.

Aragão, L.E.O.C., Y. Malhi, R.M. Roman-Cuesta, S. Saatchi, L.O. Anderson, and Y.E. Shimabukuro (2007), Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Geophys. Res. Lett.*, 34.

Asner, G.P., D. Nepstad, G. Cardino et al. (2004), Drought stress and carbon uptake in an Amazon forest measured with spaceborne imaging spectroscopy. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 101, 6039-6044.

Atkin, O.K., and D. Macherel (2008), The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. *Ann. Bot.* 103 (4), 581- 597, doi: 10.1093/aob/mcn094.

Atkin, O.K., and M.G. Tjoelker (2003), Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Tr. Pl. Sci.* 8, 343-351.

Atkin, O. K., L. J. Atkinson, R. A. Fisher, C. D. Campbell, J. Zaragoza-Castells, J. W. Pitchford, F.I. Woodward, and V. Hurry (2003), Using temperature-dependent changes in leaf scaling relationships to quantitatively account for thermal acclimation of respiration in a coupled global climate-vegetation model, *Global Change Biol.*, 14,2709-2726.

Ayers, M.P., and M.J. Lombardero (2000), Assessing the consequences of global change for forest disturbances for herbivores and pathogens. *Tot. Sci. Env.* 262, 263-286.

Baker, I.T., L. Prihodko, A.S. Denning, M. Goulden, S. Miller, and H.R. Da Rocha (2008), Seasonal drought stress in the Amazon: Reconciling models and observations. *J. Geophys. Res.-Biogeosci.*, 113.

Baker, T.R., O.L. Phillips, and Y. Malhi et al. et al., (2004), Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Glob. Ch. Biol.*, 10 (2004), 1-18, doi: 10.1111/j.1529-8817.2003.00751.x

Belk, E.L., D. Markewitz, T.C. Rasmussen, E.J.M. Carvalho, D.C. Nepstad, and E.A. Davidson (2008), Modeling the effects of throughfall reduction on soil water content in a Brazilian Oxisol under a moist tropical forest. *Water Resour. Res.*, 44, 7, W07701.

Betts, R., and N. Golding (2008), Fire risk in Amazonia due to climate change in the HadCM3 climate model: Potential interactions with deforestation. *Glob. Biogeochem. Cyc.*, 22, GB4007, doi:10.1029/2007GB003166

Bousquet, P., P. Peylin, P. Ciais, C. Le Quéré, P. Friedlingstein, P.P. Tans (2000), Regional changes in carbon dioxide fluxes of land and oceans since 1980. *Science*, 290, 1342-1346.

Brando, P.M., D.C. Nepstad, E.A. Davidson, S.E. Trumbore, D. Ray, and P. Camargo (2008), Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. *Phil. Trans.Roy. Soc.B*, 363, 1839-1848.

Brando, P., D. Ray, D. Nepstad, and G. Cardinot et al. et al., (2006), Effects of partial throughfall exclusion on the phenology of *Coussarea racemosa* (Rubiaceae) in

- an east-central Amazon rainforest, *Oecologia* 150, 181-189.
- Bruno, R.D., H.R. Da Rocha, H.C. De Freitas, M.L. Goulden, and S.D. Miller (2006), Soil moisture dynamics in an eastern Amazonian tropical forest, *Hydrol. Proc.*, 20, 2477-2489.
- Cardoso, M. F., G. C. Hurtt, B. Moore, C. A. Nobre, and E. Prins (2003), Projecting future fire activity in Amazonia *Global Change Biol.*, 9, 656-669, doi:10.1046/j.1365-486.2003.00607.x.
- Carswell, F.E., A.L.Costa, M. Palheta, Y. Malhi, P. Meir, J. de PR Costa, M.L. Ruivo, L. do SM Leal, J.M.N. Costa, and R.J. Clement (2002a), Seasonality in CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O flux at an eastern Amazonian rain forest, *J. Geophys. Res.*, 107, 8076.
- Carswell, F.E., A.L. Costa, M. Palheta, Y. Malhi, P. Meir, J. de PR Costa, M.L. Ruivo, L. do SM Leal, J.M.N. Costa, and R.J. Clement (2002b), Seasonality in CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O flux at an eastern Amazonian rain forest, *J. Geophys. Res.*, 107, 8076.
- Chagnon, F.J.F., R.L. Bras (2005). Contemporary climate change in the Amazon. *Geophys. Res. Lett.*, 32, Art. No. L13703.
- Cochrane, M. A. (2003), Fire science for rainforests, *Nature*, 421, 913-919.
- Coelho, R. F. R., D. G. Zain, I. S. Miranda, and J. M. Tucker (2004), Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará, *Acta Amazonica*, 33, 563-582.
- Christensen, J.H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, I. Held, R. Jones, R.K. Kolli, W.T. Kwon, and R. Laprise (2007), IPCC *Reg. Clim. Proj.*, 847-940.
- Cochrane, M.A., and W.F. Laurance (2002), Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests, *J. Trop. Ecol.*, 18, 311-325.
- Coelho, R.F.R., D.G. Zarin, I.S. Miranda, and J.M. Tucker (2004), Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará, *Acta Amazon*, 33, 563-582.
- Costa, M.H., S.N.M. Yanagi, P. Souza, A. Ribeiro, and E.J.P. Rocha (2007), Climate change in Amazonia caused by soybean cropland expansion, as compared to caused by pastureland expansion, *Geophys. Res. Lett.*, 34 (4).
- Cox, P.M., P.P. Harris, C. Huntingford, R.A. Betts, M. Collins, C.D. Jones, T.E. Jupp, J.A. Marengo, and C.A. Nobre (2008), Increasing risk of Amazonian drought due to decreasing aerosol pollution, *Nature*, 453, 212-215.
- Cox, P.M., R.A. Betts, C.D. Jones, S.A. Spall, and I.J. Totterdell (2000), Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model, *Nature*, 408, 184-187.
- Culf, A.D., G. Fisch, and M.G. Hodnett (1995). The albedo of Amazonian forest and ranchland. *J. Climate*, 8, 1544-1554.
- Daily, G.C., S. Polasky, J. Goldstein, and P.M. Kareiva et al. *et al.*, (2009), Ecosystem services in decision making: time to deliver, *Front Ecol. Environ.*, 7, 21-28, doi:10.1890/080025.
- da Rocha, H. R., A. O. Manzi, and J. Shuttleworth (2009)' Evapotranspiration, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi:10.1029/2008GM000744, this volume.
- Davidson, E. A., F. Y. Ishida, and D. C. Nepstad (2004), Effects of an experimental drought on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest, *Global Change Biol.*, 10, 708-730.
- Davidson, E.A. (1992), Sources of nitric oxide and nitrous oxide following wetting of dry soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 56, 95-102.
- Davidson, E. A., L.V. Verchot, J.H. Cattanio, I.L. Ackerman, and J.E.M. Carvalho (2000), Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia, *Biogeochemistry*, 48, 53-69.
- Davidson, E.A. et al. *et al.*, (2008), Trace gas emissions Tapajos 5 years, *Glob. Ch. Biol.*, 14, 2582-2590.
- Dufresne, J.L. et al. *et al.*, (2002). On the magnitude of positive feedback between future climate change and the carbon cycle. *Geophys. Res. Lett.*, 29, 1405.
- Ehleringer, J.R., J.P. Ometto, F.Y. Ishida, and L.A. Martinelli et al. *et al.*, (2004), The Third International Conference of the Large-Scale Biosphere Atmosphere Program, [ftp://lba.cptec.inpe.br/presentations/LBA-III-Conference-July2004-Brasilia/July28,2004/S15/12\\_7%20Ehleringer%20Stable%20isotope%20analyses.pdf](ftp://lba.cptec.inpe.br/presentations/LBA-III-Conference-July2004-Brasilia/July28,2004/S15/12_7%20Ehleringer%20Stable%20isotope%20analyses.pdf)
- Engelbrecht, B.M.J., L.S. Comita, R. Condit, T.A. Kursar, M.T. Tyree, B.L. Turner, and S.P. Hubbell (2007), Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests, *Nature*, 447, 80-82.
- Fisher, R.A., M. Williams, A.L. 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 modelling analyses from a throughfall exclusion experiment, *Glob. Ch. Biol.*, 13, 2361-2378.
- Fisher, R.A., M. Williams, M. de Lourdes Ruivo, A.L. Costa, and P. Meir (2008) Evaluating climatic and soil water controls on evapotranspiration at two Amazonian rainforest sites, *Agric. For. Met.*, 148, 850-861.
- Fisher, R., M. Williams, R. Lobo do Vale, A.C. Lola da Costa, and P. Meir (2006) Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential, *Plant, Cell Env.*, 29, 151-165.
- Foley, J.A., A. Botta, M.T. Coe, and M.H. Costa, (2002), El Niño-Southern oscillation and the climate, ecosystems and rivers of Amazonia, *Glob. Biogeochem. Cyc.*, 16, 1-17.
- Fortini, L.B., S.S. Mulkey, D.J. Zarin, S.S. Vasconcelos and C.R.J.D. Carvalho (2003), Drought constraints on leaf

- gas exchange by *Miconia ciliata* (Melastomataceae) in the understory of an eastern Amazonian regrowth forest stand, *Am. J. Bot.*, *90*, 1064–1070.
- Forster, P., V. Ramaswamy, and P. Artaxo et al. et al., (2007), Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing, *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*, edited by S. Solomon et al. et al., 129–234, Cambridge University Press, Cambridge, UK/New York USA.
- Franks, P.J., P.L. Drake, and R.H. Froend (2007), Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance, *Plant Cell Env.*, *30*, 19–30.
- Friedlingstein, P., L. Bopp, P. Rayner, and P.M. Cox et al. et al., (2006), Climate-carbon cycle feedback analysis: results from the C4MIP model intercomparison. *J. Climate*, *19*, 3337–3353.
- Furley, P.A., J. Proctor, J.A. Ratter (1992), *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*, Chapman & Hall, London.
- Golding, N., and R. Betts (2008), Fire risk in Amazonia due to climate change in the HadCM3 climate model: Potential interactions with deforestation, *Global Biogeochem. Cycles*, *22*, GB007, doi:10.1029/2007GB003166.
- Grace, J., J. Lloyd, J. McIntyre, A.C. Miranda, P. Meir, H.S. Miranda, C. Nobre, J. Moncrieff, J. Massheder, Y. Malhi (1995), Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia, 1992 to 1993, *Science*, *270*, 778
- Harris, P., C. Huntingford, P.M. Cox, J.H.C. Gash and Y. Malhi (2004). Effect of soil moisture on canopy conductance of Amazonian rainforest. *Agric. For. Met.*, *122*, 215–227.
- Hobbie, J.E., S.R. Carpenter, N.B. Grimm, J.R. Gosz, T.R. Seastedt (2003), The US Long Term Ecological Research program, *BioScience*, *53*, 21–32.
- Hoffmann, W.A., W. Schroeder, and R.B. Jackson (2003) Regional feedbacks among fire, climate, and tropical deforestation, *J. Geophys. Res.-Atmos.*, *108*, (11).
- Houghton, R. A., M. Gloor, J. Lloyd, and C. Potter (2009), The regional carbon budget, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi:10.1029/2008GM000718. this volume.
- Howard, P.J.A. (1979) Respiration of decomposing litter in relation to temperature and moisture, *Oikos*, *33*, 457–465.
- Huete, A., K. Didan, W. van Leeuwen, T. Miura, and E. Glenn (2008), MODIS vegetation indices, *Land Remote Sensing and Global Environmental Change: NASA's Earth Observing System and the Science of ASTER and MODIS*.
- Huntingford, C., J.A. Lowe, B.B.B. Booth, C.D. Jones, G.R. Harris and P. Meir P (2009) How large is the effect of model uncertainty in the global carbon cycle compared to model uncertainty in thermal properties of the Earth system when predicting temperature increases by year 2100? *Tellus* *61*, 355–360.
- Hurlbert, S.H. (2004), On misinterpretations of pseudoreplication and related matters: a reply to Oksanen. *Oikos*, *104*, 591.
- Hutyra, L.R., J.W. Munger, C.A. Nobre, S.R. Saleska, S.A.Vieira, and S.C. Wofsy (2005), Climatic variability and vegetation vulnerability in Amazonia, *Geophys. Res. Lett.*, *32*.
- IPCC Working Group | (2007), Regional Climate Projections. In *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, edited by S. Solomon et al., pp. 847–940, Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K.
- Jipp, P.H., Nepstad, D.C., D.K. Cassel, and C. Reis de Carvalho (1998), Deep soil moisture storage and transpiration in forests and pastures of seasonally-dry Amazonia. *Clim. Ch.*, *39*, 395–412.
- Joslin, J.D. , M.H. Wolfe, and P.J. Hanson (2000), Effects of altered water regimes on forest root systems, *New Phyt.*, *147*, 117–129.
- Langenfelds, R.L., R.J. Francey, B.C. Pak, L.P. Steele, J. Lloyd, C.M. Trudinger, and C.E. Allison (2002), Interannual growth rate variations of atmospheric CO<sub>2</sub> and its δ<sup>13</sup>C, δ<sup>2</sup>H, δ<sup>14</sup>C, and δ<sup>18</sup>O between 1992 and 1999 linked to biomass burning, *Glob. Biogeochem. Cyc.*, *16*, 1048.
- Lee, J. E., R. S. Oliveira, T. E. Dawson, and L Fung (2005), Root functioning modifies seasonal climate, *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, *102*, 17,576–17,581.
- Levy, P.E., M.G.R. Cannell, and A.D. Friend (2004), Modelling the impact of future changes in climate, CO<sub>2</sub> concentration and land use on natural ecosystems and the terrestrial carbon sink, *Glob. Env. Ch.-Hum. Pol. Dimens.*, *14*, 21–30.
- Likens, G.E., F.H. Bormann, N.M. Johnson, D.W. Fisher, and R.S. Pierce (1970), Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. *Ecol. Monog.*, *23*–47.
- Lloyd, J., and G.D. Farquhar (2008), Effects of rising temperatures and [CO<sub>2</sub>] on the physiology of tropical forest trees. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, *363*, 1811–1817.
- Lloyd, J., J. Grace, A. C. Miranda, P. Meir, S. C. Wong, B. S. Miranda, I. R. Wright, J. H. C. Gash, and J. McIntyre (1995), A simple calibrated model of Amazon rain forest productivity based on leaf biochemical properties, *Plant Cell Environ.*, *18*, 1129–1145.
- Malhi, Y., A.D. Nobre, J. Grace, B. Kruijt, M.G.P. Pereira, A. Culf, and S. Scott (1998), Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. *J. Geophys. Res.*, *103*, 593–31.

- Malhi, Y., J.T. Roberts, R.A. Betts, T.J. Killeen, W. Li, and C.A. Nobre (2008), Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon, *Science* 319, 169.
- Malhi, Y., L.E.O.C Aragao, D. Galbraith, C. Huntingford, and R.A. Fisher et al. *et al.*, (2009), Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proc. Nat. Acad.Sci.USA*, doi:10.1073\_pnas.0804619106.
- Malhi, Y., S. Saatchi, C. Girardin, and L. E. O. C. Aragão (2009), The production, storage, and flow of carbon in Amazonian forests, *Geophys. Monogr., Ser.*, doi:10.1029/2008GM000779, this volume.
- McDowell, N., W.T. Pockman, and C.D. Allen, et al. *et al.*, (2008), Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phyt.*, 178, 719-739.
- Meir, P., J. Grace and A.C. Miranda (2001), Leaf respiration in two tropical rain forests: constraints on physiology by phosphorus, nitrogen and temperature. *Func. Ecol.* 15, 378-387.
- Meir P. and Grace J. (2005). The response to drought by tropical rain forest ecosystems. In: *Tropical forests and global climate change* (eds. Y Malhi, O Phillips), OUP, Oxford UK.
- Meir, P., P. Cox, J. Grace (2006), The influence of terrestrial ecosystems on climate. *Trends.Ecol.Evol.*, 21, 254-260.
- 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 rainforests. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, 363, 1849-1855.
- Metcalfe, D.B., P. Meir, L.E.O.C Aragao, Y. Malhi, and A.C.L Costa et al. *et al.*, (2007), 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, L. Aragão, A.C.L. da Costa, A.P. Braga, P.H.L. Gonçalves, J. de Athaydes Silva Junior, S.S. de Almeida, L.A. Dawson, and Y. Malhi (2008), The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest, *Plant and Soil*, 311, 189-199.
- Mitchell, A.W., K. Secoy, N. Mardas, M. Trivedi, and R. Howard (2008), Forests Now in the Fight Against Climate Change, *Forest Foresight Report 1.v3*, Global Canopy Programme, Oxford.
- Moorcroft, P.R. et al. *et al.*, (2001), A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED). *Ecol. Monogr.*, 74, 557-586.
- Nepstad, D.C., C.R. de Carvalho, E.A. Davidson, P.H. Jipp, P.A. Lefebvre, G.H. Negreiros, E.D. da Silva, T.A. Stone, S.E. Trumbore, and S. Vieira (1994), The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature*, 372, 666-669.
- Nepstad, D., G. Carvalho, A.C. Barros, A. Alencar, J.P. Capobianco, J. Bishop, P. Moutinho, P. Lefebvre, U.L. Silva, and E. Prins (2001), Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests, *For. Ecol. Manag.*, 154, 395-407.
- Nepstad, D., P. Lefebvre, U.L. Da Silva, J. Tomasella, P. Schlesinger, L. Solorzano, P. Moutinho, D. Ray, and J.G. Benito (2004), Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis, *Glob. Ch. Biol.* 10, 704-717.
- Nepstad, D.C., P. Moutinho, M.B. Dias, E. Davidson, G. Cardinot, D. Markewitz, R. Figueiredo, N. Vianna, J. Chambers, D. Ray, J.B. Guerreiros, P. Lefebvre, L. Sternberg, M. Moreira, L. Barros, F.Y. Ishida, I. Tohver, E. Belk, K. Kalif, and K. Schwalbe (2002), The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *J. Geophys. Res.-Atmos.* 107,(D20), 8085, doi: 10.1029/2001JD000360.
- Nepstad, D. C., P. Lefebvre, U. L. Da Silva J. Tomasella, P. Schlesinger, L. Solorzano, P. Moutinho, D. Ray, and J. G. Benito (2004), Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: A basin-wide analysis, *Global Change Biol.*, 10,704-717.
- Nepstad, D.C., A. Verissimo, A. Alencar, C. Nobre, E. Lima, P. Lefebvre, P. Schlesinger, C. Potter, P. Moutinho, E. Mendoza, M. Cochrane, and V. Brooks (1999), Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature*, 398,505-508.
- Nepstad, D., I. Tohver, D. Ray, P. Moutinho, and G. Cardinot (2007), Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest, *Ecology*, 88, 2259-2269.
- Noble, I. R., A. M. Gill, and G. A. V. Bary (1980), McArthur's fire danger meters expressed as equations, *J. Ecol.*, 5, 201-203.
- Nobre, C.A., P.J. Sellers, and J. Shukla (1991) Amazonian deforestation and regional climate change. *J. Clim.*, 4, 957-988.
- Oliveira, R.S., T.E. Dawson, S.S.O Burgess, and D.C. Nepstad (2005), Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia*, 145, 354-363.
- Ostle, N.J., P. Smith, R. Fisher, and F.I. Woodward et al. *et al.*, (2009), Integrating plant-soil interactions into global carbon cycle models, *J. Ecol.*, (in review).
- Oyama, M.D., and C.A. Nobre (2004), Climatic consequences of a large-scale desertification in northeast Brazil: A GCM simulation study, *J. Clim.*, 17, 3203-3213.
- Pegoraro, E., A. Rey, J. Greenberg, P. Harley, and J. Grace et al. *et al.*, (2004), Effect of drought on isoprene emission rates from leaves of *Quercus virginiana* Mill, *Atmos. Environ.*, 38 (36), 6149-6156.

- Peylin, P., P. Bousquet, C. Le Qu6r6, S. Sitch' P. Friedlingstein, G. McKinley, N. Gruber, P. Rayner, and P. Ciais (2005), Multiple constraints on regional CO<sub>2</sub> flux variations over land and oceans, *Global Biogeochem. Cycles*, 19, GB 1011, doi: 10.1029/2003GB002214
- Phillips, O.L., L.E.O.C Aragao, S.L. Lewis, and J.B. Fisher, et al. *et al.*, (2009), Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest, *Science*, 323, 1344-1347.
- Potter, C., S. Klooster, M. Steinbach, and P.N. Tan, *et al.*, (2004), Understanding global teleconnections of climate to regional model estimates of Amazon ecosystem carbon fluxes, *Glob. Ch. Biol.*, 10, 693-703.
- Prentice, C., and J. Lloyd (1998), C-quest in the Amazon, *Nature*, 396, 619.
- Ray, D. and D. Nepstad, and P. Moutinho (2005), Micrometeorological and canopy controls of fire susceptibility in a forested Amazon landscape, *Ecol. App.*, 15, 1664-1678.
- Rodenbeck, C., S. Houweling, M. Gloor, and M. Heimann (2003), CO<sub>2</sub> flux history 1982–2001 inferred from atmospheric data using a global inversion of atmospheric transport, *Atmos. Chem. Phys*, 3, 1919–1964.
- Ruivo, M., S.B. Pereira, B. Quanz, and P. Meir (2003), Characterization and classification of soils of the LBA experimental sites, Caxiuana, PA. *Revista de Ciencias Agrarias*, 75-85.
- Salazar, L.F., C.A. Nobre, and M.D. Oyama (2007), Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America, *Geophys. Res. Lett.*, 34, L09708, doi:10.1029/2007GL029695.
- Saleska, S.R., K. Didan, A.R. Huete, and H.R. da Rocha (2007), Amazon forests green-up during 2005 drought, *Science*, 318, 612-612.
- Saleska, S.R., S.D. Miller, D.M. Matross, M.L. Goulden, S.C. Wofsy, H.R. da Rocha, P.B de Camargo, P. Crill, B.C. Daube, and H.C. de Freitas (2003), Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science*, 302, 1554-1557.
- Saleska, S., H. da Rocha, B. Kruijt, and A. Nobre (2009), Eco-system carbon fluxes and Amazon forest metabolism, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi: 10.1029/2008GM000728, this volume.
- Sampaio, G., C. Nobre, M.H. Costa, P. Satyamurty, B.S. Soares-Filho, and M. Cardoso (2007), Regional climate change over eastern Amazonia caused by pasture and soybean cropland expansion, *Geophys. Res. Lett.*, 34, L17709.
- Schwendenmann, L., E. Veldkamp, T. Brenes, J.J. O'Brien, and J. Mackensen (2003), Spatial and temporal variation in soil CO<sub>2</sub> efflux in an old-growth neotropical rain forest, La Selva, Costa Rica. *Biogeochemistry*, 64, 111-128.
- Schymanski, S.J., M. Sivapalan, M.L. Roderick, J. Beringer, L.B. Hutley (2008), An optimality-based model of the coupled soil moisture and root dynamics, *Hydrol. Earth Sys. Sci.*, 12, 913-932.
- Sellers, P.J., Y. Mintz, Y.C. Sud, and A. Dalcher (1986), A simple biosphere model (SiB) for use within general circulation models, *J. Atmos. Sci.*, 43, 505-531.
- Sitch, S., B. Smith, and I.C. Prentice, et al. *et al.*, (2003), Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model, *Glob. Ch. Biol.*, 9, 161-185.
- Sitch, S., C. Huntingford, and N. Gedney, et al. *et al.*, (2008), Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs), *Glob. Ch. Biol.*, 14, 25.
- Soares-Filho, B. S., D. C. Nepstad, L. M. Curran, G. C. Cerqueira, R. A. Garcia., C. A. Ramos, E. Voll, A. McDonald, P. Lefebvre, and P. Sphlesinger (2006), Modeling conservation in the Amazon basin, *Nature*, 440, 520-523.
- Sotta, E. D., E. Veldkamp, L. Schwendenmann, B.R. Guimarães, R.K. Paixão, M.L.P. Ruivo, A.C.L Costa, and P. Meir (2007), Effects of an induced drought on soil CO<sub>2</sub> efflux and soil CO<sub>2</sub> production in an Eastern Amazonian rainforest, Brazil, *Glob. Ch. Biol*, doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01416.x.
- Tardieu, F., and T. Simonneau, T. (1998), Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.*, 49, 419-432.
- Tian, H., J.M. Melillo, D.W. Kicklighter, A.D. McGuire, J.V.K Helfrich, B. Moore, and C.J. Vorosmarty, (1998), Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems, *Nature*, 396, 664-667.
- Timmermann, A. (1999), Detecting the nonstationary response of ENSO to greenhouse warming, *J. Atmos. Sci.*, 56, 2313-2325.
- Tomasella, J., and Hodnett, M.G. (1997), Estimating unsaturated hydraulic conductivity of Brazilian soils using soil-water retention data, *Soil Sci.*, 162, 703.
- Trumbore, S. U. S. A, (2006), Carbon respired by terrestrial ecosystems - recent progress and challenges, *Glob. Ch. Biol*, 12, 141-153.
- Trumbore, S., and P. B. de Camargo (2009), Soil carbon dynamics, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi: 10.1029/2008GM000741, this volume.
- Turnbull, M.H., D. Whitehead, D.T. Tissue, and W.S.F Schuster et al. *et al.*, (2001), Responses of leaf respiration to temperature and leaf characteristics in three deciduous tree species vary with site water availability, *Tree Phys.*, 21, 571-578.
- Tyree, M.T., J.S. Sperry (1988), Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress – answers from a model, *Plant Phys.*, 88, 574-580.

- Uhl, C., and Kauffman, J.B. (1990), Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon, *Ecology*, *71*, 437-449.
- van der Werf, G. R., J. T. Randerson, G. J. Collatz, L. Giglio, P. S. Kasibhatla, A. F. Arellano, S. C. Olsen, and E. S. Kasischke (2004), Continental-scale partitioning of fire emissions during the 1991 to 2001 El Niño/La Niña period, *Science*, *303*, 73-76.
- van Vuuren, D. P., P. L. Lucas, and H. Hilderink (2007), Downscaling drivers of global environmental change: Enabling use of global SRES scenarios at the national and grid levels, *Glob. Environ. Ch.*, *17* (1), 114-130, doi:10.1016/j.gloenvcha.2006.04.004.
- Vasconcelos, S.S., D.J. Zarin, M.M. Araújo, L.G.T Rangel-Vasconcelos, C.J.R. De Carvalho, C.L. Staudhammer, and F.A. Oliveira (2008), Effects of seasonality, litter removal and dry-season irrigation on litterfall quantity and quality in eastern Amazonian forest regrowth, Brazil, *J. Trop. Ecol.*, *24*, 27-38.
- Vasconcelos, S.S., D.J. Zarin, M. Capanu, Littell, R., E.A. Davidson, F.Y. Ishida, E.B. Santos, M.M. Araújo, D.V. Aragão, L.G.T Rangel-Vasconcelos (2004), Moisture and substrate availability constrain soil trace gas fluxes in an eastern Amazonian regrowth forest, *Glob. Biogeochem. Cyc.*, *18*.
- Vourlitis, G.L., J. de Souza Nogueira, N.P. Filho, W. Hoeger, F. Raiter, M.S. Biudes, J.C. Arruda, V.B. Capistrano, J.L. Brito de Faria, F. de Almeida Lobo (2005), The sensitivity of diel CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O vapor exchange of a tropical transitional forest to seasonal variation in meteorology and water availability, *Earth Interact.*, *9*, 1-23.
- Werth, D., and Avissar, R. (2002), The local and global effects of Amazon deforestation. *J. Geophys. Res.*, *107*.
- West, A.G., K.R. Hultine, J.S. Sperry, S.E. Bush, and J.R. Ehleringer (2008), Transpiration and hydraulic strategies in a pinon-juniper woodland, *Ecol. App.*, *18*, 911-927.
- White, A., M.G.R Cannell, and A.D. Friend (1999), Climate change impacts on ecosystems and the terrestrial carbon sink: a new assessment, *Glob. Env. Ch.-Hum. Pol. Dimens.*, *9*, S21-S30.
- Williams, M., E.B. Rastetter, D.N. Fernandes, and M.L. Goulden et al. et al., (1996), Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a Quercus-Acer stand at Harvard forest: The regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties, *Plant Cell Env.*, *19*, 911-927.
- Williams, M., Y. Malhi, A. D. Nobre, E. B. Rastetter, J. Grace, M. G. Pereira (1988), Seasonal variation in net carbon exchange and evapotranspiration in a Brazilian rainforest: A modeling analysis, *Plant Cell Environ.*, *21*, 953-968.
- Woodward, F. I., and C. P. Osborne (2000), The representation root processes in models addressing the responses of vegetation to global change, *New Phytol.*, *147*, 223-232.
- Wright, I. J., P. B. Reich, O.K. Atkin, C.H. Lusk, M.G. Tjoelker, and M. Westoby (2006), Irradiance, temperature and rainfall influence leaf dark respiration in woody plants: evidence from comparisons across 20 sites, *New Phyt.*, *169*, 309-319.
- Zeng, N., A. Mariotti, and P. Wetzel (2005), Terrestrial mechanisms of interannual CO<sub>2</sub> variability, *Glob. Biogeochem. Cyc.*, *19*, GB1016.
- 
- S. Almeida, Museu Paraense Emílio Goeldi, Av. Perimetral 1901, Terra Firme, CEP 66077-830, Belém, Pará, Brasil.
- P. M. Brando e D. Zarin, Department of Botany, University of Florida, Gainesville, FL, 32611, USA.
- G. Cardinot, Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, Av. Nazaré 669, 66035-170, Belém, PA, Brasil.
- A. C. L. Costa, Centro de Geociências, Universidade Federal do Pará, Belém, CEP 1611 66017-970, Brasil.
- E. Davidson, Woods Hole Research Center, Falmouth, MA 02540, USA.
- R. A. Fischer, Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, NM 87545, USA.
- P. Meir, School of Geosciences, University of Edinburgh, Edinburgh EH8 9XP, UK. (p.meir@ed.ac.uk).
- D. Nepstad, Gordon and Betty Moore Foundation, Palo Alto, CA 94304, USA.
- E. D. Sotta, EMBRAPA Amapá, Rod. Juscelino Kubitschek km 05, 2.600, CEP 68903-419, Macapá, AP, Caixa Postal 10 CEP 68906-970, Brasil
- S. Vasconcelos, EMBRAPA-Amazônia Oriental, Belém, PA, CEP 66095-100, Brasil.

Tradução: Ivani Pereira

Revisão: Paulo Brando

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.

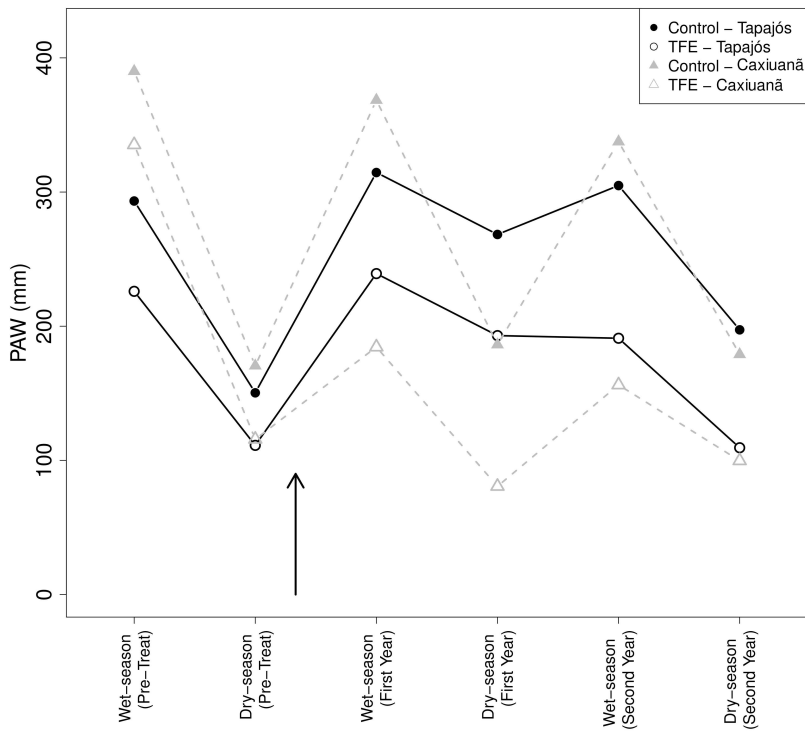


Figure 1A

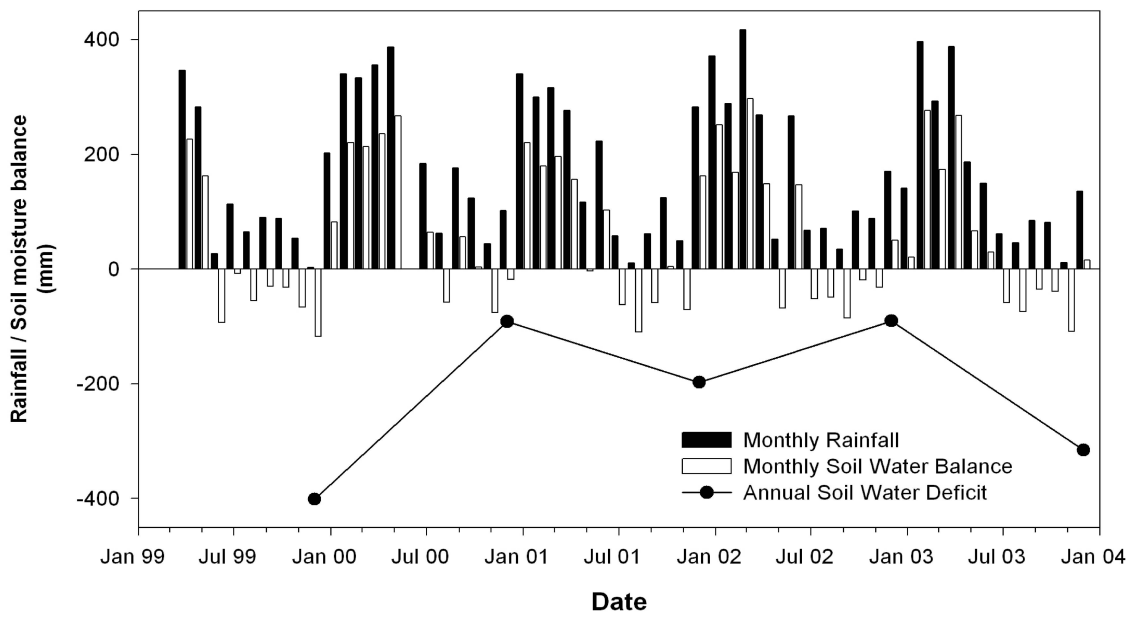
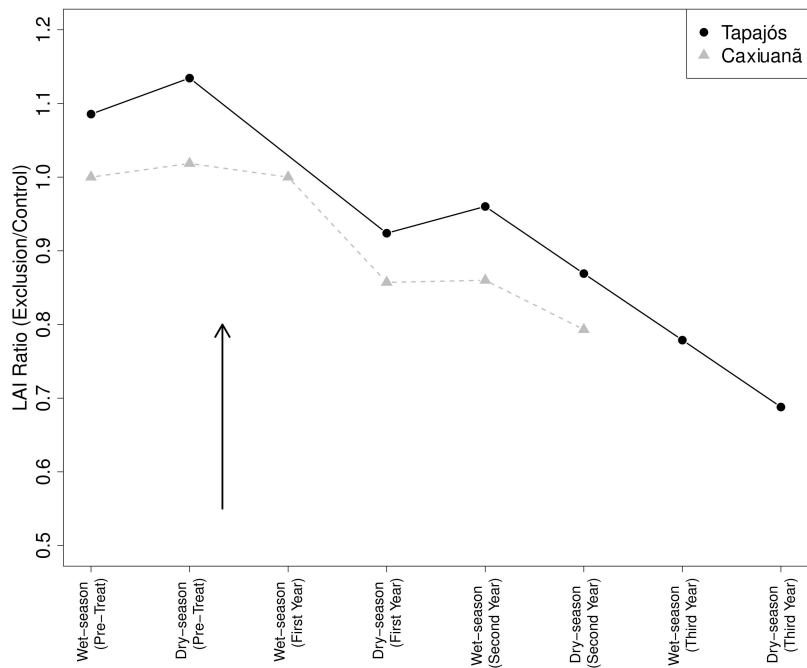
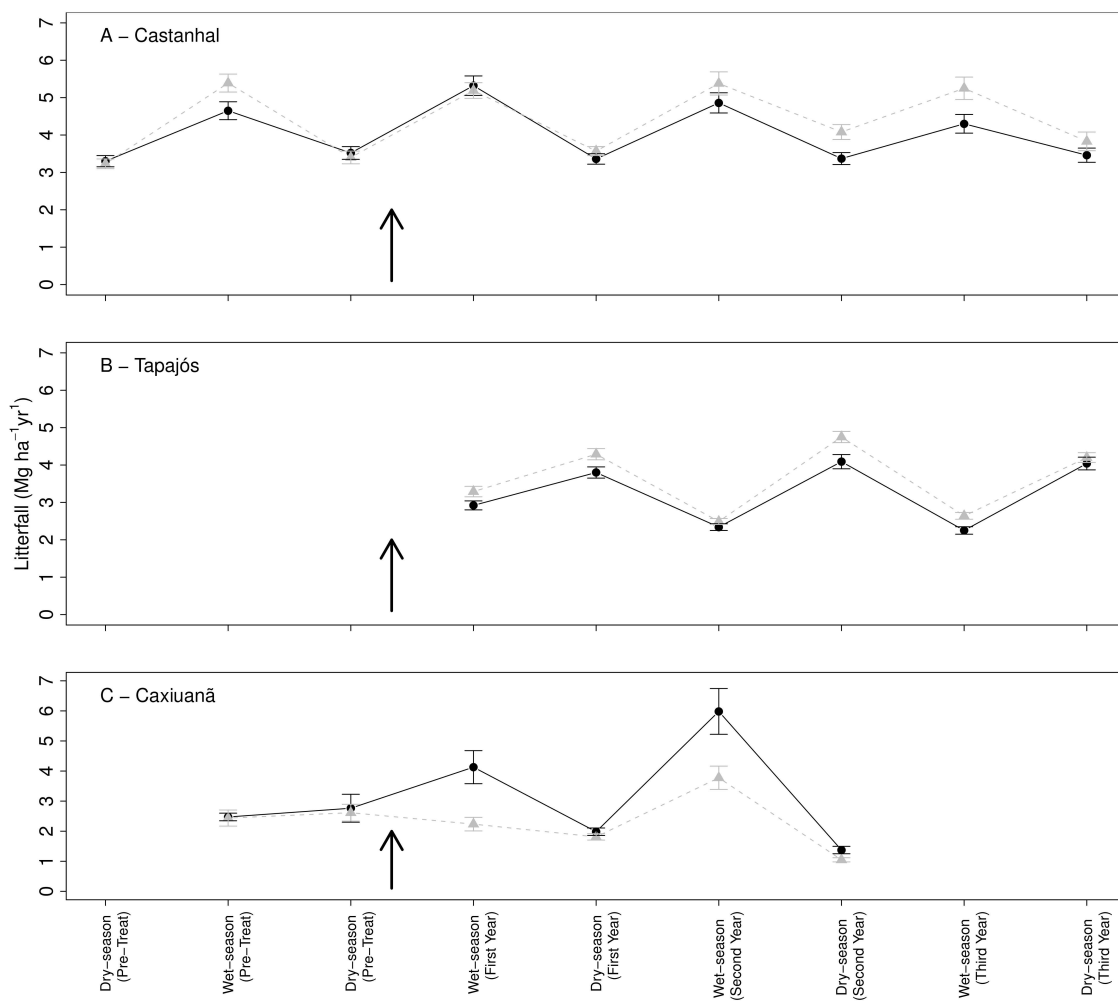


Figure 1B



**Figure 2**



**Figure 3**



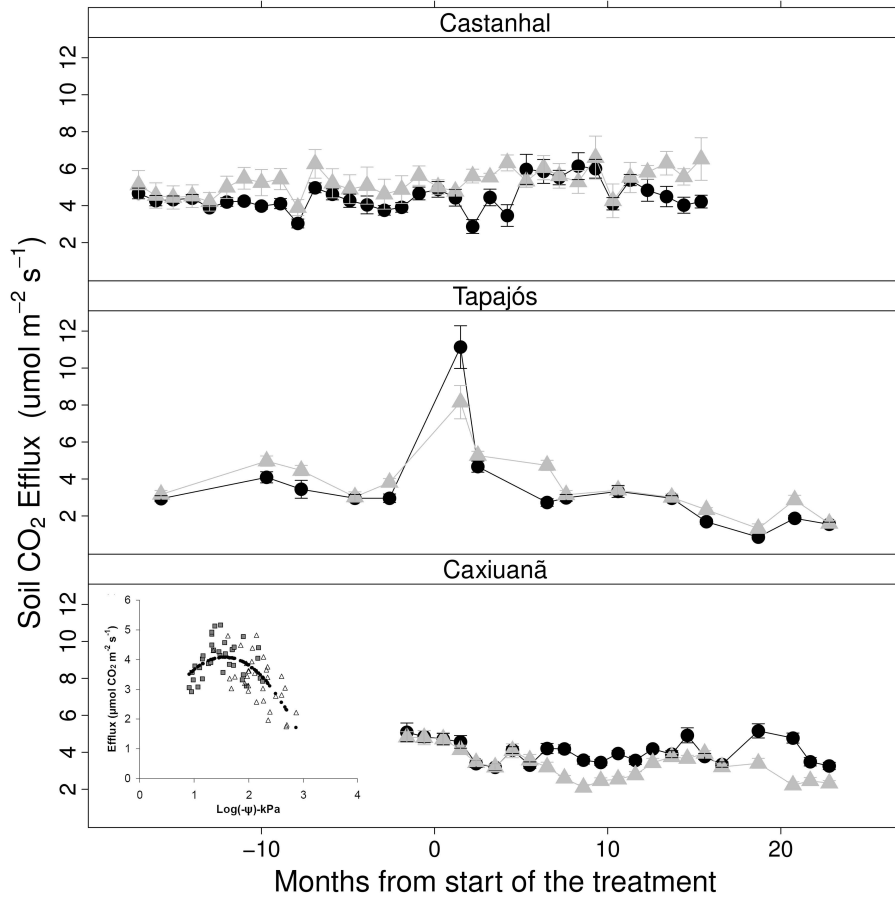


Figure 4

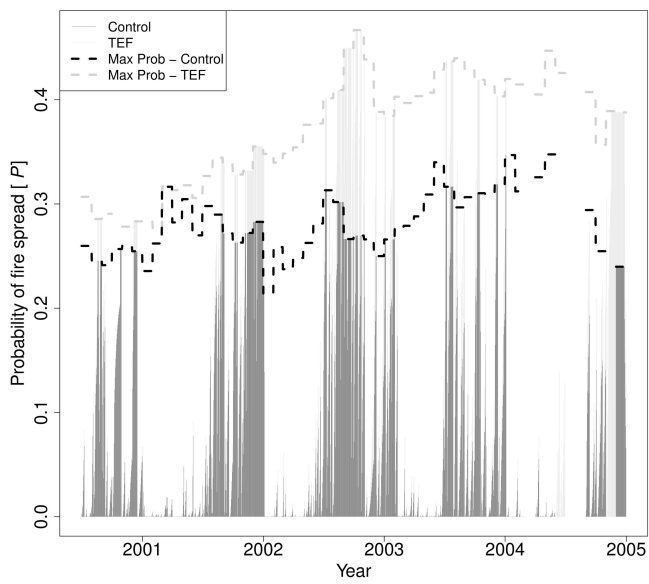


Figure 5

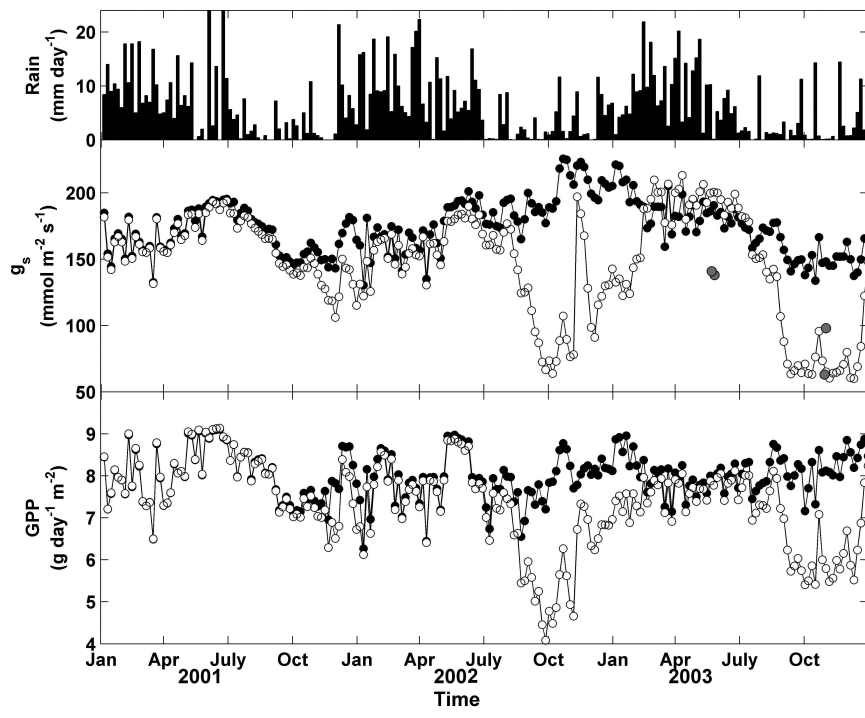


Figure 6