



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
JÚLIO DE MESQUITA FILHO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – RIO CLARO



PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

HELENA ALVES DO PRADO

PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA, USO DA ÁGUA E DIVERSIDADE FUNCIONAL A
PARTIR DE UM NOVO MODELO VEGETACIONAL: PRIMEIRA APLICAÇÃO SOB
CO₂ ELEVADO



Rio Claro
Novembro de 2017

HELENA ALVES DO PRADO

PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA, USO DA ÁGUA E DIVERSIDADE FUNCIONAL A
PARTIR DE UM NOVO MODELO VEGETACIONAL: PRIMEIRA APLICAÇÃO SOB
CO₂ ELEVADO

Orientador: Prof. Dr. David Montenegro Lapola

Co-orientador: Prof. Dr. Tomas Ferreira Domingues

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade Estadual Paulista
“Júlio de Mesquita Filho” – Câmpus de Rio Claro,
como requisitos para obtenção do título de Mestre
em Ecologia e Biodiversidade.

Rio Claro

Novembro de 2017

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

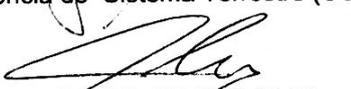
TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Avaliação dos impactos do aumento de CO₂ atmosférico sobre atributos funcionais de plantas associados à produtividade primária: um novo paradigma de modelagem

AUTORA: HELENA ALVES DO PRADO
ORIENTADOR: DAVID MONTENEGRO LAPOLA
COORDENADOR: TOMAS FERREIRA DOMINGUES

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: BIODIVERSIDADE pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. DAVID MONTENEGRO LAPOLA
Centro de Estudos Meteorológicos e Climáticos Aplicados à Agricultura (CEPAGRI) / Universidade de Campinas - SP


Prof. Dr. GILVAN SAMPAIO DE OLIVEIRA
Centro de Ciência do Sistema Terrestre (CCST) / Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) - SP


Prof. Dr. THIAGO SANNA FREIRE SILVA
Departamento de Geografia / Instituto de Geociências e Ciências Exatas de Rio Claro - SP

Rio Claro, 27 de julho de 2017

TITULO ALTERADO PARA: Produtividade primária, uso da água e diversidade funcional a partir de um novo modelo vegetacional: primeira aplicação sob CO₂ elevado

634.9
P896p Prado, Helena Alves
Produtividade primária, uso da água e diversidade funcional a partir de um novo modelo vegetacional: primeira aplicação sob co2 elevado / Helena Alves do Prado. - Rio Claro, 2017
117 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: David Montenegro Lapola
Coorientador: Tomas Ferreira Domingues

1. Florestas. 2. Efeito de fertilização por co2. 3. Modelos vegetacionais. 4. Diversidade funcional. 5. Florestas tropicais. I. Título.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao prof. David Lapola pela orientação, ensinamentos, confiança e pelas portas abertas. Foi um prazer trabalhar junto ao *AmazonFace* e sou muito grata por essa oportunidade. Agradeço também ao prof. Tomas Domingues pela co-orientação e por sempre estar presente no desenvolvimento e amadurecimento desse trabalho; e à prof. Anja Rammig, por me receber na Alemanha com tanta alegria, pela confiança depositada e oportunidades dadas. Agradeço à Universidade Estadual Paulista pelo suporte e à CAPES, pelo financiamento.

Agradeço, acima de tudo, à minha família. Pelo amor, carinho, suporte, paciência, pelo constante incentivo a buscar sempre mais e por tudo que representam para mim. Levarei sempre comigo o que me ensinaram e ensinam. Dedico a conclusão dessa nova etapa a vocês, que sempre estiveram presentes e me encorajaram nas trajetórias que escolhi. Amo vocês com todo o coração.

Agradeço à Rafa, companheira de todas as horas. Pelo imenso carinho, dedicação, paciência, por tudo... Alguém que, nesses quase 3 anos, me ouviu desabafar exaustivamente sobre subrotinas e *inputs* e *outputs*, apesar de até hoje não entender o significado disso. Nada teria o mesmo significado sem você. Obrigada por estar comigo nos meus melhores momentos e, especialmente, nos piores. Que possamos superar muitos novos desafios, juntas. Te amo!

Agradeço ao grupo do *AmazonFace* do Labterra ... Só nós sabemos como nos dedicamos nesses últimos anos, buscando sempre fazer o melhor possível, mesmo quando não sabíamos nem por onde começar. Aprendemos demais juntos. Foi um prazer imenso fazer parte desse grupo e levarei comigo muitos momentos gostosos que compartilhamos.

Meu agradecimento de coração a amigos mais do que especiais: Say, Topera e Lu (especialmente agora que a Lu já aprendeu a falar meu nome); Roots, pelas risadas e momentos de pura descontração e alegria; Erika, minha nova grande amiga ... Desejo de todo o coração manter essa nossa amizade por muito tempo, que é tão especial pra mim; Yuri e Lais, pelas conversas, desabafos, fofocas, jantas... Julião e Ju Assis, pelas cervejas, risadas, conselhos, amizade. Amo todos vocês!

Naturalmente, não poderia deixar de agradecer ao Jó e à Ária, os boxers mais lindos desse mundo. Que entraram na minha vida e só trouxeram felicidade, paz e lambidas. Vocês também são parte da minha família. Amo vocês.

Até encontrar o nosso caminho...

RESUMO

A importância das florestas tropicais para o ciclo de carbono global e a incerteza de suas respostas a novas condições ambientais evidenciam a necessidade de aprofundar o conhecimento acerca de como as mudanças climáticas repercutirão nas dinâmicas florestais e nos processos fisiológicos associados. Essa dissertação, vinculada ao experimento *AmazonFACE*, objetiva avaliar como o incremento de CO₂ atmosférico poderia repercutir na produtividade e eficiência no uso da água da Floresta Amazônica; se atributos funcionais envolvidos nesses processos (v_{cmax} e g_1) seriam modificados; e se ocorreriam mudanças na configuração funcional modelada da região. Para melhor caracterizar a diversidade funcional e as diferentes estratégias de sobrevivência adotadas pelas plantas em um ecossistema hiperdiverso, desenvolveu-se o *CAETÊ* (*Carbon and Ecosystem Functional-Trait Evaluation Model*) que, diferentemente dos modelos baseados em tipos funcionais, não parametriza *a priori* as possíveis combinações de atributos funcionais e simula um número superior de estratégias de vida (*PLS*), sendo essas amostradas semi-aleatoriamente pelo modelo. Ao avaliar a performance do *CAETÊ*, verificou-se que a consideração de um número elevado de *PLS* – em vez de uma abordagem baseada em poucos tipos funcionais – simula maiores taxas de produtividade e condutância estomática; e que esse aumento tende à estabilização, com o aumento de estratégias consideradas. A aplicação do modelo foi feita utilizando a concentração de CO₂ a ser empregada no *AmazonFACE*, de 600 ppm. Nas simulações, verificou-se uma redução nos valores médios de v_{cmax} e g_1 , assim como uma modificação nos seus padrões de distribuição. Essas alterações associaram-se a um incremento nas taxas modeladas de produtividade e no uso da água, nas florestas tropicais, próximo a 13.5% (*GPP*) e 14.2% (*NPP*); redução de 3.8% na condutância estomática; e maior eficiência no uso da água (+21.1%). O enriquecimento da atmosfera também esteve associado à redução de ~5.5% na riqueza funcional. À medida que se avança para condições ambientais sem precedentes, torna-se de grande valia o uso de novas abordagens pelos modelos vegetacionais, que possibilitem a consideração de um número superior de estratégias de sobrevivência das plantas; e a captação de possíveis alterações nas respostas de atributos funcionais essenciais e, conseqüentemente, na riqueza funcional dos ecossistemas. As florestas tropicais desempenham um papel essencial nessas dinâmicas, uma vez que, além de hiperdiversas, são centrais para o ciclo de carbono global.

Palavras-chave: Efeito de fertilização por CO₂. Modelos vegetacionais. Diversidade funcional. Florestas tropicais.

ABSTRACT

The importance of tropical forests in the global carbon cycle and the uncertainty of the forest's responses to new environmental conditions evidence the necessity of deepening our knowledge about how climate changes affect forest dynamics and the associated physiological processes. This dissertation, linked to the *AmazonFACE* experiment, aims to evaluate how increasing atmospheric levels of CO₂ could influence primary productivity and water use efficiency of the Amazon Forest; if functional traits involved in such processes (v_{cmax} e g_1) would be modified; and if changes would occur in the region's modeled functional configuration. Aiming for a better characterization of the functional diversity and the different survival strategies adopted by plants in a hyperdiverse ecosystem, we developed the *CAETÊ* (*Carbon and Ecosystem Functional-Trait Evaluation Model*) which, unlike models based on functional types, does not perform *a priori* parameterization of the possible combinations of functional traits and simulates a superior amount of life strategies (*PLS*), that are semi-randomly sampled by the model. When evaluating *CAETÊ*'s performance, we verified that the consideration high number of *PLS* – instead of a framework based in few functional types – simulates higher amounts of productivity and stomatal conductance; and that such increase tends to stabilization when more strategies are considered. The model was applied using the CO₂ concentration to be used in *AmazonFACE* – 600ppm. Simulations showed a reduction in the average values of v_{cmax} and g_1 , as well as a change in their patterns of distribution. Such alterations are associated to an increase in modeled values of productivity and water use of tropical forests close to 13.5% (*GPP*) and 14.2% (*NPP*), a reduction of 3.8% in stomatal conductance, and higher efficiency in water use (+21.1%). The atmospheric enrichment was also associated with a ~5.5% reduction in the functional richness. As the environment advances to unprecedented conditions, it becomes clear how worthy is the use of new approaches by vegetational models that enable consideration of higher numbers of plant survival strategies; and the uptake of possible changes in responses of essential functional traits, therefore, in the functional richness of the environment. The tropical forests influence deeply such dynamics; once beyond hyperdiverse, they are central to the global carbon cycle.

Keywords: CO₂ fertilization effect. Vegetation models. Functional diversity. Tropical forests.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1:** Visualização do modelo estomático unificado ajustado a oito bases de dados de ecossistemas florestais contrastantes. Símbolos azuis representam dados relativos a coníferas; verdes, a angiospermas decíduas; e vermelhos e roxos, de florestas sempre-verdes de folhas largas. Fonte: Medlyn et al. (2011).....29
- Figura 2:** Histograma da distribuição de frequência (%) gerada para o atributo v_{cmax25} ($umol/m^2/s$) através de dados da base TRY: Plant Trait Database (KATTGE et al., 2011), para a zona tropical.....34
- Figura 3:** Figura ilustrativa com exemplos de possíveis configurações estruturais que as curvas de distribuição de frequência dos atributos funcionais variantes poderiam apresentar após a simulação e aplicação do modelo CAETÊ (linhas pontilhadas). Linhas sólidas representam o comportamento hipotético original dos atributos arianes..... 36
- Figura 4:** Coordenadas geográficas nas quais foram obtidos os valores de condutância estomática (em verde), com destaque para o experimento AmazonFACE (vermelho). Florestas tropicais selecionadas a partir da classificação de vegetação do International Geosphere-Biosphere Program (LOVELAND; BELWARD, 1997) constam em cinza.....46
- Figura 5:** Gráfico de dispersão elaborado com valores médios de produtividade primária bruta ($GPP; kgC/m^2/ano$) para a zona tropical, simuladas pelo CAETÊ, de acordo com a abordagem beta (12 PFTs) e final (50, 100, 200, 500 PLS)..... 49
- Figura 6:** Gráfico de dispersão elaborado com valores médios de produtividade primária líquida ($NPP; kgC/m^2/ano$) para a zona tropical, simuladas pelo CAETÊ, de acordo com a abordagem beta (12 PFTs) e final (50, 100, 200, 500 PLS).....49
- Figura 7:** Diagrama de Taylor comparando a produtividade primária bruta ($GPP; kgC/m^2/ano$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em suas versões beta (12 PFTs) e final (50, 100, 200, 500 PLS) e os modelos *CanESM2*, *GISS-E2-H-CC* e *MIROC-ESM-CHEM*, com o benchmark composto por dados do MODIS (*MOD17A*). Diagrama gerado a partir da plataforma *I-LAMB*..... 50
- Figura 8:** Padrão espacial da produtividade primária bruta ($GPP; kgC/m^2/ano$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em sua versão (a) beta (12 PFTs) e (b) final, com 500 PLS.....51
- Figura 9:** Padrão espacial da diferença simulada para a produtividade primária bruta ($GPP; kgC/m^2/ano$), em florestas tropicais, quando comparada a versão beta com dados do MODIS (*MOD17A3*).....51
- Figura 10:** Padrão espacial da diferença simulada para a produtividade primária bruta ($GPP; kgC/m^2/ano$), em florestas tropicais, quando comparada a versão de 500 PLS com dados do MODIS (*MOD17A3*).....47

- Figura 11:** Padrão espacial da produtividade primária líquida (GPP; $\text{kgC}/\text{m}^2/\text{ano}$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em sua versão (a) *beta* (12 PFTs) e (b) final, com 500 PLS..... 51
- Figura 12:** Padrão espacial da diferença simulada para a produtividade primária líquida (NPP; $\text{kgC}/\text{m}^2/\text{ano}$), em florestas tropicais, quando comparada a versão *beta* com dados do MODIS (MOD17A3)..... 48
- Figura 13:** Padrão espacial da diferença simulada para a produtividade primária líquida (NPP; $\text{kgC}/\text{m}^2/\text{ano}$), em florestas tropicais, quando comparada a versão de 500 PLS com dados do MODIS (MOD17A3).. 48
- Figura 14:** Correlação entre a produtividade primária líquida (NPP; $\text{kgC}/\text{m}^2/\text{ano}$) gerada pelo MODIS (MOD17A3) e simulada pelo CAETÊ nas versões *beta* (12 PFTs) e final, com 500 PLS. Pontos vermelhos representam a versão *beta* e, azuis, a final... 49
- Figura 15:** Valores médios anuais modelados de produtividade primária líquida (NPP; $\text{kgC}/\text{m}^2/\text{ano}$) para florestas tropicais por diferentes modelos vegetacionais/climáticos. Barras finais indicam os valores obtidos pelo CAETÊ em seus diferentes conjuntos de amostragem e os dados do MODIS, *benchmark* utilizado para a validação..... 58
- Figura 16:** Padrão espacial da condutância estomática (gs ; $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em sua versão (a) *beta* (12 PFTs) e (b) final, com 500 PLS. 51
- Figura 17:** Padrão espacial da diferença simulada para a condutância estomática (gs ; $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), em florestas tropicais, quando comparada a versão *beta* à final, com 500 PLS..... 52
- Figura 18:** Histograma da distribuição de frequência (%) da condutância estomática (gs ; $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), para a zona tropical, de acordo com dados das bases TRY: *Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011) e *Leaf Gas Exchange* (LIN et al., 2015) (em vermelho); e derivada da simulação da versão final (500 PLS), pelo CAETÊ (em azul).. 52
- Figura 19:** Correlação entre condutância estomática (gs ; $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) observada *in situ*, com registros compilados das bases de dados *Leaf Gas Exchange* (LIN et al., 2015), TRY: *Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011) e Domingues (2017, informação verbal); e simulada pelo CAETÊ em 34 células de *grid* de florestas tropicais. Pontos em vermelho representam a correlação para a versão *beta* (12 PFTs) e, em azul, para a final (500 PLS)..... 59
- Figura 20:** Boxplots representando a distribuição dos atributos variantes g_1 ($\text{kPa}^{1/2}$) e v_{cmax} ($\text{umol}/\text{m}^2/\text{s}$), calculados através da métrica CWM (*Community Weighted Mean*), contendo amplitude de valores, mediana (em vermelho) e desvio-padrão das dez simulações de cada conjunto de amostragem. Em verde, o valor de cada atributo ao ser iniciado o modelo (caráter aleatório)..... 54
- Figura 21:** Padrão espacial do atributo g_1 ($\text{kPa}^{1/2}$), para a zona tropical, simulado pelo modelo CAETÊ em sua versão final (500 PLS), com a condição controle de dióxido de carbono atmosférico (= 363 ppm)..... 61

Figura 22: Padrão espacial do atributo v_{cmax} ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), para a zona tropical, simulado pelo modelo CAETÊ em sua versão final (500 PLS), com a condição controle de dióxido de carbono atmosférico (=363 ppm).....	62
Figura 23: Distribuição espacial do aumento na riqueza funcional (%) simulada com a concentração de CO ₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.....	63
Figura 24: Distribuição espacial da diferença entre a produtividade primária bruta (GPP; %) simulada com a concentração de CO ₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.....	63
Figura 25: Distribuição espacial da diferença entre a produtividade primária líquida (NPP; %) simulada com a concentração de CO ₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.....	63
Figura 26: Distribuição espacial da diferença entre a condutância estomática (g_s ; %) simulada com a concentração de CO ₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.....	58
Figura 27: Distribuição espacial do incremento da eficiência no uso da água (WUE; %) simulada com a concentração de CO ₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.....	58
Figura 28: Histograma de frequência (%) apresentando o comportamento do atributo funcional g_1 em uma concentração de CO ₂ controle (=363 ppm) e experimental (=600 ppm).....	59
Figura 29: Histograma de frequência (%) apresentando o comportamento do atributo funcional v_{cmax} em uma concentração de CO ₂ controle (=363 ppm) e experimental (=600 ppm).....	59
Figura 30: Distribuição espacial da diferença obtida para o atributo g_1 (%), quando realizada a subtração entre uma condição com CO ₂ elevado (=600 ppm) e controle (=363 ppm), para as florestas tropicais.....	61
Figura 31: Distribuição espacial da diferença obtida para o atributo v_{cmax} (%) quando realizada a subtração entre uma condição com CO ₂ elevado (=600 ppm) e controle (=363 ppm), para as florestas tropicais.....	67
Figura 32: Distribuição espacial do aumento na diversidade funcional (%) simulada com a concentração de CO ₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.....	62
Figura 33: Histograma da distribuição de frequência (%) gerado para a riqueza funcional simulada pelo CAETÊ, em sua versão final de 500 PLS sob a condição controle (azul) e experimental (vermelha), com CO ₂ elevado, para as florestas tropicais.....	62
Figura 34: Histograma de frequência de distribuição apresentando o comportamento dos atributos funcionais associados à alocação e turnover de carbono (folhas, raízes finas e tecidos lenhosos acima do solo, respectivamente) em uma concentração de CO ₂ controle (=363 ppm) e experimental (=600 ppm).....	104

Figura 35: Padrão espacial da respiração autotrófica (R_a ; $kgC/m^2/ano$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em sua versão final com 500 PLS e CO_2 elevado..	113
Figura 36: Gráficos de barra representando o incremento na produtividade primária bruta (GPP ; $kgC/m^2/ano$), respiração autotrófica (R_a ; $kgC/m^2/ano$) e produtividade primária líquida (NPP ; $kgC/m^2/ano$) nas florestas tropicais, quando considerada a situação controle e a com CO_2 elevado..	114
Figura 37: Distribuição espacial do incremento da eficiência no uso do carbono (CUE ; %) simulada com a concentração de CO_2 elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.....	105
Figura 38: Padrão espacial da biomassa (kgC/m^2), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em sua versão final, com 500 PLS e CO_2 elevado.....	106
Figura 39: Fluxograma simplificado do CAETÊ.....	107
Figura 40: Distribuição espacial da temperatura média global ($^{\circ}C$), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo ISI-MIP2 (<i>Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project</i>) (PIK, 2014; 2015).....	108
Figura 41: Distribuição espacial da precipitação média global ($mm/mês$), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo ISI-MIP2 (<i>Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project</i>) (PIK, 2014; 2015).....	108
Figura 42: Distribuição espacial da umidade relativa (<i>adimensional</i>), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo ISI-MIP2 (<i>Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project</i>) (PIK, 2014; 2015).....	108
Figura 43: Distribuição espacial da radiação incidente ($Ein/m^2/s$), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo ISI-MIP2 (<i>Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project</i>) (PIK, 2014; 2015).....	109
Figura 44: Distribuição espacial da pressão superficial média global (mb), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo ISI-MIP2 (<i>Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project</i>) (PIK, 2014; 2015).....	109

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Atributos funcionais variantes do *CAETÊ* e respectivos compartimentos vegetais, unidades, amplitude de valores e intervalo de amostragem.....31

Tabela 2: Atributos variantes/compartimentos considerados pelo *CAETÊ* e respectivos *trade-offs* associados.....42

LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS E SÍMBOLOS

aDGVM: adaptive Dynamic Global Vegetation Model

$\alpha_{i,j}$: alocação de carbono para determinado compartimento j em dado momento i (%)

$A_{r_{i,j}}$: abundância relativa de um *PFT/PLS* em determinada célula de *grid*

B_i : biomassa total de determinado *PFT/PLS* (kgC/m^2)

C_a : concentração atmosférica de CO_2 (*ppm*)

CAETÊ: Carbon and Ecosystem Functional Trait Evaluation Model

Can – ESM2: Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis

c_i : pressão parcial exercida pelo CO_2 no interior da folha (*Pa*)

$C_{i,j}$: quantidade de carbono em determinado compartimento j em dado momento i (kgC/m^2)

CLM: Community Land Model

CPTEC – PVM2: Potential Vegetation Model (CPTEC/INPE)

CUE: carbon use efficiency (adimensional)

CWM: community weighted mean

D : demanda atmosférica para transpiração (mmH_2O/dia)

DGVM: dynamic global vegetation model

E : taxa de transpiração ($molH_2O/m^2/s$)

FACE: Free Air CO_2 Enrichment

f_1 : fotossintética bruta a nível foliar ($molCO_2/m^2/s$)

f_2 : constantes de Michaelis-Menten para CO_2 (*Pa*)

f_3 : constantes de Michaelis-Menten para O_2 (*Pa*)

$f_4^{sun/shade}$: escalonamento da taxa fotossintética bruta para o dossel (*adimensional*)

f_5 : resposta ao estresse hídrico (*adimensional*)

g_s : condutância estomática ($mol/m^2/s$ – ou m/s)

GHG: greenhouse gas

GISS – E2 – H – CC: Nasa Goddard Institute for Space Studies

g_0 : condutância estomática mínima ($molH_2O/m^2/s$)

g_1 : sensibilidade da condutância à assimilação de carbono ($kPa^{1/2}$)

GPP: produtividade primária bruta ($kgC/m^2/ano$)

h : umidade relativa (*adimensional*)

HadCM3: Hadley Centre Coupled Ocean-atmosphere Model, version 3

HadOCC: Hadley Centre Ocean Carbon Cycle

I – LAMB: International Land Model Benchmarking

I_{PAR} : radiação incidente fotossinteticamente ativa ($Ein / (m^2/s)$)

IPCC: Intergovernmental Panel on Climate Change

ISI – MIP2: Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project

J_C : taxa de fotossíntese bruta limitada pela rubisco ($molCO_2/m^2/s$)

J_E : Taxa de fotossíntese bruta limitada pelo transporte de elétrons ($molCO_2/m^2/s$)

JeDi: Jena Diversity-Dynamic Global Vegetation Model

J_L : taxa de fotossíntese bruta limitada pela luz ($molCO_2/m^2/s$)

JSBACH: Joint Scheme for Biosphere-Atmosphere Coupling in Hamburg

k_n : constantes

L : suprimento potencial para a transpiração (mmH_2O/dia)

LAI : índice de área foliar (*adimensional*)

LPJml – FIT: Lund-Potsdam-Jena managed Land – flexible individual traits

MIROC – ESM – CHEM: Model for Interdisciplinary Research on Climate

MODIS: Moderate - Resolution Imaging Spectroradiometer

nc_j : razão N:C (KgN/KgC)

NOAA: National Oceanic and Atmospheric Administration

NPP : produtividade primária líquida ($kgC/m^2/ano$)

NPP_{pot} : produtividade primária líquida potencial ($kgC/m^2/ano$)

p : pressão atmosférica (Pa)

P : taxa de fotossíntese bruta ($kgC/m^2/ano$ – ou $\mu mol/m^2/s$)

PAR : radiação fotossinteticamente ativa ($Ein / (m^2/s)$)

PIK: Potsdam Institut for Climate Research Impact

PLS : *plant life strategy* (estratégia de vida das plantas)

PFT : *plant functional type* (tipo funcional das plantas)

ppm: partes por milhão

r : déficit de umidade na superfície foliar (*adimensional*)

r_c : resistência do dossel (s/m)

r_{max} : umidade atmosférica saturada (*adimensional*)

R_A : taxa de respiração autotrófica ($kgC/m^2/ano$)

RCP: Representative concentration pathway

R_G : taxa de respiração de crescimento ($kgC/m^2/ano$)

R_M : taxa de respiração de manutenção ($kgC/m^2/ano$)

SE : serviços ecossistêmicos

T : temperatura do ar à superfície ($^{\circ}C$)

TBM : *Terrestrial Biosphere Models*

TFS : *Tropical Forest Simulator*

$TRIFFID$: *Top-down Representation of Interactive Foliage and Flora Including Dynamics*

V_m : taxa de carboxilação da rubisco ($mol/m^2/s$)

V_{cmax} : taxa máxima de carboxilação da rubisco ($mol/m^2/s$)

VPD : déficit de pressão de vapor (kPa)

w : quantidade de água no solo (mm)

w_a : disponibilidade de água no solo (*adimensional*)

w_{max} : capacidade máxima de retenção de água no solo (mm)

WUE : *water use efficiency* (*adimensional*)

$\tau_{i,j}$: *turnover* de carbono para determinado compartimento j em dado momento i (*anos*)

λ : taxa entre carbono assimilado e uso da água ($molCO_2/molH_2O$)

Γ : ponto de compensação da fotorrespiração (Pa)

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	18
2	OBJETIVOS	21
3	REFERENCIAL TEÓRICO	22
3.1.	<i>Modelos da Biosfera Terrestre</i>	23
3.2.	<i>Experimentos FACE</i>	24
3.3.	<i>Processos fisiológicos</i>	25
3.3.1.	<i>Fotossíntese</i>	25
3.3.2.	<i>Respiração autotrófica</i>	27
3.3.3.	<i>Condutância estomática</i>	27
3.3.4.	<i>Eficiência no uso da água</i>	30
4	MÉTODOS	31
4.1.	<i>Abordagem e preceitos do CAETÊ</i>	31
4.2.	<i>Modelagem de atributos funcionais variantes</i>	32
4.3.	<i>Etapas do desenvolvimento do CAETÊ</i>	34
4.3.1.	<i>Dados de entrada</i>	35
4.3.2.	<i>Spin-up</i>	35
4.3.3.	<i>Processos fisiológicos: implementação</i>	36
4.3.3.1.	<i>Fotossíntese</i>	36
4.3.3.2.	<i>Respiração autotrófica</i>	37
4.3.3.3.	<i>Condutância estomática</i>	38
4.3.3.4.	<i>Eficiência no uso da água</i>	39
4.3.4.	<i>Ocupação e representação dos fluxos biogeoquímicos</i>	40
4.3.5.	<i>Distribuição de frequência dos atributos funcionais variantes</i>	40
4.3.6.	<i>Versões do CAETÊ</i>	42
4.3.7.	<i>Avaliação da sensibilidade do número de PLS amostrados</i>	42
4.3.8.	<i>Mortalidade</i>	44
5	AVALIAÇÃO DE PERFORMANCE	44
5.1.	<i>Produtividade primária bruta</i>	44
5.2.	<i>Produtividade primária líquida</i>	45
5.3.	<i>Condutância estomática</i>	46
6	APLICAÇÃO DO MODELO	47
7	RESULTADOS	48
7.1.	<i>Sensibilidade do número de estratégias amostradas</i>	48

7.2.	<i>Produtividade primária bruta</i>	49
7.3.	<i>Produtividade primária líquida</i>	52
7.4.	<i>Condutância estomática</i>	55
7.5.	<i>Atributos funcionais variantes</i>	58
7.6.	<i>Riqueza funcional</i>	61
7.7.	<i>Aplicação</i>	62
7.7.1.	<i>Produtividade primária bruta</i>	62
7.7.2.	<i>Produtividade primária líquida</i>	62
7.7.3.	<i>Condutância estomática</i>	63
7.7.4.	<i>Eficiência no uso da água</i>	63
7.7.5.	<i>Atributos funcionais variantes</i>	64
7.7.6.	<i>Riqueza funcional</i>	67
8.	DISCUSSÃO	69
8.1.	<i>Sensibilidade do número de estratégias amostradas</i>	69
8.2.	<i>Produtividade primária bruta</i>	69
8.3.	<i>Produtividade primária líquida</i>	70
8.4.	<i>Condutância estomática</i>	72
8.5.	<i>Atributos funcionais variantes</i>	74
8.6.	<i>Riqueza funcional</i>	75
8.7.	<i>Aplicação</i>	76
9.	CONCLUSÃO	83
10.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85
11.	ANEXOS	101
11.1.	<i>Formulações do módulo da produtividade</i>	101
11.2.	106
11.3.	107
11.4.	108
11.5.	110
11.6.	111
11.7.	113
11.8.	114
11.9.	115
11.10.	116

1 INTRODUÇÃO

A temperatura média superficial global aumentou 0.85°C entre 1880 e 2012. Esse fato deve-se, especialmente, ao incremento de gases de efeito estufa (*GHGs = greenhouse gases*) na atmosfera, como dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄) e óxido nitroso (N₂O) (IPCC, 2013). De acordo com o *Representative Concentration Pathway (RCP) 8.5* do *Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*, que prevê rápido e persistente incremento da emissão de *GHGs*, a concentração de CO₂ poderá atingir 1000 *ppm* em 2100 – aproximadamente 250% a mais do que a registrada em 2014 (VAN VUUREN; RIAHI, 2011); e a temperatura poderá sofrer acréscimo médio de 4°C, relativo ao período 1986-2005 (IPCC, 2013). Para a região Amazônica, objeto de estudo dessa dissertação, estima-se aumento entre 5 e 7°C até 2100, considerando o mesmo *RCP* (IPCC, 2013).

Os trópicos desempenham um papel central no ciclo de carbono, pois, além de representarem 34% da produtividade primária bruta global (*GPP*) – fluxo no qual as plantas fixam CO₂ como componentes orgânicos através da fotossíntese (BEER et al., 2010) –, contêm grandes estoques desse elemento em sua biomassa: ~262. PgC (PAN et al., 2013). Esses ecossistemas também atuam na regulação climática através de seu papel no ciclo hidrológico (SHUKLA; NOBRE; SELLERS, 2008; SPRACKLEN; ARNOLD; TAYLOR, 2012; WERTH; AVISSAR, 2002). Para a Floresta Amazônica, por exemplo, acredita-se que as taxas de evapotranspiração sejam responsáveis por até 50% da precipitação local (BETTS et al., 2004).

O balanço de carbono global pode ser basicamente representado pelas fontes de emissão (*carbon source*) e sumidouro (*carbon sink*) (CHAPIN et al., 2006), com a queima de combustíveis fósseis, atividades industriais e mudança de uso do solo atuando como as principais fontes antrópicas de emissão, e sendo historicamente compensadas pelo capturado pelos oceanos e ecossistemas terrestres e pelo que permanece retido na atmosfera (IPCC, 2013).

Apesar de estocarem grande parte do carbono (~40%) (BRIENEN et al., 2015; DIXON et al., 1994), ao considerarmos que as florestas tropicais provavelmente não serão capazes de absorver CO₂ ilimitadamente e que esse equilíbrio poderá ser alterado com o decorrer do tempo, torna-se imprescindível a melhor compreensão dos mecanismos e processos envolvidos e de como eles serão modificados por novas condições ambientais (FALKOWSKI et al., 2000). O *feedback* existente entre o aumento da mortalidade vegetal e o ciclo de carbono explicita uma possível alteração, uma vez que, assim, recolocar-se-ia na atmosfera CO₂ atualmente retido na

vegetação como biomassa (COX et al., 2000; HUNTINGFORD et al., 2004; LAPOLA; NORBY, 2014; LENTON et al., 2008; MARENGO et al., 2010; U. S. DOE, 2012).

Nesse contexto, surgiu a hipótese do *Amazonian Dieback*, que prevê perda significativa de biomassa florestal, com a conversão dessa estrutura em savana. O processo de savanização seria desencadeado por uma severa redução da precipitação, em conjunto com altas temperaturas. Esta associação, por sua vez, causaria um aumento significativo no déficit de pressão de vapor ($VPD = vapor\ pressure\ deficit$), além de uma forte redução da água disponível no solo (BETTS et al., 2004; HUNTINGFORD et al., 2008; HUNTINGFORD et al., 2013; LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009; SALAZAR; NOBRE; OYAMA, 2007).

Contudo, existem diversas incertezas associadas a essa hipótese. Primeiramente, ela é condicionada a mudanças severas nos padrões de precipitação e temperatura. A avaliação da resiliência desses ecossistemas também é limitada pela lacuna de dados observados nos mesmos, referentes às mudanças ambientais globais (HICKLER et al., 2008). Para Galbraith et al. (2010), o papel da precipitação e sua associação com outros fatores climáticos ainda é pouco compreendido, assim como a importância da temperatura, da umidade relativa do ar e da concentração atmosférica do CO_2 para os estoques de carbono modelados da Amazônia.

Por outro lado, o aumento do CO_2 também está associado ao denominado efeito de fertilização (COX et al., 2013). Esse fenômeno – no qual se observa um aumento da produtividade florestal, decorrente do enriquecimento de carbono atmosférico – atua estimulando a atividade fotossintética, uma vez que a concentração atual desse gás na atmosfera é inferior à de saturação deste processo metabólico nas plantas (em C_3 , a atividade da rubisco satura entre 800 e 1000 $ppm\ CO_2$) (CURTIS; WANG, 1998; FALKOWSKI et al., 2000; KIMBALL et al., 1993; MOONEY et al., 1999).

Os modelos da biosfera terrestre (*TBM = Terrestrial Biosphere Models*) surgiram para auxiliar na compreensão das respostas da vegetação aos ciclos biogeoquímicos e de como novas condições ambientais – especialmente as relacionadas aos ciclos de CO_2 , água (H_2O), nitrogênio (N_2) e fósforo (P) – poderiam alterar as dinâmicas das comunidades e suas relações com o meio abiótico (BONDEAU, 2007; COX, 2001; FOLEY et al., 1996; FRIEND et al., 1997; LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009; PAVLICK et al., 2013; SCHEITER; HIGGINS, 2009; SITCH et al., 2003; WOODWARD; LOMAS; BETTS, 1998).

Nesse sentido, apesar de serem relativamente consistentes em termos do estoque de carbono global e das interações biosfera-atmosfera, os *TBM*s demonstram-se limitados para a exploração de questões ecológicas em regiões com alta diversidade (PAVLICK et al., 2013). A

própria abordagem de grande parte dos modelos utilizados para essas projeções faz com que surjam questionamentos acerca de sua real capacidade de reproduzir os sistemas naturais (SAKSCHEWSKI et al., 2015).

Entre os modelos vegetacionais, a categoria mais comum e utilizada denomina-se *PFT-based* (*PFT = plant functional type*) – ou seja, modelos baseados em tipos funcionais (WOODWARD; KELLY, 1997). Neles, a vegetação é previamente classificada em classes, de acordo com a morfologia, biogeografia e/ou fenologia, sendo considerados limites bioclimáticos – como temperatura mínima e máxima (BONAN et al., 2002; BOX, 1996; SITCH et al., 2003) – para indicar sua presença (PRENTICE et al., 2007). Essa classificação geralmente considera entre 5 e 20 *PFTs*, como *boreal needle-leaved summergreen forest* e *temperate broad-leaved evergreen forest* (KATTGE et al., 2011). Nesse cenário, a Floresta Amazônica é comumente representada por dois tipos funcionais: *tropical broad-leaved evergreen forest* e *tropical broad-leaved raingreen forest* (HARRISON et al., 2010; SITCH et al., 2003).

Uma das principais críticas direcionadas a essa categoria de modelos é a forte simplificação feita da diversidade de estratégias de vida vegetais, com poucos tipos funcionais representando mais de 300.000 espécies de plantas catalogadas (KATTGE et al., 2011; KREFT; JETZ, 2007). Além disso, assume-se respostas iguais para indivíduos pertencentes a um tipo funcional em questão; e determina-se *a priori* valores fixos – espacial e temporalmente – para os parâmetros utilizados nas formulações dos processos fisiológicos (PRENTICE et al., 2007), como a taxa máxima de carboxilação da rubisco.

Com o intuito de melhor representar a variação existente nesses parâmetros essenciais (e aprimorar a simulação da diversidade vegetal), surgiu uma nova classe de modelos vegetacionais, que propõe a utilização de atributos variantes – como o *Jena Diversity-Dynamic Global Vegetation Model (JeDi-DGVM)* (PAVLICK et al., 2013). Gera-se, assim, um grande número de estratégias de vida de plantas, conceito que substitui o de *PFT* (VAN BODEGOM; DOUMA; VERHEIJEN, 2013).

Dessa forma, ao considerar a capacidade potencial que o efeito de fertilização tem de mitigar os efeitos das mudanças climáticas, em conjunto com a implementação de novas abordagens pelos modelos vegetacionais, torna-se possível uma representação mais fidedigna das relações ecológicas existentes e também averiguar como novas condições ambientais poderiam afetar a diversidade funcional, as estratégias de sobrevivência, as dinâmicas ecossistêmicas, os fluxos biogeoquímicos e, também, a riqueza funcional.

2 OBJETIVOS

O objetivo dessa dissertação reside em verificar como o aumento de CO₂ atmosférico poderia alterar a funcionalidade dos processos de assimilação de carbono em florestas tropicais, sobretudo a Amazônica. Neste sentido, são formuladas as seguintes questões científicas e respectivas hipóteses.

1. Quais serão os impactos do aumento da concentração atmosférica de CO₂ para a produtividade primária e eficiência do uso da água da Floresta Amazônica?
 - Espera-se que, com o incremento de CO₂ atmosférico, haverá aumento da produtividade e maior eficiência no uso da água, decorrente de menor atividade estomática.
2. Em uma perspectiva ecossistêmica, quais mudanças serão observadas na distribuição de atributos funcionais relacionados à produtividade e eficiência no uso da água?
 - Espera-se que o aumento de dióxido de carbono modificará a distribuição dos atributos variantes v_{cmax} e g_1 nas comunidades, gerando uma redução em ambos, uma vez que essa condição é associada à maior eficiência no processo fotossintético e no uso da água.
3. Haverá mudança nos padrões de riqueza funcional das plantas?
 - Espera-se que ocorra uma redução nos padrões gerados de riqueza funcional, decorrente do melhor desempenho de determinadas estratégias em detrimento de outras, dado que o número de estratégias que podem beneficiar-se de eCO₂ é um subconjunto das estratégias atualmente existentes em uma comunidade.

Além dessas questões científicas, entende-se que a adoção de um modelo baseado em atributos funcionais variantes, que simule um número superior de estratégias de vida, melhorará a performance do modelo em simular fluxos biogeoquímicos e possibilitará melhor representação da diversidade funcional.

3 REFERENCIAL TEÓRICO

O *carbon sink* terrestre – ou seja, a absorção pelos ecossistemas terrestres do carbono extra emitido por ações humanas para a atmosfera – deve-se, em grande parte, aos ecossistemas tropicais (BRIENEN et al., 2015); e, de acordo com Pan et al. (2011) e Phillips et al. (2009), os mesmos capturaram entre 0.42 e 0.65 *PgC/ano* no período 1990-2007 – cerca de 25% do sequestro terrestre residual de CO₂. Entretanto, também se associam a 8% das emissões globais, através do desmatamento (LE QUÉRÉ et al., 2014).

Acredita-se que as florestas tropicais serão um dos ecossistemas mais vulneráveis e propensos a alterações estruturais, por serem evolutivamente associadas a ambientes com pequenas variações intra-anuais de temperatura e regimes de precipitação regulares e intensos (COX et al., 2000; HUNTINGFORD et al., 2004; MARENGO et al., 2010). Mudanças severas nessas variáveis poderiam modificar, portanto, o equilíbrio desses ecossistemas e, conseqüentemente, as relações biosfera-atmosfera envolvidas. Nesse sentido, quando considerado o *RCP 8.5*, compilações feitas por distintos modelos climáticos apontam para um aumento da temperatura, nessa região, entre 5 e 7°C até 2100. Para a precipitação, entretanto, há pouca concordância (IPCC, 2013).

A hipótese do *Amazonian Dieback* está diretamente relacionada a essas mudanças, uma vez que a mesma atribui a redução da biomassa florestal ao aumento da temperatura, em consonância com reduções nos índices de precipitação. Nesse sentido, altas temperaturas foliares poderiam repercutir, por exemplo, em um aumento da especificidade da rubisco para fixar O₂ em detrimento de CO₂, conseqüentemente aumentando a fotorrespiração (FARQUHAR et al., 1980; LONG, 1991). Por outro lado, baixos índices pluviométricos aumentam o *VPD* e associam-se a menor disponibilidade hídrica para a vegetação (BETTS et al., 2004; HUNTINGFORD et al., 2008; HUNTINGFORD et al., 2013; SALAZAR; NOBRE; OYAMA, 2007).

O debate acerca dessa hipótese originou-se a partir de resultados de modelagem obtidos por White, Cannell e Friend (1999) – através de simulações feitas pelo modelo *HYBRID-DGVM* (FRIEND et al., 1997; FRIEND; WHITE, 2000) – e popularizou-se com os resultados gerados pelo modelo *HadCM3* (*Hadley Centre Coupled Model, version 3*), quando acoplado aos modelos *HadOCC* e *TRIFFID* (COX et al., 2000). Entretanto, Cox et al., (2013) indicam um risco reduzido do processo de savanização, quando considerado o papel do incremento de CO₂ para a vegetação. O efeito de fertilização, além de estimular a atividade fotossintética, atua

também diminuindo a condutância estomática e as taxas de transpiração, uma vez que os estômatos foliares podem permanecer mais tempo fechados (MEDLYN et al., 2001; MORISON, 1985; SAXE; ELLSWORTH; HEATH, 1998).

Esse mecanismo de resposta repercute, possivelmente, em maior eficiência no uso da água (*WUE = Water use efficiency*), uma vez que a mesma traduz-se em uma redução de água utilizada por unidade de carbono assimilado (BAZZAZ, 1990; EAMUS, 1991; MEDLYN et al., 2001). Essas interações, por sua vez, podem impactar significativamente no clima (especialmente em escala regional e/ou continental), uma vez que afetam o crescimento das plantas, o *status* hídrico do solo e as trocas de massa (sobretudo água) e energia entre a vegetação e a atmosfera (ARAGÃO, 2012; FIELD; JACKSON; MOONEY, 1995; LEUZINGER; KÖRNER, 2007; MORGAN et al., 2004). Em um primeiro momento, portanto, o efeito de fertilização poderia conferir à vegetação maior resiliência aos efeitos da seca, por promover maior *WUE* e/ou aumentar a *GPP* (CERNUSAK et al., 2013; CURTIS; WANG, 1998; NORBY et al., 2005).

Modelos que parametrizam essas interações, diferentemente do *HadCM3-TRIFFID*, indicam pouca ou nenhuma perda de cobertura florestal e/ou biomassa nesses ecossistemas, caso o efeito de fertilização por CO₂ opere da maneira teorizada ou observada em ecossistemas temperados (e sem considerar outras limitações, como a falta de nutrientes) (COX et al., 2013; HUNTINGFORD et al., 2013).

3.1. Modelos da Biosfera Terrestre

Apesar de a abordagem de *PFTs* ser capaz de demonstrar consistentemente os fluxos biogeoquímicos (LUCHE et al., 2002) e de capturar certa variação dos atributos em escala global (KATTGE et al., 2011), o uso de parâmetros fixos traz sérias limitações, uma vez que contrasta com a variação sistemática observada nos diferentes ambientes (de acordo com o gradiente ambiental e geográfico) e ignora a potencial plasticidade fenotípica da vegetação (ACKERLY; CORNWELL, 2007; FRESCHET et al., 2011; ORDOÑEZ et al., 2009; VAN BODEGOM et al., 2012; VERHEIJEN et al., 2013; WESTOBY et al., 2002). Acaba-se, assim, desconsiderando-se características ambientais locais e impossibilitando processos de adaptação das comunidades (PRENTICE et al., 2007; VERHEIJEN et al., 2013).

Para Alton (2011) e Groenendijk et al. (2011), esses modelos não simulam suficientemente bem a variabilidade de parâmetros vegetacionais associados ao ciclo de carbono e, segundo Purves e Pacala (2008), podem superestimar os efeitos negativos das

mudanças climáticas ao ignorar possíveis mudanças na composição ecossistêmica, devido à maior adequabilidade de determinadas espécies às novas condições.

Ainda segundo Kattge et al. (2011), Reich, Wright e Lusk (2007) e Wright et al. (2005), a variabilidade de atributos funcionais importantes pode ser maior dentro de um *PFT* do que entre *PFTs* distintos. E mesmo com alguns *DGVMS* (*Dynamic Global Vegetation Models*) possibilitando certa evolução da distribuição dos *PFTs* em resposta a mudanças ambientais, ainda existem diversas lacunas associadas a essa abordagem (HARRISON et al., 2010).

Ao considerar que as espécies podem adaptar-se aos ambientes através de mudanças nos atributos funcionais e que estas influenciam o funcionamento dos ecossistemas (DÍAZ et al., 2004; LAVOREL; GARNIER, 2002), a implementação de variabilidade nas respostas desses *traits* possibilita aprimorar a simulação de processos adaptativos e a verificação de possíveis *feedbacks* entre as plantas e a atmosfera.

A desconsideração da diversidade funcional surge, assim, como um dos principais motivos para acreditar que a resiliência dos sistemas naturais – especialmente os tropicais, por serem ecossistemas hiperdiversos – seja subestimada (HUNTINGFORD et al., 2013; MALHI et al., 2009; RAMMIG et al., 2010; SAKSCHEWSKI et al., 2016). Nesse sentido, uma menção bastante utilizada acerca da riqueza funcional remete à Tilman (2001), que a define como a “extensão das diferenças funcionais entre as espécies de uma comunidade”, sendo um atributo funcional qualquer aspecto mensurável de um organismo que reflita sua atuação e interação com outros organismos e ambiente (LEFCHECK, 2014), relacionado também ao *fitness* individual (BRADSHAW, 1987).

Diversos modelos visaram aprimorar a representação das respostas dos ecossistemas a mudanças ambientais globais, sendo o principal foco baseado na consideração de atributos funcionais significativos para essas dinâmicas (HARRISON et al., 2010; KATTGE et al., 2009; REICH; WRIGHT; LUSK, 2007; VERHEIJEN et al., 2013; WRIGHT et al., 2005). Entretanto, à medida que projeções apontam para condições climáticas sem precedentes, o uso de tais relações pode ser limitado para representar ecossistemas e comunidades também sem precedentes (JACKSON; WILLIAMS, 2004; WILLIAMS; JACKSON, 2007).

3.2. Experimentos FACE

Por não existir evidência objetiva, controlada e sistemática do papel do efeito de fertilização em nível ecossistêmico, as conclusões feitas pelos modelos vegetacionais acabam tornando-se, em grande parte, especulativas (HICKLER et al., 2008). Os experimentos com a

tecnologia *FACE* (*Free Air CO₂ Enrichment*) surgiram com o intuito de reduzir essa lacuna e como o método mais direto para avaliar essas respostas, uma vez que permitem simulações em situações distintas da atual (LAPOLA; NORBY, 2014).

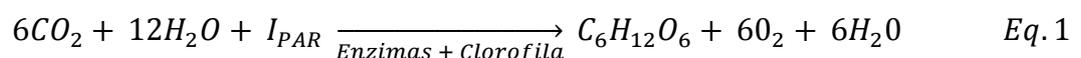
Esses experimentos já foram implementados em florestas temperadas – *e.g.*, *DukeFACE* (HENDREY et al., 1999), *ORNL-FACE* (NORBY et al., 2002) e *POP-EUROFACE* (LIBERLOO et al., 2009). Porém, a extrapolação desses resultados para os trópicos é limitada quando considerada a distinção entre esses ecossistemas, especialmente em termos de sinergia do efeito de fertilização com a temperatura (mais forte nos trópicos) e das diferenças intrínsecas entre eles, como estrutura florestal, composição e diversidade de espécies, solo e disponibilidade de nutrientes (HICKLER et al., 2008). Apesar do desenvolvimento recente de um experimento similar na Austrália – *EucFACE* (ELLSWORTH et al., 2017) –, sua extrapolação também se mostra restrita, dado que a área de estudo caracteriza-se pela baixa diversidade biológica e de clima não propriamente tropical.

O *AmazonFACE*, experimento ao qual essa dissertação está vinculada, é o primeiro com essa tecnologia a ser desenvolvido em uma floresta tropical, primária e hiperdiversa (LAPOLA; NORBY, 2014). Ele tem como premissa a forte interação entre a componente experimental de campo e a modelagem ecossistêmica, visando à otimização da obtenção de resultados (dado que esta pode guiar os esforços de pesquisa ao prover hipóteses primárias), além de extrapolar espacialmente e temporalmente os resultados obtidos no experimento de campo (CERNUSAK et al., 2013; NORBY et al., 2010).

3.3. Processos fisiológicos

3.3.1. Fotossíntese

A fotossíntese é o processo que transforma a energia proveniente da radiação solar (radiação incidente fotossinteticamente ativa – I_{PAR}) em energia disponível para a vegetação, na forma de carboidratos. Esse fenômeno ocorre nos cloroplastos – que contêm pigmentos fotossintetizantes e localizam-se nas células do mesófilo das folhas – e pode ser assim representado (RAVEN; EICHHORN; EVERT, 2014):



O processo fotossintético é dividido em duas fases: (i) dependente de luz/fotoquímica e (ii) independente de luz/bioquímica (KERBAUY, 2008). Durante a primeira fase, em plantas superiores, a energia luminosa absorvida pela clorofila é convertida em ATP e NADPH; e na bioquímica, ocorrem reações enzimáticas de fixação de dióxido de carbono e de síntese de

carboidratos (KERBAUY, 2008). Um outro processo passível de ocorrer é a fotorrespiração: quando é fixado O₂ no lugar de CO₂ (RAVEN; EICHHORN; EVERT, 2014). Esse fenômeno ocorre, por exemplo, quando a concentração de oxigênio no interior dos estômatos é elevada (*e.g.*, durante períodos de seca) (LAPOLA, 2007).

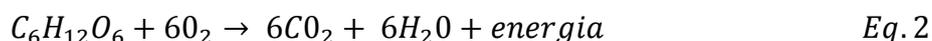
Farquhar, Von Caemmerer e Berry (1980) utilizaram essa classificação funcional para desenvolver um modelo, denominado *FvCB*, capaz de representar esses processos matematicamente. Ele é amplamente utilizado como base por diversos modelos vegetacionais (FRIEND et al., 1997; LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009; SITCH et al., 2003) e fundamenta-se na taxa fotossintética bruta a nível foliar dependente da atividade da rubisco (ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase), do transporte de elétrons e da radiação fotossinteticamente ativa (FARQUHAR; VON CAEMMERER; BERRY, 1980). Para mais informações a respeito das formulações utilizadas, vide anexo 9.1.

A taxa máxima de carboxilação da rubisco (v_{cmax}) é um dos parâmetros centrais desse modelo, e análises de sensibilidade demonstraram que ele foi responsável por uma incerteza de ~ 30 PgC/ano na variação global simulada de *GPP* (BONAN et al., 2011). Essa taxa também pode influenciar diretamente outros fluxos biogeoquímicos – como *NPP* (ROGERS, 2014) –, uma vez que diversos modelos utilizam esse atributo para estimar a respiração autotrófica (BIOME-BGC, 2010; KNORR, 2000; KUCHARIK et al., 2000; SITCH et al., 2003). Logo, evidencia-se a importância de sua correta representação (ROGERS, 2014).

Ainda segundo Rogers (2014), em estudo que visava investigar a derivação de valores de v_{cmax} utilizados para representar os diferentes *PFTs* nos *ESMs*, diversos modelos utilizam um mesmo valor para caracterizar uma série de tipos funcionais. Também existe uma variação significativa entre eles, quando considerados diferentes modelos e um tipo funcional em questão. O mesmo autor ainda cita a necessidade de limitar as estimativas referentes a esse *trait* para cada *PFT*, com o intuito de minimizar as incertezas em outros *outputs* (ALTON, 2011; KATTGE et al., 2009; WANG et al., 2012; ZIEHN et al., 2011); e que isso é particularmente importante em biomas que dominam os fluxos de carbono global, naqueles mal representados pelos modelos e nos especificamente vulneráveis às mudanças climáticas, como os tropicais. Por fim, Beerling e Quick (1995), Kattge et al. (2009) e Wullschleger (1993) também citam o fato de as estimativas e amplitudes possíveis de valores de v_{cmax} variarem significativamente dentro, inclusive, de um tipo funcional.

3.3.2. *Respiração autotrófica*

A respiração é um processo de liberação de energia, decorrente da quebra de moléculas de glicose. Ela inicia-se no citoplasma e encerra-se nas mitocôndrias – sendo dividida em três etapas principais: glicólise, ciclo de Krebs e cadeia de transporte de elétrons –, e pode ser expressa através da seguinte forma (RAVEN; EICHHORN; EVERT, 2014):



A glicólise caracteriza-se pela degradação parcial da glicose e formação de ácido pirúvico ($C_3H_4O_3$), com liberação de H_2 (hidrogênio), H_2O e energia. No ciclo de Krebs, o piruvato perde CO_2 , formando acetilCoA. Esse composto sofre reações e, no final, grande parte da energia até então armazenada é transferida para moléculas de ATP, NAD e FAD, com as duas últimas sendo reduzidas a $NADH+H^+$ e $FADH_2$. Além da geração de energia, o ciclo de Krebs produz compostos redutores para a cadeia de transporte de elétrons e esqueletos de carbono para o metabolismo celular em geral. Na cadeia de transporte de elétrons, a energia produzida será utilizada para a produção de ATP. Por fim, a energia contida nessas moléculas poderá ser direcionada para crescimento, transporte ativo e demais processos metabólicos (RAVEN; EICHHORN; EVERT, 2014; KERBAUY, 2008).

Para Cannell e Thornley (2000) o processo respiratório é mal representado pelos modelos vegetacionais. Pouco se sabe, também, como ele será influenciado pelo aumento de CO_2 atmosférico nas florestas tropicais (CERNUSAK et al., 2013; MEDLYN et al., 2016). O aumento da temperatura associado a esse acréscimo, por exemplo, pode repercutir em uma elevação das taxas de respiração para manutenção (R_m) (CLARK; CLARK; OBERBAUER, 2010; LEAKEY et al., 2009). Entretanto, tais respostas podem ser modificadas por processos de aclimação, de forma que as taxas de R_m sejam pouco afetadas por uma mudança gradual nos regimes de temperatura (ATKIN et al., 2005).

Para implementar esse processo no *PVM2*, Lapola, Oyama e Nobre (2009) utilizaram abordagem semelhante à do modelo *Simple TRIFFID* (HUNTINGFORD; COX; LENTON, 2000), onde a respiração autotrófica (R_A) foi repartida em respiração para crescimento (R_G) e manutenção (R_M).

3.3.3. *Condutância estomática*

Os estômatos são microporos localizados na superfície foliar, através dos quais ocorre a difusão de gases entre o interior da planta e a atmosfera (RAVEN; EICHHORN; EVERT, 2014). A sensibilidade ao CO_2 é uma propriedade intrínseca das células-guarda (células

epidérmicas responsáveis pela abertura e fechamento do ostíolo), que respondem à concentração intercelular e da superfície foliar de dióxido de carbono (KERBAUY, 2008). Assim, a abertura dos estômatos é determinada pela pressão de turgor, mediada pela concentração de íons e solutos orgânicos (KERBAUY, 2008).

Diversos componentes governam as respostas dos estômatos a estímulos ambientais (MESSINGER; BUCKLEY; MOTT, 2006). Assume-se que, a curto prazo, a abertura estomática diminui sob altas concentrações de CO₂ e, a longo prazo, decréscimos na condutância e na abertura estomática podem ser causados por mudanças na densidade de estômatos ou na porcentagem de células epidérmicas que são de fato células-guarda (AINSWORTH; ROGERS, 2007). Entretanto, apesar dos impactos do aumento de CO₂ serem bem compreendidos e quantificados na escala foliar, ainda é incerto como esses serão traduzidos em mudanças nos ecossistemas (DE KAUWE et al., 2013).

Nesse sentido, o uso de modelos empíricos de condutância é amplamente difundido, especialmente por sua simplicidade e facilidade com que seus parâmetros são estimados através de bases de dados (MEDLYN et al., 2011). Entretanto, para esses autores, essa simplicidade nem sempre é vantajosa, uma vez que sua abordagem faz com que careçam de contextualização ecológica. Logo, existe uma lacuna acerca de como esses parâmetros variam entre as espécies ou de como eles aclimatam de acordo com o clima, por exemplo. Nesse sentido, acaba-se assumindo valores constantes para espécies com mesma estratégia (por exemplo, C₃) (KRINNER et al., 2005; LAW; KOWALCZYK; WANG, 2006; SITCH et al., 2003).

Outra abordagem utilizada é a teoria do comportamento estomático ótimo (COWAN; FARQUHAR, 1977), que considera que os estômatos atuam visando maximizar o ganho de carbono e minimizar a perda de água. Segundo Medlyn et al. (2011), o comportamento estomático ótimo estaria então associado a minimizar a soma integrada de:

$$E - \lambda A \qquad \text{Eq. 3}$$

Onde λ ($\text{molH}_2\text{O/molCO}_2$) representa a perda de água associada à captura de carbono; E ($\text{molH}_2\text{O/m}^2/\text{s}$), a transpiração; e A ($\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$), a assimilação.

Porém, a dificuldade de parametrização (λ é dificilmente estimado e existem dúvidas acerca da escala temporal em que permanece constante) e de capturar a resposta estomática à concentração de CO₂ limitam a aplicação dessa teoria (MEDLYN et al., 2011). Portanto, apesar de diversas tentativas de implementação (ARNETH et al., 2002; HARI et al., 1986; KATUL; PALMROTH; OREN, 2009; LLOYD, 1991), e de usos ocasionais na literatura (KLEIDON, 2004; LLOYD; SHIBISTOVA; ZOLOTOUKHINE, 2002; MERCADO et al., 2009;

SCHYMANSKI et al., 2007; VAN DER TOL et al., 2007), sua aplicação ainda é restrita (MEDLYN et al., 2011).

Dois modelos empíricos muito utilizados são o de Ball, Woodrow e Berry (1987) e o de Leuning (1995). O primeiro baseia-se na observação de que a condutância é fortemente correlacionada com a taxa de assimilação (WONG; COWAN; FARQUHAR, 1979); enquanto no segundo foi incorporada uma dependência ao VPD , *proxy* da transpiração (Leuning, 1995).

Além da parametrização para a escala foliar e o escalonamento serem relativamente simples, ambos capturam relativamente bem o comportamento estomático. De forma geral, a maior crítica feita a ambos reside no fato de eles terem sido desenvolvidos através de observações experimentais e não pelo entendimento mecanístico, o que pode dificultar e limitar sua aplicação em situações sem precedentes e a previsão e interpretação de diferenças nos parâmetros (MEDLYN et al., 2011). Na ausência dessa base teórica, eles são considerados constantes ou ajustados para combinar com observações em larga escala (COX, 2001; OLESON et al., 2004).

Medlyn et al. (2011) desenvolveram um modelo unificado, assim denominado por apresentar a mesma forma conceitual dos modelos empíricos, mas ser derivado da teoria do comportamento estomático ótimo. Através dessa formulação, esses autores obtiveram relação linear próxima entre g_s e a combinação dos termos $A/(C_a\sqrt{VPD})$. G_1 e g_0 são obtidos através de regressões lineares, sendo g_1 o principal causador de variações na curva do gráfico – também dependente, em menor escala, da amplitude do VPD (figura 1).

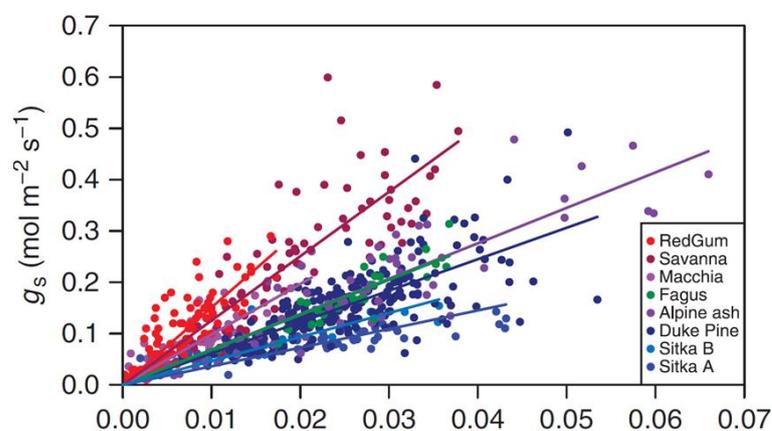


Figura 1: Visualização do modelo estomático unificado ajustado a oito bases de dados de ecossistemas florestais contrastantes. Símbolos azuis representam dados relativos a coníferas; verdes, a angiospermas decíduas; e vermelhos e roxos, de florestas sempre-verdes de folhas largas. Fonte: Medlyn et al. (2011).

O parâmetro g_1 é proporcional à combinação dos termos $\sqrt{\Gamma x \lambda}$, aumentando com o custo de água por carbono assimilado (λ) e com Γ (ponto de compensação da fotorrespiração,

i.e., quando a taxa fotossintética iguala-se à respiratória, e a captação líquida de dióxido de carbono é nula (MEDLYN et al., 2011). Devido à relação direta entre Γ e temperatura (BERNACCHI et al., 2001), esse modelo assume mesmo comportamento para g_1 e, considerando a dificuldade de estimar λ e a estrutura conceitual do mesmo, esse atributo é utilizado como *proxy* de λ .

Segundo Lin et al. (2015), essa formulação assume que altos valores de λ indicam uma transpiração custosa em termos de absorção de carbono, sugerindo que a planta terá uma estratégia conservativa em relação ao seu gasto de água. De acordo com Medlyn et al. (2011), existem duas principais fontes de variação associadas a esse parâmetro: (i) as distintas estratégias de uso da água e (ii) os efeitos da baixa umidade local do solo.

3.3.4. Eficiência no uso da água

A resposta das plantas a alterações no clima dependerá de sua habilidade de utilizar água e recursos eficientemente (BATTIPAGLIA et al., 2013). Porém, existem incertezas acerca dos processos envolvidos, dos limites ambientais que controlam tais respostas (AINSWORTH; LONG, 2005; HERRICK; MAHERALI; THOMAS, 2004; KEEL; SIEGWOLF; KORNER, 2006; WULLSCHLEGER; TSCHAPLINSKI; NORBY, 2002) e, conseqüentemente, em como elas repercutirão na eficiência do uso da água a longo prazo – traduzida como a quantia de carbono adquirida por unidade de água perdida (AINSWORTH; ROGERS, 2007; GAGEN et al., 2011) (eq. 4).

$$WUE = \frac{A}{E} \quad \text{Eq. 4}$$

Onde A ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; eq. 14) representa a taxa de assimilação; E ($\text{molH}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$; eq. 22) a transpiração, calculada em função de g_s (eq. 20), VPD (anexo 9.1: eq. 28) e p (Pa), a pressão atmosférica.

Apesar de evidências sugerindo que a condutância estomática de diversas espécies lenhosas apresenta menor sensibilidade a uma atmosfera enriquecida (KÖRNER; WURTH, 1996; LOVELOCK et al., 1999; SAXE; ELLSWORTH; HEATH, 1998), assume-se que o aumento de CO_2 levará à redução da condutância estomática e das taxas de transpiração (FIELD; JACKSON; MOONEY, 1995; SAXE; ELLSWORTH; HEATH, 1998). E, se esse declínio ocorrer simultaneamente ao aumento das taxas de assimilação, o mecanismo para evitar perda de água resultará em maior eficiência no uso desta (BATTIPAGLIA et al., 2013).

4 MÉTODOS

4.1. Abordagem e preceitos do CAETÊ

O modelo CAETÊ (*Carbon and Ecosystem Functional-Trait Evaluation Model*) foi parcialmente desenvolvido e aprimorado nessa dissertação. Sua base estrutural advém do CPTEC-PVM (*Potential Vegetation Model*) (OYAMA, 2003), que objetivou verificar a distribuição potencial de biomas. Posteriormente, foi modificado por Lapola, Oyama e Nobre (2009) (gerando o CPTEC-PVM2), para representar a influência de alterações ambientais – como redução da precipitação e acréscimo de dióxido de carbono atmosférico e de temperatura.

A premissa fundamental do CAETÊ afasta-se tanto da dos modelos baseados em tipos funcionais (por pregar a não determinação de parâmetros fixos *a priori* e simular a ocorrência de um número elevado de estratégias de vida) quanto da do PVM2, dado que não objetiva a representação da distribuição de fitofisionomias. O CAETÊ procura verificar a ocorrência de alterações nas configurações dos atributos funcionais variantes (diversidade funcional), nos fluxos biogeoquímicos e na riqueza funcional.

Ao seguir essa abordagem, assume-se que a consideração de um número elevado de PLS gera padrões dos fluxos biogeoquímicos e de diversidade compatíveis com os observados nos sistemas naturais, uma vez que os atributos são correlacionados com a capacidade das plantas de interagir com as condições ambientais (PAVLICK et al., 2013). Dessa forma, certas combinações de atributos (que integram um PLS) seriam frequentes em determinados locais e pouco abundantes/ausentes em outros.

Uma vez que o PVM2 consiste em um modelo de distribuição potencial de biomas e essa dissertação visou à compreensão de como fatores associados à produtividade e eficiência no uso da água responderiam ao acréscimo de dióxido de carbono atmosférico, foram feitas diversas alterações estruturais no código. Cita-se como principais:

- Incorporação de estrutura que possibilitasse a simulação de um número superior de PLS, cada uma com respostas distintas aos atributos considerados;
- Implementação de novas formulações para processos fisiológicos (*e.g.*, fotossíntese, condutância estomática e balanço hídrico);
- Estabelecimento de regras para simular a mortalidade;

- Incorporação de *trade-offs* ecofisiológicos para impedir o surgimento de *PLS* com atributos maximizados artificialmente e de maneira não compatível com o observado nos ecossistemas atuais.

Implementou-se, também, em dissertação desenvolvida concomitantemente a esta, um módulo associado à dinâmica de biomassa (alocação e *turnover* de carbono) (RIUS, em elaboração). A alocação corresponde à porcentagem de *NPP* distribuída aos compartimentos vegetais; e o *turnover*, o tempo de residência do carbono em cada um deles (FOLEY et al., 1996; GALBRAITH et al., 2013).

Apesar de a análise dos processos associados à biomassa não fazer parte do escopo dessa pesquisa, a implementação dos mesmos no modelo foi considerada para gerar os resultados, uma vez que sua ausência limitaria a representação das dinâmicas ecossistêmicas. Enfatiza-se, ainda, que o objeto de estudo dessa dissertação foram as florestas tropicais – com destaque para a Floresta Amazônica –, definidas pela classificação de vegetação do *International Geosphere-Biosphere Program* (LOVELAND; BELWARD, 1997) e pertencentes às latitudes 23.5S/23.5N; e que a presente versão do *CAETÊ* consiste em um modelo de equilíbrio.

Ressalta-se, ainda, que essa dissertação não considerou os impactos de outras variáveis climáticas importantes nas dinâmicas ecossistêmicas, como temperatura e/ou precipitação. Conseqüentemente, não incorpora possíveis *feedbacks* existentes entre essas variáveis e o dióxido de carbono, ou aquelas afetadas por tais, como *VPD*. Apesar de limitar a correta representação das dinâmicas ecossistêmicas, essa abordagem foi adotada devido ao fato de o objetivo central dessa dissertação residir na análise exclusiva dos impactos do CO₂ nas comunidades vegetais.

4.2. Modelagem de atributos funcionais variantes

O uso de atributos funcionais variantes dentro de um modelo vegetacional assemelha-se à abordagem dos modelos *TFS* (*Tropical Forest Simulator*; FYLLAS et al., 2014), *LPJml-FIT* (*Lund-Potsdam-Jena managed Land – flexible individual traits*; SAKSCHEWSKI et al., 2015), *JSBACH-DGVM* (*Joint Scheme for Biosphere-Atmosphere Coupling in Hamburg*; VERHEIJEN et al., 2013) e ao *JeDi* (*Jena Diversity-Dynamic Global Vegetation Model*; PAVLICK et al., 2013), este último considerando 15 parâmetros variantes para definir estratégias de crescimento, como “alocação para reprodução” e “temperatura crítica para o crescimento”.

Assim, foram implementados 8 parâmetros variantes (tabela 1), utilizando-se para definir a amplitude de valores utilizada – isto é, mínimos e máximos – as bases de dados *TRY: Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011) para v_{cmax} ; *Leaf Gas Exchange Database* (LIN et al., 2015) para g_1 (parâmetro associado à condutância estomática); e, para *turnover* e alocação de carbono, Enquist e Niklas (2002); Foley (1996); Hoch, Richter e Körner (2003); Krinner et al. (2005); Kucharik et al. (2000); Malhi et al. (2009); Malhi, Doughty e Galbraith, (2011); Richardson et al. (2013) e Sitch et al. (2003). De maneira geral, as inúmeras combinações possíveis desses oito atributos, geradas aleatoriamente pelo modelo, caracterizam o comportamento ecofisiológico de cada indivíduo, originando diferentes *PLS*.

Enfatiza-se novamente que, apesar de os atributos variantes referentes à alocação e *turnover* não fazerem parte do escopo desse projeto, eles constam na tabela 1, uma vez que foram considerados para a obtenção de resultados.

Tabela 1: Atributos funcionais variantes do *CAETÊ* e respectivos compartimentos vegetais, unidades, amplitude de valores e intervalo de amostragem.

Atributos	Compartimento	Unidade	Amplitude
V_{cmax}		$\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2/\text{s}$	3.0 – 250.0
g_1		$\text{kPa}^{1/2}$	1.6 – 7.1
Alocação	Folhas		5.0 – 91.0
	Raízes finas	%	5.0 – 91.0
	Tecidos lenhosos acima do solo		5.0 – 81.0
<i>Turnover</i>	Folhas		0.083 – 8.3
	Raízes finas	anos	0.083 – 8.3
	Tecidos lenhosos acima do solo		1.0 – 8.3

Esses atributos foram escolhidos como variantes devido, especialmente, ao caráter central que desempenham nos processos de produtividade primária e na regulação hídrica das plantas. Além disso, a representação dos mesmos pelos modelos vegetacionais é fortemente limitada pela escassa literatura existente, muitas vezes decorrente da dificuldade de obtenção dos mesmos.

A alocação é o único parâmetro que considera um intervalo de amostragem e é definido em termos de porcentagem. Assim, a cada compartimento foi atribuída uma amplitude de valores desse atributo – seguindo-se o intervalo de 1.25% –, e a permanência de cada *PLS* no modelo só foi possível quando a combinação do total alocado para seus três compartimentos (raízes finas, tecidos lenhosos e folhas) tiver totalizado 100%. Somente assim essa estratégia de vida foi mantida, podendo então receber valores referentes aos outros atributos.

Com exceção de v_{cmax} , para o qual foi utilizada a frequência de distribuição obtida da base de dados *TRY: Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011) (figura 3) – e desenvolvida uma distribuição beta, frequentemente utilizada para modelar o comportamento de variáveis aleatórias, limitadas por intervalos de tamanhos finitos (GUPTA; NADARAJAH, 2004) – a amostragem dos valores de ocorrência dos demais parâmetros, dentro da amplitude determinada, foi feita uniformemente pelo modelo. Optou-se por essa abordagem, uma vez que almejou-se estabelecer menor restrição à seleção das estratégias amostradas e também pela existência de extensa base de dados com valores coletados *in situ* para v_{cmax} . O mesmo não se aplica aos outros parâmetros, obtidos através de regressões lineares (g_1), por exemplo. Procurou-se assim, com o conjunto de possíveis valores dos parâmetros, criar um banco de dados para todos os atributos considerados.

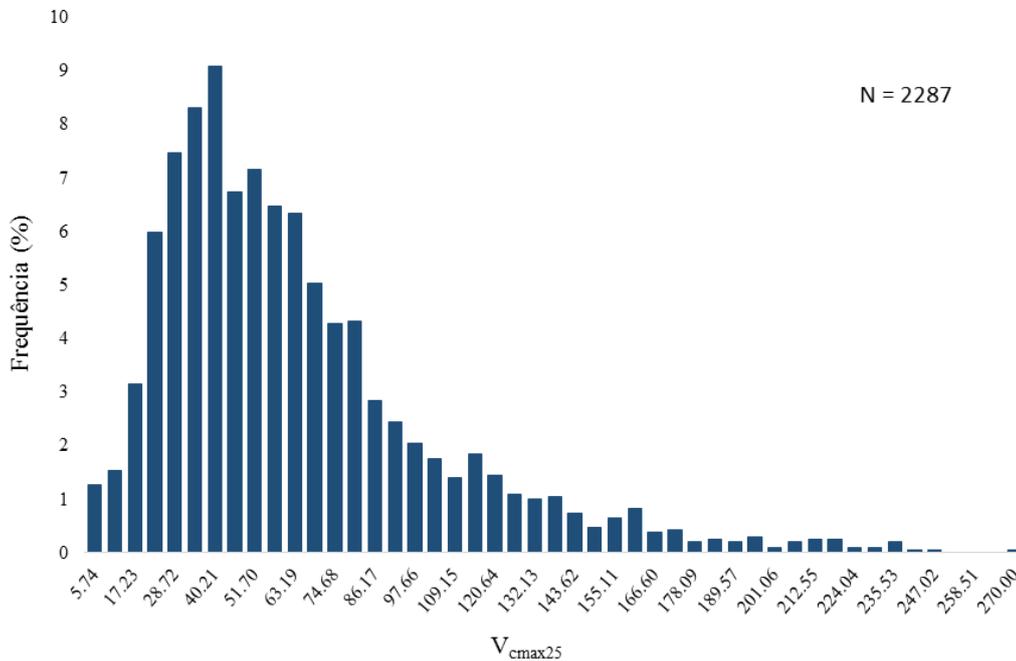


Figura 2: Histograma da distribuição de frequência (%) gerada para o atributo v_{cmax25} ($umol/m^2/s$) através de dados da base *TRY: Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011), para a zona tropical.

4.3. Etapas do desenvolvimento do CAETÊ

Para as simulações do CAETÊ utilizou-se o *cluster* computacional da UNESP, Campus de Rio Claro/SP (disponível em: www.ncc.unesp.br), em parceria desenvolvida junto ao Prof. Dr. Alexandro José Baldassin, do Departamento de Matemática Aplicada, Estatística e Computação.

A resolução do modelo é de $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ (*i. e.*, 1 célula de *grid* representa aproximadamente 2500 km^2 na região tropical); a linguagem computacional, *Fortran* (*Software Force*® 2.0) – mesma utilizada pelo *PVM2*; e o *timestep*, diário.

4.3.1. Dados de entrada

Como *inputs* considerou-se a média climática mensal do período 1980-2010 (temperatura, precipitação, umidade relativa do ar e radiação fotossinteticamente ativa – *PAR*), além da concentração atmosférica de dióxido de carbono, em base anual. Com exceção das concentrações de CO_2 , obtidas através do *National Oceanic and Atmospheric Administration* (*NOAA*) (disponível em: <http://co2now.org/images/stories/data/co2-mlo-monthly-noaa-esrl.pdf>), os demais *inputs* foram derivados da base *WATCH+WFDEI* e fornecidos pelo *ISI-MIP2* (*Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project*) (PIK, 2014; 2015). Para visualizar a distribuição espacial dos diferentes dados de entrada (média anual do período considerado), vide anexo 9.10.

4.3.2. Spin-up

Para a inicialização do modelo, realizou-se um *spin-up* (eq. 5) – implementado para rodar por até 30 mil dias – com o intuito de obter valores estáveis para o carbono estocado nos diferentes compartimentos (kgC/m^2 ; eq. 18). Para isso, utilizou-se o *PVM2* para calcular uma *NPP* potencial (*NPPpot*), referente à produtividade primária líquida média anual do período 1980-2010, porém integrada em uma escala anual:

$$\frac{dc_{i,j}}{dt_x} = \alpha_{i,j} NPP_{pot} - \frac{c_{i,j}}{\tau_{i,j}} \quad \text{Eq. 5}$$

Onde $C_{i,j}$ (kgC/m^2 ; eq. 18) representa a quantidade de carbono em determinado compartimento j em dado momento i ; $\alpha_{i,j}$ (%), a alocação; e $\tau_{i,j}$, o *turnover* (anos). Para atingir essa estabilidade, considerou-se um fator de sensibilidade entre o tempo t_x e t_{x-1} , equivalente a 10%. Isto é, ela foi atingida quando o carbono do tempo t_x/t_{x-1} foi inferior à sensibilidade.

4.3.3. Processos fisiológicos: implementação

De maneira geral, o CAETÊ acopla a fotossíntese e a respiração autotrófica ao modelo de balanço hídrico através do cálculo da resistência estomática do dossel. Esta, por sua vez, é calculada em função das taxas de assimilação e da concentração atmosférica de CO₂ e utilizada para a obtenção das taxas de evapotranspiração e do conteúdo de água no solo, também considerado para a avaliação do processo fotossintético. O sub-modelo de balanço hídrico é baseado em uma única camada homogênea de solo. Para visualizar o fluxograma simplificado do CAETÊ, vide anexo 9.9.

4.3.3.1. Fotossíntese

Como já mencionado, Farquhar, Von Caemmerer e Berry (1980) desenvolveram o modelo mecanístico F_vCB , para espécies C₃, fundamentado na taxa fotossintética bruta a nível foliar (f_1 ; molCO₂/m²/s; eq. 6) dependente da atividade da rubisco (ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase) (J_C ; molCO₂/m²/s; eq. 8), do transporte de elétrons (J_E ; molCO₂/m²/s; eq. 9) e da radiação fotossinteticamente ativa (J_L ; molCO₂/m²/s; eq. 10).

Sua formulação pode ser assim expressa:

$$f_1 = \text{menor raiz de: } k_1 \times J^2 - J(J_P + J_E) + J_P \times J_E = 0 \quad \text{Eq. 6}$$

$$J_P = \text{menor raiz: } k_2 \times J_P^2 - J_P (J_C + J_L) + J_C \times J_L = 0 \quad \text{Eq. 7}$$

$$J_C = V_m \frac{c_i - \Gamma}{c_i + f_2 \left[1 + \left(\frac{k_3}{f_3} \right) \right]} \quad \text{Eq. 8}$$

$$J_E = k_7 \times V_m \quad \text{Eq. 9}$$

$$J_L = k_4 (1 - k_5) I_{PAR} \frac{c_i - \Gamma}{c_i + k_6 \Gamma} \quad \text{Eq. 10}$$

Onde V_m (mol/m²/s; eq. 11) representa a atividade da enzima rubisco; c_i (Pa; anexo 9.1: eq. 18), a pressão parcial exercida pelo CO₂ no interior da folha; Γ , o ponto de compensação da fotorrespiração (Pa; anexo 9.1: eq. 15); f_2 e f_3 , as constantes de Michaelis-Menten para CO₂ e O₂, respectivamente (Pa; anexo 9.1: eq. 16/17); k_n , constantes sumarizadas na tabela 1 (anexo 9.2.); e I_{PAR} , a radiação incidente fotossinteticamente ativa. A taxa máxima de carboxilação da rubisco (v_{cmax} ; mol/m²/s) foi implementada como atributo variante, e é considerada na seguinte formulação:

$$V_m = \frac{V_{cmax} \times k_{18}^{k_{10} (T - k_{11})}}{1 + \exp(k_{19} (T - k_{20}))} \quad Eq. 11$$

A radiação incidente fotossinteticamente ativa (I_{PAR} ; Ein/m^2s ; eq. 12) representa 50% da radiação de onda curta que atinge a superfície (PAR ; Ein/m^2s):

$$I_{PAR} = 0.5 PAR \quad Eq. 12$$

Sendo a fotossíntese a nível foliar multiplicada pelo estresse hídrico (f_5 ; *adimensional*; eq. 13), calculado em função do suprimento potencial para a transpiração (L ; mmH_2O/dia ; anexo 9.1: eq. 22) e da demanda atmosférica para transpiração (D ; mmH_2O/dia ; anexo 9.1: eq. 24) (PAVLICK et al., 2013):

$$f_5 = 1 - \exp(-L/D) \quad Eq. 13$$

Por fim, a taxa de assimilação escalonada para o dossel é representada através da seguinte equação:

$$P = 0.012 \times 31557600 \times f_1 \times f_4^{sun} \times f_4^{shade} \quad Eq. 14$$

Onde 0.012 e 31557600 são fatores de conversão, respectivamente, de $molCO_2$ para kgC e segundos para ano; e f_4^{sun} e f_4^{shade} , o escalonamento da mesma para o dossel, de acordo com a *sun/shade approach* (Lei de Beer – DE PURY; FARQUHAR, 1997; MERCADO et al., 2006).

O modelo não distingue entre sistemas fotossintéticos distintos, sendo considerada somente a via C_3 . Para mais detalhes acerca das formulações utilizadas no módulo da produtividade, vide anexo 9.1.

4.3.3.2. *Respiração autotrófica*

No *CAETÊ*, as modificações nesse processo metabólico visaram contabilizar os custos de manutenção e crescimento de cada compartimento, proporcional ao conteúdo de carbono. Assim, R_A é derivada da formulação desenvolvida por Ryan (1991a, 1991b), onde:

$$R_A = R_g + R_m \quad Eq. 15$$

$$R_m = \sum [nc_j \times C_{i,j_{pot}} \times 27 \exp(0.07T)] \quad Eq. 16$$

$$R_g = 0.25 (C_{i,j_t} - C_{i,j_{t-1}}) \quad Eq. 17$$

A respiração para manutenção (R_M ; eq. 16) baseia-se no conteúdo de nitrogênio e carbono de cada compartimento. Optou-se por essa abordagem devido à R_M associar-se ao reparo e substituição das proteínas nas plantas, e pelo fato de ~60% do N ser utilizado nestas. Considerando que cada tecido possui taxas distintas de N, os compartimentos influenciam as taxas respiratórias de maneira diferenciada. Vale ressaltar que seu suprimento – ou de outros nutrientes – não é considerado fator limitante no modelo. Assim, nc_j representa a razão $N:C$ (KgN/KgC) de cada compartimento j ; $C_{i,j}$, a quantia de carbono em cada PFT/PLS ; T ($^{\circ}C$), a temperatura média anual; e o parâmetro 0.07, um fator de sensibilidade associado à temperatura.

A formulação da respiração de crescimento (R_G ; eq. 17) estipula que a mesma equivale a um quarto do carbono incorporado ao novo tecido – isto é, a diferença entre o conteúdo de carbono no tempo t (C_{i,j_t}) e no tempo $t - 1$ ($C_{i,j_{t-1}}$). Onde, como já mencionado, $C_{i,j}$ (KgC/m^2 ; eq. 18) representa a quantidade de carbono em determinado compartimento, representado por:

$$\frac{dC_{i,j}}{dt} = a_{i,j}NPP - \frac{C_{i,j}}{\tau_{i,j}} \quad Eq. 18$$

Por fim, para o desenvolvimento do código, assumiu-se que:

- Somente o alburno – 5% da biomassa total dos tecidos lenhosos (PAVLICK et al., 2013) – foi considerada parcela viva desse compartimento (RYAN, 1991a);
- Razão $N:C$ de cada compartimento igual a 0.034 (folhas), 0.003 (alburno) e 0.034 KgN/KgC (raízes finas) (LEVIS et al., 2004; SITCH et al., 2003).

4.3.3.3. Condutância estomática

O $PVM2$ calcula a condutância do dossel (g_c ; m/s ; eq. 19) de acordo com a NPP , sendo a resistência – inverso da condutância – utilizada para inferir valores de evapotranspiração.

$$g_c = \frac{(k_{32})(h)(2.64e^{-5})(p)(NPP)}{C_a} \quad Eq. 19$$

Onde C_a é a concentração atmosférica de CO_2 (ppm); k_{32} , parâmetro fixo de valor 9; h , a umidade relativa (*adimensional*); $2.64e^{-5}$, fator de conversão; e p , a pressão atmosférica

(Pa). Com a implementação do modelo desenvolvido por Medlyn et al. (2011), a condutância estomática (g_s ; molH₂O/m²/s; eq. 20) passou a ser calculada da seguinte forma:

$$g_s = g_0 + 1.6 \times \left(1 + \frac{g_1}{\sqrt{VPD}}\right) \times \frac{A}{c_a} \quad \text{Eq. 20}$$

Onde g_0 é a condutância estomática mínima, definida subjetivamente como 0.001 molH₂O/m²/s (DOMINGUES, informação verbal); g_1 , a sensibilidade da condutância à assimilação (kPa^{1/2}); A , a taxa de assimilação (μmol/m²/s); e VPD , o déficit de pressão de vapor na superfície foliar (kPa). Enfatiza-se que, no CAETÊ, esse processo não é escalonado para o dossel, devido à ausência de formulação específica.

4.3.3.4. Eficiência no uso da água

O modelo de Medlyn et al. (2011) também prevê que, sob condições ambientais constantes, o parâmetro g_1 deverá ser inversamente relacionado à eficiência no uso da água (WUE ; molCO₂/molH₂O; eq. 21). Uma vez que as respostas das plantas ao aumento de CO₂ dependerá de sua habilidade de utilizar recursos eficientemente (BATTIPAGLIA et al., 2013), e que essa medida explicita a taxa de captura de carbono assimilado pela quantidade de água perdida por evaporação, torna-se possível uma melhor representação dessa resposta.

Dessa forma, seu cálculo foi implementado no CAETÊ, com o intuito de verificar se o acréscimo atmosférico de dióxido de carbono estaria associado a um aumento na WUE , hipótese levantada nesse projeto e também pressuposto do modelo de de Kauwe et al. (2013), referência para a formulação implementada.

Assim:

$$WUE = \frac{A}{E} \quad \text{Eq. 21}$$

Onde A (μmol/m²/s; eq. 14) representa a taxa de assimilação; e E (molH₂O/m²/s; eq. 22) a transpiração, calculada em função de g_s (eq. 20); VPD (anexo 9.1: eq. 28); e p (Pa), a pressão atmosférica.

$$E = g_s \times \frac{VPD}{p} \quad \text{Eq. 22}$$

4.3.4. Ocupação e representação dos fluxos biogeoquímicos

Apesar da reconhecida importância dos filtros abióticos e bióticos para o direcionamento da composição e dos padrões de diversidade ecológica nos ecossistemas, em distintas escalas espaciais (EMERSON; GILLESPIE, 2008; ZHANG et al., 2013) – com o primeiro atuando na capacidade de estabelecimento e persistência de diferentes combinações de *traits* e fenótipos; e o segundo, especialmente, através de processos competitivos (KRAFT et al. (2015) – o CAETÊ não representa, atualmente, interações de competição ecológica em sua estrutura. Cada estratégia de sobrevivência é modelada individualmente em uma dada célula de *grid*, com seu desempenho (como captação de luz e água) sendo limitado exclusivamente pelas condições ambientais.

Desta forma, optou-se pela abordagem utilizada por Pavlick et al. (2013), que se baseia na hipótese do *biomass-ratio* (GRIME, 1998). Essa hipótese prediz que os efeitos imediatos dos atributos funcionais de uma espécie são proporcionais à contribuição relativa desta à biomassa total da comunidade. Logo, a ocupação fracional de cada *PFT/PLS* (e os fluxos biogeoquímicos associados a cada um) na célula de *grid* será obtida através de sua contribuição relativa à biomassa da comunidade, determinada pela somatória da biomassa de todos os *PFTs/PLS* sobreviventes (*S*):

$$A_{r_{i,j}} = B_i / \sum_{i=1}^S B_{i,j} \quad \text{Eq. 23}$$

Onde B_i (kgC/m^2 ; eq. 24) representa a biomassa total de determinado *PFT/PLS*, isto é, a quantidade de carbono em seus compartimentos em determinado momento, definida como:

$$B_i = \sum C_{i,j} \quad \text{Eq. 24}$$

Logo, agrega-se os fluxos biogeoquímicos a partir da abundância relativa. Por exemplo:

$$NPP_j = \sum (NPP_{i,j} \times A_{r_{i,j}}) \quad \text{Eq. 25}$$

4.3.5. Distribuição de frequência dos atributos funcionais variantes

Para o objetivo 3, referente à verificação da manutenção da configuração funcional dos atributos variantes em questão, foi analisada – para a avaliação da performance e após a aplicação do modelo – o comportamento de distribuição dos mesmos (figura 4). O estudo dessas curvas, diferencial do modelo CAETÊ perante outros modelos também baseados em atributos funcionais variantes, pode fornecer diversas informações a respeito das comunidades. Por

exemplo, como o ambiente influencia o comportamento ecofisiológico das mesmas e possíveis modificações em casos de mudanças ambientais – no caso, acréscimo de dióxido de carbono. Essas respostas podem ser diferenciadas dentro de uma comunidade, com algumas estratégias tornando-se mais adaptadas (e abundantes), e outras extinguindo-se (PAVLICK et al., 2013).

Logo, tais frequências de distribuição podem demonstrar a ocorrência de alterações no formato, média e na amplitude dos parâmetros, indicando maior ou menor flexibilidade das comunidades e ecossistemas (DÍAZ et al., 2007). É importante ressaltar que, apesar de a análise individual do comportamento dos atributos não ser suficiente para avaliar a configuração ecossistêmica, a sinergia existente entre eles e outros processos ambientais relacionados possibilita discussão mais aprofundada acerca de como alterações ambientais poderão repercutir na funcionalidade dos ecossistemas.

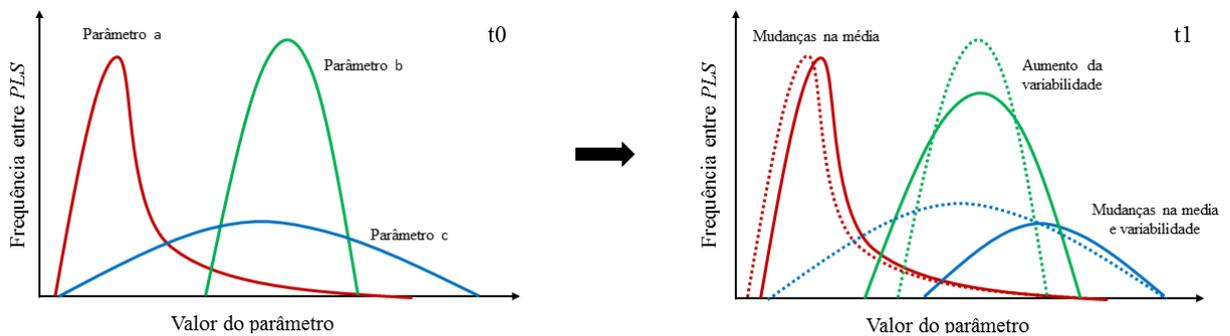


Figura 3: Figura ilustrativa com exemplos de possíveis configurações estruturais que as curvas de distribuição de frequência dos atributos funcionais variantes poderiam apresentar após a simulação e aplicação do modelo *CAETÊ* (linhas pontilhadas). Linhas sólidas representam o comportamento hipotético original dos atributos variantes.

Assim, após a simulação controle (sem CO₂ elevado), utilizou-se a métrica *Community Weighted Mean (CWM)* para escalonar os atributos de cada *PLS* às células de *grid*. Através desta, calculou-se o valor médio dos atributos, ponderado pela abundância relativa das estratégias de vida presentes (DÍAZ et al., 2007). Para Casanoves, Pla e Di Rienzo (2011), a *CWM* é uma boa métrica para representar o valor esperado de um atributo funcional em uma amostra aleatória de uma comunidade, sendo essa abordagem seguida por diversos autores que almejavam compreender o papel dos atributos funcionais nas comunidades vegetais (DÍAZ et al., 2007; GARNIER et al., 2004; LAVOREL et al., 2008).

O parâmetro CWM_z , onde z representa cada atributo variante, é calculado através do número de *PLS* sobreviventes (S) em uma célula de *grid* j ; da abundância relativa ($A_{r_{i,j}}$; eq. 23); e do valor do atributo funcional $z_{i,j}$:

$$CWM_{z,j} = \sum_{i=1}^S A_{r_{i,j}} z_{i,j} \quad Eq.26$$

4.3.6. Versões do CAETÊ

O desenvolvimento do CAETÊ contou com duas etapas centrais. A primeira (*beta*) seguiu os preceitos de um modelo baseado em tipos funcionais, com a implementação de 12 *PFTs* (tabela 2, anexo 9.3.). A segunda é o modelo propriamente dito, com n PLS.

A versão *beta* mostrou-se necessária devido à importância de realizar uma comparação entre uma versão típica de um *DGVM* com uma versão seguindo a nova abordagem de n PLS; e optou-se por desenvolvê-la utilizando valores de parâmetros obtidos de outros *DGVMs* disponíveis ou de literatura pertinente. Para v_{cmax} implementou-se dados do modelo *CLM – Community Land Model* (OLESON et al., 2010; ROGERS, 2014); para g_1 , a base de dados *Leaf Gas Exchange* (LIN et al., 2015); e, para *turnover* e alocação, Enquist e Niklas (2002); Foley (1996); Hoch, Richter e Körner (2003); Krinner et al. (2005); Kucharik et al. (2000); Malhi et al. (2009); Malhi, Doughty e Galbraith (2011); Richardson et al. (2013); Sitch et al. (2003).

4.3.7. Avaliação da sensibilidade do número de PLS amostrados

Assim como para o *JeDi-DGVM* (PAVLICK et al., 2013), uma das hipóteses do CAETÊ reside na ideia de que, ao simular um número suficiente de estratégias de sobrevivência, seriam obtidos padrões biogeoquímicos similares ao verificado na natureza. Acredita-se que isso seria possível através dos *trade-offs* presentes no modelo (tabela 2); pelos valores dos parâmetros; e pelo filtro associado aos habitats, dado que cada local será mais propício à persistência de um determinado PLS.

Os *trade-offs* explícitos relacionam-se aos processos de alocação e *turnover*, determinando custos e benefícios para cada PLS, de acordo com o total de carbono presente em cada compartimento. Existem também aqueles implícitos, como o já presente no modelo fotossintético de Farquhar, Von Caemmerer e Berry (1980), que associa a taxa máxima de carboxilação da rubisco à eficiência fotossintética. Pode-se também citar a relação entre assimilação e taxa respiratória, uma vez que estratégias com maior alocação para tecidos lenhosos, apesar de captarem mais radiação solar e consequente obterem mais energia para a fotossíntese, possuem custo respiratório elevado.

A utilização de *trade-offs* é essencial para o desenvolvimento do modelo, especialmente por impor limites derivados de condições ambientais às estratégias; evitar a perpetuação de estratégias biologicamente inviáveis; e possibilitar a captação de eventuais impactos que as variáveis ambientais teriam nos atributos funcionais.

Por fim, salienta-se que apesar de existirem *trade-offs* associados às raízes, a disponibilidade de O₂ não foi considerada como fator a influenciar sua atividade.

Tabela 2: Atributos variantes/compartimentos considerados pelo CAETÊ e respectivos *trade-offs* associados.

Atributos variantes/compartimento	Trade-offs associados
V _{cmax}	Capacidade fotossintética
G ₁	Eficiência no uso da água
Folhas	Índice de área foliar
	Respiração de manutenção
	Respiração de crescimento
Raízes finas	Suprimento de água para transpiração
	Respiração de manutenção
	Respiração de crescimento
Tecidos lenhosos acima do solo	Obtenção de luz
	Respiração de manutenção
	Respiração de crescimento

Obs: Todos os compartimentos estão associados ao *trade-off* relativo à limitação de alocação de *NPP*, uma vez que a porcentagem dessa para um compartimento dá-se em detrimento da alocação a outros compartimentos.

Para testar o número de estratégias a ser amostrado, o CAETÊ simulou 4 conjuntos distintos (S = 50, 100, 200, 500) – cada um com 10 simulações –, onde cada uma foi iniciada com valores diferentes para os atributos variantes, gerados semi-aleatoriamente. Ou seja, somente a identidade das estratégias de sobrevivência variou de uma simulação para outra. Por conta disso, no final de cada conjunto, fez-se uma média aritmética simples (integração) para obter um valor unificado e facilitar a visualização do desvio-padrão envolvido. O modelo de *PFTs* foi simulado uma única vez, pelo caráter fixo de seus atributos.

Para verificar a associação entre o aumento do número de *PLS* amostrados e menor variação entre os conjuntos de simulações, avaliou-se a curva de estabilização da *NPP* e da *GPP*, para a zona tropical (figuras 6 e 7).

4.3.8. *Mortalidade*

A permanência de uma estratégia em uma célula de *grid* foi condicionada à existência, simultânea, de biomassa nas folhas e nas raízes. Para isso, essa biomassa necessariamente deveria ser superior a 1^{-12} KgC/m^2 . Todas as células de *grid* foram inicializadas com a mesma quantidade de sobreviventes.

5 AVALIAÇÃO DE PERFORMANCE

A validação foi feita preferencialmente para as florestas tropicais (para determinadas análises foi possível somente a consideração da zona tropical), selecionadas a partir da classificação de vegetação do *International Geosphere-Biosphere Program* (LOVELAND; BELWARD, 1997) (figura 4), dentro das latitudes 23.5N/23.5S, por meio do:

- (i) uso da plataforma *I-LAMB* (*International Land Model Benchmarking*) (disponível em: <http://www.ilamb.org/>);
- (ii) correlações entre dados modelados e valores observados *in situ* ou gerados por satélites;
- (iii) comparação quantitativa entre modelos;
- (iv) análise de padrões espaciais, com classes de valores padronizadas para cada variável; e
- (v) análise de histogramas de frequências de distribuição.

As variáveis validadas foram: (1) produtividade primária bruta; (2) produtividade primária líquida; e (3) condutância estomática, sendo a abordagem seguida dependente do *output* considerado. Também foram gerados resultados relativos à riqueza funcional.

Para a validação via *I-LAMB* (*GPP*), considerou-se os resultados advindos dos diversos conjuntos de amostragem, isto é: *beta* (12 *PFTs*) e final (50, 100, 200, 500 *PLS*). Para a *NPP* e g_s , utilizou-se dados referentes à versão *beta* e final (500 *PLS*).

5.1. *Produtividade primária bruta*

A plataforma *I-LAMB*, utilizada para a validação da *GPP*, é um projeto criado para melhorar a performance e, conseqüentemente, reduzir incertezas associadas a processos

terrestres chave. Ele é um *software* livre, que utiliza métricas (*e.g.*, erro quadrático médio e distribuição espacial dos dados através do diagrama de *Taylor*) como critério de avaliação; e possibilita identificar os pontos fortes e fracos do respectivo modelo. Para desenvolver essas análises, foi necessário o uso de dados de referência, que compõem o *benchmark* da plataforma. Para a *GPP*, utilizou-se dados do *MODIS* (*Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer*) (disponível em: <http://www.ntsug.umt.edu/project/mod17#data-product>).

Apesar de o *CAETÊ* ser um modelo de vegetação potencial (*i.e.*, não considerar mudanças associadas ao uso do solo – diferentemente do *MODIS*) e as suas estimativas serem associadas a uma série de incertezas (TURNER et al., 2006) – para a *GPP*, por exemplo, elas residem especialmente nos algoritmos de *inputs* e nos dados climáticos utilizados – esse satélite foi escolhido como *benchmark* para a avaliação de performance por disponibilizar dados de fácil obtenção e em escala global.

A plataforma *I-LAMB* também foi utilizada para comparar o comportamento da *GPP* com o gerado por outros modelos, nomeadamente: *Can-ESM2* (*Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis*), *GISS-E2-H-CC* (*NASA Goddard Institute for Space Studies*) e *MIROC-ESM-CHEM* (*Model for Interdisciplinary Research on Climate*), obtidos através do projeto *CMIP5* (*Coupled Model Intercomparison Project Phase 5*) (disponível em: <https://esgf-node.llnl.gov/search/cmip5/>). Para a seleção dos modelos, foram aplicados os seguintes filtros:

- *Project: CMIP5*
- *Experiment: historical*
- *Time Frequency: monthly (mon)*
- *Ensemble: r1i1p1*
- *Realm: land*

5.2. *Produtividade primária líquida*

Para a *NPP* optou-se também pelo uso de dados do *MODIS*, com os quais se analisou padrões espaciais de ambas as versões, diferenças espaciais considerando a versão beta e final em relação aos dados do *benchmark*. Além disso, utilizando como base Negrón-Juarez et al. (2015), analisou-se o comportamento do *CAETÊ* (versão *beta* e final – 50, 100, 200, 500 *PLS*) perante outros modelos, também pertencentes ao *CMIP5* (vide tabela 4, anexo 9.5. para a relação dos modelos utilizados).

Uma vez que essa análise considera os diversos conjuntos de amostragem definidos para o teste de sensibilidade, possibilita-se, além da visualização do comportamento do *CAETÊ* perante outros modelos, a verificação da evolução dessa variável com o aumento do número de estratégias simuladas.

5.3. Condutância estomática

Considerou-se, para a condutância estomática, registros coletados em campo provenientes das bases de dados: *Leaf Gas Exchange* (LIN et al., 2015); *Global Leaf Robustness and Physiology Database* (NIINEMETS, 2001); *Global Plant Trait Network Database - GLOPNET* (WRIGHT et al., 2005); *Trobit West Africa* (DOMINGUES et al., 2010); *Tropical Plant Traits From Borneo Database* (SWAINE, 2007), sendo as quatro ultimas obtidas através do *TRY: Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011). Dados coletados no local do experimento *AmazonFACE* também foram fornecidos por Domingues (2017, informação pessoal). Através da figura 4, pode-se visualizar as células de *grid* com as coordenadas desses registros (em verde), assim como a representação das florestas tropicais consideradas (em cinza).

Apesar de a condutância não ter o mesmo caráter fisiológico que a *NPP* (isto é, não ser um fluxo propriamente dito, mas uma medida da capacidade das plantas de realizar a difusão de gases entre o interior das mesmas e a atmosfera), essa estratégia de validação foi mantida. Procurou-se, assim, caracterizar o comportamento do modelo para essa variável, diretamente associada à eficiência no uso da água. Nesse sentido, ainda se ressalta que, diferentemente da *NPP*, os dados observados de condutância não possuem frequência temporal definida.

Por fim, uma vez que as bases de dados utilizadas como referência dispõem de um número muito elevado de medições – muitas vezes referentes a mesma coordenada geográfica e/ou célula de *grid* –, optou-se por calcular uma média aritmética simples para os registros pertencente ao mesmo ponto. Para visualizar os valores médios utilizados para a correlação, vide tabela 3 (anexo 9.4.).

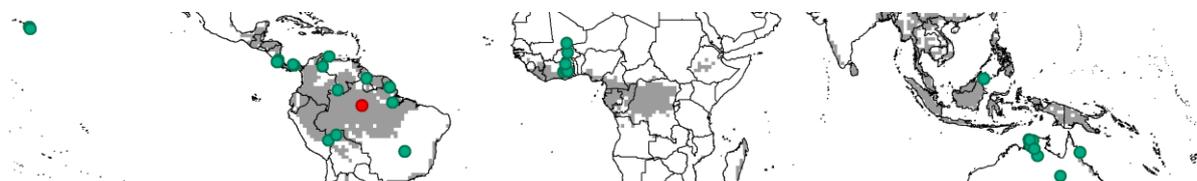


Figura 4: Coordenadas geográficas nas quais foram obtidos os valores de condutância estomática (em verde), com destaque para o experimento *AmazonFACE* (vermelho). Florestas tropicais selecionadas a partir da classificação de vegetação do *International Geosphere-Biosphere Program* (LOVELAND; BELWARD, 1997) constam em cinza.

6 APLICAÇÃO DO MODELO

A aplicação do *CAETÊ* foi feita para a versão final, com 500 *PLS*, em uma concentração atmosférica de 600 *ppm* de CO_2 – valor referente ao incremento que será feito no local pelo experimento *AmazonFace*. Assim, com o intuito de representar a variação obtida entre um contexto de CO_2 elevado e controle, apresenta-se a os padrões de distribuição da diferença obtida entre tais situações, para determinadas variáveis (em porcentagem).

7 RESULTADOS

7.1. Sensibilidade do número de estratégias amostradas

Para avaliar a sensibilidade do modelo ao incremento de *PLS* foram considerados os fluxos de *GPP* e *NPP* modelados para as florestas tropicais (figuras 5 e 6). Pôde-se verificar que a quantidade de estratégias considerada influenciou a estimativa desses fluxos. A versão *beta* gerou os menores valores médios (0.69 e 3.61 $KgC/m^2/ano$ para *NPP* e *GPP*); e a final, próximas a 1.07 (*NPP*) e 4.93 (*GPP*). Apesar de leve redução na versão de 200 *PLS*, nota-se uma tendência de estabilização e uma contínua redução nos desvios-padrões.

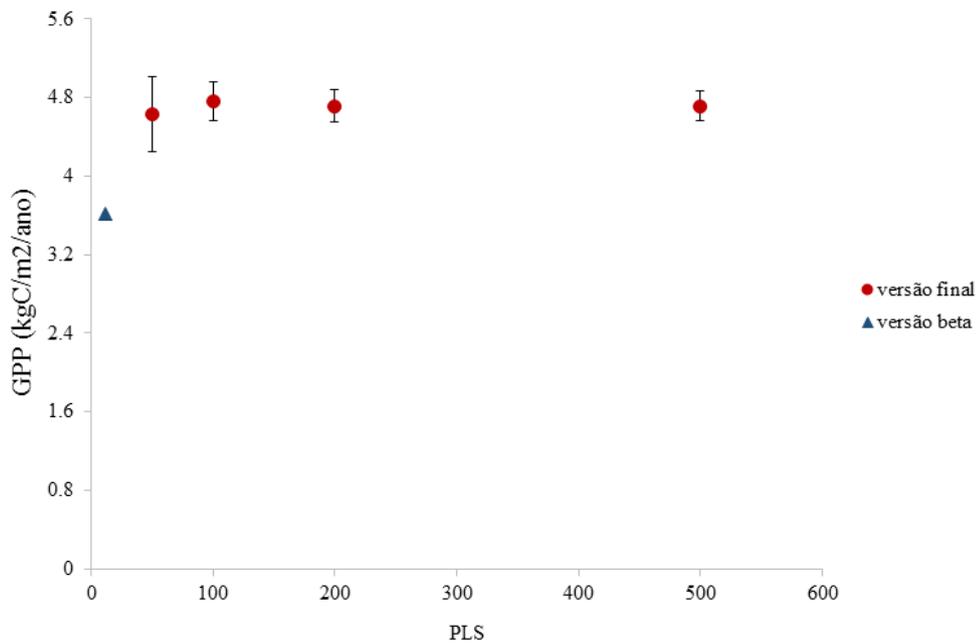


Figura 5: Gráfico de dispersão elaborado com valores médios de produtividade primária bruta (*GPP*; $kgC/m^2/ano$) para as florestas tropicais, simuladas pelo CAETÊ, de acordo com a abordagem *beta* (12 *PFTs*) e final (50, 100, 200, 500 *PLS*).

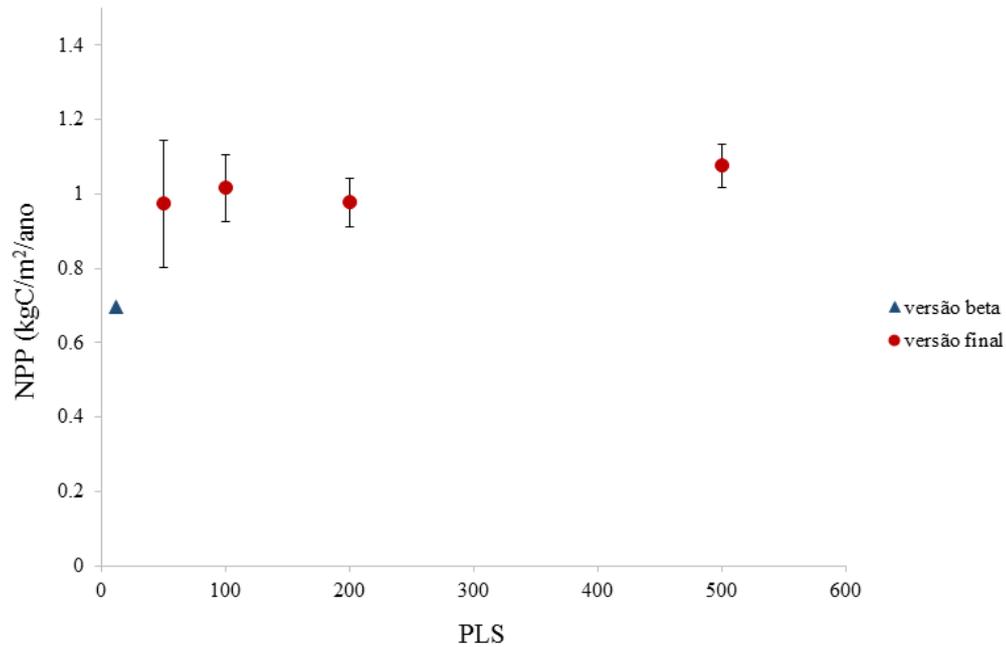


Figura 6: Gráfico de dispersão elaborado com valores médios de produtividade primária líquida (*NPP*; $kgC/m^2/ano$) para as florestas tropicais, simuladas pelo *CAETÊ*, de acordo com a abordagem *beta* (12 *PFTs*) e final (50, 100, 200, 500 *PLS*).

7.2. Produtividade primária bruta

O comportamento do modelo para a *GPP*, em florestas tropicais, foi analisado através do diagrama de *Taylor*, gerado pela plataforma *I-LAMB*. Esse diagrama é uma ferramenta capaz de sumarizar a performance geral de modelos, por meio da consideração do coeficiente de correlação de *Pearson*, do desvio-padrão e da raiz do erro quadrático (métrica que avalia o quanto os dados distanciam-se da curva de melhor ajuste). Para a *GPP* (figura 7), pode-se notar que o modelo com melhor desempenho foi a versão *beta* do *CAETÊ*; e que os distintos conjuntos de amostragem da versão final apresentaram performance similar entre si. Além disso, todas tiveram rendimento melhor aos modelos *CanESM2*, *GISS-E2-H-CC* e *MIROC-ESM-CHEM*.

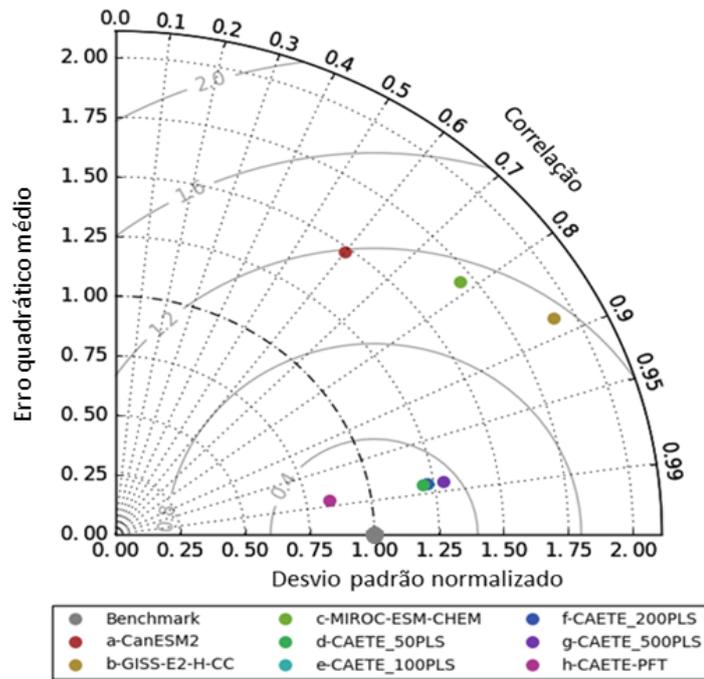


Figura 7: Diagrama de Taylor comparando a produtividade primária bruta (GPP ; $kgC/m^2/ano$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em suas versões *beta* (12 PFTs) e final (50, 100, 200, 500 PLS) e os modelos *CanESM2*, *GISS-E2-H-CC* e *MIROC-ESM-CHEM*, com o benchmark composto por dados do *MODIS (MOD17A)*. Diagrama gerado a partir da plataforma *I-LAMB*.

O padrão espacial da GPP média anual modelada da versão *beta* e final (500 PLS) pode ser verificada através da figura 8. Na região Amazônica, a versão final apresenta valores entre 4.1 e 5.9 $KgC/m^2/ano$ e a de PFTs, entre 3.7 e 4.1 $KgC/m^2/ano$. Os valores médios obtidos para as florestas tropicais foram de 4.9 $KgC/m^2/ano$ (final, com 500 estratégias de sobrevivência); 3.6 $KgC/m^2/ano$, quando considerados os 12 tipos funcionais; e 3.07 $KgC/m^2/ano$, para o benchmark utilizado. As configurações espaciais geradas demonstram que somente a versão baseada em PLS foi capaz de gerar gradientes de produtividade na região Amazônica.

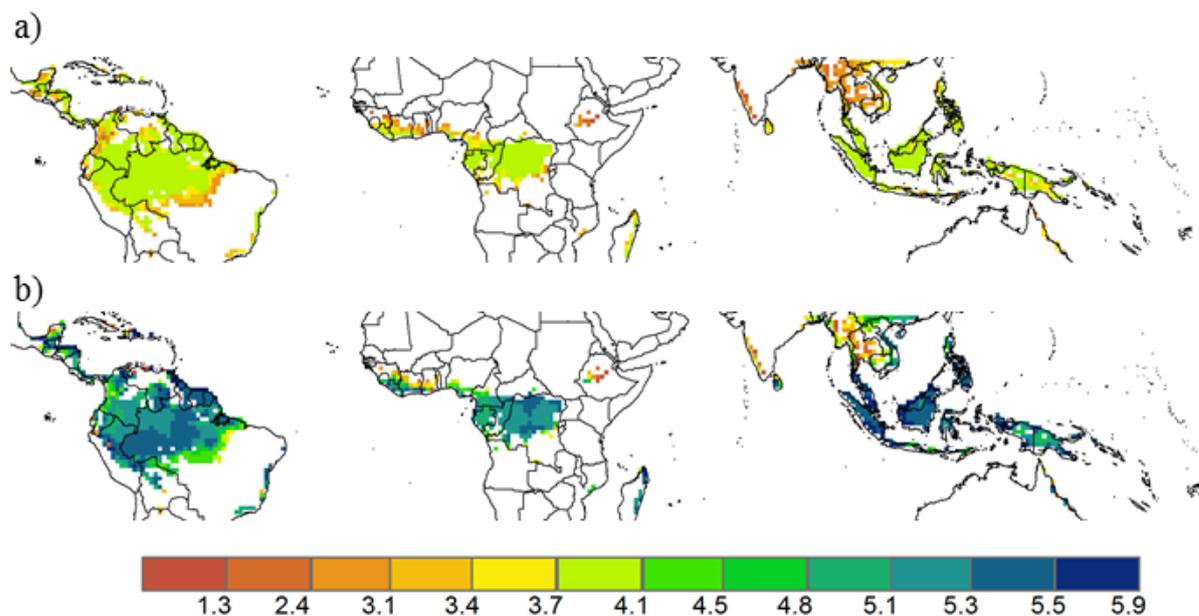


Figura 8: Padrão espacial da produtividade primária bruta (GPP ; $kgC/m^2/ano$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em sua versão (a) *beta* (12 PFTs) e (b) final, com 500 PLS.

Ao comparar a versão *beta* aos dados do MODIS (figura 9), nota-se que a mesma simula taxas inferiores de GPP , especialmente na região andina e parte do sudeste asiático (entre -1.6 e -0.5 $KgC/m^2/ano$). Na Bacia Amazônica, por sua vez, simula taxas majoritariamente superiores, em até 0.8 $KgC/m^2/ano$.

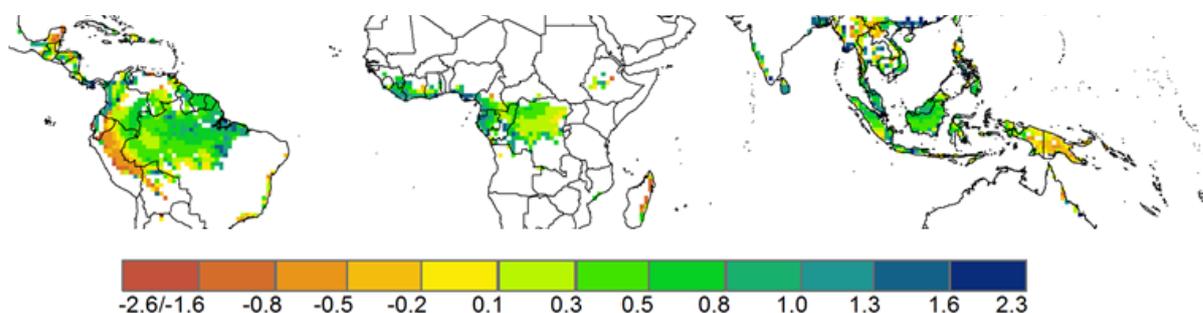


Figura 9: Padrão espacial da diferença simulada para a produtividade primária bruta (GPP ; $kgC/m^2/ano$), em florestas tropicais, quando comparada a versão *beta* com dados do MODIS (MOD17A3).

O mesmo comportamento espacial foi obtido ao comparar a versão final e o *benchmark* (figura 10), porém com está apresentando diferenças superiores às visualizadas na versão de PFTs. Para a Bacia Amazônica, por exemplo, simula fluxos entre $+1.2$ e $+2.3$ $KgC/m^2/ano$; e, para a região Andina, predominantemente entre -0.3 e $+0.5$ $KgC/m^2/ano$.

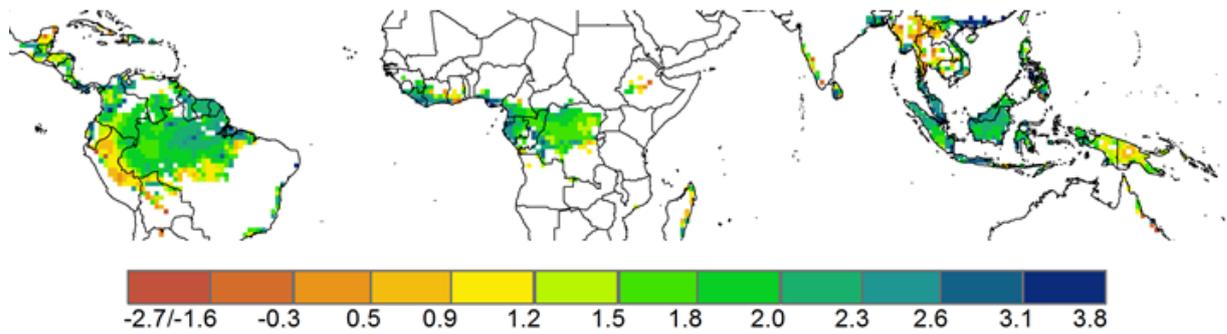


Figura 10: Padrão espacial da diferença simulada para a produtividade primária bruta (GPP ; $kgC/m^2/ano$), em florestas tropicais, quando comparada a versão de 500 *PLS* com dados do *MODIS* (*MOD17A3*).

7.3. Produtividade primária líquida

A figura 11 apresenta a distribuição espacial de NPP ($kgC/m^2/ano$) modelada segundo a versão (a) *beta* e (b) final, com 500 *PLS*. A primeira estima esse fluxo para a região Amazônica, predominantemente, entre 0.5 e 0.76 $KgC/m^2/ano$ (valor médio de 0.69 $KgC/m^2/ano$ nas florestas); a segunda, entre 1.06 e 1.23 $KgC/m^2/ano$ (valor médio de 1.07 $KgC/m^2/ano$); e o satélite *MODIS*, valor médio de 1.01 $KgC/m^2/ano$. Na versão de 500 *PLS*, assim como para a produtividade primária bruta, simulou-se melhor o gradiente de produtividade oeste-leste, frequentemente citado na literatura (ARAGÃO et al., 2009; MALHI et al., 2004). Nela foi também registrado um número maior de classes e de variação entre as florestas tropicais.

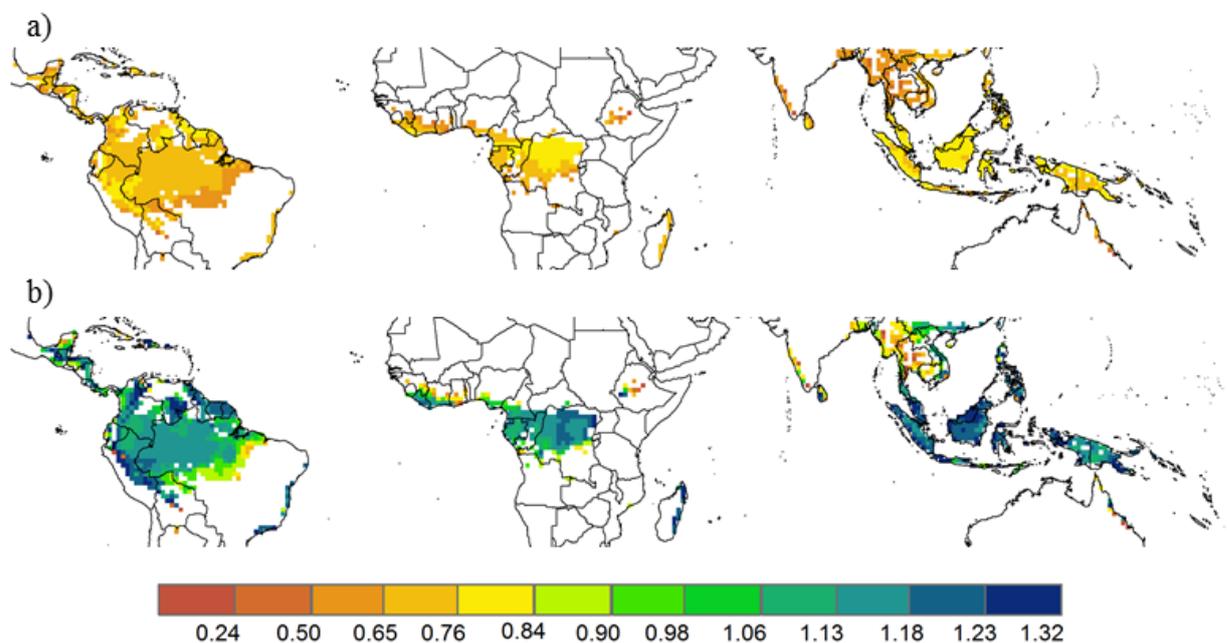


Figura 11: Padrão espacial da produtividade primária líquida (NPP ; $kgC/m^2/ano$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÉ em sua versão (a) *beta* (12 PFTs) e (b) final, com 500 PLS.

As figuras 12 e 13 apresentam as diferenças espaciais simuladas para NPP ($kgC/m^2/ano$) ao comparar as versões *beta* e final aos dados do satélite MODIS. Verifica-se padrões similares aos obtidos para a GPP , com estimativas especialmente inferiores na região andina (entre $-1.5/-1.2 kgC/m^2/ano$ para a *beta* e $-1.4/-1.0 kgC/m^2/ano$ para a final).

Ressalta-se que, na Bacia Amazônica, a versão de PFTs simulou valores inferiores em relação ao *benchmark* (majoritariamente entre -0.55 e -0.04), diferentemente da final, que apresentou valores superiores em até $0.7 kgC/m^2/ano$.

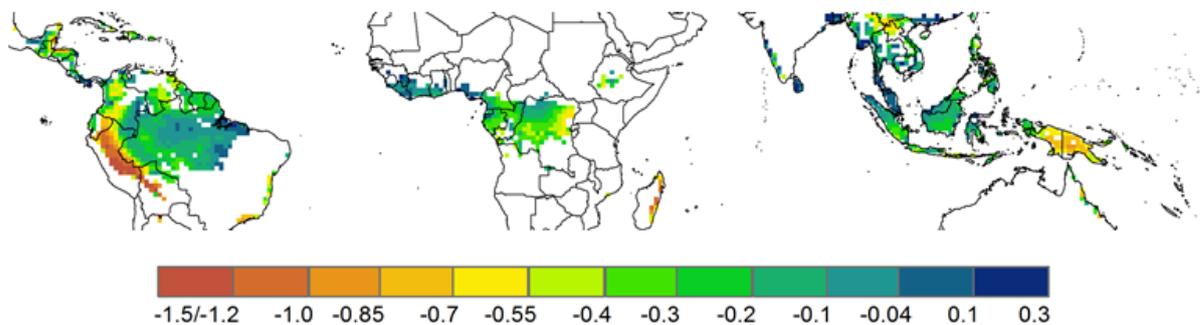


Figura 12: Padrão espacial da diferença simulada para a produtividade primária líquida (NPP ; $kgC/m^2/ano$), em florestas tropicais, quando comparada a versão *beta* com dados do MODIS (MOD17A3).

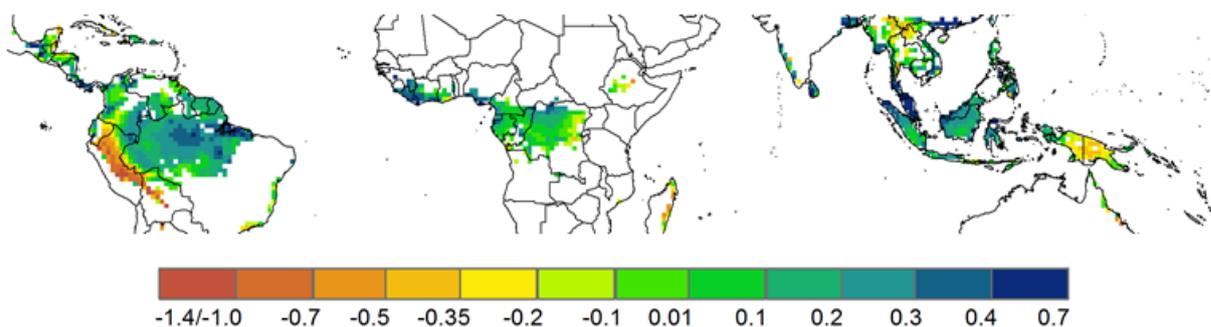


Figura 13: Padrão espacial da diferença simulada para a produtividade primária líquida (NPP ; $kgC/m^2/ano$), em florestas tropicais, quando comparada a versão de 500 PLS com dados do MODIS (MOD17A3).

A correlação feita entre os dados do *benchmark* e os modelados demonstrou associação levemente positiva. Obteve-se um r de Pearson de 0.41 para a versão final e de 0.34 para a de PFTs (figura 14). Nota-se que a versão final superestima a maior parte dos registros, ao contrário da versão *beta*, que subestima.

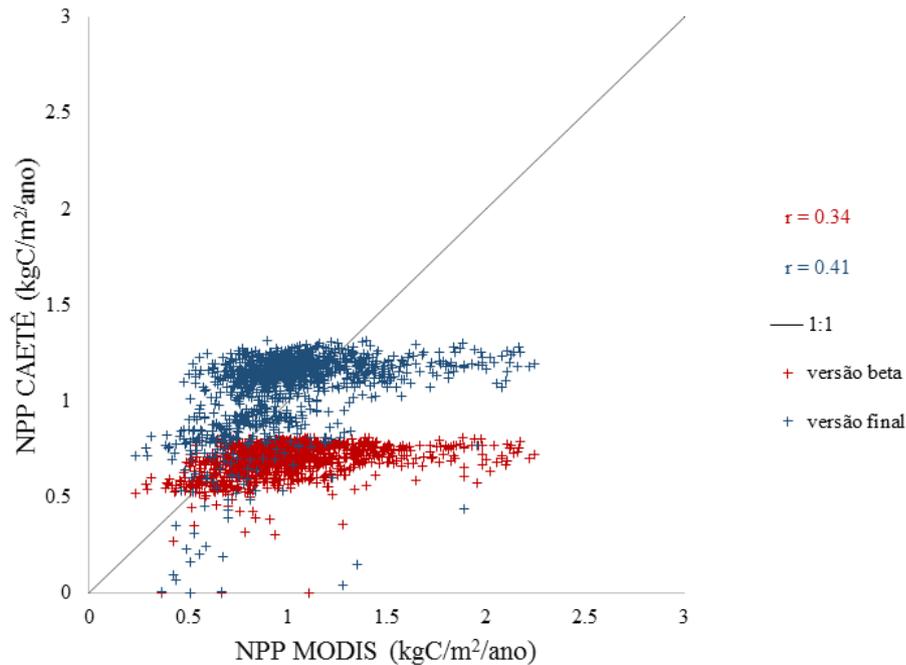


Figura 14: Correlação entre a produtividade primária líquida (NPP ; $kgC/m^2/ano$), nas florestas tropicais, gerada pelo *MODIS* (*MOD17A3*) e simulada pelo *CAETÊ* nas versões *beta* (12 *PFTs*) e final, com 500 *PLS*. Pontos vermelhos representam a versão *beta* e, azuis, a final.

Por fim, quando se analisa a média anual modelada de NPP por diferentes modelos para florestas tropicais (figura 15), verifica-se que a mesma aproxima-se de um valor central entre 0.9 e 1.2, próximo ao observado *in situ* por Malhi, Doughty e Galbraith (2011), de 1.4 $kgC/m^2/ano$. Essa média é subestimada por alguns modelos, como o *GFDL-ESM2M*, *GFDL-ESM2G*, *BCC-CSM1_1*, *CANESM2* e a versão *beta* do *CAETÊ*, que se aproxima de 0.7. Por outro lado, outros superestimam esse fluxo, como o *HadGEM2-CC* e o *HadGEM2-ES*, este último atingindo 1.54 $kgC/m^2/ano$. O *MODIS*, por sua vez, estima 0.99 $kgC/m^2/ano$. Deve-se, entretanto, ter como perspectiva que o valor médio anual derivado por tais modelos refere-se ao período compreendido entre 1971-2000 e, para o *CAETÊ* e *MODIS*, entre 1980-2010.

Através desse gráfico reforça-se o indício de que o aumento do número de estratégias está associado ao incremento da produtividade primária, apesar de o modelo com 200 *PLS* ter gerado uma leve redução da mesma. Destaca-se que as versões do *CAETÊ* apresentaram os menores desvios-padrões entre os modelos, e que estes representam a variabilidade intra-anual.

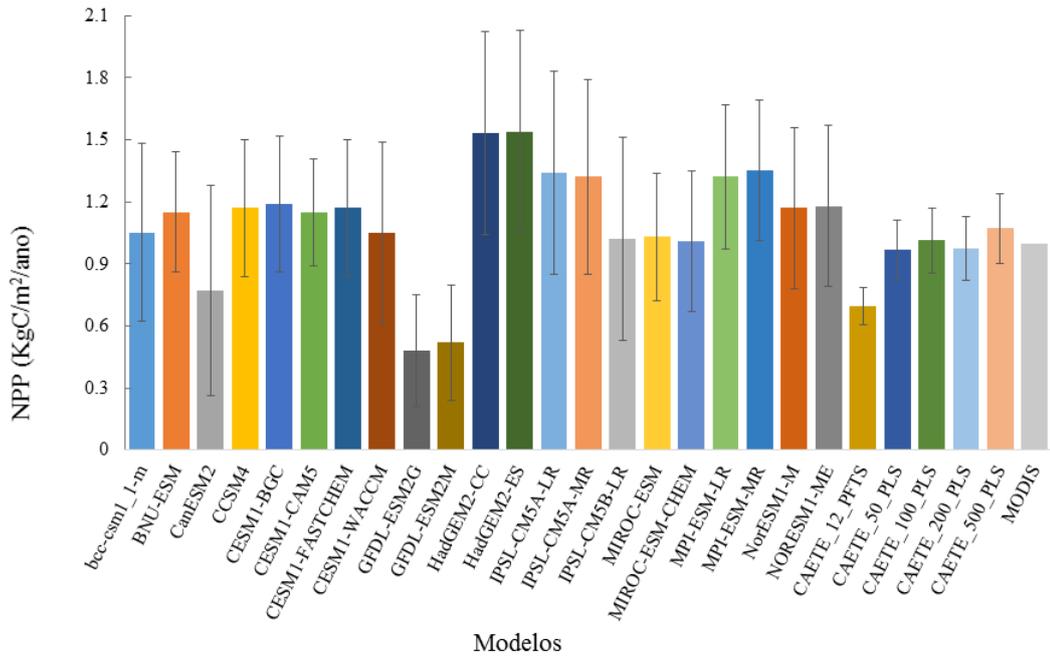


Figura 15: Valores médios anuais modelados de produtividade primária líquida (*NPP*; $kgC/m^2/ano$) para florestas tropicais por diferentes modelos vegetacionais/climáticos. Barras finais indicam os valores obtidos pelo CAETÊ em seus diferentes conjuntos de amostragem e os dados do MODIS, benchmark utilizado para a validação.

7.4. Condutância estomática

Inicialmente, é importante ressaltar que a validação da condutância foi de difícil realização, uma vez que os modelos não disponibilizam na literatura as distribuições espaciais geradas ou valores médios modelados. Fato devido, especialmente, às grandes incertezas associadas a esse processo fisiológico. Por esse motivo, decidiu-se por (i) comparar a distribuição espacial da versão *beta* e final, com 500 *PLS* (figura 16); (ii) comparar a diferença na distribuição espacial obtida entre tais versões (figura 17); (iii) analisar as frequências de distribuição para a versão de 500 *PLS* e para os dados de referência considerados (figuras 18); e (iv) correlacionar os dados observados e modelados para as duas versões (figura 19).

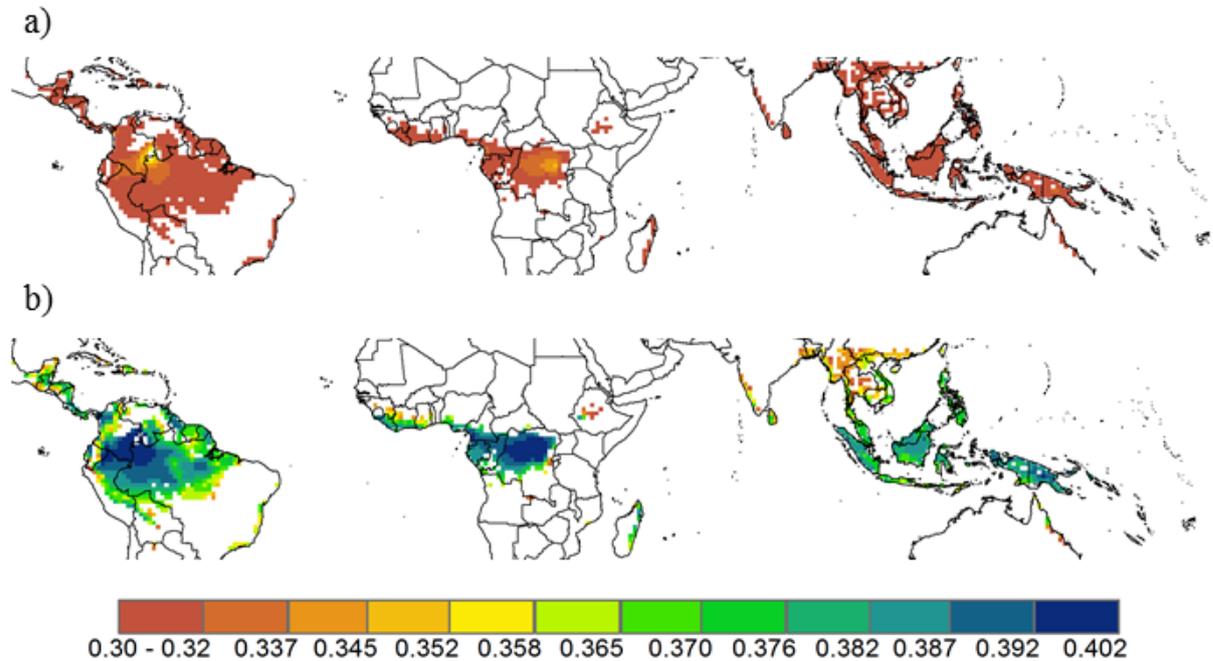


Figura 16: Padrão espacial da condutância estomática (g_s ; $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em sua versão (a) *beta* (12 PFTs) e (b) final, com 500 PLS.

Ao comparar os dois padrões espaciais, verifica-se que a primeira gera valores inferiores, mantendo g_s , em quase toda a extensão das florestas tropicais, entre 0.30 e 0.32 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Para a final, essa distribuição situa-se entre 0.352 e 0.402. Nota-se que a amplitude de valores registrados foi diminuta, porém que a consideração da versão baseada em 500 estratégias de vidas, com atributos variantes, foi a única capaz de simular gradientes de condutância, com essa taxa reduzindo à medida que se avança para regiões menos produtivas.

Quando se subtrai a versão final da *beta*, verifica-se que a segunda estima valores inferiores para a condutância (diferenças entre -0.22 e -0.04 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$). Para a Bacia Amazônica, esse valor pertence majoritariamente ao intervalo -0.11 e -0.04 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Nesse sentido, os valores médios anuais modelados para esse processo, na versão *beta*, é de 0.28 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; e, na final, de 0.37 $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

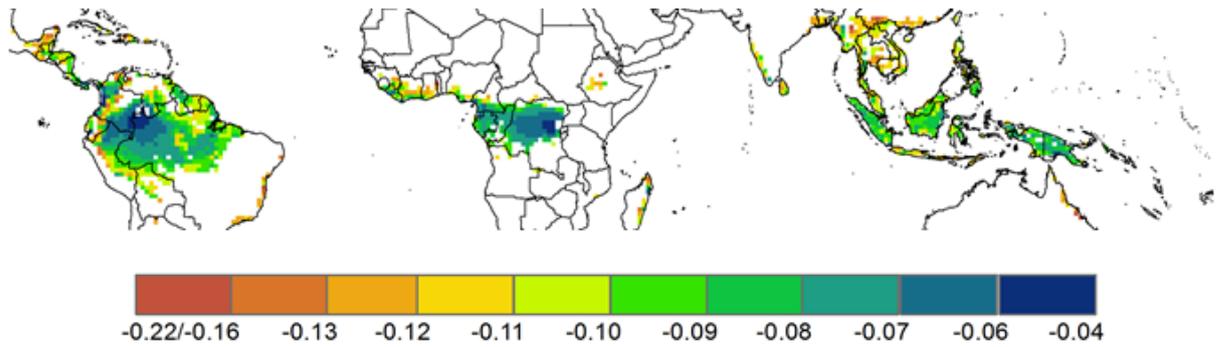


Figura 17: Padrão espacial da diferença simulada para a condutância estomática (g_s ; $mol/m^2/s$), em florestas tropicais, quando comparada a versão beta à final, com 500 PLS.

Na figura 18, visualiza-se o histograma contendo a frequência de distribuição dessa variável (em porcentagem) derivada para a zona tropical das bases de dados *TRY: Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011) e *Leaf Gas Exchange* (LIN et al., 2015) e simulada pelo *CAETÊ* (500 PLS). Nota-se que a amplitude de valores simulada pelo *CAETÊ* é reduzida quando comparada à verificada em literatura, assim como concentrada entre os valores aproximados de 0.29 e 0.38 $mol/m^2/s$. Entretanto, os valores modelados estão localizados no intervalo observado na natureza.

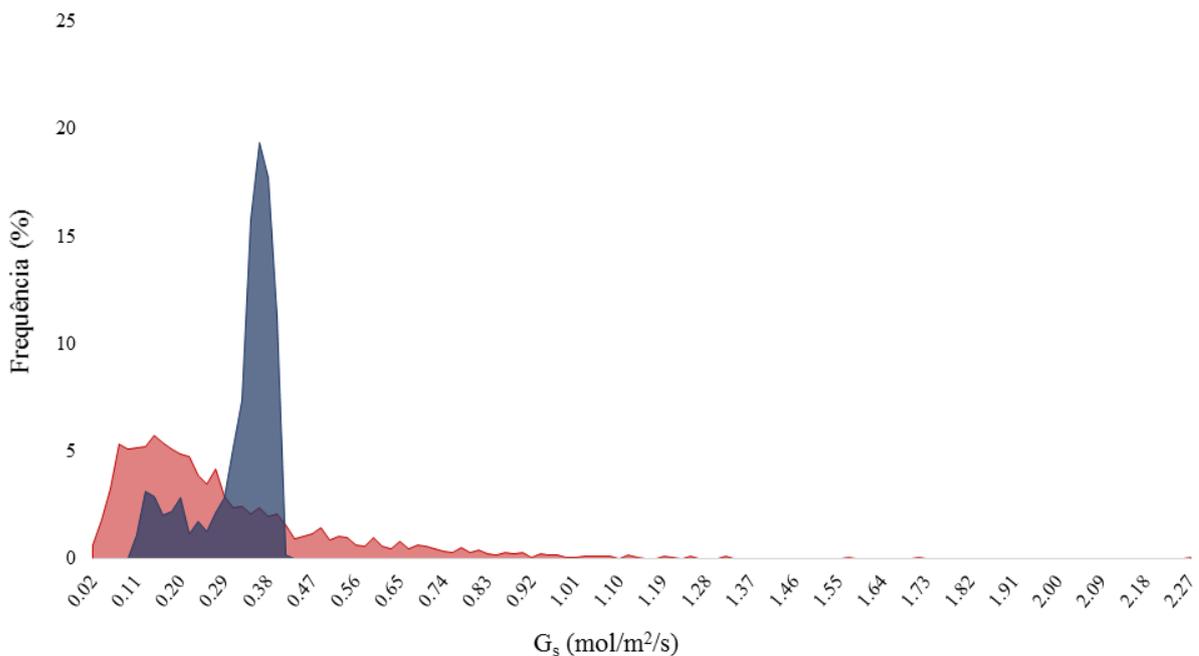


Figura 18: Histograma da distribuição de frequência (%) da condutância estomática (g_s ; $mol/m^2/s$), para a zona tropical, de acordo com dados das bases *TRY: Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011) e *Leaf Gas Exchange* (LIN et al., 2015) (em vermelho); e derivada da simulação da versão final (500 PLS), pelo *CAETÊ* (em azul).

Ao correlacionar dados modelados e observados (figura 19) verifica-se que ambas as versões superestimam valores baixos e subestimam valores altos. O coeficiente r de *Pearson*

negativo demonstra correlação negativa para a versão de *PFTs* (- 0.03) e positiva para a de *PLS* (0.22). É importante salientar que tais valores observados foram obtidos através das mesmas bases de dados utilizadas para os histogramas de frequência, porém, devido ao grande número de registros, optou-se por realizar uma média aritmética simples dos mesmos.

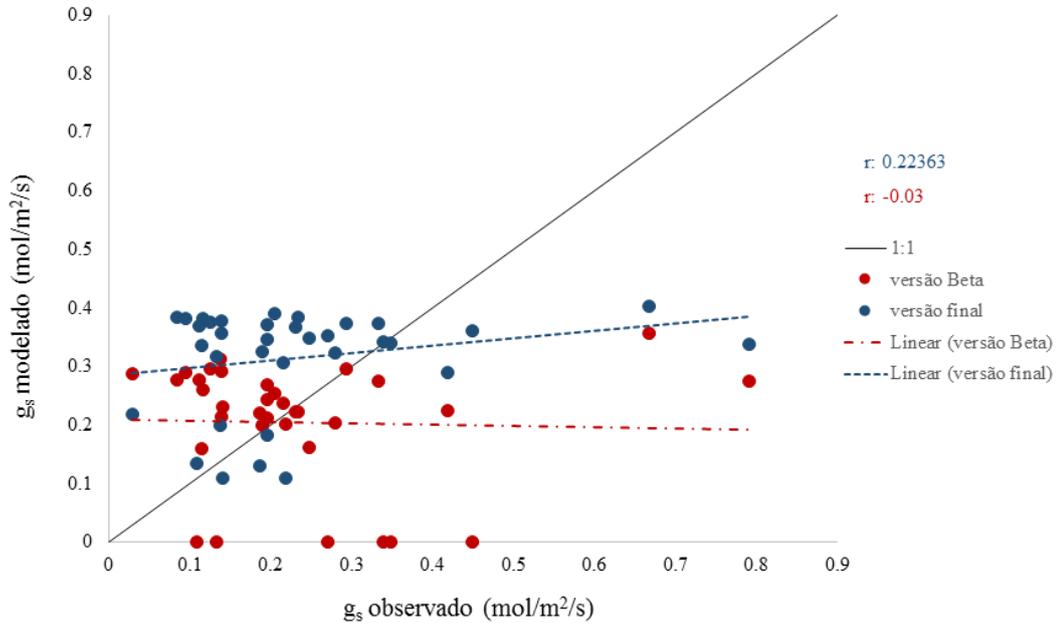


Figura 19: Correlação entre condutância estomática (g_s ; $mol/m^2/s$) observada *in situ*, com registros compilados das bases de dados *Leaf Gas Exchange* (LIN et al., 2015), *TRY: Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011) e Domingues (2017, comunicação verbal); e simulada pelo *CAETÊ* em 34 células de *grid* de florestas tropicais. Pontos em vermelho representam a correlação para a versão *beta* (12 *PFTs*) e, em azul, para a final (500 *PLS*).

7.5. Atributos funcionais variantes

A figura 20 apresenta *boxplots* gerados para os dois atributos variantes (g_1 e v_{cmax}), calculados para as dez rodadas pertencentes a cada conjunto de amostragem (50, 100, 200, 500 *PLS*), considerando a métrica *CWM* (*Community Weighted Mean*). As medianas são representadas pelas barras vermelhas, enquanto as verdes correspondem ao valor médio iniciado pelo modelo, para determinado atributo (de caráter aleatório).

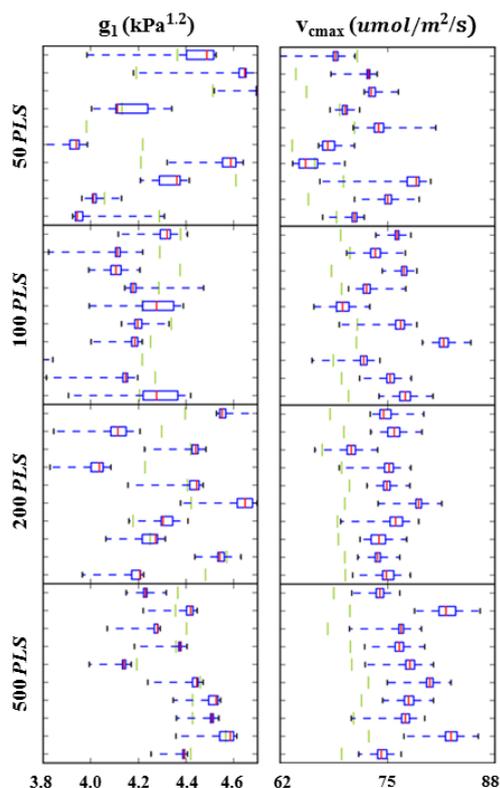


Figura 20: *Boxplots* representando a distribuição dos atributos variantes g_1 ($kPa^{1/2}$) e v_{cmax} ($umol/m^2/s$), calculados através da métrica *CWM* (*Community Weighted Mean*), contendo amplitude de valores, mediana (em vermelho) e desvio-padrão das dez simulações de cada conjunto de amostragem. Em verde, o valor de cada atributo ao ser iniciado o modelo (caráter aleatório).

Para o parâmetro g_1 , nota-se que a variabilidade associada à extensão da caixa é superior no conjunto de 50 *PLS*, reduzindo-se com o incremento de estratégias modeladas. O mesmo padrão é observado nos valores mínimos e máximos que, apesar de bastante difusos na versão de 200 *PLS*, sugerem uma tendência de centralização à medida que mais estratégias são consideradas. Por fim, verifica-se que o último conjunto, com 500 *PLS*, mostrou-se como o de maior convergência nas medianas.

Para v_{cmax} essa variabilidade foi inferior tanto quando analisada dentro de um conjunto específico de simulações quanto entre grupos distintos. De maneira geral, os dados estão mais centralizados para esse parâmetro, padrão também observado nas medianas registradas. Da mesma forma que para g_1 , houve uma diminuição dos valores mínimos e máximos, especialmente a partir do conjunto de 200 *PLS*, a partir do qual se observa o adensamento das medianas em torno de 75 e 80 $umol/m^2/s$.

É importante ressaltar que houve um deslocamento dos valores simulados desses atributos quando considerados os iniciados pelo modelo, assim como uma redução da amplitude de valores originalmente estabelecida pelo código (vide tabela 1). Por exemplo, apesar de g_1

ter sido implementado com uma *range* inicial que compreendia o intervalo 1.6 - 7.1 ($kPa^{1/2}$), após as diversas simulações, sua amplitude concentra-se – nas florestas tropicais - entre 3.8 e 4.6 $kPa^{1/2}$. Essa convergência – associada ao aumento do número de *PLS* simulado – coincide com a verificada nos padrões biogeoquímicos de produtividade primária bruta (*GPP*) e líquida (*NPP*) modelados, para os quais visualiza-se uma redução contínua nos desvios-padrões gerados (figuras 5 e 6).

A seguir, apresenta-se a distribuição espacial para os atributos g_1 (figura 21) e v_{cmax} (figura 22), para a versão de 500 *PLS*, após a consideração da métrica *CWM*.

Quando considerado o atributo g_1 , as florestas tropicais possuem valor médio de 4.38, que decresce à medida que se avança para áreas menos produtivas. Independentemente, ressalta-se que a amplitude de valores registrados é diminuta, sendo a dominância de registros concentrada entre 4.35 e 4.47.

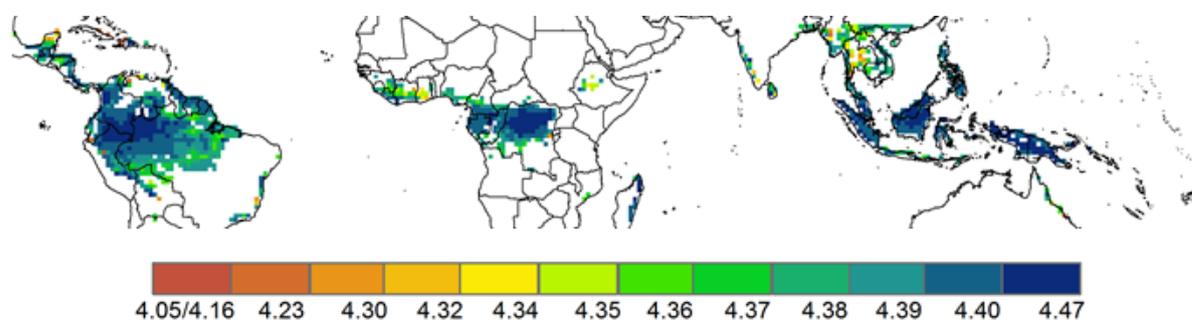


Figura 21: Padrão espacial do atributo g_1 ($kPa^{1/2}$), para as florestas tropicais, simulado pelo modelo CAETÊ em sua versão final (500 *PLS*), com a condição controle de dióxido de carbono atmosférico (= 363 ppm).

Para v_{cmax} , por sua vez, verifica-se que áreas mais produtivas das florestas tropicais possuem valor inferior – médio de 77.8 $\mu mol/m^2/s$ – quando comparadas a ambientes menos produtivos. Similarmente ao parâmetro g_1 , a amplitude de valores é reduzida. Dessa forma, apesar do registro de certo padrão especial desse atributo, tal variação é em pequena escala (estimativas concentram-se entre 77.5 e 78.8 $\mu mol/m^2/s$).

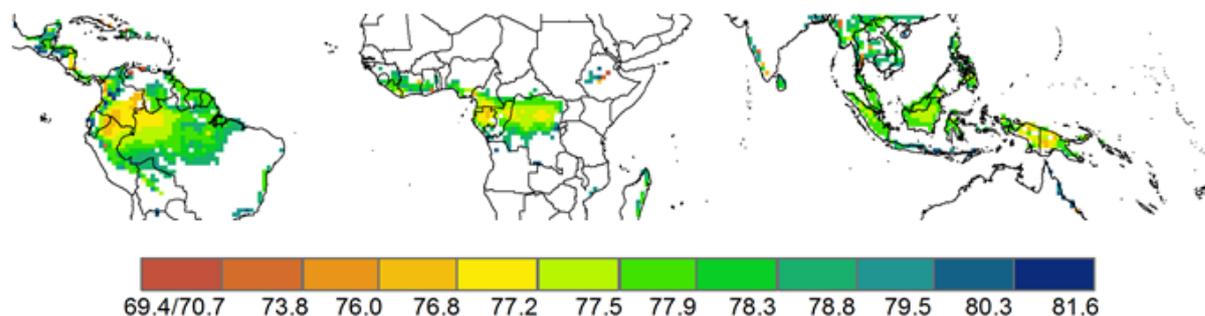


Figura 22: Padrão espacial do atributo v_{cmax} ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), para as florestas tropicais, simulado pelo modelo CAETÊ em sua versão final (500 PLS), com a condição controle de dióxido de carbono atmosférico (= 363 ppm).

7.6. Riqueza funcional

Como demonstra a figura 23, a versão final do CAETÊ (com 500 PLS) foi capaz de reproduzir, em determinadas regiões das florestas tropicais, gradientes de riqueza funcional. Por exemplo, em regiões de transições, com destaque para o Ecótono Amazônia-Cerrado, na América do Sul. Para locais mais produtivos, contudo (como a região central da Bacia Amazônica), a representação de gradientes não foi verificada. O CAETÊ também simulou taxas elevadas de sobrevivência, com valor médio de 86.5%. Essa porcentagem foi reduzida, como mencionado, em faixas de transição (entre 84 e 85% no Ecótono Amazônia-Cerrado) e também em locais menos produtivos, como a região Andina, onde atingiu 64%.

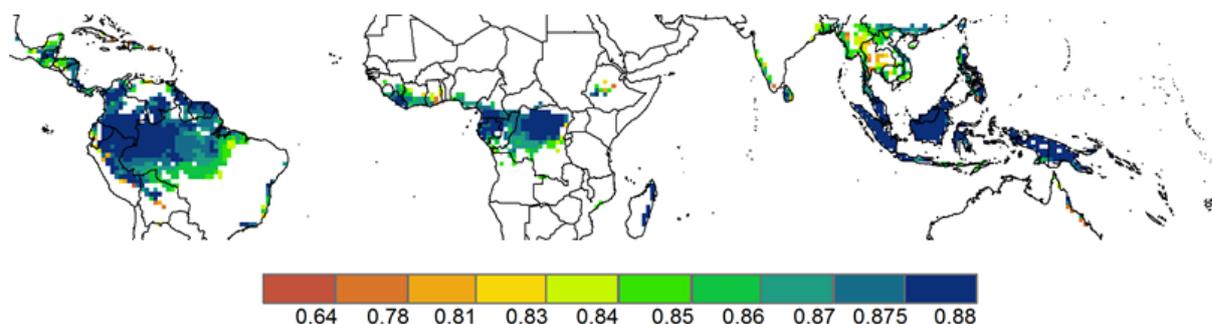


Figura 23: Distribuição espacial do aumento na riqueza funcional (%) simulada com a concentração de CO₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.

7.7. Aplicação

7.7.1. Produtividade primária bruta

A figura 24 apresenta a distribuição espacial da diferença entre a produtividade primária bruta com a concentração de CO₂ elevada (=600 ppm) e controle (=363 ppm) nas florestas tropicais. Observou-se um aumento predominante da *GPP*, com incremento médio de 0.47 KgC/m²/ano) na zona tropical (22.88%) e de 0.65 KgC/m²/ano (13.49%), em florestas tropicais. Ocorreu aumento relativo superior em áreas menos produtivas, como no ecótono Amazônia-Cerrado. Destaca-se ainda a região andina que, apesar de reduzida taxa de *GPP* associada, apresentou pequeno aumento relativo.

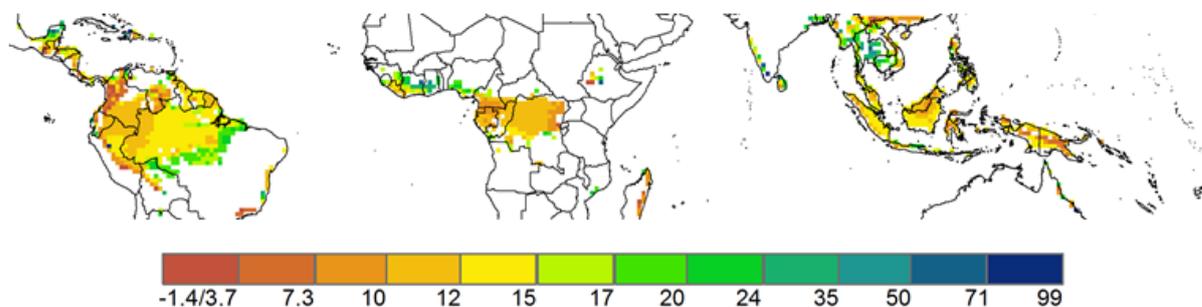


Figura 24: Distribuição espacial da diferença entre a produtividade primária bruta (*GPP*; %) simulada com a concentração de CO₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.

7.7.2. Produtividade primária líquida

Obteve-se para a *NPP* (figura 25) o mesmo padrão verificado para a *GPP*. Isto é, um aumento na zona tropical de 21.25%; de 14.21% em florestas tropicais; redução de até 2.9%

em locais como a região andina; e maior estímulo relativo em locais anteriormente menos produtivos, como o Ecótono Amazônia-Cerrado, para o qual registrou-se aumento de ~20%.

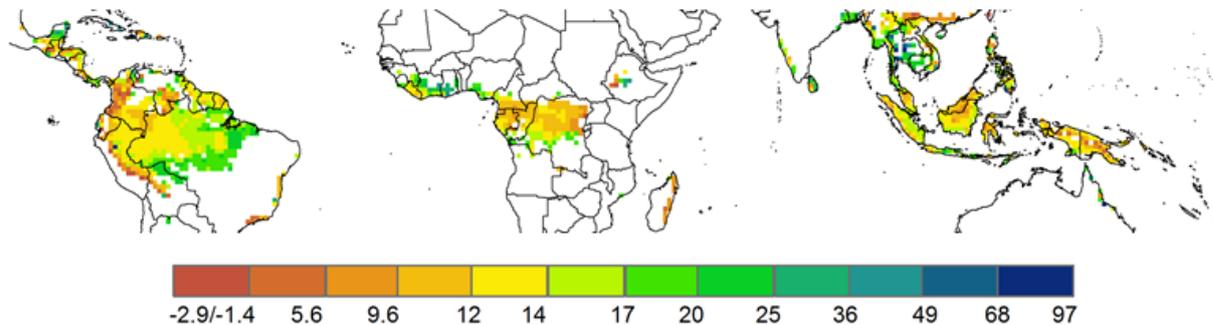


Figura 25: Distribuição espacial da diferença entre a produtividade primária líquida (*NPP*; %) simulada com a concentração de CO₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.

7.7.3. Condutância estomática

A condutância estomática foi reduzida com o incremento de CO₂ atmosférico, com uma amplitude de variação entre -26 e +4.9% (médio de -12.62% para a zona tropical e de -3.81% para florestas tropicais). Na América do Sul, à medida que se avança para regiões de Cerrado, intensifica-se esse decréscimo. Visualiza-se também uma redução proporcional maior na região andina (figura 26).

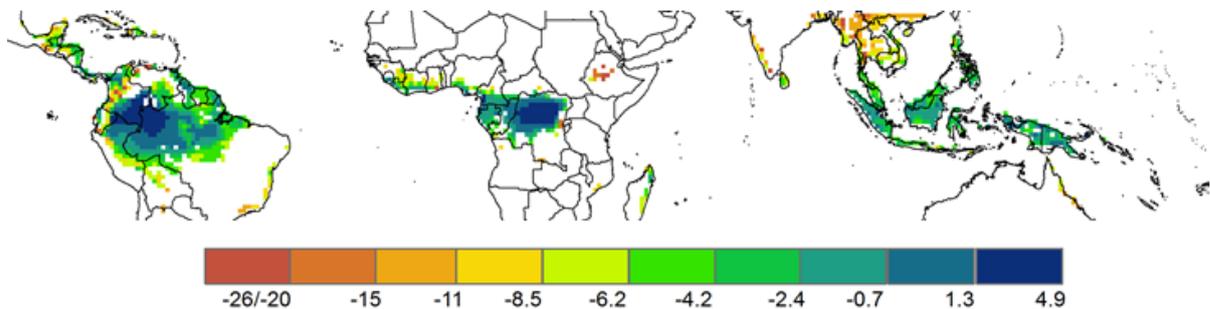


Figura 26: Distribuição espacial da diferença entre a condutância estomática (*g_s*; %) simulada com a concentração de CO₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.

7.7.4. Eficiência no uso da água

A eficiência no uso da água apresentou grande variação proporcional em seu incremento, quando considerada uma condição ambiental com dióxido de carbono elevado e controle (figura 27): de 12% a 58% de aumento (valor médio de 31.68% na zona tropical e de

21.13% nas florestas tropicais). Áreas mais produtivas tenderam a demonstrar menor aumento relativo quando comparadas a regiões de menor produtividade. Novamente, ressalta-se que este padrão foi o mesmo obtido para *GPP* e *NPP*. Como exemplo, pode-se citar o ecótono Amazônia-Cerrado e o oeste amazônico, onde para o primeiro atribui-se um incremento da eficiência relativa de até 26% e, para o segundo, entre 12 e 15%.

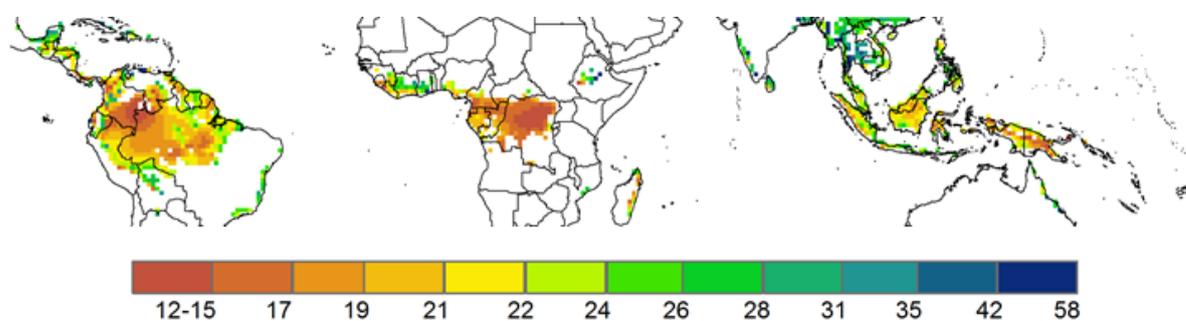


Figura 27: Distribuição espacial do incremento da eficiência no uso da água (*WUE*; %) simulada com a concentração de CO₂ elevada e a controle, de 363 *ppm*, para as florestas tropicais.

7.7.5. Atributos funcionais variantes

A distribuição dos valores dos atributos funcionais variantes, calculados através da métrica *CWM* para a condição controle de CO₂ (363 *ppm*) e experimental (600 *ppm*), pode ser visualizada através das figuras 28 (v_{cmax}) e 29 (g_1). As 10 rodadas foram integradas por célula de *grid* a partir da média aritmética.

Determinados atributos foram mais influenciados por uma atmosfera enriquecida por CO₂, apresentando variações nas médias ou medianas. Entretanto, em geral, os padrões de distribuição foram mantidos, com pequenas modificações. Os histogramas de frequência e respectivas configurações, assim como médias, medianas, desvios-padrões e amplitudes de distribuição de todos os atributos variantes podem ser visualizadas no anexo 9.6.).

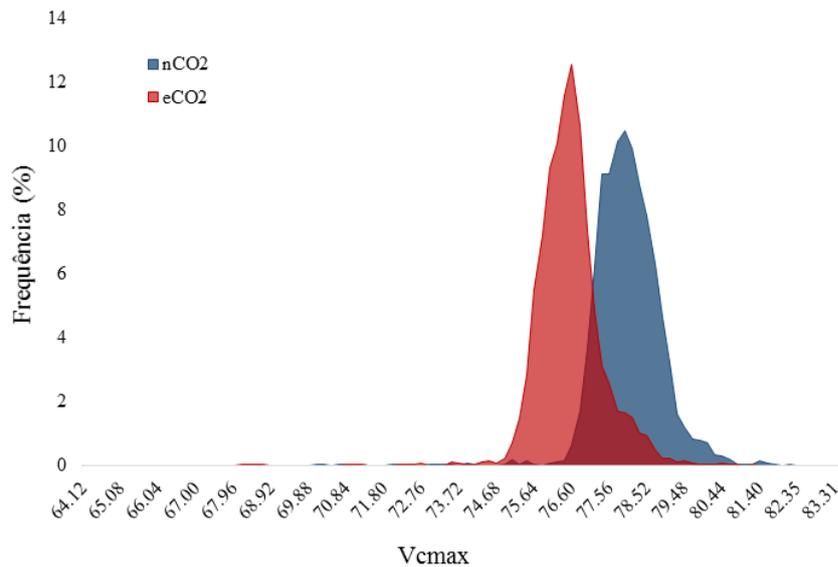


Figura 28: Histograma de frequência (%) apresentando o comportamento do atributo funcional v_{cmax} , nas florestas tropicais, em uma concentração de CO₂ controle (=363 ppm) e experimental (=600 ppm).

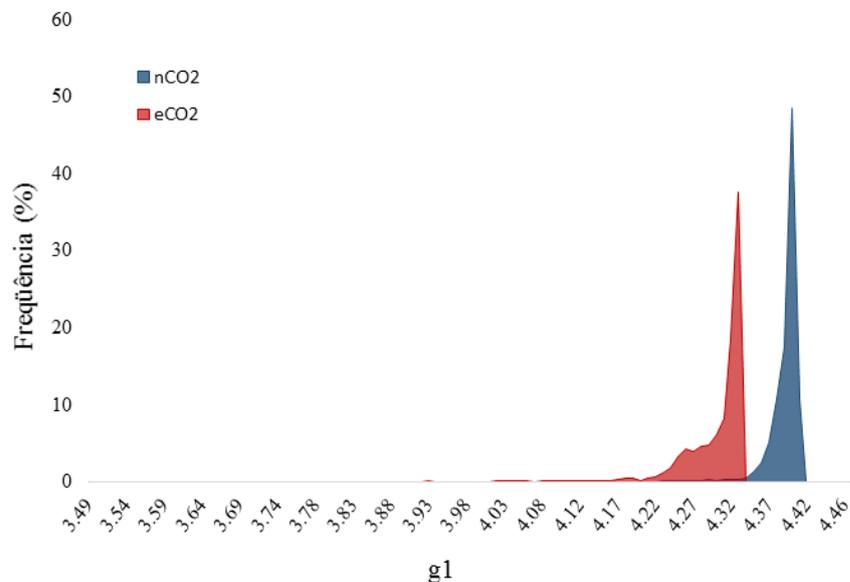


Figura 29: Histograma de frequência (%) apresentando o comportamento do atributo funcional g_1 , nas florestas tropicais, em uma concentração de CO₂ controle (=363 ppm) e experimental (=600 ppm).

Verifica-se que ocorreram mudanças nesses atributos, repercutindo, de maneira geral, na redução da capacidade fotossintética necessária e no favorecimento de reduzido uso da água.

Para a taxa máxima de carboxilação da rubisco (v_{cmax}), observou-se uma pequena redução no valor médio – de 77.9 (\pm 0.962) na condição controle para 76.4 (\pm 1.01) $molCO_2/m^2/s$, na experimental. Além disso, verificou-se um aumento na amplitude mínima e uma leve alteração no padrão de distribuição dos dados, com maior adensamento em torno do

valor médio. O atributo funcional g_1 ($kPa^{1/2}$) apresentou alterações similares, com modificações no *range* de valores (diminuição do mínimo e máximo registrado) e redução no valor médio – de 4.382 (± 0.02) para 4.291 (± 0.058).

Para os atributos referentes à alocação e ao *turnover* verificou-se:

- Raízes finas: aumento do valor médio; manutenção do padrão de distribuição; alteração do *range* de valores, com aumento do valor máximo e diminuição do mínimo;
- Tecidos lenhosos: manutenção do valor médio; aumento do limite inferior e superior da amplitude de valores; deslocamento da curva de distribuição para valores reduzidos;
- Folhas: redução da média; manutenção da distribuição dos valores; ocorrência de menores valores mínimos e máximos.

Para os atributos relativos ao *turnover* (anos):

- Raízes finas: aumento generalizado da amplitude; redução do valor médio; deslocamento da frequência de distribuição, com maior ocorrência de valores menores;
- Tecidos lenhosos: manutenção da média e do padrão de distribuição dos dados;
- Folhas: redução na média; manutenção da curva de distribuição dos dados; aumento da amplitude dos valores mínimos registrada.

Para mais detalhes acerca de alterações nos atributos associados à alocação e *turnover*, vide Rius (2017) (em elaboração).

Através da figura 30, pode-se observar a diferença obtida na distribuição espacial do atributo g_1 (%), após a subtração do resultado gerado para a condição controle da experimental (com CO₂ elevado)

Nota-se uma variação na amplitude de resposta desse atributo entre -13% e +1.5% (redução média de -3.21% na zona tropical e de -2.02% nas florestas tropicais). Registrou-se uma queda superior em locais menos produtivos (*e.g.*, Ecótono Amazônia-Cerrado: diminuição entre -3.3 e -2.4%); enquanto, na Amazônia central, obteve-se valor entre -1.8 e -1.5%. Ressalta-se, entretanto, que não foi possível a visualização de gradientes marcantes dentro das florestas tropicais, a não ser em áreas de transição.

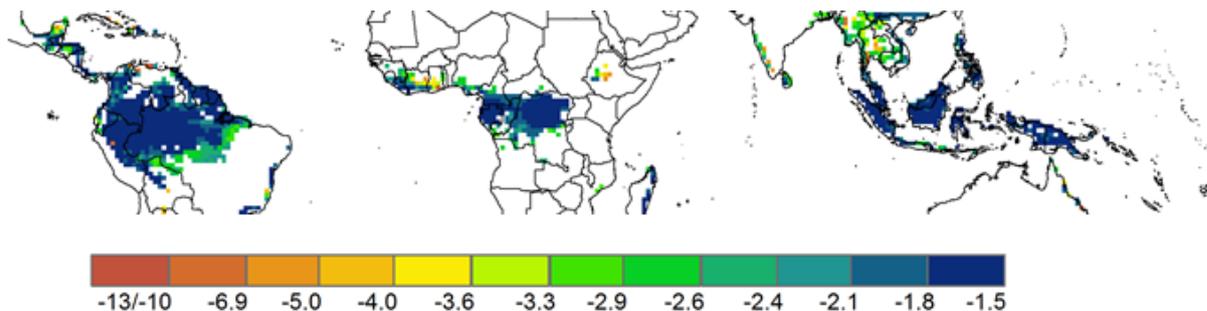


Figura 30: Distribuição espacial da diferença obtida para o atributo g_1 (%), quando realizada a subtração entre uma condição com CO_2 elevado (=600 ppm) e controle (=363 ppm), para as florestas tropicais.

Para o atributo v_{cmax} (figura 31), observa-se uma amplitude de resposta entre -4.6% e +1.1%, com valores médios de -1.83% para a zona tropical e -1.92%, para as florestas. Na Floresta Amazônica, visualiza-se um gradiente de redução no sentido noroeste-leste, com a mesma intensificando-se à medida que se aproxima de áreas menos produtivas.

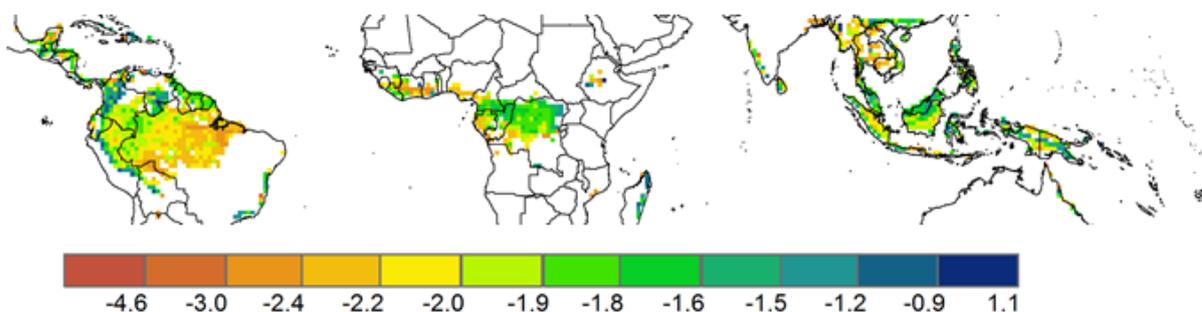


Figura 31: Distribuição espacial da diferença obtida para o atributo v_{cmax} (%) quando realizada a subtração entre uma condição com CO_2 elevado (=600 ppm) e controle (=363 ppm), para as florestas tropicais.

7.7.6. Riqueza funcional

O aumento da concentração atmosférica de CO_2 levou, ao longo de quase toda a extensão das florestas tropicais, à redução da riqueza funcional simulada pelo *CAETÊ* – valor médio de -5.46% para os trópicos e de -8.86%, para as florestas. Esse fato pode tanto ser visualizado através da distribuição espacial desse *output* (figura 32) quanto pelo histograma de frequência gerado para a condição controle e experimental (figura 33).

Verifica-se que regiões de transição, caracterizadas por climas mais quentes e secos e reduzida produtividade primária líquida e bruta, apresentaram uma redução inferior da riqueza.

Da mesma forma, locais que sofreram uma redução maior da mesma caracterizam-se, essencialmente, por serem mais produtivas

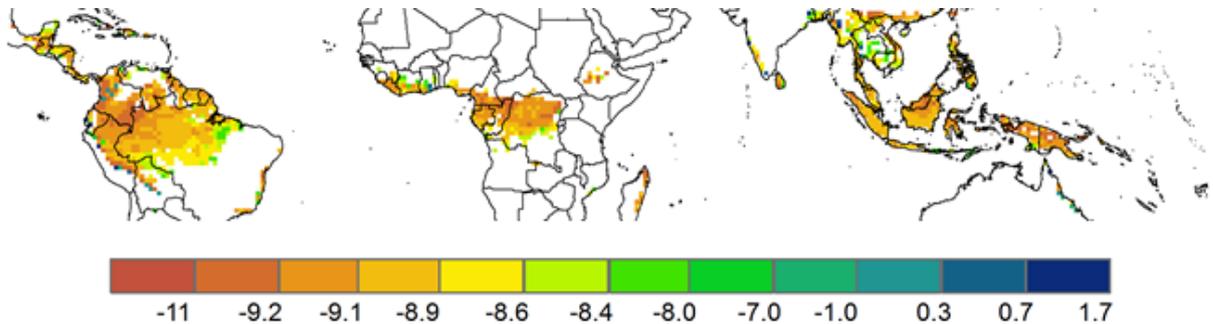


Figura 32: Distribuição espacial do aumento na diversidade funcional (%) simulada com a concentração de CO₂ elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.

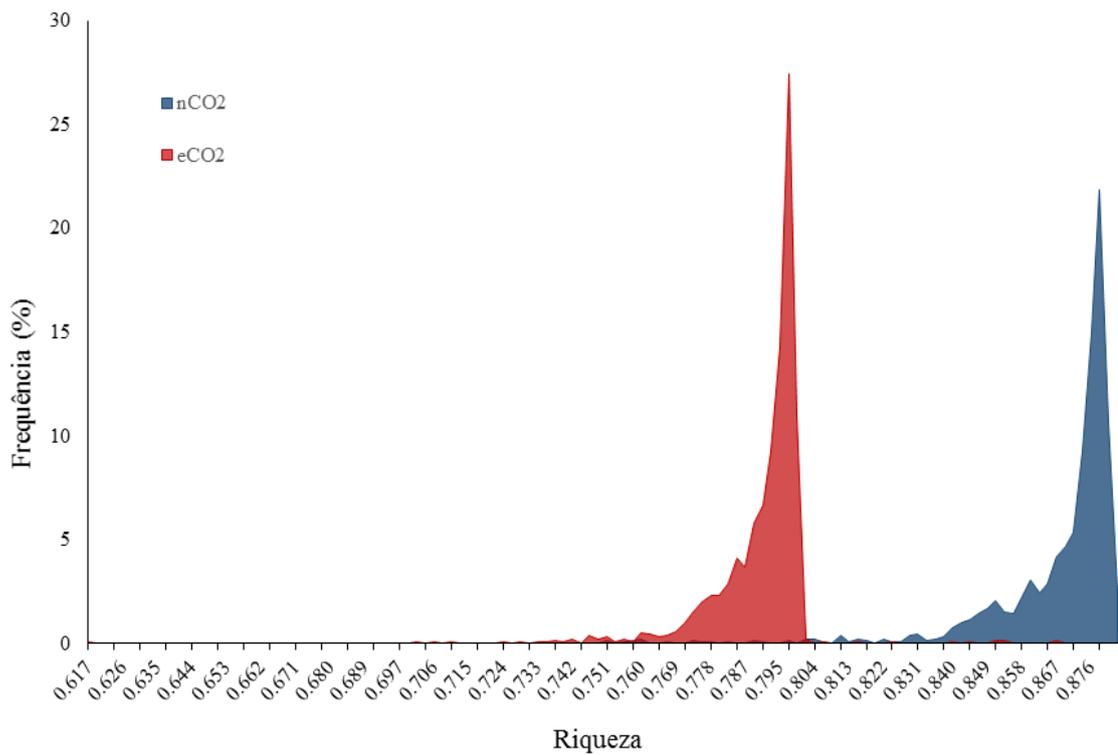


Figura 33: Histograma da distribuição de frequência (%) gerado para a riqueza funcional simulada pelo CAETÊ, em sua versão final de 500 PLS sob a condição controle (azul) e experimental (vermelha), com CO₂ elevado, para as florestas tropicais.

8. DISCUSSÃO

8.1. Sensibilidade do número de estratégias amostradas

O aumento da produtividade primária bruta e líquida mostrou-se associado ao incremento de estratégias de sobrevivência simuladas. Esse resultado condiz com o obtido por Pavlick et al. (2013) e indica que a consideração de maior diversidade funcional – representada pela combinação dos atributos variantes – possibilita uma melhor representatividade das dinâmicas das comunidades. Nesse sentido, Cardinale et al. (2012) apontam que a diversidade biológica impacta o funcionamento dos ecossistemas e que a captura de recursos e produtividade são mais estáveis em comunidades hiperdiversas. Ainda segundo Zhu, Jiang e Zhang (2016) e Roscher et al. (2012), a diversidade funcional norteia a relação entre biodiversidade e fluxos ecossistêmicos.

O *CAETÊ*, apesar de considerar um número superior de estratégias (o que poderia deturpar a representação da *GPP* e *NPP*), mostrou gerar padrões espaciais similares ao *benchmark* utilizado e também valores médios próximos aos obtidos por outros modelos vegetacionais e/ou híbridos. E, apesar da redução verificada na versão com 200 *PLS* (fato que sugere a necessidade de novas simulações, com um número ainda maior de estratégias), a redução continua nos desvios-padrões indica que as mesmas atingiram um patamar estável.

Uma vez que os fluxos biogeoquímicos são diretamente derivados do comportamento dos atributos variantes e vice-versa, nota-se que a convergência verificada nos *trait* influenciou essa estabilidade, o que endossa a importância da adoção de abordagem que possibilite a inclusão de maior diversidade funcional nos modelos.

8.2. Produtividade primária bruta

O diagrama de *Taylor* demonstrou que os modelos com melhor desempenho para a *GPP* foram as versões do *CAETÊ* (tanto *beta* quanto final), com destaque para a baseada em *PFTs*. Através das distribuições espaciais geradas para ambas as versões, observou-se, porém, que somente a que considera atributos funcionais variantes foi capaz de representar gradientes de produtividade, citados na literatura. Esse fato, além de indicar a importância de considerar maior diversidade funcional e também um número superior de estratégias de sobrevivência,

demonstra que, nessa situação, o diagrama de *Taylor* não é a melhor ferramenta para avaliar esses padrões – e sim a distribuição espacial.

Uma vez que os fluxos biogeoquímicos são escalonados de acordo com a biomassa de cada estratégia de vida (isto é, a mesma atua como um filtro seletivo), acredita-se que a simulação de taxas maiores na versão final do modelo esteja associada ao favorecimento de estratégias que otimizem a produtividade, o que é mediado pelos *trade-offs* existentes no mesmo. Nesse sentido, a obtenção de valores e padrões espaciais similares a outros modelos e bases de referência (até para outros *outputs* que não a *GPP* e *NPP*) sugere que o estabelecimento desse *trade-offs* no *CAETÊ* foi capaz de limitar o surgimento de estratégias biologicamente inviáveis, como almejado.

O desempenho inferior dos outros modelos considerados foi atribuído, especialmente, ao caráter híbrido dos mesmos. Isto é, eles não são modelos vegetacionais propriamente ditos, e sim modelos climáticos com módulos terrestres acoplados. Esse fato pode estar associado a uma maior simplificação das parametrizações utilizadas nos processos fisiológicos, o que pode reduzir a capacidade de representação dos fluxos biogeoquímicos.

Como mencionado, apesar de o *MODIS* ter sido escolhido com *benchmark* por ser uma fonte que disponibiliza dados de fácil obtenção e em escala global, existem incertezas associadas as suas medições. Seus dados também incorporam mudanças decorrentes do uso da terra, mecanismo não visualizado no *CAETÊ*, uma vez que esse trata-se de um modelo de vegetação potencial. Nesse sentido, o projeto *BigFoot* (que visa avaliar os resultados gerados por esse satélite) aponta que o mesmo subestima a *GPP* na porção central da Bacia Amazônica (BIGFOOT, 2005, disponível em: <http://www.fsl.orst.edu/larse/bigfoot/index.html>). Esse fato pode estar associado à maior diferença modelada para essa região, tanto para a versão *beta* quanto para a final. Oportunamente, a realização de novas simulações e análises comparativas com outros *benchmarks* (que desconsiderem o uso da terra, por exemplo) será de grande valia para o aprimoramento do *CAETÊ*.

8.3. Produtividade primária líquida

Quando comparada à versão final e estimativas feitas *in situ* para as florestas tropicais, a versão baseada em *PFTs* do *CAETÊ* subestima a *NPP*, resultado condizente com os obtidos pelo teste de sensibilidade. Ao analisar a distribuição espacial obtida nessas florestas, verifica-se o mesmo padrão. Esta versão mostrou-se, também, pouco eficaz para capturar gradientes de

produtividade, fato creditado a não incorporação da variabilidade nos atributos funcionais observada na natureza. A versão final, por sua vez, representa gradientes similares aos visualizados nos dados de referência utilizados (ARAGÃO et al., 2009; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011; MALHI et al., 2015) - embora os mesmos sejam superestimados na região central da Bacia Amazônica. Nesse sentido, o Projeto *BigFoot* aponta (BIGFOOT, 2005, disponível em: <http://www.fsl.orst.edu/larse/bigfoot/index.html>), assim como para a *GPP*, que o *MODIS* subestima a *NPP* dessa região em torno de 40%.

Extensa literatura menciona o gradiente oeste-leste de produtividade da bacia Amazônica, isto é, o decréscimo da mesma à medida que se avança para o leste (MALHI et al., 2004; QUESADA et al., 2012). Apesar de representar certa variação desse fluxo na região, a versão de 500 *PLS* acaba por suavizá-la. Segundo Quesada et al. (2010), as distintas propriedades físico-química do solo explicam esse padrão, o que poderia também explicar a lacuna de representação verificada no *CAETÊ*, dado que o mesmo possui uma abordagem bastante simplificada da componente de solo (simula somente um).

Ao considerar a média modelada de *NPP* para as florestas tropicais, observa-se que os diferentes modelos, em geral, a representam de maneira similar e próxima ao obtido *in situ* por Malhi, Doughty e Galbraith (2011). O *CAETÊ*, em sua versão final, não apresenta comportamentos muito distintos quando considerados os diferentes conjuntos de amostragem. Entretanto, os desvios-padrões são reduzidos com o incremento de estratégias amostradas, especialmente quando considerada a versão de 500 *PLS*. Porém, é importante salientar que a análise de valores médios não é um indicativo de boa performance do modelo, uma vez que tal estimativa fornece poucas informações a respeito do comportamento do mesmo. Atribui-se à análise dos padrões espaciais uma melhor caracterização desse desempenho.

Acredita-se que diferença de magnitude observada entre os desvios-padrões de outros modelos e os do *CAETÊ* pode estar associada à ausência de módulo relativo à fenologia e à competição no segundo que, quando implementados ao modelo, melhorarão a capacidade de representação das dinâmicas ecossistêmicas. Nesse sentido, de acordo com Cramer et al. (1999), apesar de comparações serem úteis para avaliar o comportamento de modelos perante outros, essa análise não pode ser utilizada para sua validação. Logo, o contínuo melhoramento do modelo (com a incorporação de processos e dinâmicas existentes nas comunidades e ainda não implementadas, por exemplo), é essencial para aprimorar a obtenção de resultados mais fidedignos.

Existem diversos motivos que potencialmente influenciam as diferentes estimativas de *NPP* pelos modelos. Negrón-Juarez et al. (2015) e Ise et al. (2010) citam as distintas representações das dinâmicas envolvidas na alocação e *turnover* do carbono; Cramer et al. (1999), os *inputs* considerados e a própria natureza do modelo – isto é, se são modelos vegetacionais ou híbridos; para Ise et al (2010), Spitters (1986) e Wang e Leuning (1998), as distintas parametrizações relativas ao escalonamento dos processos fotossintéticos pode influenciar significativamente as taxas de assimilação; Friend (2010) menciona a grande sensibilidade da *NPP* modelada quando em conjunto com o uso de parâmetros fixos. Por fim, Chen et al. (2010) ainda citam as diferentes formulações consideradas para a representação da dinâmica envolvida entre assimilação e condutância estomática/dossel.

Ainda que a versão final apresente um padrão espacial relativamente consistente (quando comparado ao *benchmark*), a correlação entre os dados observados e modelados é reduzida. Acredita-se que esse fato deva-se, especialmente, a dificuldade do modelo de simular áreas com estação seca mais pronunciada. Entende-se que essa limitação esteja associada à *NPPpot* utilizada para o cálculo do *spin-up*. Ela é obtida através do *PVM2*, que a representa como um mapa de uma única camada, isto é, obteve-se sua variação intra-anual para o período de 1980-2010, e fez-se a média da mesma. Com o desenvolvimento do trabalho, notou-se que essa *NPPpot* exerceu certa influência nos *outputs* gerados, que será reduzida quando o modelo for transformado em dinâmico.

Por fim, como já mencionado, o *CAETÊ* é um modelo que representa dinâmicas associadas à vegetação potencial. Isto é, ele não considera mudanças advindas do uso da terra. Conseqüentemente, serão gerados dados distintos para o mesmo e o *MODIS*, uma vez que o último considera a paisagem em determinado momento. Oportunamente, seria de grande valia a utilização de filtros nos dados pertencentes ao *benchmark*, com o intuito de eliminar tal efeito.

8.4. Condutância estomática

Avaliar o comportamento estomático é de difícil realização, especialmente devido (i) às distintas maneiras de medi-lo *in situ*; (ii) por ser uma medida de capacidade vegetal – e não um fluxo biogeoquímico; (iii) pelas diferentes abordagens adotadas pelos modelos vegetacionais para representá-lo; (iv) pela dificuldade de obtenção dos padrões gerados por outros modelos na literatura; e (v), especialmente, pela variação diária observada para essa variável. Nesse sentido, acredita-se que a consideração e implementação no modelo de valores referentes às

taxas de condutância máxima, em vez de média, seria uma abordagem que poderia proporcionar uma melhor representação desse processo, justamente por reduzir a grande variabilidade diária verificada no mesmo.

De maneira geral, o aumento da condutância, associado ao incremento do número de estratégias simuladas, mostra-se condizente com os padrões obtidos através dos histogramas de frequência. Isto é, a versão *beta* do modelo – baseada em *PFTs*, com uma representação limitada da diversidade funcional dos ecossistemas – simula uma amplitude de valores inferior, uma vez que não representa uma parcela significativa da diversidade funcional dos mesmos, e também não se mostrou capaz de reproduzir gradientes. Nesse sentido, apesar da escassez de dados espaciais para serem utilizados como *benchmark*, assume-se que a versão final (com 500 *PLS*) aproxima-se mais dos valores obtidos *in situ*, de acordo com o histograma de frequência, e também gera uma distribuição espacial mais fidedigna, dado que esse fluxo é diretamente influenciado pela produtividade.

Uma vez que a condutância é frequentemente medida em pequena escala (*e.g.*, em distintas folhas de um mesmo indivíduo ou ao longo do perfil vertical), a obtenção de dados em escala global é dificultada. Logo, mostra-se necessário o uso de bases de dados específicas, como o *TRY: Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011) e a *Leaf Gas Exchange* (LIN et al., 2015). Entretanto, existe uma grande variação na metodologia adotada para a obtenção desses dados, o que também pode afetar a representação dos mesmos. Contudo, uma vez que a condutância é uma medida de capacidade do indivíduo de capturar dióxido de carbono e evitar a perda de água, espera-se que esse *output* mantenha valores médios similares a esse processo fisiológico – o que foi visualizado nos padrões espaciais gerados. Apesar de existir uma diferença entre as diferentes simulações, essa variação foi reduzida.

Para de Kauwe et al. (2013) e Chen et al (2010), uma distinção significativa nos resultados gerados pelos modelos está associada às distintas abordagens feita pelos mesmos para acoplar a assimilação fotossintética à condutância estomática. Nesse sentido, o modelo desenvolvido por Medlyn et al. (2011) (o qual foi implementado ao *CAETÉ*) já foi utilizado para unificar tais abordagens, com o intuito de melhor compreender e limitar a variabilidade da transpiração (diretamente associada à condutância) entre tais modelos (DE KAUWE et al., 2013). Além disso, quando se considera a dependência da condutância a variáveis climáticas constantemente modificadas em escalas espaciais e temporais pequenas – como o déficit de pressão de vapor – sua simulação, em escala global, torna-se de difícil realização.

8.5. Atributos funcionais variantes

Inicialmente, é importante salientar que os resultados relativos aos *traits* foram simulados pelo *CAETÊ* considerando que as estratégias de vida presentes mostraram-se como aquelas mais adaptadas ao local em questão – e que o modelo favorece *PLS* que otimizam a produtividade. Ao analisar o padrão espacial de g_1 , nota-se que os dados concentraram-se predominantemente entre 4.35 e 4.47 $kPa^{1/2}$ (com valor médio de 4.38 para as florestas tropicais). De acordo com Lin et al. (2015) – que utilizou a base de dados *Leaf Gas Exchange* e o modelo de condutância estomática desenvolvido por Medlyn et al. (2011) com o intuito de demonstrar que o comportamento estomático dos diferentes tipos funcionais varia de acordo com o custo de uso de água associado à assimilação de carbono –, o valor médio desse atributo, para ambientes tropicais, aproxima-se de 4.43 $kPa^{1/2}$ quando se considera espécies com estratégias C_3 e C_4 ; e de 3.77 para florestas tropicais, quando elencados dados somente para espécies que utilizam a via C_3 .

Logo, baseando-se na derivação feita por Lin et al. (2015) e no fato de o modelo ter sido iniciado com uma amplitude atribuída a esse parâmetro de 1.6 a 7.1 $kPa^{1/2}$, acredita-se que o *CAETÊ* simulou de maneira consistente o comportamento desse atributo em florestas tropicais. No mesmo sentido, ao analisar o *boxplot* referente a esse parâmetro, verifica-se que o incremento de estratégias de vida diminui a amplitude de valores registrada para esse ecossistema (e.g., a versão final com 50 *PLS* gera uma *range* com limite inferior de 3.8 e superior de 4.6), o que condiz com o resultado esperado, de que o aumento do número de *PLS* simulado melhoraria a representação da diversidade funcional desses sistemas naturais.

Observou-se para v_{cmax} , diferentemente de g_1 , que sua estimativa tende a ser inferior em florestas tropicais, quando comparada a áreas menos produtivas – como a zona de transição Amazônia-Cerrado, comportamento citado na literatura. Como apontado por Rogers (2014), existe uma grande dificuldade de obtenção dos valores considerados pelos diferentes modelos para esse atributo ou a representação espacial do mesmo. Verifica-se, também, diferenças significativas entre os valores assumidos para um tipo funcional em questão, quando considerados modelos distintos. Nesse sentido, ao considerar somente florestas tropicais, Rogers (2014) elencou os seguintes valores desse *trait*, considerados pelos modelos vegetacionais/híbridos: 64 (*AVIM*), 59 (*CLM*) e 18 (*ORCHIDEE*) $\mu mol/m^2/s$ – quando considerado o *PFT tropical evergreen forest*. Similarmente, para o *PFT broad-leaf evergreen*,

o modelo *IBIS* considera um valor de v_{cmax} de 163, enquanto o *O-CN*, de 24 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Portanto, valores bastante distintos.

O *CAETÊ* simulou um valor médio de 77.86 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ para v_{cmax} , em florestas tropicais. Apesar de ser possível a visualização de um gradiente desse *trait*, sua amplitude de valores predominantes é reduzida. Ao analisar o histograma de frequência gerado para a zona tropical, com dados do *TRY: Plant Trait Database* (KATTGE et al., 2011), nota-se que o *range* desse histograma é acentuado – de 5.7 a 270 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Porém, com valores predominantemente entre ~ 23 e ~ 80 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Acredita-se que essa grande amplitude esteja relacionada às distintas maneiras de medição do v_{cmax} e ao fato de diversos fatores ambientais afetarem essa medição, como hora de coleta, posição no perfil vertical, incidência solar, idade da folha, etc.

Ao visualizar o *boxplot* desse atributo, nota-se que o mesmo não sofreu uma alteração acentuada na variabilidade simulada, porém apresentou um maior adensamento e registrou maior valor médio ao considerar um número superior de *PLS* amostrado. Entretanto, uma vez que as medições *in situ* apontam para uma ampla *range* de valores, esses efeitos obtidos na versão final tendem a ter importância secundária.

8.6. Riqueza funcional

Atribui-se que a representação da riqueza feita pelo modelo (isto é, com altas taxas de sobrevivência e a baixa ocorrência de gradientes) esteja condicionada a duas principais características do *CAETÊ*: (i) à implementação de mecanismos associados à sobrevivência demasiadamente amenos; e (ii) à falta de um módulo que simule explicitamente a competição entre estratégias de sobrevivência.

Acredita-se que a consideração de mecanismos muito permissíveis para a manutenção de uma estratégia (isto é, existência concomitante de valores inexpressivos de biomassa nas raízes e folhas) seja o principal fator norteador desses padrões e influencie essa representação. Nesse sentido, entretanto, o modelo possibilita o registro de um n elevado de sobreviventes com mínima representatividade para a biomassa e fluxos biogeoquímicos associados – o que é esperado para uma comunidade biológica. Tem-se que, através da consideração de filtros mais rigorosos para a manutenção da sobrevivência – uma vez que não é considerada explicitamente a competição –, será possível demonstrar padrões mais fidedignos para esse *output*, apesar de

o *CAETÊ* ter simulado padrões espaciais similares aos obtidos por Pavlick et al. (2013), através do modelo *JeDi-DGVM*.

Independentemente do simulado para a riqueza funcional, verificou-se padrões e estimativas próximas a dados de referências e/ou outros modelos vegetacionais dos fluxos biogeoquímicos, como *GPP* e *NPP*. Como já mencionado, esse fato deve-se à abordagem utilizada para o escalonamento dos fluxos relativo a cada *PLS* (*biomass-ratio hypothesis*). Assim, apesar de determinada célula de *grid* possivelmente conter um número elevado de estratégias de sobrevivência não representativas para a biomassa da comunidade em questão, os fluxos biogeoquímicos terão estimativas realistas, uma vez que estão diretamente associados às estratégias com as maiores taxas de biomassa. Independentemente dos resultados obtidos, enfatiza-se a importância da consideração também de filtros bióticos (competição), com o intuito de tornar a representação feita pelo modelo mais próxima à verificada nos sistemas naturais.

8.7. Aplicação

Após a aplicação do *CAETÊ*, isto é, sua simulação considerando uma concentração atmosférica de CO_2 de 600 *ppm* – valor a ser utilizado pelo experimento *AmazonFace* – e a versão final, com 500 estratégias de sobrevivência amostradas, observou-se um estímulo médio nas florestas tropicais de 13.49% na *GPP* e de 14.21%, na *NPP*. Esses resultados condizem com a hipótese inicial levantada, assim como extensa literatura relativa (CERNUSAK et al., 2013; COX et al., 2013; CURTIS; WANG, 1998; NORBY et al., 2005;), que indica o aumento da produtividade florestal, decorrente do efeito de fertilização por dióxido de carbono.

Apesar de o *CAETÊ* estar em desenvolvimento e carecer da representação de dinâmicas e mecanismos importantes visualizados nas comunidades vegetais (como competição e disponibilidade de nutrientes) e também de interações abióticas que também modelam essas respostas (*feedback* da temperatura, por exemplo), tem-se que os resultados gerados são de grande valia para uma primeira aplicação e também para a continuidade do modelo, que se mostrou apto para representar respostas já esperadas dos ecossistemas ao incremento de dióxido de carbono na atmosfera.

Nesse sentido, a temperatura pode afetar diretamente a assimilação, por meio da atividade de enzimas fotossintéticas e das taxas de transporte de elétrons. Indiretamente, tanto através da redução da umidade relativa quanto por meio do aumento do *VPD*, fatores chave a

influenciar a condutância estomática. Além disso, a mesma associa-se ao aumento das taxas respiratórias, apesar de possíveis mecanismos de aclimatação.

Resultados semelhantes aos gerados pelo *CAETÊ* foram obtidos em outros experimentos *FACE* ou através de simulações feitas por modelos vegetacionais/híbridos. Para o *EucFACE* – desenvolvido em uma floresta tropical, porém com baixa diversidade biológica – verificou-se incremento de 19% na assimilação foliar (ELLSWORTH et al., 2017). Norby e Zak (2011), ao compilarem resultados obtidos em quatro experimentos com essa tecnologia instalados em ecossistemas temperados, obtiveram um aumento médio em torno de 23% na *NPP*. Segundo Pavlick et al. (2013), através de simulações feita pelo modelo *JeDi-DGVM*, esse incremento – em escala global – aproximou-se de 18%. Valor bastante similar ao obtido por Fung et al. (2005) com o uso do modelo *CLM-CASA*, de 17%. Por fim, Hickler et al. (2008) também apontam para um possível incremento de 35% na produtividade primária líquida, quando considerada uma atmosfera enriquecida por carbono.

Nesse mesmo experimento, Hickler et al. (2008) previram um acréscimo de 26% da *NPP* em florestas temperadas. Para esses autores, tal diferença geográfica esteve predominantemente associada a diferenças no processo da fotorrespiração – uma vez que, em ambas as simulações, assumiu-se recursos e água suficientes. Nesse sentido, de forma geral, as altas temperaturas dos trópicos aumentam seu potencial de incremento de produtividade com o aumento de CO_2 , através da supressão desse processo (FARQUHAR; VON CAEMMERER; BERRY, 1980; LONG, 1991).

Segundo Ainsworth e Rogers (2007), o aumento da concentração de CO_2 no sítio ativo da rubisco, em plantas C_3 , aumenta a taxa e a eficiência da fotossíntese por dois motivos principais: (i) uma vez que a atividade dessa enzima é limitada pelo substrato nas concentrações atuais de dióxido de carbono, seu incremento na atmosfera aumentará sua fixação; e (ii) o incremento de CO_2 irá, competitivamente, inibir as reações de oxigenação e, conseqüentemente, reduzir a perda de CO_2 pela fotorrespiração. Nesse sentido, em meta-análise desenvolvida, Medlyn et al. (2001) verificam uma redução no v_{cmax} em torno de 10% com CO_2 elevado, indicando a ocorrência de ajustes na capacidade fotossintética. Ainsworth e Long (2005) também registraram uma queda de 13% nesse atributo, em ambientes temperados.

Ao considerar os diferentes grupos funcionais, Ainsworth e Rogers (2007) verificaram uma redução inferior nesse *trait* em árvores; e maior, em arbustos e gramíneas. Apesar de a aplicação final do *CAETÊ* ter apresentado uma diminuição dos valores desse parâmetro – de 1.83% para as zonas tropicais e 1.92% para as florestas tropicais – não foi possível visualizar

tal padrão. Fato possivelmente atribuído a não simulação do ciclo de nitrogênio no modelo, de grande importância para a representação do processo fotossintético.

Diferentemente do esperado, não foi simulado um incremento maior em áreas conhecidas pela presença de florestas tropicais. Isto é, obteve-se maior incremento relativo em locais, por exemplo, caracterizados por serem áreas de transição. Acredita-se que isso possa ser atribuído ao padrão espacial verificado para a eficiência do uso da água e do carbono, uma vez que as regiões com menor incremento relativo de produtividade foram as mesmas que apresentaram menor eficiência em ambas. Como exemplo, cita-se o Ecótono Amazônia-Cerrado, que apresentou maior eficiência no uso do carbono. Assume-se, portanto, que o aumento superior proporcional em ambas as eficiências está diretamente relacionado a regiões com menor produtividade.

Nesse sentido, Tang et al. (2014) associam maior *WUE* a florestas tropicais “sempre-verdes”. Entretanto, de acordo com Friedlingstein et al. (1999), o efeito de fertilização por CO_2 está associado a um aumento aproximado de 25% nessa eficiência em regiões úmidas, e de 50% em zonas áridas (como desertos e estepes). Para de Kauwe et al. (2013), em compilação feita entre modelos, gerou-se um aumento de 28% na *WUE*; enquanto observações de campo apresentaram valor próximo a 30%, em ambientes temperados. Logo, tais resultados condizem com as estimativas e gradiente obtidos pelo *CAETÊ* – em média 31.7% mais eficiente na zona tropical e 21.1%, nas florestas tropicais.

Para a eficiência no uso do carbono (razão entre *NPP* e *GPP*), deLucia et al. (2007) apresentaram uma variação na mesma entre 0.23 e 0.83 – onde as florestas tropicais associavam-se a um valor médio de 0.53. Cannell e Thornley (2000) obtiveram valores entre 0.40 e 0.60, considerando ampla gama de condições ambientais. No *CAETÊ*, a mesma sofreu um decréscimo médio de -3.21% nas florestas tropicais, quando considerado um contexto com CO_2 elevado (figura 37, anexo 9.7.). Aparentemente, as florestas tropicais associam-se à relativa baixa eficiência no uso do carbono (CHAMBERS; SILVER, 2004; MALHI, 2012), o que indica altas taxas proporcionais de respiração autotrófica (METCALFE et al., 2010). Logo, credita-se tais resultados a esse processo.

Nesse sentido, existe uma grande incerteza acerca de como a respiração será modificada pelo incremento de dióxido de carbono na atmosfera (MEDLYN et al., 2016). Como já mencionado, nota-se que locais com menor aumento (ou até diminuição) da *NPP* foram aqueles que também apresentaram menor eficiência no uso do carbono. Atribui-se esse fato à parametrização relativa ao escalonamento da respiração, exclusivamente associada à biomassa.

Ou seja, regiões com maior biomassa apresentarão maior respiração autotrófica e, conseqüentemente, menor *CUE* (para mais informações acerca da estimativa e dos padrões espaciais obtidos para a respiração autotrófica, vide anexo 9.7.).

Para questões associadas ao uso da água, observou-se, em experimentos *FACE* desenvolvidos em ecossistemas temperados, que o fechamento dos estômatos é a resposta fisiológica inicial ao incremento de CO_2 , apesar de esta ter mostrado-se bastante variada – entre 4% e 44% (WARREN; NORBY; WULLSCHLEGER, 2011). Além disso, visualizou-se padrões distintos entre os experimentos. No *Rhineland-FACE*, a redução inicial não persistiu (UDDLING et al., 2009); enquanto no *Duke-FACE*, ela não ocorreu em um primeiro momento (SCHÄFER et al., 2002). Para o *Web-FACE*, verificou-se decréscimo de ~10% na abertura estomática, porém com respostas específicas para certas espécies (KEEL et al., 2007). Ainsworth e Long (2005) também verificaram um decréscimo na mesma em torno de 20% em condições elevadas de dióxido de carbono. Essa redução foi bastante próxima à obtida por Ainsworth e Rogers (2007) – de 22% –, que também indicou uma variabilidade significativa na resposta entre os diferentes grupos funcionais. Em média, árvores, arbustos e herbáceas apresentaram redução inferior a gramíneas C_3 e C_4 – tendência já verificada por Saxe, Ellsworth e Heath (1998) e Nowak, Ellsworth e Smith (2004).

Ainsworth e Rogers (2007) ainda apontam a existência de poucas evidências acerca de decréscimos significativos na densidade estomática, verificados em experimentos *FACE*. Indicando-se, assim, que seja o fechamento estomático, de fato, o principal determinante da resposta dos estômatos ao CO_2 elevado. Contudo, apesar de tal sensibilidade não impactar significativamente no comportamento dos estômatos, diversos fatores ambientais acabam por influenciar a magnitude do efeito do CO_2 na condutância e na taxa de assimilação (BUNCE, 2004; GUNDERSON et al., 2002; HERRICK; MAHERALI; THOMAS, 2004; LEAKEY et al., 2006; MARCHI et al., 2004; MEDLYN et al., 2001; MORGAN et al., 2004; NAUMBURG et al., 2003; NOWAK; ELLSWORTH; SMITH, 2004).

Nesse sentido, g_s é influenciada pela ocorrência de eventos de seca e altas temperaturas, que modificam o *VPD*. Isto é, à medida que o mesmo aumenta, gera-se uma redução na condutância estomática e, conseqüentemente, na assimilação – uma vez que a mesma apresenta uma relação linear (ou curvilínea) com g_s (CERNUSAK; MARSHALL, 2001; CERNUSAK et al., 2011; CERNUSAK et al., 2013; GALBRAITH et al., 2010; MEDLYN et al., 2011; WULLSCHLEGER; TSCHAPLINSKI; NORBY, 2002; WONG et al., 1979).

Assume-se, assim, que o *CAETÊ* gerou estimativas condizentes com o observado – e esperado – para a condutância estomática. Isto é, uma redução da mesma (~13% na zona tropical e 4% nas florestas tropicais), à medida que se simulou um incremento na produtividade primária bruta de 22.88% nos trópicos e 13.49%, nas florestas. Assim, gerou-se maior redução da condutância em locais com maior produtividade, uma vez que são linearmente correlacionadas. Apesar de essa magnitude ter sido inferior à verificada em estudos que sintetizaram os resultados obtidos em experimentos *FACE* (AINSWORTH; LONG, 2005; AINSWORTH; ROGERS, 2007), salienta-se que os mesmos foram conduzidos em ecossistemas temperados, o que dificulta uma comparação mais fidedigna do comportamento desse processo fisiológico.

Nota-se, ainda, que o padrão verificado por Ainsworth e Rogers (2007), Nowak, Ellsworth e Smith (2004) e Saxe, Ellsworth e Heath (1998), no qual tipos funcionais com maior biomassa apresentaram redução inferior nessa capacidade, também foi visto no *CAETÊ* (para visualizar a distribuição espacial da biomassa simulada, vide anexo 9.8.). Por fim, acredita-se que o registro do aumento da condutância estomática em determinados trechos de florestas tropicais – como no noroeste Amazônico – esteja associado a condições ambientais inerentes, como da umidade relativa, que apresenta um gradiente bem marcante de noroeste à leste.

O atributo variante g_1 está diretamente associado ao incremento da condutância estomática. Isto é, à medida que ele é reduzido, têm-se o decréscimo da atividade estomática. Considerando que o *CAETÊ* atua selecionando estratégias que otimizam a produtividade (com maior biomassa) – e que o incremento dessa produtividade está relacionado à redução de g_s – espera-se o decréscimo de g_1 –, o que foi verificado no histograma de distribuição (figura 29) e na distribuição espacial desse atributo (figura 30). No mesmo sentido, uma vez que o incremento da *GPP* foi inferior em áreas originalmente mais produtivas, obteve-se menor decréscimo relativo desse *trait* nesses locais - fato evidenciado pela redução superior (em torno de 4%) na zona tropical, quando comparada às florestas tropicais (~2%).

Segundo Lin et al. (2015), assume-se que baixos valores de g_1 indicam uma transpiração custosa em termos de absorção de carbono, sugerindo que a planta provavelmente terá uma estratégia conservativa em relação ao seu gasto de água. Para Medlyn et al. (2001), uma das principais fontes de variação associadas a esse parâmetro são as distintas estratégias de uso da água presentes. Nesse sentido, o *CAETÊ* contém um *feedback* entre o incremento de dióxido de carbono e quantidade de água no solo, uma vez que a produtividade é calculada em função

desse suprimento. Essa relação pode ser observada ao visualizar, conjuntamente, a distribuição espacial desse *trait* e da *WUE*.

Ao analisar as alterações nos padrões gerados para a riqueza funcional, nota-se, inicialmente, duas principais questões:

(1) a redução da diversidade não repercutiu em uma também redução dos fluxos biogeoquímicos analisados, quando considerada uma atmosfera enriquecida por carbono. Assim, acredita-se que tais padrões possam ter sido observados pelo fato de o (i) incremento de CO₂ ter favorecido determinadas combinações de atributos que maximizassem a produtividade ou o ganho de biomassa; (ii) pela redução na riqueza ter sido insuficiente para afetar os fluxos biogeoquímicos; (iii) pela manutenção de *fitness* semelhantes, apesar de diferentes combinações de atributos (mantendo-se, assim, níveis similares de produtividade);

(2) essa redução favoreceu determinado trecho da comunidade (*i.e.*, determinadas combinações de atributos), em detrimento de outro. Este padrão pode ser observado através da figura 33, que explicita o deslocamento da curva de riqueza para a esquerda - mostrando diminuição na sobrevivência - e o prolongamento do pico de sobrevivência no percentual de riqueza mais frequente, indicando esse favorecimento.

Notou-se, em termos gerais, que a redução da riqueza funcional esteve associada à eliminação de estratégias presentes em determinados trechos da amplitude de valores registradas para os atributos. Isto é, em uma condição elevada de CO₂, a amplitude de valores registradas para o parâmetro g_1 , por exemplo, foi reduzida. Assim, estratégias que apresentavam valores fora da nova *range* verificada foram eliminadas. Além de g_1 , esse comportamento foi verificado para aquelas que investiam pouco em alocação para raízes finas; muito em alocação para folhas; e aquelas que se encontravam nos limites inferiores ou superiores de investimento em *turnover* para tecidos lenhosos.

Destaca-se, também, que, uma variação diminuta das respostas dos atributos variantes (em alguns casos, com modificação inferior a 1% nas médias) repercutiu em uma redução da riqueza de -5.5% na zona tropical e -8.8%, nas florestas tropicais. Esse fato pode estar associado à baixa influência do CO₂ e/ou maior representatividade das condições ambientais em determinados *traits* (como água e luz) – fato já observado por Fukami et al. (2005). Assim, a influência do dióxido de carbono dá-se, também, através de *feedbacks* entre os processos fisiológicos.

Além disso, acredita-se que o incremento feito em pequena escala (somente + 200 ppm) também influenciou esse resultado, uma vez que essa concentração ainda está bem aquém da

de saturação do processo fotossintético nas plantas. Portanto, futuramente, será de grande valia simular condições com um acréscimo superior de dióxido de carbono e com alterações nas taxas de precipitação e temperatura. Acredita-se que, com essas considerações, obter-se-ia mudanças mais acentuadas nos atributos funcionais variantes e, conseqüentemente, nos fluxos biogeoquímicos e na riqueza funcional.

Por fim, tais constatações demonstram a importância de considerar atributos funcionais variantes para a análise da diversidade funcional dos ecossistemas hiperdiversos, assim como da resistência e resiliência desses ecossistemas a novas condições ambientais.

9. CONCLUSÃO

Apesar de verificada a necessidade de aprimoramento de diversos aspectos inerentes ao *CAETÊ* – como melhor representação da mortalidade vegetal, a inclusão de um módulo relativo à fenologia e à competição, além da incorporação de novas formulações para processos fisiológicos essenciais – acredita-se que suas premissas, conceitos e abordagem possibilitem no investigar questões ausentes e/ou pouco exploradas por outros modelos vegetacionais, especialmente as relativas às modificações nos padrões de diversidade e riqueza funcional.

A consideração desses novos aspectos, juntamente com a utilização de *benchmarks* mais adequados às características do modelo (por exemplo, que não considerem mudanças no uso da terra), seria de grande valia e enriqueceria o desenvolvimento do *CAETÊ*. Da mesma forma, sua conversão para um modelo dinâmico possibilitaria a eliminação de efeitos decorrentes do uso da *NPPpot*, o que melhoraria a capacidade de representação dos fluxos biogeoquímicos.

Quando considerada a implementação dos atributos variantes v_{cmax} e g_1 , conclui-se que a utilização de bases de dados é essencial, em decorrência da limitação e da grande variação obtida nessas medições; entretanto, que a filtragem desses dados é primordial, uma vez que a obtenção dos mesmos, *in situ*, varia significativamente. Nesse sentido, a consideração de valores referentes à condutância estomática máxima, em vez da média, poderia melhorar a performance do *CAETÊ*.

Os resultados gerados ao considerar, exclusivamente, uma condição de CO₂ elevado condizem com os padrões verificados na literatura, obtidos através de outros experimentos *FACE*. Entretanto, salienta-se a importância de, em novas simulações, considerar concomitantemente o efeito da temperatura nos diferentes processos fisiológicos, uma vez que essa variável influencia diretamente suas estimativas. Assim, seria possível também a captação de *feedbacks* entre esta e o dióxido de carbono atmosférico.

Por fim, pôde-se concluir que a consideração de um número superior de *PLS* influencia os fluxos biogeoquímicos, o que reforça a ideia da limitação associada a modelos baseados em poucos *PFTs*, especialmente em ambientes hiperdiversos. Além disso, certificou-se a importância da implementação de atributos funcionais variantes, uma vez que sua consideração – além de auxiliar na compreensão das possíveis respostas dos *traits* a mudanças ambientais – viabiliza um entendimento mecanístico e com contextualização ecológica dessas interações. Essa nova visão, em um cenário ambiental sem precedentes – e com possíveis comunidades

vegetais sem precedentes –, torna-se de grande valia para o estudo das dinâmicas ecossistêmicas e suas interações com a atmosfera.

10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D. D.; CORNWELL, W. K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within and among-community components. *Ecology Letters*, Oxford, v. 10, n. 2, p. 135–145, 2007.

AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, Cambridge, v. 165, n. 2, p. 351–371, 2005.

AINSWORTH, E. A.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v. 30, n. 3, p. 258-270, 2007.

ALTON, P. B. How useful are plant functional types in global simulations of the carbon, water, and energy cycles? *Journal of Geophysical Research*, Washington, v. 116, n. G1, p. 1-13, 2011.

ARAGÃO, L. E. O. C. Environmental science: The rainforest's water pump. *Nature*, London, v. 489, n. 7415, p. 217–218, 2012.

ARAGÃO, L. E. O. C. et al. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, Göttingen, v. 6, n. 12, p. 2759-2778, 2009.

ARNETH, A. et al. Response of central Siberian Scots pine to soil water deficit and long-term trends in atmospheric CO₂ concentration. *Global Biogeochemical Cycles*, Washington, v. 16, n. 1, p. 5 (1) – 5 (13), 2002.

ATKIN, O. K. et al. The hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature. *Functional Plant Biology*, Victoria, v. 32, n. 2, p. 87–105. 2005.

BALL, J. T.; WOODROW, J. T.; BERRY, J. A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggins, J. (Ed.). *Progress in Photosynthesis Research*. Dordrecht: Martinus-Nijhoff Publishers, 1987. p. 221–224.

BATTIPAGLIA, G. et al. Elevated CO₂ increases tree-level intrinsic water use efficiency: insights from carbon and oxygen isotope analyses in tree rings across three forest FACE sites. *New Phytologist*, Cambridge, v. 197, n. 2, p. 544-554, 2013.

BAZZAZ, F. A. The Response of Natural Ecosystems to the Rising Global CO₂ Levels. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Palo Alto, v. 21, n. 1, p. 167–196, 1990.

BEER, C. et al. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. *Science*, Washington, v. 329, n. 5993, p. 834–838, 2010.

- BEERLING, D. J.; QUICK, W. P. A new technique for estimating rates of carboxylation and electron transport in leaves of C₃ plants for use in dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, Oxford, v. 1, n. 4, p. 289-294, 1995.
- BERNACCHI, C. J. et al. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v. 24, n. 2, 253–259, 2001.
- BETTS, R. A. et al. The role of ecosystem-atmosphere interactions in simulated Amazonian precipitation decrease and forest dieback under global climate warming. *Theoretical and Applied Climatology*, Wien, v. 78, n. 1, p. 157-175, 2004.
- BIOME-BGC. *Biome BGC version 4.2: Theoretical framework of BIOME-BGC*. 2010. Disponível em: <<http://www.ntsug.umd.edu/project/biome-bgc>>. Acesso 25 Mai 2017.
- BONAN, G. B; et al. The Land Surface Climatology of the Community Land Model Coupled to the NCAR Community Climate Model. *Journal of Climate*, Boston, v. 15, n 22., p. 3123-3149, 2002.
- BONAN, G. B. et al. Improving canopy processes in the Community Land Model version 4 (CLM4) using global flux fields empirically inferred from FLUXNET data. *Journal of Geophysical Research*, Washington, v. 116, n. G2, G02014, 2011.
- BONDEAU, A. Modelling the role of agriculture for the 20th century global terrestrial carbon balance. *Global Change Biology*, Oxford, v. 13, n. 3, p. 679-706, 2007.
- BOX, E.: Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Sciences*, Knivsta, v. 7, n. 3, p. 309–320, 1996.
- BRADSHAW, A. D. Functional Ecology = Comparative Ecology? *Functional Ecology*, Oxford, v. 1., n. 1, p. 71, 1987
- BRIENEN, R. J. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature*, London, v. 519, n. 7543, p. 344-348, 2015.
- BUNCE, J. A. Carbon dioxide effects on stomatal responses to the environment and water use by crops under field conditions. *Oecologia*, Berlin, v. 140, n. 1, p. 1–10, 2004.
- CANNEL, M. G. R.; THORNLEY, J. H. M. Modelling the Components of Plant Respiration: Some Guiding Principles. *Annals of Botany*, Oxford, v.85, n. 1, p. 45-54. 2000.
- CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impacts on humanity, *Nature*, London, v. 486, n. 6, p. 59-67, 2012.
- CASANOVES, F.; PLA, L. E.; DI RIENZO, J. A. FDiversity: An Integrated Tool to Estimate and Analyze Functional Diversity, *The Bulletin of the Ecological Society of America*, Washington, v. 92, n. 2, p. 147-152, 2011.
- CERNUSAK, L. A.; MARSHALL, J. D. Responses of foliar d13C, gas exchange, and leaf morphology to reduced hydraulic conductivity in *Pinus monticola* branches. *Tree Physiology*, Oxford, v. 21, n.16, p. 1215–1222, 2001.

- CERNUSAK, L. A. et al. Photosynthetic physiology of eucalypts along a sub-continental rainfall gradient in northern Australia. *Agricultural and Forest Meteorology*, Amsterdam, v. 151, n. 11, p. 1462–1470, 2011.
- CERNUSAK, L. A. et al. Tropical Forest Responses to increasing atmospheric CO₂: current knowledge and opportunities for future research. *Functional Plant Biology*, Victoria, v. 40, n. 6, p. 531-551, 2013.
- CHAMBERS, J. Q.; SILVER, W. L. Some aspects of ecophysiological and biogeochemical responses of tropical forests to atmospheric change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, London, v. 359, n. 1443, p. 463–476, 2004.
- CHAPIN, F. S. et al. Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods. *Ecosystems*, New York, v. 9, n. 7, p. 1041–1050, 2006.
- CHEN, H. et al. Sensitivity of simulated terrestrial carbon assimilation and canopy transpiration to different stomatal conductance and carbon assimilation schemes. *Climate Dynamics*, Berlin, v. 36, n. 5-6, p. 1037-1044, 2011.
- CHRISTENSEN, G. A. et al. Regional Climate Projections. In: SOLOMON, S. et al. (eds.). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, New York: Cambridge University Press, 2007. P. 849-927.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; OBERBAUER, S. F. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology*, Oxford, v. 16, n. 2, p. 747–759. 2010.
- COWAN, I. R; FARQUHAR, G. D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In: Jennings, D. H. (Ed.). *Integration of Activity in the Higher Plant*. Cambridge, New York: Cambridge University Press, 1977. p. 471–505.
- COX, P. M. *Description of the TRIFFID Dynamic Global Vegetation Model*. London: Hadley Centre, 2001. 16 p.
- COX, P. M. et al. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, London, v. 408, n. 6809, p. 184-187, 2000.
- COX, P. M. et al. Sensitivity of tropical carbon to climate change constrained by carbon dioxide variability. *Nature*, London, v. 494, n. 7437, p. 341-344, 2013.
- CRAMER, W. et al. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. *Global Change Biology*, Oxford, v. 5, n. S1, p. 1-15, 1999.
- CURTIS, P. S.; WANG, X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, Berlin, v. 113, n. 3, p. 299–313, 1998.
- DE PURY, D. G. G.; FARQUHAR, G. D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v. 20, n. 5, p. 537-557, 1997.

- DELUCIA, E. H. et al. Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology*, Oxford, v. 13, n. 6, p. 1157–1167, 2007.
- DÍAZ, S. et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, Knivsta, v. 15, n. 3, p. 295-304, 2004.
- DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 104, n. 52, p. 20684–20689, 2007.
- DIXON, R. K. et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, Washington, v. 263, n. 5144, p. 185–189, 1994.
- DOMINGUES, T. F. et al. Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa woodlands. *Plant, Cell & Environment*, Oxford, v. 33, n. 6, p. 959-980, 2010.
- EAMUS, D. The interaction of rising CO₂ and temperatures with water use efficiency, *Plant. Cell and Environment*, Oxford, v. 14, n. 8, p. 843–852, 1991.
- ELLSWORTH, D. S. et al. Elevated CO₂ does not increase eucalypt forest productivity on a low-phosphorus soil. *Nature Climate Change*, London, v. 7, n. 4, p. 279-282, 2017.
- EMERSON, B. C; GILLESPIE, R. G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, Amsterdam, v. 23, n. 11, p. 619-630, 2008.
- ENQUIST, B. J.; NIKLAS, K. J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, New York, v. 295, n. 5559, p. 1517–1520, 2002.
- FALKOWSKI, P. et al. The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, New York, v. 290, n. 5490, p. 291–296, 2000.
- FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ plants. *Planta*, Berlin, v. 149, n. 1, p. 78-90, 1980.
- FIELD, C. B.; JACKSON, R. B.; MOONEY, H. A. Stomatal responses to increase CO₂: implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell & Environment*, Oxford, v. 18, n. 10, p. 1214-1225, 1995.
- FOLEY, J. A. et al. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles*, Washington, v. 10, n. 4, p. 603–628, 1996.
- FRESCHET, G. T. et al. Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, Oxford, v. 20, n. 5, p. 755–765, 2011.
- FRIEND, A. D. et al. A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0). *Ecological Modelling*, Amsterdam, v. 95, n. 2-3, p. 249-287, 1997.

- FRIEND, A. D.; WHITE, A. Evaluation and analysis of a dynamic terrestrial ecosystem model under pre-industrial conditions at the global scale. *Global Biochemical Cycles*, Washington, v. 14, n. 4, p. 1173-1190, 2000.
- FRIEDLINGSTEIN, P. et al. Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. *Global Change Biology*, Oxford, v. 5, n. 7., p. 755–770, 1999.
- FUNG, I. Y. et al. Evolution of carbon sinks in a changing climate, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, Washington, v. 102, n. 32, p. 11201-11206, 2005.
- FYLLAS, N. M. et al. Analysing Amazonian forest productivity using a new individual and trait-based model (TFS v.1). *Geoscientific Model Development*, Göttingen, v. 7, n. 4, p. 1251–1269, 2014.
- GAGEN, M. et al. Evidence of changing intrinsic water-use efficiency under rising atmospheric CO₂ concentrations in Boreal Fennoscandia from subfossil leaves and tree ring delta 13C ratios. *Global Change Biology*, Oxford, v. 17, n. 2, p. 1064–1072, 2011.
- GALBRAITH, D. et al. Multiple mechanisms of Amazonian forest biomass losses in three dynamic global vegetation models under climate change. *New Phytologist*, Cambridge, v. 187, n. 3, p. 647-665, 2010.
- GALBRAITH, D. et al. Residence times of woody biomass in tropical forests. *Plant Ecology & Diversity*, Oxfordshire, v. 6, n. 1, p. 139–157, 2013.
- GARNIER, E. et al. Plant Functional Markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, Tempe, v. 85, n. 9, p. 2630-2637, 2004.
- GERTEN, D. et al. Terrestrial vegetation and water balance - Hydrological evaluation of a dynamic global vegetation model. *Journal of Hydrology*, Amsterdam, v. 286, n. 1–4, p. 249–270, 2004.
- GRIME, J. P.: Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, Oxford, v. 86, n. 6, p. 902–910, 1998.
- GROENENDIJK, M. et al. Assessing parameter variability in a photosynthesis model within and between plant functional types using global FLUXNET eddy covariance data. *Agricultural and Forest Meteorology*, Amsterdam, v. 151, n. 1, p. 22-38, 2011.
- GUNDERSON, C. A. et al. Environmental and stomatal control of photosynthetic enhancement in the canopy of a sweetgum plantation during 3 years of CO₂ enrichment. *Plant, Cell & Environment*, Oxford, v. 25, n. 3, p. 379–393, 2002.
- GUPTA, A. K; NADARAJAH, S. *Handbook of Beta Distribution and Its Application*. Boca Raton: CRC Press, 2004, 600 p.
- HARI, P. et al. Optimal control of gas exchange. *Tree Physiology*, Oxford, v. 2, n. 1-2-3, p. 169-175, 1986.

- HARRISON, S. P. et al. Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of Vegetation Science*, Knivsta, v. 21, n. 2, p. 300–317, 2010.
- HENDREY, G. R. et al. A free-air enrichment system for exposing tall forest vegetation to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, Oxford, v. 5, n. 3, p. 293-309, 1999.
- HERRICK, J. D.; MAHERALI, H.; THOMAS, R. B. Reduced stomatal conductance in sweetgum (*liquidambar styraciflua*) sustained over long-term CO₂ enrichment. *New Phytologist*, Cambridge, v. 162, n. 2, p. 387–396, 2004.
- HICKLER, T. et al. CO₂ fertilization in temperate FACE experiments not representative of boreal and tropical forests. *Global Change Biology*, Oxford, v. 14, n. 7, p. 1531-1542, 2008.
- HOCH, G.; RICHTER, A; KORNER, C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant Cell and Environment*, New Jersey, v. 26, n. 7, p. 1067–1081, 2003.
- HUNTINGFORD, C.; Cox, P. M.; Lenton, T. M. Contrasting responses of a simple terrestrial ecosystem model to global change. *Ecological Modelling*, Amsterdam, v. 134, n. 1, p. 41-58, 2000.
- HUNTINGFORD, C. et al. Using a GCM analogue model to investigate the potential for Amazonian forest dieback. *Theoretical and Applied Climatology*, Wien, v. 78, n.1, p. 177–185, 2004.
- HUNTINGFORD, C. et al. Towards quantifying uncertainty in predictions of Amazon ‘dieback’. *Philosophical Transactions of the Royal Society B - Biological Sciences*, London, v. 363, n. 1498, p. 1857-1864, 2008.
- HUNTINGFORD, C. et al. Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. *Nature geoscience*, London, v. 6, n. 4, p. 268-273, 2013.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). *Climate Change 2013: The physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, Nova York: Cambridge University Press, 2013a. IPCC.
- ISE, T. Comparison of modeling approaches for carbon partitioning: impact on estimates of global net primary production and equilibrium biomass of woody vegetation from MODIS GPP. *Journal of Geophysical Research*, Washington, v. 115, n. G4, G040205, 2010.
- JACKSON, S; WILLIAMS, J. Modern analogs in quaternary paleoecology: here today, gone yesterday, gone tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, Palo Alto, v. 21, n. 32, p. 495-537, 2004.
- KATTGE, J. et al. Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology*, Oxford, v. 15, n. 4, p. 976–991, 2009.
- KATTGE, J. et al. TRY – A global database of plant traits. *Global Change Biology*, Oxford, v. 17, n. 9, p. 2905-2935, 2011.

- KATUL, G. G.; PALMROTH, S.; OREN, R. Leaf stomatal responses to vapor pressure deficit under current and CO₂-enriched atmosphere explained by the economics of gas exchange. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v. 32, n. 8, p. 968–979, 2009.
- DE KAUWE, M. G. et al. Forest water use and water use efficiency at elevated CO₂: a model-data intercomparison at two contrasting temperate forest FACE sites. *Global Change Biology*, Oxford, v. 19, n. 6, p. 1759-1779, 2013.
- KEEL, S. G.; SIEGWOLF, R. T. W.; KORNER, C. Canopy CO₂ enrichment permits tracing the fate of recently assimilated carbon in a mature deciduous forest. *New Phytologist*, Cambridge, v. 172, n. 2, p. 319-329, 2006.
- KEEL, S. G. et al. Stomatal conductance in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Trees: Structure and Functioning*, Berlin, v. 21, n. 2, p. 151–159, 2007.
- KERBAUY, G. B. *Fisiologia Vegetal*. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 2^a. ed., 2008.
- KIMBALL, B. A et al. Effects of increasing atmospheric CO₂ on vegetation. *Vegetatio*, The Hague, v. 104, n. 1, p. 65–75, 1993.
- KLEIDON, A. Optimized stomatal conductance of vegetated land surfaces and its effects on simulated productivity and climate. *Geophysical Research Letters*, Washington, v. 31, n. 21, p. L21203. 2004.
- KLEIDON, A. et al. Simulated geographic variations of plant species richness, evenness and abundance using climatic constraints on plant functional diversity. *Environmental Research Letters*, Bristol, v. 4, n. 1, 014007, 2009.
- KNORR, W. Annual and interannual CO₂ exchanges of the terrestrial biosphere: process-based simulations and uncertainties. *Global Ecology and Biogeography*, Oxford, v. 9, n. 3, p. 225-252, 2000.
- KÖRNER, C.; WÜRTH, M. A simple method for testing leaf responses of tall tropical forest trees to elevated CO₂. *Oecologia*, Berlin, v. 107, n. 4, p. 421–425, 1996.
- KRAFT, N. J. B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, Oxford, v. 29, p. 592-599, 2015.
- KREFT, H; JETZ, W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, Washington, v. 104, n. 14, p. 5925-5930, 2007.
- KRINNER, G. et al. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere–biosphere system. *Global Biogeochemical Cycles*, Washington, v. 19, n. 1, p. GB1015, 2005.
- KUCHARIK, C. J. et al. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: Water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Biogeochemical Cycles*, Washington, v. 14, n. 3, p. 795-825, 2000.

LAPOLA, D. M. *Consequências das mudanças climáticas globais nos biomas da América do Sul: um modelo de vegetação potencial incluindo ciclo de carbono*. 2007. 186 p. (Dissertação) – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, 2007.

LAPOLA, D. M.; NORBY, R. J. *Amazon-FACE: Assessing the effects of increased atmospheric CO₂ on the ecology and resilience of the Amazon forest*. Brasília: Ministério de Ciências, Tecnologia e Inovação, 2014. 51 p.

LAPOLA, D. M.; OYAMA, M. D.; NOBRE, C. A. Exploring the range of climate biome projections for tropical South America: The role of CO₂ fertilization and seasonality. *Global Biogeochemical Cycles*, Washington, v. 23, n. 3, GB3003, 2009.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, Oxford, v. 16, n. 5, p. 545–556, 2002.

LAVOREL, S. et al. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, Oxford, v. 22, n. 1, p. 134-147, 2008.

LAW, R. M.; KOWALCZYK, E. A.; WANG, Y. P. Using atmospheric CO₂ data to assess a simplified carbon-climate simulation for the 20th century. *Tellus Series B - Chemical and Physical Meteorology*, Copenhagen, v. 58, n. 5, p. 427-437, 2006.

LE QUÉRÉ, C. et al. Global carbon budget 2014. *Earth System Science Data*, Göttingen, v. 7, n., p. 521-610, 2014.

LEAKEY, A. D. B. Long term growth of soybean at elevated [CO₂] does not cause acclimation of stomatal conductance under fully open-air conditions. *Plant, Cell & Environment*, Oxford, v. 29, n. 9, p. 1794–1800, 2006.

LEAKEY, A. D. B. et al. Genomic basis for stimulated respiration by plants growing under elevated carbon dioxide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 106, n. 9, p. 3597–3602, 2009.

LEFCHECK, J. S.; DUFFY, J. E. Multitrophic functional diversity predicts ecosystem functioning in experimental assemblages of estuarine consumers, *PeerJ PrePrints*, 2015.

LENTON, T. M. et al. Tipping elements in the Earth's climate system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 105, n. 6, p. 1786-1793, 2008.

LEUNING, R. A critical appraisal of a coupled stomatal–photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v. 18, n. 4, p. 339-357, 1995.

LEUZINGER, S.; KÖRNER, C. Water savings in mature deciduous forest trees under elevated CO₂. *Global Change Biology*, Oxford, v. 13, n. 12, p. 2498–2508, 2007.

LEVIS, S. et al. The Community Land Model's Dynamic Global Vegetation Model (CLM-DGVM). *Ncar/Tn-459+Ia*, p. 50, 2004.

- LIBERLOO, M. et al. Coppicing shifts CO₂ stimulation of poplar productivity to above-ground pools: a synthesis of leaf to stand level results from the POP/EUROFACE experiment. *New Phytologist*, Cambridge, v. 182, n. 2, p. 331–346, 2009.
- LIN, Y. et al. Optimal stomatal behaviour around the world. *Nature Climate Change*, London, v. 5, n. 5, p. 459-464, 2015.
- LLOYD, J. Modeling stomatal responses to environment in *Macadamia integrifolia*. *Australian Journal of Plant Physiology*, Melbourne, v. 18, n. 6, p. 649–660, 1991.
- LLOYD, J.; SHIBISTOVA, O.; ZOLOTOUKHINE, D. Seasonal and annual variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central Siberian pine forest. *Tellus Series B – Chemical and Physical Meteorology*, Copenhagen, v. 54, n. 5, p. 590–610, 2002.
- LONG, S. P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: has its importance been underestimated? *Plant, Cell & Environment*, Oxford, v. 14, n. 8, p. 729–739, 1991.
- LOVELAND, T.R.; BELWARD, A.S. The IGBP-DIS global 1km land cover data set, DISCover: First results. *International Journal of Remote Sensing*, Abingdon, vol. 18, n. 15, p. 3289-3295, 1997.
- LOVELOCK, C. E. et al. Effects of elevated CO₂ concentrations on photosynthesis, growth and reproduction of branches of the tropical canopy tree species, *Luehea seemannii* Tr. & Planch. *Plant, Cell & Environment*, Oxford, v. 22, n. 1, p. 49–59, 1999.
- LUCHT, W. et al. Climatic Control of the High-Latitude Vegetation Greening Trend and Pinatubo effect. *Science*, Washington, v. 296, n. 5573, p. 1687-1689, 2002.
- MALHI, Y. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, Oxford, v. 100, n. 1, p. 65–75, 2012.
- MALHI, Y. et al. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, Oxford, v. 10, n. 5, p. 563-591, 2004.
- MALHI, Y. et al. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 106, n. 49, p. 20610-20615, 2009.
- MALHI, Y.; DOUGHTY, C.; GALBRAITH, D. The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests, *Philosophical transactions of the Royal Society – B*, London, v. 366, p. 3225-3245, 2011.
- MALHI, Y.; et al. Amazon forest productivity and carbon cycle, *Global Change Biology*, Oxford, v. 21, n. 6, p. 2283-2295, 2015.
- MARCHI, S. et al. Physiological and morphological responses of grassland species to elevated atmospheric CO₂ concentrations in FACE-systems and natural CO₂ springs. *Functional Plant Biology*, Victoria, v. 31, p. 181–194, 2004.

- MARENGO, J. A. et al. Future change of climate in South America in the late twenty-first century: intercomparison of scenarios from three regional climate models. *Climate Dynamics*, Berlin, v. 35, n. 6, p. 1089-1113, 2010.
- MCGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, Cambridge, USA, v. 21, n. 4, p. 178–185, 2006.
- MEDLYN, B. et al. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytologist*, Cambridge, v. 149, n. 2, p. 247–264, 2001.
- MEDLYN, B. E. et al. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, Oxford, v. 17, n. 6, p. 2134-2144, 2011.
- MEDLYN, B. E. et al. Using models to guide field experiments: *a priori* predictions for the CO₂ response of a nutrient- and water-limited native Eucalypt woodland. *Global Change Biology*, Oxford, v. 22, n. 8, p. 2834-2851, 2016.
- MERCADO, L. et al. Modelling Amazonian Forest eddy covariance data: a comparison of big leaf versus sun/shade models for the C-14 tower at Manaus I. Canopy photosynthesis. *Acta Amazonica*, Manaus, v. 36, n. 1, p. 69-82, 2006.
- MERCADO, L. M. et al. Modelling basin-wide variation in Amazon forest productivity – Part I: model calibration, evaluation and upscaling functions for canopy photosynthesis. *Biogeosciences*, Göttingen, v. 6, n. 7, p. 1247-1272, 2009.
- MESSINGER, S. M.; BUCKLEY, T. N. MOTT, K. A. Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO₂. *Plant Physiology*, Bethesda, v. 140, n. 2, p. 771-778, 2006.
- METCALFE, D. B. et al. Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. *New Phytologist*, Cambridge, v. 187, n. 3, p. 608–621, 2010.
- MOONEY, H. A. et al. Ecosystem physiology responses to global change. In: *Implications of Global Change for Natural and Managed Ecosystems*. A Synthesis of GCTE and Related Research. IGBP Book Series No. 4, (eds Walker BH, Steffen WL, Canadell J, Ingram JSI), pp. 141–189. Cambridge University Press, Cambridge. 1999.
- MORGAN J. A. et al. Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, Berlin, v. 140, n. 1, p. 11–25. 2004.
- MORISON, I. J. L. Sensitivity of stomata and water use efficiency to high CO₂. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v. 8, n. 6, p. 467–474, 1985.
- NAUMBURG, E. Photosynthetic responses of Mojave Desert shrubs to free air CO₂ enrichment are greatest during wet years. *Global Change Biology*, Oxford, v. 9, n. 2, p. 276–285, 2003.

NEGRÓN-JUAREZ et al. Observed allocations of productivity and biomass, and turnover times in tropical forests are not accurately represented in CMIP5 Earth system models. *Environmental Research Letters*, Bristol, v. 10, n. 6, 064017, 2015.

NIINEMETS, Ü. Global-Scale Climatic Controls Of Leaf Dry Mass Per Area, Density and Thickness In Trees And Shrubs, *Ecology*, Tempe, v. 82, n. 2, p. 453-469, 2011.

NORBY, R. J. et al. Net primary productivity of a CO₂-enriched deciduous forest and the implications for carbon storage. *Ecological Application*, Tempe, v. 12, n. 5, p. 1261–1266. 2002.

NORBY, R. J. et al. Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 102, n. 50, p. 18052–18056, 2005.

NORBY, R. J. et al. CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, Washington, v. 107, n. 45, p. 19368-19373, 2010.

NORBY, R. J.; ZAK, D. R. Ecological Lessons from Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) Experiments, *Annual Reviews*, Palo Alto, v. 42, p. 181-203, 2011.

NORMAN, J. M. Interfacing leaf and canopy irradiance interception models. In: HESKETH, J. D.; JONES, J. W. (Eds.). *Predicting Photosynthesis for Ecosystem Models*, v. 2. Boca Raton, CRC Press, Inc., p. 49–67. 1980.

NOWAK, R. S.; ELLSWORTH, D. S.; SMITH, S. D. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ – do photosynthetic and productivity data from FACE experiment support early predictions? *New Phytologist*, Cambridge, v. 162, n. 2, p. 253–280, 2004.

OLESON, K. et al., *Technical description of the community land model (CLM)*. Boulder: National Center for Atmospheric Research, 2004. 257 p.

OLESON, K. et al. *Technical description of version 4.0 of the Community Land Model (CLM)*. Boulder: National Center for Atmospheric Research, 2010.

ORDOÑEZ, J. C. et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility, *Global Ecology and Biogeography*, Oxford, v. 18, n. 2, p. 137–149, 2009.

OYAMA, M. D. Consequências climáticas da mudança de vegetação do nordeste brasileiro: um estudo de modelagem. Tese (Doutorado em Meteorologia), Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, 2002. 220p.

PAN, Y. et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, Washington, v. 333, n. 6045, p. 988–993, 2011.

PAN, Y. et al. The structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, Palo Alto, v. 44, p. 593-622, 2013.

PAVLICK, R. et al. The Jena Diversity-Dynamic Global Vegetation Model (JeDi-DGVM): a diverse approach to representing terrestrial biogeography and biogeochemistry based on plant functional trade-offs. *Biogeosciences*, Göttingen, v. 10, n. 6, p. 4137-4177, 2013.

PHILLIPS, O. L. et al. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, Washington, v. 323, n. 5919, p. 1344–1347, 2009.

POTSDAM INSTITUT FOR CLIMATE IMPACT RESEARCH (PIK). *The Inter-Sectoral Impact Model Intercomparison (ISI-MIP2)*. Potsdam, 2014. Disponível em: <<https://www.pik-potsdam.de/research/climate-impacts-and-vulnerabilities/research/rd2-cross-cutting-activities/isi-mip/for-modellers/isi-mip-phase-2>>. Acessado em: 25 out. 2014.

PRENTICE, I. C. et al. Dynamic global vegetation modeling: quantifying terrestrial ecosystem responses to large-scale environmental change. In: CANADELL, J. G.; PATAKI, J. G.; PITELKA, L. F. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007. p. 175-192.

PURVES, D.; PACALA, S. Predictive models of forest dynamics. *Science*, Washington, v. 320, n. 5882, p. 1452–1453, 2008.

QUESADA, C. A. et al. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*, Göttingen, v. 7, n. 5, p. 1515 - 1541, 2010.

QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, Göttingen, v. 9, n. 6, p. 2203 – 2246, 2012.

RAMMIG, A. et al. *Estimating the risk of Amazonian forest dieback*, *New Phytologist*, Cambridge, v. 187, n. 3, p. 694-706, 2010.

RAVEN, P. H.; EICHHORN, S. E.; EVERT, R. F. *Biologia Vegetal*. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 8ª ed, 2014. 876p.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 94, n. 25, p. 13730–13734, 1997.

REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; LUSK, C. H. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. *Ecological Applications*, Tempe, v. 17, n. 7, p. 1982–1988, 2007

RICHARDSON, A. D. et al. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist*, Cambridge, v. 197, n. 3, p. 850 – 861, 2013.

RIUS, B. F. Modelagem de alocação, tempo de residência do carbono e diversidade funcional em florestas tropicais: uma abordagem “trait-based” e os efeitos do CO2 elevado. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Biodiversidade) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2017, em elaboração.

- ROGERS, A. The use and misuse of V_{cmax} in Earth System Models. *Photosynthesis Research*, Dordrecht, v. 119, n. 1, p. 15-29, 2014.
- ROSCHER, C. et al. Using Plant Functional Traits to Explain Diversity – Productivity Relationships, *PlosOne*, San Francisco, v. 7, n. 5, e36760, 2012.
- RYAN, M. G. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems. *Tree physiology*, Oxford, v. 9, n. 1_2, p. 255–266, 1991a.
- RYAN, M. G. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological applications*, Tempe, v. 1, n. 2, p. 157-167, 1991b.
- SAKSCHEWSKI, B. et al. Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, Oxford, v. 21, n. 7, p. 2711-2725, 2015.
- SAKSCHEWSKI, B. et al. Resilience of Amazon Forests emerges from plant trait diversity. *Nature Climate Change*, London, v. 6, n. 11, p. 1032-1036, 2016.
- SALAZAR, L. F.; NOBRE, C. A.; OYAMA, M. D. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters*, Washington, v. 34, L09708, p. 1-6, 2007.
- SAXE, H; ELLSWORTH, D. S.; HEATH, J. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist*, Cambridge, v. 139, n. 3, p. 395-436, 1998.
- SCHÄFER, K. V. R. et al. Hydrologic balance in an intact temperate forest ecosystem under ambient and elevated atmospheric CO₂ concentration. *Global Change Biology*, Oxford, v. 8, n. 9, p. 895–911, 2002.
- SCHEITER, S.; HIGGINS, S. I. Impacts of climate change on the vegetation of Africa: an adaptive dynamic vegetation modelling approach. *Global Change Biology*, Oxford, v. 15, n. 9, p. 2224-2246, 2009.
- SCHYMANSKI, S. J. et al. A test of the optimality approach to modelling canopy properties and CO₂ uptake by natural vegetation. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v. 30, n. 12, p. 1586–1598, 2007.
- SITCH, S. et al. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, Oxford, v. 9, n. 2, p. 161–185, 2003.
- SPITTERS, C. J. T.: Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis: Part II. Calculations of canopy photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*, Amsterdam, v. 38, n. 1-3, p. 231–242, 1986.
- SPRACKLEN, D. V.; ARNOLD, S. R.; TAYLOR, C. M. Observations of increased tropical rainfall preceded by air passage over forest. *Nature*, London, v. 489, n. 7415, p. 282-285, p. 2012.

- SWAINE, E. K. Ecological and evolutionary drivers of plant community assembly in a Bornean rain forest. Tese de doutorado - University of Aberdeen, 2007.
- TANG, X. et al. How is water-use efficiency of terrestrial ecosystems distributed and changing on Earth? *Scientific Reports*, London, v. 4, n. 7483, p. 1 - 11, 2014.
- TILMAN, D. Functional Diversity. In: LEVIN, S. A. (Ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*, v. 3. Academic Press, New York, 2001. p. 109-120.
- TURNER, D. P. et al. Scaling gross primary production (GPP) over boreal and deciduous forest landscapes in support of MODIS GPP product validation. *Remote Sensing of Environment*, New York, v. 88, n. 3, p. 256–270, 2003.
- TURNER, D. P. et al. Scaling net primary productivity to a MODIS footprint in support of Earth observing system product validation. *International Journal of Remote Sensing*, Basingstoke, v. 25, n. 10, p. 1961-1979, 2004.
- TURNER, D. P. et al. Site-level evaluation of satellite-based global terrestrial gross primary production and net primary production monitoring. *Global Change Biology*, Oxford, v. 11, n. 4, p. 666–684, 2005.
- TURNER, D. P. et al. Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes. *Remote Sensing of Environment*, New York, v. 102, n. 3-4, p. 282-292, 2006.
- UDDLING, J. et al. Leaf and canopy conductance in aspen and aspenbirch forests under free-air enrichment of carbon dioxide and ozone. *Tree Physiology*, Oxford, v. 29, n. 11, p. 1367–1380, 2009.
- U. S. DOE. *Research Priorities for Tropical Ecosystems Under Climate Change*. Washington DC: U. S. Department of Energy - Office of Science, 2012. 136 p.
- VAN BODEGOM, P. M. et al. Going beyond limitations of plant functional types when predicting global ecosystem–atmosphere fluxes: exploring the merits of traits-based approaches. *Global Ecology and Biogeography*, Oxford, v. 21, n. 6, p. 625–636, 2012.
- VAN BODEGOM, P. M.; DOUMA, J. C.; VERHEIJEN, L. M. A fully trait-based approach to modeling global vegetation distribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 111, n. 38, p. 13733-13738, 2014.
- VAN DER TOL, C. et al. Topography induced spatial variations in diurnal cycles of assimilation and latent heat of Mediterranean forest. *Biogeosciences*, Göttingen, v. 4, n. 2, p. 137–154, 2007.
- VAN VUUREN; D. P.; RIAHI, K. The relationship between short-term emissions and long-term concentration target. *Climatic Change*, Dordrecht, v. 104, n. 3, p. 793-801, 2011.
- VERHEIJEN, L. M. et al. Impacts of trait variation through observed trait-climate relationships on performance of an Earth system model: a conceptual analysis. *Biogeosciences*, Göttingen, v. 10, n. 8, p. 5497-5515, 2013.

- WALKER, A. P. et al. Comprehensive ecosystem model-data synthesis using multiple data sets at two temperate forest free-air CO₂ enrichment experiments: Model performance at ambient CO₂ concentration. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, Hoboken, v. 119, n. 5, p. 937-964, 2014.
- WANG, Y. P.; LAW, R. M.; PAK, B. A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. *Biogeosciences*, Göttingen, v. 7, n. 7, p. 2261–2282, 2010.
- WANG, Y. P.; LEUNING, R. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: Model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural and Forest Meteorology*, Amsterdam, v. 91, n. 1-2, p. 89 – 111. 1998.
- WANG Y. P. et al. Correlations among leaf traits provide a significant constraint on the estimate of global gross primary production. *Geophysical Research Letters*, Washington, v. 39, n. 19, p. 1-7, 2012.
- WARREN, J. M.; NORBY, R. J.; WULLSCHLEGER, S. D. Elevated CO₂ enhances leaf senescence during extreme drought in a temperate forest. *Tree Physiology*, Oxford, v. 31, n. 2, p. 117–130, 2011.
- WERTH, D.; AVISSAR, R. The local and global effects of Amazon deforestation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, Hoboken, v. 107, n. D20, p. 55/1 – 55/8, 2002.
- WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species, *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto, v. 33, p. 125–159, 2002.
- WHITE, A; CANNELL, M. G. R.; FRIEND, A. D. Climate change impacts on ecosystems and the terrestrial carbon sink: a new assessment. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions*, Guildford, v. 9, n. 1, p. 21-30, 1999.
- WILLIAMS, J. W.; JACKSON, S. T.: Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, Washington, v. 5, n. 9, p. 475–482, 2007.
- WOODWARD, F. I.; KELLY, C. K. Plant functional types: towards a definition by environmental constraints. *Plant Functional Types. Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. In: SMITH, T. M; SHUGART, H. H.; WOODWARD, F. I. (Eds.), Cambridge: Cambridge University Press, p. 47 – 65, 1997.
- WOODWARD, F. I.; LOMAS, M. R.; BETTS, R. A. Vegetation-climate feedbacks in a greenhouse world. *Philosophical Transactions of The Royal Society – Series B*, London, v. 353, n. 1365, p. 29–39, 1998.
- WONG, S. C.; COWAN, I. R.; FARQUHAR, G. D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, London, v. 282, p. 424–426. 1979.
- WRIGHT, I. J. et al. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, Cambridge, v. 166, n. 2, p. 485–496, 2005.

WULLSCHLEGER S. D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants—a retrospective analysis of the *a/ci* curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, Lancaster, v. 44, n. 5, p. 907–920, 1993.

WULLSCHLEGER, S. D.; TSCHAPLINSKI, T. J.; NORBY, R. J. Plant water relations at elevated CO₂ – implications for water-limited environments. *Plant, Cell & Environment*, Oxford, v. 25, n. 2, p. 319–331, 2002.

XIAO, X. et al. Modeling gross primary production of temperate deciduous broadleaf forest using satellite images and climate data. *Remote Sensing of Environment*, New York, v. 91, n. 2, p. 256–270, 2004.

ZIEHN T. et al Improving the predictability of global CO₂ assimilation rates under climate change. *Geophysical Research Letters*, Washington, v. 38, n. 10, p. 1513–1531, 2011.

ZHANG, J.-L. et al. Phylogenetic beta diversity in tropical forests: Implications for the roles of geographical and environmental distance. *Journal of Systematics and Evolution*, Beijing, v. 51, n.1, 2013.

ZHU, J.; JIANG, L.; ZHANG, Y. Relationship between functional diversity and aboveground biomass production in the Northern Tibetan alpine grasslands, *Nature*, London, v. 6, n. 9, 34105. 2016.

11. ANEXOS

11.1. Formulações do módulo da produtividade

O CAETÊ calcula a taxa fotossintética bruta P ($kgC/m^2/ano$; eq. 1) de acordo com o modelo de Farquhar, Von Caemmerer e Berry (1980), que a considera o valor mínimo (i.e., menor raiz) entre três fatores limitantes: carboxilação da rubisco (J_C ; $molCO_2/m^2/s$; eq. 11), radiação incidente fotossinteticamente ativa (J_L , $molCO_2/m^2/s$; eq. 12) e transporte de elétrons (J_E ; $molCO_2/m^2/s$; eq. 13).

$$P = 0.012 \times 31557600 \times f_1 \times f_4^{sun} \times f_4^{shade} \quad Eq. 1$$

Onde 0.012 e 31557600 são fatores de conversão, respectivamente, de $molCO_2$ para kgC segundos para ano; f_1 ($molCO_2/m^2/s$; eq. 9) a fotossíntese bruta a nível foliar; e f_4^{sun} (adimensional; eq. 2) e f_4^{shade} (adimensional; eq. 3) o escalonamento da mesma para o dossel, de acordo com a abordagem *sun/shade*.

A *sun/shade approach* é utilizada com o intuito de evitar a superestimação da taxa fotossintética e assume que, em parte do dossel (*sun*), incidirá radiação em um ângulo de 90° em relação à superfície; e, na porção restante (*shade*), o mesmo será de 20° - com consequente chegada de menos radiação (DE PURY; FARQUHAR, 1997). Tal redução deve-se à absorção da mesma por folhas situadas na porção iluminada do dossel. A função f_4 é dependente do índice de área foliar (LAI ; *adimensional*; eq. 4), também subdividido em *sun* (LAI_{sun} ; eq. 7) e *shade* (LAI_{shade} ; eq. 8):

$$f_4^{sun} = \frac{1 - e^{-k_{21} \times LAI_{sun}}}{k_{21}} \quad Eq. 2$$

$$f_4^{shade} = \frac{1 - e^{-k_{22} \times LAI_{shade}}}{k_{22}} \quad Eq. 3$$

Onde k_n representam parâmetros associados aos processos fisiológicos (vide tabela 1, anexo 9.2.).

O índice de área foliar é obtido através do produto entre a quantidade de carbono presente no compartimento foliar ($C_{i,leaf}$; kgC/m^2 ; eq. 5) e sua área foliar específica (SLA ; m^2/KgC ; eq. 6) (PAVLICK et al., 2013):

$$LAI = C_{i,leaf} \times SLA \quad Eq. 4$$

Sendo,

$$\frac{dC_{i,j}}{dt} = \alpha_{i,j} \times NPP - \frac{C_{i,j}}{\tau_{i,j}} \quad Eq. 5$$

Onde $C_{i,j}$ (KgC/m^2) representa a quantidade de carbono em determinado compartimento; $\alpha_{i,j}$; (%) é a porcentagem de alocação de carbono; e $\tau_{i,j}$ (*anos*), o *turnover* (REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997).

$$SLA = 30 \times \frac{4380}{\tau_{i,leaf}} \exp(-0.46) \quad Eq. 6$$

Portanto,

$$LAI_{sun} = \frac{1 - e^{-k_{21} \times LAI}}{k_{21}} \quad Eq. 7$$

$$LAI_{shade} = LAI - LAI_{sun} \quad Eq. 8$$

A fotossíntese a nível foliar é calculada, portanto, como:

$$f_1 = \text{menor raiz de } = k_1 \times J^2 - J(J_P + J_E) + J_P \times J_E = 0 \quad Eq. 9$$

Sendo J_P o mínimo entre J_C e J_L :

$$J_P = \text{menor raiz} = k_2 \times J_P^2 - J_P(J_C + J_L) + J_C \times J_L = 0 \quad Eq. 10$$

$$J_C = V_m \frac{C_i - \Gamma}{C_i + f_2 \left[1 + \left(\frac{k_3}{f_3}\right)\right]} \quad Eq. 11$$

$$J_L = k_4(1 - k_5) \times I_{PAR} \frac{C_i - \Gamma}{C_i + k_6 \times \Gamma} \quad Eq. 12$$

E J_E :

$$J_E = k_7 \times V_m \quad Eq. 13$$

A taxa de carboxilação da rubisco (V_m ; $mol/m^2/s$; eq. 14) é calculada através da equação:

$$V_m = \frac{v_{cmax} \times k_{18}^{k_{10}(T - k_{11})}}{1 + \exp(k_{19}(T - k_{20}))} \quad Eq. 14$$

Onde v_{cmax} é um atributo variante (vide tabela 1) e T , a temperatura ($^{\circ}C$).

Uma vez que a radiação fotossinteticamente ativa é considerada como *input* do modelo, para a obtenção da I_{PAR} realiza-se a multiplicação da mesma por 0.5. Ou seja, cerca de 50% da radiação de onda curta incidente sob a superfície.

Nesse sentido, uma vez que o CAETÊ não representa o processo de competição entre PLS, não é possível simular as distintas estratégias de sombreamento, isto é, plantas de sub-

bosque e árvores de dossel. Para possibilitar a demonstração dessa relação, considerou-se que, uma vez que a biomassa de tecidos lenhosos acima do solo é diretamente relacionada à capacidade de captação de luz, os 5% de estratégias com maior biomassa assimilaram mais luz do que os demais. Isto é, esses 5% captaram 100% da luz incidente, enquanto os demais, 80%. Todas as porcentagens acima mencionadas foram assumidas subjetivamente.

O ponto de compensação da fotorrespiração (Γ ; Pa ; eq. 15) é definido como:

$$\Gamma = \frac{k_3}{k_8 \times k_9 \times k_{10}^{(T-k_{11})}} \quad Eq. 15$$

Sendo a constante de *Michaelis-Menten* para o dióxido de carbono (f_2 ; Pa ; eq. 16):

$$f_2 = k_{12}(k_{13})^{k_{10}(T-k_{11})} \quad Eq. 16$$

E para o oxigênio (f_3 ; Pa ; eq. 17):

$$f_3 = k_{14} (k_{15})^{k_{10}(T-k_{11})} \quad Eq. 17$$

A pressão parcial exercida pelo CO₂ no interior da folha (c_i ; Pa ; eq. 18):

$$c_i = k_{16} \left(1 - \frac{r}{k_{17}}\right) (C_a - \Gamma) + \Gamma \quad Eq. 18$$

Onde C_a é a concentração atmosférica de CO₂ (*ppm*); e o déficit de umidade na superfície foliar (r ; *adimensional*; eq. 19) é obtido através de:

$$r = -0.315 \times r_{max} \quad Eq. 19$$

E a umidade atmosférica saturada (r_{max} ; *adimensional*; eq. 20):

$$r_{max} = 0.622 \times \frac{e_s}{p_0 - e_s} \quad Eq. 20$$

Sendo p_0 a pressão na superfície (Pa) e e_s , a pressão parcial de vapor de água (hPa ; eq. 29).

Por fim, a resposta ao estresse hídrico (*adimensional*; eq. 21) é assim determinada:

$$f_5 = 1 - \exp(-L/D) \quad Eq. 21$$

Onde L representa o suprimento potencial para a transpiração (mmH_2O/dia ; eq. 22):

$$L = c_{sru} \times C_{i,root} \times w_a \quad Eq. 22$$

Esse suprimento é calculado de acordo com c_{sru} (capacidade constante de absorção de água pelas raízes finas) - com valor fixo de $0.0005 \text{ mmH}_2\text{O}/\text{kgC}/\text{dia}$ (PAVLICK et al., 2013);

da quantidade de carbono presente no compartimento de raízes finas ($C_{i.root}$; kgC/m^2); e da disponibilidade de água no solo (w_a ; *adimensional*; eq. 23):

$$w_a = \frac{w}{w_{max}} \quad Eq. 23$$

Sendo w_{max} (mm), a capacidade máxima de retenção de água no solo e w , a quantidade de água no mesmo (mm). Importante destacar que o valor de w_a utilizado nos modelos de fotossíntese e respiração é o do dia anterior ao do cálculo.

A demanda atmosférica para transpiração (D ; mmH_2O/dia ; eq. 24) ocorre quando a abertura estomática não é limitada pelo potencial de água na planta (GERTEN et al., 2004) e possui a seguinte formulação:

$$D = (w_a \times E_q \times \alpha_m) / (1 + g_m / g_{pot}) \quad Eq. 24$$

Onde w_a é o grau de saturação de água no solo, como mencionado acima (Eq. 23); E_q (mmH_2O/dia) a evapotranspiração potencial; α_m , coeficiente fixo de valor 1.391 (PAVLICK et al., 2013); g_m , condutância estomática escalonada para o dossel (valor fixo de $3.26 mm/s$); e g_{pot} (mm/s ; eq. 25), a condutância potencial do dossel – isto é, sem limitação por água, calculada através da resistência estomática mínima (r_{cmin}), com valor de $100 s/m$ (OYAMA, 2003):

$$g_{pot} = \frac{1}{r_{cmin}} \quad Eq. 25$$

A resistência estomática (s/m ; eq. 27) é calculada como sendo o inverso da condutância ($molH_2O/m^2/s$; eq. 26). Isto é:

$$g_s = g_0 + 1.6 \times \left(1 + \frac{g_1}{\sqrt{VPD}}\right) \times \frac{P}{Ca} \quad Eq. 26$$

$$rc = \frac{1}{g_s} \quad Eq. 27$$

Onde g_0 é a condutância estomática mínima ($= 0.001 molH_2O/m^2/s$); g_1 , parâmetro variante relativo à sensibilidade da condutância à assimilação ($kPa^{1/2}$); P , a taxa de assimilação ($\mu mol/m^2/s$); VPD , o déficit de pressão de vapor na superfície foliar (kPa); e Ca , a concentração atmosférica de CO_2 (ppm).

O déficit de pressão de vapor (VPD , hPa ; eq. 28) é obtido em função da pressão parcial de saturação (e_s ; hPa ; eq. 29) e da umidade relativa (*adimensional*):

$$VPD = e_s \times rh \quad Eq. 28$$

Sendo es calculada para temperaturas acima/igual ou abaixo de 0°C, respectivamente, através de:

$$\begin{cases} es = 6.1121 \times \exp\left(\left(18.678 - \left(\frac{t}{234.5}\right)\right) \times \left(\frac{t}{257.14+t}\right)\right) \\ es = 6.1115 \times \exp\left(\left(18.678 - \left(\frac{t}{333.7}\right)\right) \times \left(\frac{t}{279.82+t}\right)\right) \end{cases} \quad Eq. 29$$

Os valores de resistência estomática são também utilizados para inferir os de evapotranspiração. Para mais detalhes acerca das formulações envolvendo o modelo de balanço hídrico, vide Oyama (2003).

Respiração autotrófica

A respiração autotrófica é calculada em função da respiração de crescimento (R_G) e de manutenção (R_M), utilizando-se a base conceitual desenvolvida por Ryan (1991a, 1991b):

$$R_A = R_g + R_m \quad Eq. 30$$

R_m é calculada de acordo com o conteúdo de nitrogênio (RYAN, 1991a; eq. 31) e de carbono de cada compartimento:

$$R_m = \sum[nc_j \times C_{i,j_{pot}} \times 27 \exp(0.07T)] \quad Eq. 31$$

Onde nc_j é a razão $N:C$ (kgN/kgC) de cada compartimento j ; $C_{i,j}$ (eq. 5), a quantia de carbono de um compartimento j em dado PFT/PLS i ; e T (°C) a temperatura média anual, sendo o parâmetro 0.07 um fator de sensibilidade associado a mesma.

A respiração de crescimento (R_g ; eq. 32) é também baseada em Ryan (1991a, 1991b), que afirma que a mesma pode ser bem estimada assumindo-se que o custo metabólico de cada tecido equivale a um quarto do carbono incorporado no novo tecido – isto é, a diferença entre o conteúdo de carbono no tempo t (C_{i,j_t}) e no tempo $t - 1$ ($C_{i,j_{t-1}}$)

$$R_g = 0.25(C_{i,j_t} - C_{i,j_{t-1}}) \quad Eq. 32$$

Por fim, através da subtração entre taxa fotossintética bruta e respiração autotrófica, obtém-se a produtividade primária líquida (NPP ; $kgC/m^2/ano$; eq. 33):

$$NPP = P - R_A \quad Eq. 33$$

11.2.

Tabela 1: Parâmetros k_n envolvidos no módulo de produtividade do CAETÊ.

Parâmetro	Descrição	Valor/unidade
k_1	Coeficiente de co-limitação de fotossíntese	0.93
k_2	Coeficiente de co-limitação de fotossíntese	0.83
k_3	Concentração atmosférica de oxigênio	21.200 Pa
k_4	Eficiência Quântica	0.08 mol elétrons/Ein
k_5	Taxa de espalhamento da luz	0.15
k_6	Parâmetro de J_L	2
k_7	Razão entre fotossíntese limitada pela luz e pela carboxilação da rubisco	0.5
k_8	Parâmetro do ponto de compensação de para fotorrespiração	5.200
k_9	Coeficiente de co-limitação da fotossíntese	0.57
k_{10}	Parâmetro da função Q_{10}	0.1
k_{11}	Temperatura de referência da função Q_{10}	25°C
k_{12}	Constante de Michaelis-Menten para parâmetro de CO_2	30 Pa
k_{13}	Constante de Michaelis-Menten para parâmetro de CO_2	2.1
k_{14}	Constante de Michaelis-Menten para parâmetro de O_2	30.000 Pa
k_{15}	Constante de Michaelis-Menten para parâmetro de O_2	1.2
k_{16}	Razão máxima entre CO_2 interno e externo (plantas C_3)	0.9
k_{17}	Déficit de umidade crítica (plantas C_3)	0.1
k_{18}	Parâmetro da taxa de carboxilação da rubisco	2
k_{19}	Parâmetro da taxa de carboxilação da rubisco	0.3
k_{20}	Parâmetro da taxa de carboxilação da rubisco	36°C
k_{21}	Coeficiente de extinção da luz para parte “sol” do dossel	0.5/sen(90°)
k_{22}	Coeficiente de extinção da luz para parte “sombra” do dossel	0.5/sen(20°)

11.3.

Tabela 2: Tipos funcionais e respectivos valores dos atributos utilizados na versão *beta* do CAETÊ. Os valores de g_l ($\text{kPa}^{0.5}$) foram obtidos através de Lin et al. (2015); v_{cmax} ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), através do modelo *CLM – Community Land Model* (OLESON et al., 2010); e de *turnover* (anos) e alocação (%), de Enquist e Niklas (2002); Foley (1996); Hoch, Richter e Körner (2003); Krinner et al. (2005); Kucharik et al. (2000); Malhi et al. (2009); Malhi; Doughty; Galbraith (2011); Richardson et al. (2013) e Sitch et al. (2003).

<i>PFTs</i>	G_l	V_{cmax}	Alocação			<i>Turnover</i>		
			Folhas	Tecidos lenhos acima do solo	Raízes finas	Folhas	Tecidos lenhosos acima do solo	Raízes finas
<i>Tropical evergreen tree</i>	3.77	59	30	35	35	3	30	3.0
<i>Tropical deciduous tree</i>	4.15	34	35	35	30	2	30	2.0
<i>Tropical deciduous savana</i>	2.98	32	35	20	45	2	20	2.5
<i>Tropical evergreen savana</i>	7.18	68	35	20	45	3	20	3.0
<i>Tropical deciduous grass</i>	4.50	31	35	0	55	2	0	2.0
<i>Temperate evergreen tree</i>	3.37	51	40	20	45	3	35	2.5
<i>Temperate deciduous tree</i>	4.64	33	40	20	40	2	35	2.0
<i>Temperate deciduous grass</i>	4.40	31	35	0	55	2	0	2.0
<i>Temperate deciduous shrub</i>	4.60	31	35	20	45	2	35	2.0
<i>Temperate evergreen shrub</i>	3.92	44	35	20	45	3	35	2.5
<i>Boreal evergreen tree</i>	1.50	42	30	40	30	3	40	3.0
<i>Boreal deciduous tree</i>	2.72	40	30	40	30	2	40	2.0

11.4.

Tabela 3: Dados modelados e observados de condutância estomática (g_s), com respectivas coordenadas geográficas e referência

Latitude	Longitude	Dado observado (mol/m ² /s)	Dado modelado (mol/m ² /s)	Referência
-12.47	130.97	0.418	0.225	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-16.10	145.45	0.195	0.244	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
15.35	-1.47	0.449	0.000	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-12.69	132.10	0.219	0.202	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-13.08	131.12	0.189	0.200	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-14.16	131.39	0.279	0.203	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-22.90	139.91	0.133	0.000	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-17.15	133.35	0.109	0.000	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-12.50	131.15	0.196	0.211	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-15.18	132.37	0.115	0.160	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-1.72	-51.46	0.029	0.287	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
2.75	-52.25	0.140	0.291	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
-12.75	-69.75	0.117	0.261	<i>Leaf Gas Exchange Database</i> (LIN et al., 2015)
7.14	-2.44	0.231	0.223	<i>Trobit West Africa</i> (DOMINGUES et al., 2010)
12.73	-1.17	0.340	0.000	<i>Trobit West Africa</i> (DOMINGUES et al., 2010)
7.71	-1.69	0.186	0.220	<i>Trobit West Africa</i> (DOMINGUES et al., 2010)
15.34	-1.47	0.349	0.000	<i>Trobit West Africa</i> (DOMINGUES et al., 2010)
7.30	-1.18	0.141	0.231	<i>Trobit West Africa</i> (DOMINGUES et al., 2010)
9.30	-1.86	0.247	0.161	<i>Trobit West Africa</i> (DOMINGUES et al., 2010)
5.22	-58.80	0.137	0.312	<i>Global Leaf Robustness and Physiology Database</i> (NIINEMETS, 2001)
8.65	-71.40	0.205	0.254	<i>Global Leaf Robustness and Physiology Database</i> (NIINEMETS, 2001)
9.17	-79.85	0.112	0.276	<i>Global Leaf Robustness and Physiology Database</i> (NIINEMETS, 2001)
10.47	-84.03	0.125	0.296	<i>Global Leaf Robustness and Physiology Database</i> (NIINEMETS, 2001)
20.00	-155.50	0.234	0.223	<i>GLOPNET - Global Plant Trait Network Database</i> (WRIGHT et al., 2004)
19.43	-155.26	0.216	0.237	<i>GLOPNET - Global Plant Trait Network Database</i> (WRIGHT et al., 2004)

Tabela 3: Dados modelados e observados de condutância estomática (*gs*), com respectivas coordenadas geográficas e referência (cont.)

Latitude	Longitude	Dado observado (mol/m²/s)	Dado modelado (mol/m²/s)	Referência
-15.80	-47.90	0.139	0.214	<i>GLOPNET - Global Plant Trait Network Database</i> (WRIGHT et al., 2004)
8.97	-79.53	0.791	0.275	<i>GLOPNET - Global Plant Trait Network Database</i> (WRIGHT et al., 2004)
10.00	-84.50	0.293	0.296	<i>GLOPNET - Global Plant Trait Network Database</i> (WRIGHT et al., 2004)
9.16	-79.85	0.085	0.276	<i>GLOPNET - Global Plant Trait Network Database</i> (WRIGHT et al., 2004)
1.93	-67.05	0.667	0.357	<i>GLOPNET - Global Plant Trait Network Database</i> (WRIGHT et al., 2004)
-11.00	-67.50	0.195	0.269	<i>GLOPNET - Global Plant Trait Network Database</i> (WRIGHT et al., 2004)
11.42	-69.60	0.271	0.000	<i>GLOPNET - Global Plant Trait Network Database</i> (WRIGHT et al., 2004)
-2.59	-60.21	0.333	0.274	Domingues, 2017 (comunicação verbal)
5.16	117.9	0.095	0.290	<i>Tropical Plant Traits From Borneo Database</i> (SWAINE, 2007)

11.5.

Tabela 4: Valores anuais médios de *NPP* ($kgC/m^2/ano$) modelados para florestas tropicais e respectivos desvios-padrões. Fonte: Negrón-Juarez et al. (2015).

Modelo	<i>NPP</i> média	SD
<i>BCC-CSM1_1</i>	0.660	0.250
<i>BCC-CSM1_1-M</i>	1.050	0.430
<i>BNU-ESM</i>	1.150	0.290
<i>CanESM2</i>	0.770	0.510
<i>CCSM4</i>	1.170	0.330
<i>CESM1-BGC</i>	1.190	0.330
<i>CESM1-CAM5</i>	1.150	0.260
<i>CESM1-FASTCHEM</i>	1.170	0.330
<i>CESM1-WACCM</i>	1.050	0.440
<i>GFDL-ESM2G</i>	0.480	0.270
<i>GFDL-ESM2M</i>	0.520	0.280
<i>HadGEM2-CC</i>	1.530	0.490
<i>HadGEM2-ES</i>	1.540	0.490
<i>IPSL-CM5A-LR</i>	1.340	0.490
<i>IPSL-CM5A-MR</i>	1.320	0.470
<i>IPSL-CM5B-LR</i>	1.020	0.490
<i>MIROC-ESM</i>	1.030	0.310
<i>MIROC-ESM-CHEM</i>	1.010	0.340
<i>MPI-ESM-LR</i>	1.320	0.350
<i>MPI-ESM-MR</i>	1.350	0.340
<i>NorESM1-M</i>	1.170	0.390
<i>NORESM1-ME</i>	1.180	0.390
<i>CAETE_12_PFTS</i>	0.699	-
<i>CAETE_50_PLS</i>	0.975	0.172
<i>CAETE_100_PLS</i>	1.017	0.088
<i>CAETE_200_PLS</i>	0.980	0.065
<i>CAETE_500_PLS</i>	1.082	0.059

11.6.

Tabela 5: Atributos funcionais do CAETÉ e respectivos valores médios, medianas, desvios-padrões, amplitude (máximo e mínimo), considerando condições com CO₂ (= 600 ppm) e controle (= 363 ppm), calculadas através da métrica CWM (Community Weighted Mean).

Atributo funcional (unidade)	nCO ₂					eCO ₂				
	Média	Mediana	SD	Máximo	Mínimo	Média	Mediana	SD	Máximo	Mínimo
g_1 (kPa ^{1/2})	4.382070512	4.390157461	0.025894514	4.473502159	4.048556805	4.291208139	4.313668966	0.05820035	4.386703014	3.482974291
v_{cmax} (mol/m ² /s)	7.79098E-05	7.78871E-05	9.62255E-07	8.35E-05	6.84E-05	7.64131E-05	7.63979E-05	1.01301E-06	8.35E-05	6.39E-05
τ_{folhas} (anos)	4.421310832	4.36775279	0.121321582	5.312096119	4.314049721	4.34321121	4.297658443	0.110344125	5.321110725	4.245444298
$\tau_{lenhosos}$ (anos)	52.93265203	52.89261246	0.730760421	62.90302277	48.15411377	52.8473076	52.83196449	0.551268915	61.93497849	48.50559998
τ_{rfinas} (anos)	4.392546516	4.334851027	0.14300353	5.20478344	4.248674393	4.258640153	4.204081297	0.14647189	5.296199799	4.128541946
α_{folhas} (%)	0.244232444	0.244364403	0.002045612	0.265492201	0.236034796	0.241272614	0.241478495	0.002164544	0.263605207	0.230434328
$\alpha_{lenhosos}$ (%)	0.505977236	0.508509755	0.006288434	0.511139095	0.465804011	0.506643386	0.50888297	0.00592201	0.512307584	0.459159911
α_{rfinas} (%)	0.249790329	0.247024447	0.006859114	0.290624797	0.241374299	0.252084003	0.24973622	0.006864315	0.308669001	0.242712393

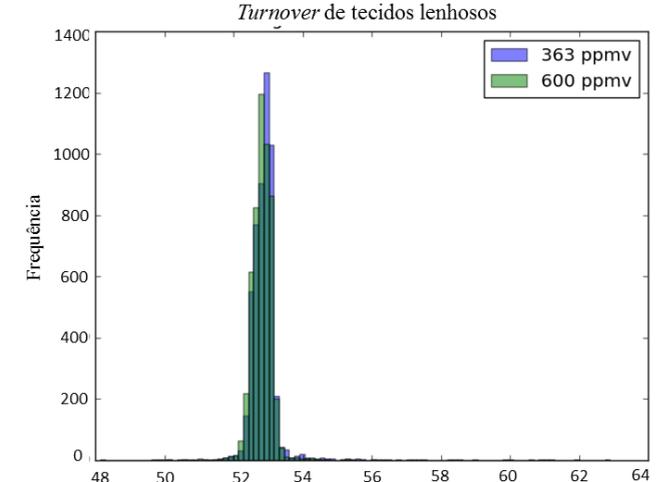
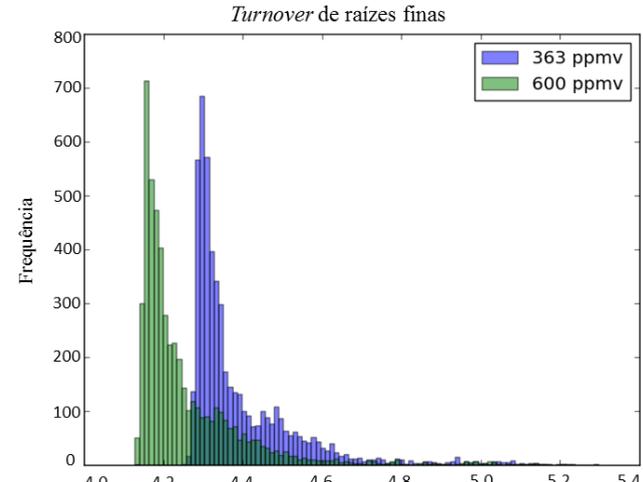
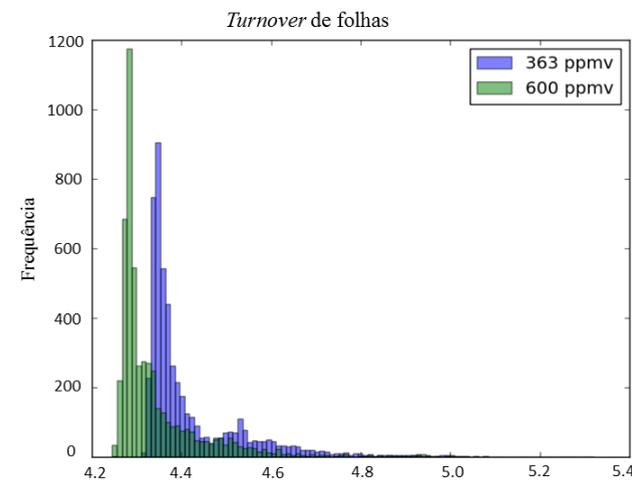
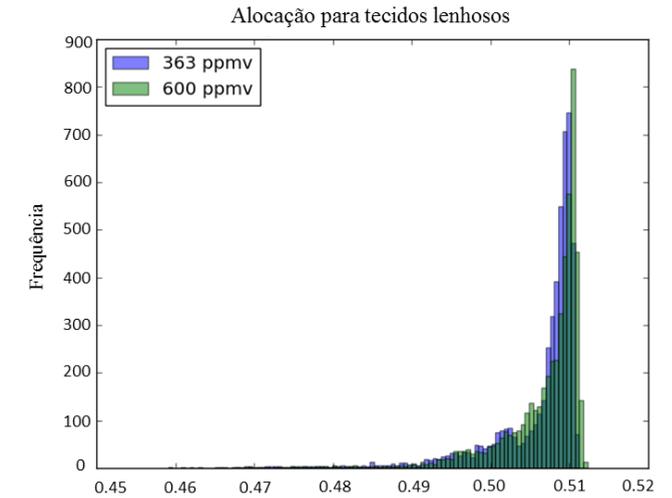
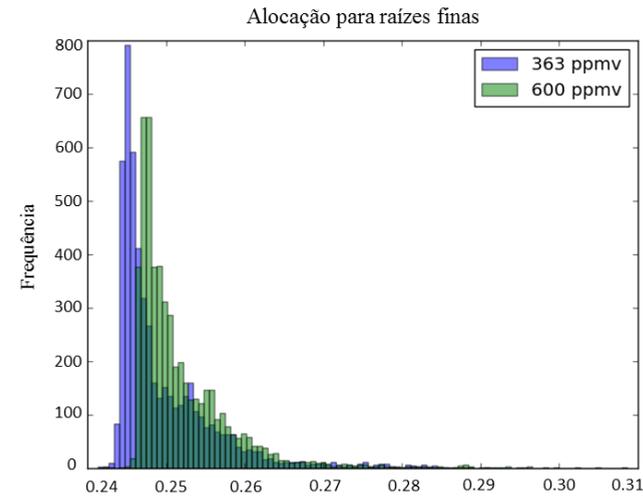
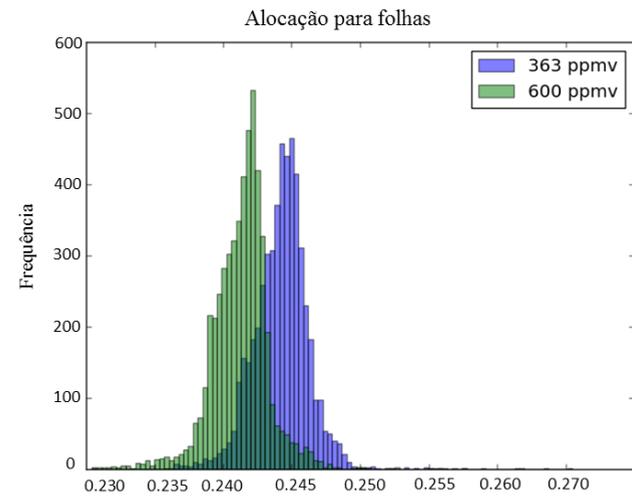


Figura 34: Histograma de frequência de distribuição apresentando o comportamento dos atributos funcionais associados à alocação e *turnover* de carbono (folhas, raízes finas e tecidos lenhosos acima do solo, respectivamente) em uma concentração de CO₂ controle (= 363 ppm) e experimental (= 600 ppm).

11.7.

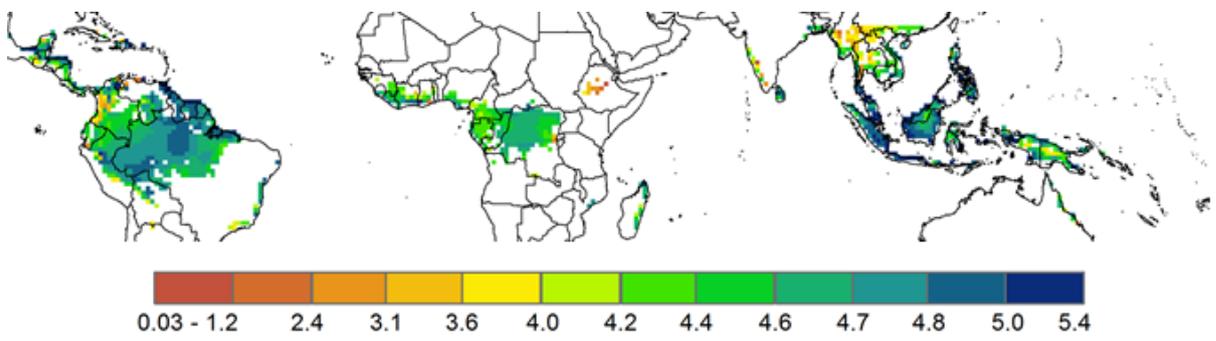


Figura 35: Padrão espacial da respiração autotrófica (R_a ; $kgC/m^2/ano$), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em sua versão final com 500 PLS e CO_2 elevado.

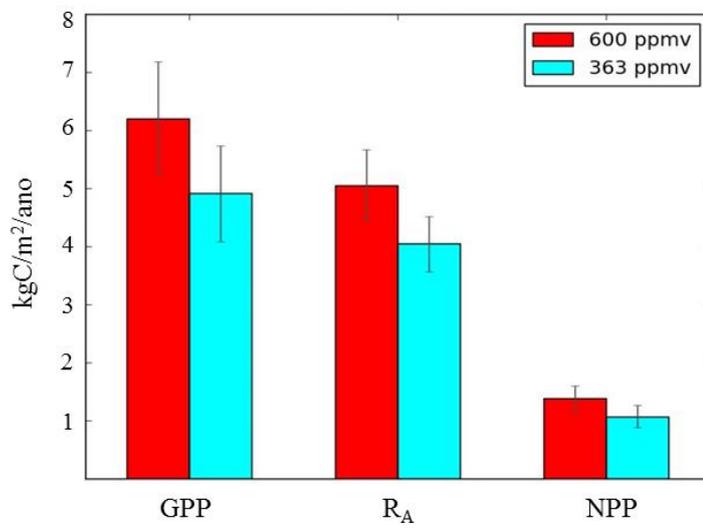


Figura 36: Gráficos de barra representando o incremento na produtividade primária bruta (GPP ; $kgC/m^2/ano$), respiração autotrófica (R_A ; $kgC/m^2/ano$) e produtividade primária líquida (NPP ; $kgC/m^2/ano$) nas florestas tropicais, quando considerada a situação controle e a com CO_2 elevado.

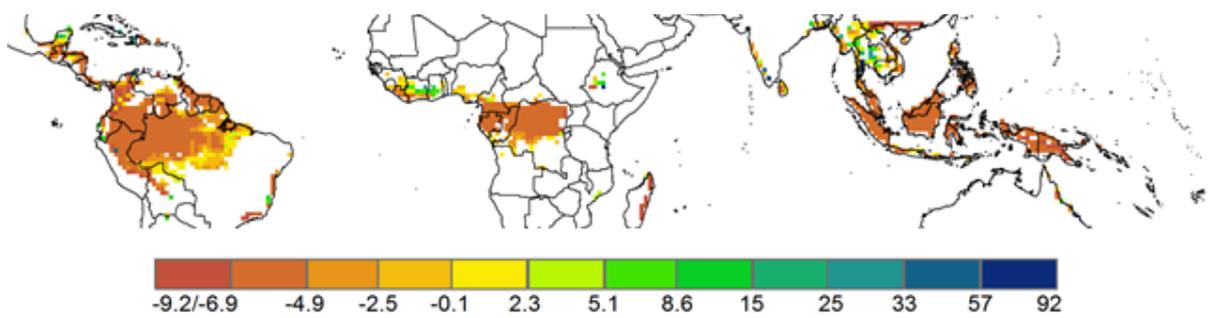


Figura 37: Distribuição espacial do incremento da eficiência no uso do carbono (CUE ; %) simulada com a concentração de CO_2 elevada e a controle, de 363 ppm, para as florestas tropicais.

11.8.

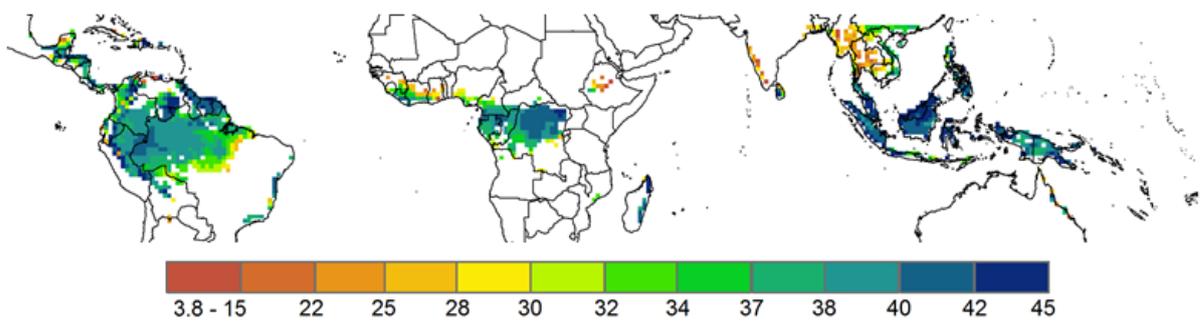


Figura 38: Padrão espacial da biomassa (kgC/m^2), para as florestas tropicais, simulada pelo CAETÊ em sua versão final, com 500 PLS e CO_2 elevado.

11.9.

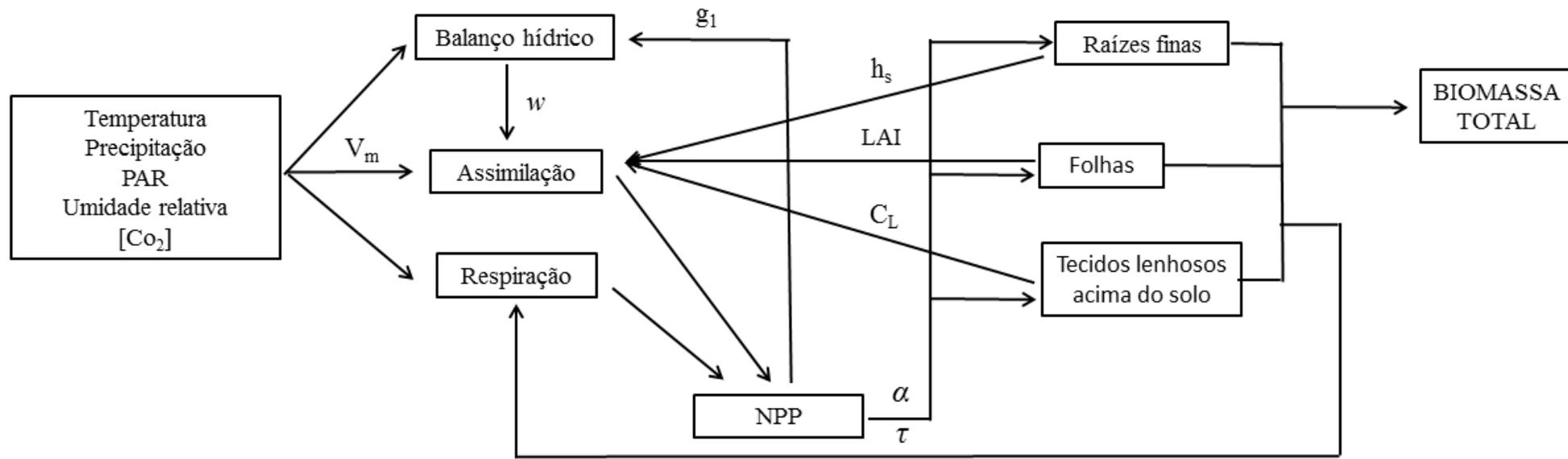


Figura 39: Fluxograma simplificado do CAETÊ

11.10.

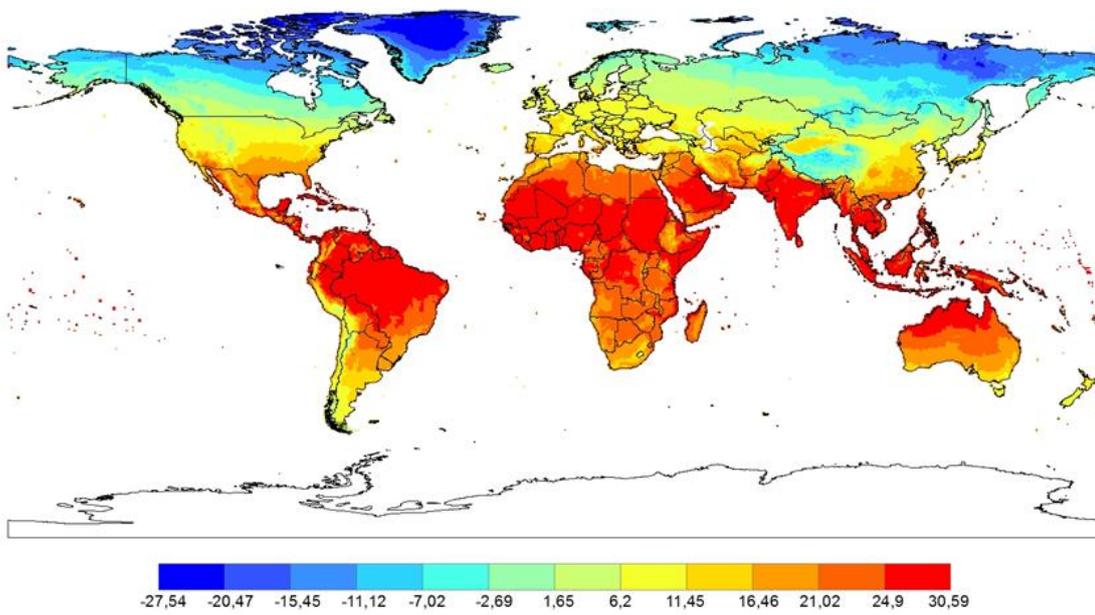


Figura 40: Distribuição espacial da temperatura média global (°C), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo *ISI-MIP2 (Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project)* (PIK, 2014; 2015).

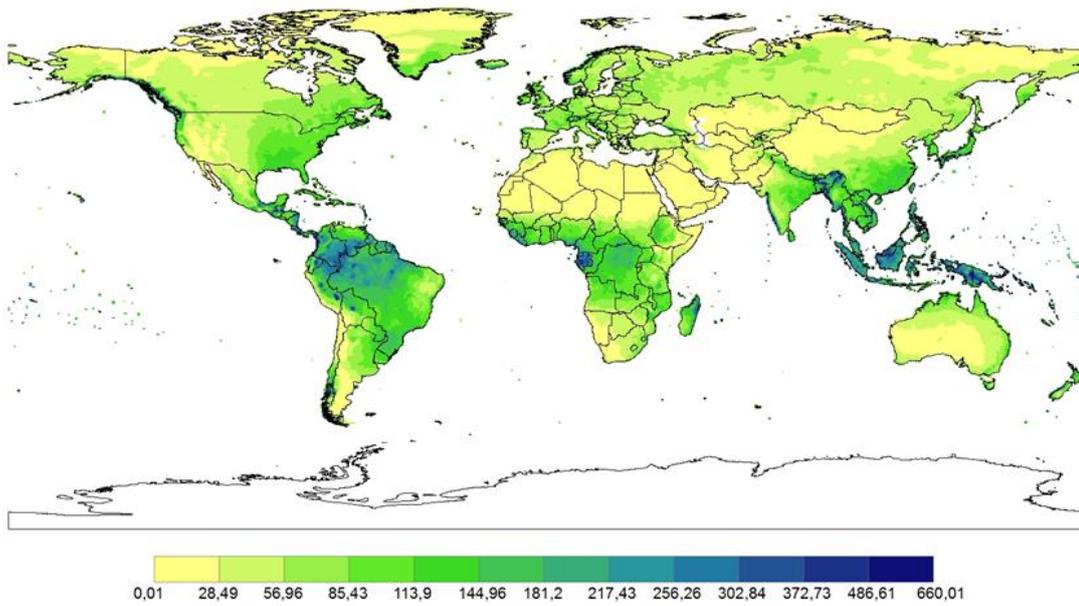


Figura 41: Distribuição espacial da precipitação média global (*mm/mês*), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo *ISI-MIP2 (Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project)* (PIK, 2014; 2015).

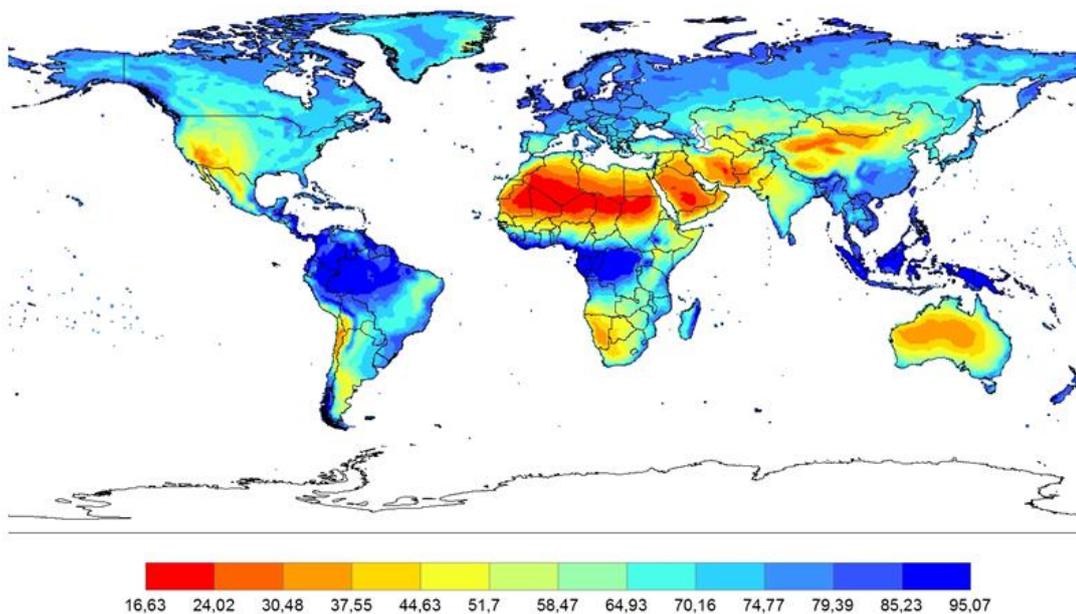


Figura 42: Distribuição espacial da umidade relativa (*adimensional*), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo *ISI-MIP2 (Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project)* (PIK, 2014; 2015).

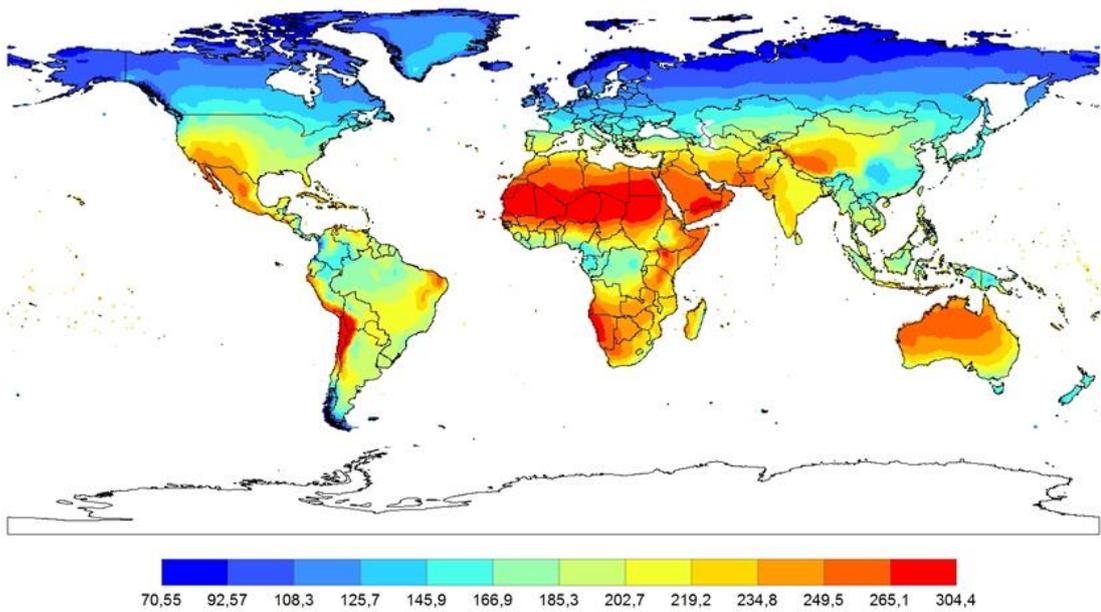


Figura 43: Distribuição espacial da radiação incidente ($E_{in}/m^2/s$), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo ISI-MIP2 (*Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project*) (PIK, 2014; 2015).

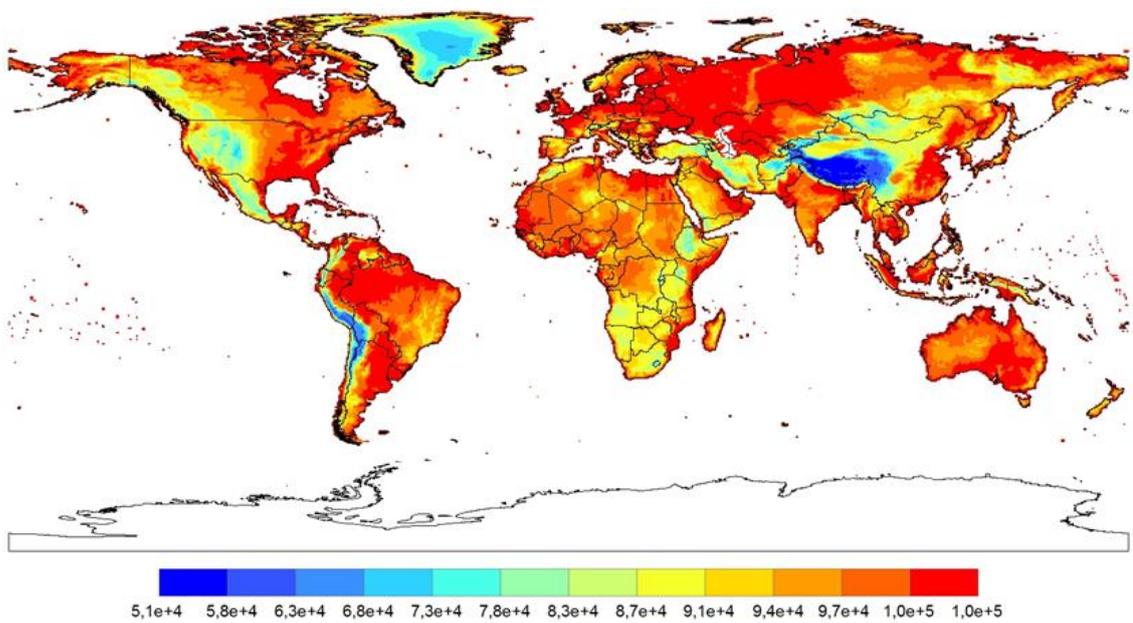


Figura 44: Distribuição espacial da pressão superficial média global (mb), considerando o período 1980-2010, de acordo com a base de dados WATCH+WFDEI, fornecidos pelo ISI-MIP2 (*Inter-sectoral Impact Model Intercomparison Project*) (PIK, 2014; 2015).