

Mudanças na Biomassa, Dinâmica e Composição da Floresta Amazônica, 1980 – 2002

Oliver L. Phillips,¹ Niro Higuchi,² Simone Vieira,³ Timothy R. Baker,¹
Kuo-Jung Chao,¹ e Simon L. Lewis¹

O monitoramento de longo prazo de parcelas florestais distribuídas ao longo da Amazônia fornece uma poderosa forma de se quantificar os estoques e fluxos de biomassa e biodiversidade. Neste capítulo, examinamos as evidências de mudanças associadas à estrutura, dinâmica e composição funcional de florestas amazônicas maduras nas últimas décadas. As florestas maduras têm, como um todo, adquirido biomassa e apresentado dinâmica e crescimento acelerados, mas as questões sobre a persistência dessas mudanças de longo prazo permanecem. Em razão de o crescimento florestal, em média, exceder a mortalidade, as florestas intactas da Amazônia têm funcionado como um sumidouro de carbono. Estimamos um aumento líquido de biomassa em árvores com diâmetro ≥ 10 cm de $0,62 \pm 0,23$ t C ha⁻¹ ano⁻¹ ao longo do século vinte e um. Se representativo da ampla paisagem da floresta, isso se traduz em um sumidouro de pelo menos $0,49 \pm 0,18$ Pg C ano⁻¹ pelas florestas maduras da América do Sul. Se outros componentes da biomassa e necromassa também aumentarem proporcionalmente, o sumidouro estimado de florestas maduras da América do Sul seria de $0,79 \pm 0,29$ Pg C a⁻¹, antes mesmo de serem incluídos possíveis ganhos de carbono no solo. Se as florestas tropicais de outras regiões estiverem se comportando do mesmo modo, o sumidouro de floresta com biomassa de crescimento antigo seria de $1,60 \pm 0,58$ Pg C a⁻¹. Essa estimativa ascendente do balanço de carbono de florestas tropicais é preliminar, e deixa pendentes sínteses de estudos biométricos detalhados de outros continentes tropicais. Há também algumas evidências de mudanças recentes na composição funcional (biodiversidade) da floresta Amazônica, mas as evidências são menos abrangentes que as mudanças na estrutura e dinâmica. As forças mais prováveis de mudanças são os recentes aumentos no suprimento de recursos, como o dióxido de carbono atmosférico, que aumentariam a produtividade primária líquida, a qual produziria o aumento do crescimento e recrutamento arbóreos e a mortalidade. No futuro, a resposta de crescimento de florestas Amazônicas remanescentes não perturbadas provavelmente se sature e haja risco de que esses ecossistemas passem por uma transição de sumidouro à fonte, imposta por maior respiração (temperatura), maior mortalidade (seca) ou por mudança na composição florística (trocas funcionais para plantas de madeira mais leve). Mesmo que ocorra uma mudança modesta de sumidouro para fonte de carbono, as florestas Amazônicas causariam impacto ao clima global, à biodiversidade, e ao bem-estar humano, embora a aceleração documentada do crescimento e mortalidade arbóreos já pareça estar afetando as interações de milhares de plantas e milhões de espécies animais.

¹Earth and Biosphere Institute, School of Geography, University of Leeds, UK.

²Laboratório de Silvicultura Tropical, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil

³Laboratório de Ecologia Isotópica, USP, CENA, Piracicaba, Brasil

1. INTRODUÇÃO

Dada a escala do experimento antropogênico com o sistema atmosfera-biosfera, é autoevidente que todos os ecossistemas da Terra estão sendo afetados pelas atividades humanas. Processos como o desmatamento são fisicamente óbvios, mas outros, como a caça e o fogo de superfície, embora mais sutis, ainda afetam a biodiversidade de formas insidiosas [cf. Lewis et al., 2004a; Malhi e Phillips, 2004]. A mudança atmosférica de origem antropogênica se tornará mais significativa durante este século, uma vez que as concentrações de dióxido de carbono têm atingido níveis sem precedentes nos últimos 20 milhões de anos [ex., *Retallack*, 2001] e o clima se movimenta além dos envelopes Quaternários [*Meehl et al.*, 2007]. Além disso, a taxa de mudança dessas forçantes ecológicas básicas está sem precedentes no período evolutivo da maioria das espécies da Terra hoje. Esse é o Antropoceno [*Crutzen*, 2002]: vivemos tempos que marcam uma época.

As mudanças nas florestas tropicais são objeto de preocupação por três razões. Primeiro, as florestas tropicais desempenham um papel importante no ciclo global do carbono e, portanto, afetam a taxa de mudança climática, uma vez que ~40% dos estoques de carbono da vegetação terrestre estão nas florestas tropicais [*Malhi et Grace*, 2000]. Segundo, como as florestas tropicais são o habitat de pelo menos metade de todas as espécies da Terra, as mudanças produzem grandes impactos à biodiversidade global e às culturas, sociedades e economias que estão estreitamente ligadas a essa biodiversidade [*Groombridge e Jerkins*, 2003]. Por fim, uma vez que diferentes espécies de planta variam quanto a sua habilidade de estocar e processar carbono, as mudanças no clima e na biodiversidade se associam por mecanismos de retroalimentação [ex., *Cox et al.*, 2000; Lewis, 2006].

2. UMA ABORDAGEM INTERLIGADA

Alteração da biodiversidade como consequência da recente mudança climática está hoje amplamente documentada em estudos sobre regiões temperadas [ex., *Parmesan e Yohe*, 2003]. Entretanto, a documentação nos trópicos é muito mais esparsa e frequentemente focada em algumas áreas bem conhecidas; embora isso traga benefícios, é também arriscado. Inevitavelmente, a ciência centrada em um único local é parcial, pois traços peculiares daquele dado sítio, tais como isolamento antropogênico, condições incomuns do solo, ciclones ou fogo podem distorcer a interpretação. Na maioria das disciplinas, como mudanças climáticas, seria uma leviandade óbvia inferir a presença ou ausência de efeitos a partir de registros de um ou dois locais, mas na ciência ecológica, geralmente se tenta extrapolar a partir de um ou dois estudos de caso locais às escalas regionais e globais.

Para evitar as armadilhas da abordagem centrada em um único local, desde 2000, nós e outros pesquisadores vimos tentando desenvolver uma rede internacional de parcelas permanentes padronizadas de longa duração em florestas maduras ao longo da Amazônia, reunindo esforços de botânicos e silvicultores locais, que em geral trabalhavam isolados, e ampliar a rede de locais quando possível para preencher as lacunas espaciais e ambientais. Essa rede de pesquisadores florestais amazônicos, conhecida como Rede Amazônica de Inventários Florestais (RAINFOR ou Amazon Forest-Inventory Network, <http://www.geog.leeds.ac.uk/projects/rainfor/>), agora representa esforços de monitoramento ecológico de longa duração de 35 instituições em todo o mundo, incluindo todos os países amazônicos, exceto o Suriname. Sintetizamos aqui os resultados recentes dessa rede para avaliar o modo como, em média, as florestas Amazônicas estão mudando. Quando apropriado, discutimos também resultados adicionais de locais específicos que podem favorecer o entendimento dos processos envolvidos.

3. METODOLOGIA

Para essas análises, definimos uma parcela de monitoramento como uma área de floresta madura onde todas as árvores com ≥ 10 cm de diâmetro à altura do peito (DAP, medidos a 1,3 m de altura do tronco ou acima de qualquer outra deformidade pronunciada) são rastreadas individualmente ao longo do tempo. Todas as árvores são marcadas com um número específico, medidas, mapeadas e identificadas. Periodicamente (em geral, a cada 5 anos), a parcela é revisitada, e todas as árvores sobreviventes são remeidas, as árvores mortas são registradas e as recrutas que atingiram 10 cm de diâmetro são numeradas, medidas, mapeadas e identificadas. Isso permite calcular (1) a área da secção transversal ocupada pelos troncos (área basal), a qual pode ser usada com equações alométricas para estimar a biomassa arbórea [Higuchi et al., 1998; Baker et al., 2004a; Chave et al., 2005]; (2) o crescimento arbóreo (a soma de todos os incrementos de área basal para indivíduos sobreviventes e novos recrutas em um intervalo censitário); (3) o número total de indivíduos arbóreos; (4) o recrutamento de indivíduos (número de indivíduos arbóreos adicionados a uma parcela ao longo do tempo); e (5) a mortalidade (ou o número ou a área basal de indivíduos arbóreos perdidos em uma parcela ao longo do tempo). Apresentamos resultados de 50 a 91 parcelas, dependendo do critério de seleção das diferentes análises (mais criticamente, o número de intervalos do censo de uma parcela, e se contem somente dados de contagem ou o se o conjunto completo de dados árvore-por-árvore estiver disponível). Um número maior de parcelas é usado para avaliar a mudança na densidade de indivíduos arbóreos do que a mudança na biomassa porque dados completos árvore-por-árvore são necessários para calcular a biomassa (utilizando os métodos de Baker et al. [2004a]), enquanto os dados de mudanças na densidade de indivíduos arbóreos frequentemente podem ser obtidos de estudos publicados.

As parcelas abrangem a floresta Amazônica ao norte da América do Sul (Figura 1), incluindo a Bolívia, Brasil, Equador, Guiana Francesa, Peru e

Venezuela, de áreas mais secas até as mais úmidas, e de solos menos a mais férteis. A maioria das parcelas tem 1 hectare de extensão e compõe-se de ~600 árvores com DAP ≥ 10 cm, mas as menores têm 0,25 ha e as maiores 9 ha. Muitas parcelas foram monitoradas por mais de uma década, embora suas idades variem de 2 a 25 anos. A parcela mais antiga do inventário é de 1971, e a mais recente, de 2007. Aqui analisamos os resultados completos de censos encerrados em 2002. Detalhes exatos das localizações das parcelas, métodos de inventário e monitoramento e questões relativas à coleta e análise de dados das parcelas estão omitidos neste capítulo por razões de espaço, mas discutidas em detalhes em outras publicações [Phillips et al., 2002a; 2002b; Baker et al., 2004a; 2004b; Malhi et al., 2002, 2004; Lewis et al., 2004b; Phillips et al., 2004]. A extrapolação de árvore individual para biomassa baseia-se em equações alométricas baseadas em diâmetro, detalhadas por Baker et al. [2004a, 2004b]. Em suma, usamos uma equação desenvolvida para a região de Manaus [Chambers et al., 2001a], modificada levando-se em conta a densidade da madeira específica do taxon para cada árvore relativa à densidade média da madeira das árvores da região de Manaus. Alternativamente, a biomassa pode ser estimada por equações universais para florestas tropicais, como as de Chave et al. [2005]. A equação de Manaus baseia-se em uma amostra de tamanho menor, mas tem a vantagem de ser local. Para simplificar, não apresentamos aqui resultados usando equações universais, mas notamos que enquanto os diferentes métodos certamente resultam em diferenças sistemáticas nas estimativas de “biomassa” [ex., Chave et al., 2003; Peacock et al., 2007], as taxas de “mudança” na biomassa calculada ao longo da Amazônia parecem, em grande parte, insensíveis à equação usada [Baker et al., 2004a]. Resumimos os resultados de florestas maduras em termos de (a) mudança estrutural, b) mudanças no processo de dinâmica, e (c) mudança funcional ao longo de duas a três décadas até ~2002. Resultados reunidos depois que este manuscrito foi preparado [Phillips et al.,

2003] atualizam alguns dos padrões documentados aqui relativos ao início do século vinte e um.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Mudanças Estruturais

Nas 59 parcelas de floresta madura Amazônica com dados completos de árvore-por-árvore, houve um aumento significativo da biomassa acima do solo entre a primeira medição (data média 1988) e a última medição (data média 2000). Em árvores com ≥ 10 cm de diâmetro, o aumento foi de $0,62 \pm 0,23$ t de carbono por hectare ao ano (média \pm 95% de intervalo de confiança) [Baker *et al.*, 2004a]. Ao longo de todos os 59 locais, a mudança na biomassa acima do solo é normalmente distribuída e deslocada à direita de zero (Figura 2a). A estimativa de um aumento líquido de $0,62 \pm 0,23$ t C ha⁻¹ ano⁻¹ é estatisticamente indistinguível de $0,54 \pm 0,29$ t C ha⁻¹ ano⁻¹, medido por Phillips *et al.* [1998] nas planícies neotropicais em 50 locais até 1996.

Há vários modos possíveis como essas medições baseadas em parcelas podem ser extrapoladas para toda a Amazônia e América do Sul. Aqui adotamos uma abordagem relativamente simples; embora reconheçamos que não é perfeita, acreditamos ser razoável, especialmente dadas as várias incertezas, nem todas quantificáveis, por exemplo, em termos de carbono não arbóreo, biomassa abaixo do solo, área de cada tipo de floresta, e grau de distúrbio antrópico. Portanto, pressupomos que nossas medições sejam representativas da paisagem florestal mais ampla, e que outros componentes da biomassa e necromassa estejam também aumentando proporcionalmente, mas que os estoques de carbono do solo sejam estáticos, e estimamos a magnitude do sumidouro de carbono da América do Sul multiplicando-se a taxa baseada na parcela, por uma série de fatores de correção para contabilizar a biomassa de lianas, árvores com diâmetro <10 cm, necromassa, e carbono abaixo do solo, e pela área neotropical remanescente média estimada

para o ano de 2000 (7.8×10^6 km², Tabela 1). Isso resulta em um sumidouro total estimado para as florestas da América do Sul de $0,79 \pm 0,29$ Pg C ano⁻¹. Se as florestas tropicais de outras regiões estiverem se comportando do mesmo modo, a combinação de sumidouros de florestas tropicais maduras seria de $1,60 \pm 0,58$ Pg C ano⁻¹, antes de qualquer possível mudança líquida no estoque de carbono do solo, e sem contabilizar áreas florestais menos extensas da América Central, Austrália e Oceania. Isso depende de várias suposições, mas representa a melhor estimativa ascendente disponível do balanço de carbono na biomassa de florestas tropicais maduras, dado o conhecimento atual, na expectativa da síntese de estudos biométricos detalhados de outros continentes tropicais. Isso é consistente com evidências de estudos recentes baseadas em inversão, as quais mostram que os trópicos são regiões neutras em carbono ou sumidouros, apesar do desmatamento generalizado [Denman *et al.*, 2007, p. 522].

Apresentamos uma série de estimativas na Tabela 1 discriminada por componentes da biomassa, metodologia de estimativa da área florestal e continental. Claramente, essas estimativas dependem de (1) técnicas de medição; (2) grau de representatividade das florestas da América do Sul e do restante dos trópicos; (3) pressupostos sobre a extensão das florestas intactas maduras remanescentes; e (4) extensão da matriz de distúrbio natural e de recuperação amostrada em escala regional. Além disso, elas representam a média anual de estimativas do século vinte e as parcelas florestais não são medidas com a frequência e em quantidades de lugares suficientes para estimar o balanço de carbono do bioma em bases anuais.

Figura 2. (a) Mudanças da biomassa acima do solo (peso seco) de árvores com diâmetro maior que 10 cm em 59 parcelas Amazônicas, baseadas em estimativas iniciais e finais de biomassa da parcela, calculadas por meio de equação alométrica relacionando o diâmetro da árvore individual à biomassa, e incorporando um fator de correção para dar conta da variação da densidade lenhosa entre espécies [a partir de Baker *et al.* 2004a]. Como esperado em amostragem aleatória de parcelas pequenas medidas durante certo período,

alguns sítios mostraram um declínio na biomassa durante aquele período, indicando que em um ponto particular no espaço e tempo, a mortalidade excedeu o crescimento arbóreo. Entretanto, a média e o número médio de uma série são alterados significativamente à direita ($P < 0,01$). (B) Mudança no número de indivíduos arbóreos em 91 parcelas de florestas tropicais da América do Sul. Os indivíduos foram contados durante o primeiro e o último de cada parcela (as parcelas são as mesmas usadas por Phillips et al. [2004]). Entretanto, a média e a mediana são significativamente deslocadas para à direita ($P < 0,05$).

Tabela 1. Sumidouro Líquido de carbono recentemente estimado em diferentes componentes de biomassa e diferentes regiões geográficas ao longo das maiores florestas tropicais do mundo.^a

^aTomamos o ganho líquido da biomassa bruta acima do solo (árvores ≥ 10 cm dap) registradas na Amazônia ($0,62 \pm 0,22$ t C h^{-1} a $^{-1}$) e escalonamos pela razão estimada de árvores com DAP ≤ 10 cm e lianas com DAP ≥ 1 cm para árvores com DAP ≥ 10 cm na Amazônia ($=0,099$, [Phillips et al., 1998]), pela estimativa mais abrangente de necromassa bruta: razão de biomassa bruta acima do solo disponível na Amazônia ($=0,127$) [Chao et al., 2009], e pela estimativa mais recente de biomassa abaixo do solo: razão de biomassa acima do solo (N. Higuchi et al., estimativa não publicada sobre a Amazônia central, 2008). Valores para cada região estão estimados pressupondo-se a mesma alometria e comportamento de florestas amazônicas. Estimativas de área florestal são obtidas de Mayaux et al. [2005]. As abreviações são GLC, cobertura vegetal global; FRA CS, Food and Agriculture Organization (FAO) [2000] estatísticas do país; FRA RS, FAO [2000] valores de sensoriamento remoto. Estimativas extrapoladas baseadas na FRA RS salientadas em negrito estão mencionadas no texto. Unidades de aumentos de estoque de biomassa são 106 t C a $^{-1}$. Os totais de cada continente estão dados em itálicos.

O resultado sobre o aumento de biomassa mostrou-se controverso [cf., por exemplo, Clark, 2002; Phillips et al., 2002a, 2002b; Wright, 2005; Lewis et al., 2006a]. Embora não haja espaço aqui para revisar o debate em sua totalidade, um aspecto importante se refere ao papel de recentes perturbações e o papel da madeira morta (CWD) no balanço do carbono acima do solo. Os resultados de um único sítio do LBA na

Amazônia oriental (Tapajós) mostram que em intervalos de alguns anos, os fluxos de carbono atmosférico da madeira morta podem exceder os ganhos em biomassa [Rice et al., 2004]. Claramente, os recentes distúrbios podem induzir a padrões de mudança na biomassa total, que são uma razão chave pela qual o monitoramento de longo prazo é tão importante. Entretanto, o sítio LBA-Tapajós tem valores singulares e excepcionalmente altos de madeira morta [Palace et al., 2007; Chao et al., 2009] e pelo menos duas vezes acima da maioria dos sítios do oeste da Amazônia, onde as taxas de fluxo de madeira morta (mortalidade e decomposição) são também mais rápidas [Baker et al., 2007]. Mesmo se fosse possível rastrear com precisão os inventários de madeira morta ao longo do tempo em nossos sítios, seu impacto na estimativa do balanço de longo prazo de carbono acima do solo em toda a bacia seria pequeno, a menos que tenha havido grandes mudanças seculares em toda a bacia na taxa de produção ou decomposição de madeira morta.

Como ocorreram tais mudanças? Acreditamos que a média de mortalidade aumentou, de fato, nos últimos anos (ver seção seguinte); isso implicaria um sumidouro adicional de carbono, não uma fonte de necromassa (ver Tabela 1), mas, em razão da madeira morta em média ter somente ~12% de biomassa e o tempo de residência curto [Baker et al., 2007], o sumidouro adicional de carbono que a madeira morta representa deve ser pequeno. Ainda, poder-se-ia argumentar que as nossas parcelas de floresta madura na Amazônia, na virada do século, poderiam estar se recuperando de mega distúrbios anteriores, não observados. Por definição, tal sugestão é impossível estar completamente equivocada, mas é inconsistente com a evidência de outras mudanças estruturais e dinâmicas simultâneas, incluindo-se o aumento das taxas de crescimento (ver abaixo) e o fato de que anomalias climáticas episódicas ocorreram durante o período de monitoramento, inclusive uma seca associada ao intenso El Niño de 1997 – 1998. (A seca de 2005, particularmente severa no sudoeste da Amazônia, ocorreu após o período de monitoramento analisado aqui). A recuperação de

longo prazo da floresta a partir de distúrbios antropogênicos antigos também merece consideração [Phillips et al., 1998], mas análises recentes sugerem que tais distúrbios foram localizados [Bush et al., 2007]. De qualquer forma, considerando-se as taxas conhecidas de sucessão secundária [ex., Hughes et al., 1999] e a evolução do CO₂ atmosférico [Nevle e Bird, 2008], a floresta em recuperação se equilibrou em termos de biomassa durante os dois séculos da conquista espanhola [ver Phillips et al. [2002a, 2002b] para discussão adicional).

É importante observar que o aumento da biomassa não é a única mudança estrutural registrada na Amazônia. Ao longo das 91 parcelas do RAINFOR, onde acompanhamos populações, houve também um pequeno aumento na densidade de indivíduos arbóreos entre a primeira e a última medição, de $0,84 \pm 0,77$ indivíduos ha⁻¹ ano⁻¹ (Figura 2b; teste t pareado, $t = 2,12$, $P = 0,037$), aumento anual de $0,15 \pm 0,13\%$ [Phillips et al., 2004]. Ao longo de todas as parcelas, as taxas de mudança de indivíduos são aproximadamente distribuídas normalmente e levemente deslocadas à direita de zero (Figura 2b). O mesmo teste usando um conjunto menor de 59 parcelas, onde observamos a biomassa, mostra um aumento similar na densidade de indivíduos arbóreos ($0,16 \pm 0,15\%$ ao ano), enquanto um subconjunto de parcelas de mais longo prazo (50 parcelas de Lewis et al., 2004b) mostra um aumento levemente maior ($0,18 \pm 0,12\%$ ao ano). Esses aumentos na densidade indivíduos arbóreos, embora proporcionalmente menores do que as mudanças na biomassa, contrariaram as expectativas de que as parcelas estariam em um estado avançado de sucessão secundária [ex., Coomes e Allen, 2007]. Eles encobrem a hipótese de que o aumento generalizado de biomassa através das parcelas amazônicas pode ser explicado como resultado de recuperação de distúrbio.

Por razões práticas, a amostragem pan-Amazônica não está aleatoriamente distribuída. É possível testar se essa tendência espacial pode estar influenciando resultados mediante uma avaliação para verificar se houve uma sobreamostragem de regiões não usualmente

densas que, de alguma forma, estão ganhando biomassa, e uma subamostragem de outras que, do mesmo modo, teriam perdido biomassa. Em escalas menores, isso parece improvável, uma vez que a média de ganho de longo prazo é quase idêntica, seja a unidade de amostragem obtida de uma “parcela” (como é o caso aqui), seja de uma unidade maior, tal como um “grupo de parcelas de uma paisagem” [Phillips et al., 2009]. Em escalas maiores, o espaço ambiental do clima e solo está bem coberto, mas a rede tem ainda grandes extensões da Amazônia brasileira a serem amostradas (Figura 1). Esforços orquestrados de monitoramento dessas regiões são claramente necessários para reduzir essa fonte de incerteza.

Figura 1. Localizações de parcelas usadas neste estudo. Os símbolos representam localizações aproximadas de cada parcela; círculo cinza para parcelas monitoradas por 5 a 10 anos, pretos para aquelas com ≥ 10 anos de monitoramento. A extensão aproximada de áreas sazonais e altamente sazonais dentro da América do Sul, ao norte do Trópico de Capricórnio e excluindo climas que ofuscam a chuva local estão indicados.

4.2. Mudanças na Dinâmica

Uma forma alternativa para examinar mudanças na floresta é procurar mudanças nos processos (crescimento, recrutamento, morte) e na estrutura (biomassa, densidade de indivíduos arbóreos): essas florestas estão simplesmente ganhando massa, ou se tornando mais dinâmicas? Medições da dinâmica de florestas podem ser feitas de dois modos. Primeiro, podemos examinar mudanças na dinâmica da população de indivíduos arbóreos. Por conversão [Phillips e Gentry, 1994], estimamos o turnover de indivíduos arbóreos entre qualquer um dos dois censos como a taxa anual média de mortalidade e recrutamento da população de árvores com diâmetro ≥ 10 cm. Segundo, examinamos as mudanças nos fluxos de biomassa da floresta, em termos de crescimento arbóreo e biomassa perdida em decorrência de eventos de mortalidade. Essas taxas de crescimento e perda

de biomassa em nível de parcela deveriam ser aproximadamente proporcionais à taxa em que as árvores sobreviventes e as recrutas ganham área basal e à taxa de perda da área basal a partir da parcela por meio da mortalidade arbórea [Phillips *et al.*, 1994].

Entre as 50 parcelas de floresta maduras ao longo da América do Sul tropical em que foram realizados pelo menos três censos (e, portanto, pelo menos dois períodos consecutivos de monitoramento podem ser comparados), verificamos que todos esses processos chave do ecossistema, tais como recrutamento, mortalidade e turnover, e crescimento, perda e turnover de biomassa, aumentaram significativamente (Figura 3) entre o primeiro e segundo período de monitoramento [Lewis *et al.*, 2004b]. Assim, ao longo das duas últimas décadas, essas florestas tornaram-se, em média, mais rápidas em crescimento, e mais dinâmicas. Notadamente, os aumentos na taxa de fluxos dinâmicos (crescimento, recrutamento e mortalidade) estão cerca de uma ordem de magnitude maiores do que os aumentos nos reservatórios estruturais (biomassa acima do solo e densidade de tronco) [Lewis *et al.*, 2004b].

Esses, e outros resultados similares, podem ser demonstrados graficamente de várias formas. Na Figura 4, destacamos os valores médios das parcelas relativos ao recrutamento e mortalidade de troncos referente a ano calendário. O aumento não é o resultado de curto prazo de um ano com clima atípico: as taxas de recrutamento têm, em média, excedido consistentemente as taxas de mortalidade, e a mortalidade parece retardar o recrutamento [Phillips *et al.*, 2004; Lewis *et al.*, 2004b].

As 50 parcelas com dois intervalos consecutivos entre censos foram separadas em dois grupos, um de crescimento mais rápido e mais dinâmico (a maior parte na Amazônia ocidental) e outro, de crescimento lento e muito menos dinâmico (a maior parte na Amazônia oriental e central), que refletem o gradiente macroecológico dominante através da Amazônia [Phillips *et al.*, 2004; Vieira *et al.*, 2004; ter Steege *et al.*, 2006]. Os dois grupos mostraram aumento de recrutamento de indivíduos arbóreos,

mortalidade, crescimento da área basal em pé, e mortalidade da área basal pé, com aumentos “absolutos” maiores nas taxas nos locais mais dinâmicos e com crescimento mais rápido do que nos locais menos dinâmicos e com crescimento mais lento (Figura 5) [Lewis *et al.*, 2004b], mas com aumentos proporcionais em taxas que foram similares e estatisticamente indistintas entre os tipos de floresta [Lewis *et al.*, 2004b]. Observou-se aumento de crescimento, recrutamento e mortalidade nos diferentes tipos de floresta e em áreas geograficamente espalhadas.

Os recentes aumentos simultâneos das taxas da dinâmica da parcela, biomassa e densidade de indivíduos arbóreos levantam uma questão: há quanto tempo esses aumentos vêm ocorrendo? O monitoramento, de modo orquestrado, de parcelas na Amazônia começou apenas por volta de 1980. Retroceder no tempo requer registros datados sobre as taxas anuais de crescimento de uma grande amostra de indivíduos arbóreos de diferentes espécies, algo que, ao que sabemos, somente foi feito na Amazônia em duas localidades de terra firme [Vieira *et al.*, 2005], usando datação radiocarbônica. Embora a maioria dos indivíduos testados realmente tenha crescido mais rapidamente desde 1960 do que antes disso, a hipótese nula de nenhuma mudança na taxa de crescimento não pode ser rejeitada. Essa técnica é complicada pela variação ontogenética potencial nas taxas de crescimento, em parte relacionada à variação de luz ambiental [ex., Worbes, 1999], e pode ter sobre-estimado as taxas de crescimento “em nível de parcela” no passado porque os indivíduos arbóreos com crescimento lento e decrescente são mais suscetíveis à mortalidade [Chao *et al.*, 2008] e, portanto, têm menos chance de sobreviver até o ponto de serem datados/registrados.

Figura 4. Média e intervalos de confiança de 95% de taxas de recrutamento arbóreo e de mortalidade, relativos a parcelas agrupadas ao longo da Amazônia por ano do calendário. As taxas de cada parcela foram corrigidas pelos efeitos de diferentes intervalos de tempo entre censos, de “alteração na parcela” (mudanças ao longo do tempo em parcelas em observação), e “tendência (propensão) à floresta majestosa” (potencial para evitar lacunas ao

estabelecer as parcelas). Justificativa detalhada da metodologia dessas correções é apresentada por Phillips et al. [2004]; todas as tendências permanecem se essas correções não forem aplicadas. A cor preta indica recrutamento, a cinza indica mortalidade, as linhas sólidas se referem às médias, e os pontilhados são os intervalos de 95% de confiança [de Phillips et al., 2004].

Figura 5. Taxas anualizadas de crescimento de área basal em nível de parcela, mortalidade da área basal, recrutamento, e mortalidade de indivíduos arbóreos em intervalos consecutivos de censo de parcelas agrupadas em floresta com “crescimento mais lento, menos dinâmicas” (esquerda) e com “crescimento mais rápido mais dinâmicas” (direita). Do grupo com dinâmica mais lenta, 20 das 24 parcelas são da Amazônia oriental e central, enquanto apenas duas são da Amazônia ocidental. Do grupo com dinâmica mais rápida, 24 das 26 parcelas são da Amazônia ocidental e apenas uma da Amazônia central. As três parcelas remanescentes estão na Venezuela e fora da bacia de drenagem do Amazonas. As mudanças ocorreram através de todo o continente sul americano e em ambos os grupos de floresta, com dinâmica mais lenta e mais rápida [de Lewis et al., 2004b].

4.3. Mudanças na Composição Funcional

Mudanças na estrutura e dinâmica de florestas tropicais podem ser acompanhadas por mudanças na composição e função da floresta. Phillips et al. [2002a, 2002b] estudaram trepadeiras lenhosas (parasitas estruturais de árvores, também chamadas lianas), que em geral contribuem com 10% a 30% da produtividade foliar da floresta, mas são ignoradas em quase todos os estudos de monitoramento, exceto na maior parte de nossos sítios na Amazônia ocidental. Ao longo das parcelas do RAINFOR da Amazônia ocidental tem havido um aumento combinado na densidade, área basal e tamanho médio das lianas (Figura 5) [Phillips et al., 2002b]. Nas últimas duas décadas do século vinte, a densidade de grandes lianas em relação às árvores aumentou em 1,7% a 4,6% por ano. Essa foi a primeira evidência direta de que as florestas tropicais intactas estão mudando em termos de sua composição funcional. Um estudo de

monitoramento de longa duração fora dos limites da Amazônia (Ilha Barro Colorado, Panamá) tem relatado um aumento substancial nas taxas absoluta e relativa de queda de folha de liana desde a década de 1980, o que indica que as lianas estão aumentando e se tornando mais dominantes na região [Wright et al., 2004]. Há algumas evidências experimentais [Granados e Körner, 2002] de que as lianas tropicais respondem mais intensamente do que as árvores às concentrações elevadas de CO₂ atmosférico.

Por fim, um grande conjunto de parcelas na Amazônia central mostra mudanças consistentes na composição de espécies arbóreas ao longo das duas últimas décadas [Laurence et al., 2004]. Muitos gêneros de crescimento rápido e árvores emergentes aumentaram sua área basal ou densidade, enquanto alguns gêneros de crescimento mais lento de subdossel ou árvores de sub-bosque diminuíram. Laurence et al. [2004] fornecem evidências de mudanças que permeiam as florestas da Amazônia central: crescimento, mortalidade, recrutamento; todos aumentaram significativamente em duas décadas (área basal também aumentou, mas não tão significativamente); os gêneros de crescimento rápido mostraram maiores aumentos absolutos e relativos de crescimento, em relação aos gêneros de crescimento mais lento. Há uma necessidade urgente de que novos estudos sejam desenvolvidos para determinar se ocorrem mudanças comparáveis em árvores de comunidades através da Amazônia.

Figura 6. Médias ao longo de cinco anos (linha sólida) com intervalos de confiança de 95% (linhas pontilhadas) de densidade de indivíduos de liana por hectare (DAP ≥ 10 cm), com valores marcados separadamente para norte do Peru (quadrados preenchidos), sul do Peru (triângulos preenchidos), Bolívia (círculo preenchido) e Equador (quadrados vazados) (adaptado de [Phillips et al., 2002b]; ver esse artigo para detalhes completos sobre sítio e metodologia analítica).

5. O QUE ESTARIA CAUSANDO ESSAS MUDANÇAS?

O que poderia estar causando mudanças no crescimento, recrutamento, mortalidade, densidade de indivíduos arbóreos e biomassa em todo o continente? Muitos fatores poderiam ser evocados, mas há somente uma explicação sucinta. Os resultados parecem mostrar uma marca coerente de crescimento cada vez maior [i.e, produtividade primária líquida (PPL)] ao longo da América do Sul tropical, provavelmente causada pelo aumento de longo prazo na disponibilidade de recursos [Lewis et al., 2004a, 2004b]. De acordo com essa explicação, o aumento da disponibilidade de recursos aumenta a PPL, que então aumenta as taxas de crescimento dos indivíduos. Isso responde pelo aumento do crescimento da área basal em nível de parcela e pelas taxas de recrutamento de indivíduos arbóreos, e pelo fato de que essas ocorrências mostram claramente as mudanças altamente significativas [Lewis et al., 2004b]. Em razão do aumento no crescimento, a competição por recursos limitados, tais como luz, água e nutrientes, também aumenta. Com o tempo, algumas das grandes árvores de crescimento mais rápido morrem, o que também ocorre com algumas recrutas “extras” (o crescimento acelerado permeia todo o sistema). Isso explica os aumentos nas perdas do sistema: aumentos das taxas de mortalidade de biomassa e mortalidade de indivíduos. Portanto, o sistema ganha biomassa e indivíduos, enquanto as perdas retardam alguns anos, causando um aumento na biomassa acima do solo e troncos. De modo geral, esse conjunto de mudanças talvez possa ser explicado qualitativamente pelo aumento de longo prazo de uma fonte limitante.

Mudanças na composição podem ser explicadas pelo aumento da disponibilidade do recurso, uma vez que o aumento na densidade de lianas pode ser ou uma resposta direta ao aumento das taxas de suprimento de recurso ou uma resposta aos distúrbios maiores causados por taxas mais altas de mortalidade arbórea. A composição de árvores em processo de mudança nas parcelas da Amazônia central [Laurence et al., 2004] é também consistente com o aumento nas taxas de fornecimento de recurso, de acordo com experimentos que mostram que espécies de

crescimento mais rápido em geral são mais responsivas, em termos absolutos, aos aumentos dos níveis do recurso [Coomes e Grubb, 2000], embora outros tenham argumentado [ex., Körner, 2004; J. Lloyd, comunicação pessoal, 2008] que as respostas proporcionalmente mais significativas deveriam ser de plântulas e plantas jovens de sub-bosque, que provavelmente podem estar próximas ao déficit de carbono devido ao sombreamento; um pequeno aumento da taxa fotossintética nesse caso produziria, portanto, grandes impactos proporcionais no balanço do carbono. Há algumas evidências experimentais que apoiam essa perspectiva [ex., Kerstiens, 2001; Aidar et al., 2002].

Quais mudanças ambientais estariam aumentando o crescimento e a produtividade de florestas tropicais? Embora tenham ocorrido extensivas mudanças no ambiente físico, químico e biológico de árvores tropicais [Lewis et al., 2004a], apenas as concentrações de CO₂ atmosférico [Prentice et al., 2001], entrada de radiação solar [Wielicki et al., 2002], aumento da temperatura do ar e mudanças nos padrões de precipitação [Malhi e Wright, 2004] foram documentados em grande parte ou em toda a Amazônia, as poderiam ser responsáveis pelo aumento do crescimento e produtividade. Para nenhuma dessas mudanças, entretanto, temos evidências robustas para afirmar que o determinante das mudanças tenha, de fato, variado e que tais mudanças podem acelerar o crescimento florestal [Lewis et al., 2004a]. O aumento de CO₂ atmosférico é o candidato principal, dado o indiscutível aumento de longo prazo nas concentrações de CO₂, o papel chave de CO₂ na fotossíntese e os efeitos positivos demonstrados de fertilização com CO₂ nas taxas de crescimento de plantas, inclusive em experimentos em parcelas da floresta temperada [Norby et al., 2002; Hamilton et al., 2002; Lewis et al., 2004a]. Entretanto, um papel substancial do aumento de insolação [ex., Nemani et al., 2003; Ichii et al., 2005], ou aumento da fração difusa de radiação induzida por aerossol [ex., Oliveira et al., 2007], não pode ser excluído. Tem havido discussões mais detalhadas sobre as prováveis forças [Lewis et al., 2004a, 2006b; Malhi e

Phillips, 2004, 2005]. Essa discussão não será revisitada aqui, mas discutiremos brevemente nossa filosofia e abordagem em relação à ecologia florestal e inferência, a qual tem antecedentes em ecologistas itinerantes do passado, de Darwin a Gentry. A ciência ecológica tem sido amplamente desenvolvida em locais específicos, alguns dos quais se tornaram extraordinariamente bem conhecidos. Isso é perigoso: há uma tendência humana natural de generalizar a partir de uma experiência pessoal bem limitada, às vezes exacerbada pela pressão de publicar rapidamente e exagerar a importância global de descobertas locais de pesquisa. Mas a Amazônia é, de fato, um lugar muito grande. O enfoque centrado num local inevitavelmente altera as interpretações e significa que as características peculiares daquele local, incluindo fragmentação, condições atípicas de solo, ciclones anteriores ou fogo, dominam os resultados e interpretações dos pesquisadores. Nossos resultados, e outros de estudo paralelo recente [Chave *et al.*, 2008], mostram que todos os locais, se suficientemente estudados, provavelmente revelassem fortes características idiossincráticas locais que dominam a ecologia contemporânea, mas que nenhum local específico (ou mesmo algumas áreas) pode ser satisfatoriamente usado para testar a presença ou ausência de processos em escalas mais amplas. O desafio sintético é revelar padrões gerais que estão além das idiossincrasias locais. Isso apenas virá de uma ciência padrão internacionalizada, geograficamente distribuída e verdadeiramente de longa duração. O RAINFOR representa um passo positivo nessa direção.

6. O FUTURO: SUSCETIBILIDADE POTENCIAL DA FLORESTA AMAZÔNICA AO ESTRESSE AMBIENTAL E MUDANÇAS COMPOSICIONAIS

Em resumo, as observações de longo prazo indicam que a Amazônia, a maior área de floresta tropical remanescente do mundo, tem mostrado mudanças combinadas na dinâmica florestal nas duas últimas décadas. Tais alterações inesperadas e rápidas, independentemente da causa, não eram previstas pelos ecologistas e suscitam preocupação sobre outras possíveis surpresas que

possam surgir à medida que as mudanças globais se acelerarem nas próximas décadas. Com base nas evidências atuais, as florestas tropicais são sensíveis às mudanças nos níveis dos recursos e podem mostrar grandes mudanças estruturais e dinâmicas no futuro, à medida que os níveis dos recursos se alterarem, as temperaturas continuarem a subir e os padrões de precipitação mudarem. A implicação de tais mudanças rápidas para a região com a maior biodiversidade do mundo é desconhecida, mas pode ser substancial. As florestas Amazônicas maduras têm, evidentemente, retardado a taxa de acumulação de CO₂ na atmosfera e, portanto, atuando como um obstáculo para a mudança climática global. A concentração de CO₂ atmosférico está aumentando a uma taxa anual equivalente a 3 – 4 Pg C; isso seria muito maior sem o sumidouro de carbono de biomassa de 0,5 – 0,9 Pg C ano⁻¹ da floresta tropical da América do Sul. Esse subsídio da natureza pode ser um fenômeno com vida relativamente curta. As florestas maduras da Amazônia podem ou (1) continuar a ser “sumidouros de carbono” por décadas [Chambers *et al.*, 2001b; Cramer *et al.*, 2001], ou (2) em breve tornarem-se “neutras ou uma pequena fonte de carbono” [Cramer *et al.*, 2001; Phillips *et al.*, 2002b; Körner, 2004; Laurence *et al.*, 2004], ou (3) tornarem-se uma “mega fonte de carbono” [Cox *et al.*, 2000; Cramer *et al.*, 2001]. Dado que um aumento de 0,4% na biomassa da floresta amazônica compensa aproximadamente todas as emissões de combustíveis fósseis da Europa ocidental (ou o desmatamento na Amazônia), uma mudança nas florestas tropicais maduras da condição de sumidouro moderado de carbono para uma fonte de carbono, mesmo que moderada, traria implicações para o clima global e o bem-estar humano. O sumidouro anual de ~0,4% representa a diferença entre dois valores muito maiores: crescimento em nível de parcela (com média de ~2%) e mortalidade (com média de ~1,6%), portanto, uma pequena diminuição no crescimento ou pequeno aumento na mortalidade seriam suficientes para encerrar o sumidouro. Há vários mecanismos pelos quais tal mudança pode ocorrer, além das ameaças óbvias e imediatas produzidas pelas mudanças no uso da

terra e distúrbios associados pela fragmentação e fogo.

6.1. Fotossíntese/Mudanças na Respiração

As florestas intactas permanecerão um sumidouro enquanto o sequestro de carbono associado à fotossíntese exceder o efluxo de carbono da respiração. Sob o cenário mais simples de aumento da produtividade florestal ao longo do tempo, as previsões indicam que as florestas permaneceriam um sumidouro por décadas [ex., *Lloyd e Farquhar*, 1996]. Entretanto, os aumentos atuais na produtividade, aparentemente causados pelas contínuas condições de melhoria do crescimento arbóreo, não podem continuar indefinidamente: se o CO₂ for a causa, as árvores provavelmente se tornarão saturadas de CO₂ (i.e., limitadas por outro recurso) em algum ponto no futuro. De modo mais geral, qualquer que seja a força determinante do crescimento acelerado, a produtividade da floresta não crescerá indefinidamente, uma vez que outros fatores, tais como os nutrientes do solo, limitarão a produtividade.

As temperaturas em elevação podem também causar a diminuição do sumidouro atual da floresta e fazer com que se torne uma fonte de carbono no futuro. Temperaturas mais quentes aumentam as taxas de praticamente todos os processos químicos e biológicos de plantas e solos (inclusive intensificam o efeito de qualquer fertilização por CO₂) até que as temperaturas atinjam pontos de inflexão em que as enzimas e membranas perdem a funcionalidade. Há algumas evidências de que as temperaturas de folhas no topo do dossel, em dias quentes, podem estar atingindo tais pontos de inflexão em torno do meio dia em algumas localidades [*Lewis et al.*, 2004a]. Os déficits de vapor d'água para o dossel e efeitos de retroalimentação estomatal podem também ter uma importância ainda maior do que qualquer resposta de fotossíntese da floresta tropical à mudança futura do clima [*Lloyd et al.*, 1996].

A relação entre mudanças na temperatura e respiração é fundamental. O primeiro modelo de

circulação global (MCG) a incluir uma vegetação dinâmica e um ciclo de carbono que responde a essas mudanças dinâmicas sugere que, sob um cenário de emissões “business as usual”, IS92a, as concentrações atmosféricas de CO₂ serão de 900 – 980 partes por milhão por volume (ppmv) em 2100, em comparação com ~700 ppmv de MCGs anteriores [*Cox et al.*, 2000, 2004]. Essas concentrações dependem basicamente de (1) ponto limiar (*dieback*) das florestas do leste da Amazônia, causado pela seca induzida por mudança no clima, e (2) liberação subsequente de C dos solos. A liberação de C dos solos é essencialmente dependente da resposta pressuposta da respiração à temperatura e umidade do solo e à modelagem de carbono do solo.

6.2. Estresse de Umidade

A mudança do clima irá alterar os padrões de precipitação. Há limiares críticos de disponibilidade hídrica abaixo dos quais as florestas tropicais não conseguem resistir e são substituídas por sistemas de savana; atualmente, o limiar está entre 1300–1500 mm de precipitação por ano [*Salzmann e Hoelzmann*, 2005], mas isso pode aumentar com o aumento de temperaturas. Assim, as temperaturas em elevação e/ou os padrões de precipitação em transformação podem causar a substituição da vegetação de florestas tropicais densa em carbono por sistemas de savana, leve em carbono. O grau de resiliência ecofisiológica à temperaturas extremas a que podem chegar ou não as florestas Amazônicas é objeto de pesquisa ativa, revisada por *Lloyd et al.* [neste volume].

Qual é a evidência, até agora, do impacto da seca nas florestas Amazônicas? A resolução temporal das parcelas do RAINFOR em geral tem sido insuficiente para alocar as taxas de crescimento e mortalidade ano a ano, separadamente. Entretanto, entre as 10 parcelas em observação há mais tempo (iniciada na década de 1970, ou antes), o evento severo de El Niño de 1982 – 1983 aparentemente não afetou significativamente a dinâmica florestal [*Phillips*, 1995]. Em regiões onde há registros anuais ou

resolução mais alta, há algumas evidências de taxas de curto prazo em nível de parcela que respondem ao estresse de umidade com diminuição acentuada de crescimento marcadamente na estação seca, por exemplo, próximo a Rio Branco, Acre [Vieira et al., 2004] e mortalidade temporariamente crescente durante o El Niño de 1997 – 1998 próximo a Manaus [Williamson, 2000]. Entretanto, o impacto das condições secas moderadas nas taxas de crescimento na Amazônia nem sempre é negativo. Há alguma evidência em nível foliar e de tronco [ex., Graham et al., 2003] e em escalas regionais [Huete et al., 2006] que sugerem que as florestas úmidas neotropicais podem ser tão limitadas em luz quanto são em umidade. Se for assim, embora as secas reduzam a produtividade e aumentem o risco de fogo em localidades mais próximas às margens da floresta, o maior número de dias sem chuva e livres de nuvem aumentaria a produtividade em algumas localidades mais nebulosas. Em um estudo separado [Phillips et al., 2009] relatamos os resultados de recenseamento intensivo após a seca de 2005 para avaliar exatamente o grau de sensibilidade das florestas amazônicas à seca ao longo de toda a bacia.

6.3. Mudança Composicional

Mudança na biodiversidade tem consequências inevitáveis para a mudança do clima porque diferentes espécies de planta variam em sua habilidade de estocar e processar carbono. Entretanto, a maioria dos modelos que projetam o balanço futuro de carbono na Amazônia (e futuros cenários de mudança do clima) não leva em consideração as mudanças na composição florestal. A representação de composição é desafiadora por causa das complexidades computacionais para integrar processos ecológicos em modelos ecofisiologicamente orientados e porque os dados ecológicos em si são esparsos. Mas, representar melhor a composição, e seu potencial de mudança, é importante. As lianas, por exemplo, ignoradas em todos os modelos de florestas, em geral contribuem pouco para a biomassa, mas muito para a produtividade [Schnitzer e Bongers, 2002],

ao matar árvores [Phillips et al., 2005] e, principalmente, infestar espécies lenhosas mais densas [van der Heijden et al., 2008]; seu aumento recente sugere que o sumidouro tropical de carbono pode se encerrar mais cedo do que os modelos atuais sugerem. Grandes mudanças nas comunidades arbóreas poderiam também produzir perdas líquidas de carbono de florestas tropicais [Phillips e Gentry, 1994; Körner, 2004]. Isso pode acontecer como uma mudança nas espécies de crescimento mais rápido, causada pelo aumento das taxas de mortalidade arbórea e frequência de formação de clareiras [Phillips e Gentry, 1994; Phillips et al., 2004]. Essas espécies de crescimento rápido geralmente têm gravidade mais baixa específica da espécie lenhosa e, em consequência, menos carbono [West et al., 1999], do que árvores tolerantes à sombra. Mais esforços para detectar se essas mudanças estão ou não ocorrendo é, claramente, uma prioridade para futuros esforços de monitoramento. O escopo potencial de tais impactos de mudanças na biodiversidade no estoque de carbono é enfatizado por Bunker et al. [2005], que exploraram vários cenários de biodiversidade com base em espécies arbóreas na Ilha Barro Colorado: se as categorias de árvores de crescimento mais lento forem perdidas por uma floresta acelerada, dominada por liana, o equivalente a um terço da capacidade de estocar carbono da floresta pode se perder. Na Amazônia, uma diminuição anual em toda a bacia da média da gravidade específica de madeira de 0,4% eliminaria o efeito sumidouro. Atualmente há uma diferença de ~20% na média da densidade lenhosa de florestas mais rápidas no oeste, em comparação com florestas mais lentas no leste (Figura 7) [Baker et al., 2004b], e porque essas florestas mais rápidas têm também uma área basal mais baixa, as diferenças em termos de carbono de biomassa estocado são ainda maiores (Figura 7) [Lewis et al., 2006b]. Mudanças composicionais orquestradas impulsionadas por maior suprimento de recurso, taxas mais elevadas de mortalidade e possível seleção de árvores de crescimento rápido que sobrevivem às lianas, podem paralisar a função de sumidouro de

carbono de florestas tropicais antes do previsto em análises ecofisiológicas.

Agradecimentos. Os resultados resumidos aqui dependeram de contribuições de muitos assistentes e comunidades rurais do Brasil, Bolívia, Equador, Guiana Francesa, Peru e Venezuela e de mais de 50 auxílios de agências financiadoras da Europa e Estados Unidos, reconhecidos em publicações anteriores. Este artigo recebeu apoio, em particular, de Leverhulme Trust (Phillips), auxílios do NERC - NE/B503384/1 e NE/D01025X/1 (Phillips), Royal Society University Research Fellowship (Lewis), University of Leeds (Baker, Chao), e Overseas Research Studentship (Chao). Agradecemos a M. Alexiades, S. Almeida, L. Arroyo, S. Brown, J. Chave, J.A. Comiskey, C.I. Czimczik, A. Di Fiore, T. Erwin, J. Grace, T. Killeen, C. Kuebler, S.G. Laurance, W.F. Laurance, J. Lloyd, G. López-Gonzalez, Y. Malhi, A. Monteagudo, H.E.M. Nascimento, D.A. Neill, P. Núñez Vargas, J. Olivier, W. Palacios, S. Patiño, J. Peacock, N.C.A. Pitman, C.A. Quesada, M. Saldias, J.N.M. Silva, J. Terborgh, A. Torres Lezama, R. Vásquez Martínez, e B. Vinceti pela contribuição com dados e/ou discussões, inclusive de artigos anteriores nos quais esta revisão baseou-se parcialmente.

REFERÊNCIAS

- Aidar, M.P.M., C.A. Martinez, A.C. Costa, P.M.F. Costa, S.M.C. Dietrich, & M.S. Buckeridge. 2002. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on the establishment of seedlings of *Jatobá*, *Hymenaea courabil* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Biota Neotropica* 2, BN01602012002.
- Baker, T. R., O. L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, T. Di Fiore, N. Higuchi, T. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, S. L. Lewis, A. Monteagudo, D. A. Neill, N. C. A. Pitman, J. N. M. Silva, and R. V. Martínez. 2004a. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 359, 353-365.
- Baker, T. R., O. L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, T. Di Fiore, T. Killeen, S. G. Laurance, W.L. Laurance, S.L. Lewis, J. Lloyd, A. Monteagudo, D. Neill, S. Patiño, N. Pitman, J.N. Silva, and R.V. Martínez. 2004b. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10, 545-562.
- Baker, T., Honorio C., E., Phillips, O.L., van der Heijden, G., Martin, J., Garcia, M., Silva Espejo, J. 2007. Low stocks of coarse woody debris in a south-western Amazon forest. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-007-0667-5.
- Bunker, D., De Clerck, F., Bradford, J., Colwell, R., Garden, P., Perfecto, I., Phillips, O.L., Sankaran, M., & Naeem S. 2005. Carbon sequestration and biodiversity loss in a tropical forest. *Science* 310, 1029-1031.
- Bush, M.B., M.R. Silman, M.B. de Toledo, C. Listopad, W.D. Gosling, C. Williams, P. de Oliveira, & C. Krisel. 2007. Holocene fire and occupation in Amazonia: records from two lake districts. *Phil. Trans. R. Soc. B* doi:10.1098/rstb.2006.1980
- Chambers, J.Q., J. Santos, R.J. Ribeiro, N. Higuchi. 2001a. Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. *Forest Ecology and Management* 152: 73 - 84.
- Chambers, J.Q., N. Higuchi, E.S. Tribuzy, and S.E. Trumbore. 2001b. Carbon sink for a century. *Nature* 410, 429.
- Chao, K.-J., Phillips, O.L., Timothy R. Baker, Julie Peacock, Gabriela Lopez-Gonzalez, Rodolfo Vásquez Martínez, Abel Monteagudo, & Armando Torres-Lezama.. After trees die: quantities and determinants of coarse woody debris stocks in northern Amazonian forests. In review (Biogeosciences).
- Chao, K.-J., Phillips, O.L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., Vásquez Martínez, R. 2008. Growth and wood density predicts tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* 96: 281-292.
- Chave, J. et al. 2003. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 359, 409-420.

- Chave, J., C. Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J.Q. Chambers, D. Eamus, H. Folster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J.P. Lescure, B.W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riera, & T. Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145, 87-99.
- Chave, J., R Condit, H.C. Muller-Landau, S. Thomas, P.S. Ashton, S. Bunyavejchewin, L. Co, H.S. Dattaraja, S.J. Davies, S. Esufali, C.E.N. Ewango, K. Feeley, R.B. Foster, N. Gunatilleke, S. Gunatilleke, P. Hall, T.B. Hart, C. Hernández, S.P. Hubbell, A. Itoh, S. Kiratiprayoon, J. LaFrankie, S. Loo de Lao, J.-R. Makana, Md. Nur Supardi Noor, A. Rahman Kassim, C. Samper, R. Sukumar, H. Suresh, S. Tan, J. Thompson, M. Tongco, R. Valencia, M. Vallejo, G. Villa, T. Yamakura, J.K. Zimmerman, E. Losos. 2008. Assessing evidence for a pervasive alteration in tropical tree communities *PLoS Biology*, 6, e45.
- Clark, D. A. 2002. Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. *Ecological Applications* 12, 3-7.
- Coomes, D.A., & R.B. Allen. 2007. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. *Journal of Ecology* 95, 27-40.
- Coomes, D. A., and P. J. Grubb. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 200, 171-207.
- 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.
- Cox, P.M., et al., Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. *Theoretical and Applied Climatology*, 2004. 78(1-3): p. 137-156.
- Cramer, W., A. Bondeau, F. I. Woodward, I. C. Prentice, R. A. Betts, V. Brovkin, P. M. Cox, V. Fisher, J. A. Foley, A. D. Friend, C. Kucharik, M. R. Lomas, N. Ramankutty, S. Sitch, B. Smith, A. White, and C. Young-Molling. 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* 7, 357-373
- Crutzen, P. J. 2002. Geology of mankind. *Nature* 415, 23.
- Denman, K.L., G. Brasseur, A. Chidthaisong, P. Ciais, P.M. Cox, R.E. Dickinson, D. Hauglustaine, C. Heinze, E. Holland, D. Jacob, U. Lohmann, S Ramachandran, P.L. da Silva Dias, S.C. Wofsy and X. Zhang, 2007: Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry. 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* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M.Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Food and agriculture Organization (FAO) (2000), *Global Forest resources assessment 2000: Main report, FAI, For. Pap 140, Rome.*
- Graham, E.A., Mulkey, S.S., Kitajima, K., Phillips, N.J., and S. Joseph Wright. 2003. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences (U.S.A.)*, 100, 572-576.
- Granados J. and C. Körner. 2002. In deep shade, elevated CO₂ increases the vigour of tropical climbing plants. *Global Change Biology* 8, 1109 -1117.
- Groombridge, B., and M. D. Jenkins. 2003. *World Atlas of Biodiversity*. University of California Press.
- Hamilton, J. G., E. H. DeLucia, K. George, S. L. Naidu, A. C. Finzi, and W. H. Schlesinger. 2002. Forest carbon balance under elevated CO₂. *Oecologia* 131, 250-260.
- Higuchi, N.; Santos, J. dos; Ribeiro, J. R.; Minette, L.; Biot, Y. 1998. Biomassa da parte aérea da floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia Brasileira. *Acta Amazonica*, 28, 153-166.
- Huete, A.R., K. Didan, Y. E. Shimabukuro, P. Ratana, S.R. Saleska, L.R. Hutya, D. Fitzjarrald, W. Yang, R.R. Nemani, and R. Myneni, 2006, Amazon rainforests green-up with sunlight in

- the dry season, *Geophysical Research Letters*, 13, doi:10.1029/2005GL025583
- Q22Hughes, R. F., J. B. Kauffman, and V. J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* 80, 1892–1907.
- Ichii, K., Hashimoto, H., Nemani, R., White, M. 2005. Modeling the interannual variability and trends in gross and net primary productivity of tropical forests from 1982 to 1999. *Global and Planetary Change* 48, 274–286.
- Kerstiens, G. 2001. Meta-analysis of the interaction between shade-tolerance, light environment and growth response of woody species to elevated CO₂. *Acta Oecologica* 22, 61–69.
- Körner, C. 2004. Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 359, 493–498.
- Laurance, W. F. 2004. Forest–climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 359, 345–352.
- Laurance, W. F., A. A. Oliveira, S. G. Laurance, R. Condit, H. E. M. Nascimento, A. C. Sanchez-Thorin, T. E. Lovejoy, A. Andrade, S. D’Angelo, J. E. Ribeiro, and C. W. Dick. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* 428, 171–174.
- Lewis, S.L. (2006) Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 361, 195–210
- Lewis, S. L., Y. Malhi, and O. L. Phillips. 2004a. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 359, 437–462.
- Lewis, S. L., O. L. Phillips, T. R. Baker, J. Lloyd, Y. Malhi, S. Almeida, N. Higuchi, W. F. Laurance, D. A. Neill, J. N. M. Silva, J. Terborgh, A. Torres Lezama, R. Vásquez Martínez, S. Brown, J. Chave, C. Kuebler, P. Núñez Vargas, and B. Vinceti. 2004b. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 359, 421–436.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., & Baker, T. 2006a. Impacts of global atmospheric change on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 173–174.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Baker, T.R., Malhi, Y., Lloyd, J.J. 2006b. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. In *Avoiding Dangerous Climate Change* (H.J. Schellnhuber, W.Cramer, N. Nakicenovic, T.Wigley, G.Yohe, eds.), pp. 147–153. DEFRA, Cambridge University Press.
- Lloyd, J., and G. D. Farquhar. 1996. The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated atmospheric CO₂ concentrations and their interaction with plant nutrient status. *Functional Ecology* 10, 4–32.
- Lloyd, J., Grace, J., Miranda, A.C., Meir, P., Wong, S-C., Miranda, H.-S., Wright, I.R., Gash, J.H.C. and MacIntyre, J.A. 1996. A simple calibrated model of Amazon rainforest productivity based of leaf biochemical properties. *Plant Cell & Environment* 18, 1129–1145.
- Lloyd, J., et al. Ecophysiology of forest and savanna vegetation, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi: 10.1029.2008GM000740, this volume.
- Malhi, Y. and J. Grace. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 332–337.
- Malhi, Y., T. R. Baker, O. L. Phillips, S. Almeida, E. Alvarez, L. Arroyo, J. Chave, C. Czimczik, A. Di Fiore, N. Higuchi, T. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, S. L. Lewis, L. M. Mercado, A. Monteagudo, D. A. Neill, P. Núñez Vargas, S. Patiño, N. C. A. Pitman, A. Quesada, N. Silva, A. Torres Lezama, J. Terborgh, R. Vásquez M., B. Vinceti, and J. Lloyd. 2004. The above-ground coarse woody productivity of 104 neotropical forest plots. *Global Change Biology* 10, 563–591.
- Malhi, Y., & Phillips, O.L. 2004. Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 359, 549–555.

- Malhi, Y. and O. L. Phillips. 2005. Tropical forests and global atmospheric change. Oxford University Press. 260 pp.
- Malhi, Y., O. L. Phillips, T. R. Baker, S. Almeida, T. Frederiksen, J. Grace, N. Higuchi, T. Killeen, W. F. Laurance, C. Leaño, S. Lewis, J. Lloyd, P. Meir, A. Monteagudo, D. Neill, P. Núñez V., S. N. Panfil, N. Pitman, A. Rudas-Ll., R. Salomão, S. Saleska, N. Silva, M. Silveira, W. G. Sombroek, R. Valencia, R. Vásquez M., I. Vieira, and B. Vinceti. 2002. An international network to understand the biomass and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science* 13, 439-450.
- Malhi, Y. and J. Wright. 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 359, 311-329.
- Mayaux, P., P. Holmgren, F. Achard, H. Eva, H.-J. Stibig, & A. Branthomme. 2005. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 360, 373-384.
- Meehl, G.A., T.F. Stocker, W.D. Collins, P. Friedlingstein, A.T. Gaye, J.M. Gregory, A. Kitoh, R. Knutti, J.M. Murphy, A. Noda, S.C.B. Raper, I.G. Watterson, A.J. Weaver and Z.-C. Zhao, 2007: Global 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* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Nemani R.R., C.D. Keeling, H. Hashimoto, W.M. Jolly, S.C. Piper, C.J. Tucker, R.B. Myneni, S.W. Running. 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300, 1560-1563.
- Nevle, R. J. and D. K. Bird (2008), Effects of syn-pandemic fire reduction and reforestation in the tropical Americas on atmospheric CO₂ during European conquest, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 264, 25-38.
- Norby, R. J., P. J. Hanson, E. G. O'Neill, T. J. Tschaplinski, J. F. Weltzin, R. A. Hansen, W. X. Cheng, S. D. Wullschlegler, C. A. Gunderson, N. T. Edwards, D. W. Johnson. 2002. Net primary productivity of a CO₂-enriched deciduous forest and the implications for carbon storage. *Ecological Applications* 12, 1261-1266.
- Oliveira, P.H.F., Artaxo, P., Pires, C., De Lucca, S., Procópio, A., Holben, B., Schafer, J., Cardoso, L.F., Wofsy, S.C., & H.R. Rocha. 2007. The effects of biomass burning aerosols and clouds on the CO₂ flux in Amazonia. *Tellus* 59B, 338-349.
- Palace, M., M. Keller, G.P. Asner, J.N.M. Silva, & C. Passos. 2007. Necromass in undisturbed and logged forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 238, 309-318.
- Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42.
- Peacock, J., T. R. Baker, S. L. Lewis, G. Lopez-Gonzales, and O. L. Phillips (2007), The RAINFOR database: Monitoring forest biomass dynamics, *J. Veg. Sci.*, 18, 525-542
- Phillips, O.L. 1995. Evaluating turnover in tropical forests. *Science* 268, 894-895.
- Phillips, O.L., Aragão, L., et al. in prep. Drought sensitivity of the Amazon rainforest.
- Phillips, O. L., T. R. Baker, L. Arroyo, N. Higuchi, T. Killeen, W. F. Laurance, S. L. Lewis, J. Lloyd, Y. Malhi, A. Monteagudo, D. Neill, P. Núñez Vargas, N. Silva, J. Terborgh, R. Vásquez Martínez, M. Alexiades, S. Almeida, S. Brown, J. Chave, J. Comiskey, C. I. Czimczik, A. Di Fiore, T. Erwin, C. Kuebler, S. G. Laurance, H. E. M. Nascimento, M. Palacios, S. Patiño, N. Pitman, J. Olivier, C. A. Quesada, M. Saldias, A. Torres Lezama, and B. Vinceti, B. 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B* 359, 381-407
- Phillips, O. L. and A. H. Gentry. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263, 954-958.
- Phillips, O. L., P. Hall, A. H. Gentry, S. A. Sawyer, and R. Vásquez. 1994. Dynamics and species

- richness of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences (U.S.A.)* 91, 2805-2809.
- Phillips, O. L., Y. Malhi, N. Higuchi, W. F. Laurance, P. V. Nuñez, R. Vásquez M., S. G. Laurance, L. V. Ferreira, M. Stern, S. Brown, and J. Grace. 1998. Changes in the carbon balance of tropical forest: evidence from long-term plots. *Science* 282, 439-442.
- Phillips, O. L., Y. Malhi, B. Vinceti, T. Baker, S. L. Lewis, N. Higuchi, W. F. Laurance, P. N. Vargas, R. V. Martínez, S. G. Laurance, L. V. Ferreira, M. Stern, S. Brown, and J. Grace. 2002a. Changes in the biomass of tropical forests: evaluating potential biases. *Ecological Applications* 12, 576-587.
- Phillips, O. L., R. V. Martínez, L. Arroyo, T. R. Baker, T. Killeen, S. L. Lewis, Y. Malhi, A. M. Mendoza, D. Neill, P. N. Vargas, M. Alexiades, C. Cerón, A. Di Fiore, T. Erwin, A. Jardim, W. Palacios, M. Saldias, and B. Vinceti. 2002b. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418:770-774.
- Phillips, O.L., Vásquez Martínez, R., Monteagudo, A., Baker, T., & Núñez, P. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology*, 86, 1250-1258.
- Retallack, G. J. 2001. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles. *Nature* 411, 287-290.
- Rice, A.H., E.H. Pyle, S.R. Saleska, L. Hutyrá, M. Palace, M. Keller, P.B. de Camargo, K. Portilho, D.F. Marques, & S.C. Wofsy (2004). Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. *Ecological Applications* 14, S55-S71.
- Salzmann, U. & P. Hoelzmann. 2005. The Dahomey Gap: an abrupt climatically induced rain forest fragmentation in West Africa during the late Holocene. *Holocene* 15, 190-199.
- Schnitzer, S. A., and F. Bongers. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 223-230.
- ter Steege, H., N.C.A. Pitman, O.L. Phillips, J. Chave, D. Sabatier, A. Duque, J.F. Molino, M.F. Prévost, R. Spichiger, H. Castellanos, P. van Hildebrand, & R. Vásquez. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443, 444-447.
- van der Heijden, G., Healey, J., and Phillips, O.L. 2008. Infestation of trees by lianas in a tropical forest in Amazonian Peru. *J. Veg. Sci.* 19: 747-756.
- Vieira S; de Camargo PB; Selhorst D; da Silva R; Hutyrá L; Chambers JQ; Brown IF; Higuchi N; dos Santos J; Wofsy SC; Trumbore SE; Martinelli LA. 2004. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia* 140, 468-479.
- Vieira, S., S. Trumbore, P.B. Camargo, D. Selhorst, J.Q. Chambers, N. Higuchi, and L.A. Martinelli. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 18502-18507.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1999. A general model for the structure and allometry of vascular plant systems. *Nature* 400, 664-667.
- Wielicki, B. A., T. Wong, R. P. Allan, A. Slingo, J. T. Kiehl, B. J. Soden, C. T. Gordon, A. J. Miller, S. K. Yang, D. A. Randall, F. Robertson, J. Susskind, and H. Jacobowitz. 2002. Evidence for large decadal variability in tropical mean radiative energy budget. *Science* 295, 841-844.
- Williamson, G.B., W.F. Laurance, A.A. Oliveira, P. Delamônica, C. Gascon, T.E. Lovejoy, L. Pohl (2000) Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conservation Biology*, 14, 1538-1542.
- Worbes, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87, 391-403.
- Wright, S. J., Calderon, O., Hernandez, S., and S. Paton. 2004. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology* 85, 484-489
- Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 553-560.

T. R. Baker, K.-J. Chao, S. L. Lewis, and O. L. Phillips, Earth and Biosphere Institute, School of Geography, University of Leeds, Leeds, LS2 9JT, UK. (o.phillips@leeds.ac.uk).

N. Higuchi, Laboratório de Silvicultura Tropical, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brasil.

S. Vieira, Laboratório de Ecologia Isotópica, USP, CENA, Piracicaba - 13400-970, SP, Brasil

Tradução: Ivani Pereira

Revisão: Simone Vieira

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

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

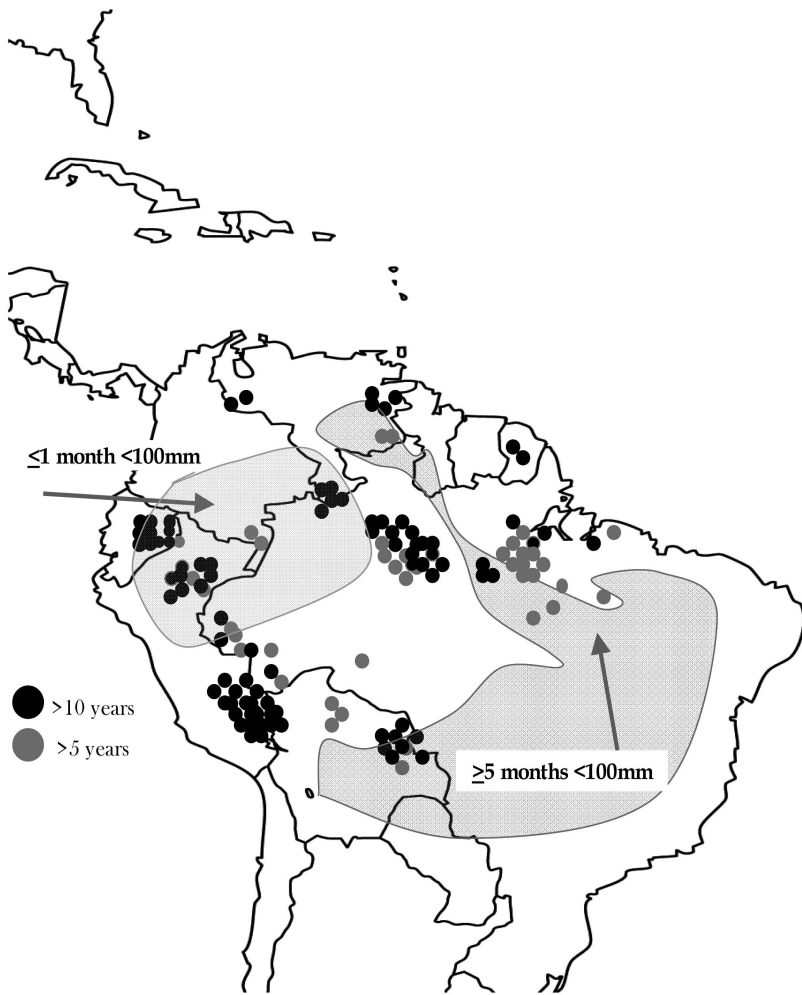


Figure 1

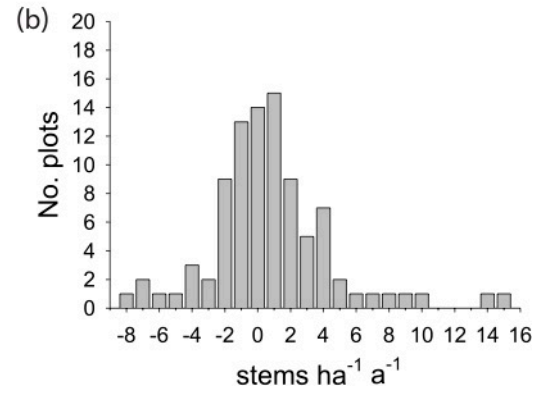
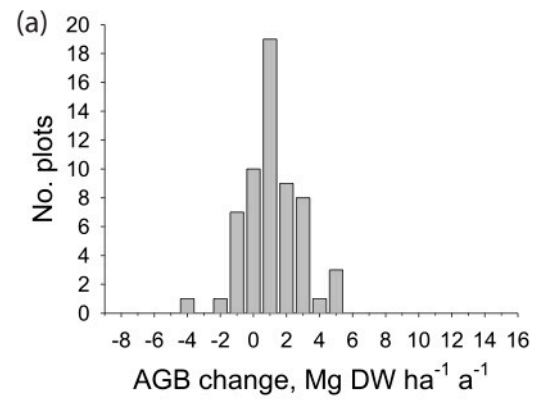


Figure 2

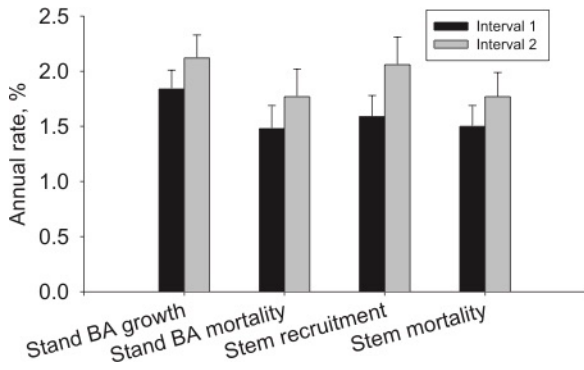


Figure 3

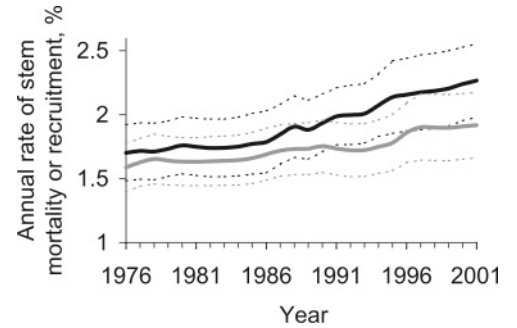


Figure 4

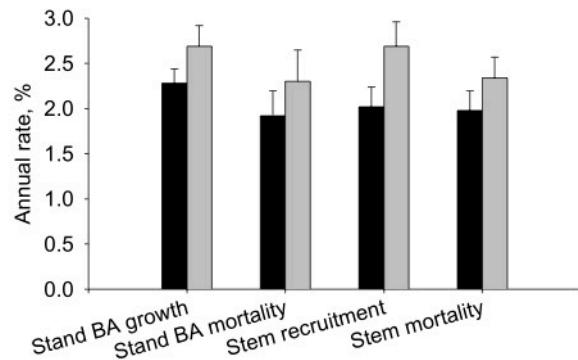
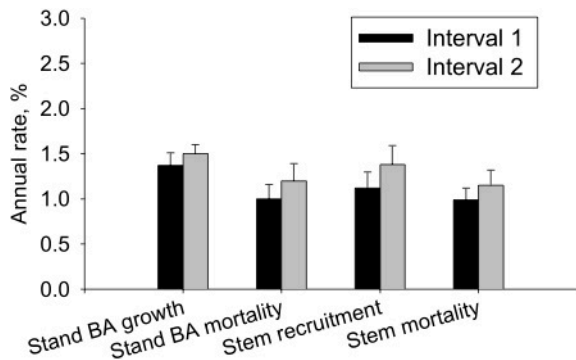


Figure 5

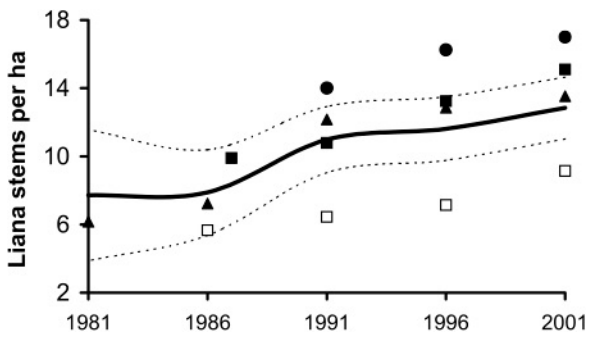


Figure 6

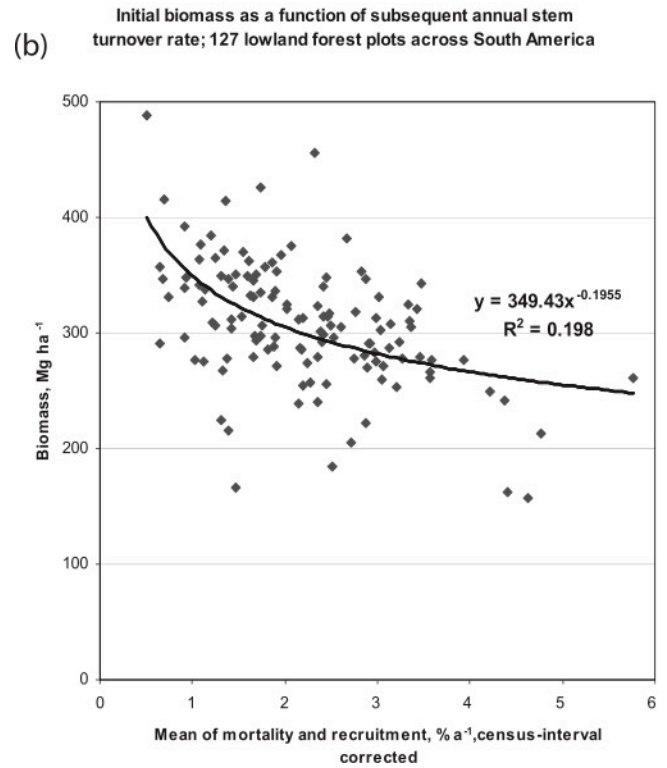
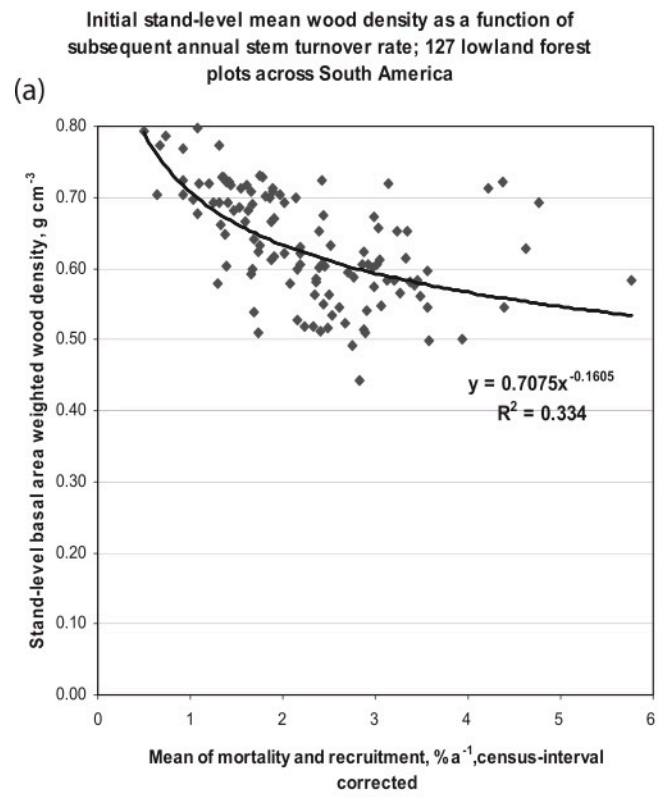


Figure 7