

unesp

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



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
E BIODIVERSIDADE**

**MODELAGEM DA ALOCAÇÃO, TEMPO DE RESIDÊNCIA DO CARBONO E
DIVERSIDADE FUNCIONAL EM FLORESTAS TROPICAIS: UMA
ABORDAGEM “TRAIT-BASED” E OS EFEITOS DO CO₂ ELEVADO**

BIANCA FAZIO RIUS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, com parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Biodiversidade.

Julho - 2017

BIANCA FAZIO RIUS

**MODELAGEM DA ALOCAÇÃO, TEMPO DE RESIDÊNCIA DO CARBONO E
DIVERSIDADE FUNCIONAL EM FLORESTAS TROPICAIS: UMA ABORDAGEM
“TRAIT-BASED” E OS EFEITOS DO CO₂ ELEVADO**

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

Orientador: Dr. David Montenegro Lapola

Rio Claro – SP
2017

R615m Rius, Bianca Fazio
Modelagem da alocação, tempo de residência do carbono e diversidade funcional em florestas tropicais: uma abordagem "trait-based" e os efeitos do CO2 elevado / Bianca Fazio Rius. -- Rio Claro, 2017
118 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: David Montenegro Lapola

1. Ecologia Vegetal. 2. Mudanças climáticas. 3. Florestas tropicais.
I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DE BIANCA FAZIO RIUS, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, DO INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS - CÂMPUS DE RIO CLARO.

Aos 28 dias do mês de julho do ano de 2017, às 08:00 horas, no(a) Anfiteatro do Departamento de Ecologia, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Prof. Dr. DAVID MONTENEGRO LAPOLA - Orientador(a) do(a) Centro de Estudos Meteorológicos e Climáticos Aplicados à Agricultura (CEPAGRI) / Universidade de Campinas - SP, Prof. Dr. THIAGO SANNA FREIRE SILVA do(a) Departamento de Geografia / Instituto de Geociências e Ciências Exatas (IGCE) - SP, Prof. Dr. MARCOS LONGO do(a) Departamento de Informática Agropecuária (CNPTIA) / Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) - Campinas - SP, sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de BIANCA FAZIO RIUS, intitulada **Modelagem dos impactos do aumento da concentração atmosférica de CO2 sobre os processos de alocação e turnover de carbono em florestas tropicais**. Após a exposição, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final: aprovada. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof. Dr. DAVID MONTENEGRO LAPOLA 

Prof. Dr. THIAGO SANNA FREIRE SILVA 

Prof. Dr. MARCOS LONGO 

Agradecimentos

Agradeço e dedico este trabalho com todo meu carinho e amor à minha família. Obrigada por acreditar em mim e pelo apoio, sem o qual não seria possível ao menos iniciar este trabalho.

Agradeço à família que criei em Rio Claro ao longo desses quase dez anos. Vocês tornam minha vida possível de ser vivida.

Agradeço aos queridos amigos do LabTerra por toda a colaboração e aprendizados.

Agradeço ao meu querido orientador e amigo David Lapola por todas as oportunidades e toda a confiança. Agradeço principalmente por ter me deixado aprender sozinha pois, apesar de ter sido árduo, possibilitou um crescimento científico que eu não sabia ser possível para mim.

Agradeço à agência de fomento CAPES pelo financiamento durante os anos de desenvolvimento deste trabalho. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Resumo

O impacto do aumento da concentração atmosférica de CO₂ sobre as florestas tropicais é incerto. Uma das fontes de incerteza está na má representação da diversidade funcional encontradas nestes ecossistemas pelos modelos de vegetação atuais. Este trabalho teve como objetivo investigar como a inclusão da representação da variabilidade dos atributos funcionais pode afetar o desempenho dos modelos vegetação e os impactos que o aumento da concentração atmosférica de CO₂ pode ter sobre as florestas tropicais, com foco nos processos de alocação, tempo de residência do carbono e armazenamento de carbono, bem como na diversidade funcional das mesmas. Para tal foi desenvolvido o modelo CAETÊ (Carbon and Ecosystem Functional-Trait Evaluation model) com foco no módulo que representa a alocação e o tempo de residência do carbono. Foram utilizadas duas versões do modelo: (i) versão beta: vegetação representada através de tipos funcionais de plantas (PFTs), a exemplo dos modelos de vegetação atuais, em que os atributos funcionais são invariantes no espaço e no tempo; (ii) versão final: os indivíduos são resultado da combinação aleatória de valores de atributos funcionais de modo a gerar uma ampla gama de estratégias de vida de planta (PLSs) que substituem os PFTs comumente utilizados. A versão final foi aplicada a um cenário de aumento de concentração de CO₂. A inclusão da variabilidade dos atributos funcionais (versão final) melhorou a capacidade do modelo em representar os fluxos biogeoquímicos e os estoques, principalmente no que concerne aos padrões espaciais quando comparada a versão de baixa diversidade funcional (versão beta). O incremento do CO₂ gerou estímulo na NPP, na GPP e na biomassa, embora o estímulo desta última tenha sido em menor magnitude. A diversidade funcional diminuiu com o incremento atmosférico de CO₂. E houve modificação nos padrões dos atributos funcionais com tendência para maior porção da NPP alocada para raízes finas e diminuição no tempo de residência do carbono. Esta modificação afetou os resultados finais associados aos fluxos biogeoquímicos e estoques. Os resultados deste estudo reforçam a importância da representação da diversidade funcional nos ecossistemas tropicais pelos modelos de vegetação e estabelece bases para futuras aplicações que podem explorar explicitamente os efeitos das mudanças ambientais em ecossistemas com altos níveis de diversidade, permitindo uma representação temporal e espacial mais flexível da estrutura e funcionamento dos ecossistemas terrestres.

Palavras-chave: mudanças climáticas, florestas tropicais, modelagem de vegetação, diversidade funcional

Abstract

The effects of increasing atmospheric CO₂ concentrations on tropical forests remain largely uncertain. One of the sources of the uncertainties is the poor representation of functional diversity found in tropical ecosystems on vegetation models. Here we aimed to explore how the inclusion of functional diversity affects vegetation model performance and the impacts of increasing CO₂ on tropical forests, focusing on allocation, carbon residence time and carbon storage processes as well as on its functional diversity. For this purpose it was developed the CAETÊ model (Carbon and Ecosystem Functional-Trait Evaluation model) with focus on the module that represents carbon allocation and residence time. Two versions of the model were used: (i) beta version: vegetation represented through plant functional types (PFTs), just like current vegetation models, in which functional traits are invariant on space and time; (ii) final version: vegetation is represented through plant life strategies (PLSs) generated through random combinations of functional trait values which replace the commonly used PFTs. The final version was applied to an increased CO₂ scenario (+200 ppmv). The inclusion of functional diversity (final version) improved the model performance on representing biogeochemical fluxes and stocks, mainly on spatial patterns, compared to a low functional diversity version (beta version). The CO₂ increase has generated an increase on NPP, on GPP and on biomass, despite the biomass increase was in a smaller magnitude. Functional diversity decreased with CO₂ increase. There was a change on functional traits patterns: higher portion of NPP allocated to fine roots and decrease in carbon residence time. This change has affected final results associated with biogeochemical fluxes and stocks. This work's results reinforce the importance of tropical ecosystems functional diversity representation by vegetation models and sets the foundation for future applications that can explicitly explore the effects of global changes on high diversity level ecosystems. It allows a more flexible spatial and temporal representation of terrestrial ecosystems structure and function.

Keywords: climate change, tropical forests, trait-based models, functional diversity.

Sumário

1- INTRODUÇÃO	6
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	9
2.1- O aumento da concentração atmosférica de CO ₂ e seus efeitos nos ecossistemas tropicais9	
2.2. Os processos de alocação e tempo de residência do carbono	14
1.3. Modelagem da alocação e do tempo de residência do carbono	19
2.4. PFTs vs. atributos funcionais	22
1.5. Amazon-FACE	27
2- OBJETIVOS.....	28
3- MÉTODOS.....	29
3.1- O modelo de vegetação CAETÊ	29
3.1.1.Características gerais.....	29
3.1.2- Dados de entrada.....	31
3.1.3- Desenvolvimento e implementação do modelo CAETÊ.....	32
3.1.3.1. Formulação de Processos ecofisiológicos e fluxos e estoques biogeoquímicos ..	36
3.1.3.2-Spin up	44
3.1.3.3- Sobrevivência na célula de grade.....	45
3.1.3.4- Escalonamento Dos Fluxos Biogeoquímicos Para Células De Grade e Ocupação Das Células De Grade	45
3.1.3.5- Atributos Funcionais	47
3.2-. Versão beta	48
3.3- Versão final	48
3.3.1- Construção do banco de dados.....	49
3.3.2- Seleção de estratégias e teste de sensibilidade.....	50
3.4- Aplicação (elevação da [CO ₂])	50
3.5- Análise dos dados e validação do modelo	51
3.5.1- Ciclos e estoques biogeoquímicos	51
3.5.1.1- GPP	51
3.5.1.2- NPP.....	52
3.5.1.3- Biomassa	53
3.5.2- Atributos funcionais.....	55
3.5.3- Padrões de diversidade funcional	55

3.5.4- Aplicação (elevação da [CO ₂])	55
4- RESULTADOS	55
4.1-Sensibilidade do modelo CAETÊ ao número de PLS amostrados	55
4.2-Produtividade primária líquida (NPP)	56
4.3-Produtividade primária bruta (GPP)	61
4.4-Biomassa	63
4.5-Atributos funcionais.....	67
4.6- Diversidade funcional.....	70
4.6- O aumento da concentração de CO ₂ e seus feitos nas florestas tropicais	71
4.6.1- Produtividade primária bruta (GPP)	71
4.6.2- Produtividade primária líquida (NPP)	72
4.6.4- Eficiência no uso do carbono (CUE)	72
4.6.6-Biomassa	73
.....	74
4.6.7-Atributos funcionais.....	74
4.6.3- Diversidade funcional.....	80
5. DISCUSSÃO	81
5.1- A utilização de uma abordagem de modelagem <i>trait-based</i> ao invés de uma abordagem que utilize PFTs melhora o desempenho do modelo?	81
5.2- O modelo CAETÊ e a representação dos atributos funcionais.....	86
5.3- O modelo CAETÊ e a representação da diversidade funcional	88
5.4- O aumento da concentração de CO ₂ e seus efeitos nos fluxos biogeoquímicos e atributos funcionais	89
5.4.1- Fluxos biogeoquímicos e estoque de carbono.....	89
5.3.2- Os efeitos do aumento da concentração de CO ₂ nos atributos funcionais	92
5.3.3- O efeito do aumento da concentração de CO ₂ na diversidade funcional.....	95
6- CONCLUSÃO	97
Apêndice A. Dados de entrada.....	98
Apêndice B. Formulação do modelo CAETÊ	100
Apêndice A.1. – Formulações do processo fotossintético	100
Apêndice A.2. – Formulações do sub-modelo de balanço hídrico.....	103
Apêndice B. Resultados.....	106
7 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	108

1- INTRODUÇÃO

A concentração atmosférica de CO₂ tem aumentado de maneira expressiva nas últimas décadas por conta de atividades antrópicas (QUÉRÉ et al., 2016). Este aumento é responsável por afetar os ecossistemas naturais através de modificações nos padrões climáticos da Terra (e.g. temperatura e precipitação; FALKOWSKI et al., 2000) e nos processos fisiológicos das plantas tais como o processo fotossintético (BAZZAZ, 1990). Através da fotossíntese parte do dióxido de carbono liberado para a atmosfera é absorvido pelos ecossistemas terrestres, sendo que as florestas e, principalmente as florestas tropicais, são responsáveis por estocar a maior parte do carbono global terrestre (BRIENEN et al., 2015).

Por ser um dos principais substratos para fotossíntese, o aumento da concentração de CO₂ acaba por estimular este processo levando a um aumento na assimilação de carbono e conseqüentemente na produtividade primária líquida (NPP; BAZZAZ, 1990). Este fenômeno é chamado de fertilização por CO₂ e pode modificar a vulnerabilidade dos ecossistemas naturais às mudanças climáticas (CERNUSAK et al., 2013; HUNTINGFORD; COX; LENTON, 2000), a capacidade dos mesmos em serem sumidouros ou fonte de carbono para a atmosfera e por fim o ciclo de carbono global (BRIENEN et al., 2015; NORBY et al., 2005).

Apesar de levar a um aumento na assimilação de carbono e na NPP este incremento atmosférico de CO₂ não leva, necessariamente, a um incremento no estoque de carbono nos ecossistemas (BRIENEN et al., 2015; KÖRNER et al., 2005). Isto pois, a quantidade de carbono acumulada na vegetação depende de processos intermediários entre a assimilação do carbono e a fixação do mesmo como matéria orgânica nos diferentes compartimentos vegetais (e.g. folhas, raízes, compostos orgânicos voláteis; DE KAUWE et al., 2014; FATICHI; LEUZINGER; KÖRNER, 2014; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011). Dois processos intermediários fundamentais são a partição do carbono entre os diferentes compartimentos da planta, chamado de alocação, e o tempo com que o carbono fica retido nestes compartimentos até que seja novamente liberado para atmosfera através do processo respiratório ou da morte de tecidos, chamado de tempo de residência do carbono (FRANKLIN et al., 2012; HOFHANSL; GABRIEL SINGER

AND WOLFGANG WANEK, 2015; POORTER et al., 2012). Considerando que cada compartimento da planta possui um tempo de residência diferente, a alocação para os diferentes compartimentos tem consequências fundamentais para o resultado final em termos da quantidade de carbono estocado nos ecossistemas (DE KAUWE et al., 2014; FRIEDLINGSTEIN et al., 1999; GIRARDIN et al., 2010; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011). Por exemplo se o carbono é alocado para tecidos de longa duração (e.g. troncos) ou se é alocado para tecidos de curta duração (e.g. raízes e folhas).

O aumento da concentração de CO₂ pode modificar os padrões de alocação e os tempos de residência do carbono, o que por sua vez altera a vulnerabilidade dos ecossistemas às mudanças climáticas bem como o estoque global de carbono (BRIENEN et al., 2015; CERNUSAK et al., 2013; NORBY et al., 2010). Muitas incertezas ainda permeiam os efeitos do CO₂ elevado para os processos de alocação e tempo de residência do carbono, sendo que essas incertezas concentram-se nas florestas tropicais e podem afetar a nossa capacidade em prever os efeitos das mudanças ambientais globais nos ecossistemas naturais (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011).

Uma das maneiras de investigar os efeitos do CO₂ elevado nos ecossistemas é através de modelos vegetacionais (MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011). Embora a maioria dos estudos de modelagem tenha encontrado estímulo da fotossíntese e da NPP a partir do incremento de dióxido de carbono atmosférico, os estudos diferem de forma considerável em relação aos efeitos deste incremento no estoque global de carbono (DE KAUWE et al., 2014). Uma das causas para tais divergências é a forma como os modelos tratam os processos intermediários de alocação e tempo de residência do carbono (DE KAUWE et al., 2014; FRANKLIN et al., 2012; FRIEND et al., 2014).

Outra fonte de incertezas é a maneira como a vegetação é representada nos modelos (REU et al., 2014; SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; VERHEIJEN et al., 2015). A grande maioria dos modelos de vegetação atuais representam-na através de tipos funcionais de plantas (PFTs), de modo que os parâmetros que representam os atributos funcionais e, conseqüentemente, a relação entre as plantas e o ambiente, é fixo no tempo e no espaço (SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; VERHEIJEN et al., 2013). Desta maneira, esta forma de modelar a vegetação ignora a variabilidade dos atributos funcionais observados na natureza e admite que as plantas reunidas em um

mesmo PFT possuem papéis similares no funcionamento dos ecossistemas e na resposta às condições ambientais (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016; VAN BODEGOM et al., 2012). Assim, este tipo de modelagem pode não ser a mais adequada para investigar os efeitos das mudanças ambientais globais nos ecossistemas naturais (PAVLICK et al., 2013; VAN BODEGOM et al., 2012).

Neste sentido, uma nova abordagem para modelar a vegetação tem sido desenvolvida. Esta abordagem é chamada de *trait-based* e procura incluir em suas formulações a variabilidade dos atributos funcionais de maneira mais fidedigna (WEBB et al., 2010; WULLSCHLEGER et al., 2014). Esta inclusão se dá através da substituição de parâmetros fixos no espaço e no tempo que representam os atributos funcionais para parâmetros variantes (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016). A vegetação passa a ser representada através de estratégias de vida de plantas e representam combinações únicas de atributos funcionais, sendo que o conjunto destas estratégias em uma comunidade representa a diversidade funcional da mesma (PAVLICK et al., 2013). Esta abordagem permite responder, assim como os modelos baseados em PFTs, questões associadas aos efeitos das mudanças ambientais globais nos ecossistemas como, por exemplo, como os efeitos dos CO₂ elevado podem modificar os fluxos e estoques biogeoquímicos das comunidades mas, além disso, também podem responder questões associadas a tais efeitos na diversidade funcional e assim capturar mudanças mais sutis nas comunidades (PAVLICK et al., 2013). Entretanto, por ser uma abordagem recente, muitas questões ainda não foram profundamente abordadas.

Apesar de ser um dos principais estoques de carbono global, pouco se sabe sobre os efeitos de fertilização por CO₂ na vulnerabilidade das florestas tropicais, visto que a maioria dos estudos que buscou responder tais questões se concentrou nas florestas temperadas (CERNUSAK et al., 2013; CHAMBERS et al., 2012). Para tentar sanar esta lacuna está sendo desenvolvido um experimento do tipo FACE em uma floresta madura da bacia amazônica, próxima à Manaus, Brasil, o AmazonFACE. Este experimento, ao qual o presente trabalho está vinculado, busca compreender os efeitos do aumento do CO₂ na vulnerabilidade das florestas tropicais.

Assim, o presente estudo busca desenvolver uma formulação dos processos de alocação e tempo de residência do carbono em um modelo de vegetação com uma abordagem *trait-based*, baseada na representação dos atributos funcionais variantes que

consiga representar uma maior diversidade vegetal em florestas tropicais. Uma primeira aplicação do modelo é proposta para se avançar na compreensão dos efeitos do aumento da concentração de CO₂ (a nível do experimento AmazonFACE) sobre tais processos tendo em perspectiva a diversidade de estratégias de alocação e de tempo de residência do carbono observada em florestas tropicais. De maneira oportuna, os resultados deste projeto comporão um corpo de hipóteses ecológicas oriundas de modelos de vegetação a serem verificadas no experimento Amazon-FACE.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1- O aumento da concentração atmosférica de CO₂ e seus efeitos nos ecossistemas tropicais

Desde a revolução industrial, a concentração atmosférica de CO₂ ([CO₂]) aumentou cerca de 44% por conta das atividades humanas tais como industrialização em grande escala, mudanças no uso da terra, desmatamento e, principalmente, queima de combustíveis fósseis (QUÉRÉ et al., 2016). Projeções baseadas em cenários de uso de energia, crescimento populacional e outros fatores físicos, biológicos e socioeconômicos, indicam que a concentração atmosférica de CO₂ poderá aumentar do seu valor atual da ordem de 400 partes por milhão de volume (ppmv) para mais de 900 ppmv em 2100 (VAN VUUREN & RIAHI, 2011), enquanto projeções realizadas a partir de modelos que acoplam o clima e o ciclo de carbono sugerem que a [CO₂] pode atingir qualquer concentração entre 490 e 1370 ppmv em 2100 (MOSS et al., 2010). Visto que a [CO₂] desempenha um papel fundamental na regulação do clima terrestre e é insumo para o processo fotossintético (FALKOWSKI et al., 2000) o incremento deste componente atmosférico deve causar mudanças significativas no clima (e.g., mudanças nos padrões de temperatura e precipitação terrestre; IPCC, 2014) e alterar o funcionamento dos ecossistemas em escala planetária (CURTIS & WANG, 1998; WALTHER et al., 2002).

O CO₂ compõe parte importante do ciclo do carbono: o CO₂ liberado para a atmosfera através de processos naturais e antropogênicos é parcialmente absorvido pelos oceanos e pelos ecossistemas terrestres, sendo que uma fração deste CO₂ permanece na atmosfera. Através do processo fotossintético as plantas absorvem o CO₂ atmosférico e o transformam em compostos de carbono que são utilizados em suas estruturas e em seu metabolismo e incorporados no ecossistema. Os processos metabólicos para manutenção

e crescimento da própria planta liberam CO₂ de volta para atmosfera através da respiração autotrófica.

A partir dos processos fotossintético e respiratório, os ecossistemas terrestres funcionam tanto como absorvedores quanto como liberadores de CO₂, ora funcionando como sumidouro, ora funcionando como fonte de carbono para a atmosfera (CHAPIN et al., 2006; FOLEY & RAMANKUTTY, 2004). A diferença entre o que é absorvido e o que é liberado pelos ecossistemas representa quanto de carbono é estocado pelos mesmos (CHAPIN et al., 2006). Em uma escala global, os ecossistemas funcionam como verdadeiros estoques de carbono (BRIENEN et al., 2015). No entanto, o aumento da [CO₂] pode modificar o funcionamento do ciclo do carbono, podendo alterar as quantidades estocadas pelos ecossistemas ou até mesmo a capacidade dos mesmos em funcionar como sumidouros ou fonte de carbono (FALKOWSKI et al., 2000). Assim, torna-se de extrema importância compreender como os ecossistemas terrestres se comportarão a partir do aumento da [CO₂] (FALKOWSKI et al., 2000)

Em uma perspectiva global, o estoque de carbono terrestre se concentra principalmente nas florestas (BRIENEN et al., 2015; FALKOWSKI et al., 2000), sendo que as florestas tropicais, com destaque para a floresta amazônica (BRIENEN et al., 2015), representam o maior reservatório terrestre (CHAMBERS ET AL, 2012) e estocam ~40% de todo o carbono terrestre global (DIXON et al., 1994), além de serem responsáveis por um terço da produtividade global terrestre (BEER et al., 2010), desempenhando um papel importante no ciclo do carbono e clima globais (HOFHANSL et al., 2016; MALHI et al., 2009a; NEGRÓN-JUÁREZ et al., 2015). No entanto, as florestas tropicais são especialmente vulneráveis às mudanças climáticas comparadas às outras regiões da Terra, já que as mesmas necessitam de grandes volumes pluviométricos e de estabilidade térmica, o que dificultaria a adaptação a condições mais quentes e secas (COX et al., 2000; HUNTINGFORD et al., 2004; MARENGO et al., 2010).

O aumento da temperatura e a modificação nos padrões de precipitação podem afetar de forma direta as florestas tropicais através de suas influências nos processos fisiológicos das plantas (CHAMBERS et al., 2012). Por exemplo, a fotossíntese ao nível foliar aumenta com o aumento da temperatura, porém até que um ótimo térmico seja atingido, além do qual as taxas fotossintéticas começam a declinar (CERNUSAK et al., 2013). O aumento da temperatura também pode levar a um declínio no transporte de elétrons bem como a desnaturação das enzimas associadas à fotossíntese (e.g. Rubisco;

CERNUSAK et al., 2013). Além dos efeitos diretos no processo fotossintético, as altas temperaturas podem afetar a fotossíntese forma indireta: o aumento da temperatura é associado a uma diminuição na umidade relativa e a um aumento no déficit de pressão de vapor (VPD) o que reduz as trocas estomáticas e consequentemente as taxas fotossintéticas (MEDLYN et al., 2011). A modificação nas trocas estomáticas podem, por sua vez, afetar indiretamente o balanço hídrico das florestas, modificando as demandas evaporativas e afetando a formação de nuvens ao nível regional (MEDLYN et al., 2011). As altas temperaturas podem afetar também as taxas de respiração autotrófica (RYAN 1991), sendo que as mesmas aumentam com o aumento de temperatura, gerando uma diminuição na fixação líquida de carbono. Visto que as florestas tropicais já estão entre os ambientes mais quentes da terra, os cenários de aquecimento indicam que esses ecossistemas serão forçados a condições não-análogas.

Outro fator associado às mudanças climáticas é a modificação nos padrões de precipitação. Tais modificações não são uniformes ao longo do globo, sendo que algumas regiões devem enfrentar aumento no regime pluviométrico enquanto outras devem enfrentar diminuição do mesmo (CHAMBERS et al., 2012). Evidências têm mostrado que as florestas tropicais irão, provavelmente, enfrentar condições mais secas (MALHI et al 2008). Os eventos de seca podem afetar os ecossistemas florestais de maneiras não-letais: diminuição na taxa fotossintética, alteração nas taxas respiratórias da planta e do solo e subsequentes modificações nas taxas de crescimento, sendo que, embora não levem necessariamente à mortalidade todos esses efeitos modificam a capacidade destes ecossistemas em estocar carbono. No entanto, os eventos de seca frequentemente levam à mortalidade das árvores, principalmente através colapso das estruturas hidráulicas (ROWLAND et al., 2015).

Estudos de modelagem que utilizam-se de cenários com condições climáticas mais quentes e secas do que as atuais indicam que as florestas da bacia Amazônica estão sujeitas a sofrer *dieback* – perda de biomassa e substituição da floresta por vegetação de menor porte, como uma savana (SALAZAR, NOBRE & OYAMA, 2007; LAPOLA, OYAMA & NOBRE, 2009; HUNTINGFORD et al., 2013; COX et al., 2000). Entretanto, incertezas ainda permeiam as análises de vulnerabilidade destes ecossistemas devido à inexistência de dados observacionais na região tropical, sobretudo aqueles referentes aos efeitos do aumento da [CO₂] para a floresta e suas interações com o aumento de temperatura (HICKLER et al., 2008).

O aumento da [CO₂] pode levar a uma estimulação e, portanto, elevação da taxa fotossintética, que por sua vez conduz a um aumento na assimilação de carbono e conseqüentemente a um aumento na produtividade primária líquida (NPP) (BAZZAZ, 1990). A NPP representa a entrada de carbono em um ecossistema através do processo fotossintético (LAPOLA & NORBY, 2014), excluindo-se as perdas referentes ao processo de respiração da planta. Este fenômeno de estimulação fotossintética causada por aumento na disponibilidade de CO₂ é chamado de “efeito de fertilização por CO₂”. Um estudo realizado por NORBY et al. (2005) comparou a resposta de ecossistemas temperados de quatro tipos florestais ao aumento da [CO₂] através da tecnologia FACE (*Free-Air Co₂ Enrichment*), no qual uma quantidade conhecida de dióxido de carbono é adicionada à atmosfera do ecossistema em questão, e encontrou como resultado um estímulo da atividade fotossintética nos quatro ecossistemas, e um aumento em média de 23% na NPP.

O estímulo fotossintético através do aumento da [CO₂] se dá pois a concentração atual de CO₂ está ainda distante da concentração de saturação deste processo metabólico das plantas atuais (FALKOWSKI et al., 2000). Em plantas com o metabolismo via C₃ a atividade da enzima Rubisco aumenta com a elevação da concentração de CO₂, saturando a uma concentração entre 800 e 1000 ppmv (FALKOWSKI et al., 2000). Além disso, uma maior concentração atmosférica de CO₂ leva a uma diminuição da condutância estomática e da transpiração (BAZZAZ, 1990; CERNUSAK et al., 2013; FATICHI; LEUZINGER, 2013; FRIEDLINGSTEIN et al., 1999). A diminuição da transpiração aumenta a eficiência no uso da água pelas plantas (BAZZAZ, 1990; EAMUS, 1991; FRIEDLINGSTEIN et al., 1999) o que pode alterar a quantidade de água retida no solo, visto que a transpiração diminuída leva a uma redução na depleção da água do solo (LEUZINGER; KÖRNER, 2007). A diminuição da depleção poderia estimular a atividade microbiana, decomposição de matérias orgânica morta e a disponibilidade de nutrientes (CERNUSAK et al., 2013). Além de tais modificações, o aumento da concentração de CO₂ pode também aumentar a eficiência no uso do nitrogênio e a eficiência no uso da luz (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999).

Desta forma, a fertilização por CO₂ possui a capacidade de alterar a vulnerabilidade dos ecossistemas naturais às mudanças climáticas, como, por exemplo, a seca (CERNUSAK et al., 2013; CHAMBERS et al., 2012). Estudos de simulação (GALBRAITH et al., 2010; HUNTINGFORD et al., 2013; LAPOLA; OYAMA;

NOBRE, 2009) que se utilizaram de projeções climáticas referentes à temperatura e à precipitação para avaliar a vulnerabilidade de florestas tropicais às mudanças climáticas demonstraram que o efeito da fertilização por CO₂ desempenha um papel importantíssimo na mitigação dos efeitos de tais mudanças: quando apenas as modificações climáticas (temperatura e precipitação) eram consideradas, a floresta Amazônica sofria uma grande perda de biomassa, mas quando o efeito de fertilização era considerado juntamente com tais modificações não observou-se perda de biomassa ou observou-se até mesmo um aumento da mesma. Em estudos de intercomparação entre modelos, Zhang e colaboradores (2015) e Castanho e colaboradores (2015) encontraram que, para todos os modelos a avaliados, o efeito de fertilização por CO₂ consegue aliviar os efeitos negativos do clima, mudança no uso da terra e do fogo em relação à biomassa da floresta amazônica. Entretanto, o fenômeno de fertilização pode diminuir com o tempo (BAZZAZ, 1990), ser limitado pela disponibilidade de nutrientes (FALKOWSKI et al., 2000; KÖRNER, 2009; NORBY et al., 2010) ou mesmo por outras limitações fisiológicas ainda não exploradas cientificamente.

Apesar de tais premissas, ainda pouco se sabe sobre o efeito do CO₂ sobre as florestas tropicais (MALHI et al., 2009a). Isto se dá pois quase totalidade de estudos acerca do efeito do incremento atmosférico de CO₂ foi realizado em florestas temperadas e outros ecossistemas extra-tropicais, sendo a maioria deles realizado através da tecnologia FACE. Florestas temperadas e tropicais diferem grandemente em importantes atributos climáticos, edáficos, florísticos e ecológicos (CERNUSAK et al., 2013; CHAMBERS ET AL , 2012; HICKLER et al., 2008) os quais provavelmente irão afetar o modo como esses ecossistemas responderão ao aumento da [CO₂]. Consequentemente, nem todas as conclusões obtidas a partir dos estudos em ecossistemas temperados podem ser aplicadas aos ecossistemas tropicais (CHAMBERS ET AL , 2012).

Um estudo de modelagem (HICKLER et al., 2008) que reproduziu os efeitos de um experimento FACE a uma concentração de 550 ppmv em florestas temperadas e os extrapolou para florestas tropicais, obteve como resultado que o estímulo da NPP nos trópicos (aumento de 35% da NPP) tende a ser maior do que em latitudes mais elevadas (aumento de 26% na NPP), embora tal estudo não considere a limitação por nutrientes. Isso se deve principalmente à temperatura associada às baixas latitudes. Em princípio, a fotossíntese de plantas lenhosas tropicais tem maior potencial de responder positivamente ao CO₂ elevado do que plantas de altas latitudes como resultado de maiores temperaturas

foliares associadas com clima tropical. Este padrão é em grande medida conduzido pela dependência da temperatura na afinidade relativa da assimilação primária da enzima Rubisco para CO₂ e O₂ (HICKLER et al., 2008). À medida que a temperatura da folha aumenta, a especificidade da Rubisco em fixar CO₂ ao invés de O₂ diminui e a solubilidade do CO₂ relativo ao O₂ também diminui, de modo que a fotorespiração aumenta como uma proporção da GPP com o aumento da temperatura foliar. Por outro lado, a fotorespiração pode ser suprimida através do aumento da concentração do CO₂ relativo à concentração de O₂ em torno dos sítios ativos da Rubisco. O resultado é que existe maior oportunidade de aumentar a captação líquida de CO₂ através da supressão da fotorespiração em altas temperaturas (CERNUSAK et al., 2013; CHAMBERS; SILVER, 2004; BAZZAZ, 1990; FARQUHAR; CAEMMERER; BERRY, 1980; HICKLER et al., 2008). Além disso, a temperatura ótima para fotossíntese deveria aumentar com o aumento da concentração de CO₂; o aumento proporcional no rendimento quântico máximo da captação de CO₂ causado pelo CO₂ elevado deve aumentar com o aumento da temperatura foliar e por último, a diminuição proporcional no ponto de compensação da luz causado pelo CO₂ elevado deve ser maior em altas do que em baixas temperaturas foliares (CERNUSAK et al., 2013).

Desse modo, as consequências do aumento da [CO₂] sobre as florestas tropicais ainda continuam incertas (MALHI, DOUGHTY & GALBRAITH, 2011) e tais incertezas limitam a nossa capacidade de prever com precisão os efeitos das mudanças globais no ciclo de carbono (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999) e na resiliência destes ecossistemas. Experimentos de campo do tipo FACE em florestas tropicais são urgentemente necessários para sanar tais incertezas (CERNUSAK et al., 2013; HICKLER et al., 2008; NORBY et al., 2005; NORBY; ZAK, 2011).

2.2. Os processos de alocação e tempo de residência do carbono

Se o aumento da [CO₂] causará um aumento no estoque de carbono devido à estimulação da NPP e se este aumento no estoque continuará enquanto a [CO₂] continuar a aumentar permanece uma questão aberta (BRIENEN et al., 2015; KÖRNER et al., 2005). Estudos que se utilizaram de inventários florestais de longo prazo (LEWIS et al., 2009a, 2009b; PAN et al., 2011; PHILLIPS et al., 1998) observaram um aumento na biomassa em florestas tropicais, e este resultado tem sido atribuído ao fenômeno de fertilização por CO₂. Entretanto, há uma limitação de evidência direta de estudos experimentais de grande escala em florestas tropicais, tais como experimentos FACE para

suportar esta conclusão (ZHANG; CASTANHO; GALBRAITH, 2015). Além disso, um experimento FACE em floresta temperada madura (KÖRNER et al., 2005) não observou estímulo no crescimento ou aumento de biomassa. Também, investigações sobre a relação entre biomassa acima do solo e NPP ao longo da floresta Amazônica indicou uma relação negativa entre as duas variáveis, sendo que florestas mais produtivas tendem a ter menor biomassa (MALHI et al., 2006).

As incertezas relativas ao futuro do estoque de carbono provêm do fato de que apesar de o aumento da [CO₂] levar a um estímulo fotossintético e um consequente aumento na NPP, isto não significa, necessariamente, um aumento na biomassa dos ecossistemas e conseqüentemente a um aumento no estoque de carbono dos mesmos (BRIENEN et al., 2015; CERNUSAK et al., 2013; CHAMBERS et al., 2012; DE KAUWE et al., 2014; NORBY et al., 2005). Isto se dá, pois o acúmulo de biomassa depende não somente da NPP, mas também de um número considerável de processos intermediários que ligam a fotossíntese e a biomassa (MALHI et al., 2015), dentre os quais por exemplo: como o carbono assimilado é distribuído (alocação) entre os tecidos da planta bem como do tempo que este carbono permanece nos tecidos (tempo de residência do carbono; CHAMBERS et al., 2012; FATICHI; LEUZINGER, 2013; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011; NORBY et al., 2005).

O destino do carbono produzido pela estimulação da produtividade fotossintética através do mecanismo de fertilização por CO₂ é incerto e variável (DE KAUWE et al., 2014; FRIEDLINGSTEIN et al., 1999; NORBY; ZAK, 2011), isso porque a distribuição do carbono entre os diferentes compartimentos depende de complexas vias fisiológicas e metabólicas (FRANKLIN et al., 2012; LUO, 2003), que variam entre espécies e com as condições de crescimento (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999; POORTER et al., 2012). Apesar da conhecida importância do papel da alocação do carbono para o balanço de carbono no ecossistema, ainda não há uma teoria unificada que descreva a partição de carbono e o arcabouço empírico relativo a este processo é escasso (ISE et al., 2010).

Embora não haja uma teoria unificada, sabe-se que a NPP é alocada para uma variedade de compartimentos e processos tais como reprodução e produção de biomassa nos diferentes tecidos da planta. Em uma abordagem simplificada – em geral utilizada para estudos de modelagem - os três principais compartimentos são folhas, tecidos lenhosos e raízes, embora a NPP também possa ser alocada para a produção de carbonos

orgânicos voláteis (VOCs), estruturas reprodutivas e exudatos para micorrizas (LUYSSAERT et al., 2007). Assume-se que o mecanismo de transferência e alocação de carbono ao longo da planta se dá através de fluxo de massa (CANNELL et al., 1994; LACOINTE, 2000): os compostos de carbono assimilados fluem, através do floema, das “fontes”, tais como as folhas, para os sumidouros, tais como as raízes onde são absorvidos e utilizados. Este fluxo é determinado através de gradientes de pressão hidrostática entre a fonte e o sumidouro e entre os mesmos e a respectiva habilidade dos diferentes sumidouros em absorver e utilizar esses assimilados disponíveis (CANNELL et al., 1994; LACOINTE, 2000). A força relativa dos diferentes sumidouros depende do seu tamanho e dos inerentes atributos que determinam a taxa de utilização, estoque e transformação dos metabólitos (CANNELL et al., 1994). Os controles de partição também se dão a níveis genéticos, de modo que os níveis de açúcar solúvel e nitrato bem como diferentes hormônios afetam uma ampla gama de genes responsáveis pela alocação (POORTER et al., 2012). Entretanto, não parece haver um gene ou composto central que determina a distribuição, de modo que o controle é difuso e compartilhado por vários processos em diferentes localidades da planta (POORTER et al., 2012).

A abordagem acima mencionada prevê que a distribuição do carbono é determinada pelas taxas fotossintética. Esta abordagem é chamada de *source-driven*. Outra abordagem alternativa, chamada de *sink-driven* prevê que a distribuição do carbono na verdade é dependente das exigências de crescimento dos compartimentos (FATICHI; LEUZINGER; KÖRNER, 2014; KÖRNER, 2009). A primeira abordagem é primariamente utilizada por estudos de modelagem, principalmente pela sua simplicidade. Entretanto, em teoria, as plantas alocam carbono para o fator mais limitante, o que daria suporte para a abordagem *sink-driven* (FATICHI; LEUZINGER; KÖRNER, 2014; KÖRNER, 2009).

A curto prazo, a partição do carbono entre os diferentes órgãos da planta determina o crescimento relativo de seus componentes, entretanto a alocação é envolvida em um número de *feedbacks* de processos que a fazem ainda mais central a longo prazo (LACOINTE, 2000). Em pequena escala, a partição do carbono tem forte influência na estratégia de vida da planta, em sua relação com o ambiente e em sua sobrevivência (ISE et al., 2010; LITTON; RAICH; RYAN, 2007), entretanto, em grande escala, essa partição

exerce forte influência na ecologia, estrutura e funcionamento do ecossistema com amplas implicações para o balanço global de carbono (ISE et al., 2010; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011). A alocação é também importante para uma gama de processos ecossistêmicos incluindo a decomposição, o sequestro do carbono e do nitrogênio e as trocas de água entre a planta e a atmosfera (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999). Por exemplo, a alocação entre os tecidos lenhosos e não lenhosos determina a qualidade da littera e as taxas de decomposição (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999).

Já o tempo de residência do carbono é uma estimativa do tempo de vida de um átomo deste elemento na planta (CARVALHAIS et al., 2014; CASTANHO et al., 2013) representado pelo tempo entre a fixação dos fotossintatos e o retorno para a atmosfera através da respiração ou da transformação química em VOCs, exsudatos ou CH₄ (CARVALHAIS et al., 2014). Os diferentes compartimentos possuem diferentes tempo de residência do carbono: o carbono incorporado nos tecidos lenhosos tem um tempo de residência na árvore de anos a séculos, enquanto o carbono depositado nas folhas e raízes finas tem um tempo de residência de meses a anos (LUYSSAERT et al., 2007). Em adição à alocação, o tempo de residência dos tecidos é um processo chave na resultante do estoque de carbono em biomassa (DE KAUWE et al., 2014).

As plantas podem responder às variáveis ambientais através da modificação dos padrões de alocação de carbono e de tempo de residência do carbono nos seus diferentes compartimentos (RYAN, 1991a), de modo que estes dois processos possuem um papel importante na resposta das plantas às mais diversas variáveis ambientais tais como a disponibilidade de recursos (e.g. nutrientes, água, luz), temperatura e concentração atmosférica de CO₂ (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999). Pelo fato de, teoricamente, as plantas ajustarem seus padrões de alocação para maximizar o crescimento (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999), a plasticidade da partição do carbono provê um mecanismo para as plantas aprimorarem a aquisição de recursos em um ambiente onde múltiplos recursos acima e abaixo do solo podem limitar seu crescimento. Por exemplo, tem sido observado que a limitação por nutrientes favorece a alocação para raízes (CHEN; YANG; ROBINSON, 2013; FRIEDLINGSTEIN et al., 1999).

As interações bióticas também têm forte influência na partição de carbono. É de se presumir que o aumento da densidade da vegetação leve a uma competição por diferentes recursos, como por exemplo luz, água e nutrientes (HOFHANSL; GABRIEL SINGER AND WOLFGANG WANEK, 2015). Tilman (1988) argumenta que a competição por luz

e nutrientes são os fatores mais importantes que determinam a alocação (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999; LACOINTE, 2000). Tem sido mostrado, por exemplo, que plantas em locais de alta densidade adaptam a sua estratégia de crescimento alocando uma proporção maior da biomassa para estruturas competitivas como é o caso de troncos, em detrimento da alocação para folhas, como uma consequência de limitação por luz (CHEN; YANG; ROBINSON, 2013; FRIEDLINGSTEIN et al., 1999; HOFHANSL; GABRIEL SINGER AND WOLFGANG WANEK, 2015).

A influência das variáveis ambientais nas taxas de tempo de residência do carbono são mais complexas e menos diretas. Galbraith e colaboradores (2013) encontraram pequena relação entre variáveis climáticas e os tempos de residência do carbono dos tecidos lenhosos acima do solo, entretanto perceberam forte associação entre esta variável e fatores edáficos tais como fertilidade e condições físicas. Porém, um estudo produzido por Carvalhais e colaboradores (2014) encontrou forte associação entre os tempos de residência do carbono e os padrões de temperatura e precipitação. Assim, ainda não é claro como as variáveis ambientais governam os padrões observados de tempo de residência do carbono.

O aumento da concentração atmosférica de CO₂ é um dos fatores que parece ter influência nos padrões dos processos de alocação e tempo de residência do carbono. Experimentos em ecossistemas temperados e estudos de simulação têm demonstrado que o aumento da [CO₂] pode ser responsável por modificar os padrões de alocação (CERNUSAK et al., 2013; FRIEDLINGSTEIN et al., 1999; KÖRNER et al., 2005; NORBY et al., 2010), sendo que a maioria deles observou um aumento na produção de raízes em detrimento à produção de tecidos lenhosos de longa duração (CERNUSAK et al., 2013; KÖRNER et al., 2005; NORBY et al., 2010). Uma maior alocação para as raízes aumenta o acesso das plantas aos nutrientes e à água (IVERSEN et al., 2012), alterando a suscetibilidade dos ecossistemas a estresses ambientais (FINZI et al., 2007; MEIR; WOODWARD, 2010), mas este investimento se dá às custas de um maior investimento em troncos, por exemplo, um tecido que permite maior acesso à luz e resistência frente à tempestades (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999). Entretanto a resposta da alocação da NPP ao aumento do CO₂ não é simples e direta (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999). Norby et al. (2005) encontraram um aumento na produção de tecidos lenhosos no experimento FACE Duke-FACE e um aumento na produção de raízes finas no experimento ORNL-FACE, ambos localizados nos Estados Unidos e com um aumento da NPP equivalente (~23%).

O aumento da NPP derivado do aumento da [CO₂] também parece afetar a longevidade dos tecidos no sentido de diminuir o tempo de residência do carbono em uma perspectiva ecossistêmica (BRIENEN et al., 2015; MALHI et al., 2015; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011). Brienen et al. (2015) observaram que parece haver um declínio progressivo na capacidade da floresta amazônica em estocar carbono decorrente de menores tempos de residência, embora o mecanismo que governe tal diminuição ainda não esteja claro.

Assim, os efeitos do aumento da [CO₂] no armazenamento de carbono nas plantas irão diferir se o carbono é alocado para tecidos de longa-duração (i.e. componentes lenhosos), onde o carbono permanece sequestrado por longos períodos de tempo ou se, alternativamente, o carbono é alocado para tecidos de curta-duração (e.g. raízes finas), onde o tempo de permanência do carbono é pequeno (KÖRNER et al., 2005; LUO, 2003). A crítica incerteza é se o aumento na NPP irá levar a um aumento substancial da biomassa ou, alternativamente, uma diminuição nos tempos de residência do carbono (NORBY et al., 2002). O aumento da NPP causado pela elevação da concentração de CO₂ poderia ser potencialmente associada a menores estoques de carbono nas florestas tropicais se a composição das espécies mudassem (CERNUSAK et al., 2013) a favor de estratégias com menor alocação para tecidos lenhosos e/ou menores tempos de residência.

1.3. Modelagem da alocação e do tempo de residência do carbono

Modelos de vegetação globais têm sido desenvolvidos para investigar o efeito do aumento da [CO₂], bem como das mudanças climáticas, no ciclo global do carbono (MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011). A predição de tais modelos é que o aumento da [CO₂] leva a uma maior assimilação de carbono através do processo de fertilização por CO₂, entretanto as consequências para o armazenamento do carbono divergem consideravelmente entre as simulações (DE KAUWE et al., 2014). Existem várias possibilidades que causam essa variabilidade entre os modelos (e.g. diferenças nas parametrizações), porém a representação da alocação e do tempo de residência do carbono nos compartimentos da planta tem mostrado ter consequências significantes para tais respostas (DE KAUWE et al., 2014; FRANKLIN et al., 2012; FRIEND et al., 2014; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011).

Os controles da partição e do tempo de residência do carbono nas plantas permanecem como uma grande fonte de incerteza nos modelos vegetacionais. Modelos mecanísticos (i.e. baseados em processos eco-fisiológicos) da dinâmica destes processos

ainda não existem (MOORCROFT; HURTT; PACALA, 2001), ainda que a importância de suas representações seja conhecida (NORBY; ZAK, 2011; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011). Esta tarefa de modelagem se torna ainda mais complexa quando o objetivo é estimar estes processos em escalas globais. Primeiro por conta do limitado entendimento dos controles fisiológicos e da falta de estudos que tenham medido esses processos na natureza (JIMÉNEZ et al., 2014). Segundo: o pouco entendimento desses processos é essencialmente ao nível individual da planta e a conexão entre as respostas a níveis individuais e ecossistêmicos está longe de ser clara, com o controle destes processos na escala ecossistêmica sendo provavelmente ao nível da mudança na composição das espécies. Terceiro, estes processos são influenciados por uma ampla gama de fatores que incluem a abundância de herbívoros, a idade e mortalidade dos indivíduos, o *stress* mecânico pelo vento, o transporte dos assimilados, o crescimento do meristema entre outros e que estão, pelo menos até o momento, além da capacidade dos modelos globais de vegetação (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999; LACOINTE, 2000). E, por último, a dificuldade de medir esses processos torna difícil a validação dos resultados obtidos (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999). Desta forma, a alocação e o tempo de residência do carbono são, geralmente, o ponto mais fraco dos modelos de vegetação (LE ROUX et al., 2001).

Apesar destas limitações os modelos tentam reproduzir estes processos em abordagens variadas (NEGRÓN-JUÁREZ et al., 2015), embora sem consenso sobre a melhor maneira de fazê-lo (FRANKLIN et al., 2012). A maneira mais simples de modelar a alocação do carbono é assumir que uma fração fixa do carbono assimilado pela fotossíntese, depois de se descontar o carbono usado para respiração, é alocado para cada compartimento da planta (CASTANHO et al., 2013; DE KAUWE et al., 2014). Embora, na realidade, a alocação varie tanto com o tamanho e a idade do indivíduo e com as condições ambientais, esta abordagem pode ser justificada sob certas condições, quando o modelo por exemplo é operado para grandes escalas (DE KAUWE et al., 2014). Uma limitação crítica desta abordagem é a falta de resposta da alocação às mudanças ambientais tais como as mudanças climáticas e o aumento da concentração atmosférica de CO₂ (DE KAUWE et al., 2014; NORBY; ZAK, 2011). Esta abordagem é amplamente utilizada pelos modelos de vegetação (LE ROUX et al., 2001). Exemplos de modelos que se utilizam desta abordagem: *Integrated Biosphere Simulator* (IBIS): FOLEY, 1996; *Community Atmosphere Biosphere Land Exchange* (CABLE): WANG; LAW; PAK,

2010; *Jena Scheme for Biosphere–Atmosphere Coupling in Hamburg* (JSBACH): GOLL et al., 2012; *Integrated model of land surface processes* (INLAND): KUCHARIK et al., 2000.

Outra abordagem amplamente empregada pelos modelos é a utilização de relações alométricas, ou correlações empíricas entre os compartimentos, para prever as diferentes partições do carbono (DE KAUWE et al., 2014), esta abordagem é fortemente dependente de dados empíricos, já que as relações alométricas diferenciam-se entre espécies e entre as regiões de ocorrência das mesmas. Embora existam muitas equações disponíveis na literatura existem muitas incertezas associadas a escolha de uma única equação (JIMÉNEZ et al., 2014). Além disso, há uma escassez de equações alométricas para as florestas tropicais (MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011), principalmente para tecidos vivos (e.g. folhas e raízes finas), o que resulta na falta de parâmetros necessários. Outra limitação desta abordagem é o fato da mesma não considerar a plasticidade de resposta da alocação aos fatores ambientais (FRANKLIN et al., 2012). Os modelos *Lund-Potsdam-Jena Dynamic Global Vegetation Model* (LPJ; SITCH et al., 2003) e *Community Land Model's DGVM* (CLM; LEVIS et al., 2004) são exemplos de modelos que se utilizam desta abordagem.

Outros modelos tais como *Carnegie-Ames-Stanford Approach* (CASA; FRIEDLINGSTEIN et al., 1999) e o *Organizing Carbon and Hydrology in Dynamic Ecosystems* (ORCHIDEE; KRINNER et al., 2005) determinam a alocação entre os diferentes compartimentos de acordo com a disponibilidade de recursos, utilizando-se da teoria de que as plantas alocam seus fotossintatos para os órgãos reponsáveis pela captação do recurso limitante. Por exemplo, as plantas devem alocar mais carbono para raízes quando água e nutrientes são limitantes, ou alocar para folhas quando o recurso limitante é a luz (MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011). Para empregar esta abordagem, é necessário que todas as relações entre os compartimentos e as variáveis ambientais estejam claramente explícitas e façam parte do modelo, embora estas relações não sejam completamente compreendidas. Além disso, muitos modelos não possuem, por exemplo, o ciclo de nutrientes acoplados a suas formulações.

Por fim, poucos modelos, como por exemplo o HYBRID (FRIEND et al. 1997) utilizam-se da abordagem de otimização: por exemplo, a alocação para as folhas se dá com o intuito de maximizar a produtividade do dossel ou o índice de área foliar. Entretanto, existem poucas razões para se esperar que a seleção natural permita indivíduos

que sejam identificados como ótimos, especialmente em habitats diversos e dinâmicos (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999).

Se o processo de alocação já é deficientemente explorado pelos modelos, o tempo de residência do carbono é ainda mais pobremente representado. Poucos modelos consideram qualquer mecanismo explícito que governe as taxas de tempo de residência do carbono, de modo que o tempo de residência do carbono é em geral um parâmetro invariante no espaço e no tempo e é normalmente prescrito pelo tipo funcional de planta (DE KAUWE et al., 2014). Desta forma, os modelos acabam por gerar tempos de residência de carbono irrealísticos e muito variáveis entre si. Alguns estudos já demonstraram que preescrever taxas de tempo de residência do carbono corretas é fundamental para prever corretamente os estoques de biomassa nos ecossistemas (CASTANHO et al., 2013; MCCORMACK et al., 2015). Assim, existe grande necessidade de melhor entendimento das variáveis que governam este processo, bem como dados medidos na natureza para melhor parametrização dos modelos.

Assim sendo, compreender os mecanismos da alocação do carbono e suas respostas às variáveis ambientais torna-se de fundamental importância para a correta parametrização dos modelos de vegetação e para prever o futuro do ciclo de carbono diante das mudanças climáticas com maior precisão (HOFHANSL; GABRIEL SINGER AND WOLFGANG WANEK, 2015; RICHARDSON et al., 2013). Além disso, haja vista a grande diversidade de estratégias de alocação de carbono e de tempo de residência do carbono observada na natureza, é de extrema necessidade que os modelos de vegetação consigam representá-las. Desta forma, a implementação de modelos capazes de incorporar esquemas de alocação e tempo de residência do carbono de carbono mais flexíveis poderia aperfeiçoar as previsões dos modelos e por conseguinte levar a um melhor entendimento deste processos em larga-escala (FRANKLIN et al., 2012; HOFHANSL et al., 2016)

2.4. PFTs vs. atributos funcionais

A ampla maioria dos modelos de vegetação atuais utiliza-se do conceito de tipos funcionais de plantas (PFTs, da sigla em inglês *Plant Functional Types*) para caracterizar os diferentes tipos de vegetação (REU et al., 2014; SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; VERHEIJEN et al., 2015). Os PFTs são estratégias de crescimento pré-definidas, para as quais são utilizados parâmetros invariantes (no tempo e espaço) para representar os processos fisiológicos e ecológicos (SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013), tais

como fenologia (e.g. perenifólias, decíduas) e forma de vida (e.g. árvores, arbustos, herbáceas; VERHEIJEN et al., 2015).

Esta parametrização dos PFTs reflete propriedades médias de atributos funcionais observados ao longo de categorias abrangentes (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016). Um atributo funcional de uma planta é definido como uma característica morfológica, fenológica ou fisiológica de um organismo que afeta sua habilidade em adquirir (e alocar) recursos para seu crescimento, manutenção e reprodução (VIOLLE et al., 2007), e que em última instância afeta seu *fitness* (REU et al., 2011; WEBB et al., 2010). Desta forma, essa abordagem agrupa espécies com papéis, presumidamente, similares no funcionamento dos ecossistemas (VAN BODEGOM et al., 2012) e que respondem de maneira comparável às condições ambientais tais como disponibilidade de água e de nutrientes (VERHEIJEN et al., 2013).

Este tipo de generalização ignora a variabilidade inter e intraespecífica destes atributos (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016) e leva a uma representação limitada e inadequada da diversidade funcional de plantas (PAVLICK et al., 2013; VAN BODEGOM et al., 2012; VERHEIJEN et al., 2015). Sendo a diversidade funcional os valores, intervalos de valores e abundância relativa dos atributos funcionais em um dado ecossistema (DÍAZ et al., 2007; CADOTTE et al., 2017; TILMAN et al., 2001). Por exemplo, alguns dos DGVMs amplamente utilizados representam a conhecida alta diversidade de plantas da Amazônia com apenas 1 PFT (JULES; CLARK et al., 2011) ou 2 PFTs (LPJ; SITCH et al., 2003). Esta abordagem é amplamente utilizada pelos modelos, uma vez que os mesmos focam em questões puramente relacionadas ao ciclo biogeoquímicos de carbono, água e nutrientes e não em questões relacionadas a diversidade funcional e/ou de espécies ou estabilidade dos ecossistemas, e por oferecer um caminho simples para lidar com a problemática de representar a alta diversidade encontrada na natureza (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016).

Apesar de terem permitido investigar uma ampla gama de questões importantes, a aplicabilidade dos DGVMs que se utilizam dos PFTs pode ser limitada (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016; SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; VAN BODEGOM et al., 2012), principalmente para a exploração de questões ecológicas em regiões com altos níveis de diversidade, como é o caso de florestas tropicais, podendo levar a uma representação inadequada da diversidade vegetal e funcional, dos ciclos biogeoquímicos, e consequentemente da resiliência desses ecossistemas às mudanças

climáticas (FYLLAS et al., 2014; PAVLICK et al., 2013). Desta forma, utilizar parâmetros constantes para caracterizar os atributos funcionais das plantas em ecossistema mega-diversos como florestas tropicais traz sérias limitações (VERHEIJEN et al., 2013).

Existe uma clara incompatibilidade entre classificar a vegetação em classes discretas para calcular fluxos continuamente variáveis através da vegetação, já que os mesmos são contínuos por definição (VAN BODEGOM et al., 2012). Além disso, a utilização de atributos funcionais constantes impede que seja incluída a resposta adaptativa das plantas (VAN BODEGOM et al., 2012; VERHEIJEN et al., 2015). Esta simplificação pode, por exemplo, levar a uma falha na predição da vulnerabilidade dos ecossistemas às mudanças climáticas (LACOINTE, 2000), principalmente quando se é esperado que tais mudanças levem a condições climáticas e ambientais não-análogas ao presente, o que poderia levar a combinações de atributos funcionais também não-análogas (VAN BODEGOM et al., 2012). Levar em conta a adaptação é essencial ao quantificar os mecanismos envolvidos nos *feedbacks* entre os ecossistemas terrestres e a atmosfera (DIAZ et al., 2004; VAN BODEGOM et al., 2012; VERHEIJEN et al., 2015).

Um caminho promissor para enfrentar o desafio de representar a grande diversidade global de plantas é substituir os parâmetros fixos dos PFTs, comumente usados na maioria dos DGVMs, por formulações que utilizem atributos funcionais variantes (WEBB et al., 2010; WULLSCHLEGER et al., 2014). Esta abordagem, chamada de *trait-based*, é aplicável a uma ampla gama de sistemas já que é independente dos táxons (WEBB et al., 2010). Apesar da abordagem de PFTs se utilizar de atributos funcionais, a diferença fundamental é que a abordagem *trait-based* consegue preservar a variabilidade dos mesmos (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016). Outra diferença fundamental está no objeto de análise que passa a ser referente às comunidades representadas pelas combinações dos atributos funcionais e não mais aos PFTs isoladamente.

Nesta abordagem, cada atributo funcional é um parâmetro do modelo escolhido a partir do seu possível intervalo de valores teóricos e/ou empíricos e é associado a custos e benefícios que irão, conjuntamente com os outros atributos funcionais, determinar múltiplos *trade-offs* e consequentemente o crescimento e sobrevivência dos indivíduos sob diferentes limitações climáticas (REU et al., 2014). Por conta dos atributos serem

definidos ao nível do indivíduo, a distribuição dos atributos funcionais incorpora tanto a variação intraespecífica quanto a composição dos atributos da comunidade (WEBB et al., 2010).

Pelo fato da *performance* de um atributo funcional ser uma expressão do seu *fitness* em um dado ambiente, nesta abordagem o ambiente local atua como um “filtro de *performance*” para eliminar conjuntos de atributos inadequados às condições ambientais em questão (VERHEIJEN et al., 2015; WEBB et al., 2010). O conceito de filtro ambiental foca na relação entre o organismo e o ambiente, reconhecendo que nem todos os organismos, ou combinações de atributos, são capazes de se estabelecer e persistir com sucesso em todas as condições ambientais (CADOTTE; TUCKER, 2017; KRAFT et al., 2015). As respostas da vegetação ao ambiente são causadas por múltiplos processos em diferentes escalas temporais e espaciais, incluindo a plasticidade, aclimação e adaptação nos atributos morfológicos e fisiológicos e ao nível da comunidade através da mudança na abundância e no *turnover* das espécies (VERHEIJEN et al., 2015). Este sucesso diferencial leva a mudanças na abundância e na identidade funcional ao longo dos ambientes (KRAFT et al., 2015). Ao eliminar do *pool* de atributos disponíveis aqueles que não se adequam às condições ambientais, o filtro de *performance* determina a distribuição dos atributos numa localização particular no espaço ou no tempo e limita o *range* dos atributos funcionais das espécies viáveis de uma comunidade (VAN BODEGOM et al., 2012; VERHEIJEN et al., 2015; WEBB et al., 2010). À medida que os valores dos atributos se modificam com a dinâmica ambiental leva-se em conta implicitamente, as adaptações fisiológicas e as mudanças na composição da comunidade (VAN BODEGOM et al., 2012). Desta forma, utilizar a abordagem *trait-based* permite avaliar a *performance* das plantas sob um determinado conjunto de condições ambientais (SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013) e pode ser aplicada amplamente para questões ecológicas, como por exemplo o efeito das mudanças climáticas na estrutura e diversidade de ecossistemas (WEBB et al., 2010). Em princípio, um modelo *trait-based* poderia prever funções ecossistêmicas não-análogas que poderiam surgir a partir de mudanças ambientais, o que é impossível quando os atributos são fixos (VAN BODEGOM et al., 2012).

Os componentes abióticos do ambiente sem dúvida possuem um papel central na moldagem da distribuição e abundância dos organismos (KRAFT et al., 2015; VERHEIJEN et al., 2015). No entanto, uma gama ampla de outros processos ecológicos

pode determinar a composição das comunidades (incluindo a composição dos seus atributos funcionais) além dos fatores abióticos (e.g. competição e dispersão; CADOTTE; TUCKER, 2017). Conjuntamente com as variáveis ambientais, a competição se mostra fundamentalmente importante, já que poderia limitar a combinação de atributos funcionais decorrente da depleção de recursos observadas através do processo competitivo (CADOTTE; TUCKER, 2017). Na realidade, os componentes bióticos e abióticos interagem dinamicamente na moldagem da comunidade, à medida que a força e a direção das interações bióticas podem ser altamente influenciadas pelo contexto abiótico e o componente abiótico influencia nos integrantes da comunidade (KRAFT et al., 2015; CADOTTE; CARSCADDEN; MIROTCHNICK, 2011).

Neste sentido, alguns modelos de vegetação têm sido desenvolvidos com o intuito de representar a variação nos atributos funcionais encontrada entre os indivíduos de modo a representar melhor a diversidade vegetal (e.g. Jena Diversity-Dynamic Global Vegetation Model (JeDi-DGVM): PAVLICK et al., 2013; Traits-based Forest Simulator (TFS): FYLLAS et al., 2014; Lund-Potsdam-Jena managed Lands with Flexible Individual Traits (LPJml-FIT): SAKSCHEWSKI et al., 2016; Adaptive Dynamic Global Vegetation Model 2 (aDGVM2): SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; Joint Scheme for Biosphere Atmosphere Coupling in Hamburg (JSBACH): VERHEIJEN et al., 2013).

Os resultados obtidos por esses modelos tem mostrado que a inclusão da variabilidade tem profundos impactos na predição das respostas ecológicas às mudanças ambientais e à dinâmica do ciclo global de carbono (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016; VERHEIJEN et al., 2013). Ao incluir a variabilidade dos atributos funcionais de acordo com variáveis ambientais no modelo JSBACH, Verheijen e colaboradores (2015) observaram uma redução de 33% na capacidade global dos ecossistemas em se comportar como sumidouro de carbono quando comparado ao modelo com atributos funcionais fixos quando os mesmos foram forçados com projeções climáticas do IPCC (cenário RCP8.5). Estes resultados sugerem que outros modelos podem estar superestimando a capacidade projetada dos ecossistemas em absorver carbono (VERHEIJEN et al., 2015). Por outro lado, um estudo realizado por Sakschewski e colaboradores (2016) em que foi utilizada uma versão do modelo LPJ, o LPJmL-FIT, mostrou que a inclusão da diversidade dos atributos funcionais, quando comparado a uma abordagem em que os parâmetros são fixos, possui um efeito positivo na biomassa da floresta Amazonica sob mudanças climáticas futuras, de modo que a diversidade de atributos funcionais pode

permitir a floresta amazônica a se ajustar a novas condições climáticas, protegendo a sua função como sumidouro de carbono. Desta forma, ainda não é claro como os atributos funcionais irão responder às mudanças ambientais e nem como estas respostas afetarão o funcionamento e resiliência dos ecossistemas.

A inclusão desta variação nos modelos pode, portanto, certamente contribuir para a melhor compreensão de tais questões. Uma vez que essa estratégia de modelagem ainda está em sua fase inicial, considera-se que muitas das questões que esse tipo de modelo pode ajudar a resolver (e.g. questões relacionadas à níveis de biodiversidade) ainda não foram exploradas.

1.5. Amazon-FACE

Para tentar diminuir as incertezas relativas às consequências do aumento da [CO₂] nas florestas tropicais vem sendo desenvolvido um experimento do tipo FACE em uma floresta madura da bacia Amazônica, próxima à Manaus, Brasil, o Amazon-FACE (Avaliação dos efeitos do aumento de CO₂ atmosférico na ecologia e resiliência da floresta Amazônica) (LAPOLA & NORBY, 2014), ao qual o presente trabalho está vinculado. A tecnologia FACE permite elevar a [CO₂] em parcelas de ecossistemas florestais sem alterar outras variáveis microclimáticas e bióticas (NORBY et al., 2005). Os experimentos FACE provêm informações e compreensões valiosas sobre os processos que controlam as respostas dos ecossistemas ao aumento da [CO₂] para parametrização dos modelos de vegetação (NORBY; ZAK, 2011), além disso, conseguem auxiliar na avaliação do desempenho dos modelos desenvolvidos. Os modelos, por sua vez trazem a oportunidade de extrapolar os resultados em uma escala de tempo e espaço para além daquela que os experimentos conseguem atingir (NORBY et al., 2010; NORBY; ZAK, 2011). Além disso, conseguem identificar as incertezas mais críticas e geram hipóteses a serem verificadas experimentalmente (CERNUSAK et al., 2013; CHAMBERS ET AL., 2012). Esta última utilidade dos modelos é o foco deste estudo.

Assim, o presente estudo busca desenvolver uma formulação dos processos de alocação e tempo de residência do carbono em um modelo de vegetação com uma abordagem trait-based, baseada na representação dos atributos funcionais variantes que consiga representar uma maior diversidade vegetal em florestas tropicais. Uma primeira aplicação do modelo é proposta para se avançar na compreensão dos efeitos do aumento da concentração de CO₂ sobre tais processos tendo em perspectiva a diversidade de

estratégias de alocação e de tempo de residência do carbono observada em florestas tropicais. De maneira oportuna, os resultados deste trabalho comporão um corpo de hipóteses ecológicas oriundas de modelos de vegetação a serem verificadas no experimento Amazon-FACE.

2- OBJETIVOS

O presente trabalho teve como objetivo principal implementar uma formulação *trait-based* para representação dos processos de alocação e tempo de residência do carbono em um modelo de vegetação, com foco especial em florestas tropicais, permitindo estudos mais aprofundados dos impactos das mudanças ambientais globais nestes processos associadas ao aumento da [CO₂] e fornecendo projeções-base para a componente experimental do AmazonFACE.

Como objetivos específicos, propõe-se responder às seguintes questões científicas:

1- A inclusão da variabilidade dos atributos funcionais para representar a vegetação através de uma formulação *trait-based* proporciona melhora significativa na representação dos fluxos e estoques biogeoquímicos bem como da diversidade funcional em florestas tropicais quando comparada a uma formulação que representa a vegetação através de tipos funcionais de plantas a exemplo dos atuais modelos de vegetação?

A hipótese é que a abordagem *trait-based* aprimore a capacidade do modelo em representar os fluxos e estoques biogeoquímicos, principalmente no que concerne aos padrões espaciais, visto que a mesma inclui a variabilidade dos atributos funcionais em suas formulações e representaria, desta maneira, as comunidades vegetais de maneira mais fidedigna.

2- O aumento da concentração atmosférica de CO₂ (+200 ppmv, nível-alvo do experimento AmazonFACE) é capaz de modificar os fluxos e estoques biogeoquímicos e os atributos funcionais relacionados à alocação e ao tempo de residência do carbono? As mudanças associadas aos atributos funcionais tem efeitos ecológicos preponderante e afetam os ciclos biogeoquímicos? Esta modificação nos atributos funcionais poderia levar a uma modificação na diversidade funcional destes ecossistemas?

Espera-se que o aumento da concentração de CO₂ leve a um estímulo na fotossíntese, na produtividade e no estoque de carbono em forma biomassa. Devido a estudos observacionais e de modelagem anteriores a hipótese é que o incremento de CO₂ leve a um aumento na alocação de raízes finas em detrimento dos outros compartimentos e leve a menores tempos de residência de carbono. As modificações nos padrões dos atributos funcionais considerados poderiam por sua vez implicar em incremento de biomassa em uma magnitude diferente do estímulo da fotossíntese e da produtividade. As condições ambientais impostas pelo aumento da concentração de CO₂ deve favorecer determinadas combinações de atributos funcionais em detrimento de outras o que poderia levar a uma redução na diversidade funcional. Uma hipótese alternativa é a de que o incremento de CO₂ permita a sobrevivência de combinações de atributos funcionais alternativas às que ocorrem a níveis naturais de CO₂ e assim aumentar a diversidade funcional.

3- MÉTODOS

Com o objetivo de avançar na compreensão das implicações das mudanças climáticas sobre os ecossistemas tropicais, e o papel que os altos níveis de diversidade vegetal destes ecossistemas podem ter sobre tais implicações, está sendo desenvolvido no Laboratório de Ciência do Sistema Terrestre da Unicamp, Campinas, o modelo CAETÊ – Carbon and Ecosystem functional-Trait Evaluation model, explanado abaixo. No presente trabalho, desenvolvemos o módulo relacionado aos processos de alocação e tempo de residência do carbono. Outros projetos paralelos estão sendo conduzidos e visam introduzir os ciclos de nitrogênio e fósforo ao modelo e aprimorar as equações relacionadas à produtividade e também ao sub-modelo de balanço hídrico.

3.1- O modelo de vegetação CAETÊ

3.1.1. Características gerais

O modelo CAETÊ baseia-se no modelo de vegetação potencial CPTEC Potential Vegetation Model 2 (CPTEC-PVM2; LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009) e utiliza, com algumas modificações, a formulação-base deste modelo. O CPTEC-PVM2 é um modelo estacionário de interação clima-vegetação e foi desenvolvido com o intuito de analisar os efeitos das mudanças climáticas na distribuição de biomas em escala global.

A premissa fundamental do CAETÊ é que, comparativamente a outros modelos o foco central de representação da vegetação não é o tipo funcional de planta (PFT, da sigla em inglês) mas sim os atributos funcionais variáveis das plantas. Os valores de parâmetros que descrevem o comportamento ecofisiológico das plantas e sua relação com o ambiente (e.g. taxa máxima de carboxilação da Rubisco) que, usualmente, são definidos previamente e fixos no espaço-tempo são agora atribuídos de forma aleatória, através de algoritmos, pelo próprio modelo, tendo como condição de contorno um intervalo de valores obtidos na literatura (ver seção 3.3). Os parâmetros anteriormente fixos tornam-se, então, variantes, e representam a diversidade dos atributos funcionais das plantas. Tais parâmetros controlam, por exemplo, a quantidade de carbono adquirida através da fotossíntese, a distribuição deste carbono entre os diferentes compartimentos da planta, o tempo de residência do carbono em cada compartimento, entre outras características ecofisiológicas.

Desta maneira, cada indivíduo passa a ser representado por uma combinação única de valores para cada atributo funcional, originando assim diferentes “estratégias de vida de planta” (*Plant Life Strategies = PLS*). O conjunto de todas as combinações destes parâmetros termina por gerar um grande número de PLS, a exemplo do Jena Diversity model (JeDi-DGVM; PAVLICK et al., 2013). As diferentes estratégias de planta são simuladas simultaneamente usando as mesmas parametrizações ecofisiológicas e as mesmas forçantes climáticas, de modo que apenas a combinação de valores dos atributos funcionais variam de uma estratégia para outra (Figura 1).

A hipótese que fundamenta esta abordagem é a de que, dado um número suficiente de estratégias de planta amostradas de um espaço multidimensional formado pelas combinações aleatórias dos valores selecionados para cada atributo funcional, é possível produzir padrões biogeoquímicos e de diversidade compatíveis com os padrões observados na natureza (PAVLICK et al., 2013). Isto é possível pois os atributos funcionais das plantas estão altamente ligados a como as mesmas se relacionam às condições ambientais, de modo que certas combinações de atributos podem ser mais abundantes em certas localidades e em outras ser menos abundantes ou mesmo não sobreviverem (PAVLICK et al., 2013).

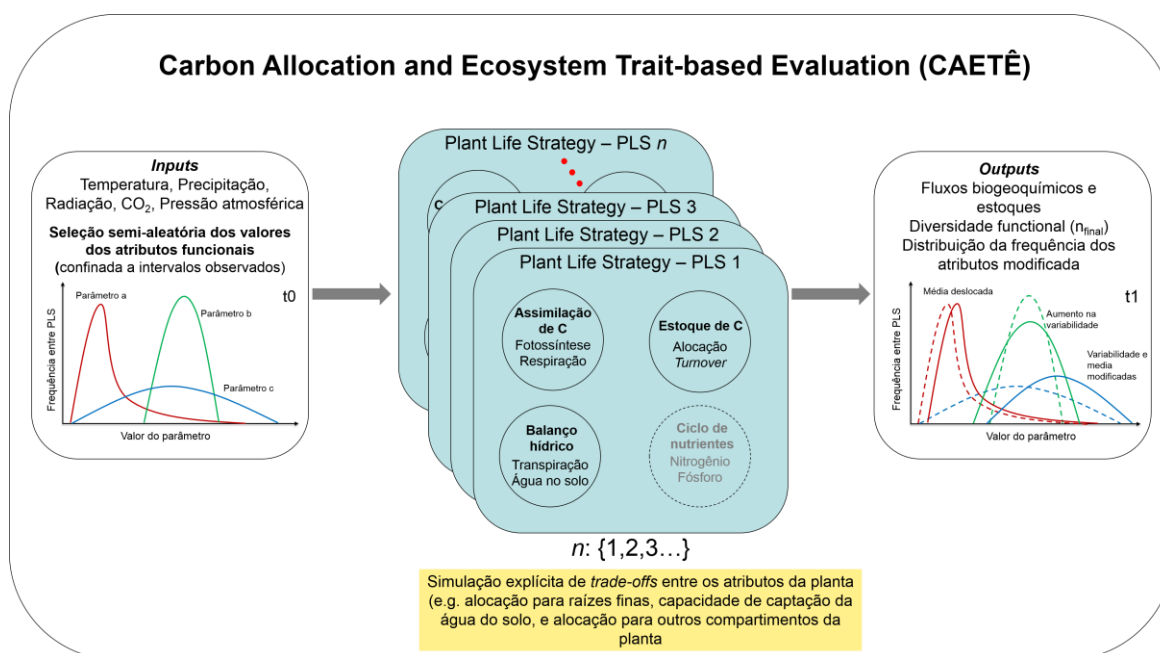


Figura 1. Figura ilustrativa dos princípios gerais que norteiam o modelo CAETÊ. PLS são estratégias de vida de planta (da sigla em inglês para *Plant Life Strategy*). t0: condições ambientais (concentração atmosférica de CO₂) naturais e t1: condição ambiental modificada. C: carbono

Ao gerar um número de estratégias de planta desta magnitude tem-se como consequência um volume maior de informações resultantes do modelo, o que nos permite analisar além dos ciclos biogeoquímicos e das consequências das mudanças climáticas sobre os ecossistemas terrestres. Por exemplo, esta estratégia de modelagem nos permite avaliar os efeitos das mudanças ambientais globais nas curvas de distribuição de atributos funcionais bem como nos permite a construção de mapas de distribuição de diversidade funcional, os quais podem capturar mudanças mais sutis nos ecossistemas terrestres devido às estas mudanças

3.1.2- Dados de entrada

Outra premissa fundamental do CAETÊ é manter o número de variáveis de entrada o menor possível; neste estudo foram utilizados apenas temperatura do ar à superfície (T), precipitação (P_r), radiação de onda curta (PAR), umidade relativa (h) e concentração atmosférica de CO₂ (C_a). As distribuições espaciais dos dados de entrada podem ser encontradas no apêndice A1.

Os dados de precipitação, temperatura, radiação e umidade relativa foram obtidos a partir de médias mensais de longo prazo (1980-2010) de dados disponibilizados pela plataforma ISI-MIP2 (*Inter-Sectoral Impact Model Intercomparison Project 2*) a qual é

coordenada pelo *Postdam Institute for Climate Impact Research* (PIK, [2013]). Esta plataforma obtém seus dados através de uma base de dados denominada WATCH (Water and Global Change; HARDING et al., 2011) a qual utiliza-se de estações meteorológicas situadas em várias partes do mundo.

A concentração atmosférica de CO₂ foi obtida na plataforma NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration; <http://co2now.org/images/stories/data/co2-monthly-noaa-esrl.pdf>). Esta plataforma obtém as [CO₂] a partir de medições *in situ* no observatório Mauna Loa, localizado no Havaí. Foi utilizada a média da [CO₂] dos 30 anos utilizados para obtenção dos outros dados (1980-2010).

A linguagem de programação utilizada no CAETÊ é a Fortran, mesma utilizada pelo CPTEC-PVM2. A resolução da célula de grade é de 0,5° x 0,5°.

3.1.3- Desenvolvimento e implementação do modelo CAETÊ

No presente trabalho foi desenvolvido e implementado o módulo do modelo CAETÊ relacionado aos processos de alocação e tempo de residência do carbono, anteriormente ausente no CPTEC-PVM2. Em trabalho concomitante a essa dissertação, Produtividade primária, uso da água e diversidade funcional a partir de um novo modelo vegetacional: primeira aplicação sob CO₂ elevado, por Helena Alves do Prado, foram implementadas novas formulações para processos fisiológicos-chave, como fotossíntese, respiração, condutância estomática e outros associados.

O modelo CAETÊ está em desenvolvimento e conta com outros trabalhos atuais paralelos (e.g. aprimoramento do módulo de balanço hídrico; inserção dos ciclos de nitrogênio e fósforo; transformação de modelo estacionário para um modelo dinâmico).

O modelo CAETÊ é um modelo global, mas que no presente trabalho focou seu desenvolvimento e análises nas florestas tropicais, sobretudo na região da Bacia Amazônica. Para tal, foram selecionadas apenas as células de grade entre as latitudes 23,5° e -23,5° e dentre estas apenas as que correspondem às florestas tropicais (Figura 2) utilizando-se como referência o mapa global de vegetação natural elaborado por Lapola e colaboradores (2008).

São considerados, até o presente momento, 8 parâmetros como variantes. Tais parâmetros buscam representar 8 atributos funcionais: alocação para folhas (a_{folhas} ; Tabela 2; Tabela 3), alocação para tecidos lenhosos acima do solo ($a_{lenhosos}$; Tabela 2;

Tabela 3), alocação para raízes finas (a_{rfinas} ; Tabela 2; Tabela 3), tempo de residência do carbono nas folhas (τ_{folhas} ; Tabela 2; Tabela 3), tempo de residência do carbono nos

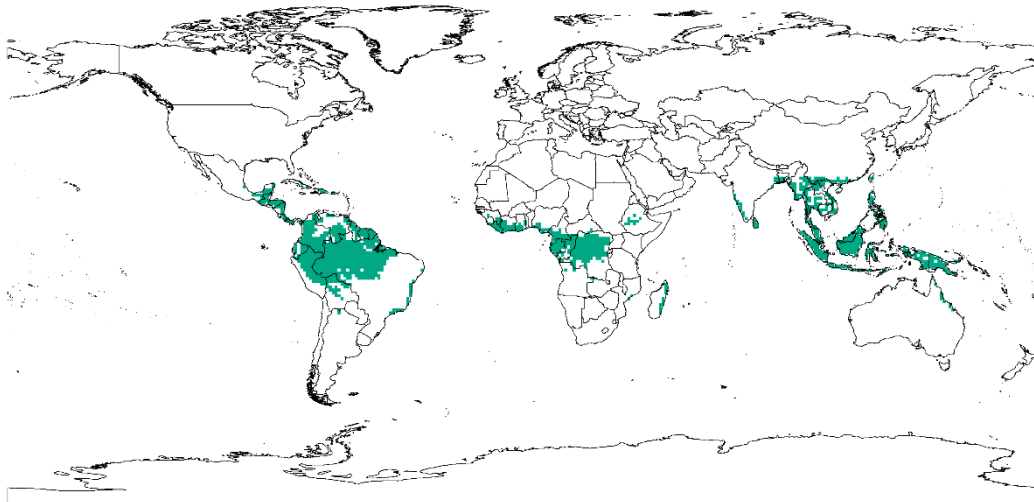


Figura 2. Mapa das células de grade identificadas como florestas tropicais a partir do mapa de distribuição potencial de biomas produzido por Lapola e colaboradores (2008).

tecidos lenhosos acima do solo ($\tau_{lenhosos}$; Tabela 2; Tabela 3), tempo de residência do carbono dns raízes finas (τ_{rfinas} ; Tabela 2; Tabela 3), taxa máxima de carboxilação da rubisco (V_{cmax} ; Tabela 2; Tablea 3) e sensibilidade da condutância estomática à assimilação do carbono (g_1 ; Tabela 2; Tabela 3). A alocação busca representar a porcentagem da produtividade primária líquida (NPP) distribuída para os diferentes compartimentos vegetais (folhas, tecidos lenhosos acima do solo e raízes finas), e o tempo de residência do carbono representa o tempo de permanência do carbono em cada compartimento da planta. Tais atributos foram escolhidos para serem variantes pois (i) são atributos centrais aos processos de alocação e tempo de residência do carbono e à produtividade primária e (ii) são parâmetros com poucos dados na literatura por falta de estudos e/ou que são difíceis de coletar e por isso tornam sua representação pelos modelos muito limitada. Posteriormente, com o aprimoramento do modelo, mais atributos funcionais serão transformados em variantes.

Os atributos funcionais relativos aos processos de alocação e tempo de residência do carbono estão associados a pelo menos um *trade-off* (Tabela 1), sendo um *trade-off* uma relação de custo-benefício, de modo que a quantidade de carbono (dependente da alocação e tempo de residência do carbono) em cada compartimento trará custos e

benefícios para determinada estratégia de vida de planta. Deste modo, a alocação e o tempo de residência do carbono influenciam outros processos do modelo, como por exemplo as taxas fotossintéticas e respiratórias, e por fim a *performance* eco-fisiológica de uma determinada estratégia de vida de planta. Por exemplo, a absorção de radiação solar, que fornece energia para fotossíntese e transpiração é proporcional à área de índice foliar, que por sua vez é função da biomassa foliar. Já a alocação de carbono para raízes finas é altamente influente nas taxas fotossintéticas já que está associada à captação de água (recurso limitante para a fotossíntese) pela planta. Uma maior alocação de carbono para o compartimento de folhas é um investimento da planta em captação de luz, porém, tal investimento se dá às custas do investimento em raízes finas, por exemplo, que é responsável pela captação de água. Além disso, os compartimentos influenciam as taxas de respiração vegetal, que por fim é um dos determinantes da NPP. Assim, em um dado ambiente haverá algumas combinações de alocação e tempo de residência do carbono que maximizam a produtividade, a partir de um balanço entre os custos e benefícios de alocar carbono em cada compartimento. A utilização dos *trade-offs* é fundamental pois representa a associação dos compartimentos a outros processos do modelo, consegue capturar o impacto das variáveis ambientais nos atributos funcionais, além de impedir que o modelo gere combinações de parâmetros biologicamente não plausíveis.

Tabela 1: Compartimentos de carbono considerado pelo modelo CAETÊ, seus respectivos *trade-offs* e equações associadas.

Compartimento	<i>trade-offs</i> associados	Equação
Folhas	Índice de área foliar (LAI)	Eq. 11
	Respiração de manutenção (R_m)	Eq. 16
	Respiração de crescimento (R_g)	Eq. 17

Raízes finas	Suprimento de água para transpiração (L)	Eq. 5
	Respiração de manutenção (R_m)	Eq. 16
	Respiração de crescimento (R_g)	Eq. 17
Tecidos lenhosos acima do solo	Obtenção de luz (IPAR)	Eq. 10
	Respiração de manutenção (R_m)	Eq. 16
	Respiração de crescimento (R_g)	Eq. 17

Todos os compartimentos estão associados ao *trade-off* de limitação de alocação pois a alocação da NPP para um dado compartimento sempre se dá as custas da alocação para os outros compartimentos.

O modelo CAETÊ foi desenvolvido em dois passos técnicos e como resultado obtivemos duas versões do modelo que puderam ser comparadas quanto à sua eficiência em representar os processos em questão e se a inclusão da variabilidade funcional de fato melhora a *performance* do modelo.

Inicialmente, na versão beta (ver seção 3.2), caracterizamos a vegetação através de estratégias de plantas pré-definidas, ou tipos funcionais de plantas (PFTs). Nesta versão os parâmetros utilizados para caracterizar os atributos funcionais não variaram, a exemplo dos modelos de vegetação atuais (Tabela 2). Esta versão foi desenvolvida como primeiro passo técnico, com uma formulação mais simplista, com o intuito de avaliar o comportamento inicial do modelo e assim possibilitar a implementação de uma formulação mais complexa (versão final), bem como de possibilitar a comparação com uma versão de atributos variantes.

Em um segundo passo, na versão final (ver seção 3.3), a vegetação foi caracterizada através das combinações aleatórias de valores para os parâmetros que caracterizam os atributos funcionais considerados (Tabela 3). A combinação destes valores geram as diferentes estratégias de vida de plantas (PLS) que substituem os PFTs comumente utilizados.

Atualmente, o modelo CAETÊ não considera o processo ecológico da competição, portanto, para escalonar para o nível da célula de grade os fluxos e estoques biogeoquímicos, a ocupação desta célula e os níveis de diversidade funcional utilizamos uma abordagem baseada na contribuição relativa dos PFTs/PLSs para biomassa total de cada célula de grade (ver seção 3.1.3.4.).

O modelo CAETÊ foi simulado para o período entre os anos de 1980 e 2010 em um *timestep* diário e seus resultados integrados anualmente (Janeiro a Dezembro) a partir de médias mensais.

Por conta deste tipo de modelagem exigir alta demanda computacional, foi necessária a utilização do *cluster* computacional da Unesp Rio Claro.

3.1.3.1. Formulação de Processos ecofisiológicos e fluxos e estoques biogeoquímicos

Nas abordagens originais do CPTEC-PVM2 (LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009) as formulações de fotossíntese e de respiração autotrófica são respectivamente baseadas naquelas utilizadas pelo TRIFFID-Dynamic Vegetation Model (DVM) (COX, 2001) e pelo Simple TRIFFID-DVM (HUNTINGFORD; COX; LENTON, 2000). Para o desenvolvimento do modelo CAETÊ, algumas modificações nas formulações-base do CPTEC-PVM2 para os processos de fotossíntese, respiração e balanço hídrico foram realizadas com o intuito de aprimorar e atrelar tais processos aos compartimentos de carbono da planta, contabilizando os *trade-offs* envolvidos na alocação para os compartimentos considerados. Além disso também foram incluídas as formulações que representam os processos de alocação e tempo de residência do carbono, anteriormente inexistentes. Alguns detalhes de formulação são descritos no apêndice.

Tabela 2. PFTs utilizados na versão beta e seus respectivos valores para os parâmetros escolhidos como variantes.

Tipos funcionais de planta (PFTs)	g_1 (kPa ^{0.5})	V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	α (%)			τ (anos)		
			folhas	tecidos lenhosos 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
<i>Tropical deciduous tree</i>	4,15	34	35	35	30	2	30	2
<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
<i>Tropical deciduous grass</i>	4,5	31	35	0	55	2	0	2
<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
<i>Temperate deciduous grass</i>	4,4	31	35	0	55	2	0	2
<i>Temperate deciduous shrub</i>	4,6	31	35	20	45	2	35	2
<i>Temperate evergreen shrub</i>	3,92	44	35	20	45	3	35	2,5
<i>Boreal evergreen tree</i>	1,5	42	30	40	30	3	40	3
<i>Boreal deciduous tree</i>	2,72	40	30	40	30	2	40	2

g_1 : sensibilidade da condutância à assimilação do carbono; V_{cmax} : taxa máxima de carboxilação da Rubisco; α : porcentagem de alocação da NPP para cada compartimento; τ : tempo de permanência do carbono em cada compartimento; Os valores dos coeficientes foram atribuídos a partir de pesquisa bibliográfica: (ENQUIST; NIKLAS, 2002; FOLEY, 1996; HOCH; RICHTER; KORNER, 2003; KRINNER et al., 2005; KUCHARIK et al., 2000; MALHI et al., 2009a; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011; RICHARDSON et al., 2013; SITCH et al., 2003)

Tabela 3. Atributos funcionais escolhidos como variantes e seus respectivos intervalos de valores considerados para gerar as diferentes estratégias de vida de planta (PLS)

Atributo Funcional	Intervalo
V_{cmax} (molCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	3,0 – 250,0
g_1 (Kpa ^{0.5})	1,6 – 7,1
a_{folhas} (%)	5,0 – 91,0
a_{rfinas} (%)	5,0 – 91,0
$a_{lenhosos}$ (%)	5,0 – 81,0
τ_{folhas} (anos)	0,083 – 8,3
τ_{rfinas} (anos)	0,083 – 8,3
$\tau_{lenhosos}$ (anos)	1,0 – 83,0

g_1 : sensibilidade da condutância à assimilação do carbono; V_{cmax} : taxa máxima de carboxilação da Rubisco; α : porcentagem de alocação da NPP para cada compartimento; τ : tempo de permanência do carbono em cada compartimento

As equações de fotossíntese (GPP ; kgCm⁻²ano⁻¹; Eq. 1) são baseadas na formulação de Farquhar et al. (1980) que leva em conta três fatores limitantes: capacidade de carboxilação da Rubisco (J_C ; molCO₂m⁻²s⁻¹; Eq. A2), radiação fotossinteticamente ativa (J_L ; molCO₂m⁻²s⁻¹; Eq. A4) e capacidade de transporte dos produtos fotossintéticos (J_E ; molCO₂m⁻²s⁻¹; Eq. A5). O CAETÊ considera, até o presente momento apenas o sistema fotossintético correspondente à plantas C₃, desta forma o modelo não considera vegetação do tipo C₄. Assim, GPP (k_n são constantes sumarizadas na Tabela A1):

$$GPP = 0.012 \times 31557600 \times f_1 f_4^{sun} f_4^{shade} \quad (1)$$

A fotossíntese bruta ao nível da folha (f_1 ; molCO₂m⁻²s⁻¹; Eq. 2) é calculada como o mínimo entre as três taxas limitantes (J_C ; molCO₂m⁻²s⁻¹; Eq. A2 ; J_L , molCO₂m⁻²s⁻¹; Eq. A4; J_E ; molCO₂m⁻²s⁻¹; Eq. A5) multiplicada por um fator de stress hídrico (f_5 , adimensional; Eq. 4).

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

sendo J_P (Eq. A1) o mínimo entre J_C e J_L .

$$f_1 = f_1 f_5 \quad (3)$$

A resposta ao stress hídrico (f_5 ; adimensional; Eq. 4) é calculada em função da razão entre a suprimento potencial para a transpiração (L ; $\text{mm}_{\text{água}}\text{dia}^{-1}$; Eq. 5) e a demanda atmosférica para transpiração (D ; $\text{mm}_{\text{água}}\text{dia}^{-1}$; Eq. A14). Esta abordagem é baseada em Pavlick et al. (2013) e visa contabilizar o papel da alocação para raízes finas na obtenção de água pelas plantas. De modo que:

$$f_5 = 1 - \exp(-L/D) \quad (4)$$

Sendo D a demanda atmosférica para transpiração ($\text{mm}_{\text{água}}\text{dia}^{-1}$; Eq. A14). A variável L é calculada em função de uma capacidade constante de absorção de água pelas raízes finas (c_{sru}) que possui um valor igual a $0.0005 \text{ mm}_{\text{água}}\text{kgC}^{-1}\text{dia}^{-1}$ (PAVLICK et al., 2013), da quantidade de carbono presente no compartimento de raízes finas ($C_{i,rfinas}$; kgCm^{-2} ; Eq. 21) e a partir do grau de saturação de água no solo (w ; adimensional; Eq. A20), fornecido pelo sub-modelo de balanço hídrico (Apêndice A.2), ressaltando que o w utilizado no modelo de fotossíntese e de respiração é o do dia anterior ao do cálculo:

$$L = c_{sru} C_{i,rfinas} w \quad (5)$$

A radiação fotossinteticamente ativa que atinge o dossel (I_{PAR} ; $\text{Einm}^{-2}\text{s}^{-1}$; Eq. 9; Eq. 10) representa aproximadamente 50% da radiação de onda curta que atinge a superfície (PAR ; $\text{Einm}^{-2}\text{s}^{-1}$):

$$I_{PAR} = 0.5 PAR \quad (9)$$

Pelo fato do CAETÊ não representar o processo ecológico de competição, o mesmo não consegue representar o sombreamento de PFTs/PLSs que se assemelham a plantas de sub-bosque por aqueles que se assemelham a árvores de copas dominante. A maioria dos modelos representa a capacidade competitiva por luz das plantas associada aos tecidos lenhosos através de variáveis que influenciam a altura da planta e/ou densidade da madeira, as quais são calculadas a partir de relações alométricas, que não são utilizadas pelo modelo CAETÊ. Assim, foi necessário utilizar uma abordagem simplificada desta relação de modo a representar a captura diferencial por luz: foi considerado que 5% dos PFTs/PLSs que apresentarem maior biomassa relativa de tecidos

lenhosos acima do solo ($C_{i, lenhosos}$; $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 21) em uma dada célula de grade conseguirá capturar 100% da luz que incide sobre o mesmo, enquanto que os PFTs/PLSs não dominantes capturam 80% da luz incidente. Esta abordagem também foi necessária para que fosse incluído algum benefício associado à alocação do carbono para tecidos lenhosos e tempo de residência do carbono nos mesmos, já que as vantagens competitivas associadas a este compartimento (captura diferencial de luz por sombreamento, resistência ao vento) ainda não são possíveis de serem representadas no modelo CAETÊ de forma mecanística. Sem estes benefícios associados estes tecidos levariam apenas a custos respiratórios de manutenção e crescimento, o que resultaria na não representação de estratégias lenhosas com consequências para os cálculos finais dos estoques e fluxos biogeoquímicos. Assim:

$$IPAR = \begin{cases} IPAR & \text{se o PFT/PLS for dominante} \\ IPAR - 0.2 IPAR & \text{se o PFT/PLS for não dominante} \end{cases}$$

O índice de área foliar (LAI ; $\text{m}^2\text{folham}^{-2}\text{área}$; Eq. 11) baseia-se na formulação adotada por Pavlick et al. (2013) e é calculado como o produto da quantidade de carbono presente no compartimento foliar ($C_{i, folhas}$; kgCm^{-2} ; Eq. 21) e de sua área específica foliar (SLA ; $\text{m}^2\text{kgC}^{-1}$; Eq. 12) :

$$LAI = C_{i, folhas} \times SLA \quad (11)$$

A SLA é estimada em função do tempo de residência do carbono na folha ($\tau_{i, folhas}$; anos; Tabela 2; Tabela 3) usando uma relação empírica derivada de Reich et al. (1997):

$$SLA = 30 \times \frac{4380}{\tau_{i, folhas}} \exp(-0.46) \quad (12)$$

Pelo fato de no modelo CAETÊ, à semelhança do CPTEC-PVM2, o dossel ser subdividido em *sun* e *shade* (detalhes desta abordagem descritas no apêndice A2), o LAI é também subdividido em LAI_{sun} ($\text{m}^2\text{folham}^{-2}\text{área}$; Eq. 13) e LAI_{shade} ($\text{m}^2\text{folham}^{-2}\text{área}$; Eq. 14), e são calculados da seguinte maneira:

$$LAI_{sun} = \frac{1 - e^{-k_{21}LAI}}{k_{21}} \quad (13)$$

$$LAI_{shade} = LAI - LAI_{sun} \quad (14)$$

As modificações associadas ao cálculo de respiração vegetal visam contabilizar os custos metabólicos de manutenção e de crescimento de cada compartimento da planta proporcional ao conteúdo de carbono nos mesmos. Assim, a respiração autotrófica (R_A ; $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 15) é dividida em respiração de crescimento (R_g ; $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 17) e respiração de manutenção (R_m ; $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 16; RYAN, 1991a, 1991b):

$$R_A = R_g + R_m \quad (15)$$

A R_m é calculada baseada no conteúdo de nitrogênio de cada compartimento seguindo a abordagem de Ryan (1991a), e no conteúdo de carbono de cada compartimento. A respiração de manutenção e o conteúdo de nitrogênio nos tecidos são fortemente relacionados. Isso se deve ao fato da maior parte do nitrogênio orgânico nas plantas ser utilizado em proteínas e ~60% da respiração de manutenção ser destinada ao reparo e substituição das mesmas (RYAN, 1991a, 1991b). Desse modo, cada compartimento influencia a taxa de respiração vegetal de maneira diferenciada, pois cada tecido possui uma quantidade específica de nitrogênio. Esta abordagem é utilizada por outros modelos de vegetação [e.g. LPJ: (SITCH et al., 2003); JeDi-DGVM: (PAVLICK et al., 2013); CABLE: (WANG; LAW; PAK, 2010); CLM4: (LEVIS et al., 2004)]. O suprimento de nitrogênio não é por ora considerado como um fator limitante.

$$R_m = \sum [nc_j C_{i,j} 27 \exp(0.07T)] \quad (16)$$

onde nc_j representa a razão N:C (kgNkgC^{-1}) para cada compartimento j , $C_{i,j}$ ($\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 21) representa a quantidade de carbono em cada compartimento j em cada PFT/estratégia i e $T(^{\circ}\text{C})$ é a temperatura média anual. A razão N:C é igual a 0,034, 0,003 e 0,034 para folhas, alburno e raízes finas, respectivamente (LEVIS et al., 2004; SITCH et al., 2003). Uma grande fração da biomassa dos tecidos lenhosos (cerne) não respira (RYAN, 1991b), por esse motivo consideraremos na respiração de manutenção apenas a parte viva dos tecidos lenhosos (alburno), e consideraremos que esta corresponde a 5% da biomassa total dos tecidos lenhosos (PAVLICK et al., 2013). O parâmetro 0,07 da

equação é um fator de sensibilidade da respiração de manutenção à temperatura. Pelo fato de a temperatura do solo estar abaixo da temperatura do ar em florestas tropicais, estimar a respiração das raízes através da temperatura do ar nestes ecossistemas pode gerar resultados tendenciosos (RYAN, 1991a), dessa maneira, para a respiração de manutenção das raízes finas será utilizada a temperatura do solo e não a do ar.

A formulação de R_g ($\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 17) é baseada em RYAN(1991a, 1991b), o qual postula que uma estimativa razoável da respiração de crescimento pode ser feita assumindo que o custo metabólico da respiração de crescimento de cada tecido consome carbono igual a um quarto do carbono incorporado no novo tecido (diferença entre o conteúdo de carbono no tempo t (C_{i,j_t}) e o conteúdo de carbono no tempo $t - 1$ ($C_{i,j_{t-1}}$); $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 21). Esta abordagem é utilizada por outros modelos (e.g. LEVIS et al., 2004; SITCH et al., 2003). Assim:

$$R_g = 1.25(C_{i,j_t} - C_{i,j_{t-1}}) \quad (17)$$

A produtividade primária líquida (NPP ; $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 18) é calculada a partir da diferença entre a fotossíntese (GPP ; $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 1) e a respiração autotrófica (R_A ; $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$; Eq. 15):

$$NPP = GPP - R_A \quad (18)$$

Os cálculos de fotossíntese e de respiração vegetal estão acoplados a um sub-modelo de balanço hídrico, que usa como dados de entrada a temperatura atmosférica, a umidade do solo, a radiação incidente fotossinteticamente ativa (I_{PAR}) e a $[\text{CO}_2]$. O sub-modelo de balanço hídrico é avaliado através de uma camada homogênea de solo. Diferentes tipos de solo não são considerados (para descrições mais detalhadas ver Apêndice A2).

O cálculo da NPP está acoplado ao sub-modelo de balanço hídrico através do cálculo da resistência do dossel (r_c ; sm^{-1} ; Eq. 19) que por sua vez é utilizado para o cálculo da evapotranspiração (E ; Eq. A16) neste sub-modelo:

$$r_c = 1/g_s \quad (19)$$

onde g_s ($\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$; Eq. 20) é a condutância estomática, calculada a partir da condutância estomática mínima (g_0 ; $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$), que possui valor igual a 0,001, do

atributo funcional g_1 ($kPa^{1/2}$; Tabela 2; Tabela 3), da taxa fotossintética (GPP ; $kgCm^{-2}ano^{-1}$; Eq. 1), do VPD , o déficit de pressão de vapor na superfície foliar (kPa) e C_a , a concentração atmosférica de CO_2 (ppm). Importante ressaltar que, no CAETÊ, esse processo é mantido em escala foliar (ou seja, não é feito o escalonamento para o dossel).

$$g_s = g_0 + 1.6 \left(1 + \frac{g_1}{\sqrt{VPD}}\right) \frac{GPP}{C_a} \quad (20)$$

O modelo CAETÊ considera 3 compartimentos vegetais para a alocação de carbono: folhas, tecidos lenhosos acima do solo e raízes finas. A quantidade de carbono ($C_{i,j}$; $kgCm^{-2}$; Eq. 21) em cada compartimento j da planta para um determinado PFT/PLS i em um determinado tempo t :

$$\frac{dC_{i,j}}{dt} = a_{i,j}NPP - \frac{C_{i,j}}{\tau_{i,j}} \quad (21)$$

onde $a_{i,j}$ (%; Tabela 2; Tabela 3) representa a fração da NPP alocada para cada compartimento vegetal para cada PFT/PLS e $\tau_{i,j}$ (anos; Tabela 2; Tabela 3) descreve o tempo de permanência do carbono em um compartimento.

A biomassa total (B_i ; $kgCm^{-2}$; Eq. 22) de cada PFT/PLS i se caracteriza pela soma da quantidade de carbono ($C_{i,j}$; $kgCm^{-2}$; Eq. 21) de todos os seus compartimentos j em um determinado momento :

$$B_i = \sum C_{i,j} \quad (22)$$

A sequência de cálculos do modelo CAETÊ e a interação entre os diferentes processos ecológicos considerados pelo modelo podem ser visualizados de maneira simplificada no fluxograma apresentado na Figura 3.

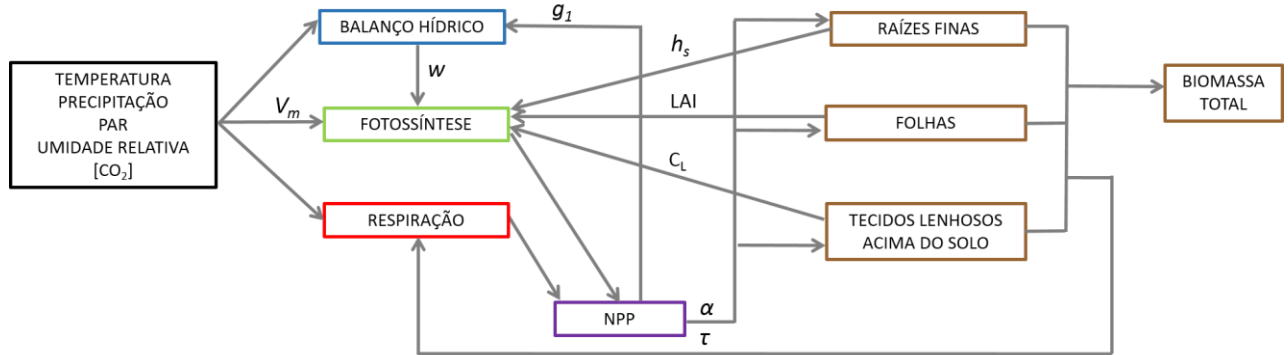


Figura 3. Fluxograma representativo dos principais processos ecofisiológicos, fluxos e estoques biogeoquímicos e suas respectivas interações do modelo CAETÊ. PAR: radiação de onda curta; [CO₂]: concentração atmosférica de dióxido de carbono; V_m: taxa máxima de carboxilação da Rubisco; w: grau de saturação de água no solo; g₁: sensibilidade da condutância à assimilação do carbono; h_s: stress hídrico; LAI: índice de área foliar; C_L: captação de luz; α: porcentagem de alocação da NPP para os diferentes compartimentos de carbono da planta; τ: tempo de residência do carbono nos diferentes compartimentos da planta; NPP: produtividade primária líquida.

3.1.3.2-Spin up

A quantidade de carbono nos compartimentos para inicialização do modelo foi obtida através de *spin up*. Para tal, a quantidade de carbono foi calculada até que a mesma se tornasse estável (~30000 anos) de modo que a divisão entre a quantidade de carbono no tempo t_x e o tempo t_{x-1} fosse menor que a sensibilidade (10%). Assim, a quantidade inicial de carbono ($C_{i,j}$; kgCm⁻²; Eq. 23) em cada compartimento j da planta para um determinado PFT/PLS i em um determinado tempo t_x :

$$\frac{dC_{i,j}}{dt_x} = a_{i,j}NPP_{pot} - \frac{C_{i,j}}{\tau_{i,j}} \quad (23)$$

onde $a_{i,j}$ (%; Tabela 2; Tabela 3) representa a fração da NPP alocada para cada compartimento vegetal para cada PFT/PLS e $\tau_{i,j}$ (anos; Tabela 2; Tabela 3) descreve o tempo de permanência do carbono em um compartimento. Para estes cálculos iniciais foi utilizada foi utilizado um mapa de NPP como referência (assim chamada de NPP potencial: NPP_{pot} ; kgCm⁻²ano⁻¹) calculado através das formulações originais do CPTEC-PVM2 com os mesmos dados climatológicos utilizados para o cálculo do CAETÊ. A

utilização da NPP potencial se faz necessária pelo fato do modelo CAETÊ ainda ser um modelo estacionário, quando o mesmo tornar-se um modelo dinâmico (DGVM) a NPP potencial não será mais necessária.

3.1.3.3- Sobrevivência na célula de grade

Cada célula de grade é inicializada com os mesmos PFTs/PLSs, desta forma, todas as combinações de atributos são igualmente prováveis de ocupar uma célula de grade. Considera-se uma condição inicial equivalente a solo nu, ou seja, nenhum PFT ou PLS se apresenta na célula de grade anteriormente à inicialização. A sobrevivência de um PFT/PLS em uma dada célula de grade é condicionada pela presença simultânea de uma quantidade mínima de carbono ($>1^{-12} \text{kgCm}^{-2}$) nos compartimentos de folhas e raízes finas já que estes dois compartimentos são estritamente necessários para o processo fotossintético. Esta abordagem se faz necessária pois o modelo CAETÊ ainda não considera o compartimento de reserva (que pode fornecer compostos de carbono mesmo em períodos nos quais a planta perde suas folhas ou tem pouco suprimento de água). A partir do momento em que um PFT ou PLS é excluído da célula de grade, o mesmo não será mais considerado como uma possibilidade para ocupar esta célula. Deste modo aplica-se um filtro ambiental na capacidade de um PFT/PLS ocupar determinada célula de grade. Mudanças nas condições ambientais podem tornar algumas combinações de atributos mais produtivas, por exemplo, enquanto outras podem não se adequar a tais condições e serem excluídas.

A exemplo dos modelos KM2000 (KLEIDON et al., 2009) e JeDi-DGVM (PAVLICK et al., 2013) o número de sobreviventes em uma dada célula de grade (S) nos dá um *proxy* para diversidade funcional. Lembrando que os padrões de diversidade obtido por nosso modelo é sempre relativo ao tamanho potencial do *pool*, ou seja, a diversidade é normalizada para a máxima diversidade de estratégias de vida encontrada na determinada célula de grade.

3.1.3.4- Escalonamento Dos Fluxos Biogeoquímicos Para Células De Grade e Ocupação Das Células De Grade

A maioria dos DGVMs utiliza-se da competição explícita pela área da célula de grade entre os PFTs baseada em relações clima-vegetação, considerando assim os limites bioclimáticos de cada PFT (ARORA; BOER, 2006; PAVLICK et al., 2013). Este tipo de abordagem não é adequada ao modelo CAETÊ visto que o mesmo não define, a priori,

limites bioclimáticos. Alguns DGVMs (ARORA; BOER, 2006; COX, 2001) utilizam-se de equações Lotka-Volterra para calcular a cobertura fracional dos PFTs (PAVLICK et al., 2013). Entretanto, este tipo de abordagem traz algumas limitações: são necessários coeficientes de competição difíceis de medir na natureza (PAVLICK et al., 2013; SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013). Além disso, modelar a competição de n PFTs através desta abordagem requer uma matriz $n \times n$ de coeficientes de competição (SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013). Assim, utilizar esta abordagem no modelo CAETÊ se torna computacionalmente inviável visto que o tamanho da matriz aumenta com o quadrado da quantidade de PFTs (PAVLICK et al., 2013; SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013).

Por conta das desvantagens associadas às abordagens acima citadas e pelo fato do modelo CAETÊ não considerar, até o presente momento, a competição de modo mecanístico, foi optado por seguir uma abordagem que considera a biomassa relativa de cada PFT/PLS como determinante para o escalonamento dos fluxos biogeoquímicos e para a ocupação de cada um dos mesmos na célula de grade. Esta abordagem, também utilizada pelo modelo JeDi-DGVM (PAVLICK et al., 2013), tem suporte na hipótese “*biomass-ratio*” (GRIME, 1998) que prediz que os efeitos imediatos dos atributos funcionais de uma espécie são proporcionais à contribuição relativa desta espécie à biomassa total da comunidade. De acordo com Grime (1998) existem evidências tanto teóricas quanto experimentais que sugerem que a extensão na qual uma espécie de planta afeta o funcionamento de um ecossistema pode de ser prevista através de sua contribuição à biomassa total da comunidade.

Este tipo de abordagem assume que as interações entre as plantas, tanto de competição quanto de facilitação, são fracas e que não alteram a sobrevivência ou o *fitness* relativo das mesmas (PAVLICK et al., 2013). Este tipo de interação são sabidos de influenciar o processo de montagem de comunidade em escalas locais, entretanto em grandes escalas, a seleção de atributos devido ao filtro ambiental tem se mostrado como o processo dominante na determinação da montagem da comunidade (Kraft et al., 2008; Swenson and Weiser, 2010; Freschet et al., 2011; Kraft et al., 2011). Assim, em cada simulação, cada PFT ou PLS é testado isoladamente. Entretanto, a captura diferencial de carbono, água e luz através da combinação diferencial dos atributos funcionais é capaz de conduzir a uma diferença de abundância (GRIME, 1998) entre os PFTs/PLSs dentro

de uma célula de grade. Deste modo, a competição é considerada indiretamente através da derivação das abundâncias relativas (GRIME, 1998).

Portanto, a abundância relativa $A_{r_{i,j}}$ (Eq. 24) de um PFT/PLS i em uma célula de grade j é assumida como sendo proporcional à sua contribuição relativa à biomassa total desta célula de grade, que é por sua vez determinada pela somatória da biomassa (B_i ; kgCm⁻²; Eq. 22) de todos os PFTs/PLSs sobreviventes (S) na mesma célula de grade :

$$A_{r_{i,j}} = B_i / \sum_{i=1}^S B_{i,j} \quad (24)$$

A partir da abundância relativa de cada PFT/PLS é possível agregar os fluxos biogeoquímicos para o nível da célula de grade. Por exemplo, a GPP_j de uma determinada célula de grade j é igual a soma da $GPP_{i,j}$ de todos os PFTs/PLSs sobreviventes (S) ponderada por sua respectiva abundância relativa. Esse procedimento será realizado para todos os fluxos e estoques biogeoquímicos.

$$GPP_j = \sum_{i=1}^S (GPP_{i,j} A_{r_{i,j}}) \quad (25)$$

3.1.3.5- Atributos Funcionais

Uma das vantagens de gerar um grande número de estratégias de vida de plantas é que podemos avaliar as curvas de frequência de ocorrência de atributos funcionais, que escolhemos como variantes, dentro de uma determinada comunidade. Esse tipo de curva nos dá informações valiosas a respeito das comunidades, com estas se relacionam ecofisiologicamente com o ambiente e como podem responder a mudanças do ambiente como, por exemplo, as mudanças climáticas e o aumento da concentração atmosférica de CO₂. Ao passo que as condições ambientais mudam, diferentes estratégias de vida de planta irão responder de maneiras diferentes, algumas se tornam mais produtivas e frequentes, enquanto outras podem não conseguir lidar com as novas condições e se tornar menos frequentes ou até mesmo desaparecer da comunidade (PAVLICK et al., 2013). Este processo permite que a composição de comunidade de plantas em cada célula de grade possa se modificar de acordo com as condições ambientais.

Desta forma, a modificação nos padrões (formato, média, amplitude) das curvas de frequência de ocorrência dos atributos funcionais pode demonstrar a alteração na composição da comunidade (DÍAZ et al., 2007). Por exemplo, a modificação da curva no

sentido de maior amplitude, pode ser atribuída à maior flexibilidade das estratégias de vida de plantas à nova condição ambiental.

Para que os valores dos atributos funcionais de cada estratégia de vida de planta seja escalonado para o nível de célula de grade (sendo cada célula de grade considerada uma comunidade diferente) foi utilizada uma métrica denominada *Community weighted mean* (CWM). A partir desta métrica a vegetação de uma determinada comunidade é simplificada nos valores médios dos atributos funcionais ponderado pela abundância relativas das espécies que ali se encontram, no nosso caso as estratégias de vida de plantas, e pode ser entendido como o valor do atributo dominante em uma comunidade (DÍAZ et al., 2007). Esta métrica tem sido utilizada por vários estudos que buscam compreender o papel dos atributos funcionais para as comunidades de plantas (e.g. Garnier et al., 2004; Díaz et al, 2007; Lavorel et al. 2008) e segundo Casanoves et al. (2010) é uma boa métrica para representar o valor esperado de um atributo funcional de uma amostra aleatória de uma comunidade.

O parâmetro CWM_z para cada atributo z é então calculado através do número de estratégias de vida de planta sobreviventes (S) em uma dada célula de grade j , da abundância relativa ($A_{r_{i,j}}$; Eq. 24) e do valor do atributo funcional $z_{i,j}$ (Tabela 2; Tabela 3) da i -ésima estratégia de vida de planta nesta comunidade:

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

3.2-. Versão beta

A versão beta foi desenvolvida da mesma forma que os modelos atuais: através da utilização de PFTs e parâmetros que caracterizam os atributos funcionais com valores fixos (Tabela 2). Foram escolhidos PFTs já estabelecidos e utilizados por outros modelos de vegetação. Isso nos permitiu uma avaliação mais objetiva do comportamento do modelo em representar os fluxos e estoques biogeoquímicos. Os valores de cada atributo funcional de cada PFT foram obtidos de diversas literaturas, especificadas na tabela 2.

3.3- Versão final

Esta versão se baseará nos princípios fundamentais do modelo JeDi-DGVM (PAVLICK et al., 2013), o qual demonstrou um bom desempenho ao representar a alocação de carbono, especialmente na região amazônica, quando comparado a padrões observados por Malhi et al., (2009a). Portanto, nesta versão, o modelo CAETÊ simulará

o desempenho de uma ampla gama de estratégias de de vida de plantas (PLS) que serão aleatoriamente geradas através da combinação de valores de parâmetros que representam os 8 atributos funcionais (ver seção 3.3.1). Esta abordagem permite que representemos a ampla diversidade funcional observada ao longo da bacia amazônica (DOUGHTY et al., 2015), por exemplo, além de solucionar a problemática da falta de dados medidos na natureza para os atributos funcionais escolhidos.

Os efeitos do aumento da [CO₂] nas florestas tropicais são incertos e, portanto, a abordagem aqui escolhida permite que a possibilidade de resultados não seja limitada limitada pela falta de dados e/ou de conhecimento e, assim permite que modificações nos padrões de alocação e de tempo de residência do carbono ainda não verificadas possam ser identificadas.

3.3.1- Construção do banco de dados

Cada PLS é caracterizado pela combinação de valores de todos os atributos funcionais considerados como variantes. Cada um dos atributos funcionais tem um intervalo de valores possíveis de modo que cada PLS possui uma combinação única de valores para os atributos funcionais que caracterizam-no em termos ecofisiológicos (e.g. alocação de carbono). Tais intervalos de valores foram baseados na literatura (Tabela 3). Os intervalos e as combinações de valores destinam-se a representar a maior diversidade de plantas possível.

Para produção das combinações dos atributos que geram os PLS são amostrados primeiramente todos os valores referentes aos atributos de alocação de carbono a partir do intervalo de valores estabelecidos com um *step* de 1.25%. A partir destes valores amostrados são geradas todas as combinações de alocação de modo que a somatória da alocação da NPP para os três compartimentos seja igual a 100%. Posteriormente, deste conjunto de combinações são amostradas, de maneira aleatória e uniforme, a quantidade de combinações correspondente à simulação considerada (50, 100, 150, 200 ou 500; ver seção 3.3.2.). Por último, são amostrados de maneira uniforme e aleatória os valores de cada um dos outros 5 atributos funcionais restantes, formando, desse modo, o conjunto de todas as combinações a partir dos valores amostrados.

A utilização da amostragem uniforme, ao invés de uma amostragem que seguisse uma distribuição normal ou a distribuição conforme observações na natureza foi escolhida pela limitação de dados observados disponíveis e principalmente para que os

resultados do modelo não fossem enviesados por essas distribuições, o que possibilita a verificação de combinações não-análogas, importantes para avaliar as consequências de condições climáticas e ambientais sem precedentes.

3.3.2- Seleção de estratégias e teste de sensibilidade

Para testar quão grande deve ser a amostra de PLS dentre todo o universo de combinações de valores dos atributos funcionais, foi realizado um conjunto de simulações com o intuito de explorar a sensibilidade dos nossos resultados à quantidade de PLS considerados. Foi realizado um conjunto de simulações primeiramente com os 12 PFTs da versão beta e depois com os diferentes números de PLS amostrados (50, 100, 150, 200 e 500), sendo que para cada quantidade de PLS amostrada foram realizadas 10 rodadas, que foram posteriormente integradas através de média. Estas 10 rodadas são necessárias pois cada simulação é inicializada a partir da aleatorização dos diferentes valores para os atributos funcionais. A única diferença entre as diferentes simulações é o número e a combinação dos valores dos atributos funcionais; as formulações do modelo, dados de entrada e outros valores de parâmetros foram iguais para todas as simulações. Para avaliar tal sensibilidade foram escolhidas duas variáveis: NPP e GPP.

3.4- Aplicação (elevação da [CO₂])

O experimento AmazonFACE supracitado, ao qual o presente trabalho está vinculado, será o primeiro a ser realizado em uma floresta tropical. Ele irá operar com um aumento da concentração atmosférica de CO₂ de 200 ppmv acima da concentração ambiental atual (cerca de 396 ppmv). Desta forma, com o intuito de gerar hipóteses a cerca dos efeitos do aumento da concentração de CO₂ sobre as florestas tropicais, as quais poderão ser testadas pelo experimento, foi simulada uma atmosfera com o mesmo acréscimo (+200ppmv), gerando uma concentração de CO₂ de 600 ppmv.

A aplicação foi feita apenas para a versão final do modelo com 500 PLS, versão a qual demonstrou estabilização dos fluxos de NPP e GPP quando comparada com versões com menos PLS.

Pelo fato do CAETÊ ainda ser um modelo estacionário, para contabilizar os efeitos das mudanças nas condições ambientais o modelo é reinicializado com a concentração de CO₂ aumentada.

3.5- Análise dos dados e validação do modelo

A *performance* do modelo CAETÊ foi avaliada a partir de sua capacidade de representar os fluxos e estoques biogeoquímicos, os atributos funcionais e os padrões de diversidade funcional. Para tal, os resultados foram comparados a dados observados medidos diretamente na natureza, a dados estimados a partir de satélite e a partir da comparação com resultados de outros modelos. A comparação com diferentes fontes de dados procura compensar os erros associados a cada uma delas.

3.5.1- Ciclos e estoques biogeoquímicos

As variáveis relacionadas aos ciclos biogeoquímicos utilizadas para avaliar o desempenho do modelo CAETÊ foram: produtividade primária bruta (GPP), produtividade primária líquida (NPP) e biomassa.

3.5.1.1- GPP

Para GPP a validação do modelo foi realizada a partir do *International Land Model Benchmarking* (ILAMB PROJECT, 2010; LUO, ET AL., 2012). A partir desta plataforma, é possível testar a viabilidade de modelos de vegetação através da comparação dos resultados obtidos com dados observados e com resultados de outros modelos da mesma natureza. O desempenho relativo entre os modelos e entre os dados observados é avaliada através de um sistema de métricas desenvolvida para o ILAMB (ILAMB PROJECT, 2010; LUO, ET AL., 2012). Os dados utilizados como referência para comparação foram produzidos pelo projeto MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*) GPP Project (MOD17A3) que se utiliza de imagens de satélite para criar estimativas de GPP para o globo. Estes dados estão disponíveis para uso público em <http://www.nts.gov/project/mod17>. Os dados disponibilizados pelo MODIS compreendem os anos de 2000 a 2015. Para que a resolução do mapa fornecido pelo MODIS fosse compatível com a resolução utilizada pelo CAETÊ, o primeiro foi transformado para a resolução 0,5° através do ARCGIS10 (ESRI 2011). Para comparação com os outros modelos foram escolhidos 3 modelos do projeto CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 5; disponível em: <http://cmip-pcmdi.llnl.gov/>) : GISS-E2-H-CC, MIROC-ESM-CHEM e CanESM2. Estes modelos foram escolhidos seguindo os determinados critérios: disponibilidade da variável a ser validada, período de tempo de simulação correspondente ao período simulado pelo CAETÊ, concentração atmosférica de CO₂ análoga àquela considerada para o modelo CAETÊ. Os resultados dos modelos

compreendem períodos de tempo diferentes, desta forma utilizamos os resultados que compreendessem nosso período de simulação (1980-2010). Os resultados foram integrados anualmente através de médias mensais.

Os dados do MODIS foram escolhidos para comparação com os resultados do CAETÊ por englobar todas as localidades consideradas no presente trabalho e por sua alta resolução, entretanto, tais dados possuem limitações. Podem existir erros associados às medidas por conta da captura de imagens (dependente das condições climáticas como, por exemplo, a cobertura por nuvens) e aos algoritmos utilizados para converter as imagens nas estimativas. Apesar de tais incertezas, de acordo com Turner et al. (2006), estudos que procuraram avaliar as estimativas realizadas pelo MODIS encontraram uma boa concordância de padrões gerais de magnitude de GPP e NPP global entre medidas realizadas *in situ* e os produtos MODIS, embora tenham encontrado uma grande variedade de concordância ou discordância quando são considerados localidades específicas. O projeto BigFoot (TURNER et al., 2006) que procurou avaliar as estimativas do MODIS para NPP e GPP em 9 localidades ao longo do globo encontrou que o MODIS tende a superestimar as medidas destas duas variáveis em locais de baixa produtividade e de subestimar-las em locais de alta produtividade. Por exemplo, na região de Tapajós, Pará-Brasil, o MODIS subestima a NPP e a GPP em torno de 20%. Desta forma, apesar das vantagens associadas aos produtos do MODIS é necessário cautela na comparação com os dados modelados pelo CAETÊ.

Para avaliação dos padrões espaciais da GPP produzido pelo CAETÊ foi utilizado o mapa produzido pelo MODIS (mesmo utilizado para o ILAMB).

Também foram comparados os dados produzidos pelo CAETÊ com dados mensurados diretamente na natureza por outros estudos: Malhi et al. (2012)

3.5.1.2- NPP

Para avaliação dos padrões espaciais foi utilizado o mapa de NPP produzido pelo projeto MODIS NPP Project (MOD17A3). Estes dados estão disponíveis para uso público em <http://www.ntsg.umd.edu/project/mod17>. Para que a resolução do mapa fornecido pelo MODIS fosse compatível com a resolução utilizada pelo CAETÊ, o primeiro foi transformado em uma resolução de 0,5° através do ARCGIS10 (ESRI 2011). Os dados do MODIS para NPP apresentam as mesmas limitações explanadas na seção anterior.

Além disso, nossos resultados de NPP foram comparados a dados observados através de medição direta obtidos pelo seguintes estudos: Castanho et al. (2013), Malhi et al. (2004), Malhi et al. (2011) e Cleveland et al. (2015).

Para comparação com dados produzidos por outros modelos foi utilizado como referência o estudo realizado por Negrón-Juárez e colaboradores (2015). Neste estudo os autores procuraram verificar se os modelos de sistema terrestre do projeto CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 5; disponível em: <http://cmip-pcmdi.llnl.gov/>) conseguiam representar os padrões de produtividade em florestas tropicais. Os modelos utilizados por este estudo foram os seguintes: bcc-csm1_1, bcc-csm1_1-m, BNU-ESM, CanESM2, CCSM4, CESM1-BGC, CESM1-CAM5, CESM1-FASTCHEM, CESM1-WACCM, GFDL-ESM2G, GFDL-ESM2M, HadGEM2-CC, HadGEM2-ES, IPSL-CM5A-LR, IPSL-CM5A-MR, IPSL-CM5B-LR, MIROC-ESM, MIROC-ESM-CHEM, MPI-ESM-LR, MPI-ESM-MR, NorESM1-M, NORESM1-ME. Neste estudo as simulações foram feitas mensalmente para o período de 1971-2000 e posteriormente integrados em médias mensais. As células de grade referentes às áreas de floresta tropical foram selecionadas a partir da classificação de vegetação do *International Geophysics-Biosphere Program* (LOVELAND & BELWARD, 1997). Os resultados obtidos por este estudo foram comparados com os resultados de NPP produzidos pelo modelo CAETÊ.

3.5.1.3- Biomassa

Para avaliação dos padrões espaciais de biomassa, nossos dados foram comparados a um mapa de biomassa da região tropical produzido por Saatchi e colaboradores (2011). Este mapa foi produzido através da combinação de dados de inventário *in situ* de 4.079 plots com dados de LiDAR (da sigla em inglês *light detection and ranging*) estimados através do instrumento GLAS [Geoscience Laser Altimeter System](https://icesat.gsfc.nasa.gov/)) pertencente ao projeto ICESat (<https://icesat.gsfc.nasa.gov/>). A partir dos dados estruturais obtidos através dessas duas abordagens de mensuração a biomassa acima do solo foi calculada a partir de equações alométricas. Os dados de estrutura e biomassa foram extrapolados para a escala da região tropical através de um modelo de fusão de dados baseado em uma abordagem de máxima entropia (MaxEnt) bem como dados de satélite produzidos por múltiplos sensores [*moderate resolution imaging spectroradiometer* (MODIS), *shuttle radar topography mission* (SRTM), e *quick scatter-*

ometer (QSCAT)]. A biomassa abaixo do solo concentrada nas raízes foi calculada através de equações alométricas. As incertezas relativas à acurácia das estimativas de carbono foram calculadas para cada pixel através de 4 parâmetros (erros de mensuração, erros alométricos, erros de amostragem e erros de predição). Este mapa de biomassa foi escolhido primeiramente por ter seu foco na região tropical, mas também pois não foi possível acessar os dados de dois outros mapas (AVITABILE et al., 2016; BACCINI et al., 2012) desta região presentes na literatura. Para comparação com nossos resultados foram selecionadas apenas as células de grade referente às florestas tropicais consideradas pelo CAETÊ. Além disso, a resolução do mapa de referência foi transformada para 0,5°.

Apesar das vantagens de utilizar este mapa para avaliar os resultados de biomassa produzidos pelo modelo CAETÊ o mesmo apresenta erros que devem ser considerados nesta avaliação. Segundo os autores do estudo (SAATCHI et al., 2011) o mapa produzido possui incerteza média maior do que 30%, sendo que para algumas regiões esse erro pode se apresentar ainda maior, principalmente as regiões que exibem altos valores de biomassa acima do solo. Além disso, a biomassa foi estimada através de equações alométricas continentais ou globais generalistas, o que pode introduzir erros significantes (AVITABILE et al., 2016; CHAVE et al., 2004; SAATCHI et al., 2011). Por último, os satélites não medem diretamente a biomassa e são sensíveis à cobertura do dossel e parâmetros associados à altura do dossel e que, portanto, não conseguem capturar a complexa variabilidade da biomassa observada em florestas tropicais (AVITABILE et al., 2016).

Foram considerados os resultados de 4 modelos de sistema terrestre para comparação com os resultados produzidos pelo CAETÊ: HadGEM2-CC, MIROC-ESM-CHEM, MPI-ESM-MR e CanESM2. Estes modelos foram escolhidos seguindo os mesmos critérios utilizados para a GPP: disponibilidade da variável a ser validada, período de tempo de simulação correspondente ao período simulado pelo CAETÊ, concentração atmosférica de CO₂ análoga àquela considerada para o modelo CAETÊ. Estes modelos fazem parte do projeto CMIP5 e seus resultados estão disponíveis em <http://cmip-pcmdi.llnl.gov/>. Os resultados dos modelos compreendem períodos de tempo diferentes, desta forma utilizamos o máximo de período de tempo que correspondessem ao nosso período de simulação (1980-2010). Todos os modelos foram transformados em resolução de 0,5° e foram selecionadas apenas as células correspondentes às florestas tropicais consideradas no presente trabalho.

Para comparação com dados medidos na natureza foram considerados os seguintes estudos: Malhi et al. (2012), Quesada et al. (2012), Baccini et al. (2012), Malhi, Doughty & Galbraith (2011) e Ometto et al. (2014).

3.5.2- Atributos funcionais

As curvas de frequência de ocorrência dos atributos funcionais foram produzidas para a versão final do modelo com todas as quantidades de PLS amostrados (50, 100, 150, 200 e 500). Isto nos permitiu analisar como a quantidade de PLS amostrados modifica os padrões de ocorrência dos atributos funcionais bem como as combinações de atributos dos PLS sobreviventes.

Os padrões de ocorrência relativos aos atributos associados à alocação e tempo de residência do carbono simulados pelo CAETÊ foram avaliados através de comparações com dados observados medidos na natureza (e.g. CLARK et al., 2001; LITTON, RAICH & RYAN, 2007; MALHI et al., 2009a; 2009b; MALHI, DOUGHTY & GALBRAITH, 2011).

3.5.3- Padrões de diversidade funcional

Em contraste com os DGVMs que utilizam PFTs para representar a vegetação, a amostragem de estratégias de vida de planta a partir de uma ampla gama de combinações entre atributos funcionais, nos fornece informações acerca dos padrões de diversidade funcional globais. Seguindo a abordagem utilizada por Kleidon et al. (2009) e Pavlick et al (2013) utilizamos o número de PLS sobreviventes em cada célula de grade como *proxy* para diversidade funcional

3.5.4- Aplicação (elevação da $[CO_2]$)

Os resultados obtidos a partir da simulação foram avaliados a partir da comparação com outros estudos de modelagem (e.g. HICKLER et al., 2008) e com dados observacionais gerados a partir de outros experimentos FACE (e.g. NORBY et al., 2005; 2010; NORBY & ZAK, 2011).

4- RESULTADOS

4.1-Sensibilidade do modelo CAETÊ ao número de PLS amostrados

Através da Figura 4 é notável que a quantidade de PLS amostrados possui significativa importância na estimativa média dos fluxos biogeoquímicos tais como NPP

e GPP. A versão beta do modelo, a qual utiliza apenas 12 PFTs para caracterizar a vegetação, apresentou a menor média da NPP para as florestas tropicais ($0,7 \text{ kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$) e menor média da GPP para as florestas tropicais ($3,6 \text{ kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$). À medida que o número de PLS amostrados aumenta, tanto a NPP quanto a GPP tem seus valores aumentados, tendendo à estabilização e chegando ao valor de NPP de $1,08 \text{ kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ e de GPP de $4,7 \text{ kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ quando o número de PLS amostrados é igual a 500. É possível notar, no entanto, que para a amostragem igual a 200 PLS houve uma pequena redução nos valores simulados de NPP e de GPP. Os desvios padrões também diminuem à medida que mais PLS são amostrados pelo modelo.

4.2-Produtividade primária líquida (NPP)

A figura 5 mostra os padrões espaciais da NPP simulada pelo CAETÊ em sua versão beta (Figura 5a) e em sua versão final com 500 PLS amostrados (Figura 5b). Os padrões espaciais diferem tanto na amplitude de valores observados ($0,24$ a $0,98 \text{ kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ e $0,24$ a $1,32 \text{ kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ para versão beta e versão final, respectivamente) quanto na variabilidade espacial dos mesmos. Ambas as versões conseguem representar as regiões de transição entre as florestas tropicais e regiões mais secas e quentes, que apresentam menores taxas de produtividade. Entretanto, em regiões com clima mais ameno e de alta produtividade a versão beta apresenta maior homogeneidade nos valores enquanto a versão final consegue simular maior variabilidade de valores nas mesmas regiões, como pode ser observado na região da bacia amazônica por exemplo. A versão final também apresenta valores mais altos de NPP em praticamente todas as células de grade consideradas. Para bacia amazônica é reportado em literatura diversa (MALHI et al., 2015; PHILIPS et al., 2009; CASTANHO et al., 2013) gradiente de produtividade no sentido oeste-leste, enquanto na versão beta este gradiente praticamente não pode ser visualizado, na versão final a representação do mesmo é mais aparente, embora não tão representativo quanto esperado.

A figura 6 mostra a comparação entre os padrões espaciais da NPP produzidos pelo projeto MODIS e simulados pelo modelo CAETÊ em sua versão beta (6a) e em sua versão final com 500 PLS (6b) e um gráfico de correlação referente a esta comparação (6c). Ambas as versões do modelo subestimam o valor desta variável para certas regiões (como por exemplo o oeste amazônico) e superestimam (como por exemplo a porção central da bacia amazônica) para outras quando comparadas ao MODIS. Entretanto, enquanto a versão beta tende a subestimar os valores na maioria das células de grade, a versão final

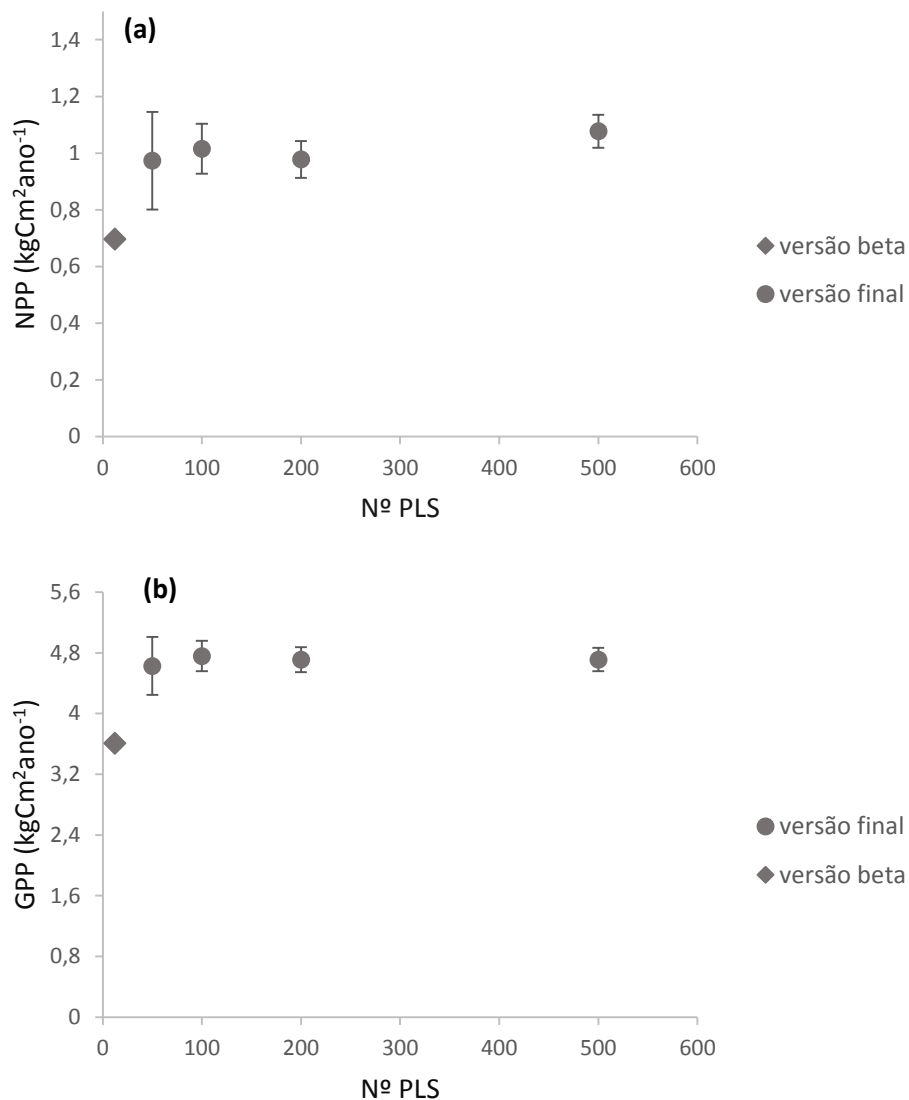


Figura 4. Gráfico de dispersão mostrando a sensibilidade do modelo CAETÊ em representar a média anual da região tropical da **(a)** produtividade primária líquida (NPP) e da **(b)** produtividade primária bruta (GPP) de acordo com a abordagem adotada: utilizando tipos funcionais de plantas (PFTs; Versão beta) e utilizando diferentes números de estratégias de vida de plantas (PLS) aleatoriamente amostrados (50, 100, 200 e 500).

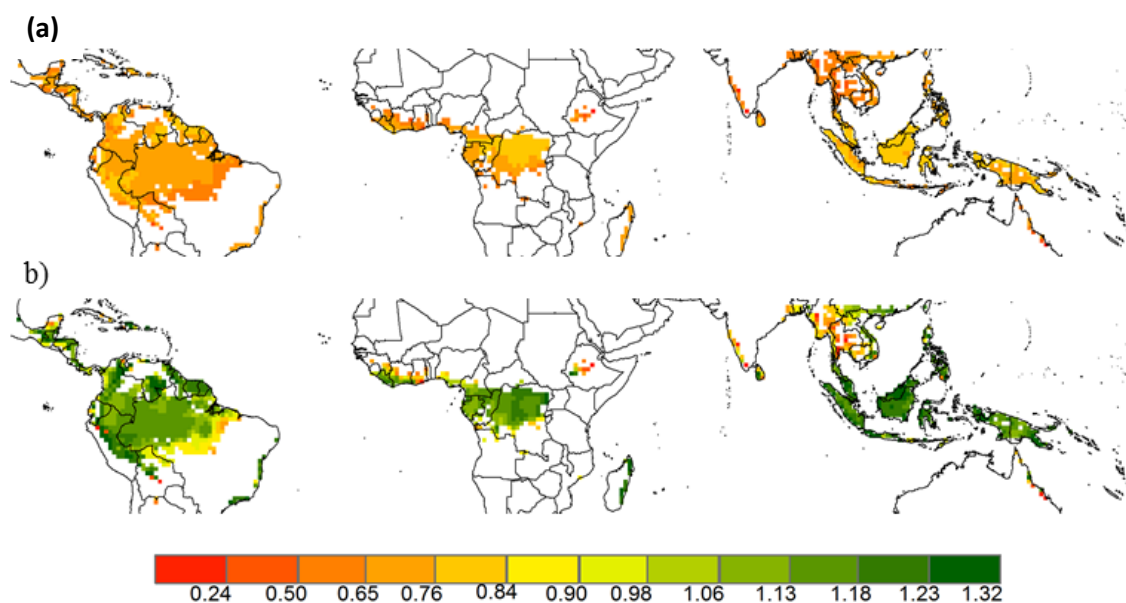


Figura 5. Padrão espacial da produtividade primária líquida (NPP; $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$) para as florestas tropicais **(a)** simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão beta (12 tipos funcionais de plantas (PFTs)); **(b)** simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão final (500 estratégias de vida de planta (PLS) amostrados).

tende a superestimar. O gráfico de correlação entre as duas versões do modelo CAETÊ e o MODIS (Figura 6c) demonstra as mesmas tendências acima citadas, além de mostrar distribuição dos dados mais ampla no gráfico para versão final. As duas versões do modelo apresentam coeficiente de correlação de *Pearson* baixo (0,34 e 0,41 para versão beta e para versão final, respectivamente) embora a versão final apresente maior valor para este coeficiente de correlação espacial.

A Figura 7 mostra a comparação entre a NPP modelada para células de grade correspondentes a florestas tropicais entre o modelo CAETÊ em sua versão beta e final (50, 100, 200 e 500 PLS amostrados) e os modelos do CMIP5 utilizados no estudo de Negrón-Juárez e colaboradores (2015). Os valores modelados variaram entre 0.48 e 1.54 $\text{kgC/m}^2/\text{ano}$, com o modelo GFDL-ESM2G apresentando o menor valor e o modelo HadGEM2-ES apresentando a maior estimativa. É possível notar, através da figura 7 que o modelo CAETÊ em sua versão final, em todas as quantidades de PLS amostrados, se aproxima da estimativa geral dos outros modelos considerados (em torno de 1.2 $\text{kgC/m}^2/\text{ano}$) semelhante ao valor de NPP observado em um estudo produzido por Malhi e colaboradores (2011) que estimou um valor de NPP de $1.186 (\pm 0.247 \text{ kgC/m}^2/\text{ano})$ e outro estudo produzido por Cleveland e colaboradores (2015) que estimou a NPP em $1.108 (\pm 0.12 \text{ kgC/m}^2/\text{ano})$, bem como do valor médio estimado pelo MODIS 0.99

kgC/m²/ano. Já versão beta do CAETÊ subestima a NPP (0.69 kgC/m²/ano) , assim como os modelos GFDL-ESM2M (0.52 kgC/m²/ano), GFDL-ESM2G (0.48 kgC/m²/ano) , CanESM2 (0.77 kgC/m²/ano) e bcc-csm1_1 (0.66 kgC/m²/ano). É possível observar também, como visto anteriormente pela figura 4, o aumento da NPP associado ao aumento do número de estratégias amostradas pelo modelo CAETÊ, apesar de uma pequena redução da mesma com o número de PLSs amostrados igual a 200, bem como uma diminuição dos desvios padrões à medida que o número de PLS amostrados aumenta.

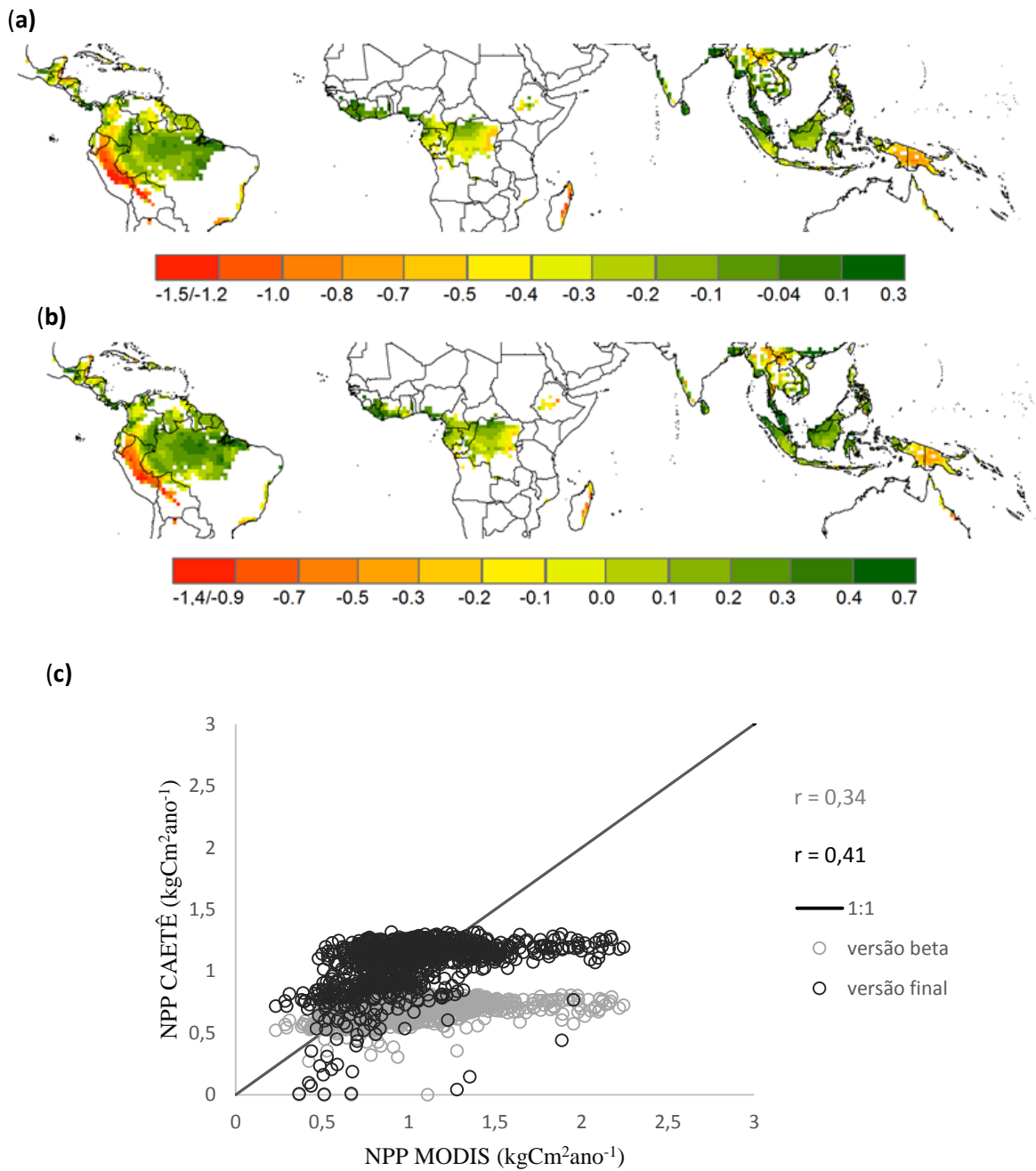


Figura 6. Diferença entre os padrões espaciais da produtividade primária líquida (NPP) simulados pela versão beta e produzidos pelo MODIS (a) e simulados pela versão final e produzidos pelo MODIS (b); (c) gráfico de correlação entre os padrões espaciais da produtividade primária líquida (NPP) produzidos pelo MODIS e simulados pelo CAETÊ em suas versões beta e final. r: coeficiente de correlação de *Pearson*.

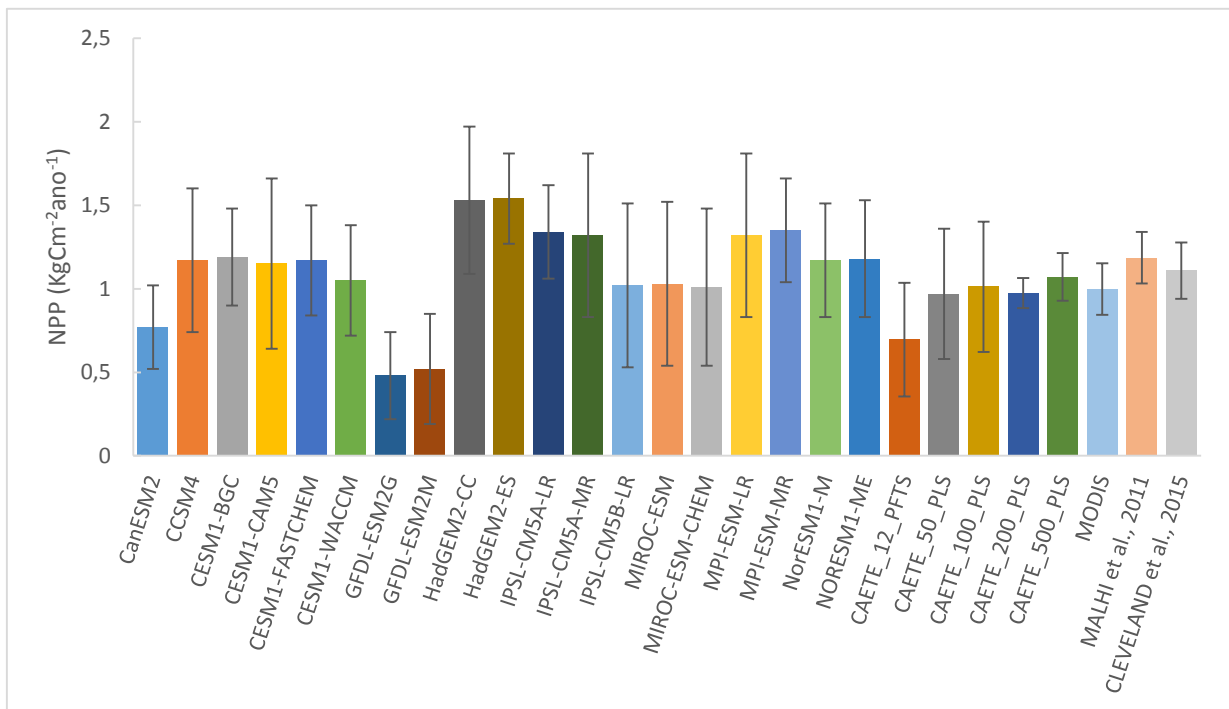


Figura 7. O gráfico de barras acima mostra a média da produtividade primária líquida (NPP) das florestas tropicais simulada pelo modelo CAETÊ em sua versões beta (12 tipos funcionais de planta (PFTs)) e final (50, 100, 200 e 500 estratégias de vida de plantas (PLS) amostradas) e por outros 22 modelos pertencentes ao projeto CMIP5 utilizados no estudo de Negrón-Juárez e colaboradores (2015).

4.3-Produtividade primária bruta (GPP)

A figura 8 mostra os padrões espaciais da produtividade primária bruta (GPP) simulada pelo CAETÊ em sua versão beta (Figura 8a) e em sua versão final com 500 PLS amostrados (Figura 8b). Assim como para NPP, para a variável GPP é possível observar diferença entre as duas versões tanto na variabilidade dos padrões espaciais quanto na amplitude de valores (de 1,3 a 4,1 kgCm²ano⁻¹ e de 1,3 a 5,9 kgCm²ano⁻¹ para as versões beta e final, respectivamente). Ambas as versões conseguem representar gradientes de valores de GPP nas regiões de transição entre as florestas tropicais e regiões mais secas e quentes, que apresentam menores taxas de produtividade. Entretanto, em locais de alta produtividade e clima mais ameno, a versão beta não consegue apresentar gradientes de GPP, enquanto a versão final consegue simular maior variabilidade de valores nestas regiões. A versão final também apresenta valores mais altos de GPP em praticamente todas as células e grade consideradas. As versões beta e final apresentam, respectivamente,

as seguintes médias: $3,61 \text{ kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ e $4,71 \text{ kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$. Segundo Malhi (2012), a partir de revisão bibliográfica, as florestas tropicais apresentam GPP média entre 3 e 4 $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ de modo que ambas as versões apresentam valores médios coerentes com a literatura.

A figura 9 mostra a diferença entre padrões espaciais da GPP anual média simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão beta (Figura 9a) e em sua versão final (Figura 9b) com 500 PLS e a GPP gerada através de imagens de satélite pelo projeto MODIS. Quando comparado ao mapa gerado pelo MODIS tanto a versão final quanto a versão beta superestimam a GPP para algumas localidades (região central da bacia amazônica) e subestimam (oeste amazônico). Entretanto, assim como com a NPP (Figura 6) a versão final tende a superestimar mais os valores do que a versão final.

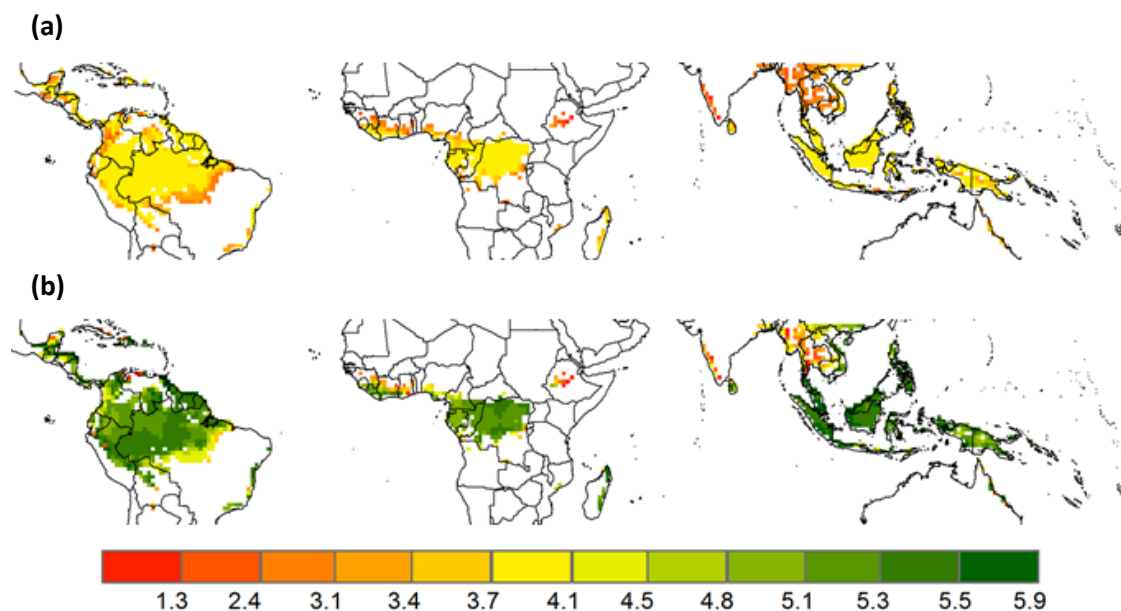


Figura 8. Padrão espacial da produtividade primária bruta (GPP; $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$) para as florestas tropicais (a) simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão beta (12 tipos funcionais de plantas (PFTs)); (b) simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão final (500 estratégias de vida de planta (PLS) amostrados).

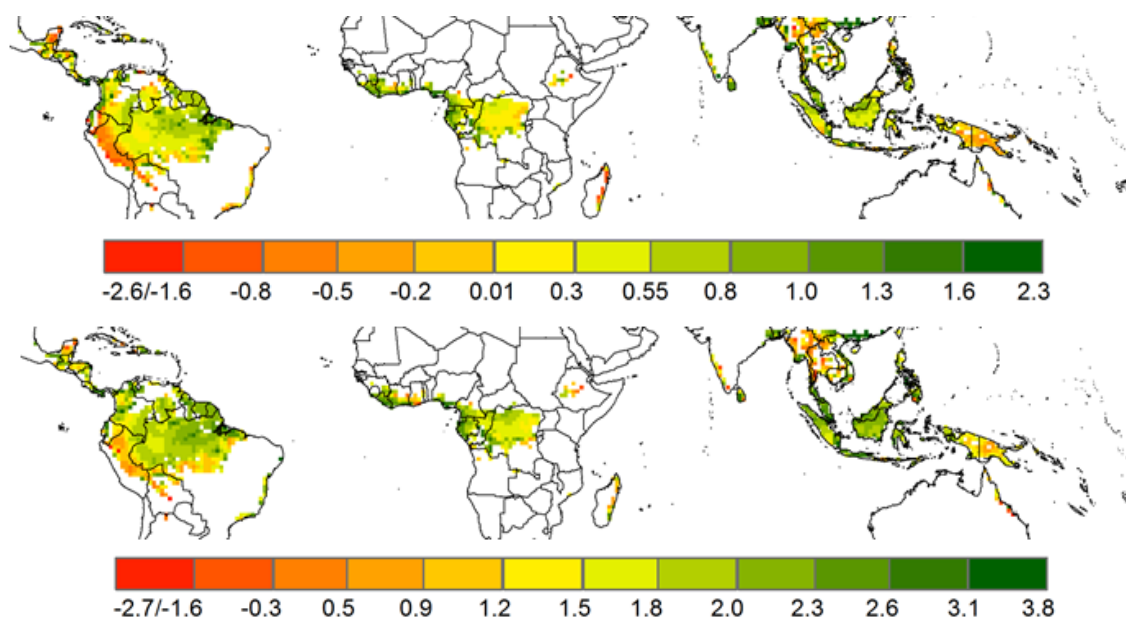


Figura 9. Diferença entre os padrões espaciais da produtividade primária bruta (GPP) simulados pela versão beta e produzidos pelo MODIS (a) e simulados pela versão final e produzidos pelo MODIS (b).

O diagrama de Taylor, produzido através da plataforma do ILAMB, representado pela figura 10 resume o desempenho geral dos modelos utilizados para avaliar a GPP simulada quando comparada àquela produzida pelo MODIS. Este diagrama se utiliza do coeficiente de correlação de Pearson, do desvio padrão e da raiz do erro quadrático (métrica que avalia o quanto os dados se distanciam da curva de melhor ajuste). De acordo com este diagrama o modelo com melhor desempenho foi o CAETÊ-PFT (CAETÊ em sua versão beta), embora as versões finais do CAETÊ tenham apresentado desempenho similar. Todas as versões do CAETÊ apresentaram desempenho significativamente maior do que os outros modelos: CanESM2, GISS-E2-H-CC e MIROC-ESM-CHEM.

4.4-Biomassa

A figura 11 mostra os padrões espaciais de biomassa simulados pelo modelo CAETÊ em suas versões beta e final com 500 PLS. Para biomassa, as duas versões do modelo produzem intervalos de valores e padrões espaciais diferentes. Enquanto a versão beta apresentou entre 3 e 15 kgCm² e a versão final apresentou 3 e 45 kgCm². Ao observar os padrões espaciais pode-se notar que a versão beta apresenta pouca ou quase nenhuma variabilidade espacial quando comparada à versão final, a qual apresenta variabilidade de ocorrência de valores tanto para as regiões mais centrais das florestas

tropicais quanto para regiões de transição. Nenhuma das duas versões do modelo conseguiu produzir o gradiente de biomassa na região da bacia amazônica reportado em literatura: maior biomassa a oeste do que a leste (MALHI, 2012; QUESADA et al., 2012). Embora a versão final tenha produzido gradiente de biomassa oeste-leste nesta região, o gradiente foi contrário do que o esperado.

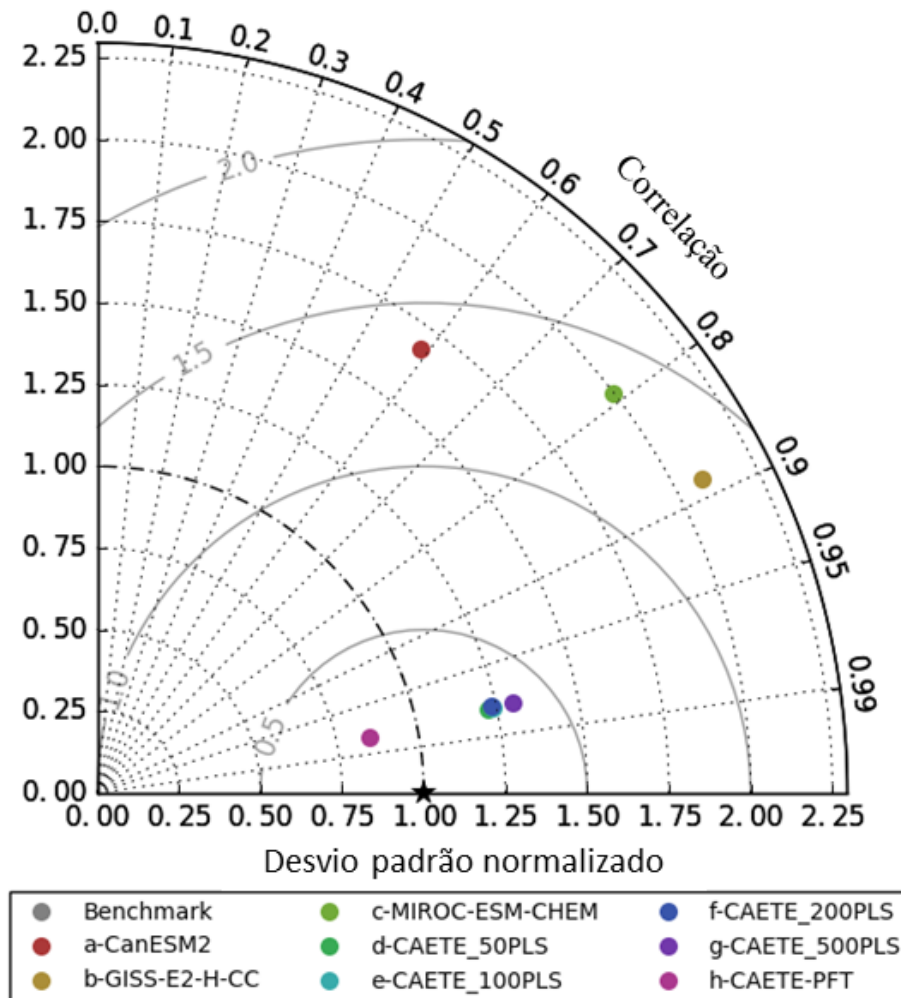


Figura 10. Diagrama de Taylor comparando a produtividade primária bruta (GPP) simulada pelo modelo CAETÊ em suas versões beta (12 Tipos Funcionais de Planta (PFTs)) e final (50, 100, 200 e 500 estratégias de planta (PLS) aleatoriamente amostradas) e por outros 3 modelos (CanESM2, GISS-E2-H-CC, MIROC-ESM-CHEM) pertencentes ao projeto CMIP5 com o *benchmark* produzido através de dados do MODIS (MOD17A). Este diagrama foi gerado a partir do ILAMB.

A figura 12 mostra os padrões espaciais de biomassa simulados pelo modelo CAETÊ em suas versões beta e final com 500 PLS quando comparados a um estudo realizado por Saatchi e colaboradores (2011). A versão beta do modelo CAETÊ simula

valores mais comparáveis ao mapa de referência em florestas tropicais, embora tenda a subestimar os valores desta variável. Já a versão final parece superestimar os valores em toda a região considerada. Em ambas as versões, para a região da bacia amazônica, as duas versões subestimam valores a leste e superestimam a oeste, corroborando com as evidências de que o modelo CAETÊ não consegue representar gradientes corretos de biomassa para esta região.

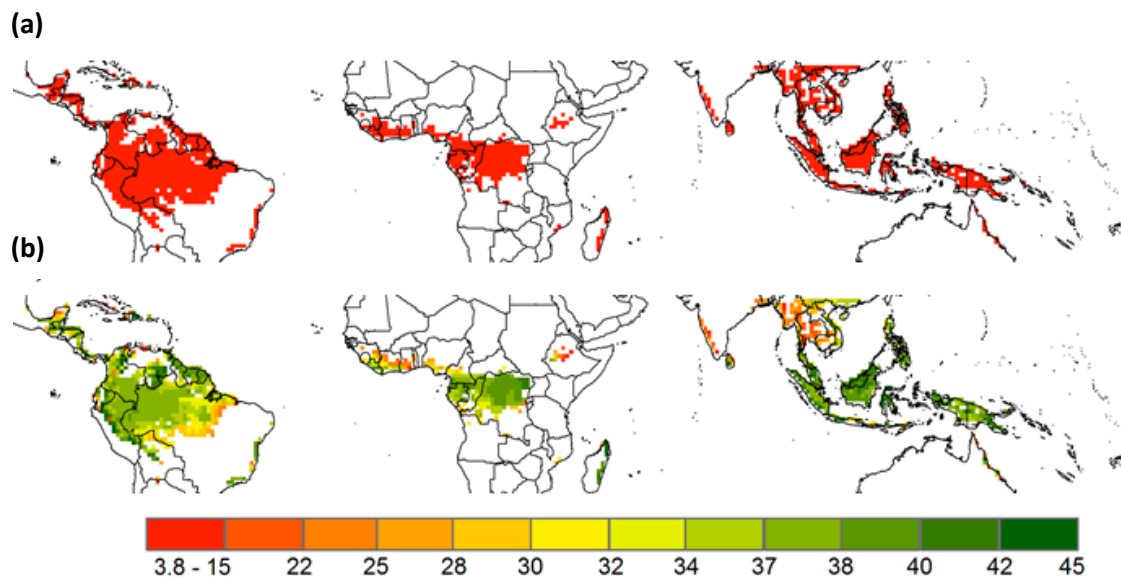


Figura 11. Padrão espacial da biomassa (kgCm^{-2}) para as florestas tropicais (a) simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão beta (12 tipos funcionais de plantas (PFTs)); (b) simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão final (500 estratégias de vida de planta (PLS) amostrados).

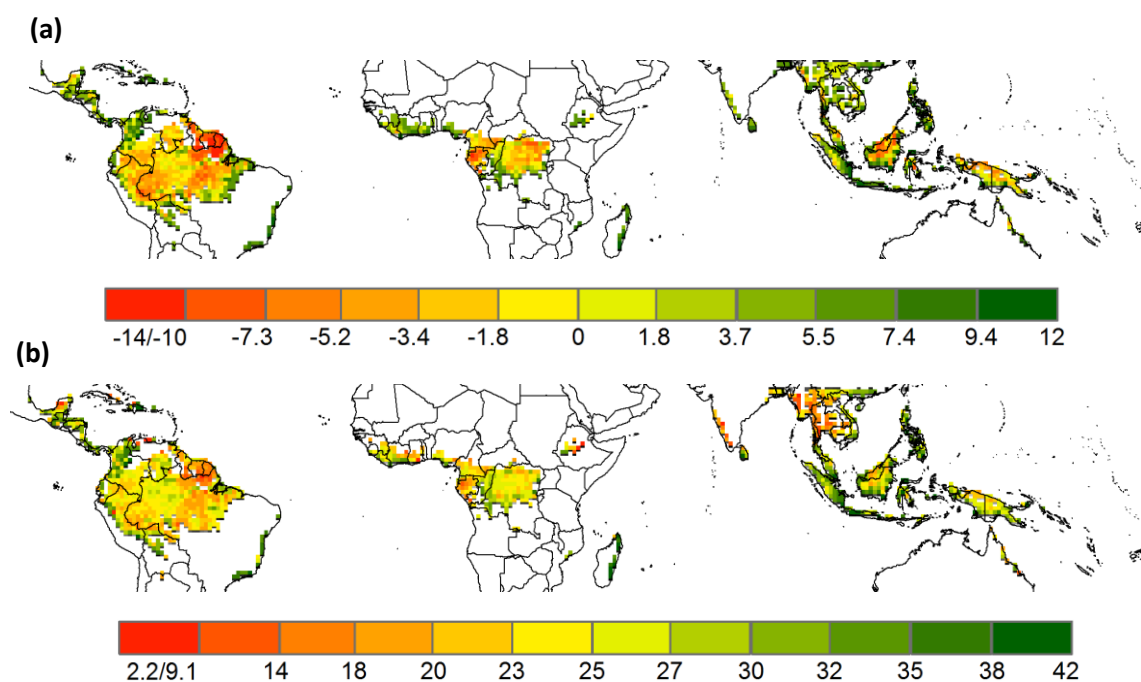


Figura 12. Diferença entre os padrões espaciais de biomassa simulados pela versão beta e produzidos por Saatchi et al. (2011) (a) e simulados pela versão final e produzidos por Saatchi et al. (2011) (b).

A figura 13 mostra os valores de biomassa simulados pelo modelo CAETÊ e por outros 4 modelos pertencentes ao projeto CMIP5 e por três referências na literatura. O modelo CAETÊ simula uma biomassa média para as florestas tropicais de 10,52 kgCm⁻² e 34,94 kgCm⁻² para a versão beta e final (com 500 PLS amostrados), respectivamente. Os modelos CanESM2, MPI-ESM-MR, MIROC-ESM-CHEM e HadGEM2-CC simulam biomassa de 9,5 kgCm⁻², 8,09 kgCm⁻², 6,76 kgCm⁻², e 12,49 kgCm⁻², respectivamente. Dados de literatura (BACCINI et al., 2012; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011) reportam intervalo de biomassa para florestas tropicais entre 5 e 35 kgCm⁻². Saatchi et al. (2011) reportam valor médio de 14,4 kgCm⁻² ($\pm 0,54$), Luyssaert e colaboradores (2007) reportam valor médio de 14,3 kgCm⁻² ($\pm 0,31$) e Castanho e colaboradores (2013) encontraram média de 14,8 kgCm⁻² para florestas tropicais. Comparado a estes dados de literatura, a versão beta do modelo CAETÊ bem como os outros modelos usados para comparação, exceto o HadGEM2-CC, tendem a subestimar os valores médios de biomassa para as florestas tropicais. Já versão final superestima o valor medio para esta variável.

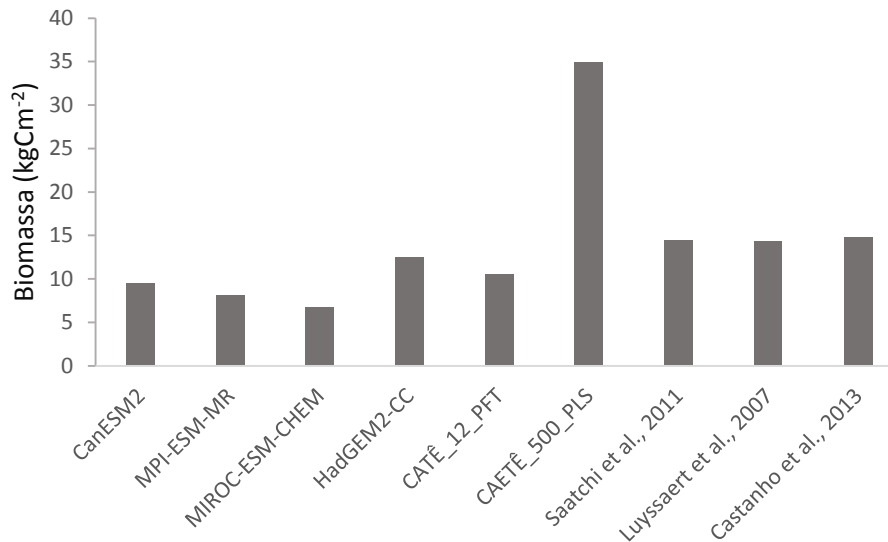


Figura 13 Biomassa média para as florestas tropicais simulada pelo modelo CAETÊ em suas versões beta (que utiliza 12 tipos funcionais de planta (PFTs)) e final (com 500 estratégias de vida de plantas (PLS) amostradas), por 4 modelos (HadGEM2-CC, MIROC-ESM-CHEM, MPI-ESM-MR e CanESM2) pertencentes ao projeto CMIP5 e reportada por 3 referências da literatura (Saatchi et al., 2011; Luyssaert et al., 2007; Castanho et al., 2013).

4.5-Atributos funcionais

As figuras 14 e 15 mostram *box plots* relacionados aos valores de 6 atributos funcionais relacionados à alocação e tempo de residência do carbono calculados através das CWM (ver seção 3.1.3.4.). São mostrados os resultados associados a todo o conjunto de simulações (10 simulações para cada quantidade de PLS amostrados: 50, 100, 200 e 500).

Em linhas gerais, é possível observar que existe uma diminuição na variabilidade bem como na amplitude de valores dos dados modelados à medida que o número de estratégias amostradas é aumentado. Isto pode ser notado principalmente para o conjunto de dados de 200 e 500 PLS, com ênfase no último. Além disso, podemos notar não só uma convergência dos valores das medianas com o aumento do número de PLS mas também uma modificação nos valores das mesmas. Já nos conjuntos de 50 e 100 PLS

cada uma das 10 simulações rodadas assume um valor de mediana distinto, bem como distintas variabilidades entre os dados.

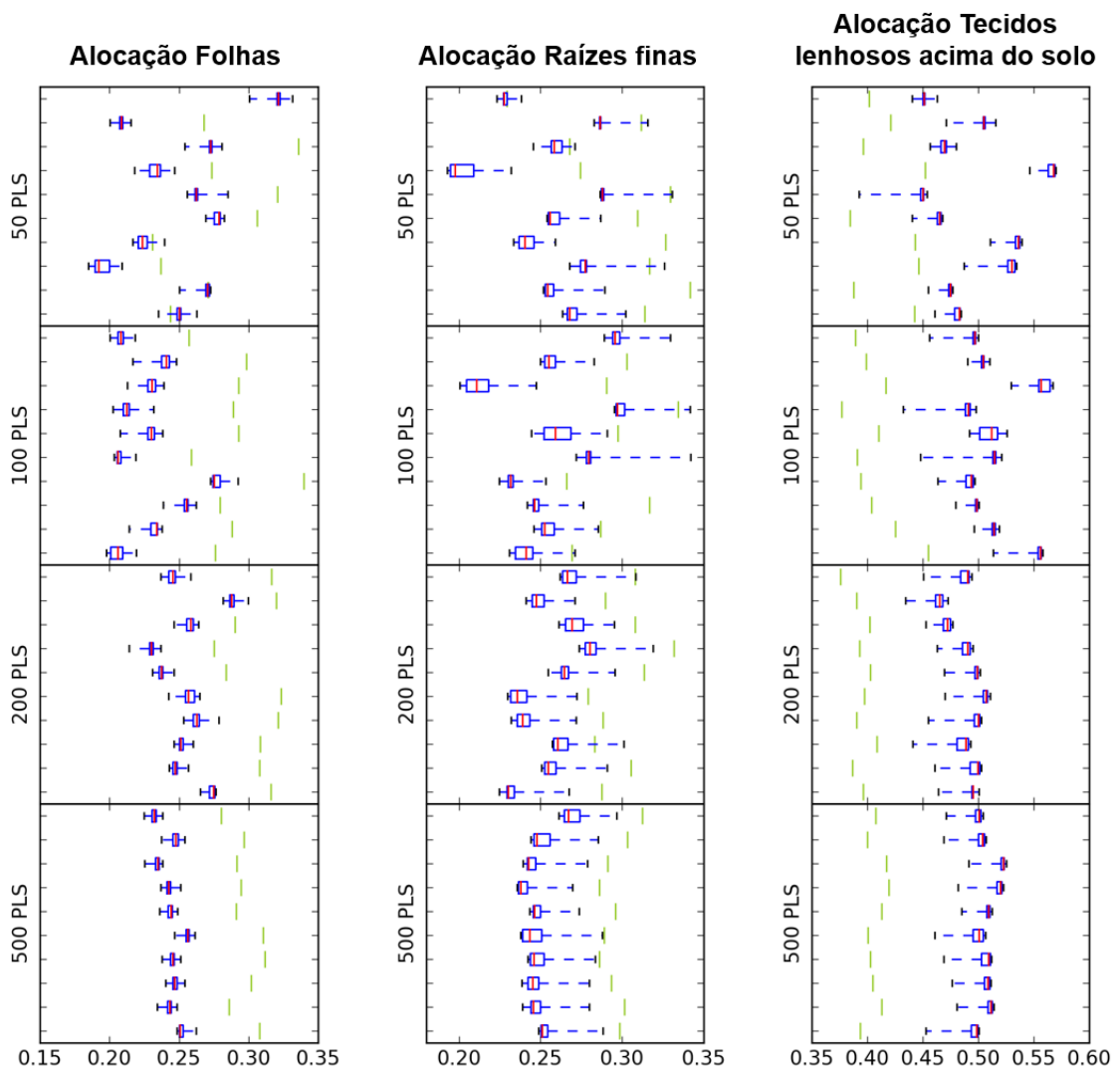


Figura 14: *Box plots* representando os valores dos atributos funcionais, obtidos através de CWM (*Community Weighted Mean*), relacionados à alocação de carbono simulados pelo modelo CAETÊ. Os retângulos estendem-se do primeiro ao terceiro quartil (mediana representada pela barra vermelha). As caudas estendem-se do 5º ao 99.5º percentil. A barra verde representa a media dos valores dos atributos funcionais iniciados pelo modelo através de amostragem aleatória do intervalo de valores considerados. Cada conjunto de simulações representados contém 10 simulações com o mesmo número de PLSs aleatoriamente amostrados (50, 100, 200 ou 500).

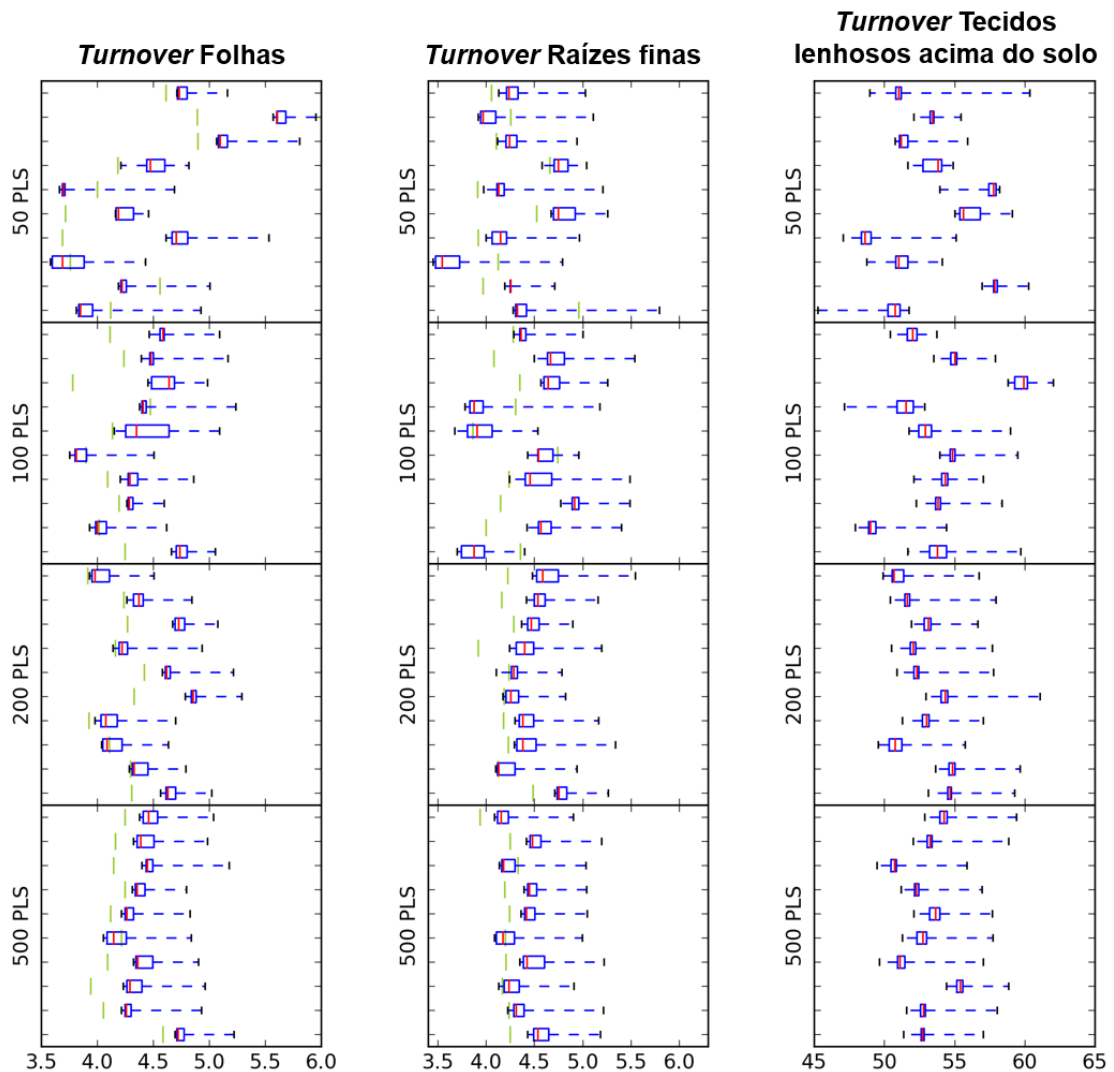


Figura 15: Box plots representando os valores dos atributos funcionais, obtidos através de CWM (*Community Weighed Mean*), relacionados tempo de residência do carbono do carbono simulados pelo modelo CAETÊ. Os retângulos estendem-se do primeiro ao terceiro quartil (mediana representada pela barra vermelha). As caudas estendem-se do 5° ao 99.5° percentil. A barra verde representa a média dos valores dos atributos funcionais iniciados pelo modelo através de amostragem aleatória do intervalo de valores considerados. Cada conjunto de simulações representados contém 10 simulações com o mesmo número de estratégia de vida de plantas (PLSs) aleatoriamente amostrados (50, 100, 200 ou 500). Para o atributo funcional tempo de residência do carbono de tecidos lenhoso acima do solo não é possível visualizar a barra verde que representa a média dos valores dos atributos funcionais iniciados pelo modelo pois este valor está fora do intervalo de valores apresentado no gráfico.

É preciso salientar que existe uma modificação nos valores inicializados dos atributos funcionais quando comparados aos valores simulados pelo modelo, tanto em relação a média (representados pelas barras verdes nas figuras 14 e 15) quanto em relação à amplitude destes valores (Tabela 3). Por exemplo, o atributo funcional relacionado à alocação de carbono nas folhas, que inicialmente possuía um intervalo de valores entre 5

e 91% (Tabela 3), após as simulações, no grupo de estratégias de 500 apresentou um intervalo entre, aproximadamente, 22 e 25%. Para a versão final com 500 PLSs selecionados temos: (i) em relação aos atributos funcionais relacionados à alocação de carbono médias (\pm SD) de 24% (\pm 0,2), 25% (\pm 0,7) e 51% (\pm 0,63) para folhas, raízes finas e tecidos lenhosos acima do solo, respectivamente; (ii) em relação aos atributos funcionais relacionados ao tempo de residência do carbono médias (\pm SD) de 4,4 (0,12), 4,4 (0,14) e 53 (\pm 0,73) anos para folhas, raízes finas e tecidos lenhosos, respectivamente.

A partir da coleta e análise de dados globais de alocação da NPP, Malhi, Doughty e Galbraith (2011) chegaram em valores médios de alocação, que sugerem uma partição equivalente entre os 3 principais componentes: 34% (\pm 6) para folhas, 39% (\pm 10) para tecidos lenhosos, 27% (\pm 11) para raízes finas. Um estudo produzido por Aragão e colaboradores (2009) em que os autores mediram a alocação em 10 regiões da floresta amazônica observaram: 33,5% (\pm 1,5) para folhas, 21,3% (\pm 2,2) para tecidos lenhosos e 31,4% (\pm 3,5) para raízes finas. Quando comparado a esses dados de literatura, o modelo CAETÊ parece superestimar a alocação para os troncos em detrimento dos outros compartimentos.

Dois estudos de revisão relativos à residência do carbono em tecidos lenhosos produzidos por Malhi e colaboradores (2009a; 2009b) encontraram média de 40 e 55 anos, respectivamente. Galbraith et al (2013) encontrou média equivalente: 50 anos. Para folhas Chave e colaboradores (2010) reportam tempo de residência do carbono de 1 ano. E para raízes finas Jiménez et al. (2009) observou tempo de residência do carbono médio de 1,5 anos. Assim, o tempo de residência dos tecidos lenhosos simulado pelo modelo CAETÊ é comparável com valores reportados na literatura, enquanto o dos outros compartimentos é superestimado.

4.6- Diversidade funcional

A figura 16 representa a distribuição espacial da diversidade funcional para a versão final com 500 PLS, calculada a partir do número de estratégias de planta sobreviventes. O intervalo de sobrevivência do modelo está entre 64 e 88%. Pouquíssimas células de grade apresentam sobrevivência inferior a 81%. O modelo CAETÊ permite a sobrevivência de na média 86,6% das estratégias, superestimando assim os níveis de diversidade na região considerada, além de não conseguir capturar grande gradientes nem variações espaciais. O modelo CAETÊ é capaz de captar uma variação na diversidade em ambientes com menores totais de precipitação e com maiores temperaturas como é o caso

dos locais de transição das florestas tropicais para ambientes mais secos, porém em ambientes menos severos o modelo não consegue, por ora, captar tal variação, sendo que nesses locais a sobrevivência é de 90 a 100%.

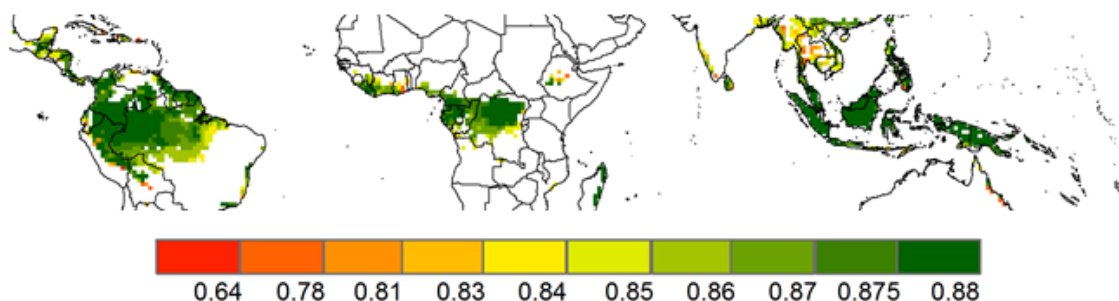


Figura 16. Padrão espacial da diversidade funcional simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão final com 500 PLS amostrados.

4.6- O aumento da concentração de CO₂ e seus efeitos nas florestas tropicais

4.6.1- Produtividade primária bruta (GPP)

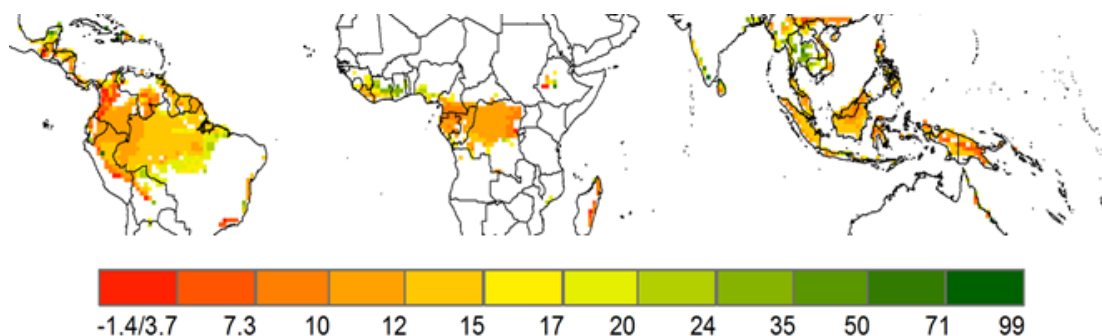


Figura 17. Padrões espaciais da diferença (em %) entre a GPP simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão Final com 500 PLS amostrados em uma concentração de CO₂ de 600 ppmv e em uma concentração de CO₂ de 396 ppmv.

A figura 17 mostra a diferença da distribuição espacial entre a produtividade bruta simulada com a concentração atmosférica de CO₂ controle (atual: 365 ppmv) e com incremento de CO₂ (600ppmv). Como esperado, pode-se observar um aumento generalizado da GPP com média de 0,59 kgCm⁻²ano⁻¹ correspondendo a um incremento de 13,49 %. A estimulação na fotossíntese não foi uniforme, sendo que algumas regiões foram mais estimuladas que outras. No geral, observamos um aumento relativo maior da GPP nas áreas onde a produtividade era mais baixa com a concentração de CO₂ controle

e onde o clima é quente e seco, por exemplo as regiões de transição das florestas tropicais para outros tipos de vegetação. Entretanto observamos algumas exceções: a porção central da Amazônia que já apresentava alta GPP com CO₂ controle mostrou alto estímulo fotossintético decorrente do aumento do CO₂.

4.6.2- Produtividade primária líquida (NPP)

Foi observado um aumento geral da NPP para as florestas tropicais (Figura 18) com média de 0,13 kgCm⁻²ano⁻¹, resultando em um aumento médio de 14,21%. De modo geral, locais onde a produtividade é mais baixa com a concentração controle de CO₂ apresentaram maior estímulo relativo, como por exemplo, regiões de transição das florestas tropicais, assim como ocorreu para GPP. Entretanto, algumas localidades do mapa, com destaque para a porção central da Amazônia, que já se apresentavam altamente produtivas com CO₂ a níveis naturais apresentaram aumento da NPP. Apesar da NPP com CO₂ controle se apresentar relativamente homogênea para a região amazônica, o incremento da NPP por conta do aumento do CO₂ foi diverso nesta região, com a porção oeste apresentando pouco aumento relativo e a região central aumento de magnitude maior.

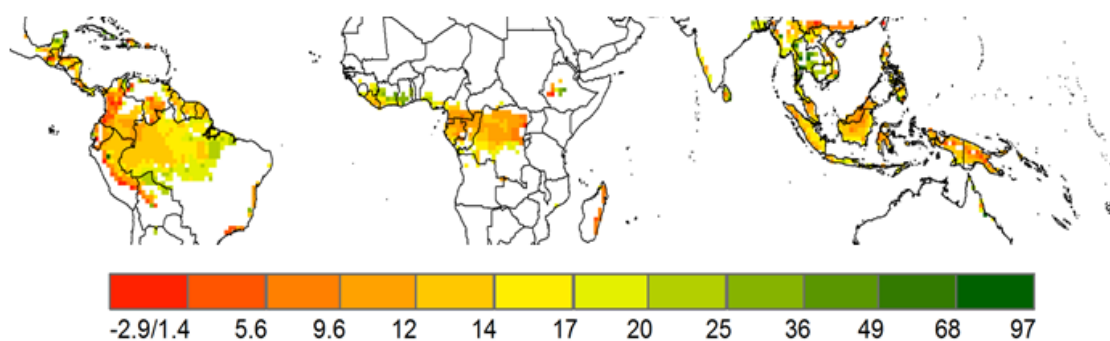


Figura 18. Diferença, em %, entre os padrões espaciais de NPP (produtividade primária líquida) simulados pelo modelo CAETÊ em sua versão Final com 500 PLS amostrados a uma concentração atmosférica de CO₂ de 600 ppmv e a simulação da mesma versão do modelo com concentração atmosférica de 396 ppmv de CO₂.

4.6.4- Eficiência no uso do carbono (CUE)

A eficiência no uso do carbono (CUE, da sigla em inglês para *carbon use efficiency*) que caracteriza a proporção entre a NPP e a GPP, apresentou aumento proporcional maior nas áreas de, originalmente, baixa produtividade com CO₂ a níveis naturais (Figura 19; e.g. regiões de transição das florestas tropicais) do que em regiões originalmente de alta produtividade (e.g. Floresta Amazônica e do Congo, Papua Nova

Guiné). A região da bacia amazônica mostrou uma diminuição generalizada na CUE (desde a região andina até a região central) de cerca de 5%.

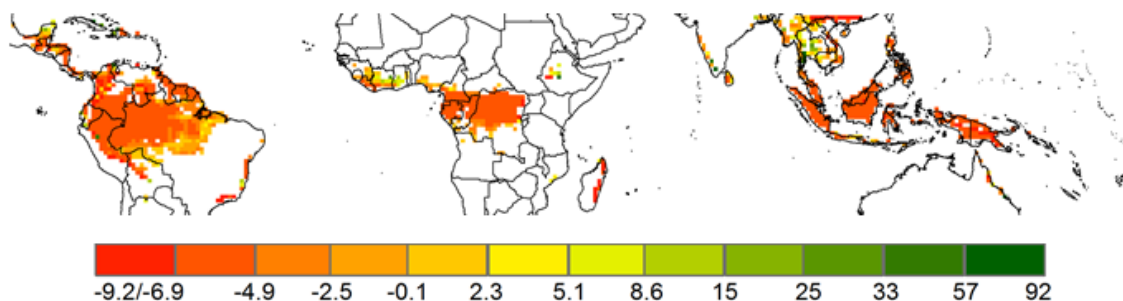


Figura 19. Diferença (em %) entre os padrões espaciais de eficiência no uso do carbono (CUE) para concentração de CO₂ a níveis naturais (396 ppmv) e elevado para 600 ppmv simulados pelo modelo CAETÊ em sua versão final com 500 PLS (estratégia de vida de plantas) aleatoriamente amostrados.

4.6.6-Biomassa

Os padrões de biomassa resultantes do aumento da concentração de CO₂ (Figura 20) mostram um aumento generalizado desta variável, com apenas alguns locais apresentando pequena diminuição da biomassa. A biomassa aumentou em média 5,27% em decorrência do CO₂ elevado, equivalente a um aumento de 1,76 kgCm⁻². Entretanto a modificação na biomassa resultante do CO₂ elevado não foi homogêneo nas florestas tropicais, sendo que as regiões de transição entre as mesmas e regiões mais quentes e secas foram as que apresentaram maior aumento relativo. A região da bacia Amazônica apresentou um aumento aproximado de 5% com aumento progressivo no sentido do ecótono e em regiões do cerrado. Quando olhamos separadamente para os diferentes compartimentos temos aumento médio de 15,94%, 14,482% e 11.81% para folhas, raízes finas e tecidos lenhosos, respectivamente.

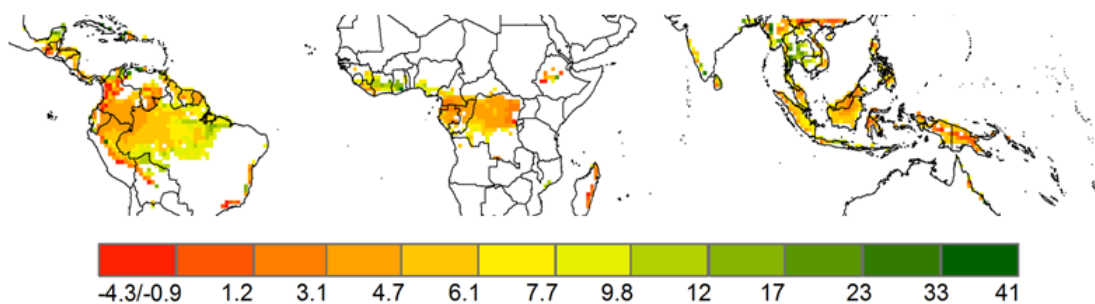


Figura 20. Padrão espacial da diferença (em %) entre a biomassa simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão final de 500 PLS amostrados com concentração atmosférica de CO₂ a 600 ppmv e a 396 ppmv.

4.6.7-Atributos funcionais

A Figura 21 mostra os histogramas de distribuição dos valores dos atributos funcionais calculados através das CWM para o CO₂ em contrações atmosféricas controle e a 600 ppmv. As 10 rodadas foram integradas por célula de grade a partir de média aritmética.

É possível observar que alguns atributos funcionais foram mais afetados pelo aumento do CO₂. Os valores das médias, desvios padrões, máximos e mínimos para os atributos funcionais com CO₂ a 396 ppmv e a 600 ppmv aparecem sumarizados na Tabela 4.

O atributo relacionado à alocação para folhas (Figura 21a) mostrou uma redução na sua média associado ao aumento da concentração atmosférica de CO₂: de 24,42 ($\pm 0,2$) passou para 24,1 ($\pm 0,2$) %. Esta mudança é equivalente a -0,32% na alocação para este compartimento, tendo como diferença média 1,32% entre o valor com CO₂ a níveis naturais e com o CO₂ elevado. O padrão de distribuição de valores foi mantido embora a curva tenha se deslocado para a esquerda (maior ocorrência de valores menores). A amplitude de valores se modificou mostrando menores valores mínimos e menores valores máximos. A média (\pm SD) da alocação para tecidos lenhosos (Figura 21b) praticamente não se modificou com o acréscimo de CO₂: 50,6 ($\pm 0,6$) para o controle e 50,7 ($\pm 0,6$) para o CO₂ elevado, uma modificação de 0,2%, que equivale a um aumento de 0,1% na alocação para este compartimento. A amplitude dos valores bem como o formato da curva quase não sofreram alterações, embora tenha havido pequeno deslocamento da curva para direita. Para o atributo funcional que indica a proporção da

NPP alocada para raízes finas (Figura 21c) houve um aumento da média (\pm SD) de 24,9 (\pm 0,7) com CO₂ a níveis naturais para 25,2 (\pm 0,7) com elevação da concentração. Este aumento é da ordem de 0,9% que equivale a 0,22% a mais de alocação. O formato da distribuição dos valores se manteve, embora a curva tenha se deslocado para a direita (indicando maior frequência de valores mais altos) e a amplitude de valores observados tenha se modificado (amplitude maior) com aumento no valor máximo e no valor mínimo.

Tabela 4. Valores dos atributos funcionais para as florestas tropicais calculados através de CWM (*community weighted means*) pelo modelo CAETÊ em sua versão final com 500 PLS amostrados com concentração atmosférica de CO₂ a 396 ppmv (nCO₂) e a 600 ppmv (eCO₂).

atributo funcional	nCO ₂				eCO ₂			
	média	SD	máximo	mínimo	média	SD	máximo	mínimo
τ_{folhas}	4,42	0,12	5,31	4,31	4,34	0,11	5,32	4,24
$\tau_{lenhosos}$	52,93	0,73	62,9	48,15	52,84	0,55	61,93	48,5
$\tau_{lenhosos}$	4,39	0,14	5,2	4,24	4,25	0,14	5,29	4,12
α_{folhas}	24,42	0,2	26,54	23,6	24,1	0,2	26,3	23,04
$\alpha_{lenhosos}$	50,59	0,6	51,11	46,58	50,7	0,6	51,2	45,91
α_{rfinas}	24,97	0,7	29,06	24,13	25,2	0,7	30,8	24,27

g_1 : sensibilidade da condutância à assimilação do carbono (Kpa^{0.5}); V_{cmax} : taxa máxima de carboxilação da Rubisco (molCO₂m⁻²s⁻¹); α : porcentagem de alocação da NPP para cada compartimento (%); τ : tempo de permanência do carbono em cada compartimento (anos; $\tau_{lenhosos}$: tecidos lenhosos acima do solo; τ_{rfinas} : raízes finas).

O acréscimo da concentração de CO₂ levou a uma redução na média dos valores do atributo funcional que caracteriza o tempo de residência do carbono das folhas (Figura 21d): de 4,421 (\pm 0,12) anos para 4,343 (\pm 0,11) anos. Esta redução é da ordem de 1,8%, equivalendo a uma diminuição de 28,6 dias no tempo de residência deste compartimento. A curva de distribuição dos dados não se alterou embora a mesma tenha se deslocado para a esquerda além de um aumento da amplitude de valores no sentido de menores valores mínimos. A média do tempo de residência do carbono nos tecidos lenhosos acima do solo (Figura 21e) não se modificou significativamente, embora tenha havido uma diminuição no SD refletido pela diminuição da amplitude de valores. A média (\pm SD) com a concentração de CO₂ controle foi de 52,93 (\pm 0,73) anos e a média com CO₂ elevado foi de 52,84 (\pm 0,55) anos, uma mudança de 0,16% que se traduz em uma redução de 31,26 dias no tempo de residência. O padrão de distribuição dos dados não se modificou. Para o atributo funcional que demonstra o tempo de residência do carbono nas raízes finas

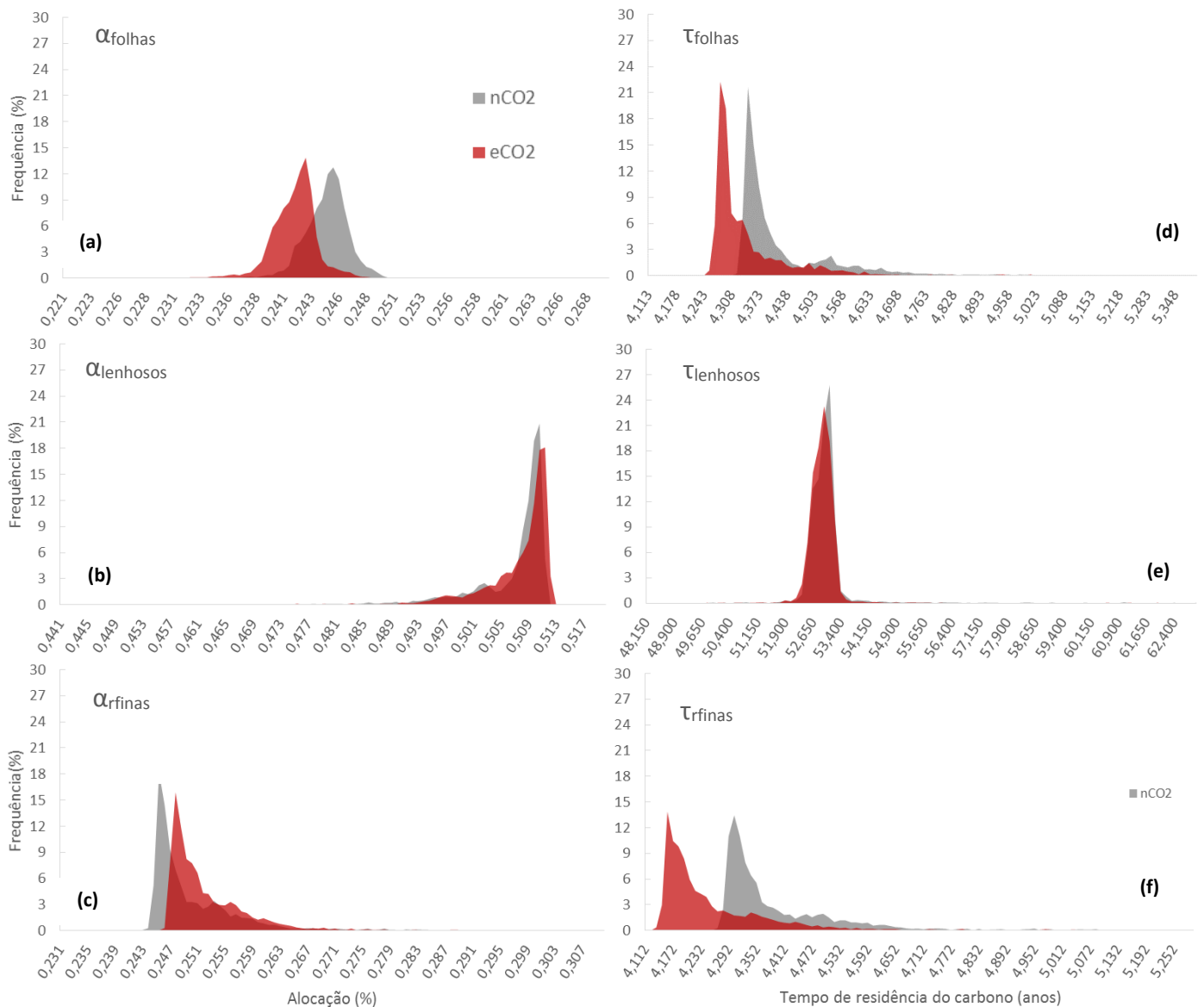


Figura 21. Histogramas dos valores dos atributos funcionais (alocação e tempo de residência do carbono para folhas, tecidos lenhosos acima do solo e raízes finas) obtidos através de CWM (*community weighted means*) para a versão final do modelo CAETÊ com 500 PLS (estratégias de vida de plantas) aleatoriamente amostrados com concentração atmosférica de CO₂ a níveis naturais (nCO₂: 363 ppmv) e com acréscimo de CO₂ (eCO₂:600 ppmv). α : porcentagem de alocação da NPP para cada compartimento; τ : tempo de permanência do carbono em cada compartimento; lenhosos: tecidos lenhosos acima do solo; rfinas: raízes finas

(Figura 21f) houve um aumento na amplitude dos valores observados e uma redução na média com o acréscimo de CO₂. A média (\pm SD) passou de 4,39 (\pm 0,14) para 4,25 (\pm 0,14) anos, ou seja, diminuição de 48,74 dias no tempo de residência, uma mudança da ordem de 3,04%. Em relação ao padrão de distribuição dos dados houve um deslocamento da curva para a esquerda, mostrando o aumento na frequência de valores menores.

O incremento atmosférico de CO₂ teve efeitos diferenciados nos atributos funcionais ao longo das florestas tropicais (Figuras 22 e 23). Para as folhas (Figura 22a), houve uma diminuição geral desta variável, embora este decréscimo tenha se dado se dado principalmente nas regiões de transição das florestas úmidas para regiões mais quentes e secas. Para o atributo funcional relativo à alocação de carbono para as raízes finas (Figura 22b) nota-se um aumento principalmente nas regiões úmidas com florestas sempre-verdes tais como amazonia, florestas tropicais africanas e do sudeste asiático. Em algumas regiões da bacia amazônica que possuem clima mais seco, houve diminuição ou não houve mudança. A alocação para tecidos lenhosos (Figura 22c) apresentou pouco ou nenhum aumento nas regiões florestais. A região de ecótono entre a florestas úmidas e florestas estacionais mostrou pequeno aumento desta variável.

O aumento da concentração atmosférica de CO₂ levou a uma diminuição generalizada no tempo de residência do carbono das folhas (Figura 23a) nas florestas tropicais principalmente nas regiões de transição. Para o atributo funcional relacionado ao tempo de residência do carbono nas raízes finas (Figura 23b), da mesma forma que para as folhas, houve uma diminuição em praticamente todas as localidades das florestas tropicais com o aumento da concentração de CO₂. As florestas tropicais africanas apresentaram diminuição no tempo de residência do carbono relativamente menor quando compara a outras florestas tropicais.

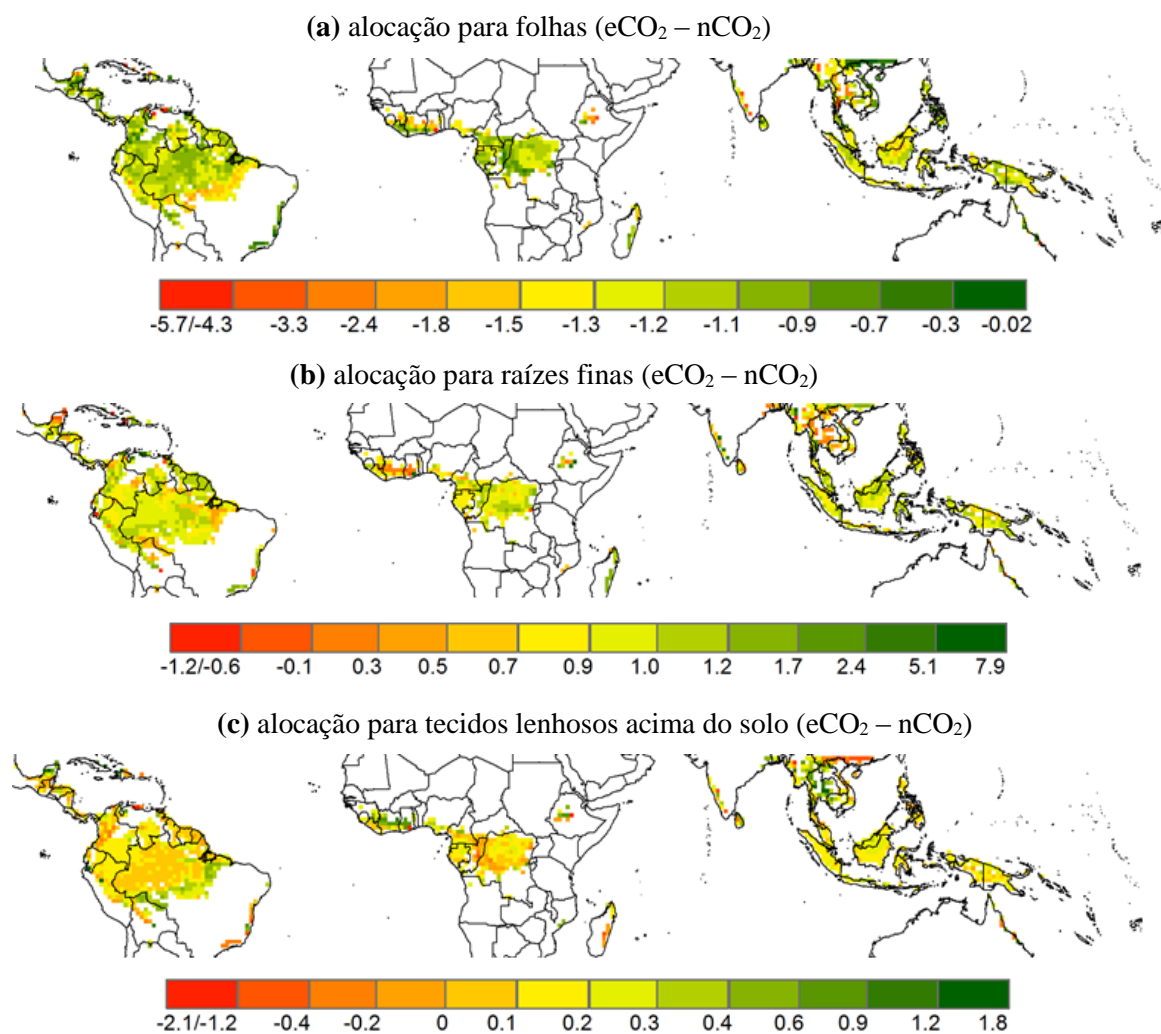


Figura 22. Padrão espacial da mudança (%) dos atributos funcionais relacionados à alocação de carbono causado por um aumento na concentração atmosférica de CO_2 simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão final com 500 PLS amostrados aleatoriamente. nCO_2 : concentração atmosférica de CO_2 a níveis naturais (396 ppmv). eCO_2 : concentração atmosférica de CO_2 elevada (600 ppmv)

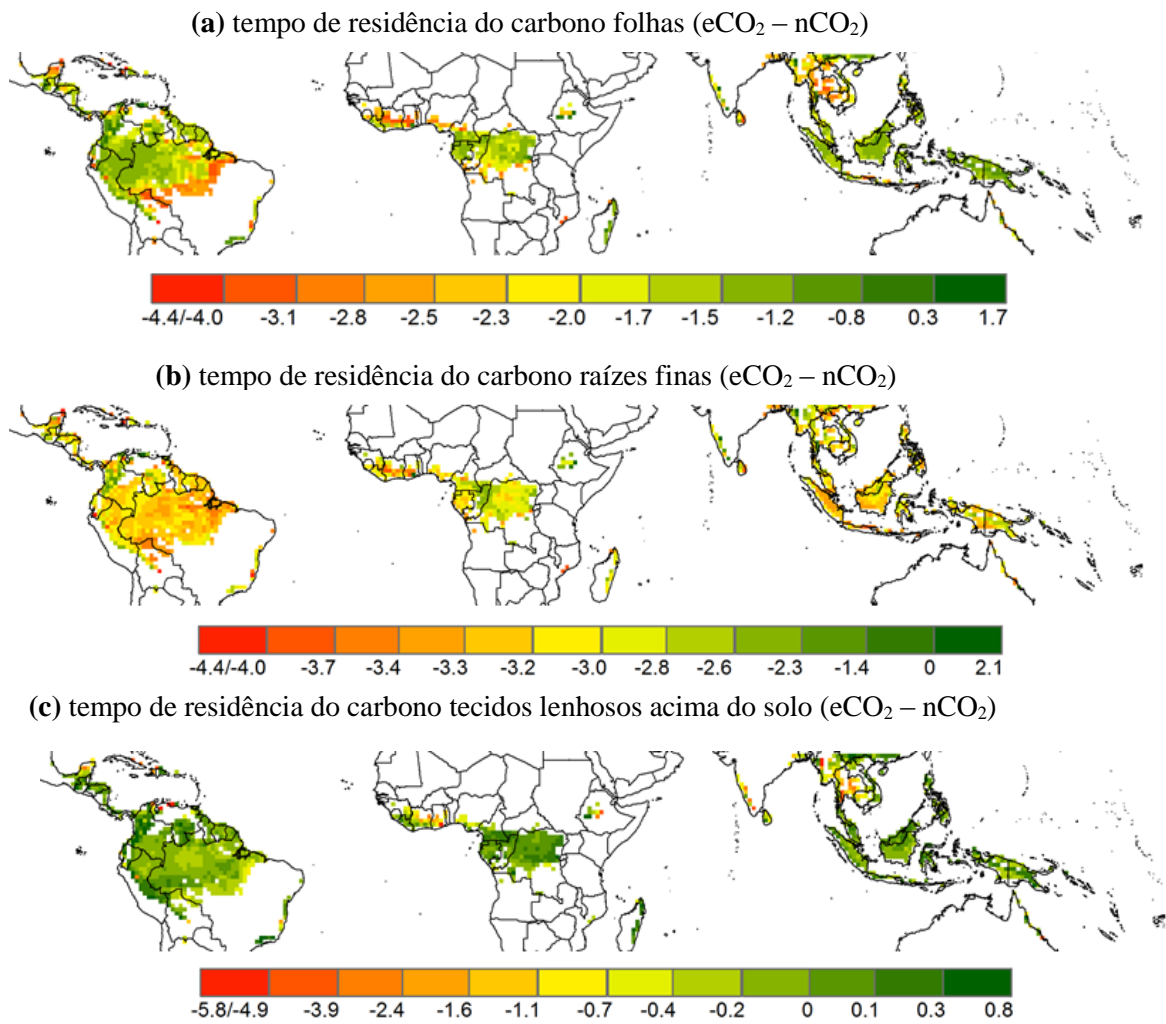


Figura 23. Padrão espacial da mudança (%) dos atributos funcionais relacionados tempo de residência do carbono do carbono causado por um aumento na concentração atmosférica de CO_2 simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão final com 500 PLS amostrados aleatoriamente. nCO_2 : concentração atmosférica de CO_2 a níveis naturais (396 ppmv). eCO_2 : concentração atmosférica de CO_2 elevada (600 ppmv)

O tempo de residência do carbono nos tecidos lenhosos (Figura 23c) praticamente não sofreu alteração ou aumentou com o CO₂ elevado. A região da bacia amazônica apresentou diferentes comportamentos dependendo da região: nenhuma ou ligeira diminuição na região central, aumento na região andina e em alguns pontos ao norte da bacia. As florestas tropicais africanas e do sudeste asiático mostraram aumento relativo maior do que a florestas amazônica. Localidades de transição entre regiões mais secas e mais úmidas mostraram diminuição mais expressiva nesse atributo funcional.

4.6.3- Diversidade funcional

Por quase toda a extensão da região tropical o aumento da concentração atmosférica de CO₂ levou a uma diminuição na diversidade funcional simulada pelo modelo CAETÊ (Figura 24). Esta diminuição é numa magnitude de 8,86%. As regiões que apresentaram menor diminuição relativa se caracterizam por climas mais quentes e secos, com baixa produtividade primária líquida e bruta a níveis naturais de CO₂. As regiões que apresentaram maior diminuição da diversidade funcional se caracterizam por ser, em geral, regiões de alta diversidade, alta produtividade e altos valores de biomassa.

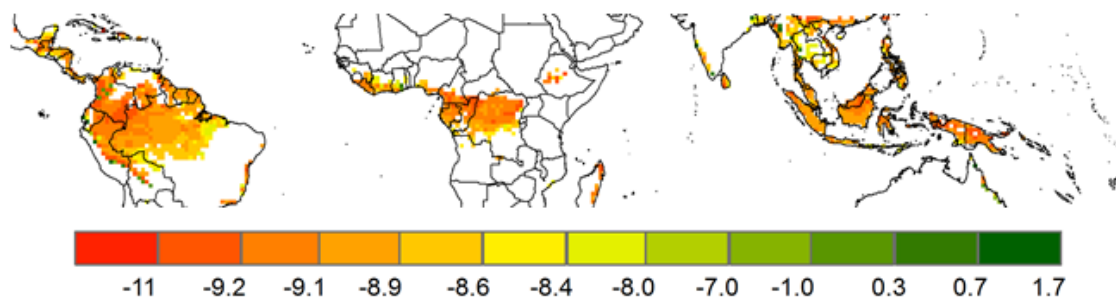


Figura 24. Padrão espacial da diferença (em %) entre a diversidade funcional simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão final de 500 PLS amostrados com concentração atmosférica de CO₂ a 600 ppmv e a 396 ppmv.

A figura 25 mostra a mudança na curva de ocorrência da diversidade funcional associada ao incremento atmosférico de CO₂. É possível observar um deslocamento da curva para esquerda mostrando a redução na diversidade funcional além de o aumento no pico na região de maior frequência dos dados indicando que as maiores frequências de sobrevivência se concentrou em determinadas células de grade.

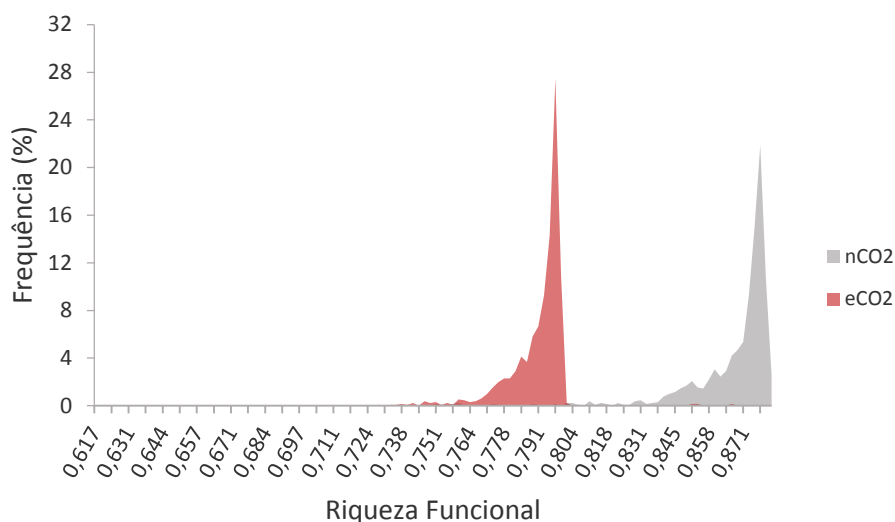


Figura 25. Frequência de ocorrência da riqueza funcional para florestas tropicais simulada pelo modelo CAETÊ em sua versão final de 500 PLS amostrados em duas concentração atmosféricas de CO₂: concentração controle (nCO₂: 396 ppmv) e concentração elevada (eCO₂: 600 ppmv)

5. DISCUSSÃO

5.1- A utilização de uma abordagem de modelagem *trait-based* ao invés de uma abordagem que utilize PFTs melhora o desempenho do modelo?

De maneira geral, podemos notar que para a NPP (Figura 7) os modelos CAETÊ em sua versão beta e final e os outros modelos do CMIP5 utilizados para comparação conseguem representar valores de média comparáveis a valores reportados na literatura. O mesmo ocorre para GPP: tanto a versão final (4,71 kgCm⁻²ano⁻¹) quanto a versão beta (3,61 kgCm⁻²ano⁻¹) simularam valores parecidos com a média reportada por Malhi (2012; entre 3 e 4 kgCm⁻²ano⁻¹). Entretanto, para a biomassa o valor médio simulado pelo CAETÊ em sua versão beta e pelos outros modelos considerados é subestimada quando comparados a valores encontrados na literatura (Figura 3), enquanto a versão final superestima o valor médio para esta variável. Entretanto, a versão beta do modelo CAETÊ não conseguiu representar de maneira satisfatória os padrões espaciais observados das

variáveis em questão, enquanto a inclusão da variabilidade (versão final) melhorou tal representação, apesar de ainda demonstrar falhas.

Estes resultados sugerem que modelos com parâmetros espacialmente homogêneos ou fixos (que se utilizam dos PFTs para caracterizar a vegetação) são capazes de produzir médias de produtividade que são similares a dados observados, apesar de falharem na representação de padrões espaciais. O mesmo resultado foi obtido por Castanho e colaboradores (2013). Os autores argumentam que a capacidade dos modelos que não incluem a diversidade de plantas em produzir valores médios de produtividade coerentes pode ser devido a compensação de erros.

A melhora da versão final em representar os padrões espaciais (Figuras 11, 8 e 5) está altamente relacionada à inclusão da variabilidade nesta versão, já que permite que, através do filtro ambiental, diferentes estratégias de vida de planta ocupem diferentes espaços ao longo das florestas tropicais, incorporando desta forma, a variabilidade de atributos funcionais observados na natureza. Esta ocupação diferenciada não é possível para a versão beta, visto que a mesma considera apenas 12 tipos diferentes de plantas para a região. No entanto, tal variabilidade ainda não é plenamente satisfatória, o que pode se dever ao fato do modelo CAETÊ ainda não possuir um módulo que represente a competição de maneira mecanística (ver seção 5.3 para maiores discussões). Além do mais, apesar da abordagem utilizada (*habitat filtering*) para distribuição das diferentes combinações de atributos funcionais ser amplamente utilizada em outros estudos de modelagem (VERHEIJEN et al., 2015; PAVLICK et al., 2013; KRAFT et al., 2015) é necessário a mesma inclua a disponibilidade de nutrientes e regimes de distúrbio para distribuições espaciais coerentes, os quais ainda não estão presentes no modelo CAETÊ.

Além disso, apesar melhora na representação dos padrões espaciais com a inclusão da variabilidade dos atributos funcionais na versão final, ainda é possível observar incompatibilidade entre os dados observados e/ou estimados e os simulados em algumas localidades nesta versão do modelo (Figuras 6, 9 e 12). Tais discrepâncias podem surgir a partir de algumas condições. Primeiro, é importante lembrar que os dados utilizados para comparação dos padrões espaciais das variáveis consideradas (NPP, GPP e biomassa) são mapas de vegetação atual, que consideram, portanto, os impactos das mudanças no uso da terra e de outras ações antrópicas na vegetação, enquanto o modelo CAETÊ simula vegetação pontencial, sem considerar tais impactos.

Segundo, para NPP e GPP os dados foram comparados aos dados de satélite gerados pelo MODIS, que possuem conhecidas problemáticas em seus dados (ver seção 3.5). Por exemplo, a versão final do modelo parece superestimar os valores de NPP e GPP para a região central da Bacia Amazônica. Porém, um estudo realizado pelo projeto BigFoot (TURNER et al., 2006), que avalia a capacidade das estimativas do MODIS em representar dados observados medidos em natureza, demonstrou que o MODIS subestima a NPP para a região de Tapajós-PA em aproximadamente 35%. Além disso, quando comparamos a simulação do CAETÊ desta região com medidas diretas observadas, a preditabilidade do modelo torna-se alta, o que corrobora com a indicativa de que os dados gerados por imagem de satélite podem não capturar bem a produtividade desta região.

Embora o modelo CAETÊ consiga representar certa variação na NPP na bacia amazônica no sentido oeste-leste (sendo oeste a região de maior produtividade; Figura 5), a mesma não é tão expressiva como relatado na literatura (MALHI et al., 2004; QUESADA et al., 2012). Esse gradiente de NPP observado na natureza é geralmente atribuído a diferentes propriedades do solo tais como físicas e químicas (e.g. disponibilidade de nutrientes) entre as regiões oeste e leste (QUESADA et al., 2012). O modelo CAETÊ não considera, até o presente momento, diferentes tipos de solo nem o ciclo de nutrientes como o fósforo e o nitrogênio, o que poderia estar dificultando a representação deste gradiente.

Quando comparado aos padrões espaciais de biomassa reportados por Saatchi e colaboradores (2011; Figura 12) o modelo CAETÊ em sua versão final superestima a biomassa em praticamente todas as células de grade consideradas. A alta estimativa desta versão do CAETÊ está ligada a alguns fatores. Primeiro, foi utilizada uma abordagem alternativa para representar os benefícios associados à alocação dos tecidos lenhosos: 5% dos indivíduos que possuem maior biomassa relativa nos tecidos lenhosos são capazes de captar mais luz do que outros. Segundo, por utilizar a abordagem *biomass-ratio* para ocupação da célula de grade, os indivíduos com maior biomassa ocupam a maior parte da mesma e determinam os padrões dos fluxos biogeoquímicos. Terceiro, por não representar os processos competitivos entre os indivíduos nem os custos associados a possuir maior biomassa nos tecidos lenhosos, o único custo que está sendo associado a esse compartimento é o de respiração, entretanto pela maior parte da biomassa desse compartimento ser morta, apenas 5% dela respira, gerando maiores benefícios para este compartimento do que custos. Esses três fatores em conjunto acabam por favorecer

indivíduos que alocam a maior parte da NPP para tecidos lenhosos (50%) e que possuem tempos de residência do carbono mais alto para os compartimentos, principalmente para o compartimento dos tecidos lenhosos (54 anos), e conseqüentemente, acaba por gerar valores mais altos de alocação, de tempo de residência do carbono e por fim, de biomassa.

Entretanto, Houghton e colaboradores (2011) e Luo e colaboradores (2012) ressaltam que existem muitas dúvidas em relação às estimativas de biomassa publicadas. A medição direta em *plots* traz um grau maior de confiabilidade (se o desenho amostral for bem delineado), entretanto extrapolar esses valores para grandes escalas se torna de grande dificuldade (AVITABILE et al., 2016). Já dados de satélite que conseguem estimativas para regiões de maiores escalas também trazem muitas inconsistências devido ao processamento de imagens (HOUGHTON et al., 2001). Além disso, Verheijen et al. (2013) reforçam ainda que para áreas de maior biomassa (como é o caso da floresta amazônica, por exemplo), a incerteza nas estimativas do mapa de referência (SAATCHI et al., 2011) são grandes, variando entre 25 a 50%, o que pode significar que as diferenças encontradas entre o CAETÊ e este mapa podem ser menores, na realidade.

É reportado por literatura diversa que o gradiente de biomassa (leste-oeste) observado na bacia seja negativamente correlacionado com o gradiente de produtividade (oeste-leste) observado na mesma, de modo que regiões mais produtivas apresentem menor biomassa (QUESADA et al., 2012; CASTANHO et al., 2013). Este padrão, entretanto, não é simulado pelo modelo CAETÊ (e por nenhum outro modelo de vegetação atualmente; CASTANHO et al., 2013). Em um estudo realizado por Negrón-Juarez e colaboradores (2015) que avaliou a capacidade dos modelos do projeto CMIP5 em representar os padrões de produtividade e de biomassa em florestas tropicais verificou que tais modelos foram consistentes em prever maior produtividade no oeste amazônico mas não conseguiram representar o padrão inverso de biomassa, assim como o modelo CAETÊ. Os autores sugerem que a má representação dos processos de alocação e tempo de residência do carbono conjuntamente com mecanismos imprecisos de mortalidade tem grande impacto nas estimativas de biomassa. Em estudo para avaliar a capacidade de 3 modelos de vegetação em representar a biomassa da bacia amazônica Castanho e colaboradores (2015) encontraram que, em acordo com estudos anteriores, nenhum modelo foi capaz de reproduzir os gradientes espaciais de biomassa e produtividade ao longo da Amazônia. Segundo os autores esta falha pode surgir por falta de deficiências estruturais dos modelos, incluindo a falta de ciclo de nutrientes, com principal foco para

o fósforo, visto que o mesmo é um fator determinante na estrutura e produtividade da floresta amazônica, bem como a falta de um tratamento mecanístico para o tempo de residência do carbono e descrições simplistas da alocação do carbono. Desta forma, um avanço na representação dos padrões de biomassa poderia ser adquirido através da inclusão do ciclo de nutrientes bem como de uma abordagem mecanística que relacione o tempo de residência do carbono à heterogeneidade ambiental.

Outro resultado importante relacionado aos fluxos biogeoquímicos foi obtido pelo teste de sensibilidade do modelo CAETÊ ao número de PLS amostrados na versão final (Figura 4). Este teste mostrou aumento e estabilização nos valores dos fluxos biogeoquímicos bem como diminuição dos desvios padrões à medida número de PLS amostrados aumenta. O mesmo resultado foi observado em Pavlick e colaboradores (2013). Esses resultados são condizentes com a teoria de que a diversidade funcional determina a relação entre biodiversidade e o funcionamento do ecossistema (ZHU et al, 2016) no sentido de aumentar a captação de recursos, produtividade e produção de biomassa entre outros em ambientes mais diversos (CARDINALE ET AL. 2012; ZHU ET AL. 2016; ROSCHER ET AL. 2012). Experimentos na natureza também mostraram essa relação (e.g. ZHU ET AL. 2016; ROSCHER ET AL. 2012; TILMAN ET AL. 1997). Especificamente para o modelo CAETÊ, uma possível explicação para o aumento no valor dos fluxos biogeoquímicos com maior amostragem de PLS é o fato dos fluxos biogeoquímicos serem determinados pelas estratégias que possuem maior biomassa, devido ao escalonamento através da abordagem *biomass-ratio* bem como o fato da captação de luz diferencial também ser determinada pela quantidade de biomassa, o que favorece combinações de atributos que maximizam a produtividade e a alta produção de biomassa. É possível observar este favorecimento através dos *boxplot* (Figura 14 e 15), que mostram a convergência (com o aumento no número de PLS) na direção dos atributos que parecem maximizar a produtividade e a alta produção de biomassa nos tecidos lenhosos acima do solo (alta alocação e altos tempos de residência do carbono).

Já a tendência à estabilização pode ser explicada pela melhor capacidade de representar a diversidade funcional quando comparado ao número total de todas as possibilidades geradas pelas combinações dos atributos. No entanto, por conta de quando a amostragem de PLS é igual a 200 ter havido uma pequena redução no valor de NPP e GPP simulados, sugere-se a necessidade de aumentar o número de estratégias amostradas para verificar se um número maior do que 500 PLS é necessário para uma ainda mais

efetiva estabilização dos fluxos biogeoquímicos. Além disso, verificamos também uma diminuição no desvio padrão com o aumento do número de estratégias tanto para GPP como para NPP, o que pode ser explicado pela melhor representatividade de todas as possibilidades geradas e também da convergência das dos atributos funcionais verificado nos *boxplots*.

Assim, a associação dos resultados do aumento dos valores dos fluxos, estabilização, da diminuição dos desvios padrões e melhoria da representação dos padrões espaciais do valor dos fluxos biogeoquímicos demonstra que utilizar uma abordagem se valha de baixa diversidade ou de poucos PFTs pode representar os fluxos biogeoquímicos das comunidades de forma menos fidedigna.

5.2- O modelo CAETÊ e a representação dos atributos funcionais

Os atributos funcionais utilização no modelo CAETÊ que representam os processos de alocação e tempo de residência do carbono não são facilmente mensuráveis em campo, limitando assim a avaliação empírica dos mesmos (PAVLICK et al., 2013). No entanto, através da literatura disponível, foi possível observar que o modelo CAETÊ em sua versão final consegue representar de maneira coerente valores para os atributos funcionais considerados. Entretanto, o CAETÊ superestima a alocação (51%) para os troncos em detrimento dos outros compartimentos quando comparado a valores observados: 39% (MALHI, DOUGHTY & GALBRAITH, 2011) e 21,3% (ARAGÃO et al., 2009). O favorecimento de estratégias que alocam maior porcentagem da NPP para tecidos lenhosos está ligada ao *trade-off* entre a captação de luz e a biomassa nos tecidos lenhosos, no qual os indivíduos com maior biomassa nesse compartimento captam relativamente mais luz. Esta abordagem foi escolhida pois o modelo CAETÊ ainda não simula o processo competitivo entre as plantas de dossel e as de sub-bosque. Além disso, levando em conta as regras de ocupação da biomassa e o fato de que tecidos lenhosos compõe a maior parte da biomassa, o favorecimento de indivíduos que alocam mais para este compartimento é ainda maior. Em concordância com os dados observados, a alocação para folhas foi a que apresentou menor variabilidade, sendo mais conservativa, o que sugere que o *trade-off* dominante de alocação entre os compartimentos é entre as raízes finas e tecidos lenhosos (MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011; JIMÉNEZ et al., 2014).

O tempo de residência dos tecidos lenhosos simulado pelo modelo CAETÊ (53 anos) é equivalente com a literatura: 40 anos (MALHI et al., 2009a) e 55 anos (MALHI et al., 2009b). No entanto, este atributo é superestimado para os outros compartimentos 4,4 anos para folhas e 4,4 anos para raízes finas *versus* 1 ano para folhas (CHAVE et al., 2010) e 1,5 anos para raízes finas (JIMÉNEZ et al., 2009). Essa superestimativa deve-se ao fato de que a alocação é subestimada nas folhas e raízes finas principalmente pelo favorecimento da alocação para tecidos lenhosos, portanto, combinações de atributos com altos tempos de residência para estes compartimentos são favorecidos pois a biomassa resultante torna-se maior para estes compartimentos e reflete-se nos *trade-offs* associados à captação de luz e de água, bem como na ocupação das células de grade.

Deste modo, uma avanço na capacidade do modelo CAETÊ em representar tais atributos seria adquirido se mecanismos (e.g. processo competitivo, limitação hidráulica) fossem incluídos no modelo de modo a diminuir o favorecimento de estratégias com altas porcentagens de alocação para o compartimento de tecidos lenhosos bem como menores tempos de residência do carbono para estes compartimentos.

É importante notar também que a quantidade de PLS amostrados teve forte influência atributos funcionais resultantes. os *boxplots* das figuras 14 e 15 mostram que o aumento da amostragem de estratégias de vida de plantas (PLS) a partir de todas as combinações possíveis dos atributos modifica as médias, os desvios padrões dos valores dos atributos calculados a partir de CWMs, bem como o intervalo de valores de ocorrência dos atributos. Foi observada forte convergência nos valores dos atributos e diminuição dos desvios padrões a medida que o número de PLS amostrados aumentou, que foi acompanhado por uma convergência similar nos padrões biogeoquímicos simulados. Quando olhamos para os padrões obtidos quando a amostragem de PLS é igual a 50 e a 100 observamos valores médios bastante distintos entre uma rodada e outra, bem como altos desvios padrões, isto pode demonstrar que esses valores de amostragem são insuficientes para representar toda a possibilidade de combinações dos atributos.

O fato de ter havido um aumento da NPP e da GPP com o aumento do número de PLS, a convergência das medianas, a diminuição dos desvios padrões e a diminuição do intervalo de valores inicializados mostra que o filtro ambiental utilizado parece selecionar a combinação de atributos que otimizam a assimilação e a produtividade. O fato de não terem surgido estratégias com combinações de valores de atributos muito extremas

sugere que o modelo consegue aplicar um filtro ambiental coerente nas mesmas e que os *tradeoffs* têm um papel importante em limitar a ocorrência de valores dos atributos.

Estes resultados demonstram a importância de utilizar um número suficiente de estratégias de vida de plantas para representação da variabilidade dos atributos funcionais e dos próprios fluxos biogeoquímicos.

5.3- O modelo CAETÊ e a representação da diversidade funcional

Os resultados associados aos padrões de diversidade funcional (Figura 16) mostram que o modelo CAETÊ superestima os valores desta variável (agrande maioria das células de grade apresenta sobrevivência superior a 80%). Além de não conseguir simular, por ora, padrões espaciais variáveis – embora não tenhamos comparado os resultados propriamente com mapas de diversidade funcional de plantas, inexistentes na literatura. Entretanto, o modelo CAETÊ é capaz de captar certa variação espacial na diversidade em ambientes com menores totais de precipitação e com maiores temperaturas como é o caso dos locais de transição, provavelmente por conta do filtro ambiental aplicado.

Este resultado sugere que o mecanismo utilizado pelo CAETÊ para determinar se uma estratégia de vida de planta sobrevive ou não (biomassa concomitante nas folhas e raízes finas maior que 1^{-12} kgCm^2) seja excessivamente permissivo. O fato de utilizarmos as regras de ocupação da célula de grade associadas à *biomass-ratio* favorece estratégias com combinações de atributos funcionais que apresentam altos índices de biomassa, diminuindo assim a mortalidade e a capacidade do modelo em representar variações na sobrevivência. Desta forma, para captar padrões de sobrevivência mais fidedigno será necessário que nas próximas versões do modelo a sobrevivência dos PLS seja determinada por valores mais altos de biomassa nos compartimentos de raízes finas e folhas.

Além disso, outros fatores podem estar minando a nossa capacidade de representar padrões coerentes de diversidade funcional. Um dos fatores é o fato do modelo não simular o processo competitivo de forma mecânica, visto que a montagem das comunidades na natureza é determinada não só pelos fatores abióticos, mas também por interações bióticas. Não existe, por exemplo, diferença na altura das estratégias de vida nem processos de distúrbios que atuam diferentemente entre as diversas estratégias. Através de um esquema de competição mais explícitos as estratégias iriam interagir e à

medida que uma estratégia cresce mais que seu competidor, por exemplo, o primeiro teria preferência no acesso à luz, reduzindo a quantidade de luz disponível para outras estratégias. A utilização diferencial de água que levasse a depleção deste recurso também levaria à sobrevivência diferencial. Estes processos competitivos reduziriam o número de estratégias sobreviventes, melhorando os padrões espaciais de diversidade funcional.

Apesar das vantagens inegáveis de representar o processo competitivo em um modelo de vegetação, o modelo CAETÊ, por ora, não poderia ter este processo mecanisticamente implementado por conta de algumas limitações. Para representar o processo competitivo é necessário que um modelo de vegetação simule ciclo de nutrientes, dinâmica populacional (e.g. estágios sucessionais) e história de vida (e.g. estágios de desenvolvimento), além a necessidade do modelo ser dinâmico. O CAETÊ não representa nenhum destes processos até o momento. Desta maneira, utilizar o filtro ambiental apesar de suas limitações parece uma boa alternativa.

Apesar de não conseguirmos representar os padrões espaciais de distribuição, é possível verificar, em um gráfico de frequência de ocorrência (Figura B5) que o modelo CAETÊ ainda consegue representar diferentes taxas de sobrevivência, embora sua curva esteja altamente deslocada para altos níveis de sobrevivência. De modo que, através da inclusão de mecanismos bióticos de interação o modelo poderia produzir curvas de frequência de ocorrência mais fidedignas.

Apesar desta limitação do modelo, ainda assim conseguimos produzir padrões biogeoquímicos (GPP, NPP e biomassa) coerentes, o que sugere que as estratégias predominantes na célula de grade (ou seja, as que apresentam maior biomassa relativa) determinam os padrões dessas variáveis. Além disso, o modelo CAETÊ abre precedentes para que a partir de melhorias futuras a questão da diversidade funcional e suas interações com as mudanças ambientais globais seja explorada de maneira mais profunda.

5.4- O aumento da concentração de CO₂ e seus efeitos nos fluxos biogeoquímicos e atributos funcionais

5.4.1- Fluxos biogeoquímicos e estoque de carbono

O aumento da concentração de CO₂ levou a um estímulo, como previsto, da produtividade primária bruta (GPP) e da produtividade primária líquida (NPP). O incremento foi da ordem de 13,49% e 14,21% para GPP e NPP (Figura B2). A literatura reporta diferentes magnitudes de estímulo de produtividade. Por exemplo, Norby e Zak

(2011) observaram aumento médio de 23% na NPP em florestas temperadas através de experimentos FACE, já um experimento deste tipo realizado em floresta australiana de baixa diversidade, o EucFACE (ELLSWORTH et al., 2017) observou incremento de 19% na assimilação foliar mas que não se manifestou em aumento da produtividade propriamente dita. Estudos de modelagem encontraram estímulo global de 18% e 17% na NPP (PAVLICK et al., 2013; FUNG et al., 2005, respectivamente). Hickler e colaboradores (2008), que extrapolaram os resultados do efeito do aumento do CO₂ de florestas temperadas para tropicais obtiveram como resultado aumento de 35% na NPP das mesmas.

Desta forma, de modo geral, o modelo CAETÊ simulou incremento médio da NPP e da GPP menor do que o reportado por dados observacionais e de modelagem. Este resultado provavelmente deve-se principalmente ao fato de que o aumento da concentração de CO₂ modificou os padrões dos atributos funcionais (e.g. diminuição da alocação para folhas), que serão discutidos abaixo, bem como diminuiu a diversidade funcional nestes ecossistemas. Além disso, é importante lembrar que este estímulo de produtividade e da fotossíntese pode não se sustentar por longos períodos de tempo ou pode ser limitado pela disponibilidade de nutrientes (NORBY; ZAK, 2011), sendo que tais fatores não podem ser, até o momento, analisados pelo modelo CAETÊ. Isto pois apesar da disponibilidade de nutrientes ser um importante determinante nas respostas dos ecossistemas tropicais ao aumento da concentração atmosférica de CO₂, já que é passível de afetar a alocação de carbono e a taxa de crescimento das plantas (KÖRNER, 2009), a formulação atual do modelo CAETÊ não considera, por ora, o ciclo de nutrientes, mas permite que tais considerações sejam incluídas futuramente. O modelo CAETÊ também é, por ora, um modelo estacionário, de modo que estes os efeitos do CO₂ elevado não podem ser analisados ao longo do tempo.

Apesar do observado estímulo geral de produtividade nas florestas tropicais é interessante notar que algumas regiões apresentaram maior incremento relativo do que outras (Figura 17 e 18). Ao contrário do que esperávamos, não foram as regiões florestais que apresentaram o maior incremento percentual na NPP e na GPP mas sim as regiões que anteriormente eram menos produtivas e que apresentam condições climáticas mais secas. Este resultado nos mostra que outros fatores, não só o efeito direto no estímulo da fotossíntese a partir do aumento da concentração de CO₂ tem papel importante no efeito resultante como, por exemplo, a modificação na eficiência do uso da água (WUE; Figura

B1), na eficiência do uso do carbono (CUE; Figura 19) e nos padrões dos atributos funcionais (Figura 22 e 23).

A WUE, apesar de ter mostrado aumento generalizado (Figura B1) a partir do incremento de CO₂ foi mais estimulada em certas regiões do que em outras. Como esperado, o estímulo da WUE foi maior nas regiões com clima mais quente e seco e originalmente menos produtivas. Com algumas diferenças, o mesmo padrão de estímulo é notado para CUE (razão entre a NPP e a GPP; Figura 19): aumento generalizado mas aumento maior relativo nas regiões mais quentes e secas e anteriormente menos produtivas. É interessante notar, por exemplo, que o noroeste amazônico, a região da bacia que teve menor estímulo da NPP (Figura 18) foi também a que teve menor aumento relativo na WUE e que a região de transição entre a Amazônia e o cerrado brasileiro que teve alto incremento na NPP também apresentou aumento relativo maior na CUE (Figura 19).

Apesar do esperado aumento da CUE existe uma grande incerteza acerca de como a respiração será modificada pelo incremento de dióxido de carbono (MEDLYN et al, 2016). Para o CAETÊ, como já mencionado, é possível observar que locais com menor aumento (ou diminuição) da NPP (Figura 18) foram aqueles que também apresentaram menor eficiência no uso do carbono (Figura 19), e que concentram-se predominantemente em regiões florestais. Atribuímos isso ao fato de nossa parametrização de respiração ser altamente dependente da biomassa. Logo, regiões de florestas, que possuem maior biomassa relativa acabam tendo maiores taxas de respiração e, conseqüentemente, menor CUE ou diminuição com o aumento do CO₂. Apesar de áreas que mostraram maior incremento na CUE também terem apresentado maior incremento na biomassa (Figura 20), isso não foi suficiente para que a biomassa destas regiões superassem a biomassa presente nas florestas e conseqüentemente regiões não florestais foram as que apresentaram maior aumento relativo na CUE.

Outro fator que pode explicar os padrões observados nos fluxos biogeoquímicos é o fato dos mesmos serem altamente determinados pela biomassa das estratégias de planta predominantes na célula de grade. Nota-se que os locais que tiveram maior incremento relativo na biomassa (Figura 20) também apresentaram maior aumento relativo na GPP (Figura 17) e na NPP (Figura 18).

Uma das principais incertezas que permeiam os efeitos do aumento da concentração de CO₂ é se o estímulo da fotossíntese necessariamente levará a um aumento no incremento de carbono (BRIENEN et al., 2015). As florestas tem sido consideradas um significativo sumidouro de carbono, tanto globalmente quanto nos trópicos (CERNUSAK et al., 2013) e acumulam boa parte deste carbono em sua biomassa. Censos repetidos de *plots* de inventário florestal ao longo do tempo tem indicado que a biomassa tem aumentado em florestas tropicais (CERNUSAK et al., 2013). O modelo CAETÊ mostrou aumento médio de 5,27% na biomassa (Figura 20) associado ao incremento de CO₂, de modo que o sumidouro de carbono na região tropical foi aumentado, mas apenas em 1,76 kgCm⁻². Entretanto, o aumento da biomassa não foi da mesma magnitude que o aumento da NPP (14,21%), contrariando a revisão feita por De Kauwe et al. (2014) em que o incremento de biomassa associado ao CO₂ excedeu os efeitos do mesmo na NPP em florestas temperadas simuladas por diversos modelos.

Esta diferença na magnitude do estímulo da NPP e da biomassa pode ser explicada pois o compartimento da planta que mais contribui para a biomassa total (tecidos lenhosos acima do solo) foi o que mostrou menor aumento relativo de biomassa a partir do incremento atmosférico de CO₂. Este resultado pode ser explicado à luz dos padrões observados nas modificações associadas aos atributos funcionais de alocação e tempo de residência do carbono já que a alocação para tecidos de curta ou de longa duração tem impacto fundamental na biomassa resultante (resultados explorados na próxima seção). Este é um importante resultado quando pensamos nos possíveis *feedbacks* entre as mudanças ambientais e seus efeitos nos ecossistemas, já que embora a biomassa tenha se mantido e mantido a capacidade, portanto, das florestas tropicais em estocar carbono houve modificação nos atributos e na diversidade funcional.

5.3.2- Os efeitos do aumento da concentração de CO₂ nos atributos funcionais

De maneira resumida, o aumento da concentração atmosférica de CO₂ levou às seguintes modificações nos atributos funcionais (Figura 21; Tabela 4): maior alocação para raízes finas em detrimento da alocação para folhas e tecidos lenhosos acima do solo, e menores tempos de residência do carbono para folhas e raízes finas e manutenção para tecidos lenhosos acima do solo.

A resposta da alocação da NPP ao CO₂ elevado não é direta (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999) e pode resultar em diferentes padrões (DE KAUWE et al., 2014). Os dados disponíveis da reposta da razão entre o que é alocado para raízes e o que alocado para os

compartimentos acima do solo (folhas e tecidos lenhosos), também chamado de razão *root:shoot* (R:S), diante do incremento do CO₂ indica respostas variáveis (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999). Uma revisão encontrou que o R:S aumenta em 59.5% dos casos, permanece sem mudança em 3% e diminui em 37.5% (ROGERS et al. 1997). A maioria dos experimentos FACE realizados em florestas temperadas também observou um aumento na produção de raízes em detrimento à produção de tecidos lenhosos de longa duração (CERNUSAK et al., 2013; KÖRNER et al., 2005; NORBY et al., 2010). Em uma revisão feita por De Kawue e colaboradores (2014) acerca das respostas da alocação com o aumento do CO₂ calculadas pelos modelos de vegetação, verificou que a maioria dos modelos predizem uma redução na alocação de folhas, mas discordam para onde a NPP adicional é alocada. O modelo CAETÊ simulou alocação maior para raízes finas em detrimento da alocação para os outros compartimentos, aumentando assim a razão R:S, concordando com os resultados gerais de medições e modelagem acima apresentados. A maior alocação para raízes finas pode ser devido a maiores demandas hídricas devido ao estímulo fotossintético e de produtividade, mesmo que o aumento do CO₂ leve a aumento da eficiência no uso da água. Outro fator que também deve estimular o aumento da alocação para raízes finas é a maior demanda nutricional pelo estímulo de produtividade, já que maior proporção de carbono alocado para raízes favoreceria a captura de nutrientes, entretanto este processo ainda não pode ser avaliado pelo CAETÊ visto que o mesmo ainda não possui o ciclo de nutrientes acoplado.

O tempo de residência do carbono diminuiu ou se manteve em todos os compartimentos, como visto também em outros estudos relacionados ao efeito do CO₂ (e.g. BRIENEN et al., 2015; MALHI et al., 2015; MALHI; DOUGHTY; GALBRAITH, 2011). Estes estudos mostram que o estímulo de produtividade pode aumentar a dinâmica florestal, aumentando as taxas de mortalidade e diminuindo assim os tempos de residência do carbono. Entretanto, o modelo CAETÊ ainda não possui um módulo de dinâmica populacional que possa avaliar este efeito. No modelo CAETÊ este fenômeno deve estar altamente associado aos custos respiratórios provenientes do acúmulo de biomassa nos compartimentos. Isto pois o aumento ou até manutenção dos tempos de residência do carbono com o aumento da concentração de CO₂ juntamente com o estímulo de produtividade poderia levar a acúmulos de biomassa muito elevados e consequentes altos custos respiratórios. Este dois fenômenos acabariam por gerar *feedback* negativo e como resultado pequenos estoques de carbono nos compartimentos. Esta hipótese é assegurada

pelo fato de que o tecido que possui menor custos respiratórios (tecidos lenhosos acima do solo, já que apenas 5% do mesmo respira) foi o que apresentou menor modificação no tempo de residência do carbono.

É interessante observar também a variação na distribuição espacial nos efeitos do aumento do CO₂ sobre os atributos funcionais (Figuras 22 e 23) e que podem estar relacionadas às condições ambientais e aos processos que governam o modelo CAETÊ. Por exemplo, o aumento na alocação para os tecidos lenhosos se deu principalmente em áreas originalmente menos florestadas (que possuem, originalmente, menor biomassa relativa) resultando em maior incremento de biomassa, e pode estar relacionado tanto ao favorecimento de captação de luz pelos PLS que possuem maior biomassa quanto às regras de ocupação da célula de grade. O aumento da alocação para raízes finas não foi relativamente maior nas regiões mais áridas, como esperado, já que refletiria a predominância da limitação por água (FRIEDLINGSTEIN et al., 1999). Espera-se que o aumento da biomassa de raízes finas leve a um menor *stress* hídrico e um conseqüente aumento da produtividade. O padrão contrário simulado pelo CAETÊ poderia ser explicado pelo aumento na condutância nas regiões onde também houve o aumento da alocação pra raízes. Isso pode levar a uma maior evapotranspiração nesses locais, uma vez que essa é determinada pela condutância, com um conseqüente aumento do estresse hídrico e redução da assimilação, o que despenderia maior biomassa de raízes finas para esses locais. As folhas, por sua vez, parecem acompanhar os *trade-offs* associados à limitação da própria alocação (em que a alocação para um compartimento sempre se dá as custas de outro) e também pelo fato do estímulo fotossintético decorrente do incremento de CO₂ fazer com que as necessidade de maior biomassa no compartimento de folhas seja diminuído.

Os efeitos do aumento da concentração de CO₂ nos atributos funcionais foram fundamentais para os resultados obtidos para os fluxos biogeoquímicos . Por exemplo, o fato da alocação ter sido direcionada a tecidos de menor duração, além de diminuição no tempo de residência do carbono em todos os compartimentos, resultou em menor incremento relativo de biomassa quando comparado ao estímulo fotossintético e de produtividade. No entanto, é preciso atentar para o fato desta modificação ter sido, relativamente pequena. Por exemplo: houve uma diminuição média de 31,36 dias no tempo de residência do carbono para os tecidos lenhosos. Visto que este tecido possui tempos de residência em escala de décadas, uma modificação na escala de dias talvez não

seja significativa para o funcionamento dos ecossistemas. Porém, dois fatores devem ser levados em consideração: (i) a única forçante a ser modificada foi a concentração atmosférica de CO₂, de modo que a modificação nos padrões de temperatura e precipitação poderiam levar a modificações mais expressivas nos padrões dos atributos funcionais e (ii) o modelo CAETÊ ainda é estacionário, portanto, não pudemos observar os efeitos cumulativos destas modificações, que podem ser altamente significativos para o funcionamento dos ecossistemas a longo prazo.

Este resultado reforça indicativa de que a representação dos atributos funcionais e de sua diversidade pode ser fundamental para correta representação do ciclo global de carbono bem como para compreensão do funcionamento dos ecossistemas diante das mudanças ambientais.

5.3.3- O efeito do aumento da concentração de CO₂ na diversidade funcional

Pouco se sabe sobre o impacto do incremento da concentração de CO₂ atmosférico na diversidade de espécies, o que leva a uma incerteza na predição do real impacto sobre o funcionamento dos ecossistemas diante deste incremento (REICH, 2009). Por exemplo, Bunker e colaboradores (2005) mostraram que uma gama de potenciais cenários de extinção que influenciam as espécies de árvores poderia resultar em um declínio no estoque de carbono de 70% em uma ilha em Barro Colorado. Entretanto, os efeitos do aumento da concentração de CO₂ nos atributos funcionais e na consequente diversidade funcional pode ser ainda mais complexo e poderia determinar fortemente os impactos nos ecossistemas, por exemplo, a extinção direcionada para plantas que alocam mais carbono para tecidos de longa duração determinaria o estoque final de carbono, diminuindo-o.

A diversidade funcional simulada pelo CAETÊ teve uma diminuição média de 8,86% com o acréscimo de CO₂. Isto indica que parte da comunidade, ou seja, determinadas combinações de atributos foram desfavorecidas levando a uma simplificação da comunidade. Este padrão pode ser observado através da figura 25 que mostra um deslocamento da curva para esquerda mostrando diminuição na sobrevivência e um pico maior de sobrevivência na região onde a frequência de ocorrência é maior. Pelos resultados observados constatamos que as estratégias alocam menor proporção da NPP para raízes finas e que apresentam maiores tempo de residência do carbono em seus tecidos. É importante notar também que a diminuição da diversidade funcional ocorreu mesmo com pequenas modificações nos padrões dos atributos funcionais.

Os efeitos relacionados aos padrões dos atributos funcionais e conseqüentemente à diversidade funcional poderia ser mais expressivo caso o modelo CAETÊ representasse o processo competitivo, já que o aumento da concentração de CO₂ pode modificar a disponibilidade, a capacidade de captura e a eficiência no uso dos nutrientes, da água e da luz (POTVIN et al., 2007). Estas modificações podem causar mudanças da estrutura das comunidades de plantas e conseqüentemente na ocorrência e diversidade dos atributos funcionais (POTVIN et al., 2007).

Apesar da observada redução da diversidade funcional observamos aumento no valor dos fluxos biogeoquímicos (GPP, NPP e biomassa) com o incremento de CO₂. Isto pode ter se dado pois a redução na diversidade não foi suficiente para afetar os fluxos biogeoquímicos ou que o incremento de CO₂ favoreceu combinações de atributos que maximizassem ainda mais a produtividade ou o ganho de biomassa, ou ainda que diferentes combinações de atributos podem ter *fitness* semelhantes, podendo alcançar níveis similares de produtividade (PAVLICK et al., 2013).

Este resultado também pode indicar que a inclusão de atributos funcionais nos modelos pode mudar os resultados referentes à avaliação da capacidade de resiliência do ecossistemas terrestres, caso adote-se, por exemplo, a biomassa como *proxy* para resiliência ecológica. Sakschewiski e colaboradores (2016) utilizaram essa abordagem para avaliar a resiliência das florestas tropicais diante das mudanças climáticas e observaram que a inclusão de atributos funcionais foi fundamental para a manutenção da biomassa da floresta amazônica. Entretanto como a modificação da diversidade funcional pode afetar a longo prazo a resiliência diante de todos os *feedbacks* possíveis associados é uma questão mais complexa. Além disso, a resposta da biomassa vegetativa ao CO₂ elevado não é suficiente para entender a resposta das comunidades à longo prazo, já que a variabilidade dos atributos funcionais é um componente chave para a resiliência dos ecossistemas (DÍAZ et al., 2006), mesmo que os níveis de biomassa sejam mantidos.

No presente estudo, o papel direto das mudanças climáticas tais como modificação dos padrões de precipitação e de temperatura não foi abordado. Esperamos que modificações nessas variáveis resultem em modificações mais consistentes nos padrões dos atributos funcionais e da diversidade funcional, o que a longo prazo poderia modificar, talvez de maneira mais intensa, a composição de espécies e os índices de diversidade, conseqüentemente modificando a funcionalidade dos ecossistemas.

6- CONCLUSÃO

No presente trabalho apresentamos o modelo CAETÊ, o qual se propõe a uma abordagem (*trait-based*) que consiga representar de maneira mais fidedigna a diversidade de atributos funcionais observadas na natureza através da simulação de diferentes estratégias de vida de planta (PLS) geradas através da combinação aleatória de valores de atributos funcionais obtidos de um *range* de valores possíveis. Também foi utilizada uma versão simplificada do modelo com 12 tipos funcionais de planta (PFTs) para avaliar a capacidade de dois tipos diferentes de modelagem (uma que se utiliza de PFTs e outra baseada em atributos funcionais variantes) em representar os fluxos biogeoquímicos e os estoques.

Ao comparar as duas versões do modelo notamos que a inclusão da variabilidade funcional aumentou a capacidade preditiva do modelo. Apesar da versão do modelo que se utiliza de PFTs ser capaz de reproduzir média de assimilação, produtividade e biomassa coerentes, a mesma foi incapaz de reproduzir a variabilidade espacial observada na natureza destes fluxos biogeoquímicos. Entretanto, por conta das limitações atuais do modelo, a versão final do modelo ainda não consegue produzir a variabilidade espacial esperada. De modo que a principal contribuição até o momento se dá na capacidade de análise dos atributos e da diversidade funcional.

Os padrões dos atributos funcionais simulados pela versão final do modelo são coerentes com a literatura, apesar de superestimar a alocação do carbono para os tecidos lenhosos acima do solo e os tempos de residência do carbono. Estas divergências podem ser explicadas pela utilização da abordagem *biomassa-ratio* para ocupação da célula de grade e pela maior captura relativa de luz para as estratégias que apresentam maior biomassa relativa. Desta maneira, a inclusão de um modulo relacionado à dinâmica populacional e de competição, com consideração explícita da estrutura da comunidade, iria levar as estratégias à competir pelos recursos e uma representação mais fidedigna da variabilidade espacial.

O aumento da concentração atmosférica de CO₂ levou a um estímulo da GPP e da NPP em 13,49 % e 14,21, respectivamente. A biomassa aumentou em 5,27%, estando aquém do estímulo da produtividade. Este resultado pode ser explicado pelos efeitos dos CO₂ nos atributos funcionais, que favoreceu estratégias de planta que alocam mais carbono para raízes finas e que possuem menor tempo de residência do carbono, levando

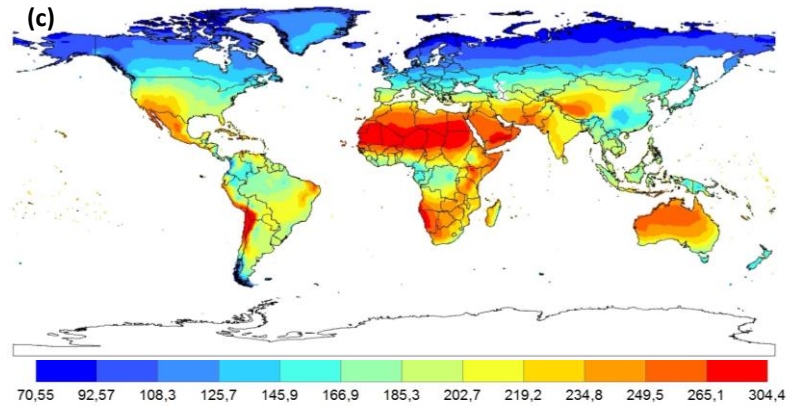
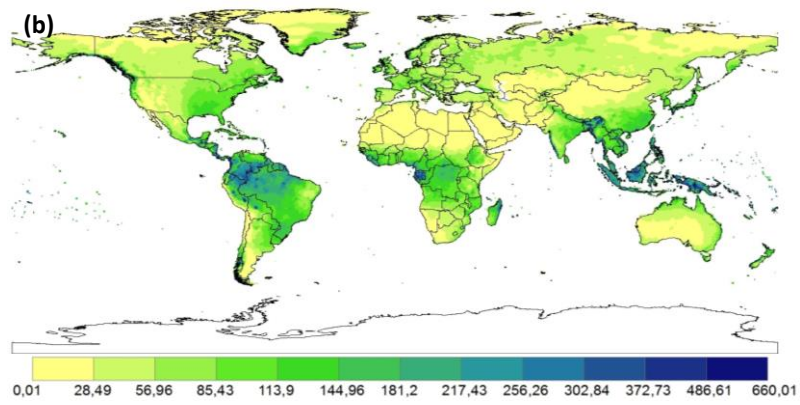
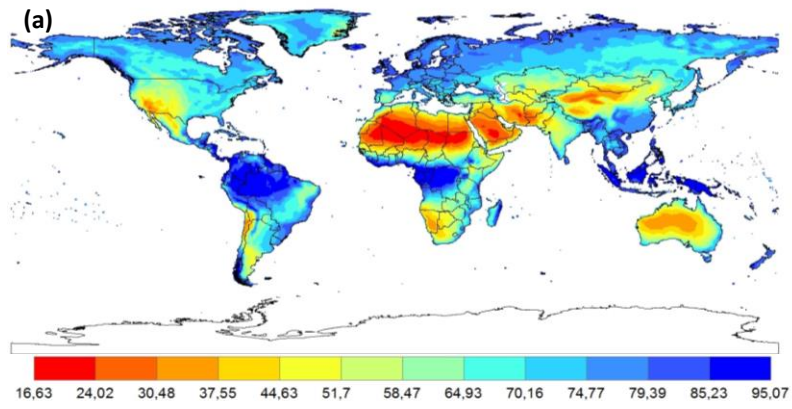
consequentemente a menor acumulo relativo de biomassa. O incremento de CO₂ também levou a um aumento na WUE e na CUE.

O incremento de CO₂ afetou a diversidade funcional, levando a uma redução de 8,86%. Apesar da diminuição da diversidade observamos aumento na assimilação, produtividade e biomassa, de modo que o a fertilização pode ter compensado os efeitos associados à perda de diversidade se considerarmos a manutenção do funcionamento relativo aos fluxos como *proxy* para resiliência. Entretanto, a modificação nos atributos funcionais pode ter efeitos profundo à longo prazo. Estes resultados reforçam a importância da variabilidade dos atributos funcionais na manutenção dos ecossistemas bem como a necessidade de inclusão dos mesmos nos modelos vegetacionais.

Existem ainda muitas questões em aberto sobre os efeitos do CO₂ nas florestas tropicais, mas este trabalho mostrou que modelos que incluem os atributos funcionais nos permitem avaliar também questões a diversidade funcional de plantas em adição às questões relacionadas aos ciclos biogeoquímicos. A abordagem utilizada pelo CAETÊ estabelece bases para aplicações futuras que possam avançar ainda mais nas implicações potenciais das mudanças climáticas e seus efeitos sobre os ecossistemas terrestres principalmente naqueles que mantém altos níveis de diversidade, como é o caso das florestas tropicais.

Apêndice A. Dados de entrada

A Figura A1 mostra a distribuição global dos 5 dados de entrada utilizados para o modelo CAETÊ: temperatura do ar à superfície, precipitação, radiação de onda curta, umidade relativa.



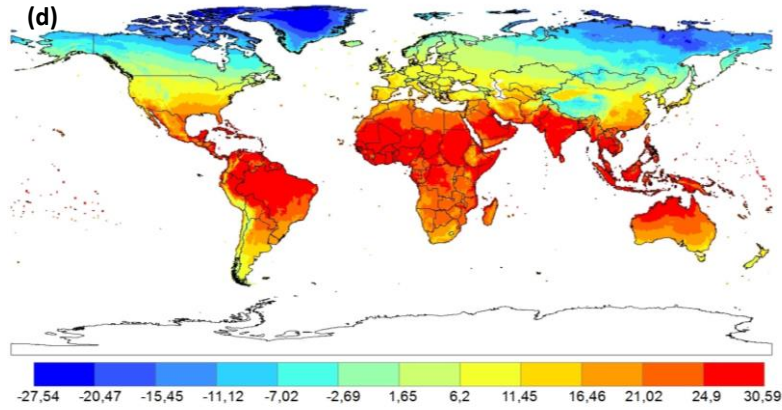


Figura A1. Dados de entrada utilizados no modelo CAETÊ para todas as suas versões: (a) umidade relativa (gkg^{-1}); (b) precipitação (mmm^{-1}); (c) radiação (Wm^{-2}) e (d) temperatura do ar à superfície ($^{\circ}\text{C}$).

Apêndice B. Formulação do modelo CAETÊ

Neste apêndice são descritas em detalhes as formulações do CAETÊ referentes à fotossíntese e ao sub-modelo de balanço hídrico.

Apêndice A.1. – Formulações do processo fotossintético

A variável J_P (Eq. A1) é calculada como mínimo entre J_C e J_L :

$$J_P = \text{menor raiz de } = k_2 J_P^2 - J_P(J_C + J_L) + J_C J_L = 0 \quad (\text{A1})$$

A taxa de fotossíntese limitada pela capacidade de carboxilação da Rubisco (J_C ; $\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$; Eq. A2) é dada por:

$$J_C = V_m \frac{C_i - \Gamma}{C_i + f_2(1 + (k_3/f_3))} \quad (\text{A2})$$

sendo V_m ($\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$; Eq. A3) a atividade da enzima rubisco, C_i (Pa; Eq. A6) a pressão parcial de CO_2 no interior da folha, Γ (Pa; Eq. A7) o Ponto de compensação da fotorespiração e f_3 (Pa; Eq. A9) a constante de Michaelis-Menten para O_2 .

A atividade da enzima rubisco V_m ($\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$; Eq. A3) é dependente da temperatura (T ; $^{\circ}\text{C}$) e da taxa máxima de carboxilação da rubisco (V_{cmax} ; Tabela 2; Tabela 3):

$$V_m = \frac{V_{cmax} (k_{18} k_{10}^{(T-k_{11})})}{1 + \exp[k_{19}(T - k_{20})]} \quad (A3)$$

A taxa de fotossíntese limitada pela luz (J_L ; molCO₂m⁻²s⁻¹; Eq. A4) é calculada a partir do Ponto de compensação da foto-respiração (Γ ; Pa; Eq. A7):

$$J_L = k_4(1 - k_5)I_{PAR} \frac{C_i - \Gamma}{C_i + k_6\Gamma} \quad (A4)$$

A taxa de fotossíntese limitada pela capacidade de transporte dos produtos fotossintéticos (J_E ; molCO₂m⁻²s⁻¹; Eq. A5):

$$J_E = k_7V_m \quad (A5)$$

A pressão parcial de CO₂ no interior da folha (C_i ; Pa; Eq. A6), sendo C_a a concentração atmosférica de CO₂:

$$C_i = k_{16} \left(1 - \frac{r}{k_{17}} \right) (C_a - \Gamma) + \Gamma \quad (A6)$$

O Ponto de compensação da foto-respiração (Γ ; Pa; Eq. A7):

$$\Gamma = \frac{k_3}{k_8 \times k_9 k_{10}^{(T-k_{11})}} \quad (A7)$$

A Constante de Michaelis-Menten para CO₂ (f_2 ; Pa; Eq. A8):

$$f_2 = k_{12}(k_{13})^{k_{10}(T-k_{11})} \quad (A8)$$

A Constante de Michaelis-Menten para O₂ (f_3 ; Pa; Eq. A9):

$$f_3 = k_{14}(k_{15})^{k_{10}(T-k_{11})} \quad (A9)$$

O déficit de umidade ao nível da folha (r ; kgkg⁻¹; Eq. A10) é obtido subtraindo-se a razão de mistura atual ao nível da folha (igual à atmosférica; $0.685r_{max}$) da razão de

mistura saturada, em consonância com o modelo de balanço hídrico do CPTEC-PVM (OYAMA; NOBRE, 2004):

$$r = -0.315r_{max} \quad (A10)$$

A umidade atmosférica saturada (r_{max} ; kgkg^{-1} ; Eq. A11), dependente da pressão parcial de saturação do vapor de água ($e_{s,T}$):

$$r_{max} = 0.622 \frac{e_{s,T}}{P - e_{s,T}} \quad (A11)$$

A função f_4 é utilizada no escalonamento da fotossíntese no nível da folha para o nível do dossel. No CAETÊ, à semelhança do CPTEC-PVM2 o dossel é subdividido em *sun* e *shade*, por esse motivo temos a função f_4^{sun} e a função f_4^{shade} . A parte *sun* visa representar a parte do dossel em que a radiação incide diretamente em um ângulo de 90° em relação à superfície. Já a parte *shade* visa representar a parte sombreada do dossel, em que o sol atinge a superfície em um ângulo de 20° representando a chegada de menos radiação solar. A redução da radiação solar que atinge a parte sombreada se deve, sobretudo, à absorção de grande parte dessa radiação pelas folhas da porção iluminada do dossel. A função f_4 é dependente do valor de índice de área foliar (LAI) e que para acompanhar a subdivisão do dossel em parte sombreada e parte iluminada também é subdividido em *sun* (LAI_{sun} ; $\text{m}^2\text{folham}^{-2}\text{área}$; Eq. 13) e *shade* (LAI_{shade} ; $\text{m}^2\text{folham}^{-2}\text{área}$; Eq. 14).

$$f_4^{sun} = \frac{1 - e^{-k_{21}LAI_{sun}}}{k_{21}} \quad (A12)$$

$$f_4^{shade} = \frac{1 - e^{-k_{22}LAI_{shade}}}{k_{22}} \quad (A13)$$

A demanda atmosférica para transpiração (D ; $\text{mm}_{\text{água}}\text{dia}^{-1}$; Eq. A14) ocorre quando a abertura estomática não é limitada pelo potencial de água na planta (GERTEN et al., 2004):

$$D = [1 - wE_q\alpha_m / (1 + g_m/g_{pot})] \quad (\text{A14})$$

sendo w (Eq. A20) o grau de saturação de água no solo, E_q ($\text{mm}_{\text{água}}\text{dia}^{-1}$;) a evapotranspiração potencial calculada dentro do sub-modelo de balanço hídrico, α_m um coeficiente de valor fixo igual a 1,391, g_m a condutância estomática escalonada para o dossel de valor igual a 3.26 mms^{-1} e g_{pot} (mms^{-1} ; Eq. 15) a condutância potencial do dossel quando não há limitação por água. g_{pot} é calculada através da resistência estomática mínima ($r_{c_{min}}$; sm^{-1}) que possui valor igual a 100:

$$g_{pot} = 1/r_{c_{min}} \quad (\text{A15})$$

Apêndice A.2. – Formulações do sub-modelo de balanço hídrico

Detalhes mais precisos deste sub-modelo podem ser encontrados em Oyama & Nobre (2004). A camada de solo considerada possui uma capacidade máxima de retenção de água (H_{max}) de 500 mm. O estoque de água no solo (H ; mm; Eq. A16) em um determinado tempo t é dado por (o modelo avalia a água no solo e balanço de neve separadamente):

$$\frac{dH}{dt} = P_r - E - R + M \quad (\text{A16})$$

$$\frac{\partial N}{\partial t} = P_s - M \quad (\text{A17})$$

onde P_r é a precipitação, E é a evapotranspiração, R é o escoamento superficial de água, M é o derretimento da neve, N é o armazenamento de neve terrestre e P_s é a precipitação em forma de neve. Os cálculos de H e N são acoplados através do cálculo de M . A

precipitação é na forma de chuva (P_r) ou na forma de neve (P_s) de acordo com a temperatura mensal (T):

$$P = \begin{cases} P_r, T \geq -1^\circ C \\ P_s, T \leq -1^\circ C \end{cases} \quad (\text{A18})$$

O derretimento de neve (M , mm dia⁻¹, Eq. A19) é parametrizado em função da temperatura mensal e da precipitação (P_r , mm dia⁻¹):

$$M = 2.63 + 2.55T + 0.0912TP_r \quad (\text{A19})$$

O grau de saturação de água no solo (w ; Eq. A20) pode então ser calculado:

$$w = \frac{H}{H_{max}} \quad (\text{A20})$$

Tabela A1: Valores dos parâmetros k_n .

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 foto-respiração	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°)

Apêndice B. Resultados

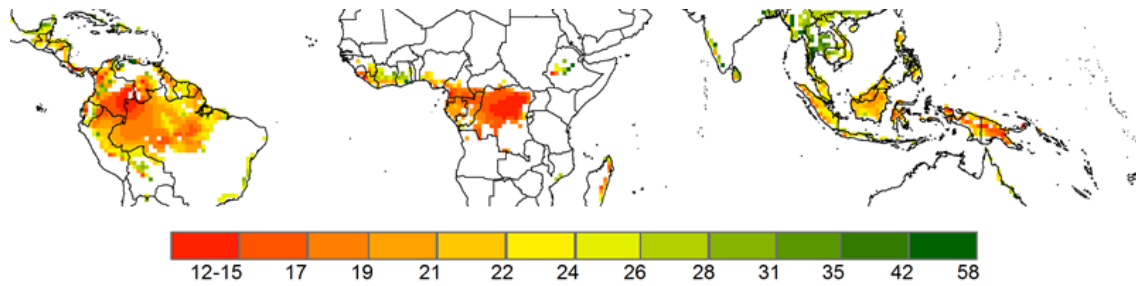


Figura B1. Porcentagem da diferença entre a eficiência no uso da água (WUE) simulada pelo CAETÊ com incremento de CO₂ (concentração atmosférica a 600 ppmv) e a mesma variável simulada pelo CAETÊ em concentração atmosférica de CO₂ controle (396 ppmv).

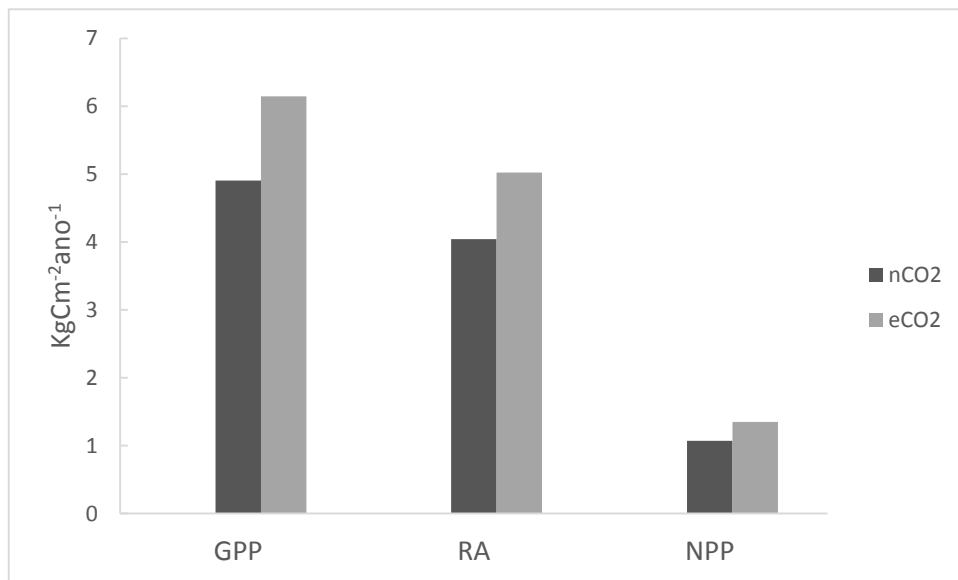


Figura B2. Média da produtividade primária bruta (GPP), respiração autotrófica (RA) e produtividade primária líquida (NPP) para as florestas tropicais simuladas pelo modelo CAETÊ em sua versão final em duas concentrações diferentes de CO₂ atmosférico (343: nCO₂ e 600 ppmv: eCO₂).

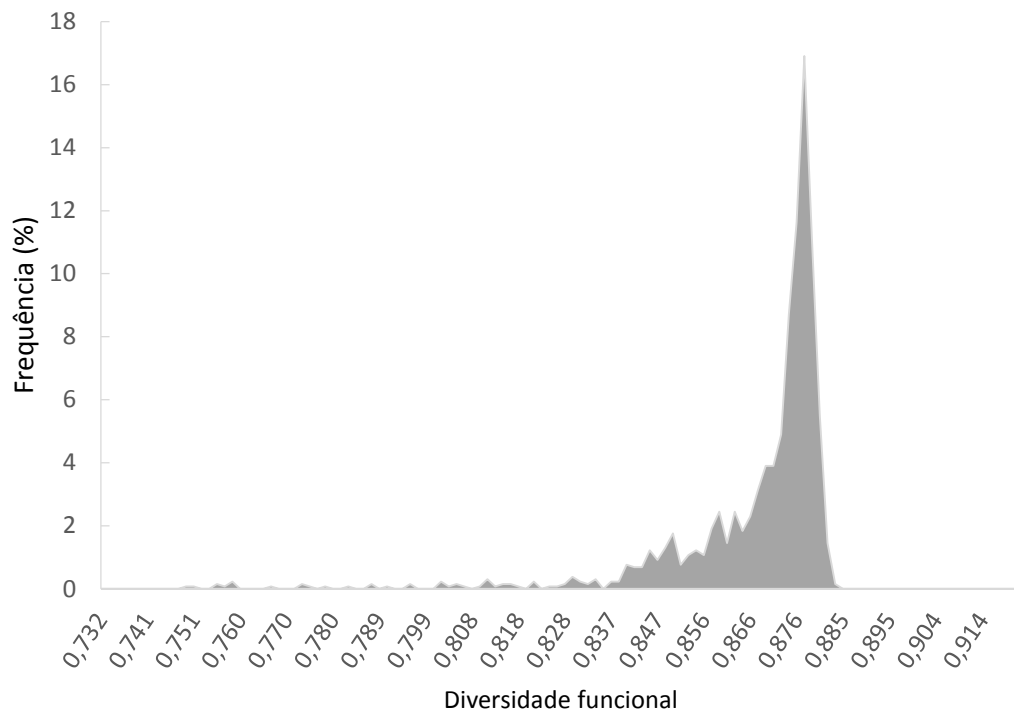


Figura B3. Distribuição de frequência da diversidade funcional (número de estratégia de vida de plantas sobreviventes) produzida pelo modelo CAETÊ com 500 PLS aleatoriamente amostrados

7 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAGÃO, L. E. O. C. et al. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. **Biogeosciences**, v. 6, p. 2441-2488, 2009.
- ARORA, V. K.; BOER, G. J. Simulating competition and coexistence between plant functional types in a dynamic vegetation model. **Earth Interactions**, v. 10, n. 10, 2006.
- AVITABILE, V. et al. An integrated pan-tropical biomass map using multiple reference datasets. **Global Change Biology**, p. n/a-n/a, 2016.
- BACCINI, A. et al. Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. **Nature Clim. Change**, v. 2, n. 3, p. 182–185, 2012.
- BAZZAZ, F. A. The Response of Natural Ecosystems to the Rising Global CO₂ Levels. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 167–196, 1990.
- BEER, C. et al. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. **Science (New York, N.Y.)**, v. 329, n. 5993, p. 834–838, 2010.
- BRIENEN, R. J. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v. 519, n. 7543, p. 344–348, 2015.
- CADOTTE, M. W.; CARSCADDEN, K.; MIROTCHNICK, N. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 5, p. 1079–1087, 2011.
- CADOTTE, M. W.; TUCKER, C. M. Should Environmental Filtering be Abandoned? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 32, n. 6, p. 429–437, 2017.
- CANNELL, M. G. R. et al. **Carbon Allocation in Trees - a Review of Concepts for Modeling**. [s.l: s.n.]. v. 25
- CARVALHAIS, N. et al. Global covariation of carbon turnover times with climate in terrestrial ecosystems. **Nature**, v. 514, p. 213–217, 2014.
- CASTANHO, A. D. A. et al. Improving simulated Amazon forest biomass and productivity by including spatial variation in biophysical parameters. **Biogeosciences**, v. 10, n. 4, p. 2255–2272, 2013.
- CERNUSAK, L. A. et al. Tropical forest responses to increasing atmospheric CO₂: Current knowledge and opportunities for future research. **Functional Plant Biology**, v. 40, p. 531–551, 2013.
- CHAMBERS, J. et al. Research Priorities for Tropical Ecosystems Under Climate Change Workshop. 2012.
- 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**, v. 359, n. March, p. 463–476, 2004.
- CHAPIN, F. S. et al. Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods.

Ecosystems, v. 9, p. 1041–1050, 2006.

CHAVE, J. et al. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 359, n. 1443, p. 409–420, 2004.

CHEN, G.; YANG, Y.; ROBINSON, D. Allocation of gross primary production in forest ecosystems: Allometric constraints and environmental responses. **New Phytologist**, v. 200, n. 4, p. 1176–1186, 2013.

CLARK, D. B. et al. The Joint UK Land Environment Simulator (JULES), model description – Part 2: Carbon fluxes and vegetation dynamics. **Geoscientific Model Development**, v. 4, n. 3, p. 701–722, 2011.

COX, P. M. et al. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. **Nature**, v. 408, n. 6809, p. 184–187, 2000.

COX, P. M. Description of the “ TRIFFID ” Dynamic Global Vegetation Model. **Hadley Centre technical note**, v. 24, p. 1–17, 2001.

DE KAUWE, M. G. et al. Where does the carbon go? A model-data intercomparison of vegetation carbon allocation and turnover processes at two temperate forest free-air CO₂ enrichment sites. **New Phytologist**, v. 203, n. 3, p. 883–899, ago. 2014.

DIAZ, S. et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, 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**, v. 104, n. 52, p. 20684–20689, 2007.

DIXON, R. K. et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. **Science**, v. 263, n. 5144, p. 185–189, 1994.

DOUGHTY, C. E. et al. Source and sink carbon dynamics and carbon allocation in the Amazon basin. p. 1–11, 2015.

EAMUS, D. The interaction of rising CO₂ and temperatures with water use efficiency. p. 843–852, 1991.

ELLSWORTH, D. S. et al. Elevated CO₂ does not increase eucalypt forest productivity on a low-phosphorus soil. n. March, p. 1–5, 2017.

ENQUIST, B. J.; NIKLAS, K. J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. **Science (New York, N.Y.)**, 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, N.Y.)**, v. 290, n. 5490, p. 291–296, 2000.

FARQUHAR, G. D.; CAEMMERER, S. VON; BERRY, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta**, v. 90, p. 78–90, 1980.

FATICHI, S.; LEUZINGER, S. Reconciling observations with modeling: The fate of water and carbon allocation in a mature deciduous forest exposed to elevated CO₂. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 174–175, p. 144–157, 2013.

FATICHI, S.; LEUZINGER, S.; KÖRNER, C. Moving beyond photosynthesis: From

carbon source to sink-driven vegetation modeling. **New Phytologist**, v. 201, n. 4, p. 1086–1095, 2014.

FIELD, C. B.; RAUPACH, M. R.; VERIFICAR, C. **The Global Carbon Cycle: Integrating Humans, Climate, and the Natural World**. [s.l: s.n.].

FINZI, A. C. et al. Increases in nitrogen uptake rather than nitrogen-use efficiency support higher rates of temperate forest productivity under elevated CO₂. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, p. 14014–14019, 2007.

FOLEY, J. A. **An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics**, 1996.

FRANKLIN, O. et al. Modeling carbon allocation in trees: A search for principles. **Tree Physiology**, v. 32, n. 6, p. 648–666, 2012.

FRIEDLINGSTEIN, P. et al. Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. **Global Change Biology**, v. 5, p. 755–770, 1999.

FRIEND, A. D. et al. Carbon residence time dominates uncertainty in terrestrial vegetation responses to future climate and atmospheric CO₂. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 9, p. 3280–5, 2014.

FYLLAS, N. M. et al. Analysing Amazonian forest productivity using a new individual and trait-based model (TFS v.1). **Geoscientific Model Development**, v. 7, p. 1251–1269, 2014.

GALBRAITH, D. et al. Multiple mechanisms of Amazonian forest biomass losses in three dynamic global vegetation models under climate change. **The New phytologist**, v. 187, p. 647–665, 2010.

GERTEN, D. et al. Terrestrial vegetation and water balance - Hydrological evaluation of a dynamic global vegetation model. **Journal of Hydrology**, v. 286, n. 1–4, p. 249–270, 2004.

GIRARDIN, C. A. J. et al. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. **Global Change Biology**, v. 16, n. 12, p. 3176–3192, 2010.

GOLL, D. S. et al. Nutrient limitation reduces land carbon uptake in simulations with a model of combined carbon, nitrogen and phosphorus cycling. **Biogeosciences**, v. 9, n. C, p. 3547–3569, 2012.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 902–910, 1998.

HARDING, R. J. et al. WATCH: current knowledge of the terrestrial global water cycle. **Journal of Hydrometeorology**, v. 12, n. 6, p. 1149–1156, 2011.

HICKLER, T. et al. CO₂ fertilization in temperate FACE experiments not representative of boreal and tropical forests. **Global Change Biology**, v. 14, p. 1531–1542, 2008.

HOCH, G.; RICHTER, A.; KORNER, C. Non-structural carbon compounds in

- temperate forest trees. **Plant Cell and Environment**, v. 26, n. 7, p. 1067–1081, 2003.
- HOFHANSL, F. et al. Amazon Forest Ecosystem Responses to Elevated Atmospheric CO₂ and Alterations in Nutrient Availability: Filling the Gaps with Model-Experiment Integration. **Frontiers in Earth Science**, v. 4, n. February, p. 1–9, 2016.
- HOFHANSL, F.; GABRIEL SINGER AND WOLFGANG WANER, J. S. New insights into mechanisms driving carbon allocation in tropical forests. p. 137–146, 2015.
- HOUGHTON, R. A et al. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. **Global Change Biology**, v. 7, n. 7, p. 731–746, 2001.
- HUNTINGFORD, C. et al. Using a GCM analogue model to investigate the potential for Amazonian forest dieback. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 78, p. 177–185, 2004.
- HUNTINGFORD, C. et al. Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. **Nature Geoscience**, v. 6, n. 4, p. 268–273, 2013.
- HUNTINGFORD, C.; COX, P. M.; LENTON, T. M. Contrasting responses of a simple terrestrial ecosystem model to global change. **Ecological Modelling**, v. 134, n. 1, p. 41–58, 2000.
- IPCC. **Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. [s.l.: s.n.].
- ISE, T. et al. 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: Biogeosciences**, v. 115, n. 4, p. 1–11, 2010.
- IVERSEN, C. M. et al. Soil carbon and nitrogen cycling and storage throughout the soil profile in a sweetgum plantation after 11 years of CO₂ 2-enrichment. **Global Change Biology**, v. 18, p. 1684–1697, 2012.
- JIMÉNEZ, E. M. et al. Edaphic controls on ecosystem-level carbon allocation in two contrasting Amazon forests. **Journal of Geophysical Research G: Biogeosciences**, v. 119, n. 9, p. 1820–1830, 2014.
- KLEIDON, A. et al. Simulated geographic variations of plant species richness, evenness and abundance using climatic constraints on plant functional diversity. **Environmental Research Letters**, v. 4, n. 1, p. 14007, 2009.
- KÖRNER, C. et al. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. **Science (New York, N.Y.)**, v. 309, n. 2005, p. 1360–1362, 2005.
- KÖRNER, C. Responses of Humid Tropical Trees to Rising CO₂. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 61–79, 2009.
- KRAFT, N. J. B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. p. 592–599, 2015.
- KRINNER, G. et al. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 19, p. 1–33, 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**, v. 14, n. 3, p. 795–825, 2000.
- LACOINTE, A. Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. **Annals of Forest Science**, v. 57, n. 5–6, p. 521–533, 2000.
- LAPOLA, D. M.; NORBY, R. J.; VERIFICAR, C. “ Amazon -FACE J ME ” The Amazon-FACE Model-Experiment Integration Project – the Role of Biodiversity and Climate Feedbacks. n. February, 2014.
- 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**, v. 23, n. 3, p. 1–16, 2009.
- LE ROUX, X. et al. Carbon-based models of individual tree growth: A critical appraisal. **Annals of Forest Science**, v. 58, n. 5, p. 469–506, 2001.
- LEUZINGER, S.; KÖRNER, C. Water savings in mature deciduous forest trees under elevated CO₂. **Global Change Biology**, v. 13, n. 12, p. 2498–2508, 2007.
- LEVIS, S. et al. The Community Land Model’s Dynamic Global Vegetation Model (CLM-DGVM). **Near/Tn-459+Ia**, p. 50, 2004.
- LEWIS, S. L. et al. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. **Nature**, v. 457, n. 7232, p. 1003–6, 2009a.
- LEWIS, S. L. et al. Changing Ecology of Tropical Forests: Evidence and Drivers. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 40, p. 529–549, 2009b.
- LITTON, C. M.; RAICH, J. W.; RYAN, M. G. Carbon allocation in forest ecosystems. **Global Change Biology**, v. 13, p. 2089–2109, 2007.
- LUO, Y. Sustainability of terrestrial carbon sequestration: A case study in Duke Forest with inversion approach. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 17, n. 1, p. 1–13, 2003.
- LUO, Y.; ET AL. A framework for benchmarking land models. 2012.
- LUYSSAERT, S. et al. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. **Global Change Biology**, v. 13, n. 12, p. 2509–2537, 2007.
- MALHI, Y. et al. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. **Global Change Biology**, v. 10, n. 5, p. 563–591, 2004.
- MALHI, Y. et al. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 12, n. 7, p. 1107–1138, 2006.
- MALHI, Y. et al. Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 15, p. 1255–1274, 2009.
- MALHI, Y. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 1, p. 65–75, 13 jan. 2012.
- MALHI, Y. et al. The linkages between photosynthesis, productivity, growth and biomass in lowland Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 21, n. 6, p. 2283–

95, jun. 2015.

MALHI, Y.; DOUGHTY, C.; GALBRAITH, D. The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. October, p. 3225–3245, 2011.

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**, v. 35, p. 1089–1113, 2010.

MCCORMACK, M. L. et al. Sensitivity of four ecological models to adjustments in fine root turnover rate. **Ecological Modelling**, v. 297, p. 107–117, 2015.

MEIR, P.; WOODWARD, F. I. Amazonian rain forests and drought: Response and vulnerability. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 553–557, 2010.

MOORCROFT, P. R.; HURTT, G. C.; PACALA, S. W. A method for scaling vegetation dynamics: The ecosystem demography model (ED). **Ecological Monographs**, v. 71, n. 4, p. 557–586, 2001.

MOSS, R. H. et al. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. **Nature**, v. 463, n. 7282, p. 747–56, 11 fev. 2010.

NEGRÓN-JUÁREZ, R. I. 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**, v. 10, n. 6, p. 64017, 2015.

NORBY, R. et al. Net primary productivity of a CO₂-enriched deciduous forest and the implications for carbon storage. **Ecological Applications**, 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**, v. 102, 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 of America**, v. 107, p. 19368–19373, 2010.

NORBY, R. J.; ZAK, D. R. Ecological lessons from free air CO₂ enrichment (FACE) experiments. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, n. 1, p. 181–203, 2011.

OYAMA, M. D.; NOBRE, C. A. A simple potential vegetation model for coupling with the Simple Biosphere Model (SiB). **Rev. Bras. Meteorol.**, v. 19, p. 203–216, 2004.

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

PAPPAS, C.; FATICHI, S.; BURLANDO, P. Modeling terrestrial carbon and water dynamics across climatic gradients: Does plant trait diversity matter? **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 137–151, 2016.

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 Discussions**, v. 9,

n. 4, p. 4627–4726, 2013.

PHILLIPS, O. L. et al. Changes in the Carbon Balance of Tropical Forests : Evidence from Long-Term Plots. v. 282, p. 439–443, 1998.

POORTER, H. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30–50, 2012.

QUÉRÉ, C. LE et al. Global Carbon Budget 2016. p. 605–649, 2016.

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

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**, v. 94, n. 25, p. 13730–13734, 1997.

REU, B. et al. The role of climate and plant functional trade-offs in shaping global biome and biodiversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 4, p. 570–581, 2011.

REU, B. et al. Future no-analogue vegetation produced by no-analogue combinations of temperature and insolation. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 2, p. 156–167, 2014.

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

ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, p. 1–13, 2015.

RYAN, M. G. Effects of Climate Change on Plant Respiration. v. 1, n. 2, p. 157–167, 1991a.

RYAN, M. G. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems. **Tree physiology**, v. 9, n. 1_2, p. 255–266, 1991b.

SAATCHI, S. S. et al. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 24, p. 9899–9904, 14 jun. 2011.

SAKSCHEWSKI, B. et al. Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. **Nature Climate Change**, v. 1, n. August, 2016.

SCHEITER, S.; LANGAN, L.; HIGGINS, S. I. Next-generation dynamic global vegetation models: learning from community ecology. **The New phytologist**, v. 198, n. 3, p. 957–69, 2013.

SITCH, S. et al. **Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model** *Global Change Biology*, 2003. Disponible em: <<http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00569.x>>

SWENSON, N. G. et al. Plant geography upon the basis of functional traits : an example from eastern North American trees the basis of functional traits : geography upon an from eastern North American trees example. **Ecology**, v. 91, n. 8, p. 2234–2241, 2010.

- TURNER, D. P. et al. Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes. **Remote Sensing of Environment**, v. 102, n. 3–4, p. 282–292, 2006.
- 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**, v. 21, p. 625–636, 2012.
- 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**, v. 10, n. 8, p. 5497–5515, 2013.
- VERHEIJEN, L. M. et al. Inclusion of ecologically based trait variation in plant functional types reduces the projected land carbon sink in an earth system model. **Global Change Biology**, p. 3074–3086, 2015.
- WANG, Y. P.; LAW, R. M.; PAK, B. A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. **Biogeosciences**, v. 7, n. 7, p. 2261–2282, 2010.
- WEBB, C. T. et al. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. **Ecology Letters**, v. 13, n. 3, p. 267–283, 2010.
- WULLSCHLEGER, S. D. et al. Plant functional types in Earth system models: Past experiences and future directions for application of dynamic vegetation models in high-latitude ecosystems. **Annals of Botany**, v. 114, n. 1, p. 1–16, 2014.
- ZHANG, K. E.; CASTANHO, A. D. D. E. A.; GALBRAITH, D. R. The fate of Amazonian ecosystems over the coming century arising from changes in climate , atmospheric CO₂ , and land use. p. 2569–2587, 2015.
- WEBB, C. T. et al. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. **Ecology Letters**, v. 13, n. 3, p. 267–283, 2010.
- WULLSCHLEGER, S. D. et al. Plant functional types in Earth system models: Past experiences and future directions for application of dynamic vegetation models in high-latitude ecosystems. **Annals of Botany**, v. 114, n. 1, p. 1–16, 2014.
- ZHU, J. et al. Relationships between functional diversity and aboveground biomass production in the northern Tibetan alpine grasslands. **Nature**, v. 6, 2016