

## Ecofisiologia de Floresta e Vegetação de Savana

J. Lloyd,<sup>1</sup> M. L. Goulden,<sup>2</sup> J.P. Ometto,<sup>3</sup> S. Patiño,<sup>4</sup> N.M. Fyllas,<sup>1</sup> e C.A. Quesada<sup>5</sup>

As características ecofisiológicas da vegetação de floresta e savana são comparadas na tentativa de entender como as diferenças fisiológicas próprias de cada bioma e entre esses tipos de vegetação se relacionam com suas distribuições geográficas. Uma simples ordenação mostra, primeiramente, que embora a precipitação exerça um efeito chave nas distribuições da vegetação amazônica, as características do solo são também importantes. Em particular, descobriu-se que, em regimes similares de precipitação, as florestas decíduas tendem a ocorrer em solos mais férteis do que os tipos de vegetação de savana. Um subsolo de alto conteúdo argiloso também é importante para permitir a existência de florestas semiperenes em regime de chuva apenas moderada. Tais observações são consistentes com características fisiológicas específicas do bioma. Por exemplo, árvores decíduas têm exigências mais altas de nutrientes do que as semiperenes, que também tendem a ter características associadas a severos déficits hídricos, tais como uma baixa área foliar específica. Os conteúdos de nutrientes e taxas fotossintéticas são mais baixos em savana do que em espécies de floresta com várias características de ecossistemas, sugerindo uma limitação fundamental na produtividade da savana. Por outro lado, o fósforo parece limitar a produtividade da maioria dos tipos de florestas amazônicas. A diferenciação se dá entre os tipos de floresta de rápido crescimento e com alta demanda por nutrientes no oeste da Amazônia e suas contrapartidas na Amazônia oriental, que tendem a ocupar solos inférteis, mas mais profundos e com alta capacidade de retenção hídrica. Com base nas características fisiológicas observadas em várias formas de vegetação, sustenta-se que, se a precipitação da Amazônia diminuir abruptamente no futuro, as florestas de crescimento lento do leste da Amazônia se transformarão diretamente em vegetação perene do tipo cerrado, mas as florestas mais férteis do oeste da Amazônia serão substituídas por alguma forma de vegetação decídua seca.

<sup>1</sup>School of Geography, University of Leeds, Leeds, UK.

<sup>2</sup>Earth System Science, University of California, Irvine, California, USA.

<sup>3</sup>Centro de Ciências do Sistema Terrestre, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, Brasil

<sup>4</sup>Grupo de Ecología de Ecosistemas Terrestres Tropicales, Universidad Nacional de Colômbia, Sede Amazonia, Instituto Amazónico de Investigaciones-Imani, Leticia, Colombia.

<sup>5</sup>Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil

## 1. INTRODUÇÃO

Neste capítulo, inicialmente consideramos os vários tipos de vegetação e os fatores subjacentes que influenciam sua distribuição. Observamos as características fisiológicas contrastantes em alguns detalhes, primeiramente na folha e depois na planta em todo o nível da parcela. Finalmente, inspirados por *Schimper* [1903], especulamos se a dimensão das diferenças observadas entre os vários tipos de vegetação estudados como parte do Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) refletem adaptações aos diferentes solos e ambientes climáticos em que ocorrem.

## 2. CONTRASTE DE TIPOS DE VEGETAÇÃO AMAZÔNICA

Embora dominadas por florestas tropicais perenes e semiperenes, adotamos aqui a terminologia de *Eyre* [1963] para delinear os vários tipos de florestas tropicais; ver também a seção 2.3. A Amazônia também contém quantidades significativas de outros tipos de vegetação com fisiologia contrastante, especialmente em direção às suas margens ao sul e a leste. Elas incluem grandes áreas de ambas as savanas bem drenadas, em geral referidas como cerrado, e as savanas alagadas sazonalmente, tais como as que ocorrem no Pantanal (Brasil) e nos “Llanos de Moxos” (Bolívia e Colômbia). Além disso, ao longo da margem sul, especialmente no norte da Bolívia, ocorrem grandes áreas de florestas sazonais (semi) decíduas (Chiquitano). As savanas estão também espalhadas ao longo das bordas do norte da bacia, por exemplo, no Estado de Roraima no Brasil e na região de La Sabana, na Venezuela. Um panorama dos tipos de vegetação tropical de planícies da América do Sul, incluindo a Amazônia, é apresentado por *Daly e Mitchell* [2000]. Nessa revisão, focalizamos apenas as florestas de terra firme e o cerrado.

### 2.1. Determinantes Primários dos Diferentes Tipos de Vegetação

Há muito tempo se observa que o principal fator da delimitação entre a floresta tropical e a

savana é a chuva e sua sazonalidade. *Schimper* [1903] e *Nix* [1983] desenvolveram sete critérios para a previsão da ocorrência de savanas tropicais em todo o mundo; quatro deles envolveram a precipitação, dois envolveram a temperatura e um deles envolveu a radiação incidente. Recentemente, *Huytra et al.* [2005] estenderam a noção de disponibilidade hídrica, argumentando que a frequência de seca é também um excelente fator para a determinação da fronteira entre a floresta e a savana, apoiando, de modo geral, a noção de *Oyama e Nobre* [2003] que sustentam que a sazonalidade da umidade do solo é um fator crítico na determinação das fronteiras floresta-savana. *Schimper* [1903] expressou esse ponto também, ao dizer que as savanas geralmente são encontradas onde as estações úmida e seca estão claramente definidas, esta última caracterizada por solos e atmosfera muito secos, com ocorrências anuais de estações úmidas e raramente interrompidas por períodos secos significativos. *Malhi et al.* [2009] também desenvolveram um modelo simples de distribuição da vegetação amazônica baseado na precipitação e sua sazonalidade: a zona de savana é definida pelos autores como o lugar onde a precipitação média anual fica abaixo 1500 mm ano<sup>-1</sup> e com uma média cumulativa de déficit hídrico (MCWD), conforme definido por *Malhi et al.* [2009] como o déficit hídrico climatológico máximo (CWD) atingido no período de um ano, cujo CWD é calculado por um “modelo do balde”, sem nenhum efeito de retroalimentação de CWD em evaporação acima de 300 mm. *Malhi et al.* [2009] também estabeleceram a diferença entre “floresta chuvosa” e “floresta sazonal”, esta parece ser mais predominante em regiões onde a precipitação é razoavelmente alta (entre 1300 mm e 2000 mm), mas também com ocorrência de MCWD moderado (350 – 450 mm).

Embora a precipitação e sua sazonalidade sem dúvida sejam fatores importantes de controle das distribuições relativas de floresta e savana ao longo da Amazônia, é também claro que outros fatores adicionais devem estar envolvidos. Isso porque, no âmbito da floresta Amazônica em si mesma, há muitas ocorrências de vegetação de savana apesar da alta pluviosidade (>2000 mm) com condições físicas e/ou químicas raramente adversas que,

aparentemente, são responsáveis pelo crescimento das árvores [Beard, 1953; Anderson, 1981; Brown, 1987]. Exemplos disso incluem as savanas da cobertura de arenitos remanescentes das Guianas que antigamente compuseram a grande parte terrestre das Guianas [van Donselaar, 1969]; eles incluem as savanas de Roraima (Brasil), as savanas Rupunini da Guiana [Myers, 1936], a savana Sipalwini ao sul do Suriname [van Donselaar, 1968], a área da Grand Sabana da Venezuela [Dezzeo et al., 2004] e as “ilhas” espalhadas pelo nordeste da Amazônia brasileira [Andreae Lima, 1959; Egler, 1960; Ratter et al., 2003]. Embora em alguns casos a presença de tais “savanas amazônicas” possa ser claramente atribuída ao encharcamento do solo [ex., Huber, 2006], em outros casos, a condição geralmente pobre dos solos arenosos parece ser a principal causa [Beard, 1953; Anderson, 1981; Brown, 1987]. A possibilidade de que a capacidade insuficiente de retenção hídrica de solos arenosos esteja associada a muitas savanas “secas” que causam o aumento dos déficits hídricos, em geral severos e que impedem o estabelecimento de floresta, não parece ter sido investigada. Em áreas usualmente associadas à florestas (semi) perenes, as savanas também podem ocorrer em solos particularmente rasos e/ou rochosos [Reatto et al., 1998].

## 2.2. Variação na Estrutura da Savana

No âmbito de um mesmo bioma de savana existe considerável variação e as explicações para as várias formas fisionômicas, especialmente o grau de lenhosidade, têm se concentrado no grau em que ocorrem as variações na densidade das plantas lenhosas em função de degradação devido ao fogo e atividades humanas [Rizzini, 1963; Coutinho, 1990; Bond et al., 2005], em comparação com as variações nos solos, tais como profundidade do enraizamento efetivo, encharcamento, e fertilidade [Eiten, 1993]. Entretanto, no cômputo geral, parece insuficiente sugerir que as queimadas e outras atividades humanas sejam responsáveis pelas variações em grande escala nas paisagens de savana, embora este não seja o caso, sem dúvida, sob certas circunstâncias no Brasil como em outras regiões [Eiten, 1982; Sarmiento, 1983; Cavelier et

al., 1998; Dezzeo et al., 2004]. Outros fatores além do fogo são importantes na determinação da lenhosidade da vegetação do cerrado, conforme sugerem estudos de ordenação de plantas [Ribeiro e Tabarelli, 2002; Miranda et al., 2003] e apontam para a fertilidade do solo como um importante determinante de lenhosidade da savana brasileira em escala de paisagem. Por exemplo, está bem estabelecido que alguns tipos de florestas e cerrado mostram tendência a ocorrer somente em solos não usualmente férteis [Furley et al., 1988; Morriera, 2000; Chapuis-Lardy et al., 2001] e, com base no pH do solo e em medições de trocas de cátions, a distinção às vezes é determinada entre “fácies mesotróficas do cerrado” e “fácies distróficas do cerrado”, que são caracterizadas por diferentes composições de espécies. Entretanto, apesar dessas diferenças, ambas as formas de vegetação parecem caracterizar-se por concentrações relativamente altas de fósforo solúvel no solo [Furley e Ratter, 1988]. Não está claramente identificado se as formas das pastagens do cerrado, tais como campo sujo, ocorrem por causa de solos com níveis excepcionalmente baixos de nutrientes [Alvim e Araújo, 1951; Askew et al., 1970; Goodland e Pollard, 1973; Lopes e Cox, 1977a, 1977b; Furley e Ratter, 1988; Furley, 1992; Ruggiero et al., 2002]. As frequências de ocorrência de fogo são também importantes. O que é claro em qualquer caso é que o cerrado brasileiro ocupa uma área cuja grande parte, apenas com base no clima, poderia ser ocupada por florestas [Bond et al., 2005], e um fator significativo que explica a vegetação atual é a fertilidade relativamente baixa do solo [Montgomery e Askew, 1983]. É também interessante notar que a floresta tropical sazonalmente seca, que ocorre nas fronteiras mais ao sul da Amazônia, parece existir por causa de seus solos mais férteis, e áreas de vegetação de cerrado ocorrendo nas mesmas regiões cujos tipos de solo são os mais inférteis associados com a Amazônia [Prado e Gibbs, 1993; Prado, 2000; Oliveira-Filho e Ratter, 2002].

## 2.3. Uma Ordenação dos Tipos de Vegetação de Floresta e Savana e em Toda a Bacia

Com o objetivo de formalizar as relações discutidas acima entre vegetação, clima e solo, utilizamos uma ordenação restrita de tipos de vegetação amazônica do banco de dados com configuração espacial explícita de *Cochrane et al.*, [1985], o qual inclui também as características químicas e físicas do solo, e investiga os efeitos de temperatura e precipitação, a partir de *New et al.*, [2000]. Os resultados dessa análise de correspondência parcial canônica são mostrados na Figura 1. Nessa análise, como em *Cochrane et al.*, [1985], dividimos a vegetação da floresta em três tipos: “perene”, “semiperene”, e “sazonalmente seca”, seguindo a ampla definição de *Eyre* [1963]. A floresta semiperene consiste de uma mistura de árvores perenes e decíduas, enquanto que as florestas sazonalmente secas são formadas principalmente com espécies que perdem todas as suas folhas na estação seca. Dentro do bioma savana, dividimos a vegetação em “fechada” e “aberta”: com base na lenhosidade: savanas “abertas” formadas por pastagens com ou sem árvores espalhadas e arbustos (campo limpo, campo sujo, e campo cerrado) e savanas “fechadas” que compreendem formas de árvores de savana e pastagem, comumente referidas como cerrado (*strictu sensu*), e cerradão. Com o objetivo de eliminar quaisquer estruturas de autocorrelação espacial dos dados, a latitude e longitude dos centros dos vários polígonos que descrevem as várias diferentes configurações da terra dentro da Amazônia em *Cochrane et al.* [1985] foram consideradas como covariáveis [*Legendre e Legendre*, 1998].

**Figura 1.** Análise parcial da correspondência canônica de tipos de vegetação em termos de clima e propriedades do solo. A seta indicativa de textura do solo (da direita para a esquerda) vai de solos com textura argilosa fina a solos arenosos com textura grossa, com solo do topo definido como 0,0 a 0,2 m de profundidade e subsolo definido como 0,21 a 0,50m de profundidade. Mais detalhes na seção 2.3.

A Figura 1 usa “Escalonamento tipo 2” (*ter Braak*, 1994; *Legendre e Legendre*, 1998), onde as distâncias entre os vários centroides aproximam suas distâncias Qui-quadrado no espaço da

ordenação. A ordenação/classificação de qualquer tipo de vegetação juntamente com qualquer variável ambiental consiste em projetar (no ângulo direito) aqueles centroides do tipo de vegetação na seta que representa aquela variável. Isso possibilita uma aproximação da média mensurada do tipo de vegetação com respeito às variáveis ambientais e, ainda mostra explicitamente a precipitação anual. As três variáveis ambientais/edáficas mostradas foram escolhidas de um grupo de 26, de *Cochrane et al.* [1985] e *New et al.* [2000] usando seleção avançada [*ter Braak e Smilauer*, 2002] que, juntas, respondem por 0,38 da variação. Além da precipitação anual, outras duas variáveis que surgem como importantes são a capacidade efetiva de cátion do topo do solo (ECEC) e a textura do subsolo, ambos os parâmetros obtidos em *Cochrane et al.* [1985]. No trabalho de *Cochrane et al.* [1985], o “solo do topo” é definido como o solo de 0,00 – 0,20 m de profundidade e “subsolo” como o solo de 0,21 – 0,50 m de profundidade.

A Figura 1 sugere que embora o volume de precipitação seja uma variável ambiental chave que influencia as distribuições de vegetação em toda a Amazônia, a fertilidade e textura do solo são também importantes. Em particular, a distribuição da savana fechada, ao contrário das florestas tropicais semiperenes, parece ser controlada tanto pelo ECEC do solo do topo e textura do subsolo quanto pela precipitação e com as florestas tropicais sazonalmente secas também associadas aos solos férteis e a uma precipitação abaixo da média. Isso confirma e, até certo ponto, formaliza muitas declarações esboçadas nas seções 2.1 e 2.2. Por exemplo, onde os solos são particularmente inférteis e/ou os subsolos são grosseiramente texturizados pode ocorrer vegetação do tipo savana, mesmo quando as precipitações são razoavelmente altas. Do mesmo modo, a principal diferenciação entre florestas tropicais sazonalmente secas e tipos de vegetação de savana é a fertilidade do solo. A questão chave que tentamos responder neste capítulo é, até que ponto essas diferenças em “nicho ótimo” refletem as diferenças das características fisiológicas da planta nesses vários tipos de vegetação.

### 3. FISILOGIA DE FLORESTA E VEGETAÇÃO DE SAVANA

#### 3.1. Aspectos Estruturais

A quantidade e distribuição da biomassa de qualquer tipo de vegetação dão uma primeira indicação da estratégia fisiológica e das possíveis limitações da função da planta impostas pelo solo e/ou ambiente. Por exemplo, no bioma de florestas tropicais amazônico como um todo, há uma clara tendência de a biomassa acima do solo (BAS) diminuir com o crescente prolongamento da estação seca [Malhi et al., 2006]; Saatchi et al., 2007, 2009]. Isso sugere que ou as fontes de carbono para crescimento tornam-se mais limitadas à medida que o período da estação seca se estende, ou que ocorre o aumento da alocação de carbono abaixo do solo à medida que diminui a precipitação [Cairns et al., 1997; Mokany et al., 2006]. Uma terceira possibilidade é que ocorrências mais severas de déficits hídricos do solo nas florestas mais secas resultam em taxas de mortalidade mais elevadas no longo prazo (i.e., um regime com maior frequência de distúrbio), conforme sugerido recentemente por Quesada et al. [2009a]. Embora ainda não haja evidências suficientes para diferenciar com clareza essas três possibilidades, em termos gerais, as razões raiz:broto são mais altas nas florestas decíduas e sazonalmente secas do que nas florestas tropicais perenes [Fittkau e Klinge, 1973; Murphy e Lugo, 1986; Castellanos et al., 1991; Jipp et al., 1998; Mokany et al., 2006], e é claro também que existem variações significativas na razão raiz:broto entre floresta e cerrado. Por exemplo, Mokany et al. [2006] mostram médias globais de razões raiz:broto de 0,24 e 0,64 para floresta tropical e savana, respectivamente, e isso está consistente com os valores muito altos da biomassa abaixo do solo de até 53 Mg DW ha<sup>-1</sup> encontrados por Castro e Kaufmann [1998] na vegetação do cerrado próximo à Brasília. Isso ocorreu apesar de um valor relativamente baixo da BAS de aproximadamente 17 Mg DW ha<sup>-1</sup>. Esse valor da BAS pode estar subestimado porque foi usada uma equação alométrica adequada para floresta e não para árvores de savana. Apesar disso, mesmo quando foram aplicados cálculos mais

apropriados [Abdalla et al, 1998], a BAS para a vegetação densa do cerrado ainda foi de apenas 20–40 Mg DW ha<sup>-1</sup> [Haridasan, 2000; Quesada et al., 2008].

Embora os valores da biomassa abaixo do solo das florestas amazônicas perenes sejam tipicamente menores do que da vegetação lenhosa do cerrado, 20–40 Mg DW ha<sup>-1</sup> [Jipp et al, 1998; Metcalfe et al., 2007, os valores da biomassa acima do solo são muito mais altos, tipicamente de 200–300 Mg DW ha<sup>-1</sup> [Malhi et al., 2006; Saatchi et al., 2007. Embora seja tentador atribuir essas diferenças da raiz:broto apenas à ajustes fisiológicos associados às grandes diferenças do regime de água no solo, que talvez sejam características dos dois tipos de solo (seção 4.1), as taxas baixas da fertilidade do solo (seções 3.6 e 4.2) e o regime característico de fogo dos ecossistemas de savana, associados à presença de gases [Miranda et al., 2002] podem também ser importantes. Estudos de sementes, em particular, mostraram razões mais altas de raiz:broto na savana do que de espécies florestais [Paulilo e Felipe, 1998; Hoffmann et al., 2004]. Isso permite reservas de carboidrato maiores abaixo do solo disponíveis para árvores jovens de savana, o que facilita uma regeneração mais rápida depois do fogo do que acontece com as de floresta [Hoffmann et al., 2004]. Árvores de savana em geral têm também características fisiológicas e anatômicas associadas à resistência ao fogo, tais como casca excepcionalmente grossas [Gignoux et al., 1997] e capacidade para rebrotar a partir de brotos dormentes ou eventuais [Hoffman e Moreira, 2002].

#### 3.2. Área Foliar e Intercepção de Luz

As florestas tropicais têm as mais altas áreas foliares por unidade de área (índice de área foliar (IAF)) do que qualquer outro bioma [Asner et al., 2003] com valores da Amazônia, tipicamente entre 4 a 8 [McWilliam et al., 1993; Carswell et al., 2002], significativamente maiores do que o IAF (árvores e gramíneas) da vegetação do cerrado, cujo pico varia de abaixo de 1 a aproximadamente 2,5 [Miranda et al., 1997; Hoffmann et al., 2005a].

As observações quantitativas *in situ* do tempo de produção foliar são difíceis, dada a altura da grande maioria dos dosséis de floresta tropical, mas

observações qualitativas episódicas sugerem que a produção de uma nova folha em geral ocorre na estação seca [van Schaik et al., 1993; Goulden et al., 2004]. Observações de satélite confirmaram um brotamento vigoroso de folhas na estação seca, com aumentos tanto do índice da vegetação por diferença normalizada (NDVI) quanto do índice de vegetação melhorado (EVI) no final da estação seca [Potter et al., 2001; Huete et al., 2006; Xiao et al., 2006]. Myneni et al. [2007] usaram o produto AFI do Radiômetro Espectral de Resolução Moderada (MODIS) para inferir que o surgimento da folha cria um grande aumento transitório do IAF da floresta amazônica durante a estação seca com decréscimo subsequente na estação chuvosa. Entretanto, uma hipótese alternativa, a de que as florestas tropicais simplesmente trocam folhas na estação seca e que o IAF permanece quase constante, ou é reduzido nessa troca [Goulden et al., 2004], permanece viável. Por exemplo, não está claro que o produto IAF do MODIS consiga captar totalmente os aumentos da reflectância NIR produzidos pelas novas folhas [Roberts et al., 1998], e isso levanta a possibilidade de que os aumentos observados na estação seca no NDVI e EVI são simplesmente um resultado de alterações sazonais na idade média da folha e na reflectância espectral no nível da folha. As poucas séries de observações de IAF in situ que foram relatadas são ambíguas ou demasiadamente curtas para uma discussão dessa questão [Carswell et al., 2002; Asner et al., 2004]; observações de IAF in situ de longo prazo são ainda necessárias para florestas perenes e semidecíduas. A questão de sazonalidade no cerrado e da floresta tropical sazonalmente seca está mais clara.

As árvores do cerrado e de floresta tropical sazonalmente seca mostram a sazonalidade esperada de IAF com valores significativamente mais baixos na estação seca do que na chuvosa [Vourlitis et al., 2004; Hoffmann et al., 2005a, 2005b], embora com muitas árvores do cerrado começando a surgir subitamente após crescimento vegetativo anterior ao início da estação chuvosa [Lenz e Klink, 2006]. As gramas e ervas do cerrado mostram acentuadas reduções no IAF da biomassa de folha verde com a aproximação do final da estação chuvosa, com aumentos proporcionais da quantidade de matéria morta [Miranda et al., 1997;

Santos et al., 2003; Hoffmann et al., 2005a; Quesada et al., 2008].

### 3.3. Estrutura da Folha e Nutrientes

Embora com um alto IAF, os conteúdos de nutrientes das folhas e árvores da floresta tropical são surpreendentemente baixos comparados com árvores da zona temperada, especialmente com relação ao fósforo [Reich e Oleksyn, 2004], mas somente em solos lixiviados e inférteis como o Ferralssolo e Acrissolo/Alissolo. (Usamos aqui o novo sistema de classificação da Base de Referência Mundial para Recursos do Solo (WRB) [IUSS Working Group WRB, 2006]. Para os solos da Bacia Amazônica, as equivalências com o sistema da USDA são dadas por Quesada et al. [2009b]. Tais solos são típicos do leste da Amazônia e de algumas florestas em escudos concrecionários do Brasil e da Guinéa [Quesada et al., 2009b] com florestas crescendo nessas áreas com fósforo foliar de ~0,06 mg g<sup>-1</sup> DW [Towsend et al., 2007; Fyllas et al., 2009]. No oeste da Amazônia (e geralmente mais próxima aos Andes), os solos em geral são mais jovens e mais férteis e as florestas têm níveis mais altos de fósforo disponível no solo [Quesada et al., 2009c], que também se refletem nas concentrações significativamente mais altas de fósforo foliar, em geral de 1,0 – 1,6 mg g<sup>-1</sup> DW [Fyllas et al., 2009]. Essa redução da disponibilidade de fósforo no solo, que ocorre à medida que o solo envelhece, é consistente com a teoria da pedogenia do solo [Walker e Syers, 1976] e com estudos de Quesada et al. [2009a] que mostram que a produtividade mais alta das florestas no oeste da Amazônia [Malhi et al., 2004] pode ser atribuída, com certo grau de certeza, aos níveis mais altos de fósforos. Isso é consistente com o que sugere Vitousek, [1984] sobre o fósforo como fator determinante chave da produtividade das florestas tropicais.

Apesar dessas diferenças nas concentrações foliares de fósforo, as concentrações foliares de nitrogênio de florestas amazônicas são muito menos variáveis, comparáveis às florestas da zona temperada [Reich e Oleksyn, 2004], com média de 25 mg g<sup>-1</sup> DW, embora os valores provavelmente sejam somente a metade do que de solos brancos arenosos (Arenossolos) ou solos Podzólicos [Fyllas

et al., 2009]. Esses conteúdos relativamente altos de nitrogênio foliar são consistentes com a noção de que o nitrogênio pode estar disponível em excesso em muitas florestas tropicais [Martinelli et al., 1999] com o [N] mais baixo nas florestas em solos brancos arenosos, o que também é consistente com a ideia de que o nitrogênio pode realmente estar limitando esses sistemas, conforme mostram as razões  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  da planta e solo [Martinelli et al., 1999; Mardegan et al., 2008; Quesada et al., 2009c] e o predomínio de associações de ectomicorrizas nas árvores [Alexander e Lee, 2005] desses sistemas. Não obstante a abundância de árvores leguminosas na Amazônia, elas parecem não fixar nitrogênio, muito embora tenham claramente essa habilidade [Nardoto et al., 2008] (ver também a seção 4.2).

Mais recentemente, Davidson et al. [2007] sugeriram que a disponibilidade de nitrogênio em ecossistemas terrestres pode ser efêmera e interrompida a qualquer tempo por distúrbio; dessa forma, é possível que surjam, por exemplo, períodos de disponibilidade baixa de nutriente devido à limitada decomposição da serapilheira durante a estação seca [Saleska et al., 2003], embora em escala de longo prazo, o nitrogênio possa ainda se manter relativamente abundante. As observações de Davidson et al. [2007] baseiam-se em estudo desenvolvido em floresta de sucessão após abandono agrícola no leste da Amazônia, que utiliza parâmetros biogeoquímicos e isotópicos; e os padrões de ciclagem de fósforo e de nitrogênio durante a sucessão em escalas de tempo decadais são considerados comparáveis aos padrões de ciclagem de nitrogênio e fósforo da sucessão primária, uma vez que os solos envelhecem ao longo de milhares e milhões de anos.

Quando comparadas com as florestas tropicais, as árvores do cerrado tendem a ter concentrações de nitrogênio e fósforo foliares significativamente mais baixas (base de peso seco) [Franco, 2002; Hoffman et al., 2005b], com concentrações foliares de nitrogênio de ambas as espécies de gramíneas C3 e C4 ainda mais baixas [Miranda et al., 1997]. Embora ainda não conhecida até o momento, parece razoável pressupor que, como é o caso em outros lugares [Prior et al., 2004], as folhas de florestas secas decíduas dentro da Amazônia seriam

mais finas (i.e., maior área foliar específica (AFS)) e com conteúdos mais elevados de nutrientes foliares, consistente com sua tendência de ocorrer em solos mais férteis (seção 2.3).

#### 3.4. Características Fotossintéticas da Folha

As taxas fotossintéticas de florestas tropicais e de espécies de savana são relativamente baixas, com variação entre 5 a 15  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , comparativamente às espécies de árvores de floresta úmida de zona temperada [Medina e Klinge, 1982; Franco, 2002; Carsewell et al., 2002; Domingues et al., 2005; Franco et al., 2005; Miranda et al., 2005; Domingues et al., 2007]. Conforme salientado por Meir et al. [2002], tais taxas baixas ocorrem apesar de as concentrações foliares de nitrogênio serem similares à taxas de espécies de árvores de florestas úmidas de zona temperada, cujas taxas fotossintéticas em geral são mais altas, de 25–40  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , um resultado confirmado e expandido pelas pesquisas globais recentes de Kattge et al. [2008], que mostraram que esse efeito (i.e., taxa fotossintética baixa por unidade de nitrogênio de folha de espécies de árvores tropicais) foi mais pronunciado em árvores em Ferralssolos relativamente inférteis. Dado que há evidências crescentes de que plantas que crescem em tais solos geralmente têm concentrações foliares mais baixas de fósforo do que plantas em solos mais férteis, o que ocorre apesar das concentrações foliares similares de N [Towsend et al., 2007; Fyllas et al., 2009], isso levanta a possibilidade interessante de que o fósforo, ao invés do nitrogênio, pode limitar as taxas fotossintéticas em tais solos. No entanto, mesmo nesses solos caracteristicamente pobres em fósforo, algumas análises continuaram a se concentrar apenas no nitrogênio como o nutriente subjacente à limitação da fotossíntese [ex., Coste et al., 2005; Domingues et al., 2005], embora já esteja bem documentado que o fósforo, mais do que o nitrogênio, pode limitar as taxas fotossintéticas sob algumas circunstâncias [Brookes et al., 1984; Campbell e Sage, 2006].

Diferenças consideráveis nas taxas fotossintéticas entre espécies são observadas em savana e floresta [Reich et al., 1994; Prado e De Moraes, 1997; Turner, 2001]. Por exemplo, um

simples levantamento na literatura mostrou que as folhas de árvores “intolerantes à sombra” em geral têm taxas fotossintéticas mais altas do que as “demandadoras de luz” (árvores que são tolerantes à sombra, mas requerem luz para expressar seu potencial de crescimento), as quais, por sua vez, são mais altas do que as plantas “tolerantes à sombra” [Turner, 2001]. Do mesmo modo, as árvores tropicais decíduas tendem a ter taxas fotossintéticas mais altas do que suas contrapartidas perenes do cerrado [Prado e De Moraes, 1997; Franco et al., 2005] e de outras regiões [Sobrado, 1991; Prior et al., 2004]. Tais diferenças são facilmente explicáveis em termos de trocas fisiológicas associadas às diferentes estratégias de crescimento [Turner, 2001] e são tratadas em mais detalhes na seção 3.6.

Apesar de seu conteúdo foliar baixo em nitrogênio (seção 3.2), as gramíneas tropicais C4 em geral são capazes de produzir taxas fotossintéticas mais altas do que suas contrapartidas C3 [Pearcy e Ehleringer, 1984; Anten et al., 1998] e com eficiências do uso fotossintético de nitrogênio e fósforo extremamente mais altas; ver resumo e discussão na seção de Mantlana et al. [2008a]. Embora ainda não haja medições de gramíneas do cerrado, até onde se sabe, uma comparação simples pode ser feita com dados de Domingues et al. [2005] sobre troca de gás em nível foliar de florestas tropicais semiperenes com dados de Anten et al. [1998] de gramínea C4 (*Hypharrhenia rufa*) que cresce na savana central venezuelana. O mais alto [N] foliar observado para *H. rufa* foi de cerca de 50 mmol m<sup>-2</sup>; isso associado com a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> por volta de μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Por outro lado, nenhuma das folhas de florestas estudadas por Domingues et al. [2005] mostraram [N] menor que 70 μmol m<sup>-2</sup> com essas folhas tendo taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> menores que 5 m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Com base no que conhecemos no presente, as árvores do cerrado parecem ser intermediárias entre esses dois contrastes, mas, presumivelmente, muito mais próximas de árvores de florestas. Por exemplo, o estudo de Franco et al. [2005] mostra que o [N] foliar mais baixo relatado foi em torno de 120 mmol m<sup>-2</sup> com taxas de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> de aproximadamente 10 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Essas diferenças são discutidas em mais detalhes na seção 3.6.

Variações sazonais da capacidade fotossintética de árvores de floresta e de savana ainda não foram estudadas em detalhes, embora Domingues [2005] tenha relatado uma evidência não significativa de redução da capacidade fotossintética durante a estação seca em árvores de floresta semiperene próxima a Santarém. Por outro lado, Miranda et al., [2005] observaram reduções da capacidade fotossintética máxima de várias espécies que crescem em floresta semidecíduas (transicionais) próximas a Sinop, e Franco [1998] e Franco et al. [2005] também reportaram taxas fotossintéticas reduzidas em espécies de árvores do cerrado durante a estação seca. Essas diferenças entre os biomas estão também se refletindo na forte sazonalidade de fluxos de carbono em nível de parcela, conforme demonstrado na seção 4.2.

### 3.5. Relações da Água de Plantas

Muitos trabalhos desenvolvidos ao longo dos últimos 10 anos como parte do projeto LBA confirmaram as observações iniciais de Nepstad et al. [1994] e de Hodnett et al. [1995, 1996] de que a absorção da água em profundidades consideráveis do solo durante a estação seca permite o funcionamento continuado de florestas semiperenes do leste e sudoeste da Amazônia. Em particular, Jipp et al. [1998] e Bruno et al. [2006] demonstraram significativa absorção de água em profundidades superiores a 10 m nessas florestas.

O trabalho de Oliveira et al. [2005a, 2005b] também mostra que algumas árvores de florestas nesses ambientes sazonais são capazes de produzir uma redistribuição hidráulica: isto é, a transferência noturna de água de regiões úmidas para secas do perfil do solo, com distribuição em movimento ascendente na estação seca (i.e., a partir da profundidade mais úmida do solo até as camadas mais secas, próximas à subsuperfície). Isso pode ser interpretado como uma indicação de que as plantas de tais regiões talvez utilizem a redistribuição hidráulica para ajudar a aliviar o estresse hídrico durante períodos secos, criando um reservatório de água prontamente disponível na superfície do solo onde a maioria das raízes finas das árvores está localizada. Entretanto, as perguntas continuam. Por exemplo, conforme salientado por Ludwig et al.

[2004], a competição interplantas pode reduzir os efeitos facilitadores da elevação hidráulica, uma vez que não são apenas as plantas que investem nas raízes profundas e permitem a suspensão da água, e que provavelmente se beneficiem do aumento da disponibilidade da água junto à superfície. Portanto, é provável que nem todas as árvores desse ambiente exibam tal fenômeno, mas outras espécies simplesmente sejam usuárias “parasitas” da água da camada mais alta do solo transferida da profundidade por outras. A elevação hidráulica também foi observada em algumas espécies do cerrado durante a estação seca [Scholz *et al.*, 2002; Moreira *et al.*, 2003] em estudos que também mostram que as mudas que crescem próximas às árvores maiores na verdade fazem o transporte da água disponibilizada pelo levantamento hidráulico. Do mesmo modo, as árvores do cerrado também conseguem extrair água de profundidade durante a estação seca, pelo menos quando ocorrem em Ferralsolos altamente lixiviados [Jackson *et al.*, 1999; Oliveira *et al.*, 2005a, 2005b; Quesada *et al.*, 2008]. Entretanto, Dawson *et al.* [2007] observaram em várias espécies de plantas que ocorrem sob diferentes condições climáticas que muitas plantas ainda transpiram à noite, especialmente quando leves déficits hídricos do solo acontecem imediatamente ou após um evento de chuva, o que é consistente com dados isotópicos discutidos na seção 4.4. Se a transpiração noturna existisse, ela reduziria a eficácia do levantamento hidráulico ou dos processos de distribuição hidráulica; mas, conforme discutido por Goldstein *et al.* [2008], a transpiração noturna, conforme observada em árvores do cerrado por Bucci *et al.* [2004], pode ser um traço adaptativo que permite a intensificação da absorção de solos deficientes de nutrientes da savana. Esse quadro foi depois elucidado por Scholz *et al.* [2008] que observou que a ocorrência de fluxo reverso de seiva em espécies decíduas e brevidecíduas do cerrado durante a estação seca era consistente com o levantamento hidráulico, mas que as espécies perenes não exibiram um fluxo reverso similar. Além disso, consistente com suas capacidades de realizar o levantamento hidráulico, as espécies decíduas e brevidecíduas tinham raízes rasas e profundas (i.e., sistemas de raízes dimórficos), enquanto que as espécies perenes

tinham somente raízes profundas em sua grande maioria. Foram também encontradas evidências de que espécies decíduas e brevidecíduas do cerrado podem utilizar mais água em processos como a transpiração noturna. O quadro que emerge, então, é que, nas espécies do cerrado há uma compensação entre o acesso durante o ano todo aos nutrientes nas camadas mais altas do solo (mantendo-se a integridade das raízes da superfície de espécies decíduas e brevidecíduas por meio do levantamento hidráulico) e um maior acesso à água mais profunda e mais garantida durante a estação seca para as espécies perenes.

Lee *et al.* [2005] observaram durante a estação seca amazônica que quando as plantas da floresta realizaram a redistribuição da água do solo por meio do levantamento hidráulico, as taxas de fotossíntese e de respiração tiveram aumento significativo. De acordo com esses autores, a redistribuição hidráulica aumenta a transpiração da estação seca em 40% em toda a Amazônia, estabelecendo uma ligação direta entre o funcionamento da raiz da planta e o clima.

Apesar dessa clara habilidade tanto de árvores de floresta quanto de savana de utilizar água de profundidades consideráveis do solo durante a estação seca, com potencial auxílio da elevação hidráulica pelo menos a certas espécies, as árvores da floresta semiperenes que utilizam essa água profunda mostram uma clara evidência dos efeitos dos déficits hídricos do solo durante a estação seca, conforme evidenciado pelos potenciais hídricos da folha, significativamente mais negativos ao meio dia [Domingues, 2005; Fisher *et al.*, 2006]. Por outro lado, apenas diferenças relativamente menores dos potenciais hídricos da folha ao meio dia entre a estação chuvosa e seca são observadas em árvores do cerrado [Meinzer *et al.*, 1999; Bucci *et al.*, 2005; Franco *et al.*, 2005; Goldstein *et al.*, 2008]. Provavelmente, essas diferenças surjam em consequência dos diferentes padrões fenológicos dos dois tipos de vegetação, uma vez que as árvores perenes do cerrado perdem algumas de suas folhas na estação seca [Hoffmann *et al.*, [2005a], permitindo que as condutâncias hidráulicas específicas da folha (condutância do flux hídrico do solo à folha expresso por unidade de área foliar) sejam mantidas ou até aumentadas durante a

estação seca [Bucci et al., 2005]. Conforme salientado por Bucci et al. [2005], esse aparente comportamento “isohídrico” (tendência de os potenciais hídricos foliares permanecerem constantes durante o dia e ao longo das estações) é também facilitado por fortes respostas dos estômatos nas diferenças ( $D$ ) de fração molar de vapor de água entre a folha e o ar de árvores do cerrado, conforme também reportado por Miranda et al. [1997] e Meinzer et al. [1999]. Similarmente, Naves-Barbiero et al. [2000] mostraram um forte controle do estômato de respiração de duas espécies perenes de diferentes tipos de vegetação no cerrado brasileiro. Embora às vezes interpretado como indicativo de algumas respostas “mecanicistas” do estômato [Williams et al., 1998], uma análise recente da hidráulica de toda a planta e estômato sugere que os “controles isohídricos” do potencial de água da planta podem, na verdade, ser muito mais aparentes do que reais [Buckley, 2005].

A partir da discussão acima, consideramos que os potenciais significativamente mais negativos de água da folha de árvores de florestas semiperenes durante a estação seca podem ser interpretados como uma consequência da não diminuição da área da folha de tais árvores durante a estação seca (ver seção 4.5). Segundo, há também alguma evidência dos experimentos da troca foliar de Domingues [2005] que mostram que algumas plantas de Ferralssolos profundos e altamente lixiviados próximos a Santarém, os estômatos são relativamente insensíveis às trocas no déficit da fração mole do vapor da folha-ar, sugerindo um controle muito menos rígido das taxas de transpiração pelos estômatos do que é o caso no cerrado. Carswell et al. [2002] também observaram que as condutâncias do dossel de florestas semiperenes Ferralssolos extremamente lixiviados em Caxiuana foram, de fato, mais altas na estação seca do que na chuvosa.

Por outro lado, no sítio de floresta semiperene de Rebio Jaru foram observadas fortes respostas estomatais ao  $D$  tanto na folha individual [McWilliam et al., 1996] como em todo o nível do dossel [Grade et al., 1998]. McWilliam et al. [1996] também observaram que os potenciais hídricos da folha mostraram tendência a serem similares ou até menos negativos durante a estação seca do que na

chuvosa nesse sítio, um resultado também reportado sobre os dosséis já desenvolvidos de árvores na Guiana Francesa [Bonal et al., 2000a]. Examinando a relação entre os fluxos de calor latente no nível da parcela ( $\lambda E$ ) e a radiação líquida ( $R_n$ ), Hasler e Avissar [2007] também observaram, conforme esperado a partir do exposto acima, a ocorrência de reduções proporcionalmente maiores no  $\lambda E/R_n$  no sítio Jaru em comparação com os sítios de Santarém e Caxiuana, o que se atribui às profundidades mais rasas do enraizamento em Santarém. Embora isso também seja aceitável para o sítio da Guiana Francesa, conforme mencionado acima [Bonal et al., 2006b], a extração de água durante a estação seca certamente ocorre em profundidades acima de 2,4 m nesse sítio [Bonal et al., 2008] e abaixo, pelo menos a 3,4 m em Rebio Jaru [Negrón Juárez et al., 2007].

Para concluir, em regiões onde os solos são velhos e lixiviados eles são também, quase invariavelmente profundos [Quesada et al., 2009c], e isso significa que em grande parte da Amazônia, tanto as espécies de floresta como de savana têm acesso à água em profundidades maiores que 3,0 m. Isso permite o funcionamento contínuo da planta lenhosa ao longo da estação seca, mas no cerrado, onde essa estação é mais longa do que nas florestas semiperenes e perenes, podem ocorrer reduções significativas na área foliar. Em ambas, floresta e savana, há boa evidência da ocorrência da elevação hidráulica, pelo menos em espécies decíduas e brevidécidas, facilitando o funcionamento continuado das raízes superficiais ao longo da estação seca.

Seria também interessante observar se outras características como a presença de pontuações no xilema, geneticamente associadas e que aparentemente contribuem para o fácil transporte hídrico [Jansen et al., 2004], são também características do cerrado e das espécies de floresta decíduas secas encontradas nos ambientes mais secos, uma vez que há boas evidências de que as diferenças das espécies dependentes na sensibilidade à seca são importantes na configuração das distribuições das espécies ao longo de gradientes de chuva [Engelbrecht et al., 2007].

Infelizmente, pouca atenção parece estar sendo dada às relações da água e o funcionamento fisiológico de gramíneas do cerrado, mas está claro, a partir de estudos em outros continentes, que ocorrem reduções consideráveis na condutância estomatal durante a estação seca como consequência de expressivas reduções na disponibilidade hídrica no solo e diferenças muito mais altas na pressão do vapor folha-ar [ex., *Mantlana et al.*, 2008b].

### 3.6. Integração de Características Fisiológicas e Compensações Fundamentais

Atualmente, já está bem estabelecido que as características fisiológicas das plantas não variam independentemente umas das outras. Ao contrário, elas tendem a covariar de modo sistemático de acordo com o que frequentemente se considera uma dimensão multivariada de “estratégia” ecológica [*Westoby et al.*, 2002]. Embora a origem subjacente a tal variação seja considerada puramente genética, manifestada como diferença do background filogenético [ex., *Wright et al.*, 2006; *Swendon e Enquist*, 2007], é também claro no caso das árvores tropicais que até mesmo no âmbito de uma dada espécie ocorrem variações sistemáticas e significativas de acordo com as condições de crescimento [*Patino et al.*, 2009] e que a natureza da covariação entre atributos fisiológicos chave da planta varia de acordo com a causa subjacente a quaisquer contrastes das características observadas [*Fyllas et al.*, 2009].

Na verdade, ao analisar 1.040 indivíduos arbóreos em 63 locais ao longo da Amazônia, *Fyllas et al.* [2009] observaram que algumas características foliares como a AFE, o [C], [N] e [Mg] são altamente limitadas pela afiliação taxonômica de espécies arbóreas e, outras, entretanto, tais como [P], [K], [Ca] e  $\delta^{13}\text{C}$ , mostraram-se mais fortemente influenciadas pelas condições de crescimento do sítio. Desconsiderando a contribuição ambiental no tratamento da variação, observou-se que os valores intrínsecos da maioria dos pares característicos se correlacionam, embora espécies diferentes (caracterizadas por conjuntos de características diferentes) tenham sido em localidades distintas ao longo de um eixo comum de

coordenação. As espécies que tendem a ocupar solos com fertilidade mais alta, tais como aqueles que tipicamente ocorrem na porção oeste da Bacia Amazônica [*Quesada et al.*, 2009b], caracterizam-se pela AFE intrinsecamente mais alta, e [N], [P], [K], [Mg] e  $\delta^{13}\text{C}$  mais altos do que suas contrapartidas com fertilidade mais baixa, que em geral ocorrem nos solos mais fortemente lixiviados a leste. Apesar dessa consistência, diferentes padrões escalares foram observados entre a fertilidade baixa e alta nos sítios, o que mostra que, no caso das árvores da Amazônia, as interrelações de traços são modificadas substancialmente pelo ambiente do crescimento. A fertilidade do solo foi considerada a influência ambiental mais importante, afetando as concentrações de nutrientes da folha e a composição de  $\delta^{13}\text{C}$  e aumentando a AFE.

Uma das correlações estabelecidas há mais tempo é entre a capacidade fotossintética e a condutância estomatal [*Wong et al.*, 1979], e nesse aspecto as árvores de florestas amazônicas não são exceção [*McWilliam et al.*, 1996; *Carswell et al.*, 2000; *Domingues et al.*, 2005, 2007]. Entretanto, conforme delineado na seção 3.3, o que ainda não está claro é até que ponto o nitrogênio, em oposição ao fósforo, constitui o nutriente chave de limitação da atividade fotossintética.

Com relação a outras espécies de plantas [*Wright et al.*, 2004], a AFE de árvores tropicais tende a subir positivamente com a capacidade fotossintética (base de peso seco) e com as concentrações foliares de nitrogênio e fósforo em peso seco [*Prado e De Moraes*, 1997; *Franco et al.*, 2005; *Domingues et al.*, 2005], embora *Hoffmann et al.* [2005b] tenham mostrado que mesmo quando as diferenças filogenéticas são controladas e ocorrendo em ambientes similares, as árvores de savana mostram tendência a AFE mais baixa e razões de N/P mais altas do que suas contrapartidas de floresta chuvosa, contrariando resultados comparativos com outros biomas (seção 3.3). Conforme discutido na seção 5, isso sugere que o nitrogênio pode ser intrinsecamente mais deficiente em savana do que em ambientes de floresta chuvosa.

Esperava-se também que a AFE mais baixa, típica de árvores de savana perene (seção 3.2), estivesse associada ao tempo de vida da folha em

média mais longo do que é o caso de árvores de florestas tropicais perenes, embora isso ainda não tenha sido estabelecido. Entretanto, como previsto em teoria [Givnish, 2002], está agora bem documentado que as árvores decíduas de savana exibem tendência a AFE mais alta e taxas fotossintéticas mais altas e/ou conteúdos de nitrogênio em base de peso seco [Prado e De Moraes, 1997; Franco et al., 2005], e é provável que essa distinção também exista em árvores de floresta tropical, tanto no âmbito de uma floresta como entre diferentes tipos de florestas.

Embora as folhas decíduas em geral tenham taxas fotossintéticas mais altas em base de peso seco do que folhas perenes, as taxas fotossintéticas baseadas em uma área são tipicamente mais baixas [Prado e De Moraes, 1997; Prior et al., 2003; Franco et al., 2005] e, por causa de seu tempo de vida mais curto, geralmente elas resultam em um retorno mais baixo de seu investimento em carbono e nutriente do que acontece com folhas perenes [Chabot e Hicks, 1982; Givnish, 2002]. Portanto, a predominância de árvores perenes na vegetação do cerrado com folhas do tipo esclerófilas de vida longa pode ser interpretada como uma possível adaptação à condição do solo com baixo nutriente [Franco, 2002] e, conforme discutido na seção 3.5, com árvores decíduas do cerrado economizando água por meio de perdas de folhas da estação seca e com maior ênfase nas altas taxas de absorção de nutrientes por meio da presença de sistemas de raízes dismórficas e a integridade das raízes que coletam nutrientes à superfície mantida durante toda a estação seca.

Assim como existe uma intercorrelação entre os vários traços da folha, conforme discutido acima, podem também existir correlações com os parâmetros hidráulicos de toda a planta. Por exemplo, árvores decíduas em floresta e savana em geral têm condutividades hidráulicas específicas mais altas (condutância ao fluxo de água por unidade de haste em área seccional transversal,  $K_s$ ) do que suas contrapartidas perenes [Sobrado, 1993; Choat et al., 2005], e estas devem estar associadas à densidade lenhosa mais baixa,  $D_w$  [Hacke et al., 2001] e a um aumento da suscetibilidade à cavitação de xilema [Sobrado, 1997]. As condutividades específicas de folha,  $K_L$ , tais como as

que podem também ser estimadas a partir de medições da taxa de transpiração e potenciais hídricos do solo/folha [Mencuccini, 2003] podem ser expressas como  $K_L = K_s A_L / A_s$ , onde  $A_L / A_s$  representam a área foliar por unidade de área seccional transversal do broto (o inverso do chamado “valor de Huber”); e em trabalho com uma variedade de árvores de floresta semiperene no Panamá, Santiago et al. [2004] encontraram uma excelente correlação entre  $K_L$  e taxas fotossintéticas no nível foliar, mas nenhuma correlação entre taxa fotossintética e concentrações de nitrogênio. Infelizmente, não foram realizados testes de concentrações de fósforo em folha, como também foi o caso do estudo de Meinzer et al. [2008] o qual, também em trabalho desenvolvido no Panamá, mostrou ainda que, apesar do  $K_L$  e da capacidade fotossintética do nitrogênio por unidade de folha, ambos diminuindo com o aumento da densidade lenhosa do galho, o  $A_L / A_s$  e o nitrogênio da folha aumentaram simultaneamente. Ainda, esse aumento do  $A_L / A_s$  e nitrogênio não foi suficiente para compensar os custos de produção de lenhosidade mais densa, também com o aumento do  $A_L / A_s$  e supostamente a capacidade fotossintética mais alta considerada para exacerbar o efeito negativo de aumentar a densidade lenhosa à condição hidráulica do galho e da água da folha. Meinzer et al., [2008] por outro lado, de fato encontraram ao longo da variedade de espécies examinadas, a AFE diminuída drasticamente com o aumento da densidade lenhosa. Conforme discutido acima, era de se esperar que isso resultasse numa maior longevidade para as folhas de espécies com alta densidade lenhosa, fator que também deve ser considerado no cálculo de quaisquer trocas relacionadas ao carbono.

Embora em geral se conjecture que uma baixa densidade lenhosa e uma alta AFE com conteúdos mais altos de nutrientes em peso seco geralmente estejam associados às altas taxas de crescimento arbóreo tropical [Wright et al., 2006; Poorter et al., 2008], uma forte correlação negativa entre essas duas características, conforme relatado por Meinzer et al. [2008] sobre espécies de florestas panamenhas e também por Bucci et al. [2004] sobre árvores do cerrado, nem sempre é observada [Wright et al., 2006]. Isso talvez seja uma

consequência de diferenças entre estudos de métodos de determinação da densidade lenhosa, com estudos ao longo dos diferentes sítios, também dificultados pelo fato de que a densidade lenhosa parece ser mais um traço “plástico” do que possam ter sido percebidas até agora [Pattino et al., 2009]. Além disso, na comparação entre sítios, é importante notar que as interrelações de traços geneticamente dependentes entre a AFE e as concentrações de nutrientes da folha podem ser substancialmente modificadas de acordo com as variações na fertilidade do solo [Fyllas et al., 2009].

Conforme detalhado na seção 3.1, poderíamos também esperar uma alocação aumentada abaixo do solo em resposta aos déficits hídricos do solo e às suas condições de baixo teor de nutriente. Em trabalho de longo prazo sobre fertilização de nitrogênio e fósforo no cerrado, Bucci et al., [2006] observaram um declínio no potencial hídrico da folha ao meio dia em espécies madeireiras. Os autores argumentaram que, aparentemente, aquelas espécies tinham a capacidade de aproveitar as mudanças na disponibilidade do nutriente por meio da alocação de recursos para maximizar o ganho de carbono e acentuar o crescimento, com o custo do aumento da alocação para a área foliar relativa à capacidade de transporte hídrico, considerado como resultando numa maior perda hídrica total por planta e em um decréscimo dos potenciais hídricos mínimos da folha.

#### 4. FISILOGIA EM NÍVEL DE PARCELA

##### 4.1. Variações Geográficas

Os trabalhos pioneiros sobre solos amazônicos de Sombroek [1966] no Brasil, Cochrane [1973] na Bolívia e Sanchez e Buol [1974] no Peru foram logo seguidos por estudos em grande escala como o RADAMBRASIL os quais, quando integrados, revelaram consideráveis variações nos tipos de solo da Amazônia [Sombroek, 1984, 2000; Cochrane et al., 1985], um resumo recente desses trabalho estão em Quesada et al., [2009b]. Em resumo, esses estudos revelam um gradiente em larga escala da fertilidade do solo que se estende amplamente do nordeste ao sudoeste, cujos solos vão se tornando consideravelmente mais férteis à medida que se

aproximam dos Andes. Conforme salientado por Quesada et al. [2009c], não é apenas a fertilidade do solo que muda, mas também suas condições físicas, com predominância de solos mais rasos com maior potencial de limitações físicas sobre a produtividade da planta também crescendo à medida que avança na direção dos Andes.

Sobreposto a esse gradiente de características físicas do solo está um segundo gradiente em grande escala de precipitação, que aumenta para mais ou para menos do sudeste para o noroeste [Malhi e Wright, 2004]. Dado que esses dois gradientes são determinantes chave dos processos fisiológicos de planta, variando mais ou menos ortogonalmente, não é de surpreender que ocorram variações em larga escala em processos fisiológicos de planta, com mudanças em ampla escala na densidade lenhosa em nível de parcela, dinâmica de árvore, e nas taxas de crescimento acima do solo, todos associados às variações na fertilidade do solo [Baker et al., 2004a; 2005b; Malhi et al., 2004; Phillips et al., 2004; Quesada et al., 2009a]. As variações no solo e as características da parcela estão também associadas às variações das condições de nutrientes em nível de parcela com concentrações foliares de fósforo, em particular, muito mais altas nas florestas de crescimento rápido do oeste da Amazônia [Fyllas et al., 2009]. Entretanto, as ligações causais diretas precisam ser estabelecidas de modo mais coeso. Para exemplificar, conforme já discutido por Malhi et al. [2004], os efeitos da fertilidade do solo na produtividade primária líquida de florestas acima do solo (PPL) pode ser atribuída às diferenças do efeito do nutriente na alocação acima e abaixo do solo ou, alternativamente, às altas taxas de fotossíntese do ecossistema (geralmente referidas como produtividade primária bruta (PPB)), associada às fertilidades mais altas do solo no oeste da Amazônia. Atualmente não dispomos das medições fisiológicas necessárias do ecossistema e em nível foliar que permitam que diferentes possibilidades sejam consideradas. Entretanto, ao examinar medições detalhadas da produtividade acima e abaixo do solo de 10 florestas amazônicas ao longo de uma variedade de diferentes solos, Aragão et al. [2009] não encontraram diferenças entre a fração de PPL alocada acima e abaixo do solo. Isso sugere

que uma PPB mais alta, talvez associada ao fósforo foliar mais alto nas florestas do oeste amazônico, discutido acima [Fyllas *et al.*, 2009], possa ser considerada o principal determinante das diferenças geográficas na produtividade lenhosa. Isso também reflete o forte relacionamento entre a produtividade lenhosa e as medidas apropriadas de fósforo disponível no solo [Quesada *et al.*, 2009a].

#### 4.2. Padrões Sazonais

Vários conjuntos de dados de dendometria de árvores com alteração no diâmetro do tronco em resolução mensal foram publicados sobre a floresta amazônica. A maior parte desses registros indica que o incremento do tronco é comparativamente grande na estação chuvosa e pequeno na estação seca [Vieira *et al.*, 2004; Rice *et al.*, 2004; Goulden *et al.*, 2004]. Esse padrão pode ser atribuído a uma redução da produção lenhosa com estresse produzido pela seca ou até à mudanças no conteúdo hídrico do tronco, embora um exame detalhado indique o aumento do incremento do diâmetro no final da estação seca que precede o início do período chuvoso. Consequentemente, a sazonalidade do crescimento de madeira pode estar associada a fatores como a produção de um novo xilema ligado ao brotamento abrupto de folhas, ao invés de resultar de efeitos diretos de seca. Essas observações também indicam que os padrões sazonais da troca entre a floresta tropical e a atmosfera não refletem exclusivamente o efeito direto do ambiente físico na fisiologia e que muitas árvores tropicais seguem padrões geneticamente programados [Van Schaik *et al.*, 1993; Goulden *et al.*, 2004].

Observações da sazonalidade da produção de raízes *in situ* são medições extraordinariamente difíceis, dada a profundidade da penetração da raiz em floresta tropical [Nepstad *et al.*, 1994; Bruno *et al.*, 2006], embora os primeiros avanços estejam sendo feitos, particularmente com relação às raízes de superfície.

Em florestas de solos com conteúdo arenoso moderadamente alto Silver *et al.* [2005] e Jiménez *et al.* [2009] encontraram taxas máximas de crescimento de raiz fina durante a estação chuvosa, embora Jiménez *et al.* [2009] tenham observado um

padrão oposto em uma floresta com precipitação relativamente alta da região amazônica colombiana em solo Podzólico. A falta de crescimento de raiz fina observada durante a estação úmida dessa floresta foi atribuída ao encharcamento do solo, uma consequência da alta pluviosidade e de um horizonte ortsteinico impermeável (um horizonte que consiste de sequióxidos concrecionários e matéria orgânica; ver USS Working Group WRB [2006]) neste caso localizado aproximadamente a 1,1m de profundidade [Quesada *et al.*, 2009b]. Vários registros meteorológicos de CO<sub>2</sub> e de troca de vapor de água foram coletados durante o LBA, estendendo o trabalho anterior de Grace *et al.*, [2995] em Rondônia, Malhi *et al.* [1998] próximo a Manaus, e o projeto ABRACOS [Gash *et al.*, 1996]. Como discutido em detalhes em outros projetos [da Rocha *et al.*, neste volume; Saleska *et al.*, neste volume], os padrões sazonais de absorção diurna de CO<sub>2</sub> bruto (fotossíntese do dossel) e a condutância do dossel para o vapor de água variam de floresta para floresta. Alguns pesquisadores relataram que a fotossíntese e a condutância do dossel diminuem na estação seca [Malhi *et al.*, 2002; Vourlitis *et al.*, 2004], enquanto que outros mostraram que a fotossíntese do dossel se mantém quase constante ao longo do ano [Carswell *et al.*, 2002; Araújo *et al.*, 2002; Saleska *et al.*, 2003], ou aumenta moderadamente próximo do final da estação seca [Goulden *et al.*, 2004; da Rocha *et al.*, 2004]. Em sentido mais amplo, esses resultados são consistentes com as observações no nível foliar mencionadas na seção 3.3 e 3.4. Ou seja, parece haver pouca evidência de efeitos diretos de estresse hídrico na capacidade fotossintética ou nas condutâncias estomatais de tais florestas. No entanto, as diferenças existem, as quais provavelmente refletem contrastes entre os sítios ou anos, embora os controles da sazonalidade da floresta tropical e a atividade fisiológica continuem insuficientemente entendidas. O avanço para um entendimento mais mecanicista de sazonalidade requer que os pesquisadores (1) estabeleçam uma clara distinção entre as mudanças sazonais que são geneticamente programadas e aquelas que são um efeito direto de limitações impostas pelo ambiente físico na fisiologia, e entre as causas adjacentes e as básicas da atividade sazonal [Schaik *et al.*, 1993]; (2)

reconhecer que os controles sobre a atividade da planta observados em escalas de tempo interanuais podem não se aplicar às escalas de tempo sazonais; (3) reconhecer a diversidade da floresta tropical e a possibilidade de que os controles sobre a floresta tropical podem diferenciar de floresta para floresta, ou de ano para ano.

Assim como considerado em mais detalhes por *Phillips et al.* [2009], há, entretanto, evidência de que a seca extrema produz um impacto direto na produção da floresta tropical. *Nepstad et al.* [2002] relataram que a exclusão prolongada da chuva de uma floresta perene causou a diminuição da produção primária e o aumento da mortalidade de grandes árvores. Observações de satélite combinadas com o modelo CASA sugerem uma redução na PPL durante períodos de seca do El Niño [*Potter et al.*, 2001]. Parece que muitas florestas tropicais em solos profundos evitam o estresse hídrico durante os anos de pluviosidade média e que os padrões sazonais observados refletem em grande medida os padrões fenológicos geneticamente programados. Por outro lado, parece provável que períodos de secas mais severas causam sérios impactos à PPL e PPB da floresta, exercendo um efeito direto na fisiologia. O desafio para os pesquisadores é modelar quantitativamente o modelo e prever o ponto no qual uma seca se torna tão severa a ponto de resultar na mortalidade da planta [*Phillips et al.*, 2009] com potencial de impacto duradouro na troca terra-atmosfera e na estrutura da vegetação.

Diferentemente das florestas semiperenes e perenes, a floresta transicional (semidecídua) e a vegetação do cerrado mostram sazonalidades marcadas tanto em IAF quanto em fluxos de superfície [*Miranda et al.*, 1997; *Santos et al.*, 2004; *Vourlitis et al.*, 2004], estes também associados com grandes mudanças nas condições hídricas do solo [*Quesada et al.*, 2004, 2008] e consistentes com os resultados em nível foliar relatados nas seções 3.2, 3.3 e 3.4. Também consistente com a ideia de que o levantamento hidráulico serve para manter a integridade e a função das raízes superficiais de árvores decíduas e brevidecíduas de savana durante a estação seca, *Quesada et al.* [2008] descobriram que quase imediatamente após o início das chuvas da estação úmida, a absorção hídrica radicular do

ecossistema da principal região de cerrado mudou de profundidades maiores de 2,0 m para as camadas superiores da superfície do solo.

#### 4.3. Insights dos Isótopos

Isótopos estáveis propiciam boas medições integradas de variações no nutriente, ciclagem de água e capacidade de assimilação em ecossistemas terrestres; por exemplo, eles permitem determinar as contribuições de C3 de árvores e de C4 de gramíneas para a produtividade de ecossistemas de savana [*Lloyd et al.*, 2008]. De acordo com *Ometto et al.* [2006], os dados da razão de isótopo de três regiões distintas na região de floresta da Amazônia são consistentes com o entendimento atual sobre os papéis da luz, disponibilidade hídrica e da reciclagem de CO<sub>2</sub> respirado do solo, e também é consistente com o entendimento de que um ciclo aberto de nitrogênio pode chegar a valores mais altos de  $\delta^{15}$ , apesar de um número significativo de leguminosas na vegetação e, como já mencionado (seção 3.3), apesar do  $\delta^{15}$  N relativamente negativo de plantas e solo, porque as florestas em solo arenoso na Amazônia dão fortes indicações de que essas florestas podem ser, de certa forma, mais limitadas em nitrogênio do que em fósforo. Embora *Nardoto* [2005] tenha observado uma correlação inversa de  $\delta^{15}$ N com o prolongamento da estação seca em florestas de solos não arenosos, sugerindo uma ciclagem mais aberta de N à medida que avança para as regiões mais úmidas da Amazônia, foi proposta por *Quesada et al.* [2009c] uma hipótese alternativa para o exame das variações em  $\delta^{15}$  N ao longo do espectro completo de florestas amazônicas. Eles argumentam que à medida que os solos envelhecem em escalas de tempo geológicas, o fósforo se torna progressivamente mais limitado e o nitrogênio progressivamente mais excessivo (aumentando o  $\delta^{15}$ N do solo e da planta) e ainda, com a mudança das características estruturais e fisiológicas da vegetação que mostram também uma tendência de diminuição das taxas de crescimento potencial das espécies, uma demanda mais baixa de AFE intrínseca e de nutrientes, níveis mais altos de defesas estruturais sobre solos mais velhos e extremamente lixiviados, todas essas condições refletem perdas contínuas de nitrogênio

do ecossistema. Entretanto, em algum momento alcança-se um ponto em que o nitrogênio, mais do que o fósforo, torna-se limitado para a produtividade da planta. Presume-se que isso ocorra basicamente em consequência de mudanças na química da serapilheira de folhas com altos níveis de tanino e lignina em folhas de espécies de crescimento lento que inibem enzimas envolvidas na mineralização do nitrogênio, embora com vários outros fatores também envolvidos. Para sustentar sua teoria, *Quesada et al.*, [2009c] observaram que não apenas ocorre um  $\delta^{15}\text{N}$  negativo incomum em solos arenosos e Podzólicos, mas também em florestas nos mais lixiviados solos do tipo Ferralssolos e Acrissolos.

*Bustamante et al.* [2004] encontraram uma ampla variação no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar de árvores do cerrado, que foi associada às diferenças entre espécies de árvores e indivíduos nas características do sequestro de nitrogênio, sazonalidade da precipitação, frequência de fogo, e observaram ainda que, diferentemente da floresta, muitas espécies *Fabaceae* do cerrado parecem estar fixando  $\text{N}_2$  atmosférico ativamente. Entretanto, mesmo no caso de não fixadores de  $\text{N}_2$ , o  $\delta^{15}\text{N}$  foi em média significativamente menor do que o observado em espécies de florestas amazônicas que ocorrem em solos similares [*Nardoto*, 2005; *Nardoto et al.*, 2008]. Isso sustenta a visão geral de que a produtividade do cerrado pode ser mais limitada por nitrogênio do que por fósforo [*Bustamante et al.*, 2006].

A ciclagem da água em planta e em ecossistemas pode também ser observada por meio da assinatura de isótopos para o oxigênio na molécula da água e fluxos retidos nesses compartimentos. Padrão distinto na estrutura anatômica de várias espécies de planta na Amazônia resulta em atalhos complexos de fluxo de água dentro da folha, causando grandes diferenças na flutuação nictemeral das razões de isótopos de oxigênio ( $\delta^{18}\text{O}$ ) na água da folha [*Lai et al.*, 2008]. As implicações dessas descobertas para o balanço regional de água e carbono estão relacionam-se com o sinal isotópico do  $\text{CO}_2$  respirado do ecossistema [*Ometto et al.*, 2005] e com a contribuição para as flutuações sazonais no  $\delta^{18}\text{O}$  do  $\text{CO}_2$  atmosférico [*Friedli et al.*, 1987]. De acordo

com *Lai et al.* [2008], o *turnover* hídrico da folha calculado para o período noturno foi constantemente de duas a dez vezes maior do que o do período diurno. Esse *turnover* prolongado é a razão para o efeito considerável do estado não constante no enriquecimento de  $\delta^{18}\text{O}$  da água da folha à noite [*Cernusak et al.*, 2002]. O  $\delta^{18}\text{O}$  isotópico mais baixo na água da folha comparado com a água (solo) do tronco nas plantas do subdossel sugere troca de água da folha com água do vapor [*Lai et al.*, 2008], o que pode ser considerado uma importante contribuição para o balanço hídrico em ambiente sob alta umidade e plantas com estômatos abertos (J. Berry, comunicação pessoal, 2007). A absorção hídrica foliar foi também observada em experimento de secagem controlada, conduzido na Amazônia brasileira por *Cardinot* [2007]. Além disso, *Doughty et al.* [2006] recentemente propuseram que a troca de gás na fotossíntese em 65% das espécies da Amazônia brasileira funcionam sob ritmos circadianos, uma vez que têm estômatos abertos e taxas fotossintéticas durante a noite, mesmo sob luz contínua e constante, e iniciando a troca ativa de gás durante o período normalmente claro.

A importância de lianas para a ecologia da floresta tropical foi salientada em outros estudos. Usualmente ignorada em inventários florestais, as lianas exercem um importante efeito ecológico na floresta representando menos de 5% da biomassa florestal, 40% da produtividade foliar [*Phillips et al.*, 2002]. De acordo com *Ometto et al.*, [2006], as lianas tendem a mostrar valores mais altos de  $\delta^{13}\text{C}$  e razões mais baixas de intercelulares para concentração de  $\text{CO}_2$  ambiente, sugerindo que esse grupo é mais conservador quanto ao uso de água, em consonância com a condutância estomatal relativamente mais baixa quando comparadas com espécies de árvores de dossel mais alto [*Domingues et al.*, 2007]. As lianas mostram tendência a período de tempo mais longo de *turnover* de água da folha devido às condutâncias relativamente menores. Gramíneas e arbustos em pastagem têm um tempo de *turnover* menor à noite em comparação com árvores de subdossel e lianas de floresta, contribuindo relativamente menos para o estado de não flutuação do enriquecimento de água da folha [*Lai et al.*, 2008].

## 5. CONCLUSÃO E SÍNTESE

Como delineado na introdução, um dos principais objetivos desta revisão foi investigar a até que ponto os contrastes observados na fisiologia de vários tipos de vegetação encontrados ao longo da Amazônia eram correlacionados com seus padrões de distribuição em larga escala. Fomos parcialmente bem sucedidos nesse aspecto. Por exemplo, concluiu-se que as florestas semiperenes conseguem persistir diante de uma estação seca prolongada por meio de sua habilidade de desenvolver raízes e transportar água de profundidades consideráveis do solo (seção 3.4). Do mesmo modo, Figura 1, é razoável também concluir que isso é facilitado pela presença nessa área de subsolos ricos em argila, ainda que bem drenados, também com capacidade relativamente alta de retenção hídrica [Quesada *et al.*, 2009a, 2009c] que efetivamente permite que altas quantidades de chuva da estação chuvosa sejam armazenadas no perfil do solo e utilizadas durante a estação seca. A importância disso não deve ser subestimada. Por exemplo, embora geralmente férteis, muitos solos do oeste da Amazônia apresentam restrições físicas em profundidades menores que 2 m [Quesada *et al.*, 2009c]. Se tais solos existissem no leste ou sul da Amazônia onde, mesmo em áreas de florestas, a chuva em geral ocorre em menor quantidade do que na parte oeste da bacia [Malhi e Wright, 2004], seria altamente improvável que florestas semiperenes pudessem existir. Do mesmo modo, conforme resumido na seção 3.5, a forte presença de árvores perenes no cerrado pode ser uma consequência de sua habilidade de extrair água de profundidades consideráveis durante a estação seca. Isso talvez ocorra porque, embora a maior parte dos solos do cerrado seja antiga, severamente lixiviados e, portanto, inférteis, como consequência dessa extrema lixiviação, eles são também muito profundos e com boas características de retenção hídrica. Na seção 3.5, foi também destacado que árvores decíduas e brevidécidas também coexistem com árvores perenes; essa coexistência é possível mediante o uso de uma estratégia alternativa ecofisiológica, ou seja, uma redução da demanda hídrica durante um período sem folha na estação seca. Isso permite uma maior alocação de

recursos para as raízes superficiais, as quais, por sua vez, permitem que ocorram altas taxas de absorção de nutriente: essas altas taxas de absorção de nutriente são demandadas para suportar o hábito decíduo.

Em regiões de pluviosidade igualmente baixa, onde os solos são mais férteis, mas também mais rasos e com menor capacidade de retenção hídrica, o hábito perene não seria favorecido, sendo este, provavelmente, o principal fator definidor da distribuição de florestas secas e decíduas, como o tipo vegetação dominante em regiões de precipitação mais baixa, onde ocorrem mais solos férteis (seção 2.2 e 2.3).

Outras características ecofisiológicas relacionadas aos diferentes ambientes de crescimento ao longo da Amazônia foram também observadas. Um exemplo são as espécies que ocupam as florestas mais férteis do oeste da Amazônia que mostram exigências intrinsecamente mais altas de nutrientes, AFE mais alta, e densidades lenhosas mais baixas do que suas contrapartidas de crescimento mais lento no leste da Amazônia (seções 3.3 e 3.6). Além disso, as concentrações foliares de nutrientes, especialmente de nitrogênio, parecem ser mais baixas em árvores do cerrado do que em árvores (semi) perenes no leste da Amazônia (seção 3.3), isso também associado às outras propriedades como AFE e longevidade foliar. De fato, conforme resumido na seção 4.3, evidência a partir de estudos de  $\delta^{15}\text{N}$  sugere fortemente que, ao contrário da maioria das florestas amazônicas, a produtividade das árvores e gramíneas do cerrado é limitada em nitrogênio.

Como pode ocorrer esse contraste tão marcado entre dois ecossistemas? De modo geral, não parece haver uma grande diferença entre os solos do cerrado do leste amazônico e de floresta; ambos em geral são bem inférteis, mas com boas características de retenção hídrica [Motta *et al.*, 2002; Quesada *et al.*, 2009b]. Entretanto, como discutido por Bustamante *et al.* [2006] e Nardoto *et al.* [2006], taxas lentas de mineralização de nitrogênio durante a estação seca e perdas significativas de nitrogênio associadas a fogo, ambas seriam fatores de contribuição à aparente baixa disponibilidade de nitrogênio do cerrado,

diferentemente dos ecossistemas de floresta na Amazônia.

Ainda suspeitamos que essa não seja toda a história. Parece bastante provável que as características fisiológicas das árvores do cerrado e gramíneas também contribuam para manter baixo o nível de nitrogênio do ecossistema por meio de mecanismos similares ao descrito como aquele que dá origem à eventual limitação de nitrogênio nos ecossistemas florestais mais velhos. Ou seja, associados às características esclerófilas das folhas (em particular as perenes) de árvores do cerrado, ou seja, uma baixa AFE e baixo conteúdo de nutrientes (seção 3.3), estão também os níveis relativamente altos de lignina e fenóis [Varanda *et al.*, 1997], os quais, por sua vez, devem servir para impor limites significativos à mineralização do nitrogênio. Conforme discutido por Quesada *et al.*, [2009c], isso ocorreria por meio do nitrogênio incorporado à fração de lignina da serapilheira durante umidificação e por meio da inibição direta de enzimas envolvidos na mineralização de nitrogênio por altos níveis de tanino, lignina, e compostos associados. Isso, juntamente com fatores como o fogo [Miranda *et al.*, 2002], provavelmente sirva para tornar o ecossistema do cerrado auto sustentável, até certo ponto, e isso permite explicar a razão pela qual a última expansão do cerrado em áreas anteriormente de florestas durante o breve episódio de seca do Holoceno não foi revertida, com florestas amazônicas aparentemente deixando de retomar sua área original, muito embora a chuva aparentemente tenha retornado aos níveis anteriores de alguns milhares de anos [Ledru, 1993].

Essas ideias gerais estão ilustradas no Quadro 1, que sugere que as mudanças na vegetação associadas à qualquer variação espacial ou temporal na precipitação deve depender fundamentalmente das características do solo, assim como o próprio regime de precipitação.

**Quadro 1.** Esquema proposto para transições entre tipos de vegetação de floresta e de savana, afetados pela idade do solo e precipitação. Conforme descrito no texto, o salto de retroalimentação de vegetação de savana (cerrado) representa um fechamento do ciclo de nitrogênio de todo o ecossistema iniciado por meio das

características fisiológicas de espécies lenhosas e herbáceas de savana bem como o fogo. (No alto, à esquerda) Floresta perene no sudoeste da Amazônia (Porongaba, Brasil). (No alto, à direita) Floresta semiperene no leste da Amazônia (Caxiuanã, Brasil). (Embaixo, à esquerda) Floresta decídua seca (Chiquiano) na Amazônia meridional (Tucavaca, Bolívia). (Embaixo, à direita) Cerrado na Amazônia meridional (Los Fierros, Bolívia). Crédito fotos: T. Baker (Brasil) e J. Lloyd (Bolívia).

Para as áreas de floresta no oeste da Amazônia, que consistem de solos relativamente férteis, mas em geral rasos, sugeriu-se que em regimes de precipitação reduzida, com florestas secas e decíduas e alta exigência de nutrientes, a floresta deve prevalecer. Por outro lado, no leste da Amazônia, onde os solos são antigos, extremamente lixiviados e inférteis, eles em geral são também profundos e, portanto, capazes de armazenar consideráveis quantidades de água. Isso favorece as espécies perenes do tipo cerrado com baixa demanda de nutrientes, mas também capazes de extrair água da profundidade e de manter suas folhas ao longo da estação seca. Também no Quadro 1, mostramos um salto de retroalimentação que representa os efeitos das propriedades fisiológicas e esclerófilas das plantas e também o potencial do fogo (conforme discutido no parágrafo acima) para a manutenção de um ecossistema do tipo savana por meio de um “estreitamento” do ciclo de nitrogênio.

É claro que muito mais trabalho tem que ser feito para validar e/ou desenvolver esse esquema geral. No entanto, entender as interações entre regime de precipitação e as características físicas e químicas do solo que influenciam a estrutura e a função da vegetação amazônica será de importância considerável para o entendimento e previsão dos efeitos da mudança climática na Amazônia, especialmente se ocorrer uma diminuição significativa da precipitação como preveem alguns Modelos Climáticos Globais [ver Marengo *et al.*, neste volume]. De acordo com Malhi *et al.* [2009], por exemplo, qualquer futura redução da precipitação no leste da Amazônia como uma consequência de mudança climática deve dar origem a uma floresta decídua seca e não de cerrado. Discordamos: isso é porque muitas das

áreas previstas para serem mais severamente afetadas pela seca estão na parte sudeste da bacia [Salazar et al., 2007], onde dominam os solos *Ferralsolos e Acrissolos*, pobres em nutrientes, mas profundos. De acordo com nosso entendimento, conforme mostrado no Quadro 1, consideramos muito mais provável que as florestas semiperenes dessa área passem por uma transição diretamente para uma vegetação do tipo cerrado, dominada por vegetação perene. Por outro lado, se a Amazônia do sudoeste for a mais afetada por futuros declínios na precipitação, como foi o caso da seca de 2005 na Amazônia [Phillips et al., 2009], então é mais provável que as florestas de crescimento rápido e dinâmicas, situadas nessa região, se transformem em florestas secas e decíduas, cujos solos são tipicamente bem férteis, mas com profundidade limitada e, portanto, com muito mais baixa capacidade de retenção hídrica.

*Agradecimentos.* Agradecemos a Augusto Franco pelos úteis comentários sobre uma versão anterior do manuscrito. Este trabalho teve apoio do consórcio de projetos UK Natural Environment Research Council “TROBIT” e QUERCC.

## REFERÊNCIAS

- Abdala, G. C., L. S. Caldas, M. Haridassan, and G. Eiten, (1998), Above and belowground organic matter and root:shoot ratio in cerrado in central Brazil, *Braz. J. Ecol.*, 2, 11
- Alexander I. J. and S. S. Lee (2005), Mycorrhizas and ecosystem processes in tropical rain forest: implications for diversity, in *Biotic Interactions in the Tropics*, edited by D. Burslem D, M. Pinard and S. Hartley , pp. 165–203, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Alvin, P. de T., e W. A. Araujo (1952), El suelo como factor ecologico em el desarrollo de la vegetación en el centro-oeste del brasil, *Turrialba*, 2, 153-160.
- Anderson, A. B. (1981), White-sand vegetation of Brazilian Amazonia, *Biotropica*. 13, 199-210.
- Andreae Lima, D. (1959) Viagem aos campos de Monte Alegre, Pará, *Bol. Técn. Inst. Agron. Norte*. 36, 99-149.
- Anten, P. R., M. J. A. Weger, E. Medina (1998), Nitrogen distribution and leaf area indices in relations to photosynthetic nitrogen use efficiency in savanna grasses. *Plant Ecology* 138: 63-75.
- Aragão, L. et al. (2008) Above- and belowground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils, *Biogeosciences Discuss.*, 6, 2441-2488.
- Araújo, A. C., A. D. Nobre, B. Kruijt, A. D. Culf, P. Stefani, J. Elbers, R. Dallarosa, C. Randow, A. O. Manzi, R. Valentini, J. H. C. Gash and P. Kabat (2002), Dual long-term tower study of carbon dioxide fluxes for a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. *J. Geophys. Res.* 107, 8090.
- Askew, G.P., D. J. Moffatt, R. F. Montgomery, and P. L. Searl (1970), Interrelationships of soils and vegetation in the savanna-forest boundary zone of north-eastern Mato Grosso, *Geogr.*, 136, 370–376.
- Asner, G. P., J. M. O. Scurlock and J. A. Hicke (2003) Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecol. Biogeogr.*, 12: 191 – 205.
- Asner, G.P., D. Nepstad, G. Cardinot, D. Ray (2004) Drought stress and carbon uptake in an Amazon forest measured with spaceborne imaging spectroscopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101 (16), 6039-6044.
- Baker, T. et al. 2004a), Increasing biomass in Amazonian forest plots, *Philos. Trans. R. Soc, London, Ser. B*, 353 – 365.
- Baker, T., et al. (2004b), Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass, *Global Change Biol.*, 10, 545 – 562.
- Beard, J. S. (1953), The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecol. Monogr.* 23:149-215.
- Bonal, D., T. S. Barigah, A. Granier and J.-M. Guehl (2000a) Late-stage canopy tree species with extremely low  $\delta^{13}\text{C}$  and high stomatal sensitivity to seasonal drought in the tropical rainforest of French Guiana. *Plant Cell and Environ.* 23, 445-459.
- Bonal, D., C. Atger, T. S. Barigah, A. Ferhi., J.-M. Guehl and B. Ferry (2000b) Water acquisition patterns of two wet tropical canopy trees of French Guiana as inferred from  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  profiles. *Annal. For. Sci.* 57, 717-724.

- Bonal, D., A. Bosc, J.-Y. Goret, B. Burban, P. Gross, J.-M. Bonnefond, J. Elbers, B. Longdoz, S. Poton, D. Epron, J.-M. Guehl and A. Garnier (2008) Severe dry periods are associated with higher net ecosystem carbon storage in the neotropical rainforest of French Guiana. *Global Change Biol.* (in review).
- Bond, W. J., F. I. Woodward and G. F. Midgley (2005), The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytol.* 165:525-538.
- Brookes, P. C., D. S. Powlson, and D. S. Jenkinson (1984), Phosphorous in the soil microbial biomass, *Soil Biol. Biochem.*, 16, 169 – 175.
- Brown, K. S. (1987), Soils and vegetation. In Biogeography and Quaternary History in Tropical America: Eds. T.C. Whitmore and G.T. Prance. Clarendon Press, Oxford. pp 19-45.
- Bruno R. D., H. R. da Rocha, H. C. de Freitas, M. L. Goulden, S. D. Miller (2006) Soil moisture dynamics in an eastern Amazonian tropical forest. *Hydrological Processes*, 20 (12): 2477-2489.
- Bucci, S. J., F. G. Scholz, G. Goldstein, F. C. Meizer, J. A. Hinojosa, W. A. Hoffman, and A. C. Franco (2004), Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species, *Tree Physiol.*, 24, 1119 – 1127.
- Bucci, S. J., G. Goldstein, F. C. Meizer, A. C. Franco, P. I. Campanello and F. G. Scholz (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in neotropical savanna trees. *Trees* 19, 296-304.
- Bucci, S. J., F. G. Scholz, G. Goldstein, F. C. Meizer, A. C. Franco, P. I. Campanello, R. Villa Lobos-Vega, M. Bustamante, and F. Miralles-Wilhelm (2006), Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savanna trees. *Plant Cell Environment*, 29: 2153–2167
- Buckley, T. N. (2005) The control of stomata by water balance. *New Phytol.* 168, 275-292.
- Bustamante, M. M. C., L. A. Martinelli, D. A. Silva, P. B. Camargo, C. A. Klink, T. F. Domingues and R. V. Santos (2004), <sup>15</sup>N natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (cerrado). *Ecological Applications*, 14, S200–S213
- Cairns, M. A., S. Brown, E. H. Helmer and G. A. Baumgardner (1997), Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111, 1-11.
- Campbell CD and R. F. Sage (2006) Interactions between the effects of atmospheric CO<sub>2</sub> content and P nutrition on photosynthesis in white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant, Cell Environ.* 29, 844 – 853.
- Cardinot GK. (2007). *Tolerância à Seca de Espécies Arbóreas de uma Floresta Tropical: Resultados de um Experimento em Larga Escala de Exclusão Artificial de Chuvas*. PhD Thesis. Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Rio de Janeiro, Brazil, 107pp.
- Carswell, F. E., P. Mier, E. V. Wandelli, I. C. M. Bonates, B. Kruijt, E. M. Barbosa, A. D. Nobre, J. Grace and P. G. Jarvis (2000) Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain forest. *Tree Physiol.* 20, 179-186
- Carswell, F. E., A. L. Costa, M. Palheta, Y. Malhi, P. Meir, J. de P. R Costa, M. de L. Ruivo, L. do S. M. Leal, J. M. N. Costa, R. J. Clement and J. Grace (2002), Seasonality in CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O flux at an eastern Amazonian rain forest. *J. Geophys. Res.* 107, 8076 doi: 10.1029/2000JD000284,
- Castellanos, J., M. Maass, and J. Kummerow (1991), Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil* 131: 225 – 228.
- Castro, E. A. and J. B. Kauffman. (1998), Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root biomass and consumption by fire. *J. Trop. Ecol.* 14:263-283
- Cavelier, J., T. M. Aide, C. Santos, A. M. Eusse, and J. M. Dupuy (1998), The savannization of moist forests in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, *J. Biogeogr.*, 25, 901 – 912.
- Cernusak, L. A., J. S. Pate and G. D. Farquhar (2002), Diurnal variation in the stable isotope composition of water and dry matter in fruiting *Lupinus angustifolius* under field conditions. *Plant Cell Environ.* 25, 893-907
- Chabot, B. and D. Hicks (1982) The ecology of leaf life spans. *Ann Rev. Ecol. System.* 13, 229-259.
- Chapuis-Lardy, L., M. Brossard and H. Quiquampoix (2001), Assessing organic phosphorus status of Cerrado oxisols (Brazil) using P-31-NMR spectroscopy and phosphomonoesterase activity measurement. *Can. J. Soil Sci.* 81, 591-691.
- Choat, B., M. C. Ball, J. G. Lully and J. A. M. Holtum (2005) Hydraulic architecture of deciduous and

- evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees* 19: 305-311
- Cochrane, T. T. (1973) *El Potencial Agrícola del uso de la Tierra en Bolivia. Un Mapa de Sistemas de Tierras*. Ministry of Overseas Development, London UK and Edit. Don Bosco, La Paz, Bolivia. 826pp.
- Cochrane, T. T., L. G. Sánchez, L. G. de Azevedo, J. A. Porras and C. L. Carver (1985) *Land in Tropical America Vol 1*. 144 pp., Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali.
- Coste, S., J. C. Roggy, P. Imbert, C. Born, D. Bonal and E Dreyer (2005), Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen, *Tree Physiolol.* 25, 1127-1137.
- Coutinho, L. M. 1990, *Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado*. In: *Fire in the Tropical Biota - Ecosystem Processes and Global Challenges*. Ed. J. G. Goldammer, Ecological Studies Vol. 8A. pp.82-105. Berlin: Springer Verlag.
- Daly, D. C. and J. D. Mitchell (2000), Lowland vegetation of tropical South America - An overview, in *Imperfect Balance: Landscape Transformations in the pre-Columbian Americas*, pp 391 – 454, edited by D. Lentz, Columbia University Press, New York.
- da Rocha, H.R., Coutinho, L. M.L. Goulden, S.D. Miller, M.C. Menton, L.D.V.O. Pinto, H.C. de Freitas, A.M.E.S. Figueira (2004), Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in eastern Amazonia. *Ecological Applications*, 14 (4), S22-S32.
- da Rocha, H. R., A. O. Manzi, and J. Shuttleworth (2009), Evapotranspiration, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi:10.1029/2008GM000744, this volume.
- Davidson, E. A., et al. (2007) Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment *Nature*, 447, 995 – 998.
- Dawson, T. E., S. S. O. Burgess, K. P. Tu, R. S. Oliveira, L. S. Santiago, J. B. Fisher, K. A. Simonin, and A. R. Ambrose (2007), Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiol.* 27, 561–575
- Dezseo N., N. E. Chacon, E. Sanoja and G. Picon. (2004), Changes in soil properties and vegetation characteristics along a forest-savanna gradient in southern Venezuela. *For. Ecol. Manag.* 200:183-193.
- Domingues, T. F. (2005) *Photosynthetic gas exchange among ecosystem compartments in forest and pasture ecosystems*. PhD Thesis. Department of Biology, University of Utah, USA
- Domingues, T. F., J. A. Berry, L. A. Martinelli, J. P. Ometto and J. R. Ehleringer (2005) Parameterisation of canopy gas exchange and leaf-level gas exchange for an eastern Amazonian tropical rain forest (Tapajós National Forest, Pará, Brazil) *Earth Interactions* 9, 17.
- Domingues, T. F., L. A. Martinelli, and J. R. Ehleringer (2007) Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture systems from eastern Amazonia, Brazil, *Plant Ecology* (in press)
- Domingues, T. F., J. A. Berry, L. A. Martinelli and J. R. Ehleringer (2008). Seasonal patterns of gas exchange of eastern Amazonian rain forest. *Tree Physiology* (in revision)
- Doughty C. E., M. L. Goulden, S. D. Miller and H. R. da Rocha (2006), Circadian rhythms constrain leaf and canopy gas exchange in an Amazonian forest. *Geoph. Res. Letters*, v. 33, L15404, doi:10.1029/2006GL026750.
- Egler, W.A. (1960) Contribuições ao conhecimento dos campos da Amazônia I. Os campos do Ariramba. *Bol. Mus. Paranaense E. Goeldi ser 2, Bot.* 43, 36pp.
- Eiten, G. (1983), *Classificação da Vegetação do Brasil*, 305 pp, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico: Brasília, Brazil.
- Eiten, G. (1993), Vegetação do Cerrado. In: *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*. (ed. Maria Novaes Pinto) pp 17-25. Editora Universidade de Brasília.
- Engelbrecht, B. M. J., L. S. Comita, R. Condit, T. A. Kursar, M. T. Tyree, B. L. Turner and S. P. Hubbell (2007), Drought sensitive shapes distribution patterns in tropical forests, *Nature* 447, 80-82.
- Eyre, S. R. (1963), *Vegetation and Soils. A World Picture*. 324 pp. Edward Arnold, London.
- Fisher, R. A., M. Williams, R. L. Do Vale, A. L. Da Costa and P. Meir (2005), Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential. *Plant, Cell and Environment*.
- Fittkau, E. J., and H. Klinge (1973), On Biomass and Tropic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. *Biotropica* 5(1): 2-14.
- Franco, A. C. (1998), Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of Roupala Montana, an evergreen savanna species, *Plant Ecol.*, 136, 69 – 76.

- Franco, A. C. (2002) Ecophysiology of cerrado woody plants. In *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, ed O. Paulo and R. Marquis, pp 178-197, Columbia University Press, New York, U. S. A.
- Franco, A. C., M. Busamante, L. S. Caldas, G. Goldstein, F. C. Meinzer, A. R. Kozvotis, P. Rundel, and V. T. R. Cordain (2005) Leaf functional traits of neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19, 326-335.
- Friedli, H., U. Siegenthaler, D. Rauber, H. Oeschger (1987), Measurements of concentration,  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  and  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  ratios of tropospheric carbon dioxide over Switzerland. *Tellus* 39B:80-88
- Furley, P. A. (1992), Edaphic changes at the forest-savanna boundary with particular reference to the neotropics. In *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*: Eds. P.A. Furley, J. Proctor and J. A. Ratter. Chapman & Hall, London, pp 91-117.
- Furley, P. A. and J. A. Ratter. (1988), Soil resources and plant communities of Central Brazilian cerrado and their development. *J. Biogeog.* 15, 97 – 108.
- Furley, P. A., J. A. Ratter and D. R. Gifford (1998), Observations on the vegetation of Eastern Mato Grosso III. Woody vegetation and soils of Morro de Fumaça, Torixoreu, Brazil. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, 203, 191 – 208.
- Fyllas, N. M., et al. (2009), Basin-wide variations in foliar properties of Amazon forest trees: Phylogeny, soils and climate, *Biogeosci. Discuss.*, 6, 3707 – 3769.
- Gash, J. H. C., C. A Nobre, J. M. Roberts and R. L. Victoria (1996), *Amazonian Deforestation and Climate*, 638 pp., John Wiley, Chichester, UK.
- Gignoux, J., J. Clobert, and J.-C. Menaut (1997), Alternative fire resistance strategies in savanna trees, *Oecologia*, 110, 576 – 583.
- Givnish, T. J. (2002), Adaptive Significance of Evergreen vs. Deciduous Leaves: Solving the Triple Paradox, *Silv. Fenn.*, 36, 703 – 743.
- Goldstein, G., F. Meinzer, S. J. Bucci, F. G. Scholz, A. C. Franco, and W. A. Hoffmann (2008), Water economy of Neotropical savanna trees: Six paradigms revisited, *Tree Physiol.*, 28, 395 – 404.
- Goodland, R. J. A. and R. Pollard. (1973), The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *J. Ecol.* 61, 219-224.
- Goulden, M.L., S.D. Miller, H.R. da Rocha, M.C. Menton, H.C. de Freitas, A.M.E.S. Figueira, C.A.D. de Sousa (2004) Diel and seasonal patterns of tropical forest CO<sub>2</sub> exchange. *Ecological Applications*, 14 (4), S42-S54.
- Grace, J., et al. (1995), Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia, 1992 to 1993. *Science* 270, 778 – 780.
- Grace J., J. Lloyd, A. C. Miranda, and J. A. Gash (1998), Fluxes of water vapour, carbon dioxide and energy over a C<sub>4</sub> pasture in south-western Amazonia, *Aust. J. Plant Physiol.*, 25, 519 – 530.
- Hacke, U, G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis, and K. A. McCulloch (2001), Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126, 457-461.
- Haridasan, M. (2000), Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado, *R. Bras. Fisiol. Veg.*, 12, 54 – 64.
- Hasler, N. and R. Avissar (2007) What controls evapotranspiration in the Amazon Basin? *J. Hydrometeorol.* 8, 380-395.
- Hodnett, M. G., L. Pimental da Silva, H. R. da Rocha and R. Cruz-Sena (1995), Seasonal soil water changes beneath central Amazonian rainforest and pasture. *J. Hydrol.* 170, 233-254.
- Hodnett, M.G., J. Tomasella, A. de O. Marques Filho, and M.D. Oyama (1996), Deep soil water uptake by forest and pasture in central Amazonia: Predictions from long-term daily rainfall data using a simple water balance model, in *Amazonian Deforestation and Climate*, ed. J. H. C. Gash, C. A Nobre, J. M. Roberts and R. L. Victoria, p. 79–99, John Wiley, Chichester, UK.
- Hoffmann, W. A., and A. G. Moreira (2002), The role of fire in population dynamics of woody plants, in *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of Neotropical Savanna*, edited by P. S. Oliveira and R. J. Marquis, pp. 159 – 177, Columbia Univ. Press, New York.
- Hoffman, W. A., B. Orthen and A. C. Franco (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* 140: 252-260.
- Hoffman, W. A., E. R. da Silva Junior, G. C. Machado, S. J. Bucci, F. G. Scholz, G. Goldstein, and F. C. Meinzer (2005a) Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia*.

- Hoffman, W. A., A. C. Franco, M. Z. Moreira and M. Haridasan (2005b), Specific area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Funct. Ecol.* 19, 932-940.
- Huber, O. (2006) Herbaceous ecosystems on the Guyana Shield, a regional overview. *J. Biogeog.* 33, 464-475.
- Huete, A.R., K. Didan, Y.E. Shimabukuro, P. Ratana, S.R. Saleska, L.R. Hutyrá, W.Z. Yang, R.R. Nemani, R. Myneni (2006) Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters*, 33, L06405.
- Huytra, L. R., J. W. Minger, C. A. Nobre, S. R. Saleska, S. A. Viera and S. C. Wofsy (2005) Climate variability and vegetation vulnerability in Amazônia. *Geophys. Res. Lett.* 32, L24712, doi10.1029/2005GL024981.
- IUSS (International Union of Soil Science) Working Group WRB (2006), World reference base for soil resources 2006: A framework for international classification, correlation and communication, World Soil Resources Report 103, FAO, Rome.
- Jackson, P. C., F. C. Meinzer, M. Bustamante, G. Goldstein, A. Franco, P/Rundel, L. Caldas, E. Iglér, and F. Causin (1999), Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem, *Tree Physiol.*, 19, 717 – 724.
- Jansen, S., P. Baas, P. Gasson, F. Lens and E. Smets (2004) Variation in xylem structure from tropics to tundra. Evidence from vested pits. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 101, 8833-8837.
- Jiménez, E. M., F. H. Moreno, J. Lloyd, M. C. Peñuela, and S. Patiño (2009), Fine root dynamics for forests on contrasting soils in the Colombian Amazon, *Biogeosciences Discuss.*, 6, 3133-3453.
- Jipp, P. H., D. C. Nepstad, D. K. Cassel and C. Reis de Carvalho (1998) Deep soil moisture storage and transportation in forests and pastures of seasonally-dry Amazonia. *Climatic Change* 39: 395-412.
- Kattge, J., W. Knorr and C. Wirth (2008), Quantifying photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency for global-scale terrestrial ecosystem carbon models. *Plant Cell Environ.* (submitted)
- Lai, C-T, J. P. H. B. Ometto, L. A. Martinelli, J. A. Berry, T. F. Domingues and J. R. Ehleringer (2008) The diel variation of leaf water <sup>18</sup>O enriLate Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil, *Quat. Res.*, 39, 90-98.
- Lee, J. E., R. S. Oliveira, T. E. Dawson and I. Fung (2005), Root functioning modifies seasonal climate. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 102, 17576–17581.
- Legendre, P. and Legendre, L. (1998), *Numerical Ecology*. 853pp. Elsevier, Amsterdam.
- Lenz, E., and C. Klink (2006), Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF, *Revista brasil. Bot.*, 29, 627-638.
- Lloyd, J., M.J. Bird, L. Vellen, A.C. Miranda, E.M. Veenendaal, G. Djangbletey, H.S. Miranda, G. Cook and G. Farquhar, (2008) The contributions of woody and herbaceous vegetation to savanna ecosystem productivity: A quasi-global estimate. *Tree Physiol.* 28, 451-468.
- Lopes, A. S., and F. R. Cox (1977a) A survey of the fertility status of surface soils under Cerrado vegetation in Brazil, *Soil Sci. Soc Am. J.*, 41, 742-747.
- Lopes, A. S., and F. R. Cox (1977b), Cerrado vegetation in Brazil: An edaphic gradient. *Agr. J.* 69: 828-831.
- Ludwig, F., T.E. Dawson, H.H.T. Prins, F. Berendse and F. Kroon. (2004) Below ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecol. Lett.* 7, 623-631.
- Malhi, Y. and J. Wright (2004), Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions.
- Malhi, Y., A. D. Nobre, J. Grace, B. Kruijt, M. G. P. Pereira, A. Culf, and S. Scott (1998), Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. *J. Geophys. Res.* 103, 31,593-31,612.
- Malhi, Y., E. Pregararo, A. D. Nobre, M. G. P. Perieira, J. Grace, A. D. Culf and R. Clement (2002), The energy and water dynamics of a central Amazonian rain forest. *Journal of Geographical Research*, 107, (D20), 8061, doi:10.1029/2001JD000623.
- Malhi, Y., et al., (2004), The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots, *Global Change Biol.* 10, 563-591.
- Malhi Y., et al., (2006), The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biol.* 12, 1107-1138.
- Malhi, Y., L. E. O. C. Aragão, D. Galbraith, C. Huntingford, R. Fisher, P. Zelazowski, S. Sitch, C. McSweeney and P. Meir (2009), Exploring the

- likelihood and mechanism of climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, doi:10.1073/pnas.080461910
- Mantlana, K. B., A. Arneth, E. M. Veenendaal, P. Wohland, P. Wolski, O. Kolle, M. Wagner and J. Lloyd (2008) Inter-site and species specific differences in photosynthetic properties of C<sub>4</sub> plants growing in an African savanna/wetland mosaic. *J. Exp. Bot.*, 59, 3941-3952.
- Mantlana K. B., A. Arneth, E. M. Veenendaal, P. Wohland, P. Wolski, O. Kolle and J. Lloyd (2008b), Seasonal and inter-annual photosynthetic response of representative C<sub>4</sub> species to soil water content and leaf nitrogen content across a tropical seasonal floodplain, *J. Trop. Ecol.*, 24,201-213.
- Martinelli, L. A., M. C. Piccolo, A. R. Townsend, P. M. Vitousek, E. Cuevas, W. McDowell, G. P. Robertson, O. C. Santos and K. Treseder (1999), Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests, *Biogeochemistry*, 46, 45-65.
- McWilliam, A. L.-C. Roberts, J. M. Cabral, O. M. R. Leitao, M. V. B. R. Decosta, A. C. L. Maitelli, G. T. & Zamparoni, C. A. (1993), Leaf-area index and aboveground biomass of terra-firme rainforest and adjacent clearings in Amazonia. *Funct. Ecol.*, 7, 310–317.
- McWilliam, A. L. C., O. M. R. Cabral, B. 1r{. Gomes, J. L. Esteves, and J. M. Roberts (1996), Forest and pasture leaf-gas exchange in south-west Amazonia, in *Amazonian Deforestation and Climate*, edited by J. H. C. Gash et al., pp. 265-282, John Wiley, Chichester, UK.
- Medina, E., and H. Klinge (1982), Productivity of tropical forests and woodlands, *Encycl. Plant Physiol.*, 12,281-303.
- Meinzer, F. C., G. Goldstein, A. C. Franco, M. Bustamante, E. Iglar, P. Jackson, L. Caldas and P. W. Rundel (1999) Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Funct. Ecol.* 13, 273-282.
- Meinzer, F. C., G. Goldstein, A. C. Franco, M. Bustamante, E. Iglar, P. Jackson, L. Caldas, and P. W. Rundel (1999), Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species, *Funct. Ecol.*, 13,273-282.
- Mencuccini, M. (2003), The ecological significance of long-distance water transport: short term regulation, long term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell and Environment*, 26, 163-182.
- Meir P, B. Kruijt, M. Broadmeadow, E. Barbosa, O. Kull, F. Carswell, A. D. Nobre A and P. G. Jarvis (2002), Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen and leaf mass per unit area, *Plant Cell Environ.* 25, 343-357.
- Metcalf, D. B., M. Williams, L. E. O. C. Aragao, A. C. L. da Costa, S. S. de Almeida, P. Braga, P. H. L. Goncalves, J. de Athaydes Silva Junior, Y. Malhi and P. Meir (2007) A method for extracting plant roots from soil facilities rapid sample processing without compromising measurement accuracy. *New Phytol.*, 301,279-288.
- Miller, S. D., M. L. Goulden, M. C. Menton, H. R. Rocha, H. C. Freitas, A. M. Figueira, and C. A. D. Sousa (2004), Biometric and micrometeorological measurements of tropical forest carbon balance. *Ecol. Appl.* 14, S114-S126.
- Miranda, A. C., H. S. Miranda, J. Lloyd, J. Grace, J. R. J. Francey, J. A. Mcintyre, P. Meir, P. Riggan, R. Lockwood and J. Brass. (1997) Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado, an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant Cell Environ.* 20, 315-328
- Miranda, E. J., G. L. Vourlitis, N. Priante Filho, P. C. Priante, J. H. Campelo Jr, G. S. Suli, C. L. Fritzen, F. de A. Lobo and S. Shiraiwa (2005) Seasonal variation in the leaf gas exchange of tropical forest trees in the rain forest-savanna transition of the southern Amazon Basin. *J. Trop. Ecol.* 21, 451-460.
- Miranda, H. S. (2002), The fire factor, in *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, eds. O. Paulo and R. Marquis, pp 51-68, Colombia University Press, New York, U. S. A.
- Mokany, K., R. J. Raison, and A. S. Prokushkin, (2006), Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial ecosystems. *Global Change Biol.* 12, 84-96.
- Montgomery, R. F. and G. P. Askew (1983) Soils of tropical savannas. In *Ecosystems of the world Vol 13. Tropical Savannas*: Ed. F. Bourlière. Elsevier, Amsterdam, pp. 63-78.
- Moreira M., F. Scholz, F., S. Bucci, S. L. Sternberg, G. Goldstein, F. Meinzer and A. Franco (2003). Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Funct. Ecol.*, 17, 573-581.

- Moreira, A. G. (2000), Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *J. Biogeog.* 27:1021-1029.
- Motta, P. F., N. Curi, and D. P. Franzmeir (2002), Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian cerrado, in *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*, edited by O. Paulo and R. Marquis, pp. 13-32, Columbia Univ. Press, New York.
- Murphy, P. G. and A. E. Lugo (1986) Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18, 89-96.
- Myers, J. G. (1936) savanna and forest vegetation of the interior Guiana plateau. *J. Ecology* 24, 162-184.
- Myneni, R.B., et al. (2007) Large seasonal swings in leaf area of Amazon rainforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 4820-4823.
- Nardoto et al, G. B. Et al. (2008) : Gradients in stand level nitrogen fixation and  $\delta^{15}\text{N}$ . across Amazonia *Biogeosciences* (in preparation)
- Nardoto, G. B. (2005), *Abundância natural de  $^{15}\text{N}$  na Amazônia e Cerrado - implicações para a ciclagem de nitrogênio*. PhD Thesis. ESALQ/USP. Piracicaba, Brazil
- Nardoto, G. B., M. M. Da Cunha Bustamante, A. S. Pinto and C. A. Klink (2006), Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *J. Trop. Ecol.* 22, 191-201.
- Navarette, D. et al. (2008), Variation of fine litter fall across soil types and regions in Amazonia, *Biogeosciences* (in preparation)
- Naves-Barbiero, C. C., A. C. Franco, S. J. Bucci, G. Goldstein (2000), Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *R. Bras. Fisiol. Veg.*, 12, 119-134.
- Negrón Juárez, R. I., M G. Hodnett, R. Fu, M. L. Goulden and C. von Randow (2007) Control of dry season evapotranspiration over the Amazon forest as inferred from observations at a southern Amazon forest site. *Journal of Climate* 20, 2827-2839.
- Nepstad, D. C., C. R. de Carvalho, E. A. Davidson, P. H. Jipp, P. A. Lefebvre, G. H. Negreiros, E. D. da Silva, T. A. Stone, S. E. Trumbore and Simone Viera (1994) The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372, 666-669.
- Nepstad, D.C., P. Moutinho, M.B. Dias-Filho, E.A. Davidson, G. Cardinot, D. Markewitz, R. Figueiredo, N. Vianna, J. Chambers, D. Ray, J.B. Guerreiros, P. Lefebvre, L. Sternberg, M. Moreira, L. Barros, F.Y. Ishida, I. Tohler, E. Belk, K. Kalif and K. Schwalbe (2002), The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest, *J. Geophys. Res.* 107, (D20), 8085, doi:10.1029/2001JD000360.
- New, M., M. Lister, M. Hulme and I. Makin. (2000), A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Res.*, 1, 1-25
- Nix, H. A. (1983), Climate of Tropical Savannas, in *Ecosystems of the World*, vol. 13., *Tropical Savannas*, edited by F. Bouliere, pp 37-62, Elsevier, New York.
- Oliveira, R.S., L. Bezerra, E.A. Davidson, F. Pinto, C.A. Klink, D.C. Nepstad and A. Moreira. (2005) Deep root function in soil water dynamics in Cerrado savannas of central Brazil. *Funct. Ecol.* 19, 574-581.
- Oliveira, R. S., T. E. Dawson, S. O. Burgess and D. C. Nepstad (2005) Hydraulic redistribution in the Amazonian trees. *Oecologia* 145, 354-363.
- Ometto J. P. H. B., J. R. Ehleringer, T. F. Domingues, J. A. Berry, F. Y. Ishida, E. Mazzi, N. Higuchi, L. B. Flanagan, G. B. Nardoto, L. A. Martinelli (2006), The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil, *Biogeochem.* 79, p. 251-274.
- Ometto, J. P. H. B., L. B. Flanagan, L. A. Martinelli, J. R. Ehleringer (2005), Oxygen isotope ratios of waters and respired  $\text{CO}_2$  in Amazonian forest and pasture ecosystems. *Ecol. Appl.* 15:58-70
- Oyama, M. D. and C. A. Nobre (2003), A new climate-vegetation equilibrium state for tropical South America. *Geophys. Res. Lett.* 30, 2199 doi:10.1029/GL018600.
- Patiño, S. et al. (2009), density variations across the Amazon Basin, *Biogeosci. Discuss.*, 6, 545-568.
- Paulilo, M. T. S and Felipe, G. M. (1998) Growth of the shrub-tree flora of the Brazilian cerrados: a review, *Tropical Ecology* 39, 165-174.
- Pearcy R.W. and J. Ehleringer (1984) Comparative ecophysiology of  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  plants. *Plant, Cell Environ.* 7, 1-13.

- Phillips, O. L., et al. (2002), Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418, 770–774.
- Phillips, O. L., et al. (2004), Pattern and process in Amazon forest dynamics, 1976-2001, *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B*, 359,387407.
- Phillips, O. L., et al. (2009), Drought sensitivity of the Amazon rainforest, *Science*, 323, 1344-1347
- Potter C., S. Klooster, C. R. de Carvalho, V. B. Genovese, A. Torregrosa, J. Dungan, M. Bobo, J. Coughlan (2001) Modeling seasonal and interannual variability in ecosystem carbon cycling for the Brazilian Amazon region. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 106, 10, 423-10, 446.
- Prado, C. H. B. A. and J. A. P. V. De Moraes (1997) Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33, 103-112.
- Prado, D. E. (1993), What is the *Gran Chaco* vegetation in South America ? I. A review, *Candollea* 48, 145-172.
- Prado, D. E. (2000) Seasonally dry forests of tropical south America: from forgotten ecosystem to a new phytogeographic unit. *Edin. J. Bot* 57, 437 – 461.
- Prior, L. D., D. Earnus, and D. M. J. S. Bowman (2004), Tree growth rates in north Australian savanna habitats: Seasonal patterns and correlations with leaf attributes, *Austr. J. Bot.* 52, 304-31
- Prior, L. D., D. Seamus and D. M. J. S. Bowman (2003) Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern *Functional Ecology* 17, 504-515
- Quesada, C. A., A. C. Miranda, M. G. Hodnett, A. J. B. Santos, H. S. Miranda and L. M. Breyer. 2004. Seasonal and depth variation of soil moisture in a burned open savanna (*campo sujo*) in central Brazil. *Ecol. Appl.* 14, S33-S41.
- Quesada, C. A., M. G. Hodnett, L. M. Breyer, A. J. B. Santos, S. Andreae, H. S. Miranda, A. C. Miranda and J. Lloyd (2007) Seasonal variations of soil moisture in two woodland savannas of central Brazil with different fire history. *Tree Physiology*, 28, 417-424.
- Quesada, C. A. et al. (2008a) Amazon forest dynamics as affected by soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discuss.*, 6, 3993-4057.
- Quesada, C. A. et al. (2008b) The soils of Amazonia with special reference to the RAINFOR sites, *Biogeosciences Discuss.*, 5, 3851-3921.
- Quesada, C. A. et al. (2008c) Soil phosphorus pools and Amazon forest dynamics. A Basin wide analysis *Biogeosciences* (in preparation)
- Ratter, J. A., S. Bridgewater, and J. F. Ribeiro (2003), Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas, *Edinb. J. Bot.*, 60, 57-109.
- Reatto, A., J. R. Correia, and S. T. Spera (1998), Solos de bioma cerrados: Aspectos pedológicos, in *Cerrado: Ambiente e Flora*, edited by S. M. Sano and S. P. Almeida, pp. 47-86, Empresa Bras. de Pesqui. Agropecu., Cent. de Pesqui. Agropecu. dos Cerrados, Brasília.
- Reich, P.B., and J. Oleksyn (2004), Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. A.*, 101, 11, 001-11, 006.
- Reich, P.B., M.B. Walters, D. S. Ellsworth, and C. Uhl. (1994), Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities, *Oecologia*. 97, 62-72.
- Ribeiro, L. F., and M. Tabarelli. (2002) A structural gradient in cerrado vegetation in Brazil: Changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *J. Trop. Ecol.* 18:775-794.
- Rice, A. H., E. H. Pyle, S. R. Saleska, L. Hutyrá, P. B. Carmargo, K. Portilho, D. F. Marques and S. F. Wofsy (2004), Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. *Ecological Applications* 14, 855-871. Rizzini, C. T. (1963), A flora do cerrado. Análise florística das savannas centrais. In *Simpósio sobre o Cerrado*, edited by M. G. Ferri,
- Rizzini, C. T. (1963), A flora do cerrado. Análise florística das savannas centrais, in *Simpósio Sobre o Cerrado*, edited by M. G. Ferri, pp. 125-177, Univ. of São Paulo, São Paulo.
- Roberts, D.A., B.W. Nelson, J.B. Adams, F. Palmer (1998) Spectral changes with leaf aging in Amazon caatinga, *Trees-Structure and Function*. 12, 315-325
- Ruggeiro, P. G. C., M. A. Batahla, V. R. Pivello and S. T. Meirelles. (2002), Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semi-deciduous forest, South-eastern Brazil. *Plant Ecol.* 160:1-16.

- Saatchi, S. S., R. A. Houghton, R. C. Dos Santos Alvala, J. V. Soare and Y. Yu (2007), Distribution of aboveground live biomass in the basin, *Global Change Biology* 13, 816 – 837.
- Saleska, S., H. da Rocha, B. Kruijt, and A. Nobre (2009), Eco-system carbon fluxes and Amazon forest metabolism, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi : 10.1029/2008GM000728, this volume.
- 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. Hutya, M. Keller, V. Kirchoff, 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.
- Sanchez, P. A. and Buol, S. W. (1974), Properties of some soils of the Amazon Basin of Peru. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 42, 771-776.
- Santiago, L. S., G. Goldstein, F. C. Meinzer, J. B. Fisher, K. Machado, D. Woodruff, T. Jones (2004), Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees, *Oecologia* 140, 543-550.
- Santos A. J. B., G. T. da Silva, H. S. Miranda, A. C. Miranda and J. Lloyd (2003), Effects of fire on surface carbon, energy and water vapour fluxes over *campo sujo* savanna in Central Brazil. *Functional Ecology* 17, 711-719.
- Santos, A. J. B., C. A. Quesada, G. T. Silva, J. F. Maia, H. S. Miranda, A. C. Miranda, and J. Lloyd (2004), High rates of net ecosystem carbon assimilation by *Bracchiara* pasture in the Brazilian Cerrado, *Global Change Biol.*, 10, 877-885.
- Sarmiento G. and M. Monasterio. (1983), Life-forms and phenology. In *Tropical Savannas*: Ed. F. Boulière. *Ecosystems of the World, Vol. 13*. Elsevier Scientific, Amsterdam. pp 79-108.
- Schimper, A. F. W., (1903), *Plant Geography upon a Physiological Basis*. (translated by W. R. Fisher) Gustav Fischer, Jena.
- Scholes, R. J. (1990) The influence of soil fertility on the ecology of southern African dry savannas, *Journal of Biogeography* 17, 415 – 419.
- Schimper, A. F. W. (1903), *Plant Geography Upon a Physiological Basis*, translated by W. R. Fisher, Gustav Fischer, Jena.
- Scholz, F. G., S. J. Bucci, G. Goldstein, F. C. Meinzer, and A. C. Franco (2002), Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees, *Tree Physiol.*, 22, 603-612.
- Scholz, F. G., S. J. Bucci, G. Goldstein, M. Z. Moreira, F. C. Meinzer, J.-C. Domec, R. Villalobos-Vega, A. C. Franco, and F. Miralles-Wilhelm (2008), Biophysical and life-history determinants of hydraulic lift in Neotropical savanna trees, *Funct. Ecol.*, 22, 773-786.
- Silver, W. L., A. W. Thompson, M. E. McGroddy, R. K. Varner, J. D. Dias, H. Silva, P. M. Crill and M. Keller (2005), Fine root dynamics and trace gas fluxes in two lowland tropical forest soils. *Global Change Biol.* 11, 290-306.
- Sobrado, M. A. (1991), Cost benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species, *Funct. Ecol.* 5, 608-616.
- Sobrado, M. A. (1993), Trade-off between transport efficiency and leaf life span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96, 19-23.
- Sobrado, M. A. (1997), Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecol.* 18, 383-391.
- Sombroek, W. G. (1966), *Amazon Soils. A reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon Region*. Centre for Agricultural Publications and Documentation, Wageningen, Netherlands.
- Sombroek, W. G. (1984), Soil of the Amazon region. In *The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*, edited by H. Sioli, p521-536, Dr. W Junk Publishers, Dordrecht/Boston/Lancaster.
- Sombroek, W. G. (2000), Amazonian landforms and soils in relations to biological diversity. *Acta Amazonica*, 30, 81-100.
- Swendon, N. G. and B. J. Enquist (2007), Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community wide variation across latitude and elevation, *Amer. J. Bot.* 94, 451-459.
- ter Braak, C. J. F., (1994) Canonical community ordination. Part I. Basic theory and linear methods. *Écoscience* 1, 127-140.
- ter Braak, C. J. F., and P. Smilauer (2002), *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5)*, Microcomputer Power Ithaca, New York.
- Townsend, A. R., C. C. Cleveland, G. P. Asner, and M. M. C. Bustamante (2007), Controls over foliar

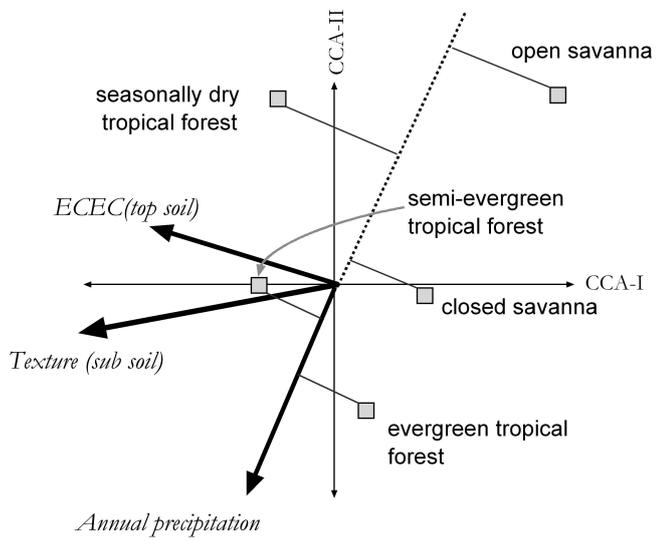
- N:P ratios in tropical rain forests, *Ecology*, 88, 107-1118.
- Turner, I. M. 2001 *The Ecology of Trees in the Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- van Donselaar, J. (1968), Phytogeographic notes on the savanna flora of southern Surinam (South America), *Acta Bot Neerl.* 17, 202-214.
- van Donselaar, J. (1969) Observations on savanna vegetation-types in the Guianas. *J. Veg Sci.* 17, 271-312.
- Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, S. J. Wright (1993) The Phenology of Tropical Forests - Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 353-377.
- Varanda, E. M., C. V. Ricci, and I. M. Brasil (1997), Espécies con-gêneres da mata e do cerrado: Teor de proteínas e compostos fenólicos, *Bol. Bot. Univ. S. Paulo*, 17,25-30
- Vieira S., P. B. de Camargo, D. Selhorst, R. da Silva, L. Hutyra, J. Q. Chambers, I.F. Brown, N. Higuchi, J. dos Santos, S. C. Wofsy, S. E. Trumbore, L. A. Martinelli (2004) Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia* 140, 468-479.
- Vitousek, P. M.(1984), Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest., *Ecology* 65, 285-298.
- Vourlitis, G. L., Priante-Filho, N., Hayashi, M. M. S., De Sousa Nogueira, J., Raiter, F., Hoegel, W. & Campelo, J. H. (2004) Effects of meteorological variations on the CO<sub>2</sub> exchange of a Brazilian transitional tropical forest. *Ecol. Appl.* 14:S89–S100.
- Walker, T. W. and J. K. Syers (1976), The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15, 1-19.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk and I. J. Wright (2002), Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33, 125-159.
- Williams, M Y. Malhi, A. D. Nobre, E. D. Rastetter, J. Grace and M. G. P. Pereira (1998), Seasonal variation in net carbon exchange and evapotranspiration in a Brazilian rain forest: a modelling analysis, *Plant Cell Environ.* 21, 953-968.
- Wong, S.C., I.R. Cowan and G.D. Farquhar (1979) Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity, *Nature*. 282, 424-426.
- Wright I. J, et al., (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.
- Wright, I. J., et al. (2006) Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* doi:10.1093/apb/mv1066
- Xiao, X. M., S. Hagen, Q. Y. Zhang, M. Keller, B. Moore (2006) Detecting leaf phenology of seasonally moist tropical forests in South America with multi-temporal MODIS images. *Remote Sensing of Environment* 103, 465-473.
- 
- N. Fyllas and J. Lloyd, School of Geography, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, UK.  
(j.lloyd@leeds.ac.uk)
- M. Goulden, Earth System Science, University of California, Irvine, 3319 Croul Hall, Irvine, CA 92697-3100, USA.
- J. P. Ometto, Centro de Ciências do Sistema Terrestre, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Avenida dos Astronautas, 1.758, São José dos Campos, SP, CEP 12.227-010, Brasil.
- S. Patiño, Grupo de Ecología de Ecosistemas Terrestres Tropicales, Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonia, Instituto Amazónico de Investigaciones-Imani, Kilómetro 2, via Tarapacá, Leticia, AM, Colombia.
- C. A. Quesada, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Avenida André Araújo, 2.936, Aleixo, Manaus, AM CEP 69.060-001, Brasil.

Tradução: Ivani Pereira

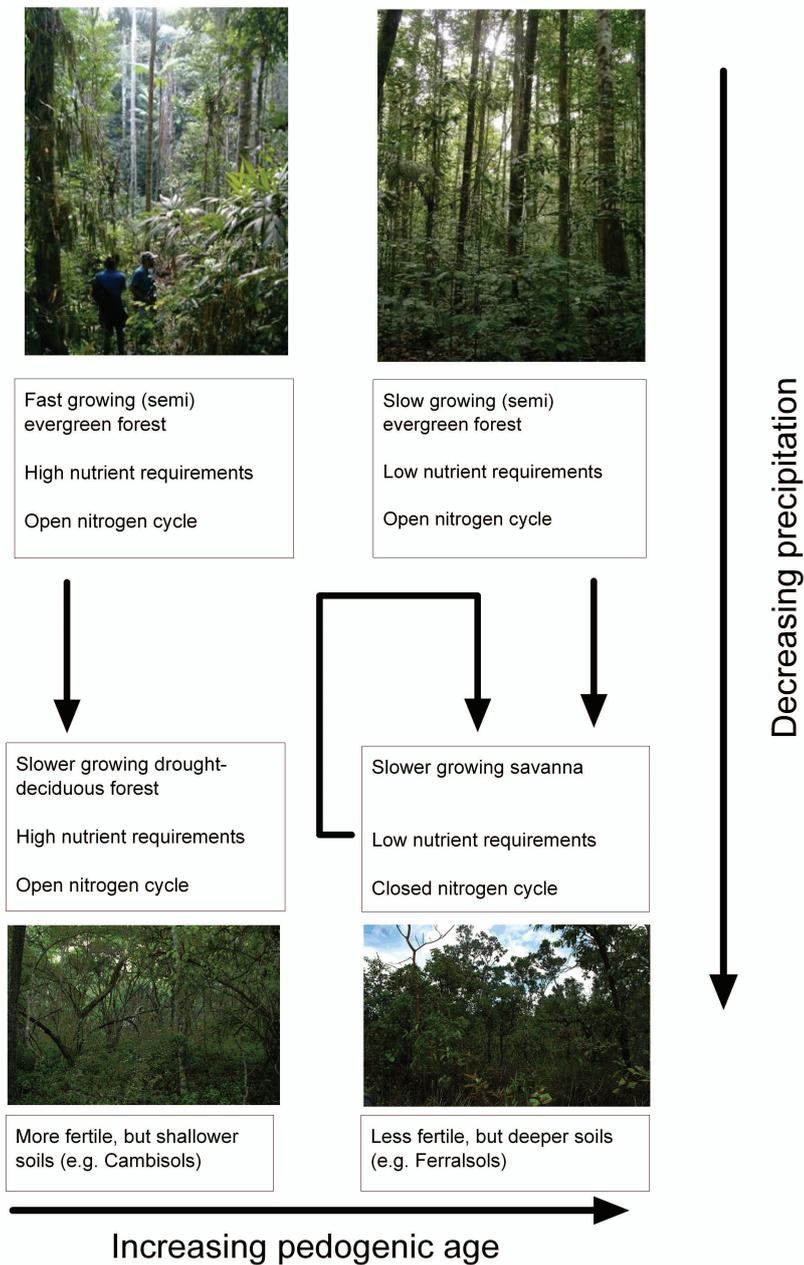
Copyright © 2010 American Geophysical Union, Washington, D.C., USA. All rights reserved.

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

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



**Figure 1**



**Plate 1**