

## Fluxos de Carbono do Ecossistema e Metabolismo da Floresta Amazônica

Scott Saleska,<sup>1</sup> Humberto da Rocha,<sup>2</sup> Bart Kruijt,<sup>3</sup> e Antonio Nobre,<sup>4</sup>

Medições de longo prazo de trocas de carbono entre o ecossistema e a atmosfera, água e energia por meio de torres de fluxo, permitem análises de três questões chave sobre a função da floresta amazônica. Primeira, qual é o balanço de carbono das florestas amazônicas? Algumas torres permitem obter balanços precisos de sítios específicos, conforme validado por métodos independentes, mas a solução da questão em grande escala irá requerer integração de técnicas de sensoriamento remoto (detectar e incluir a distribuição de estados de distúrbios naturalmente induzidos através da paisagem de florestas maduras) por meio de estudos de processos de fluxos de vórtices turbulentos (para caracterizar a associação entre o balanço de carbono e os estados de distúrbio da floresta). Segunda, qual é a sazonalidade do metabolismo do ecossistema de florestas amazônicas? Historicamente, modelos têm simulado declínios do metabolismo fotossintético decorrentes da estação seca, uma consequência da limitação hídrica modelada. Sítios de torres em florestas equatoriais amazônicas mostram, entretanto, que o metabolismo fotossintético aumenta durante as estações secas (“produzindo a rebrota das folhas verdes”), possivelmente porque as raízes profundas previnam as árvores de sofrerem estresse hídrico na estação seca, enquanto os ritmos fenológicos desencadeiam o vigor da folha, associado ao aumento sazonal da irradiância solar incidente. Terceira, de que modo o metabolismo do ecossistema varia através dos tipos de biomas e padrões de uso da terra? À medida que a estação seca se estende a partir da floresta equatorial para florestas mais secas ao sul, à savana, os fluxos mostram padrões sazonais consistentes com o aumento do estresse hídrico, e muda a rebrota das folhas verdes da estação seca para um “brown-up” da senescência. A mudança do uso da terra nos ecossistemas florestais remove as raízes profundas e artificialmente induz à mesma tendência de “brown-up”. Por fim, esta revisão sugere que a rede de torres de fluxo e as análises das respostas sazonais baseadas em sensoriamento remoto fornecem um modelo para detectar as respostas às extremas variações climáticas interanuais e assim testar se as florestas são vulneráveis ao colapso da floresta amazônica simulado por modelos em cenários de mudanças climáticas.

---

<sup>1</sup>PIRE Program in Amazon-Climate Interactions, Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson, Arizona, EUA.

<sup>2</sup>Departamento de Ciências Atmosféricas, Universidade de São Paulo, Brasil.

<sup>3</sup>Alterra, Wageningen University and Research Center, Wageningen, Holanda.

<sup>4</sup>Escritório Regional do INPE, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, São José dos Campos, Brasil

### 1. INTRODUÇÃO

As trocas entre o ecossistema e a atmosfera de carbono, água e energia são medidas chave da integração da estrutura e função do ecossistema, assim como dos meios pelos quais os ecossistemas são acoplados aos processos atmosféricos e clima [Moorcroft, 2003]. O entendimento dos mecanismos ecológicos, atmosféricos e climáticos que controlam esses fluxos está intrinsecamente conectado ao entendimento do ecossistema e do sistema climático e, em consequência, com a nossa capacidade de entender e prever o futuro desses sistemas sob a crescente pressão humana

resultante das atividades de desenvolvimento local e mudança atmosférica global.

As medidas de longo prazo de fluxos de ecossistema são críticas para o desenvolvimento desse entendimento, e a Bacia Amazônica, que transporta em si mesma 20% da vazão de água doce global e contém as maiores florestas tropicais intactas da Terra, é particularmente importante que seja entendida. As medições de longo prazo dos fluxos do ecossistema atualmente têm sido feitas rotineiramente em centenas de sítios em todo o mundo [Baldocchi et al., 2001], principalmente por meio de torres de fluxo, que utilizam métodos micrometeorológicos para integrar fluxos em muitos hectares ao mesmo tempo, mas grande parte dessas torres encontra-se na América do Norte e Europa. Algumas medições iniciais de curto prazo dos fluxos do ecossistema da floresta amazônica foram feitas nas décadas de 1980 e 1990 [Shuttleworth et al., 1984; Fan et al., 1990; Grace et al., 1995], mas apenas nos últimos anos a infraestrutura científica para medições dos fluxos do ecossistema na Amazônia atingiu um ponto em que medições consistentes de longo prazo estão sendo feitas em vários sítios em toda a Bacia Amazônica (Tabela 1 e Figura 1), e somente agora essas medições estão sendo integradas, unificadas e amplamente disponibilizadas pelo banco de dados da rede Brasil-Flux [da Rocha et al., 2009; N. Restrepo-Coupe et al., O que controla a sazonalidade da fotossíntese através da Bacia Amazônica? Uma análise cruzada de medições em sítios por torre de fluxo da rede Brasil-Flux, manuscrito em preparação, 2009 (daqui em diante referido como Restrepo-Coupe et al., manuscrito em preparação, 2009)].

**Tabela 1.** Sítios da Brasil-Flux com Torres de Fluxo de Vórtices Turbulentos para o Estudo da Dinâmica de Carbono na Amazônia

<sup>a</sup>Ver notas de rodapé, abaixo, dos investigadores principais e referências de cada sítio.

<sup>b</sup>O. Manzi/A. Nobre, INPA, Brasil. Para Manaus, ver Araújo et al. [2002] (dados de 1999-2001); or Malhi et al. [1998] (dados de 1995-1996).

<sup>c</sup>Mais um ano, de setembro de 1995 a outubro de 1996.

<sup>d</sup>S. C. Wofsy, Harvard University (2001 - 2007); S. R. Saleska, UofA, EUA (2008-presente); P. B. Camargo, CEN/USP, Brasil. Ver Saleska et al. [2003], Hutyrá et al. [2007].

<sup>e</sup>M. L. Goulden, UC Irvine, EUA, H. R. da Rocha, USP, Brasil. Ver da Rocha et al. [2004], Goulden et al. [2004],

Miller et al. [2004].

<sup>f</sup>Não inclui dados da torre do período em que foi danificada por queda de árvore.

<sup>g</sup>D. R. Fitzjarrald, SUNY, EUA, O. L. Moraes, UFSM, Brasil. Ver Sakai et al. [2004].

<sup>h</sup>L. S. Borma/B. Collicchio, UFT, Brasil; H. R. da Rocha, USP, Brasil; O. M. Cabral, EMBRAPA, Brasil. Ver Borma et al. [2009].

<sup>i</sup>L. Sá/J. Cohen (Museu Goeldi, e UFPA-Belém, Brasil). Ver Carswell et al. [2002].

<sup>j</sup>A. O. Manzi, INPA, F. L. Cardoso (UFR), Brasil. Ver von Randow et al. [2004]; Kruijt et al. [2004].

<sup>k</sup>N. Priante, UFMG, Brasil; G. L. Vourlitis, EUA. Ver Priante-Filho et al. [2004], Vourlitis et al. [2001,2004,2005].

<sup>l</sup>H. R. da Rocha, USP, Brasil.

**Figura 1.** Mapa da Amazônia brasileira mostrando a precipitação média anual [New et al., 2000], com localizações das torres de fluxo indicadas em pontos pretos e códigos dos sítios (ver Tabela 1 para mais detalhes). As caixas identificam transectos de sensoriamento remoto do Radiômetro Espectral Imageador de Resolução Moderada (MODIS): zona leste-oeste (estendendo-se de próximo à costa atlântica até as florestas no oeste do sítio K34 próximo a Manaus, Figura 4) e uma zona de transição norte-sul de floresta para o cerrado, estendendo-se a partir das florestas da Amazônia central, próximas a Santarém, passando por Sinop em direção ao cerrado (Figura 7)

Neste capítulo, examinamos até que ponto as medições recentes de torres de fluxo de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) nos sítios da Brasil-Flux (Tabela 1), juntamente com índices de sensoriamento remoto de vegetação florestal, têm trazido novos entendimentos com relação às três perguntas sobre a função da floresta amazônica: (1) Qual é o balanço de carbono das florestas amazônicas? (2) Qual é a sazonalidade do metabolismo do ecossistema de florestas equatoriais amazônicas? (3) De que modo a sazonalidade do metabolismo do ecossistema varia através de gradientes de clima e uso da terra? Por fim, tratamos das observações de longo prazo, em andamento, inclusive de torres de fluxo, que podem representar uma ferramenta poderosa para abordarmos aspectos de questões fundamentalmente importantes: (4) Qual é o futuro das florestas amazônicas diante das mudanças climáticas?

## 2. QUAL É O BALANÇO DE CARBONO DAS FLORESTAS AMAZÔNICAS?

Uma das motivações para as medições de fluxos por covariância de vórtices turbulentos foi seu potencial de utilização para responder se as florestas intactas são uma fonte ou sumidor de dióxido de carbono atmosférico. Essa questão, motivada pela hipótese de que o excesso de CO<sub>2</sub> atmosférico deve estimular o sequestro por fotossíntese [Lloyd et al., 1995] e, portanto, aumentar o estoque de carbono do ecossistema, continua no centro do debate sobre as florestas tropicais [Grace et al., 1995; Houghton, 2003; Ometto et al., 2005; Stephens et al., 2007]. Muitos métodos, além da técnica de fluxo de covariância de vórtices turbulentos, estão sendo usados para quantificar a biomassa da floresta e o balanço de carbono, inclusive estudos biométricos com base em parcelas [Phillips et al., 1998, neste volume], inversões atmosféricas baseadas em mudanças das concentrações de CO<sub>2</sub> [Chou et al., 2002; Lloyd et al., 2007; ver também Houghton et al., neste volume], e sensoriamento remoto por satélite [Lefsky et al., 2005; Saatchi et al., 2007].

Revisamos neste capítulo dois enfoques gerais por meio dos quais os métodos de torres de fluxo podem contribuir para estimativas de balanço de carbono de ecossistemas: amostragem direta em múltiplos sítios e enfoques baseados em processos integrados combinando medições de torres com sensoriamento remoto e modelagem.

O primeiro enfoque é usar as torres de fluxo para amostrar os ecossistemas amazônicos diretamente. Estudos iniciais de fluxos de vórtices turbulentos na Amazônia relataram grande sequestro anual de carbono [Grace et al., 1995; Malhi et al., 1998], mas a utilização de métodos de covariância de vórtices para amostrar diretamente o balanço de carbono de um grande número de conjuntos não está, em geral, provando ser decisiva para resolver a questão do balanço de carbono na Amazônia. Isso se deve, em grande parte, às incertezas associadas às perdas de CO<sub>2</sub> nas medições noturnas, que dificultam obter estimativas precisas do balanço anual de carbono em alguns, embora não em todos, sítios amazônicos. O problema surge porque, em noites calmas, a troca turbulenta entre a superfície terrestre e a atmosfera em geral tende a zero, e outros processos de transporte, tais como a advecção no subdossel via drenagem de ar frio [Goulden et al., 2006; Acevedo et al., 2007; Tóta et al., 2008], não medida por configurações padrão de

fluxo de vórtices turbulentos, podem ser significativos [Goulden et al., 1996; Finnigan, 1999]. Se esses outros processos não forem levados em conta, outras perdas noturnas serão subestimadas, podendo resultar em superestimação do sequestro de carbono de toda a floresta. Essa é uma questão bem conhecida nas medições globais de covariância de vórtices turbulentos [Aubinet et al., 2000], mas pode ser mais problemática na Amazônia do que em zonas temperadas ou boreais por causa de uma frequência maior de noites calmas [Malhi et al., 1998] e porque a magnitude absoluta das perdas noturnas integradas anualmente são maiores, uma vez que não há estação dormente. Portanto, a perda noturna subestimada (proporcional à magnitude dos fluxos noturnos) é potencialmente uma fração muito maior do balanço líquido anual dos sítios florestais amazônicos [Miller et al., 2004].

Em geral, nas torres de fluxo ao redor do mundo, o problema de subestimação de emissões noturnas durante períodos calmos é tratado com a substituição de medidas feitas nesses períodos por algum tipo de estimativa independente, seja a partir de modelos [Goulden et al., 1996], por extrapolação de dados de estudos câmara [Chambers et al., 2004], ou por interpolação de dados de torre de fluxo de períodos noturnos de mistura mais vigorosa [Gu et al., 2005]. Na ausência de medições suficientes para estimar os fluxos advectivos perdidos diretamente [ex., Staebler e Fitzjarrald, 2004; Tóta et al., 2008], as subestimativas na troca líquida do ecossistema derivadas de torres de fluxo são frequentemente corrigidas por meio de um método empírico simples conhecido como “correção por  $u^*$ ”. Esse método usa a velocidade da fricção baixa, uma medida da força de mistura turbulenta, para identificar as condições sob as quais os fluxos podem ser subestimados, filtra as medições de fluxo feitas nesses períodos, e substitui as medições removidas por interpolação a partir dos períodos de tempo de misturas mais vigorosas [Goulden et al., 1996].

O método de correção por  $u^*$  não é inteiramente satisfatório porque fornece apenas um índice aproximado de quando os fluxos na troca líquida de CO<sub>2</sub> com o ecossistema (NEE) são inadequados das medições noturnas (60% no sítio do km 67, e 80% no sítio do km 83, ambos próximos a Santarém [Saleska et al., 2003]; e mais de 90% no sítio K34, próximo a Manaus [Araújo et al., 2002],

levando a grandes incertezas e risco de cálculo incorreto se os fluxos remanescentes considerados válidos não forem representativos [Tóta et al., 2008]. Entretanto, o método por  $u^*$  foi bem validado em alguns sítios amazônicos por múltiplos métodos independentes (ex., Hutyra et al. [2008] mostram que os fluxos corrigidos pelo  $u^*$  no km 67 em Santarém produzem estimativas confiáveis de balanço de carbono). Devido às diferenças entre os sítios, esse método não funciona igualmente bem em todos os sítios amazônicos. Por exemplo, conforme discutido por Kruijt et al. [2004], os fluxos noturnos durante períodos de baixo- $u^*$  no sítio da floresta de Jaru, próximo à Ji-Paraná, em Rondônia, não são significativamente diferentes dos fluxos durante períodos de alto- $u^*$ , e portanto, a correção por  $u^*$  tem pouco efeito nesse sítio.

Vários métodos diferentes e independentes estão agora sendo usados em sítios amazônicos para testar estimativas de fluxo de vórtices turbulentos de balanço de carbono, inclusive a comparação com balanço derivado biometricamente [Saleska et al., 2003; Miller et al., 2004], a comparação com a soma de componentes de fluxos ascendentes [Chambers et al., 2004], extrapolação de NEE diurna versus curvas de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) [Hutyra et al., 2008], uso de radônio como um traçador [Martens et al., 2004], uso de métodos de balanço de camada limite local [Culf et al., 1999; Acevedo et al., 2004; Lloyd et al., 2007], e detecção direta dos fluxos advectivos normalmente não medidos [Tóta et al., 2008]. Esses métodos tanto validaram os balanços derivados de fluxos turbulentos. [Hutyra et al., 2008] como os invalidaram [Lloyd et al., 2007].

Os maiores obstáculos para resolver a questão do balanço de carbono na Amazônia, entretanto, não é tanto a precisão da medição, mas uma questão de adequar as escalas em que são feitas as medições (se via torres de fluxos ou parcelas de inventários florestais) à escala dos processos pelos quais o carbono da estrutura ganha ou perde através da paisagem. Espera-se que as paisagens de florestas maduras sejam um mosaico de fragmentos, alguns deles recentemente perturbados (e perdendo carbono), com grande parte há muito tempo não perturbada (ganhando carbono, ou quase em equilíbrio). Se a causa dominante do distúrbio for a mortalidade dos indivíduos arbóreos, então a escala de extensão dos fragmentos resultantes será menor, e há uma

grande chance de que o domínio/área de alcance de uma única torre se integre a todo o espectro de estágios sucessionais. Por outro lado, se processos de distúrbios importantes incluem grandes *blowdowns*, eventos de fogo ou secas em escala regional, então podemos ter grandes mosaicos e haverá necessidade de esforços muito maiores para representar todos os diferentes estágios [Moorcroft et al., 2001].

Esse problema de escalonamento leva ao segundo enfoque geral, estudos integrados com base em processos, que consiste da combinação das respostas às duas questões básicas para quantificar o balanço de carbono em escala de paisagem:

1. Qual é a associação entre o balanço de carbono e a estrutura florestal em função do tempo desde o distúrbio local? Teorias ecológicas sobre a sucessão florestal [Odum, 1969] e regeneração da fase de transição [Brokaw, 1985; Hubbell et al., 1999] preconizam que o estoque de carbono (à medida que grandes perdas iniciais de carbono oriundas de material lenhoso morto em decomposição diminuem gradativamente e são ultrapassadas por aumentos da produção primária, Figura 2a) está intimamente ligado com a estrutura florestal em mudança (ex., aumento da altura do dossel, Figura 2b) após o distúrbio, mas é essencial que se proceda a validação empírica em florestas reais.

2. Qual é a distribuição, em termos de fragmentos, de estados de distúrbios (tempo desde o distúrbio) e, em consequência, de balanços de carbono em termos de fragmento, através da paisagem? O tempo desde o distúrbio não é conhecido ou observável na maioria dos fragmentos de floresta madura na Amazônia, mas pode ser inferido a partir de observações de índices de estruturas florestais.

Evidências sugerem que, pelo menos em grandes escalas, os eventos de distúrbio se juntam para criar correlações mais amplas de extensão do que a área de alcance das torres [Nelson et al., 1994]; desse modo, a resposta à questão 2 é improvável de ser obtida por amostragem aleatória por torres de fluxo ou de parcelas de inventários florestais [Feeley et al., 2007; Fisher et al., 2008]. Sensoriamento remoto de resolução suficientemente alta deve ser capaz de nos dizer algo sobre a escala de extensão da fragmentação florestal e sua variação espacial e, portanto,

informar nossa estratégia para responder a essa questão [Jupp e Twiss, 2006]. Por exemplo, *Hurt et al.* [2004] basearam-se em levantamentos aéreo com o lidar para fornecer uma medida direta da estrutura florestal, enquanto *Chambers et al.* [2007] discutiram a reflectância hiperespectral baseada em satélite para detectar variações na rebrota fotossintética das folhas verdes do dossel como um indicador de fragmentos florestais recentemente perturbados.

Entretanto, a Questão 1 pode, provavelmente, ser mais bem respondida por medições de fluxos de vórtices turbulentos em sítios que são conhecidos por terem sido perturbados recentemente, ou por causas naturais ou por distúrbios antrópicos deliberados, tais como extração seletiva [Figuera et al., 2008], combinadas com medições biométricas dos componentes de balanço de carbono e estrutura florestal. Por exemplo, o sítio da torre no km 67 próximo a Santarém, onde o desequilíbrio entre reservatórios de material lenhoso morto e uma perda inicial observada de carbono da floresta mostram evidências de distúrbio natural recente [Rice et al., 2004; Pyle et al., 2008], as observações de fluxos turbulentos mostram uma tendência de fonte para sumidor (Figura 2c), e medições de alturas de dossel florestal ao longo do tempo mostram alturas crescentes de dossel (Figuras 2d e 2e). Essas tendências são consistentes com a dinâmica modelada de distúrbio-regeneração (Figura 2), oferecem um teste crítico de tais trajetórias e, o mais importante, um fundamento empírico baseado no solo para modelos restritos, com observações de sensoriamento remoto do estado do distúrbio para extrapolar o balanço de carbono para escalas de paisagem.

É por meio desses tipos de estudos integrados, que combinam medições de fluxos de vórtices turbulentos, modelos e sensoriamento remoto, que a pergunta que há muito se procura responder sobre o balanço de carbono da floresta deve, claramente, ser tratada.

**Figura 2.** Modelo de demografia do ecossistema [Moorcroft et al., 2001] que levanta uma hipótese sobre as relações do balanço do carbono e estrutura florestal: (a) NEE simulada e (b) alturas de dossel de uma clareira de floresta tropical após evento de distúrbio. Grandes perdas iniciais de material lenhoso morto são eventualmente superadas por regeneração de longo prazo à medida que a altura do dossel aumenta. Troca de

carbono e dinâmica da altura do dossel medidas no sítio de torre no km 67 em Santarém: (c) tendência de NEE de fluxo de vórtices turbulentos de 2001 a 2005 (deslocando a média anual) mostrando mudança de fonte de carbono para sumidor [Hutyra et al., 2007] e medições por lidar portátil de (d) distribuição da altura do dossel nos domínios da torre e (e) mudanças no perfil vertical da densidade do dossel entre 2003 e 2005, mostrando aumentos na altura do dossel. Dados do dossel por lidar portátil de base terrestre fornecido por cortesia de G. G. Parker.

### 3. QUAL É A SAZONALIDADE DO METABOLISMO DE ECOSISTEMAS DE FLORESTAS AMAZÔNICAS EQUATORIAIS?

Medições de fluxos que englobam escalas temporais dominantes ao determinar as oscilações variáveis, diurnas, sazonais e multianuais associadas ao El Niño-Oscilação Sul (ENOS) e também a outros modos inter-hemisféricos possibilitam um teste fundamental do nosso conhecimento de metabolismo de ecossistema, uma vez que esses fluxos são a consequência das atividades metabólicas dominantes de fotossíntese e respiração. Neste capítulo, focalizamos a sazonalidade desses processos. Diferentemente de zonas temperadas, onde a sazonalidade do metabolismo de ecossistemas é óbvia e diretamente dominada por uma estação de crescimento ativo que faz a transição para uma estação dormente na qual o ecossistema retarda substancialmente, a resposta dos trópicos perenes não é tão óbvia.

A produtividade bruta do ecossistema (GEP, derivada de fluxos turbulentos devido à fotossíntese total de todo o ecossistema) e a respiração do ecossistema ( $R_{eco}$ ) permitem uma observação direta do metabolismo da floresta como um todo. Métodos de fluxo turbulentos medem diretamente a NEE de  $CO_2$ , a soma do componente de fluxos fotossintéticos e de respiração. Os fluxos do componente são tipicamente separados mediante a interpolação de medições noturnas válidas (que representam apenas a respiração) com as diurnas e, então, se subtrai a respiração diurna da troca líquida para derivar a fotossíntese [Hutyra et al., 2007]. Nós nos beneficiamos desse tipo de separação (que necessariamente contabiliza tanto os fluxos de vórtices turbulentos medidos acima do dossel quanto os fluxos das trocas do estoque de  $CO_2$  dentro do dossel para distinguir com clareza os

fluxos biológicos líquidos diurnos e noturnos) para examinar separadamente os processos metabólicos de fotossíntese e respiração.

### 3.1. Metabolismo Fotossintético

Historicamente, os modelos de ecossistemas e de superfície da terra têm representado os ecossistemas da Amazônia como sendo limitados por água, prevendo declínios na estação seca da fotossíntese e/ou dos fluxos associados de água de transpiração pelas folhas [Dickinson e Henderson-Sellers, 1988; Nobre et al., 1991; Costa e Foley, 1997; Tian et al., 1998; Botta et al., 2002; Werth e Avissar, 2002; Lee et al., 2005]. Um conjunto que reúne observações diretas, entretanto, agora sugere um quadro diferente: nas florestas úmidas tropicais de terra firme na Amazônia, o metabolismo fotossintético de vegetação (conforme capturados pelos fluxos fotossintéticos e de transpiração) não é limitado por água, pelo menos em escalas sazonais, mas movidos por uma combinação de energia solar disponível e fenologia intrínseca de vegetação. Esse quadro sustenta-se em estudos de fluxos turbulentos e de observações de sensoriamento remoto de alta frequência possibilitado por sensor do Radiômetro Espectral Imageador de Resolução Moderada (MODIS) a bordo do satélite Terra, validado por comparação com estudos baseados no solo.

Fluxos de água de superfície e atmosfera permitem um entendimento importante do metabolismo fotossintético porque a transpiração de folhas é influenciada pela regulação estomatal. Apresentamos uma rápida revisão de observações de fluxos de água; para uma discussão mais completa de evapotranspiração (ET), ver *da Rocha et al.* [neste volume]. Observações de fluxo de água do sistema como um todo mostram uma correlação com a energia disponível (radiação líquida) através dos sítios [Juarez et al., 2007; Hasler e Avissar, 2007; da Rocha et al., 2009], o que implica uma ET mais alta na estação seca, especialmente nos sítios próximos ao equador, onde a radiação líquida à superfície é controlada principalmente por nebulosidade (uma vez que a radiação solar no topo da atmosfera varia apenas moderadamente ao longo do ano). Dados de radiação líquida e ET sugerem uma distinção entre sítios equatoriais, próximos a Manaus [Shuttleworth, 1988; Araújo et al., 2002], Santarém

[da Rocha., 2004; Hutyrá et al., 2007] (Figura 3a), e Belém [Souza-Filho et al., 2005], os quais não apresentam diferenças sazonais na relação da radiação líquida e ET e, em consequência, nenhuma evidência de estresse hídrico sazonal e florestas meridionais, que têm estações secas mais intensas. Os sítios ao sul, próximos a Ji-Paraná (floresta semidecídua em Jarú, torre RJÁ na Tabela 1), a floresta transicional perto de Sinop (SIN na Tabela 1), e o sítio de transição (savana-floresta) na Ilha do Bananal em Tocantins Javaés (BAN na Tabela 1) mostram evidências de resposta mais fraca à energia disponível na estação seca, uma possível indicação de que os sítios com estações secas mais intensas sentem o início do estresse hídrico sazonal, pelo menos em alguns anos [da Rocha et al., 2009].

As torres de fluxo de vórtices turbulentos, entretanto, medem o fluxo de água de todo o sistema (que inclui a evaporação de solos e chuva interceptada pela folha); dessa forma, os padrões observados não são atribuíveis ao metabolismo da vegetação isoladamente.

Fluxos fotossintéticos de carbono são um indicador direto de metabolismo de vegetação. Os três sítios equatoriais sazonais (próximos a Manaus, Santarém e Belém) mostram pouca ou nenhuma evidência de limitação hídrica sazonal (Figura 3) (Restrepo-Coupe et al., manuscrito em preparação, 2009) (uma exceção à essa tendência é um declínio da fotossíntese na estação seca próxima ao sítio de Manaus, relatado por *Malhi et al.* [1998] sobre a estação seca de 1995, embora esse mesmo sítio mais tarde tenha mostrado fotossíntese sustentada na estação seca, conforme descrito por *Araújo et al.* [2002]). Fotossíntese sustentada na estação seca (ou em elevação) é consistente com observações por torre da ET sustentada (ou em elevação) da estação seca, e nenhuma delas apoia o paradigma de um ecossistema que opera no limiar do estresse hídrico (ver também *Meir et al.* [neste volume] sobre os efeitos de seca extrema imposta artificialmente).

**Figura 3.** Compósito de sazonalidade de fluxos de carbono e forçantes/determinantes ambientais de cada um dos seis sítios: (a-c) sítios de floresta amazônica equatorial, (d) floresta amazônica meridional e (e) pastagens convertidas no entorno, e (f) sítio de savana no Estado de São Paulo (ver Figura 1 e Tabela 1). Para cada sítio, o painel superior mostra produtividade bruta

do ecossistema (GEP) (linha sólida), e respiração do ecossistema ( $R_{eco}$ ) (linha tracejada), cada uma expressa uma fração de seu máximo anual, enquanto o painel inferior mostra precipitação derivada do TRMM (barras, com períodos de estação seca,  $<100 \text{ mm mês}^{-1}$ , salientado por painel cinza sombreado), radiação ativa fotossinteticamente medida (PAR) (linha sólida), e radiação estimada do topo da atmosfera ( $R_{TOA}$ ) (linha tracejada). Adaptado do Restrepo-Coupe et al., manuscrito em preparação, 2009.

Observações de sensoriamento remoto indicam que esse quadro geral, derivado de medições pontuais em alguns sítios de torre individuais, também se aplica a escalas mais amplas através da Amazônia equatorial. O índice aumentado de vegetação (EVI) do MODIS é um compósito de área foliar e conteúdo de clorofila de dossel que não se satura, mesmo sobre densas florestas amazônicas. Adequadamente filtrado para remover aerossol atmosférico e efeitos de nuvens, o MODIS EVI rastreia as variações sazonais na fotossíntese do dossel [Huete et al., 2006]. O perfil sazonal médio de alta frequência (compósito de 8 dias) das observações do MODIS EVI, calculado para os anos de 2000 – 2005, e sobre uma grande área da Bacia Amazônica equatorial (florestas primárias de  $50^\circ$  a  $65^\circ\text{O}$ , localização indicada na figura 1), mostra que essas florestas exibem uma tendência de “rebrotam das folhas verdes” em grande escala durante a estação seca (Figura 4). Foram observados aumentos especialmente fortes da atividade fotossintética da floresta na estação seca sobre nas porções leste da Amazônia, região cuja estação seca é mais longa (5 meses), com um mínimo de precipitação anual (no entorno da floresta do Tapajós, a  $55^\circ\text{O}$ ) e aumentos menores na porção oeste próxima a Manaus, onde a estação seca é mais curta (cerca de 2 meses) e a precipitação é mais elevada. Em resumo, nas florestas da parte central da Bacia Amazônica equatorial, os lugares com o maior potencial de estresse de seca (em termos de quantidades de precipitação e variabilidade) também mostram maior tendência de aumentar a fotossíntese à medida que a água se torna limitada. Uma reversão completa na fenologia de EVI (“escurecimento” da estação seca) foi observada a leste de Cauaxi, ao longo do “arco do desmatamento”, onde as pastagens extensivas e florestas secundárias permanecem após o desmatamento [Roberts et al., 2003] (ver questão 3, abaixo).

O quadro de primeira ordem de fotossíntese sustentada, ou até da fotossíntese crescente da floresta Amazônica na estação seca também inclui importantes detalhes de segunda ordem que apresentam um quadro de alguma forma com mais nuances de metabolismo de ecossistema do que os de fluxos de água. Talvez o melhor entendimento seja derivado de análises que combinam observações meteorológicas de torres de fluxos turbulentos com estimativas biométricas detalhadas de dinâmica de vegetação. Na Floresta do Tapajós, próxima a Santarém, por exemplo, que tem a estação seca mais longa entre os sítios amazônicos, a ET mostra uma simples correlação com a luz do sol (Figura 5a ET versus PAR na Figura 5c), que aumenta na estação seca, o que contrasta com modelos que representam vegetação limitada por água. A média de GEP também exhibe aumentos na estação seca (Figura 5b), mas com uma variação sazonal mais complexa que não é simplesmente correlacionada nem com precipitação nem com luz solar. A GEP começa a diminuir por volta de abril, mas isso não se deve ao estresse hídrico porque o declínio começa bem antes do início da estação seca, durante um período em que os suprimentos de água do solo estão altos.

Por outro lado, o declínio da GEP parece movido por perda de capacidade fotossintética do dossel (a habilidade intrínseca da floresta, sem considerar os níveis variáveis de luz com a sazonalidade para fixar carbono, estimada por observação da GEP em um dado nível de luz alta) (Figura 5c, eixo esquerdo). A perda da capacidade deve-se ao declínio presumido do índice de área foliar (IAF- LAI) devido ao aumento da queda de liteira, que se acelera no final da estação úmida [Goulden et al., 2004; Rice et al., 2004; Hutrya et al., 2007] (Figura 5c, eixo direito). Na GEP observada, a consequência das variações combinadas da capacidade fotossintética e variação da luz solar atinge um mínimo por volta do início da estação seca (bem antes da queda máxima de liteira), quando começa a subir novamente, devido ao efeito combinado de aumentos de luz (devido a menos luz) e um aumento observado na capacidade fotossintética do dossel [Goulden et al. 2004; Hutrya et al., 2007].

Goulden et al. [2004] sugerem que esses padrões resultam de uma interação entre a variação ambiental e os ritmos fenológicos do dossel da floresta: o declínio da fotossíntese no final da

estação úmida é um resultado do início da senescência foliar, que é logo seguida por aumentos de uma nova brotação de folhas com alta capacidade fotossintética que, combinados, aumentam a fotossíntese do dossel. Os controles da fenologia da senescência foliar tropical e brotamento não são bem conhecidos, mas o brotamento de novas folhas na estação seca foi bem documentado no nível de plantas individuais quando não há limitação de água [Borchert, 1983; Wright e van Schaik, 1994]. Foram observados aumentos do LAI/IAF em escala de bacia por sensoriamento remoto [Myneni et al., 2007]. Padrões sazonais em LAI/IAF, juntamente com as distribuições que se alteram sazonalmente, impulsionam os padrões sazonais de GEP no Tapajós [Goulden et al., 2004; Doughty e Goulden, 2008]. Dado que a fenologia da folha provavelmente seja uma resposta adaptável que se antecipa às variações climáticas sazonais, os modelos que dependem de respostas diretas às variáveis ambientais determinantes podem ter dificuldade de prever a respostas de metabolismo fotossintético florestal à mudança climática.

De que modo as florestas amazônicas são capazes de sustentar altos níveis de metabolismo durante estações secas, e por que tantos estudos de modelo não captaram essa dinâmica? Observações de raízes arbóreas excepcionalmente profundas (até 18 m) [Nepstad et al., 1994], redistribuição hidráulica pelas raízes [da Rocha et al., 2004; Oliveira et al., 2005], e mudanças sazonais no suprimento hídrico para ET de camadas rasas de solos (3 m) até as profundas (>7m) entre as estações úmidas e secas [Bruno et al., 2006] sugerem mecanismos pelos quais essas florestas tropicais mantêm acesso a estoques não transientes de água em solo profundo mesmo quando a superfície se torna suficientemente seca para limitar a atividade biológica. Tais mecanismos não constavam dos primeiros modelos globais, muitos dos quais foram construindo em torno de sistemas temperados e agrícolas mais estudados e que tipicamente representam florestas com enraizamento de 2 – 3 m de profundidade.

Modelos (ex., o modelo CASA) [Potter et al., 1998] que usam métrica empírica de sensoriamento remoto para gerar a fenologia da vegetação, ao invés de simular internamente a dinâmica fenológica da vegetação, deveriam seguir mais rigorosamente os padrões sazonais observados por

satélite. De fato, o estudo de modelagem de Potter et al. [1998], desenvolvido com produtos de sensoriamento remoto do Radiômetro Avançado de Alta Resolução (AVHRR), elaborou hipóteses (incluindo a limitação da produtividade da vegetação amazônica por radiação solar e não por umidade do solo por causa das raízes profundas que mostraram tolerância à seca) que preveem algumas das observações que serão discutidas aqui. Uma vez que o EVI mostra a rebrota das folhas verdes da estação seca (Figura 4), os modelos do ciclo de carbono alimentados com o EVI também mostram essa sazonalidade.

Estudos de modelos de ecossistemas que foram desenvolvidos com base nesses resultados melhoraram a fenologia sazonal significativamente. Por exemplo, Costa e Foley usaram o mesmo modelo (simulador integrado da biosfera), primeiramente [Costa e Foley, 1997] com um sistema radicular de floresta de 2 m de profundidade, que simulou um pico de ET na estação úmida, mas um segundo estudo [Costa e Foley, 2000] usou raízes florestais de 12m de profundidade e simularam um pico na ET da estação seca semelhante aos resultados de fluxos de vórtices turbulentos.

Modelos independentes de ecossistemas podem ser modificados para representar bem a sazonalidade, como no exemplo do estudo de Costa e Foley [2000] citado acima e outros estudos [Ichii et al., 2007; Fischer et al., 2007]. Entretanto, a simulação precisa da sazonalidade da vegetação em modelos de ciclo clima-carbono inteiramente acoplados, que não apenas simulem a dinâmica da vegetação, mas que também gerem o clima, permanece um desafio. A inclusão de mecanismos como o de raízes profundas e redistribuição hidráulica de fato melhora o desempenho do modelo de circulação geral (GCM), aumentando a atividade vegetacional da estação seca e direcionando significativamente o desempenho médio anual do modelo para a observação [Kleidon e Heimann, 2000; Lee et al., 2005].

Entretanto, mesmo as simulações melhoradas, que mostram metabolismo significativo de estação seca diferente de zero, continuam a mostrar divergência da sazonalidade observada do metabolismo do ecossistema (Figuras 5a e 5b). Mais esforços são necessários com modelos da superfície da terra encaixados nos GCMs para



investigar como esses resultados poderão ser usados para melhorar previsões climáticas.

### 3.2. Metabolismo de Respiração

A respiração tem sido representada globalmente através de biomas como funções crescentes de temperatura e umidade (ou precipitação) [Raich e Schlesinger, 1992; Lloyd e Taylor, 1994], com importante efeito interativo de umidade observada mesmo em sistemas relativamente úmidos como as florestas temperadas [Davidson et al., 1998]. Mesmo assim, o metabolismo respiratório do ecossistema emerge de processos complexos fundamentalmente distintos (autotróficos e heterotróficos, acima e abaixo do solo, de uma variedade de substratos, incluindo solo, liteira e material lenhoso morto em decomposição, e de uma variedade de organismos em decomposição [ver Metcalfe et al., 2007]) e pode ser que mostrem padrões diferentes daqueles processos unificados por comparação subjacentes à fotossíntese.

De fato, no âmbito das florestas amazônicas equatoriais, as torres de fluxo mostram padrões diferentes e contrastantes de respiração em comparação com a fotossíntese. Embora a fotossíntese do ecossistema (GEP) nos sítios da Amazônia central de Manaus, Santarém e Caxiuanã (Figuras 3a – 3c) exibam um padrão comum (sustentado ou crescente durante a estação seca), a respiração do ecossistema ( $R_{eco}$ ) segue padrões diferentes através desses sítios. Em particular, salientamos o contraste entre as florestas primárias próximas a Santarém, que mostram declínios na estação seca em todo o sistema da respiração com mínima próxima do final da estação seca, e em florestas perto de Manaus em que todo o sistema de respiração aumenta no final da estação seca.

O padrão de respiração de ecossistema medido por fluxo de vórtices turbulentos em Santarém (Figura 3b), consistente com respiração medida independentemente em Santarém [Keller et al., 2005], indica que a disponibilidade hídrica em geral limita a respiração nesses sítios bem drenados de terra firme e especialmente durante a estação seca mais longa em Santarém. A sensibilidade da precipitação inversa (que aumenta durante a estação seca) e respiração (que declina) pode surgir a partir da disponibilidade hídrica contrastante dos

dois processos: raízes arbóreas profundas podem fornecer água para fotossíntese durante toda a estação seca, mas a respiração heterotrófica aumenta a partir de fontes próximas à superfície (solos, liteira, detritos lenhosos grossos) e é inibida, portanto, por dessecação durante a estação seca [Saleska et al., 2003].

**Figura 4.** Perfil do Índice de Vegetação-MODIS (média de 2000 – 2005) descrevendo variabilidade espaço-sazonal através do transecto na Amazônia equatorial da Figura 1, de florestas úmidas no oeste de Manaus (65°O) para florestas sazonalmente úmidas no leste Amazônia a (-50°O) para as paisagens extensivamente convertidas próximas à costa (45°–50°O). [Huete et al., 2006]. Observe que a “calha” a 50°O é um artefato do Rio Tocantins, um tributário do Amazonas.

**Figura 5.** (a) (faixa sombreada) Evapotranspiração na Floresta (Equatorial) Nacional do Tapajós, próxima a Santarém: observada (média  $\pm$  de SD do período de 2002 – 2004 de fluxos de vórtices turbulentos, sítio K67) e (linha sólida) modelada pelo Centro Nacional de Pesquisa Atmosférica (NCAR) modelo terrestre GCM+CLM3.0 com raízes profundas e levantamento hidráulico [Lee et al., 2005] e (b) (faixa sombreada) produtividade bruta do ecossistema no mesmo sítio: observada (mesmo período da Figura 5a) e (linha sólida com pontos) modelada por NCAR CLM3.0 modificado e (linha sólida) por simulador integrado da biosfera [Botta et al., 2002]. (quadrados pretos) MODIS EVI (média de 2000 – 2004) é indicado com GEP na Figura 5b. Modelos mostram declínios da estação seca em contraste com observações de satélites e torre de fluxo. (c) Média do ciclo anual da capacidade fotossintética do dossel (GEP observada quando a PAR  $\approx 800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), taxas de queda de liteira (indicadas com escala reversa), e média de radiação diária fotossinteticamente ativa (PAR). (d) GEP e EVI em área de pastagem/agrícola (sítio K77) com sazonalidade oposta ao sítio de floresta próximo (-12 km de distância) na Figura 5b. Dados adaptados de Saleska et al. [2003], Sakai et al. [2004], Huete et al. [2006], e Hutrya et al. [2007].

O padrão Manaus (Figura 3a), em contrapartida, sugere que a respiração pode ser limitada por oxigênio nesse sítio que é um mosaico de platôs de floresta de terra firme e baixios, cujos solos são saturados durante grande parte da estação úmida [Araújo et al., 2002; Sotta et al., 2004]. Análise detalhada de padrões de ecossistema e respiração de solo próximo a Manaus [Chambers et al., 2004a, 2004b] em geral sustenta essa interpretação, mostrando que no sítio de Manaus: (1) a respiração média anual do

solo é menor em baixios (cujos solos são mais frequentemente saturados) e mais alta em platôs; (2) a respiração do solo mostra uma relação negativa com a umidade do solo, com pico de água volumétrica de solo de aproximadamente  $0,20 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ , e declínio através da maior parte do espaço de variação da umidade observada do solo; e (3) que a resposta de respiração de ecossistema para pulsos de precipitação é dependente do contexto: a  $R_{eco}$  responde positivamente aos pulsos de precipitação na estação seca, mas diminui após os pulsos de precipitação na estação úmida.

A similaridade em padrões de fotossíntese observados e a diferença em padrões de respiração entre diferentes sítios sugerem que os controles da respiração são complexos, conclusão essa reforçada ainda mais por experimentos de manipulação de água em escala de ecossistema, que mostram respostas contrastantes inesperadas à seca simulada. Na floresta nacional de Caxiuanã no leste da Amazônia, a seca em Oxissolos arenosos induziu à grandes (22%) reduções na respiração do solo [Sotta *et al.*, 2007], enquanto na floresta do centro-leste, próxima a Santarém, a seca em Oxissolo argiloso surpreendentemente não induziu a nenhuma troca líquida na respiração do solo [Davidson *et al.*, 2008]. Isso pode ser decorrente da menor profundidade de enraizamento e da textura do solo arenoso, que podem tornar a floresta de Caxiuanã mais sujeita à limitação hídrica, mas ainda permanecem incertezas significativas (para uma discussão mais detalhada, ver Meir *et al.* [neste volume] sobre os efeitos de seca).

Padrões de respiração de solo podem também estar relacionados à interação entre clima e topografia. Assim como para acontece com o balanço do carbono total a extrapolação da respiração do solo para escala de paisagem pode ser facilitada por modelos de áreas terrestres e hidrologia de paisagem baseados em sensoriamento remoto [Renno *et al.*, 2008], que podem então ser usados para analisar as áreas de alcance da torre de fluxo em diferentes sítios [Nobre *et al.*, 2008].

#### 4. DE QUE MODO O METABOLISMO DO ECOSSISTEMA VARIA ATRAVÉS DE GRADIENTES NO BIOMA, CLIMA E USO DA TERRA?

Tratamos aqui da questão importante sobre o modo como os padrões sazonais se alteram através do espaço e assim entender mais claramente a questão fundamental de como a estrutura do ecossistema e clima dão origem às variações da função do ecossistema. Medidas de fluxo de vórtices turbulentos têm possibilitado entender pelo menos três tipos de variação espacial na Amazônia: (1) com relação às variações no bioma no sequestro de  $\text{CO}_2$  (avaliado comparando-se torres próximas como, por exemplo, aquelas localizadas dentro de florestas similares próximas a Manaus); (2) mudanças na sazonalidade de metabolismo de ecossistema com variação climática (de florestas úmidas equatoriais próximas ao principal canal do Rio Amazonas até florestas mais secas ao longo da porção sul da Amazônia); e finalmente, (3) mudanças na sazonalidade causadas por impactos “antropogênicos” (i.e., mudanças no uso da terra, principalmente a conversão de floresta em pastagem ou em área de cultivo).

Nosso principal foco aqui é entender de que modo a sazonalidade varia com o clima ou bioma preferivelmente às variações na magnitude da produtividade média de ecossistemas (as quais são, certamente, muito menos conhecidas por meio de medições de torres, ver questão 1). Avaliações biométricas de produtividade lenhosa podem ser um indicador apropriado de variações em larga escala da produtividade através da Bacia [Malhi *et al.*, 2004, neste volume].

##### 4.1. Variabilidade Dentro do Bioma

Dado o custo relativamente alto das torres de fluxo, elas raramente são instaladas próximas umas das outras em florestas consideradas representativas do mesmo bioma. Entretanto, as duas torres próximas a Manaus (nos sítios C14 e K34) e duas torres próximas a Santarém (nos sítios K67 e K83 da Floresta Nacional do Tapajós), cada uma delas, instaladas em florestas do mesmo bioma, têm dado a oportunidade de investigar essa suposição.

A troca líquida de  $\text{CO}_2$  do ecossistema nas duas torres de Manaus mostrou um sequestro líquido de carbono significativamente maior no sítio C14 do que no K34 durante o mesmo período, de 1999 a 2000 [Araújo *et al.*, 2002], sugerindo que deve haver maior sequestro em platôs bem drenados do que baixios, que em geral têm solos saturados, e

isso talvez possa explicar a razão pela qual a torre C14, cujo alcance engloba mais de 25% de áreas de platôs num raio de 1 km da torre, também mostra sequestros maiores. Araújo *et al.* [2002] também não descartam a possibilidade de que possa haver interpretações imprecisas devido à dificuldade de interpretação das medições de fluxos de vórtices turbulentos feitas em terrenos complexos [Baldocchi *et al.*, 2000].

Por outro lado, as trocas líquidas de carbono medidas nos sítios das torres K83 e K67 (antes da extração seletiva no sítio K83) foram indistinguíveis após correções apropriadas das condições de calma noturna [Saleska *et al.*, 2003]. Os sítios de torre em terra firme no Tapajós são excepcionalmente planos, com solos argilosos razoavelmente uniformes, entremeados com fragmentos arenosos de planalto bem drenado [Silver *et al.*, 2000] e estrutura de dossel similar e, portanto, espera-se que esses dois sítios mostrem balanços de carbono similares. O terreno desses sítios de torre é mais próximo do ideal para a aplicação de métodos de fluxos de vórtices turbulentos, mas são menos representativos da paisagem mais ampla de grande parte da floresta amazônica.

Visto que a Amazônia é formada por terrenos entremeados como aquele observado no entorno das torres de fluxo próximas a Manaus, um desafio importante que ainda persiste quanto ao uso de métodos de fluxo de vórtices turbulentos para interpretar o balanço de carbono da floresta amazônica é o avanço do entendimento de como as peças dos componentes de mosaicos de platôs e baixios se integram para o balanço do carbono em escala de paisagem. Isso requer estudo em duas áreas chave: a micrometeorologia de fluxos de terrenos complexos [ex., Tóta *et al.*, 2008] e ecologia biogeoquímica de platô e de florestas em baixios.

#### 4.2. Variabilidade Clima/Bioma: De Florestas Equatoriais à Florestas Meridionais e Savana

Ao passar das florestas amazônicas equatoriais (Figuras 3a-3c) para florestas amazônicas mais secas ao sul (Figura 3d, o que se revela é uma troca distinta de padrões sazonais: a Reserva Jaru, próxima a Ji-Paraná, Rondônia, mostra um declínio distinto na fotossíntese do dossel da estação seca

(Figura 3d) [von Randow *et al.*, 2004]. Isso também é similar ao observado na floresta transicional (11.4°S, 55.4°O) próxima a Sinop [Vourlitis *et al.*, 2005]. Essas observações sugerem que o metabolismo fotossintético nesses sítios ao sul experimenta alguma limitação hídrica durante a estação seca. Isso é consistente com padrões de ET nesses sítios, que também mostram declínios na estação seca [da Rocha *et al.*, 2009], embora deva ser observado que a ET da estação seca é ainda muito mais alta do que influxos coincidentes de precipitação, indicando um estoque hídrico do solo significativo e a habilidade de minar água em solo profundo que é recarregada somente por influxos da estação úmida, mesmo nesses sítios mais secos ao sul.

Isso é comparável a uma diferença sazonal distinta, também observada no crescimento arbóreo de floresta úmida de terra firme (conforme registrado por incremento de diâmetro) similar às florestas tropicais de planícies de inundação, que são sazonalmente inundadas por rios do entorno e que representam o equivalente a 14% da bacia do Rio Amazonas. O crescimento arbóreo atinge seu máximo durante a estação chuvosa na primeira, de acordo com biometria [Rice *et al.*, 2004] e durante a estação seca na última, respectivamente [Dezzeo *et al.*, 2003].

No sítio de torre de fluxo em planície de inundação e ecótonos [Borma *et al.*, 2009], a produtividade do ecossistema cai abruptamente durante a inundação, provavelmente devido ao estresse induzido por anoxia (similar às florestas de inundação) e rapidamente se recupera no início da estação seca (portanto, semelhante às florestas equatoriais de terra firme e de planície de inundação). Além disso, a crescente produtividade durante a estação seca é concomitante com a diminuição da ET e, portanto, o sítio ecótono aparentemente se comporta do mesmo modo que as florestas equatoriais em relação à sazonalidade da GEP e como as savanas, em relação à ET sazonal [da Rocha *et al.*, 2009].

A tendência de atividade de fotossíntese alta ou crescente na estação seca (em florestas equatoriais) e de declínio fotossintético moderado na estação seca (nas florestas meridionais) atinge seu extremo na transição de floresta para o bioma de savana (ou cerrado) (Figura 3f). Em comparação com a vegetação de floresta, o metabolismo fotossintético de savana exibe uma variação muito maior,

experimentando uma redução média de 80% durante a parte mais seca da estação seca (Figura 3f).

Uma análise sugere dois fatores associados a esses padrões de metabolismo fotossintéticos sazonais em mudança (Restrepo-Coupe et al., manuscrito em preparação, 2009): diferenças na profundidade de solos e mudanças na sazonalidade da incidência de energia solar na superfície. Primeiro, por exemplo, solos mais rasos de cerca de 3m em Ji-Paraná [von Randow et al., 2004] podem induzir à limitação hídrica que retarda a fotossíntese durante a estação seca. Segundo, como mostram os dados de determinantes ambientais através dos sítios na Figura 2, a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) à superfície não aumenta nos sítios meridionais (Figuras 3d – 3f) durante a estação seca como acontece em florestas equatoriais. Nas florestas equatoriais, com incidência solar relativamente constante no topo da atmosfera, a radiação solar à superfície, sendo limitada principalmente por nuvens que estão em seu pico nas estações úmidas, atinge um forte máximo na estação seca. Com latitude crescente, entretanto, a sazonalidade no topo da atmosfera aumenta, com forte mínima da estação seca emergindo para contrabalançar o efeito de céu claro da estação seca (compare as Figuras 3a e 3b com as Figuras 3d e 3e no topo da atmosfera e superfície PAR); o resultado líquido é uma menor variabilidade sazonal na radiação que atinge a superfície nos sítios meridionais. Além disso, os sítios meridionais estão sujeitos às “friagens”, ou períodos frios, devido aos padrões de tempo que circulam ar mais frio nas margens da Amazônia, oriundos de latitudes sul [Oliveira et al., 2003].

Nos sítios equatoriais, deve haver uma vantagem de adaptação morfológica das plantas (incluindo alocação às raízes profundas) para manter altos níveis de metabolismo fotossintético e se beneficiar de aumentos de incidência de energia durante a estação seca [Goulden et al., 2004]; Doughty e Goulden, 2008]. Nesse caso, essa vantagem pode bem ser diminuída nos sítios meridionais, onde a incidência de energia não é sequer nem um pouco mais alta na estação seca [Restrepo-Coupe et al., manuscrito em preparação, 2009].

Com relação ao metabolismo da respiração a floresta meridional, pastagens e sítios de savana, todos exibem padrões sazonais que mostram

consistência entre fotossíntese e respiração: todos esses sítios exibem pelo menos algum grau de limitação hídrica, como se pode observar pelos declínios da estação seca e/ou mínimas na estação em todo o sistema de respiração.

A sazonalidade dos efeitos combinados de fotossíntese e respiração, NEE, apesar de emergir de processos distintos, exhibe, por outro lado, uma resposta convergente através dos biomas: áreas com estações secas mais longas ou menos precipitação mostram maiores variações na sazonalidade de NEE (Figura 6), e essa tendência parece se sustentar, mesmo diante da variação dos processos dominantes da sazonalidade através de gradientes de precipitação: sítios mais úmidos como Manaus mostraram pouca sazonalidade de NEE, sítios com precipitação moderada (como em Tapajós e Sinop) mostraram sazonalidade moderada de NEE dominada por variação na respiração, e sítios de savana mais seca (como aqueles em Brasília e no Estado de São Paulo) mostraram grande sazonalidade de NEE dominada por variação em GEP (Figura 6). O resultado líquido é que a intensidade de seca é um controle chave na sazonalidade da ciclagem de carbono, mas os processos ecofisiológicos pelos quais a seca exerce esse controle variam através dos sítios. Isso, novamente, aponta para a necessidade de estudos que possam gerar um entendimento mais preditivo de quando e onde os processos fotossintético versus respiratório serão mais sensíveis às variações climáticas.

#### 4.3. Mudanças no Uso da Terra (Pastagem e Agricultura)

Os impactos das mudanças no uso da terra nas florestas amazônicas são um dos efeitos mais diretamente observáveis do desenvolvimento humano, à medida que grandes áreas da Amazônia são desmatadas e transformadas em pastagens e outros usos agrícolas. Além dos impactos mais aparentes, entretanto, as medições dos fluxos de troca de carbono, juntamente com medições por sensoriamento remoto, têm permitido um entendimento mais profundo das consequências funcionais da mudança do uso da terra no metabolismo do ecossistema.

Na Amazônia central, por exemplo, o padrão geral de rebrota das folhas verdes da estação seca observado no metabolismo fotossintético de

florestas intactas e medido por torres (Santarém K67, Figuras 5a e 5b) é completamente o oposto; ocorre o escurecimento da estação seca quando da conversão da floresta em pastagem e área agrícola (Santarém, sítio km 77, Figura 5d). (Esses mesmos padrões sazonais contrastantes da floresta versus pastagem são também identificados pelo EVI derivado do satélite do MODIS nesses sítios, Figura 5b versus Figura 5d.) Do mesmo modo, a rebrota das folhas verdes em grande escala das florestas equatoriais observado por satélite através da Amazônia (de 50° a 65°O, Figura 4) mostra uma completa inversão da fenologia, observada a leste de Cauaxi (de 45° a 50°, Figura 4), ao longo do “arco do desmatamento”, região de pastagens extensivas e florestas secundárias que se estabelecem após o desmatamento [Roberts *et al.*, 2003].

**Figura 6.** Variação sazonal em NEE (máximo e mínimo de média mensal) versus precipitação média anual. Símbolos são (ver Tabela 1 para mais detalhes): P, PEG (savana de São Paulo); B, Brasília (savana); S, SIN (floresta transicional de Sinop); K67, K83, Floresta Nacional do tapajós (floresta úmida equatorial); J, RJA (floresta meridional); 14(5), 14(9), Manaus sítio C14 (5 = 1995 – 1996; 9 = 1999–2000 em floresta chuvosa equatorial); K34, sítio K34 em Manaus (floresta chuvosa equatorial). Adaptado de *Vourlitis et al.* [2005]. Direitos autorais 2005 da American Meteorological Society.

Em biomas e zonas climáticas onde as florestas intactas já são sensíveis à seca, em comparação às florestas equatoriais resistentes à seca (ex., floresta meridional, da Reserva Jaru, próxima à Ji-Paraná, Figura 3d), a conversão para pastagem intensifica ainda mais a sensibilidade sazonal, como no sítio de pastagem por conversão na Fazenda Nossa Senhora, em Ji-Paraná (Figura 3e) [von Randow *et al.*, 2004], onde a fotossíntese do ecossistema sofre uma queda de 50% por volta do final da estação seca, comparada a declínios moderados que acontecem nas proximidades, na floresta da Reserva Jaru.

#### 4.4 Resumo

Uma representação integrada de diferentes zonas climáticas, biomas e mudanças do uso da terra, em termos de sazonalidade da fotossíntese do ecossistema (conforme medida em todos os sítios de torres de fluxo, Figura 7a, ou registrada via EVI de satélites, Figura 7b), resume os diferentes efeitos discutidos acima. Por exemplo, alterações de

floresta equatorial para floresta meridional e savana mostram padrões sazonais que correspondem a graus claramente diferentes de estresse hídrico (Figura 7a). Do mesmo modo, longas estações suficientemente secas produzem ao longo do gradiente de clima norte-sul da Figura 1 (cuja maior parte que corresponde a declínios na precipitação) o escurecimento da vegetação na estação seca (Figura 7b). Mudanças no uso da terra e/ou desmatamento em grande escala podem induzir artificialmente ao efeito de transição de floresta para savana, ao converter as verdes regiões florestais em regiões escurecidas, provavelmente devido à remoção de raízes profundas que permitem acesso à água armazenada durante períodos secos.

#### 5. QUAL É O FUTURO DAS FLORESTAS AMAZÔNICAS SOB MUDANÇA CLIMÁTICA?

Mudanças globalmente significativas no carbono da Amazônia e ciclos de água, incluindo o colapso e conversão da floresta à savana devido à seca induzida por aquecimento global, são projetadas por alguns modelos acoplados de carbono e clima [Cox *et al.*, 2000; Betts *et al.*, 2004]. Outros modelos implicam a persistência da floresta [Friedlingstein *et al.*, 2006] (Figura 8a). Essas diferenças não se devem somente às diferentes mudanças do clima em diferentes modelos, mas, sobretudo, às diferenças entre modelos na representação da função da floresta e retroalimentações do clima [Sitch *et al.*, 2008]. O conhecimento atual é insuficiente para determinar quais representações de modelo da função da vegetação são mais consistentes com os ecossistemas reais da floresta. Apesar de se reconhecer que há deficiências nas simulações dos modelos (por exemplo, praticamente todos os modelos climáticos consistentemente simulam precipitação demasiadamente baixa, mesmo no clima presente) [Malhi *et al.*, 2009], diferentes mecanismos de modelo então levantam hipóteses que podem ser combinadas com observações contínuas da rede de torres de fluxo e satélites, para possibilitar entendimento chave das interações floresta-clima e, portanto, do futuro potencial da Amazônia.

Por exemplo, alguns dos mecanismos implicados no modelo de previsão do colapso da floresta do Hadley Centre [Cox *et al.*, 2000; Betts *et al.*, 2004] deveriam ser testáveis pelo conjunto

correto de observações. Nessas simulações, o colapso modelado da floresta é uma consequência não apenas da seca induzida por mudança climática, mas de amplificação da resposta fisiológica da floresta: a vegetação deficiente de água responde à seca inicial com a redução da transpiração (e fotossíntese) que, por sua vez, exacerba a seca mediante a interrupção do suprimento de água que, caso contrário, contribuiria para o componente reciclado de precipitação [Betts *et al.*, 2004]. Esse mecanismo fisiológico modelado, envolvido nos mecanismos de longo prazo que impulsionam o colapso da floresta diante da mudança do clima, devem também causar reduções de curto prazo na transpiração e fotossíntese durante períodos de seca de climas presentes (conforme mostrado na Figura 8b).

**Figura 7.** (a) Padrão sazonal em GEP normalizado (relativo ao início da estação seca) através dos sítios de torre abrangendo florestas equatoriais, floresta meridional, sítios convertidos, e savana (para as localizações dos sítios, ver Figura 1). (adaptado de Restrepo-Coupe *et al.*, em revisão, 2009). (b) Perfis sazonais do MODIS EVI (relativo ao início da estação seca local) em sítios progressivamente mais ao sul, ao longo do transecto Tapajós-Cuiabá (caixa preta vertical na figura 1). (região sombreada) À medida que a extensão aumenta, a média anual de EVI diminui, e a magnitude da “rebrotas das folhas verdes” da estação seca diminui, para depois reverter para “escurecimento” (“brown down”) à medida que ocorre a transição da vegetação para cerrado (adaptado de P. Ratana, *et al.*, Variability in amazon phenology across the Transitional Rainforest-Cerrado Ecotone, submetido à *Remote Sensing of Environment*, 2009).

**Figura 8.** Qual é o futuro da Amazônia com a mudança climática? (a) Modelos preveem futuros completamente diferentes para o sumidor de carbono terrestre: de aumento de sumidor (IPSL) [Dufresne *et al.*, 2002] à troca para fonte de carbono (Hadley Centre) [Cox *et al.*, 2000], uma consequência, em parte, do colapso da floresta amazônica, provocado pelo início de uma seca semipermanente, exacerbada, de forma crítica, por retroalimentação fisiológica que amplifica a seca [Betts *et al.*, 2004] (ver texto). A importância de mecanismos envolvidos no colapso da floresta pode ser testada mediante a observação da resposta florestal (fluxos, dinâmica da vegetação e índices de sensoriamento remoto) à seca do mundo real tal como a do El Niño Oscilação Sul, e comparando-a com (b) fotossíntese e precipitação simuladas na Amazônia central ao longo dos anos relativas à seca de El Niño [Jones *et al.*, 2001].

A evidência apresentada nas seções anteriores focalizaram padrões sazonais de observações de torres de fluxo. Entretanto, a questão chave para testar mecanismos implicados no colapso simulado da floresta amazônica não são variações sazonais regulares, mas eventos de seca mais extrema como aqueles que emergem de variação em escalas de tempo climaticamente relevantes (interanual à decadal, para incluir fortes secas como as associadas ao El Niño e modos do Atlântico tropical) [Nobre e Shukla, 1996].

Efeitos previstos de seca extrema podem ser testados por experimentos [ver Nepstad *et al.*, 2007; Fisher *et al.*, 2007; Meir *et al.*, neste volume] e por observações suficientemente longas que permitam incluir secas periódicas em grande escala.

A rede de torres Brasil-Flux juntamente com os satélites de sensoriamento MODIS podem agora tornar possíveis esses testes observacionais. Dado que praticamente toda a infraestrutura de torres de fluxo e de satélite está em operação desde a última seca relacionada ao ENOS em 1997/1998, temos uma oportunidade única de detectar, em escala de bacia e utilizando métodos independentes, as respostas do ciclo metabólico do ecossistema e do fluxo do ciclo de carbono às secas em grande escala do mundo real como previstas diante da mudança do clima.

Um exemplo das oportunidades científicas foi a curta, mas intensa, seca da Bacia Amazônica de 2005, relacionada não ao El Niño, mas às anomalias nas temperaturas da superfície do mar no Atlântico Norte tropical que ocorreram em 2005 [Marengo *et al.*, 2008]. A seca de 2005 coincidiu com o início da estação seca nas áreas ao sul e oeste da Bacia, um padrão bem diferente das secas do El Niño, que inibem as chuvas na estação úmida e impedem a recarga da água subterrânea, principalmente na Amazônia central e oriental. As torres de fluxo de vórtices turbulentos nas partes centro-leste da Bacia, portanto, não produziram amostras da seca de 2005 da maneira como provavelmente o fizessem em evento de seca de El Niño, mas as análises de dados do MODIS EVI sobre as respostas da vegetação observadas por satélite não mostraram o declínio esperado (como na Figura 8b). Ao contrário, observou-se um aumento na capacidade fotossintética da floresta nas partes da Bacia atingidas pela seca [Saleska *et al.*, 2007], provavelmente devido ao aumento da

disponibilidade de luz, o que sugere que o metabolismo da floresta amazônica pode ser mais resiliente do que projetam os modelos, pelo menos à seca de curto prazo (efeitos da seca são discutidos por *Meir et al.* [neste volume]).

Ao longo de um período de vários anos, que incluiu a seca de 2005, entretanto, foi relatado um aumento da mortalidade arbórea em parcelas de áreas da Bacia afetada pela seca [*Phillips et al.*, 2009]. Se essas respostas aparentemente opostas (aumento de curto prazo na capacidade fotossintética durante os meses de pico de seca que abrangeu o excesso de mortalidade acumulado ao longo de vários anos) podem ou não ser ajustadas contabilizando-se as diferentes escalas de tempo e o efeito de retardos de tempo, é o assunto do estudo em andamento. A mortalidade de planta é uma consequência do déficit de carbono, no qual a respiração excede a produtividade primária bruta. O déficit de carbono, entretanto, pode se acumular até atingir níveis fatais, mesmo diante de períodos curtos de produtividade, por exemplo, se as temperaturas elevadas simultaneamente induzirem a aumentos suficientes na respiração. Entretanto, as relações entre controles no metabolismo e na mortalidade são pouco entendidas e constituem uma área ativa de pesquisa, pois faltam modelos sofisticados de mortalidade de planta (mas, ver *McDowell et al.*[2008] para revisão e discussão de possíveis modos de continuidade).

A conjunção de observações a partir do espaço e de uma rede terrestre (incluindo parcelas biométricas e torres de fluxo) é, portanto, um recurso empírico poderoso para melhorar o entendimento de padrões sobrepostos de resiliência e vulnerabilidade em resposta à mudança climática. Observações contínuas são essenciais para se obter testes observacionais robustos dos mecanismos importantes em escala de ecossistema para o entendimento do futuro das florestas amazônicas.

## 6. CONCLUSÃO

Os estudos de fluxos de vórtices turbulentos estão fornecendo novos entendimentos sobre controles do balanço de carbono do ecossistema, sazonalidade do metabolismo fotossintético e de respiração de sistemas tropicais, os diferentes fatores que influenciam o metabolismo em diferentes biomas e zonas climáticas, os modos

pelos quais as mudanças produzidas pelo homem na paisagem alteram as funções do ecossistema juntamente com as mudanças na estrutura.

Ainda é necessário um trabalho significativo para tratar de questões especialmente importantes sobre a função da floresta amazônica, incluindo o que passamos a descrever.

### *6.1. Balanço do Carbono Amazônico em Grande Escala*

Medições de longo prazo de fluxo de vórtices turbulentos podem fornecer detalhes essenciais e modelos-teste da dinâmica do distúrbio da floresta. Integrados com sensoriamento remoto, modelos e estudos biométricos de longo prazo em nível de parcela, eles propiciam um enfoque poderoso para resolver essa questão que há muito vem sendo formulada. O balanço de carbono derivado dos fluxos de vórtices turbulentos foi validado independentemente em alguns sítios individuais, mas muitos outros sítios ainda precisam ser avaliados antes de serem usados com confiabilidade, devido às incertezas que ainda persistem sobre a caracterização precisa de perdas noturnas.

### *6.2. Fonte de Diferenças na Sazonalidade Entre Biomas e Processos*

O entendimento atual dos controles sobre o metabolismo respiratório é particularmente limitado. Estudos existentes sugerem hipóteses intrigantes sobre essas diferenças, mas é necessário um esforço adicional para testá-las, inclusive maior cobertura extensiva nas regiões da bacia onde faltam medições (ex., a parte no extremo noroeste da Amazônia, onde novas medições de São Gabriel da Cachoeira deverão adicionar novas observações em breve).

### *6.3. Futuro das Florestas Amazônicas Sob Mudança Climática*

A rede amazônica de torres de fluxo de vórtices turbulentos, juntamente com sensores de satélite como o MODIS, fornecem uma oportunidade única, ainda não concretizada, de observar as respostas da vegetação às secas em escala de ENOS e então testar alguns desses mecanismos que são críticos para se determinar a resposta da Amazônia à seca

futura, incluindo aquelas implicadas na simulação amplamente citada do colapso da floresta amazônica [Betts *et al.*, 2004].

Em resumo, o conjunto de torres (Brasil-Flux) tem fornecido entendimentos fundamentais sobre os mecanismos que controlam a ciclagem de carbono e o funcionamento do metabolismo florestal na Amazônia. Essas observações estão transformando o nosso entendimento sobre como essas florestas funcionam, mas observações de prazo mais longo para capturar a dimensão de resposta à variabilidade interanual, especialmente se integrada com outros tipos de dados (sensoriamento remoto, biometria em escala de parcela), prometem abrir muito mais janelas de entendimento no futuro.

## REFERÊNCIAS

- Acevedo, O. C., O. L. L. Moraes, D. R. Fitzjarrald *et al.* (2007), Turbulent carbon exchange in very stable conditions. *Boundary-Layer Meteorol.* **125** (1): 49-61.
- Acevedo, O. C., O. L. L. Moraes, R. Da Silva, *et al.* (2004), Inferring nocturnal surface fluxes from vertical profiles of scalars in an Amazon pasture. *Glob. Change Biol.* **10** (5): 886-894
- Araújo, A. C., A. D. Nobre, B. Kruijt, A. D. Culf, P. Stefani, J. Elbers, R. Dallarosa, C. von Randow, A. O. Manzi, R. Valentini, J. H. C. Gash, P. Kabat (2002), Dual Tower long-term Study of Carbon Dioxide Fluxes for a Central Amazonian Rain Forest: The Manaus LBA site. *J. Geophys. Res.—Atmos.* **107** (D20): 8090.
- Aubinet, M., A. Grelle, A. Ibrom, *et al.* (2000), Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology, *Adv. Ecol. Res.*, **30**: 113-175.
- Baldocchi, D., J. Finnigan, K. Wilson, K. T. Paw U, E. Falge (2000), On measuring net ecosystem carbon exchange over tall vegetation on complex terrain. *Boundary-Layer Meteorol.*, **96** (1-2): 257-291.
- Baldocchi, D., *et al.* (2001), FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities, *Bull. Am. Meteorol. Soc.*, **82**(11), 2415-2434.
- Betts, R. A., P. M. Cox, M. Collins, P. P. Harris, C. Huntingford and C. D. Jones CD (2004), The role of ecosystem-atmosphere interactions in simulated Amazonian precipitation decrease
- Borchert, R. (1983), Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*, **15**(2): 81-89.
- Borchert, R. (1983), Phenology and control of offlowering in tropical trees, *Biotropica*, **15**(2), 81-89.
- Borma, L. S., H. R. da Rocha, O. M. Cabral, E. Collicchio, D. Kurzatkowski, P. J. Brugger, H. Freitas, R. Tannus, L. Oliverira. 2008. Atmosphere and hydrological controls of the evapotranspiration over a floodplain forest in the Bananal Island region, Amazonia. *J. Geophys. Rev. – Biogeosci.*, **114**: G01003.
- Botta, A., N. Ramankutty and J. A. Foley (2002), Long-term variations of climate and carbon fluxes over the Amazon basin. *Geophysical Research Letters*, **29**, Article-1319.
- Brokaw, N. V. L. (1985), Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*. **66**: 682-687.
- Bruno, R. D., H. Rocha, H. C. Freitas, M. L. Goulden and S. D. Miller (2006), Soil moisture dynamics in an eastern amazonian tropical forest. *Hydrological Processes*, **20**, 2477-2489.
- Carswell, F. E., *et al.* (2002), Seasonality in CO<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> flu at an eastern Amazonian rain forest, *J. Geophys. Res.*, **107**(D20), 8076, doi10.1029/12000JD000284
- Chambers J. Q., G. P. Asner, D. C. Morton, L. O. Anderson, S. S. Saatchi, F. D. B. Espirito-Santo, M. Palace and C. Souza (2007), Regional ecosystem structure and function: ecological insights from remote sensing of tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* **22** (8): 414-423.
- Chambers, J.Q, N. Higuchi, L. M. Teixeira *et al.* (2004), Response of tree biomass and wood litter to disturbance in a Central Amazon forest, *Oecologia*, **141** (4): 596-611.
- Chambers, J. Q., E. S. Tribuzy, L. C. Toledo, B. F. Crispim, N. Higuchi, J. dos Santos, A. C. Araújo, B. Kruijt, A. D. Nobre and S. E. Trumbore (2004), Respiration from a tropical forest ecosystem: Partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecol. Appl.*, **14** (4) Supplement: S72-S88.
- Chou, W.W., S. C. Wofsy, R. C. Harriss, J. C. Lin, C. Gerbig, and G.W. Sachse (2002), Net fluxes of CO<sub>2</sub> in Amazonia derived from aircraft observations. *J. Geophys. Res.* **107**(D22), 4614, 10.1029/2001JD001295.



- Costa, M.H. and J.A. Foley. 1997. Water balance of the Amazon basin: dependence on vegetation cover and canopy conductance. *J. Geophys. Res.* 102 (D20), 23973-23989.
- Cox, P.M., R. A. Betts, C. D. Jones, S. A. Spall, I. J. Totterdell (2000), Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408 (6809): 184-187.
- Culf, A.D., G. Fisch, Y. Malhi, R. C. Costa, A. D. Nobre, A. D. Marques, J. H. C. Gash and J. Grace (1999), Carbon dioxide measurements in the nocturnal boundary layer over Amazonian forest. *Hydrol. Earth Sys. Sci.* 3 (1): 39-53.
- Davidson, E. A., Y. I. Francoise and D. C. Nepstad (2008) Effects of an experimental drought and recovery on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Global Change Biology*, 14, 2582-2590.
- da Rocha, H. R., M. L. Goulden, S. D. Miller, M. C. Menton, L. D. V. O. Pinto, H. C. de Freitas, and A. M. S. Figueira (2004), Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in eastern Amazonia, *Ecol. Appl.*, 14(4), 522-532.
- da Rocha, H. R., et al. (2009), Patterns of water and heat flux across a biome gradient from tropical forest to savanna in Brazil, *J. Geophys. Res.*, 114, G00B12, doi: 10.1029/2007JG000640. .
- da Rocha, H. R., A. O. Manzi, and J. Shuttleworth (2009), Evapotranspiration, *Geophys. Monograph Ser.*, doi: 10.1029/2008GMO00744, this volume.
- Davidson, E. A., E. Belk, and R. D. Boone (1998), Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest, *Global Change Biol.*, 4, 217-227.
- Davidson, E. A., Y. I. Francoise, and D. C. Nepstad (2008), Effects of an experimental drought and recovery on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest, *Global Change Biol.*, 14, 2582-2590.
- Dezzeo, N., M. Worbes, I. Ishii and R. Herrera (2003), Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of Mapire river, a tributary of the lower Orinoco river, Venezuela. *Plant Ecology*, 168: 165-175.
- Dickinson, R.E. and A. Henderson-Sellers (1988), Modeling Tropical Deforestation – a Study of GCM Land Surface Parametrizations. *Quart. J. R. Meteorol. Soc.*, 114, 439-462.
- Doughty, C. E. and M. L. Goulden (2008), Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO<sub>2</sub> exchange. *J. Geophys. Res. – Biogeo.* 113, G00B06, doi:10.1029/2007JG000590.
- du Fresne J.-L., P. Friedlingstein, M. Berthelot, et al. (2002), On the magnitude of positive feedback between future climate change and the carbon cycle. *Geophysical Research Letters*, 29(10), 1045.
- Fan, S. M., S. C. Wofsy, P. S. Bakwin, D. J. Jacob and D. R. Fitzjarrald (1990), Atmosphere-biosphere exchange of CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> in a central Amazon forest. *J. Geophys. Res. – Atmos.* 95 (D10): 16851-16864.
- Feeley, K. J., S. J. Davies, P. S. Ashton et al. (2007) The role of gap phase processes in the biomass dynamics of tropical forests. *Proc. Royal Soc. B-Biol. Sci.* 274 (1627): 2857-2864.
- Figuiera, A. M. S., S. D. Miller, C. A. D. de Sousa, M. C. Menton, A. R. Maia, H. R. da Rocha and M. L. Goulden (2008), Effects of selective logging on tropical forest tree growth. *J. Geophys. Res. – Biogeo.* 113, G00B05, doi:10.1029/2007JG000577..
- Finnigan, J. J. (1999), A comment on the paper by Lee (1998): On micrometeorological observations of surface-air exchange over tall vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 97 (1): 55-64.
- Fisher, J.I., G. C. Hurtt, R. Q. Thomas et al. (2008), Clustered disturbances lead to bias in large-scale estimates based on forest sample plots. *Ecol. Lett.* 11(6): 554-563.
- Fisher, R. A, M. Williams, A. L. Da Costa et al. (2007). The response of an Eastern Amazonian rain forest to drought stress: results and modelling analyses from a throughfall exclusion experiment. *Global Change Biology*, 13 (11): 2361-2378
- Friedlingstein, P., P. Cox, R. Betts, et al. (2006), Climate-carbon cycle feedback analysis: Results from the (CMIP)-M-4 model intercomparison, *J. of Climate* 19(14), 3337-3353.
- Goulden, M. L., J. W. Munger, S.-M. Fan, B. C. Daube, and S. C. Wofsy (1996) Measurements of carbon storage by long-term eddy correlation: Methods and a critical evaluation of accuracy, *Global Change Biology* 2, 169-182.

- Goulden, M. L., S. D. Miller, H. R. da Rocha, M. C. Menton, H. C. Freitas, A.M. Figueira, A.C.D. de Sousa (2004), Diel and Seasonal Patterns of Tropical Forest CO<sub>2</sub> Exchange. *Ecological Applications* 14 (4): S42-S54.
- Goulden, M. L., S. D. Miller, H. R. da Rocha (2006), Nocturnal cold air drainage and pooling in a tropical forest. *J. Geophys. Res. – Atm.* 111 (D8): D08S04.
- Grace, J., J. Lloyd, J. McIntyre, A. C. Miranda, P. Meir, H. S. Miranda, C. Nobre, J. Moncrieff, J. Massheder, Y. Malhi, I. Wright, and J. Gash (1995) Carbon-dioxide uptake by an undisturbed tropical rain-forest in southwest Amazonia, 1992 to 1993. *Science* 270: 778-780.
- Gu, L. H., E. M. Falge, T. Boden et al. 2005. Objective threshold determination for nighttime eddy flux filtering. *Ag. For. Meteor.* 128 (3-4): 179-197.
- Hasler, N. and R. Avissar (2007), What Controls Evapotranspiration in the Amazon Basin. *J. Hydrometeorology*, 8, 380–395.
- Houghton, R. A. 2003. Why are estimates of the terrestrial carbon balance so different? *Global Change Biology* 9 (4): 500-509.
- Hubbell, S. P., R. B. Foster, S. T. O'Brien, K. E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S. J. Wright, S. Loo de Lao (1999), Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Huete, A. R., K. Didan, Y. E. Shimabukuro, P. Ratana, S. R. Saleska, L. R. Hutyrá, W. Yang, R. R. Nemani and R. Myneni (2006), Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season, *Geophys Res. Lett.*, vol 33, L06405, doi:10.1029/2005GL025583.
- Hurtt, G. C., R. Dubayah, J. Drake, P. R. Moorcroft, S. W. Pacala, J. B. Blair, M.G. Fearon (2004), Beyond Potential Vegetation: Combining Lidar Remote Sensing and a Height-Structured Ecosystem Model for Improved Estimates of Carbon Stocks and Fluxes. *Ecological Applications* 14 (3): 873-883.
- Hutyrá, L., J. W. Munger, C. A. Nobre, S. R. Saleska, S. A. Vieira, S. C. Wofsy (2005), Climatic variability and vegetation vulnerability in Amazônia, *Geophys. Res. Lett.* 32(24): L24712.
- Hutyrá, L. R., J. W. Munger, S. R. Saleska, E. Gottlieb, B. C. Daube, A. L. Dunn, D. F. Amaral, P. B. de Camargo, S. C. Wofsy (2007), Seasonal controls on the exchange of carbon and water in an Amazonian rainforest, *JGR-Biogeosci.* 112, G03008, doi:10.1029/2006JG000365.
- Hutyrá, L.R., J. W. Munger, E. H. Pyle, S. R. Saleska, N. Restrepo-Coupe, P. B. de Camargo, B. C. Daube and S. C. Wofsy (2008), Resolving systematic errors in estimates of net ecosystem exchange of CO<sub>2</sub> and ecosystem respiration in a tall-stature forest: application to a tropical forest biome. *Ag. Forest. Met.* 148: 1266-1279.
- Ichii, K., H. Hashimoto, M. A. White, C. Potter, L. R. Hutyrá, A. R. Huete, R. B. Myneni, and R. R. Nemani (2007), Constraining rooting depths in tropical rainforests using satellite data and ecosystem modeling for accurate simulation of gross primary production seasonality, *Global Change Biol.*, 13,67-77.
- Juárez, R. I. N., M. G. Hodnett, R. Fu, M. L. Goulden and C von Randow (2007), Control of Dry Season Evapotranspiration over the Amazonian Forest as Inferred from Observations at a Southern Amazon Forest Site. *J of Climate*, 20, 2827-2839.
- Jupp, T. E., and S. D. Twiss (2006), A physically motivated index of subgrid-scale pattern, *J. Geophys. Res.*, 111, D19112, doi:10.1029/2006JD007343.
- Kruijt, B., J. A. Elbers, C. von Randow, A. C. Araújo, P. J. Oliveira, A. Culf, A. O. Manzi, A. D. Nobre, P. Kabat and E. J. Moors (2004) The robustness of eddy correlation fluxes for Amazon rain forest conditions. *Ecological Applications*, 14(sp4): 101–113.
- Jones, C. D., M. Collins, P. M. Cox, and S. A' Spall (2001), The carbon cycle response to ENSO: A coupled climate-carbon cycle model study, *J. Clim.*, 14,4113-4129.
- Juárez, R. I. N., M. G. Hodnett, R. Fu, M. L. Goulden, and C. von Randow (2007), Control of dry season evapotranspiration over the Amazonian Forest as inferred from observations at a Southern Amazon Forest site, *J. Clim.*, 20,2827-2839.
- Jupp, T. E., and S. D. Twiss (2006), A physically motivated index of subgrid-scale patten, *J. Geophys. Res.*, 111, D1911, doi:10.1029/2006JD007343.
- Keller, M., R. K. Vamer, J. D. Dias, H. Silva, P. Crill, R. C. de Oliveira Jr., and G. P. Asner (2005), Soil-atmosphere exchange of nitrous oxide, nitric oxide, methane, and carbon dioxide in logged

- and undisturbed forest in the Tapajos National Forest, Brazil, *Earth Interact.*, 9(23),E1125, doi:10.1175/E1125.1.
- Kleidon, A., and M. Heimann (2000), Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: Mechanism, comparison to observations and implications for Amazonian deforestation, *Clim. Dyn.*, 16, 183-199.
- Kruijt, B., J. A. Elbers, C. von Randow, A. C. Ararajo, P. J. Oliveira, A. Culf, A. O. Manzi, A. D. Nobre, P. Kabat, and E. J. Moors (2004), The robustness of eddy correlation fluxes for Amazon rain forest conditions, *Ecol. Appl.*, 14(sp4),101-113.
- Lee, J. E., R. S. Oliveira, T.E. Dawson and I. Fung (2005), Root functioning modifies seasonal climate. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 102(49): 17576-17581.
- Lefsky, M. A., et al. (2005), Estimates of forest canopy height and aboveground biomass using ICESat, *Geophys. Res. Lett.* 32(22): Art. No. L22S02.
- Li, W. H, R. Fu and R. E. Dickinson (2006), Rainfall and its seasonality over the Amazon in the 21st century as assessed by the coupled models for the IPCC AR4. *J. Geophys Res.—Atm.*, 111 (D2): D02111.
- Lloyd, J., and J. A. Taylor (1994), On the temperature dependence of soil respiration, *Funct. Ecol.*, 8 (3), 315-323/
- 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 and Environment.* 18 (10): 1129-1145.
- Lloyd, J, O. Kolle, H. Fritsch, S. R. de Freitas, M. A. F. Silva Dias, P. Artaxo, A. D. Nobre, A. C. de Araújo, B. Kruijt, L. Sogacheva, G. Fisch, A. Thielmann, U. Kuhn, and M. O. Andreae (2007) An airborne regional carbon balance for Central Amazonia. *Biogeosciences.* 4 (5): 759-768.
- 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. *Journal of Geophys. Res., Atmospheres* 103: 31593-31612.
- Malhi, Y, T. R. Baker, O. L. Phillips et al. (2004), The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology* 10 (5): 563-591.
- Malhi, Y., L. E. O. C. Aragao, D. Galbraith, C. Huntingford, R. Fisher, P. Zelazowskia, S. Sitch, C. McSweeney and P. Meir (2009), Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change induced dieback of the Amazon rainforest. *Proc. Nat. Acad. Sci. early edition* (www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0804619106)
- Malhi, Y., S. Saatchi, C. Girardin, and L. E. O. C. Aragao (2009), The production, storage, and flow of carbon in Amazonian forests, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi: 10. 1029/2008GM000779, this volume.
- Marengo, J.A., C.A. Nobre, J. Tomasella, M.D. Oyama, G.S. de Oliveira, R. de Oliveira, H. Camargo, L.M. Alves, I.F. Brown. (2008). The drought of Amazonia in 2005. *J. of Climate*, 21: 495-516.
- Martens, C. S., T. J. Shay, H. P. Mendlovitz, D. M. Matross, S. R. Saleska, S. C. Wofsy, W. S. Woodward, M. C. Menton, J. M. S. Moura, P. M. Crill, O. L. L. de Moraes and R. L. Lima (2004), Radon fluxes in tropical forest ecosystems of Brazilian Amazonia: night-time CO<sub>2</sub> net ecosystem exchange derived from radon and eddy covariance methods. *Global Change Biology*, 10: 618-629.
- McDowell, N.G., W. Pockman, C. Allen, D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D. Williams, E. Yezpez (2008) Tansley Review: Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb? *New Phytologist*, 178: 719-739.
- Meir, P., D. B. Metcalfe, A. C. L. Costa, R. A. Fisher (2008) The fate of assimilated carbon during drought: impacts on respiration in Amazon rainforests. *Phil. Trans. Royal Soc.-- B.* 363 (1498): 1849-1855.
- Metcalfe, D. J., P. Meir, L. E. O. C. Aragao 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., Biogeosci.* 112: G04001.
- Miller, S. D., M. L. Goulden, M. C. Menton, H. R. da Rocha, H. C. de Freitas, A. M. E Silva Figueira and C. A. D. de Sousa (2004), Biometric and micrometeorological measurements of tropical

- forest carbon balance. *Ecol. Appl.* 14(4) Supplement. S114-S126.
- Moorcroft, P.R., G. C. Hurtt and S. W. Pacala (2001), A method for scaling vegetation dynamics: The ecosystem demography model (ED). *Ecol. Monogr.* 71(4): 557-585.
- Myneni, R. B., W. Yang, R. R. Nemani, A. R. Huete et al. (2007), Large seasonal swings in leaf area of Amazon forests. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 104: 4820-4823.
- Nelson, B.W. et al. (1994), Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology* 75, 853–858
- Nepstad, D.C., I. M. Tohver, D. Ray, P. Montinho and G. Cardinot (2007), Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, 88(9): 2259-2269.
- Nepstad, D. C., C. R. Carvalho et al. (1994), The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372: 666-669.
- New, M., M. Hulme and P. Jones (2000). Representing twentieth-century space-time climate variability. Part II: Development of 1901-1996 monthly grids of terrestrial surface climate. *J. Climate* 13(13): 2217-2238.
- Nobre, C. A., P. J. Sellers and J. Shukla (1991) Amazonian Deforestation and Regional Climate Change. *J. Clim.*, 4, 957-988.
- Nobre, A.D., L.A. Cuartas, C. Renno, J. Tomasella, M. Hodnett, M. Waterloo, J.V. Soares (2008), Revealing hidden terra firme rainforest environments in Amazonia, Amazon in Perspective: Integrated science for a sustainable future, LBA/GEOMA/PPBio Conference, Manaus, November 17-20, 2008 ([http://www.lbaconferencia.org/lbaconf\\_2008/eng](http://www.lbaconferencia.org/lbaconf_2008/eng)).
- Odum, E. P. (1969), The strategy of ecosystem development, *Science*, 164: 262–270.
- Oliveira, P. J., E. J. P. da Rocha, G. A. Fisch, B. Kruijt and J. B. M. Ribeiro (2004) Efeitos de um evento de friagem nas condições meteorológicas na amazônia: Um estudo de caso. *Acta Amazonica* 34(4): 613-619.
- Ometto, J. P. H. B., A. D. Nobre, H. R. da Rocha, P. Artaxo and L. A. Martinelli (2005), Amazonia and the modern carbon cycle: lessons learned. *Oecologia* 143 (4): 483-500
- Phillips, O. L., Y. Malhi, N. Higuchi, W. F. Laurence, P. V. Nunez et al. (1998), Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science*. 282: 439-442.
- Phillips, O. L., et al. (2009), Drought sensitivity of the Amazon rainforest, *Science*, 323, 1344-1347.
- Phillips, O. L., N. Higuchi, S. Vieira, T. R. Baker, K.-J. Chao, and S. L. Lewis (2009), Changes in Amazonian forest biomass, dynamics, and composition, 1980-2002, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi: 10. 1029/2008GM000739, this volume.
- Potter, C. S., E. A. Davidson, S. A. Klooster, D. C. Nepstad, G. H. de Negreiros and V. Brooks. (1998), Regional application of an ecosystem production model for studies of biogeochemistry in Brazilian Amazonia. *Glob. Change Biol.* 4(3): 315-334.
- Priante-Filho, N., et al. (2004), Comparison of the mass and energy exchange of a pasture and a mature transitional tropical forest of the southern Amazon Basin during a seasonal transition, *Global Change Biol.*, 10, 863-876.
- Pyle, E. H., G. W. Santoni, H. E. M. Nascimento, L. R. Hutyrá, P. B. de Carmago, S. Vieira, D. J. Curran, J. van Haren, S. R. Saleska, V. Y. Chow, P. B. Carmago, W. F. Laurance and S. C. Wofsy (2008), Dynamics of carbon, biomass, and structure in two Amazonian forests. *J. Geophys. Res., Biogeosci.*, 113: G00B08.
- Raich, J. W. and W.H. Schlesinger (1992), The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B(2), pp. 81-99.
- Renno, C., D. A. D. Nobre, L. A. Cuartas, J. V. Soares, M. G. Hodnett et al. (2008) HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Rem. Sens. Env.* 112 (9): 3469-3481.
- Rice, A. H., Hammond, E. P., Saleska, S. R., Hutyrá, L., Palace, M., Keller, M., de Carmargo, P. B., Portilho, K., Marques, D., Wofsy, S. C. (2004), Carbon Balance and Vegetation Dynamics in an Old-growth Amazonian Forest, *Ecological Applications*, 14 (4), S55-S71.
- Roberts, D. A., M. Keller, and J. V. Soares (2003), Studies of land-cover, land-use, and biophysical properties of vegetation in the Large Scale Biosphere Atmosphere Experiment in Amazonia, *Remote Sens. Environ.*, 87, 377-388.

- Saatchi, S.S., R. A. Houghton, R. C. D. S. Alvala et al. (2007), Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Glob. Change Biol.* 13 (4): 816-837
- Sakai, R. K., D. R. Fitzjarrald, O. L. L. Moraes, R. M. Staebler, O. C. Acevedo, M. J. Czikowsky, R. da Silva, E. Brait and V. Miranda (2004), Land-use change effects on local energy, water and carbon balances in an Amazonian agricultural field. *Glob. Change Biol.* 10(5): 895-907.
- 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, H. C. de Freitas, L. Hutyrá, M. Keller, V. Kirchhoff, M. Menton, J. W. Munger, E. H. Pyle, A. H. Rice and H. Silva (2003), Carbon in Amazon forests: Unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science* 302: 1554-1557.
- Saleska, S.R., K. Didan, A. R. Huete, and H. R. da Rocha (2007), Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science*, 318: 612 (10.1126/science.1146663).
- Shuttleworth, W.J., J. H. C. Gash, C. R. Lloyd, C. J. Moore, J. Roberts, A. D. Marques, G. Fisch, V. D. Silva, M. D. G. Ribeiro, L. C. B. Molion, L. D. D. Sa, J. C. A. Nobre, O. M. R. Cabral, S. R. Pate and J. C. de Moraes. (1984). Eddy-Correlation Measurements of Energy Partition For Amazonian Forest. *Quart. J. Royal Meteorol. Soc.* 110 (466): 1143-1162.
- Shuttleworth, W.J. (1988), Evaporation from Amazonian rain forest. *Proc. Roy. Soc.(Lond.) B*, 233: 321-346.
- Silver, W.L., J. Neff, M. McGroddy, E. Veldkamp, M. Keller and R. Cosme (2000), *Ecosystems*, 3: 193-209.
- Sitch, S., C. Huntingford, N. Gedney P.E. Levy, M. Lomas, S.L. Piao, R. Betts, P. Ciais, P. Cox, P. Friedlingstein, C.D. Jones, I.C. Prentice, F.I. Woodward (2008). Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs) *Glob. Change Biol.* 14 (9) 2015-2039.
- Sotta, E. D., P. Meir, Y. Malhi, A. D. Nobre, M. Hodnett and J. Grace (2004) Soil CO<sub>2</sub> efflux in a tropical forest in the central Amazon. *Glob. Change Biol.* 10, 601-617.
- Sotta, E. D., E. Veldkamp, L. Schwendenmann et al. (2007), Effects of an induced drought on soil carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) efflux and soil CO<sub>2</sub> production in an Eastern Amazonian rainforest, Brazil. *Glob. Change Biol.* 13 (10): 2218-2229.
- Souza-Filho, J. D. C., A. Ribeiro, M.H. Costa, J. C. P. Cohen (2005), Control mechanisms of the seasonal variation of transpiration in a northeast amazonian tropical rainforest (in Portuguese). *Acta Amazonica.* 35(2): 235 – 241.
- Staebler, R. M. and D. R. Fitzjarrald (2004), Observing subcanopy CO<sub>2</sub> advection. *Ag. Forest. Met.* 122 (3-4): 139-156.
- Stephens, B. B., K. R. Gurney, P. P. Tans et al. (2007), Weak northern and strong tropical land carbon uptake from vertical profiles of atmospheric CO<sub>2</sub>. *Science*, 316 (5832): 1732-1735.
- 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.
- Tota J, D.R. Fitzjarrald, R.M. Staebler, R.K. Sakai, O.M.M. Moraes, O.C. Acevedo, S.C. Wofsy, A.O. Manzi (2008). Amazon rain forest subcanopy flow and the carbon budget: Santarem LBA-ECO site. *J. Geophys. Res., Biogeosci.* 113: B00B02.
- von Randow, C., A. O. Manzi, B. Kruijt, P. J. de Oliveira, F. B. Zanchi, R. L. Silva, M. G. Hodnett, J. H. C. Gash, J. A. Elbers, M. J. Waterloo, F. L. Cardoso and P. Kabat (2004), Comparative measurements and seasonal variations in energy and carbon exchange over forest and pasture in South West Amazônia. *Theor. Appl. Clim.* 78 (1-3): 5-26.
- Vourlitis, G. L., N. Priante-Filho, M. M. S. Hayashi, J. S. Nogueira, F. T. Caseiro, and J. H. Campelo Jr. (2001), Seasonal variations in the net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest (cerrado), *Funct. Ecol.*, 15,388-395.
- Vourlitis, G. L., J. S. Nogueira, N. P. Filho, W. Hoeger, F. Raiter, M. S. Biudes, J. C. Arruda, V. B. Capistrano, J. L- Brito, and F. A. 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(27), 1-23.
- Werth, D. and R. Avissar (2002), The local and global effects of Amazon deforestation. *J. Geophys. Res.*, 107, 8087.

Wright, S. J. and C. P. van Schaik (1994), Light and the phenology of tropical trees. *Am. Nat.* 143(1): 192-199.

- 
- H. da Rocha, Departamento de Ciências Atmosféricas, IAG, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, 1226, Cidade Universitária, São Paulo, SP CEP 05508-090, Brasil.
- B. Kruijt, Alterra, Wageningen University and Research Centre, P.O. Box 47, NL-6700 AA Wageningen, Netherlands.
- A. D. Nobre, Escritório Regional do INPE, Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, São José dos Campos, Brasil.
- S. Saleska, PIRE Program in Amazon-Climate Interactions, University of Arizona, 1041 East Lowell Street, BioSciences West, Room 510, Tucson, AZ 85721, USA. (saleska@email.arizona.edu).

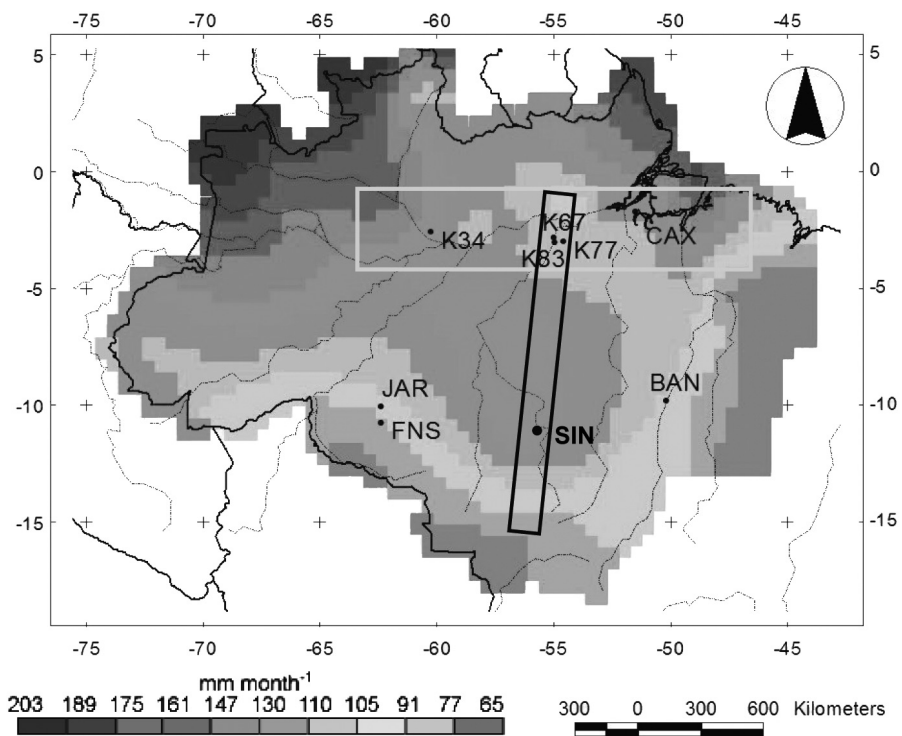
*Tradução: Ivani Pereira*

*Revisão: Humberto da Rocha*

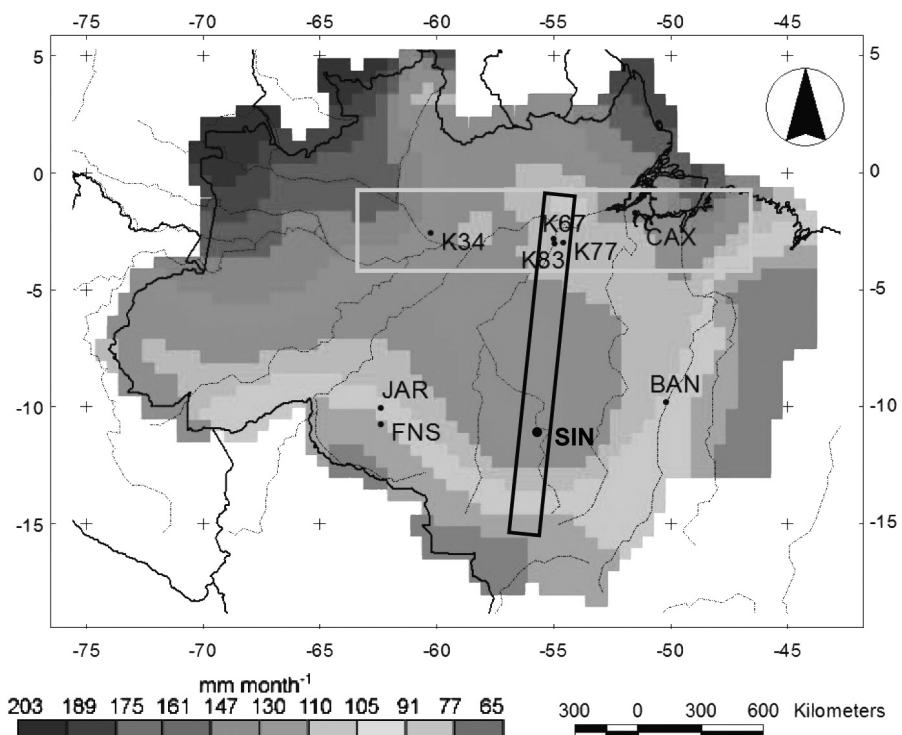
*Copyright © 2010 American Geophysical Union, Washington, D.C., USA. All rights reserved.*

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

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



**Figure 1**



**Figure 2**

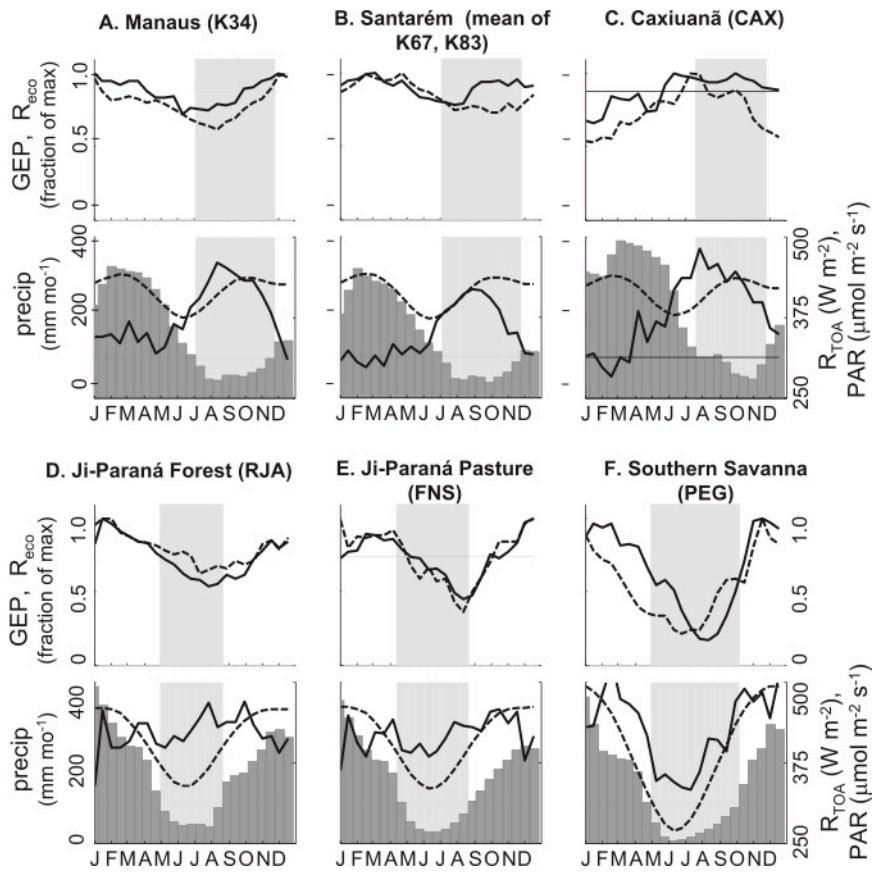


Figure 3

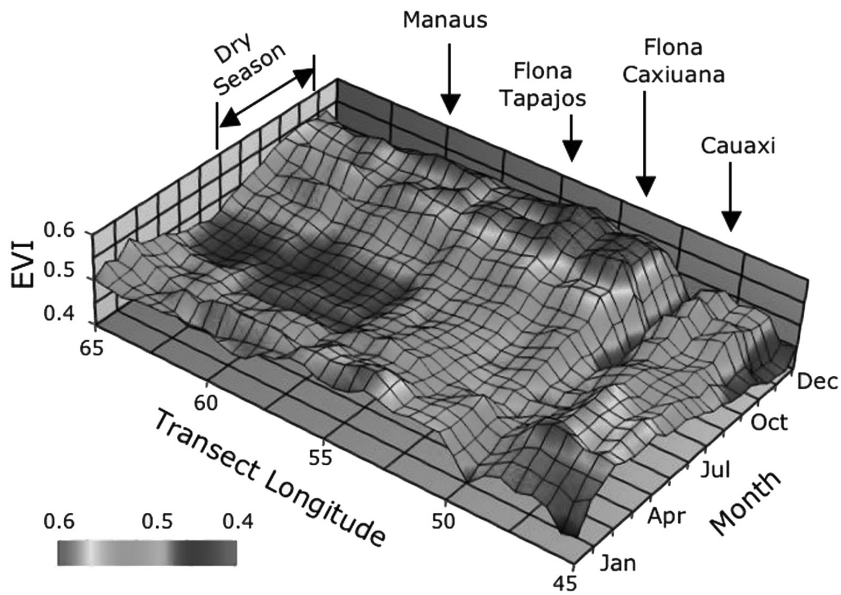


Figure 4



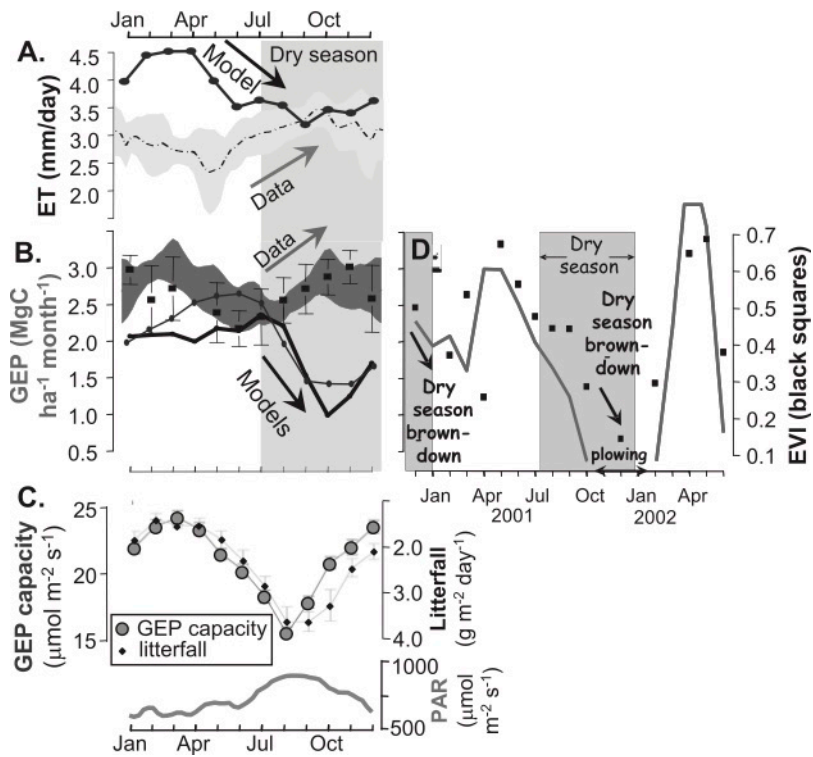


Figure 5

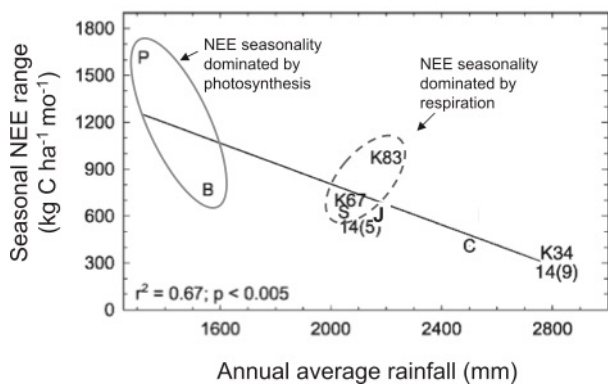


Figure 6

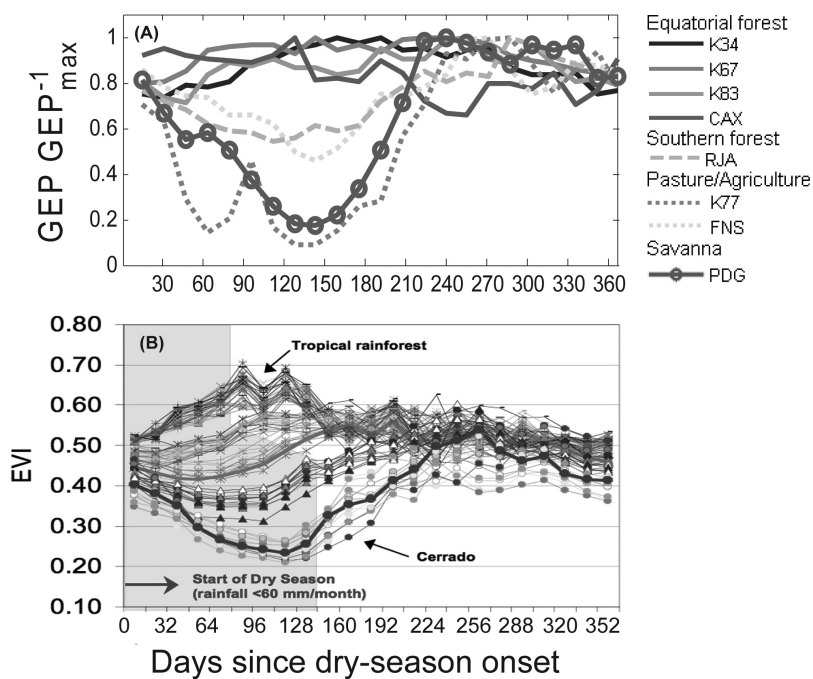
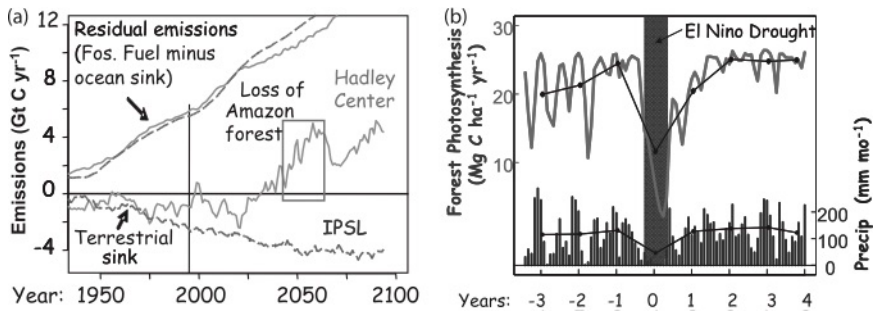


Figure 7



**Figure 8**