



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



---

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

---

**MODELAGEM DA RELAÇÃO ENTRE FENOLOGIA FOLIAR E HIDRÁULICA  
DAS PLANTAS NA FLORESTA AMAZÔNICA: UMA ABORDAGEM TRAIT-  
BASED DOS EFEITOS DA PRECIPITAÇÃO REDUZIDA**

**GABRIELA MARTINS SOPHIA**



**Rio Claro – SP  
2021**

---

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

---

**MODELAGEM DA RELAÇÃO ENTRE FENOLOGIA FOLIAR E HIDRÁULICA  
DAS PLANTAS NA FLORESTA AMAZÔNICA: UMA ABORDAGEM TRAIT-  
BASED DOS EFEITOS DA PRECIPITAÇÃO REDUZIDA**

**GABRIELA MARTINS SOPHIA**

Dissertação/tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Biodiversidade.

**Orientador:** Prof. Dr. David Montenegro Lapola  
**Coorientadora:** Profa. Dra. Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

S712m

Sophia, Gabriela Martins

Modelagem da relação entre fenologia foliar e hidráulica das plantas na floresta Amazônica: uma abordagem trait-based dos efeitos da precipitação reduzida / Gabriela Martins Sophia. -- Rio Claro, 2021

99 f. : il., tabs., mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: David Montenegro Lapola

Coorientadora: Leonor Patrícia Cerdeira Morellato

1. Ecologia. 2. Mudanças climáticas. 3. Biologia Modelos matemáticos. 4. Fenologia vegetal. 5. Ciclos biogeoquímicos. 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.

**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

**TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Modelagem da relação entre fenologia foliar e hidráulica das plantas na floresta amazônica: uma abordagem trait-based dos efeitos da precipitação reduzida e CO<sub>2</sub> elevado**

**AUTORA: GABRIELA MARTINS SOPHIA**

**ORIENTADOR: DAVID MONTENEGRO LAPOLA**

**COORIENTADORA: LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO**

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

Prof. Dr. DAVID MONTENEGRO LAPOLA (Participação Virtual)  
Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas aplicadas à Agricultura / UNICAMP - Universidade Estadual de Campinas / SP



Prof. Dr. CLEITON BREDER ELLER (Participação Virtual)  
Instituto de Biologia / UNICAMP - Universidade Estadual de Campinas / SP



Profa. Dra. BRUNA DE COSTA ALBERTON (Participação Virtual)  
Pós-doutoranda do Laboratório de Fenologia - Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Rio Claro, 23 de abril de 2021.

Título alterado para:

**Modelagem da relação entre fenologia foliar e hidráulica das plantas na floresta Amazônica: uma abordagem trait-based dos efeitos da precipitação reduzida**

*Sob tempos árdios para a ciência no Brasil, dedico este trabalho primeiramente, com todo meu apreço, aos cientistas que foram prejudicados com o corte de financiamento às pesquisas e tiveram que abdicar de seus estudos; bem como dedico à todos que seguem resistindo, lutando e se arriscando em prol do Meio Ambiente e da preservação da Biodiversidade.*

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer ao Prof. Dr. David Lapola por me receber como aluna no seu laboratório e pela confiança que me foi depositada para desenvolver este trabalho científico. Agradeço por todos os ensinamentos, incentivos e críticas que contribuíram para o meu crescimento durante essa jornada, e também pelas portas que se abriram através desse vínculo. Sou extremamente grata por poder trabalhar junto ao AmazonFACE, estudar o que amo e colher ótimos frutos desse trabalho. Ressalto meus sinceros agradecimentos também à Universidade Estadual Paulista por toda a assistência, e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo financiamento deste estudo - Processo nº 2019/06487-5.

Agradeço à Prof. Dra. Patrícia Morellato pela solicitude na sua coorientação, pelos aprendizados adquiridos em nossas conversas, e principalmente por todo o suporte dado a mim e ao desenvolvimento da pesquisa. Agradeço à Dr. Bruna Alberton pelas ótimas sugestões durante as avaliações, as quais enriqueceram notoriamente o presente trabalho; bem como agradeço o Dr. Cleiton Eller, que considero meu mentor em hidráulica, por todos os ensinamentos e sugestões, as quais foram essenciais na construção do meu conhecimento.

Agradeço sobretudo à minha família, por toda a ajuda, incentivo, suporte, amor e afeto. Essa conquista também é de vocês, por sempre apoiarem minhas decisões, me incentivarem a correr atrás dos meus sonhos e me encorajarem a enfrentar os desafios que aparecem no caminho. Obrigada pela união não somente nos momentos de vitória, mas principalmente nos momentos difíceis. Vocês são tudo pra mim. Amo vocês.

Agradeço também a melhor equipe de pesquisa: o grupo LabTerra. Como sempre ressaltei, vocês foram essenciais para o sucesso deste trabalho. Agradeço imensamente todo o suporte e as trocas de conhecimentos que tivemos durante essa trajetória. Só nós sabemos a correria e as dificuldades que passamos juntos. Vocês são o melhor TIME que já trabalhei, e levarei com muita gratidão os ensinamentos e momentos compartilhados.

Agradeço carinhosamente às minhas amigas, que nessa pandemia, mantendo somente encontros virtuais, sempre conseguiram deixar a vida mais leve entre drinks e risadas.

Por fim, agradeço à minha gatinha Jade, que na reta final deste trabalho virou uma estrelinha no céu. Encheu meus dias com muito afeto e muita “amassada de pão” no colo. Muitas vezes escrevendo o código, ela subia no notebook bagunçando tudo o que já estava escrito. Você está no meu coração pra sempre Jadoca.

Gratidão aos meus guias espirituais por fortalecer os alicerces morais que sustentam minha caminhada. Axé.

*“ Uma chuva de prata do céu vai descer  
O esplendor da mata vai renascer  
E o ar de novo vai ser natural  
Vai florir  
Cada grande cidade o mato vai cobrir  
Das ruínas um novo povo vai surgir  
E vai cantar afinal  
As pragas e as ervas daninhas  
As armas e os homens de mal  
Vão desaparecer nas cinzas de um carnaval ”*

*João Nogueira*

## RESUMO

Modelos dinâmicos de vegetação global (DGVMs) vêm sendo desenvolvidos para melhor entender as respostas da vegetação às mudanças climáticas. No entanto, os DGVMs geram respostas variáveis uma vez que a vegetação é representada por poucos tipos funcionais de plantas. Modelos baseados na variabilidade dos atributos funcionais surgem como alternativa para representar melhor as estratégias de vida adotadas pelas plantas. Incluir a fenologia foliar nesses modelos é de suma importância pois a mesma é capaz de controlar a sazonalidade dos fluxos de carbono, água e energia. Em florestas tropicais como a Amazônia, a fenologia é impulsionada principalmente pela disponibilidade de água no solo. Portanto, simular os impactos de um clima mais seco requer a conexão entre fenologia e estratégias hidráulicas das plantas. Este trabalho contribuiu para o desenvolvimento do modelo CAETÊ com a implementação de um módulo de fenologia foliar vinculado ao sistema hidráulico das plantas. O desenvolvimento foi aplicado para todo o bioma Amazônico e teve como objetivo principal melhorar a representação da sazonalidade do índice de área foliar (LAI) com consequente melhoria no ciclo do carbono e água, a fim de avaliar os impactos da mudança do clima sobre ambos. Para tal, dois atributos funcionais foram utilizados como variantes: WD (densidade da madeira - determinando a hidráulica) e  $\tau_{\text{folhas}}$  (tempo de residência do carbono nas folhas - determinando a idade foliar). Equações já existentes em outros modelos de vegetação foram usadas e adaptadas ao modelo CAETÊ. O modelo foi aplicado com uma redução de 30% da precipitação. Como resultados, a inclusão do módulo de fenologia melhorou o desempenho do modelo em relação à sazonalidade do LAI nas regiões em que a água no solo é um fator limitante; bem como melhorou a representação da produtividade primária bruta do ecossistema (GPP) e proporcionou uma variabilidade espacial mais demarcada da região Amazônica. A nível de ciclagem biogeoquímica, uma redução na precipitação em 30% levou à uma redução na provisão de água no solo, na GPP, LAI e evapotranspiração (ET) para regiões menos úmidas da Amazônia; enquanto que para áreas mais úmidas não houve impactos evidentes, coerente às observações de que nessas regiões uma redução no regime de chuva não é suficiente para determinar os processos biogeoquímicos e LAI. Por fim, conclui-se de modo geral que a inclusão da fenologia foliar melhora o desempenho do modelo, mas que é necessário ajustes no novo módulo para que represente a sazonalidade também em regiões que não são determinadas pela água no solo.

**Palavras-chave:** Ecologia; Mudanças climáticas; Biologia Modelos matemáticos; Fenologia foliar; Hidráulica; Ciclos biogeoquímicos.



## ABSTRACT

Dynamic global vegetation models (DGVMs) have been developed to better understand the vegetation's response to climate changes. However, DGVMs generate variable responses since it is represented by a small set of plant functional types. Models based on the variability of functional traits appear as an alternative to better represent the plant life strategies. Including leaf phenology in these models is of paramount importance because it plays a role in controlling the seasonality of carbon, water, and energy fluxes. In tropical ecosystems, such as in the Amazon, phenology is mainly driven by soil water availability, so simulating the impacts of a predicted drier climate requires the representation of the connection between phenology and the hydraulic strategies of plants. This work contributed to the development of the CAETÊ trait-based model through the implementation of a leaf phenology module linked to plant hydraulic system. The development was applied to the entire Amazon biome and its main objective was to improve the representation of the seasonality of the leaf area index (LAI) with consequent improvement in the carbon and water cycle, and therefore to assess the impacts of climate changes on it. For this, two functional traits are being used as variants: WD (wood density - determining the hydraulic system) and  $\tau_{\text{leaves}}$  (leaf carbon residence time - determining the leaf age). Equations already existing in other vegetation models were used and adapted to the CAETÊ model. The model was applied under a 30% reduction of precipitation. As a result, the inclusion of the phenology module improved the model's performance in relation to LAI seasonality in regions where soil water is a limiting factor; as well as improving the representation of the gross primary productivity of the ecosystem (GPP) and providing a more demarcated spatial variability of the Amazon region. At the level of biogeochemical cycling, a 30% reduction in precipitation led to a reduction in soil water availability, in GPP, LAI and evapotranspiration (ET) for less humid regions of the Amazon; while for more humid areas there were no evident impacts, consistent with the observations that in these regions a reduction in the rainfall regime is not sufficient to determine the biogeochemical and LAI processes. Finally, it is generally concluded that the inclusion of leaf phenology improves the performance of the model, but that adjustments to the new module are necessary so that it also represents seasonality in regions that are not determined by water in the soil.

**Keywords:** Ecology; Climate changes; Biology Mathematical models; Leaf phenology; Hydraulics; Biogeochemical cycles.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>12</b>
<b>2 REFERENCIAL TEÓRICO .....</b>	<b>16</b>
<b>CAPÍTULO 1 - INTERAÇÕES ECOLÓGICAS</b>	
<b>2.1. <i>Feedbacks</i> da fenologia foliar às mudanças climáticas.....</b>	<b>16</b>
<b>2.2 Fenologia foliar das florestas tropicais - <i>drivers</i> e padrões.....</b>	<b>20</b>
2.2.1 <i>Drivers fisiológicos - conectando fenologia, hidráulica e longevidade foliar</i> ..	23
<b>CAPÍTULO 2 - MODELAGEM DE VEGETAÇÃO</b>	
<b>2.3 Modelos Dinâmicos Globais de Vegetação.....</b>	<b>29</b>
2.3.1 <i>Abordagens fenológicas nos modelos</i> .....	29
2.3.2 <i>PFT vs PLS</i> .....	30
2.3.3 <i>AmazonFACE</i> .....	32
<b>3 OBJETIVOS.....</b>	<b>34</b>
<b>4 METODOLOGIA.....</b>	<b>35</b>
<b>4.1 O modelo CAETÊ - <i>Trait-based model</i>.....</b>	<b>35</b>
4.1.1 <i>Características gerais do modelo</i> .....	35
4.1.2 <i>Dados de entrada e protocolo de modelagem</i> .....	37
4.1.3 <i>Desenvolvimento e implementação da fenologia foliar no modelo</i> .....	38
4.1.3.1 <i>Distribuição da área de estudo</i> .....	39
4.1.3.2 <i>Atributos funcionais variantes e trade-offs associados</i> .....	39
4.1.3.3 <i>Formulações de processos ecofisiológicos</i> .....	43
4.1.3.4 <i>Conexão das formulações implementadas com a fenologia foliar</i> .....	53
4.1.4 <i>Spin-up</i> .....	56
4.1.5 <i>Sensibilização do modelo</i> .....	56
4.1.6 <i>Sobrevivência das PLSs nas células de grade</i> .....	58
4.1.7 <i>Ocupação das PLSs nas células de grade - a permuta de Biomass-ratio para Fractional-Projective-Cover</i> .....	58
4.1.8 <i>Distribuição de frequência dos atributos funcionais variantes</i> .....	59
<b>4.2 Aplicação do modelo e análise de sensibilidade.....</b>	<b>60</b>
<b>4.3 Análise de dados e avaliação do modelo.....</b>	<b>60</b>
4.3.1 <i>Produtividade primária bruta (GPP)</i> .....	60
4.3.2 <i>Produtividade primária líquida (NPP)</i> .....	61
4.3.3 <i>Evapotranspiração</i> .....	61

4.3.4 Índice de área foliar (LAI).....	61
<b>5 RESULTADOS.....</b>	<b>62</b>
<b>5.1 Avaliação do modelo.....</b>	<b>62</b>
5.1.1 Índice de área foliar (LAI).....	62
5.1.2 Produtividade primária bruta (GPP).....	64
5.1.3 Produtividade primária líquida (NPP).....	66
5.1.4 Evapotranspiração (ET).....	67
<b>5.2 Redução da precipitação e seus efeitos nas variáveis biogeoquímicas.....</b>	<b>68</b>
5.2.1 Disponibilidade de água no solo.....	68
5.2.2 Produtividade primária bruta (GPP).....	69
5.2.3 Produtividade primária líquida (NPP).....	70
5.2.4 Índice de área foliar (LAI).....	71
5.2.5 Evapotranspiração (ET).....	72
<b>6 DISCUSSÃO.....</b>	<b>73</b>
6.1 A implementação do módulo fenológico melhorou a sazonalidade do LAI?.....	73
6.2 Redução da precipitação e seus efeitos nos fluxos biogeoquímicos.....	75
6.3 Possíveis feedbacks dos efeitos nos ciclos biogeoquímicos no índice de área foliar para a regulação do clima global.....	77
<b>7 CONCLUSÃO.....</b>	<b>78</b>
<b>APÊNDICE A. Formulações do modelo CAETÊ.....</b>	<b>80</b>
Apêndice A.1. – Formulações do processo fotossintético.....	80
Apêndice A.2. – Sub-modelo de balanço hídrico.....	83
Apêndice A.3. – Formulações da alometria.....	84
<b>8 REFERÊNCIAS.....</b>	<b>85</b>

## 1. INTRODUÇÃO

O incremento dos gases de efeito estufa na atmosfera (GHGs = *greenhouse gases*), como dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), metano (CH<sub>4</sub>) e óxido nitroso (N<sub>2</sub>O), ocasionam mudanças significativas no clima da Terra (IPCC, 2013). Está em curso um aumento gradual do CO<sub>2</sub> atmosférico que deve ocasionar uma elevação média da temperatura global de 3,2°C até o ano de 2100 (VAN VUUREN; RIAHI, 2011; RAFTERY et al., 2017), e uma variação na frequência e intensidade de chuvas (IPCC 2013). Essas mudanças climáticas alteram as condições ambientais proporcionando novos cenários que muito provavelmente os ecossistemas não experimentaram em sua evolução recente, e as comunidades vegetais respondem diretamente à tais exposições sem precedentes às mudanças do clima local (MILLAR; STEPHENSON; STEPHENS, 2007).

Diversos modelos matemáticos foram desenvolvidos para melhor entender e prever as respostas da vegetação às perturbações humanas. Os modelos dinâmicos de vegetação global - da sigla em inglês DGVMs, são os mais utilizados para determinar os padrões de comunidades vegetais tanto do passado, quanto atuais e futuros, e seus respectivos ciclos biogeoquímicos em diferentes escalas (PRENTICE et al., 2007). Os DGVMs também são utilizados para avaliar e representar o fluxo de matéria e energia terrestre e para estimar o papel da biosfera no ciclo global de carbono (principal *driver*<sup>1</sup> da mudança climática atual) e água (BONAN, 2008). Contudo, tais modelos apresentam respostas consideravelmente variáveis, em grande parte devido às generalizações feitas em DGVMs no qual as múltiplas estratégias de vida vegetal são representadas atualmente por poucos tipos funcionais (PRENTICE et al., 2007).

A consideração de um grupo restrito de tipos funcionais, os chamados PFTs (da sigla em inglês *Plant Functional Types*), apesar de serem desenvolvidos para avaliar biomas mundiais, podem não ser a melhor alternativa para compreender os efeitos das alterações ambientais em ecossistemas hiperdiversos como as florestas tropicais (SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; PAVLICK et al., 2013). Esta abordagem considera que um conjunto de plantas de um mesmo PFT responde às condições do ambiente e atua no ecossistema de forma semelhante, descartando a importância da variação dos atributos funcionais observados na comunidade vegetal (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016). As plantas, na verdade, podem responder de maneira diferenciada às perturbações ambientais de longo prazo, culminando em alterações importantes de composição funcional (distribuição

---

<sup>1</sup> Termo utilizado para algo que faz outras coisas progredirem, se desenvolverem ou ficarem mais fortes.

multivariada de características entre organismos co-ocorrentes) e taxonômica de uma comunidade, como visto no estudo de Esquivel-Muelbert et al. (2018). Esses autores demonstraram tendências temporais na Amazônia relacionadas a ocorrência de uma maior abundância de gêneros tolerantes à seca, enquanto houve maior mortalidade de gêneros dependentes de solos úmidos, indicando um impacto direto da mudança climática na composição funcional da comunidade, representando um cenário futuro de uma Amazônia mais árida (ESQUIVEL-MUELBERT et al. 2018).

As alterações no regime de precipitação e a reincidência de secas podem influenciar o comportamento fenológico da planta e da comunidade vegetal da floresta Amazônica (LONGO et al., 2018). Fenologia é o estudo dos fenômenos periódicos recorrentes no ciclo de vida dos seres vivos - como eventos de brotação, floração, queda de folhas - e suas relações com o ambiente, sobretudo o clima (SCHWARTZ, 2013). A fenologia é considerada cada vez mais relevante para a ciência das mudanças climáticas como um dos indicadores mais simples das respostas da biota frente às alterações do clima (PEÑUELAS; RUTISHAUSER; FILELLA, 2009). Nesse aspecto, acompanhar o comportamento fenológico das comunidades vegetais é essencial pois a mudança foliar determina os processos de captação de carbono e água e pode mudar drasticamente em resposta às transformações oriundas de cenários climáticos (POLGE & PRIMACK, 2011; MORIN et al., 2009). Portanto a fenologia é um componente fundamental para os estudos de monitoramento de mudanças climáticas globais, e para a melhor compreensão do impacto das alterações do clima nos ciclos biogeoquímicos, tendo em vista que a fenologia integra vários processos fisiológicos, como o balanço entre fotossíntese e respiração relacionada à variação dos fatores ambientais ao longo do tempo (PARMESAN & YOHE, 2003).

Contudo, Richardson et al. (2011) destacam que existem modelos baseados em elementos da fenologia que são incapazes de representar os ciclos sazonais atuais, sendo inviável a produção de previsões adequadas em cenários climáticos futuros. Devido a erros na fenologia, modelam erroneamente a troca de carbono e provavelmente deturpam outras respostas fundamentais da vegetação ao clima (RICHARDSON et al. 2011). As falhas nas simulações dos modelos podem ser explicadas também pelo fato das alterações na qualidade e quantidade das folhas estimularem a sazonalidade da capacidade fotossintética (RESTREPO-COUBE et al., 2017). Grande parte dos DGVMs atuais apresentam um esquema fenológico simples ou mesmo ignoram essa questão em florestas tropicais perenes e as respostas sazonais fotossintéticas da vegetação são consideradas como decorrentes somente da sazonalidade das condições climáticas (WU et al., 2016). Essas considerações

resultam em uma má representação dos fluxos de carbono, produtividade primária bruta (GPP), capacidade fotossintética (PC), dentre outros fluxos e pools (RESTREPO-COUBE et al., 2017). Apesar de cada vez mais os biomas tropicais serem descritos nos DGVMs, a recorrência de previsões imprecisas reforça a necessidade de um melhor entendimento dos fatores que controlam a fenologia da mudança foliar nos trópicos e, para reduzir as incertezas e obter uma melhor previsão dos impactos das mudanças climáticas nas comunidades vegetais, devemos aprimorar e compreender melhor a fenologia e seus modelos (RICHARDSON et al., 2013).

Dessa forma, em situações de seca, questões importantes incluídas em estudos fenológicos atuais são como as plantas regulam sua fisiologia e o que isso implica no crescimento, dinâmica foliar e reprodutiva (PEÑUELAS et al., 2004; LONGO et al. 2018; RENTON et al., 2018). Além disso, mudanças fenológicas impulsionadas por alterações na disponibilidade hídrica podem interferir nas taxas de mortalidade e produtividade das comunidades vegetais (PRICE; WASER, 1998, PHILLIPS et al. 2009). Como visto em Manoli et al., (2018) para a Amazônia, a sazonalidade da eficiência do uso da água observada (da sigla em inglês WUE; menor quantidade de água necessária para cada unidade de carbono absorvida) propõe que estratégias de fenologia foliar visam melhorar a eficiência fotossintética e a aquisição de água em épocas de maior incidência de luz e pouca disponibilidade hídrica. Esses autores afirmam que a produtividade da floresta pode ser maior ou menor conforme a relação entre as variações de precipitação, disponibilidade de água no solo e a fenologia foliar do dossel (MANOLI et al., 2018).

Nesse contexto, é fundamental implementar módulos de fenologia impulsionados por sistemas hidráulicos de plantas (ELLER et al., 2018), pois a regulação estomática e a eficiência do uso da água como adaptações às secas podem resultar em alterações na produção e perda foliar (COSTA et al., 2010). A fenologia foliar é uma estratégia para atingir o ganho ótimo de carbono no ecossistema de acordo com os recursos sazonais disponíveis, e as variações na disponibilidade hídrica são fatores indispensáveis para determiná-la em florestas tropicais (WU et al., 2016). Dadas essas questões sobre os feedbacks das comunidades vegetais às mudanças climáticas, é necessário a elaboração de modelos de vegetação que retratam um melhor entendimento dessa relação entre disponibilidade hídrica, estratégias fenológicas e balanço de carbono, para diminuir cada vez mais as incertezas sobre os prognósticos dos impactos das variações climáticas na floresta Amazônica (GALBRAITH et al., 2010).

A fim de avançar no entendimento das respostas das comunidades vegetais às mudanças climáticas e suprir as limitações dos DGVMs, estão sendo desenvolvidos modelos baseados na variabilidade de atributos funcionais, conhecidos como *trait-based* (WEBB et al., 2010). Tais modelos possuem uma representação mais abundante da diversidade funcional da vegetação, apontando uma alternativa promissora para a melhor caracterização dos mecanismos de sobrevivência e estratégias de crescimento adotadas pelas plantas, (PAVLICK et al., 2013). Contudo, ainda é necessário um maior aprofundamento e articulação da base conceitual a fim de impulsionar essa linha de pesquisa ecológica proeminente (WEBB et al., 2010). Assim, o presente projeto busca utilizar um modelo de vegetação *trait-based* com a implementação de um módulo de fenologia foliar no código fonte, com objetivo de representar melhor a sazonalidade da vegetação e, posteriormente, os impactos das mudanças na precipitação e elevação da [CO<sub>2</sub>], usando as estratégias de vida de plantas do modelo CAETÊ (*Carbon and Ecosystem Functional Trait Evaluation Model*) - desenvolvido no Laboratório de Ciências do Sistema Terrestre (LabTerra) da UNICAMP visando compreender a influência das mudanças climáticas sobre os ecossistemas terrestres tropicais.

## 2. REFERENCIAL TEÓRICO

### CAPÍTULO 1 - INTERAÇÕES ECOLÓGICAS E MUDANÇAS CLIMÁTICAS

A fenologia vem sendo cada vez mais reconhecida pela ciência como um componente fundamental das plataformas de monitoramento das mudanças climáticas por ser um forte indicativo acerca das adaptações dos seres vivos (PEÑUELAS; RUTISHAUSER; FILELLA, 2009). No quarto Relatório de Avaliação do IPCC (2007), a fenologia foi atribuída como um dos processos mais simples para se alcançar tais informações, uma vez que é esperado que a época de ocorrência de processos fenológicos mudem na dependência das mudanças no clima (ROSENZWEIG et al., 2008). Dessa forma, o componente fenológico foi ampliado para além da sua sensibilidade à sazonalidade anual, atuando também como um forte preditor dos impactos a longo prazo das mudanças climáticas na vegetação (SCHWARTZ, 1998, CLELAND et al., 2007; ROSENZWEIG et al., 2008), visto que tais impactos afetam a resposta fenológica dos indivíduos e espécies (e.g. MENZEL et al. 2006, 2020). Compreender a interação entre os fatores ambientais e a atividade fenológica se dá então como essencial para avançar no entendimento dessas alterações climáticas em ampla escala (POLGE & PRIMACK, 2011; MORIN et al., 2009).

#### 2.1. *Feedbacks* entre fenologia foliar e mudanças climáticas

A influência da fenologia no microclima já é bastante conhecida e evidenciada pela ciência, podendo estimular a competição entre os organismos e determinar a estrutura das comunidades vegetais (RICHARDSON et al., 2013; MORELLATO et al., 2016; Figura 1). Contudo, ainda é necessário enfatizar como a fenologia media os *feedbacks* da vegetação para uma análise climática mais ampla (PEÑUELAS; RUTISHAUSER; FILELLA, 2009). A fenologia vegetativa ocupa um papel central no controle da dinâmica sazonal dos fluxos de carbono, água e energia entre o ecossistema e a atmosfera (PEÑUELAS; RUTISHAUSER; FILELLA, 2009), e alterações na fenologia impulsionadas pelas mudanças no clima podem então, retroalimentar as interações biosfera-atmosfera em maior escala (PIAO et al., 2019; Figura 1).

O controle fenológico atua no ciclo do carbono através da quantidade de superfície foliar disponível para que o processo fotossintético ocorra. Por exemplo, uma maior cobertura de folhas absorve maior radiação fotossinteticamente ativa e aumenta a produtividade do ecossistema (CHEN et al. 2019), que por sua vez aumenta o papel da vegetação como sumidouro de carbono e regula as altas emissões antrópicas de CO<sub>2</sub>, desacelerando o



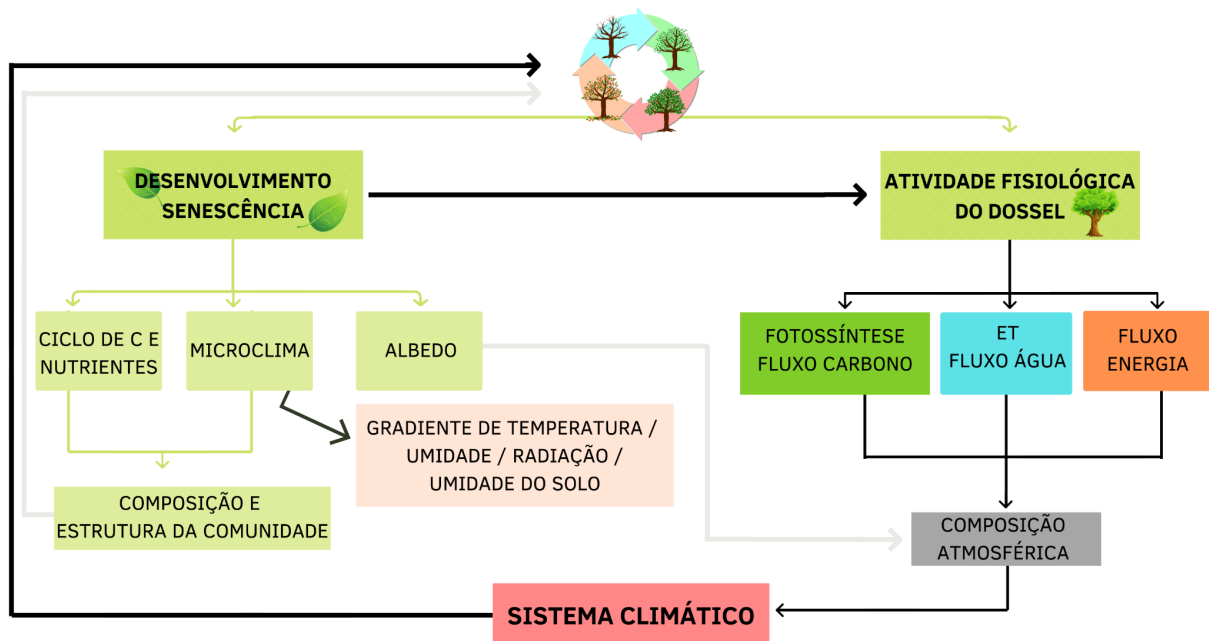
aquecimento global (SHEVLIAKOVA et al., 2013). Como visto em Chen et al. (2019), o aumento do índice de área foliar (LAI) observado de 1981 a 2016 determinou isoladamente cerca de 12,4% do armazenamento de carbono terrestre acumulado ( $95 \pm 5$  PgC), feito através de modelagem ecossistêmica impulsionada por observações de satélite. Em particular, as alterações ao longo do desenvolvimento foliar impactam consideravelmente o balanço de carbono dos ecossistemas (RICHARDSON et al., 2010; KEENAN et al., 2014), e por fim, a [CO<sub>2</sub>] atmosférica. Por exemplo, a produção de folhas novas aumenta a captação de CO<sub>2</sub> da atmosfera, mas o atraso da queda de folhas pode levar à um leve aumento (KEENAN et al., 2014) ou diminuição desse processo ecossistêmico de assimilação (PIAO et al., 2008), que é essencial para prever a capacidade das florestas de atuarem como sumidouros.

A fenologia vegetativa no ciclo da água media a interação ecossistema-atmosfera pelo processo de evapotranspiração (ET), que integra a transpiração vegetal (60-90% do total da ET terrestre; GOOD et al., 2015; JASECHKO et al., 2013) e a evaporação da água no solo (PIAO et al., 2020). Uma maior cobertura foliar tende a aumentar a transpiração do ecossistema devido à maior superfície de estômatos para a perda de água (BERNACCHI; VANLOOCKE, 2015). Por outro lado, diminui o processo de evaporação do solo uma vez que a maior cobertura reduz a radiação solar que penetra nos dosséis fechados, mas promove uma maior evaporação da água da chuva retida na superfície das folhas (ZHANG et al., 2016). Esse controle fenológico na evapotranspiração do ecossistema determina o abastecimento de água nos componentes de estoque do ciclo da água (atmosfera, solos, rios; PIAO et al., 2020). Por exemplo, visto a alta taxa de ET causada pela maior cobertura de folhas, o estoque de água na atmosfera em forma de vapor aumenta (aumentando o regime de precipitação) e o estoque no solo e o escoamento diminui, podendo estimular um estresse hídrico (EVARISTO; MCDONNELL, 2019). Em ambientes úmidos como a Amazônia, acredita-se que as taxas de ET sejam responsáveis por até 50% da precipitação local (BETTS et al., 2004). Dessa forma, é discutido que as alterações das fases da fenologia vegetativa ao longo do desenvolvimento foliar determinam diretamente o ciclo da água e o clima predominante dos ecossistemas (PIAO et al., 2019).

Já a influência do controle fenológico no fluxo de energia entre biosfera-atmosfera implica em alterações na temperatura do ar, considerado como o balanço entre o aquecimento promovido pelo albedo e o resfriamento da evaporação (BONAN, 2008). Uma maior cobertura foliar tem menor albedo comparado com solos expostos, ou seja, possui menor refletividade e dessa forma absorve mais radiação, sendo capaz de intensificar o fluxo de calor sensível e aumentar a temperatura da superfície da região (DAVIN;

NOBLET-DUCOUDRÉ, 2010). Já o incremento na evapotranspiração promovida pela alta cobertura de folhas diminui a temperatura da superfície pelo processo de resfriamento evaporativo (DAVIN; NOBLET-DUCOUDRÉ, 2010) pois a maior formação de nuvens leva à uma redução na radiação de ondas curtas que atinge a superfície terrestre. Contudo, o maior vapor de água aumenta a temperatura visto que retém mais radiação de onda longa e reemite a mesma para a atmosfera (DEVARAJU et al., 2018). Nos trópicos, por exemplo, o processo de resfriamento evaporativo prevalece com o aumento da cobertura foliar comparado ao processo do albedo (ZENG et al., 2017).

## FENOLOGIA E SISTEMA CLIMÁTICO



**Figura 1:** Modelo conceitual dos feedbacks primários entre a vegetação e o sistema climático que são influenciados pela fenologia foliar da vegetação. A sigla C significa carbono e ET evapotranspiração.

Em uma perspectiva inversa, à rápida mudança do clima estimulou o interesse no entendimento e modelagem das respostas fenológicas das plantas frente à essas alterações, junto aos efeitos dessa resposta para a ciclagem de carbono, água e energia - relação descrita anteriormente (PIAO et al., 2019). Visto que as mudanças climáticas não são uniformes entre a geografia do globo, é válido concluir que as respostas fenológicas também serão diferentes entre as regiões (CHAMBERS et al., 2013). Dessa forma, com diversos estudos apresentando possíveis alterações fenológicas em florestas temperadas, não é apropriado considerar essas projeções para outros ambientes (CHAMBERS et al., 2013), tais como as florestas tropicais. Para tal, é importante considerar os gatilhos ambientais que possam determinar a produção e perda foliar dessas florestas (REICH, 1995). Sabendo que a fenologia foliar das florestas tropicais é, em grande parte, uma resposta à disponibilidade hídrica do solo, é válido investigar como mudanças previstas no regime de precipitação podem determinar a provisão de água, e se há outros gatilhos possíveis para uma alteração nos padrões fenológicos foliares (REICH, 1995), como por exemplo a radiação (discutidos em mais detalhes na seção 2.2).

Mudanças moderadas na precipitação podem não ser suficientes para alterar a provisão de água e os padrões fenológicos, pelo menos até que se atinja um limiar crítico de escassez de água na estação seca (REICH, 1995). Guan et al. (2015) evidenciaram um limiar de precipitação de aproximadamente 2.000 mm por ano para distinguir a sustentação da produtividade nas florestas tropicais. Esses autores demonstraram que acima desse limite as florestas mantêm a fenologia perene durante a estação seca, suprindo sua necessidade de água ao longo do ano; e abaixo, a disponibilidade hídrica limita a produtividade controlando a sazonalidade fotossintética (GUAN et al., 2015). A precipitação quando considerada, se mostrou essencial para os estudos de impactos das mudanças climáticas, mas a previsão das alterações fenológicas frente a essa variável se apresenta de difícil execução (CHAMBERS et al., 2013).

Nas florestas tropicais secas, é discutido que o aumento da temperatura e consequentemente da radiação pode propiciar uma fenologia foliar mais sincronizada, visto que essas alterações devem causar uma redução mais rápida da disponibilidade de água, abscisão foliar antecipada e prolongamento dos períodos sem folhas (REICH, 1995). Nas florestas úmidas com leve sazonalidade, já foi observado que a radiação atua como um gatilho para a produção de folhas novas na estação seca (HUETE et al., 2006; MYNENI et al., 2007; SALESKA et al., 2007). Dessa forma, alguns estudos discutem a possibilidade das espécies aumentarem essa produção de folhas novas de forma mais sincronizada na estação seca, como uma estratégia para aproveitar o aumento da incidência de luz e a maior provisão

de CO<sub>2</sub> na atmosfera (MYNENI et al., 2007, BORCHERT et al. 2014). A temperatura, de forma geral, é indicada como o principal gatilho das alterações fenológicas, mas muitas vezes é a única variável climática ponderada nos estudos de mudanças do clima (CHAMBERS et al., 2013).

Já para a [CO<sub>2</sub>] atmosférica, é discutido duas possibilidades nas florestas tropicais: por um lado a maior oferta de CO<sub>2</sub> tende a resultar em uma aceleração do desenvolvimento do órgão e, portanto, em uma redução do tempo de vida útil foliar, e dessa forma, as folhas podem se desprender em condições relativamente pouco estressantes (REICH, 1995). Por outro lado há menos investimento em maquinário fotossintético e a folha pode prolongar seu período de vida, pois caso haja uma diminuição da transpiração (devido ao aumento da eficiência do uso da água), o início do stress hídrico nas árvores atrasa e isso pode retardar a queda foliar e estimular uma vida útil mais longa (REICH, 1995). Contudo, usualmente os resultados experimentais não apontam uma direção consistente dessa resposta (i.e. um avanço ou atraso; ASSHOFF et al., 2006).

Nesse contexto apresentado, podemos concluir que o entendimento das respostas fenológicas frente às mudanças do clima é ainda limitada dado a dificuldade de avaliar os diferentes fatores climáticos de forma conjunta, o que torna a modelagem e a projeção dessas respostas um tanto complexas (PIAO et al., 2019). Apesar da importância dessa compreensão para inferir as consequências na ciclagem biogeoquímica do ecossistema e o *feedback* deste para com o sistema climático, estimar esses impactos ainda é um grande desafio (PIAO et al., 2019). Contudo, o principal desafio para modelar a sazonalidade da dinâmica do dossel tropical - e por fim predizer mais certamente esses impactos - origina-se das incertezas na compreensão dos mecanismos potenciais responsáveis pelo turnover foliar (POULTER; HEYDER; CRAMER, 2009), apesar de cada vez mais essas dúvidas estarem sendo supridas na literatura. É proposto que futuros estudos usufruam de novas ferramentas observacionais para ampliar esse entendimento nas florestas tropicais, e conseqüentemente melhorar a modelagem fenológica baseada em processos (PIAO et al., 2019).

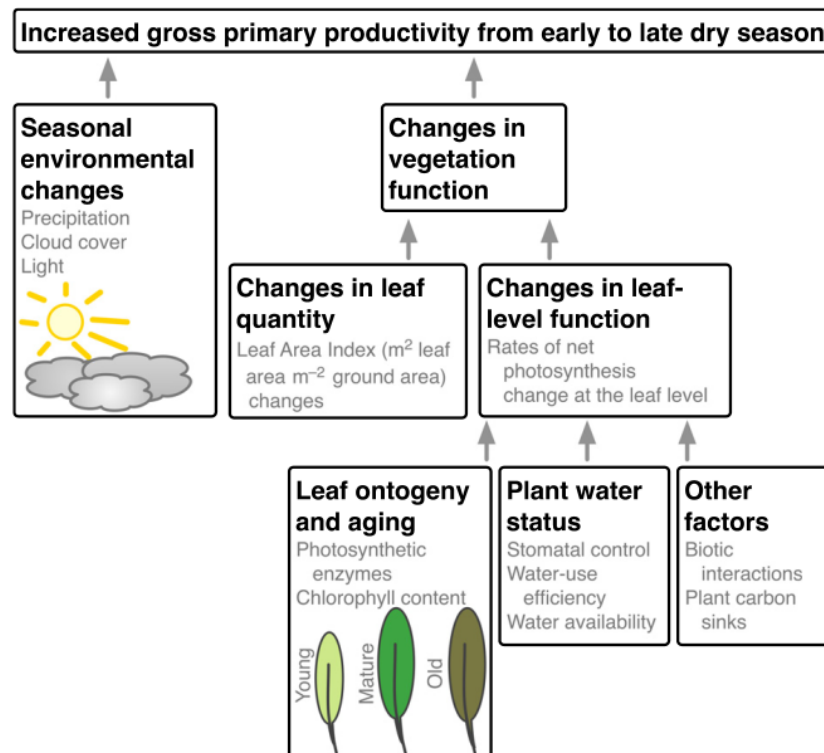
## **2.2 Fenologia foliar das florestas tropicais - *drivers* e padrões**

A fenologia foliar das florestas tropicais se distingue principalmente em duas classificações baseadas na dinâmica da folha durante a estação seca: árvores decíduas que perdem suas folhas de forma episódica a fim de evitar o stress hídrico, e árvores perenes que mantêm o desenvolvimento foliar de forma contínua e, portanto, são consideradas como

tolerantes à seca (REICH, 1995; ISHIDA et al., 2006). As árvores decíduas possuem uma fenodinâmica bem parecida em virtude do desenvolvimento foliar ocorrer de forma sequencial e episódica, diferenciando somente no espaço temporal de produção e senescência (BORCHERT, 1984). Já para manter uma árvore perenifolia as fenodinâmicas variam amplamente, podendo realizar trocas foliares de forma contínua em baixa intensidade, ou em maior intensidade de forma descontínua ou alternada (REICH 1995; REICH et al., 2004). Para as florestas tropicais secas que possuem uma sazonalidade demarcada, a produção e perda foliar das espécies perenifolias pode ocorrer de forma simultânea ao longo da duração da estação seca ou apenas na estação úmida (BORCHERT 1998; ALBERTON et al., 2019). Para as espécies decíduas, a perda foliar ocorre a partir do início da estação seca e a reposição se dá no final da seca ou apenas na estação úmida subsequente (BORCHERT 1998; ALBERTON et al., 2019). Já para as florestas tropicais úmidas que apresentam uma sazonalidade menos acentuada, a fenodinâmica para manter o hábito foliar perene varia amplamente entre as árvores (MORELLATO et al., 2000; REICH et al., 2004). Embora espécies perenifolias predominem florestas tropicais úmidas (mais de 80% das espécies/indivíduos), observamos também espécies semidecíduas (11%) e decíduas (6%) em menor proporção (MORELLATO et al., 2000; TALORA & MORELLATO, 2000). A deciduidade nas florestas úmidas é mantida por um período curto de geralmente 1 mês (PIRES, 2010), enquanto que nas florestas secas esse período sem folhas pode perdurar mais de 6 meses dependendo da duração da estação seca (KUSHWAHA & SINGH, 2005).

Nas duas principais estratégias de troca foliar, decídua e não-decídua, a disponibilidade hídrica do solo - determinada diretamente pelo regime de precipitação - vem sendo constantemente apontada como o principal gatilho no controle dessa dinâmica vegetativa do dossel visto que determina os potenciais de água que permeia toda a planta (BORCHERT, 1980; REICH & BORCHERT, 1984). Diversos estudos discutem a associação entre a disponibilidade hídrica do solo, estado da água nas plantas e a fenologia vegetativa em florestas tropicais secas (BORCHERT, 1994c; BORCHERT et al., 2002; MARKESTEIJN et al., 2011a; MÉNDEZ-ALONZO et al., 2013; PIVOVAROFF et al., 2014; BRAGA et al., 2016, PALOSCHI et al. 2021). Entretanto, para regiões úmidas como a Amazônia, ainda é necessário uma maior compreensão dessa ligação, e devido à menor sazonalidade, essa resposta da dinâmica do dossel muito provavelmente difere das observadas nas florestas secas (BRAGA et al., 2016).

Além da disponibilidade de água no solo, as observações recentes de satélite (HUETE et al., 2006; MYNENI et al., 2007; SALESKA et al., 2007) e de campo (WAGNER et al., 2017) discutem que a dinâmica do dossel tropical de florestas úmidas da Amazônia também é impulsionada pela radiação. Esse gatilho favorece um aumento no LAI através do fluxo (*flush*<sup>2</sup>) de folhas novas, promovendo um incremento da GPP no início da estação seca quando na realidade é observado uma menor quantidade de água no solo (Figura 2; ELLIOT et al., 2006). É proposto que esse fluxo de produção de folhas se dá pelo acesso das raízes nas camadas mais profundas do solo que aliviam o stress hídrico da estação seca (HUETE et al., 2006), e como a disponibilidade de água no solo não é um fator limitante, a dinâmica sazonal do dossel segue outro fator ambiental que serve como gatilho das estratégias fenológicas: a radiação (ELLIOT et al., 2006; MYNENI et al., 2007; RIVERA et al., 2007). Vem sendo observado que o aumento do LAI se dá de forma antecipada ao crescente aumento da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) na estação seca (MYNENI et al., 2007). Sabendo então que a capacidade fotossintética das folhas novas aumenta exponencialmente até sua maturação foliar (WU et al., 2016; ALBERT et al., 2018), a GPP na estação seca é sustentada ou maximizada através dessa estratégia que visa coincidir a máxima assimilação de carbono com altos níveis de PAR (RIVERA et al., 2007).



<sup>2</sup> Liberação de novas folhas geralmente produzidas de forma simultânea em todos os ramos de uma planta/árvore.

**Figura 2:** Hipóteses para o aumento da produtividade primária bruta (GPP) ao longo da estação seca nas espécies perenes da floresta Amazônica, divididas em mudanças causadas pela sazonalidade dos fatores ambientais (painel da extrema esquerda) e/ou mudanças causadas pela estrutura e função da vegetação (demais painéis). Estes últimos são divididos entre mudanças causadas pela quantidade de folhas (i.e. LAI) e/ou pela função fisiológica ao nível da folha, que muda conforme a ontogenia, estado da água da planta e/ou interações bióticas. **Retirado de:** ALBERT et al., 2018.

Essa conexão entre as alterações sazonais da dinâmica bioquímica e estrutura dos dosséis com estratégias de uso da água e processos do subsolo, sustentam a importância de compreender, além dos gatilhos ambientais citados anteriormente, as relações biogeoquímicas (estrutura das plantas e suas funções fisiológicas) que impulsionam a fenologia, e suas implicações nos fluxos de carbono, água e energia.

### *2.2.1 Drivers fisiológicos - conectando fenologia, hidráulica e longevidade foliar*

A função fisiológica das plantas de prover água às suas folhas está diretamente associada à sua sobrevivência, dado que um dos maiores custos na assimilação do carbono para a fotossíntese é a perda dessa água para a atmosfera, processo que ocorre pela abertura dos estômatos na superfície foliar (MAHERALI; POCKMAN; JACKSON, 2004). O fornecimento de água para as folhas depende de manter intacta a coluna hídrica no xilema, que interliga desde a absorção da água pelas raízes até sua evaporação para a atmosfera (MAHERALI; POCKMAN; JACKSON, 2004), conhecido por transpiração vegetal. Isso ocorre pois quando a planta perde água através do controle estomático, uma pressão negativa é formada e conduzida até as células das raízes em contato com o solo, fazendo com que a água se desloque ao longo do xilema da planta até ser transpirada novamente para a atmosfera (TYREE & ZIMMERMANN, 2002). A força dessa pressão negativa é determinada principalmente pela disponibilidade hídrica do solo e demanda evaporativa atmosférica, por exemplo, em períodos de seca com menor água no solo e maior demanda por transpiração, essa pressão é intensificada (MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2014). Como essa via hidráulica está sob tensão, ela é vulnerável à ruptura por meio da aspiração de êmbolos de ar (cavitação), que acontece quando o gradiente de pressão ao longo do *continuum*<sup>3</sup> solo-planta-atmosfera promove um potencial hídrico negativo o suficiente para aspirar o ar para o interior dos vasos (SPERRY & TYREE, 1988). Dessa forma, pode-se afirmar que a eficiência do fluxo de água varia de acordo com a disponibilidade hídrica do solo, visto que cada vez que ocorre embolia, o vaso preenchido por ar não transporta mais água, causando

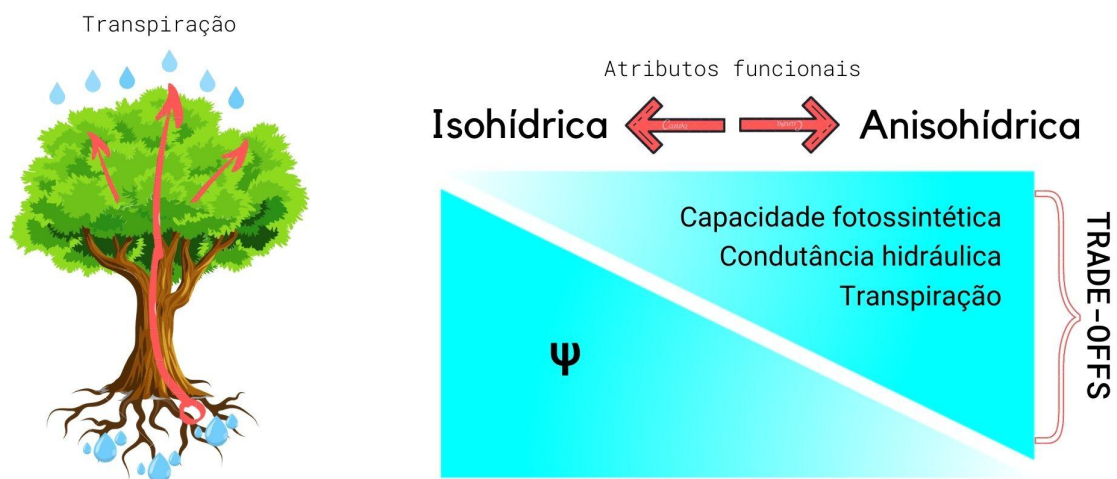
---

<sup>3</sup> Sequência em que cada elemento difere apenas ligeiramente do seguinte, embora os extremos se revelem notoriamente distintos.

uma redução da condutividade hidráulica do xilema (TYREE & ZIMMERMANN, 2002) e consequentemente do processo fotossintético e taxa de crescimento (BRODRIBB & FEILD, 2000; BRODRIBB; HOLBROOK; GUTIÉRREZ, 2002; CHOAT et al., 2011).

Com isso, entender como as plantas priorizam o ganho de carbono e o uso da água em diferentes conteúdos de água no solo é essencial para prever quais espécies vegetais irão maximizar a produção de biomassa em condições ambientais variáveis (ATTIA, et al., 2015). A maioria das plantas foram classificadas em dois modos de acordo com a resposta estomática em função da disponibilidade hídrica: isohídricas e anisohídricas (Figura 3; TARDIEU & SIMONNEAU, 1998). As espécies isohídricas, ao notar uma queda no potencial hídrico do solo, fecham seus estômatos e interrompem a condutância hidráulica a fim de evitar uma diminuição acentuada do seu potencial hídrico, ao lado em que as espécies anisohídricas permanecem com seus estômatos abertos mesmo quando o conteúdo de água do solo diminui, mantendo as trocas gasosas e suportando baixos níveis de potencial hídrico (KLEIN, 2014). Os valores mais positivos de potencial hídrico mantidos à custa do fechamento dos estômatos pode ocasionar alto risco de mortalidade por “fome” de carbono, principalmente quando as espécies forem subordinadas a secas mais prolongadas (MCDOWELL et al., 2008). Por outro lado, o decaimento do potencial hídrico a valores mais negativos a fim de manter as trocas gasosas pode resultar em vulnerabilidade à cavitação e embolismo, diminuição da produtividade, riscos aos tecidos e eventualmente, mortalidade das plantas (MCDOWELL et al., 2008).

## ESTRATÉGIAS HIDRÁULICAS





**Figura 3.** Estratégias hidráulicas de aquisição de água em resposta à disponibilidade de água no solo e *trade-offs* envolvidos. A posição dos triângulos juntamente com a cor em degradê, representam os atributos funcionais associados e suas respectivas proporções relacionadas à uma estratégia de recursos anisohídrica ou isohídrica. A figura ilustra o *continuum* solo-planta-atmosfera. O  $\psi$  simboliza o potencial hídrico.

Nesse contexto, a fotossíntese limitada pelas características hidráulicas do xilema é um conceito importante pois promove informações acerca dos fatores que coordenam a produtividade e mortalidade das plantas (BRODRIBB; HOLBROOK; GUTIÉRREZ, 2002). Os estudos que se concentram somente na vulnerabilidade à cavitação e embolismo não esclarecem a relação entre taxas fotossintéticas e estratégias hidráulicas das plantas por não representar a condutividade absoluta do xilema (BRODRIBB; HOLBROOK; GUTIÉRREZ, 2002). Para esse entendimento, diversos estudos estão relacionando os valores de potenciais hídricos com as estratégias fenológicas das plantas (MARKESTEIJN et al., 2011a; MÉNDEZ-ALONZO et al., 2013; PIVOVAROFF et al., 2014; BRAGA et al., 2016; PALOSCHI et al. 2021). Sabendo que as espécies perenes necessitam manter o transporte de água para as folhas durante a estação seca, é importante que essas apresentem uma resistência maior ao processo de cavitação e embolismo (CHEN et al., 2009). Como visto em PINHO et al., 2021, em que analisaram a fenologia foliar da Amazônia central e seus respectivos valores de  $\psi_{50}$  durante a estação seca, as espécies perenifólias apresentaram um comportamento anisohídrico com valor mais negativo de  $\psi_{50}$ , enquanto as espécies semidecíduas tiveram valores maiores de  $\psi_{50}$ , caracterizando um comportamento isohídrico diante a disponibilidade de água no solo reduzida. Mesmo que de modo geral seja esperado esse padrão de comportamento hidráulico para as diferentes fenodinâmicas, a sobreposição entre elas também foi observada (BRODRIBB et al., 2003; MARKESTEIJN et al., 2011b). Pode-se concluir, então, que não há um consenso claro entre as estratégias de fenologia foliar e sistema hidráulico das plantas.

Todavia, a literatura apresenta uma hipótese que relaciona a disponibilidade de água no solo, potencial hídrico das plantas e perda foliar, denominada de “*hydraulic fuse hypothesis*” (TYREE et al., 1993). Essa hipótese declara que em períodos de menor provisão de água, os órgãos mais periféricos da planta, como as folhas, dispõem de valores mais negativos de potenciais hídricos (TYREE et al., 1993; TYREE & ZIMMERMANN, 2002). Assim, se a vulnerabilidade à cavitação desses órgãos for igual ou maior que a de órgãos centrais, como o caule, os periféricos serão cavitados mais antecipadamente (TYREE et al., 1993; TYREE & ZIMMERMANN, 2002). Sabendo que a cavitação deixa os órgãos não

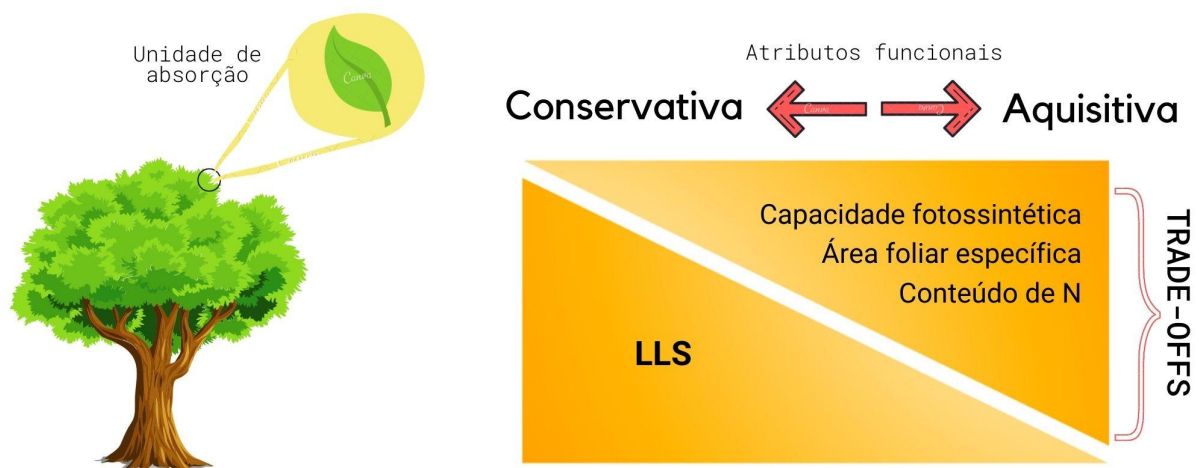
funcionais, essa hipótese também prediz que esses órgãos periféricos podem ser desprendidos (TYREE et al., 1993), o que condiz com a teoria de que substituir órgãos centrais como o tronco é demasiadamente mais custoso para a planta do que a abscisão e reposição foliar (WOLFE; SPERRY; KURSAR, 2016). Com isso, essa hipótese apresenta a queda de folhas em resposta ao stress hídrico - e consequentemente a quebra do *continuum* solo-planta-atmosfera apresentado anteriormente - como uma estratégia de proteção para que o caule não sofra perda de condutividade hidráulica induzida por cavitação durante as secas sazonais (TYREE et al., 1993), além reduzir a perda de água por transpiração. Wolfe, Sperry e Kursar (2016) sustentaram essa hipótese para florestas tropicais secas, mas destacam que de modo geral a queda de folhas não é eficiente na estabilização do potencial hídrico, apontando que o papel da deciduidade em épocas secas varia entre as espécies.

As mudanças fenológicas ao longo dos gradientes de umidade do solo e potenciais de água nas plantas também estão significativamente relacionadas com as diferentes longevidades foliares nas comunidades vegetais (REICH, 1995). A vida útil foliar (da sigla em inglês LLS) é um atributo funcional de extrema relevância para distinguir as estratégias fenológicas foliares em perenes e decíduas (KIKUZAWA, 1991). Nas florestas tropicais secas, é observado que cerca de 80% das espécies têm a longevidade foliar correspondente ao período da estação chuvosa (aproximadamente 8 meses; REICH, 1995, ALBERTON et al. 2019). Já nas florestas tropicais úmidas é observado uma forte variabilidade entre as longevidades foliares, com grande parte das espécies apresentando uma vida útil foliar longa (maior que 16 meses; REICH, 1995). Mais especificamente para a Amazônia, foi indicado a variação espacial da longevidade da folha através de um modelo demográfico, reproduzindo maior longevidade no centro da bacia com 2,1 ( $\pm 0,2$ ) anos, e menor longevidade nas regiões leste e sul que apresentam um componente decíduo maior com 1,5 ( $\pm 0,7$ ) anos (CALDARARU; PALMER; PURVES, 2012). Dados de solo na mesma região relataram valores entre 2 meses e 6,4 anos (REICH et al., 2004), e até 26 meses para outras florestas úmidas (SHARPE, 1997). Essa variação relatada na longevidade das folhas entre florestas tropicais úmidas e secas é evidentemente uma resposta da fenologia, mas há possibilidade também de ser uma causa, com fortes implicações para cada tipo de floresta (BORCHERT 1994a). Espécies com ciclos de vida foliares semelhantes tendem a apresentar a mesma correlação entre diversos atributos funcionais da folha, refletindo em estratégias conservadoras e aquisitivas no uso dos recursos (REICH et al., 1992; PAN et al., 2020), bem como em atributos funcionais da planta inteira (REICH et al., 1992). Conhecido por Espectro Econômico Foliar (da sigla em inglês LES: WRIGHT et al., 2004), esse gradiente de

estratégias é constatado globalmente em diversos habitats e formas de vida vegetal, além de ser independente do clima (WRIGHT 2004).

O espectro abrange desde folhas produtivas de vida curta, com alto retorno de carbono e investimentos em nutrientes, até folhas conservadoras de vida longa, com baixa taxa fotossintética e lento retorno dos investimentos (Figura 4; WRIGHT et al. 2004). Na concepção do ganho de carbono, a correlação negativa entre a máxima assimilação de carbono e a vida útil foliar traduz em um *trade-off* entre a taxa potencial de retorno de carbono por unidade de massa foliar e a duração desse tempo de residência (WESTOBY et al., 2002). Esta é coerente com a modelagem de custo-benefício fundamentada na teoria da otimização de carbono foliar (KIKUZAWA, 1995), com a premissa de que a longevidade foliar é curta quando a taxa fotossintética é alta ou quando o custo de construção foliar é baixo. Dessa forma, o LES também incorpora a área foliar específica (da sigla em inglês SLA) como variável de correlação, em que folhas com alto valor de SLA (folhas finas) tendem a ter um menor LLS e maior capacidade fotossintética por requerer pouco investimento em carbono por unidade de área foliar e serem fisiologicamente mais ativas. Por outro lado, folhas com baixo SLA têm maior LLS e menor capacidade fotossintética por investirem mais carbono por unidade de área foliar em estruturas de defesa contra estresse físico e herbivoria. Este padrão é válido para as árvores da floresta Amazônica (POORTER; BONGERS, 2006; WRIGHT et al., 2004; REICH et al., 1991) e passa da escala de órgão para uma compreensão sobre a troca entre crescimento e sobrevivência em todo o nível da planta (KIKUZAWA; LECHOWICZ, 2011; POORTER; BONGERS, 2006).

## ESPECTRO ECONÔMICO FOLIAR



**Figura 4.** Estratégias de economia de recursos e *trade-offs* envolvidos no Espectro econômico foliar (LES). A posição dos triângulos juntamente com a cor em degradê, representam os atributos funcionais associados e suas respectivas proporções relacionadas à uma estratégia de recursos aquisitiva ou conservativa. LLS é a sigla em inglês para vida útil foliar (ou longevidade da folha). O destaque para a folha indica a unidade de absorção do LES.

Diversos estudos propuseram uma dependência direta entre o espectro econômico da folha e do caule, visto a correlação entre a condutividade hidráulica e a manutenção do dossel das árvores (MÉNDEZ-ALONZO et al., 2012; PIVOVAROFF; SACK; SANTIAGO, 2014; FU et al., 2019). O espectro econômico do caule (da sigla em inglês SES) diz que uma maior densidade da madeira possui menor expansão volumétrica do vaso e transporte de água, mas com maior resistência ao stress provocado pela seca (suportando valores mais negativos de potenciais hídricos) por adquirir propriedades mecânicas mais fortes e flexíveis (REICH, 2014). Espécies que possuem essa estratégia mantém suas folhas que, portanto, apresentam vida útil mais prolongada, e conseqüentemente, têm dosséis mais persistentes (MEINZER et al., 2008; MÉNDEZ-ALONZO et al., 2012). Como nas florestas tropicais secas e úmidas, uma maior densidade da madeira proporciona uma menor condutância hidráulica (SANTIAGO et al., 2004; BARALOTO et al., 2010; MARKESTEIJN et al., 2011b), que por sua vez pode reduzir a área foliar (BARALOTO et al., 2010) e apresentar um crescimento lento (CHAVE et al., 2009). Por outro lado, espécies com menor densidade da madeira podem ter um aumento em suas taxas de mortalidade (CHAVE et al., 2009; SAKSCHEWSKI et al., 2015). Essas espécies possuem os vasos mais expansivos, que apesar de promover uma maior condutância hidráulica, muitas vezes cavitam em potenciais hídricos menos negativos comparados às espécies com alta densidade da madeira (POCKMAN & SPERRY, 2000; MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2002; WHEELER et al., 2005).

Portanto, as estratégias fisiológicas apresentadas conectam o comportamento hidráulico e fenológico das plantas, salientando a importância da investigação dos *trade-offs* entre os atributos funcionais e as estratégias de adaptação das plantas frente às mudanças do clima.

## CAPÍTULO 2 - MODELAGEM DE VEGETAÇÃO

### 2.4 Modelos dinâmicos globais de vegetação

#### 2.4.1 Abordagens da modelagem fenológica

Existem diversas maneiras de representar a fenologia em um modelo climático. O modo mais acessível e usual é utilizar os dias determinados para brotamento e senescência (SCHAEFER et al., 2008; JAIN & YANG, 2005), através de phenocams (ALBERTON et al., 2014, 2017; WU et al., 2016; LOPES et al., 2016) ou extrair essa informação dos produtos de índices de vegetação provenientes de satélite, tais como NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) e EVI (*Enhanced Vegetation Index*) do MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*), um proxy da fenologia foliar que estima as datas de mudança foliar e definem o início (SOS) e fim (EOS) da estação de crescimento, utilizando séries temporais (ZHANG et al., 2003). Essa fenologia da superfície da terra (*Land surface phenology*) é um método adequado principalmente para estudos em grande escala, devido à cobertura temporal e espacial que o sistema oferece, além de servir como uma alternativa à indisponibilidade de dados observacionais em campo de mudança foliar, que são necessários para as etapas de calibração e validação do modelo (RICHARDSON, et al. 2013). Ainda assim, a determinação de datas das fases fenológicas só é suficiente para modelar e fazer a predição dos impactos das mudanças climáticas nos ecossistemas com uma série temporal extensa.

O método mais comumente usado pelos modelos de vegetação globais para projetar os impactos das mudanças do clima na fenologia é por meio de limiares de temperatura geralmente fixos e pela configuração de um modelo de dias de crescimento (STICH et al., 2003; KNORR et al., 2010). A maioria desses modelos se baseiam na fenologia em nível de espécie, mas o conceito de fenologia em escala de paisagem também foi incorporado (MORISSETTE et al., 2008) por ser mais adequado para os dados de satélite e para modelos globais com ampla distribuição. Outra abordagem para incluir o componente fenológico, além dos limiares térmicos já descritos, é baseada na hipótese de otimização do carbono, que assume as árvores como reguladoras do seu ganho e perda de folhas para alcançar a máxima assimilação de carbono (KIKUZAWA, 1996; SCHYMANSKY et al., 2007; CALDARARU et al., 2014). Essa postulação de que as plantas buscam atingir o ganho ótimo de carbono já foi experienciada em nível individual (LE ROUX et al., 2001) e ecossistêmico (NIU et al., 2012), e a vantagem de utilizar esse método de otimização está na sua aplicabilidade globalizada, visto que é independente do tipo de vegetação e de recursos limitantes.

Dentre os modelos fenológicos existentes, a maioria é voltado principalmente para biomas temperados e boreais e representam somente as fenofases de brotação e desenvolvimento foliar (RICHARDSON; O'KEEFE, 2009; FU et al. 2015), com poucos estudos modelando a senescência foliar na estação do outono por exemplo (RICHARDSON et al., 2006). Esses modelos têm negligenciado as florestas tropicais, principalmente as pluviais que constantemente são apontadas como vegetações sem sazonalidade cíclica. Para esses biomas tropicais, o componente fenológico é representado de forma simples ou mesmo ignorado em grande parte dos DGVMs atuais e a resposta sazonal da fotossíntese nas diversas comunidades vegetais é tida como um produto somente da sazonalidade das condições climáticas (WU et al., 2016). Essas premissas inapropriadas, já que todos os locais no globo são sazonais, incluindo os trópicos (MORELLATO et al. 2013), levando à uma simulação precária dos processos ecossistêmicos já discutidos anteriormente e a consequente projeção distorcida dos impactos das mudanças climáticas na fenologia da vegetação.

Ainda que as florestas tropicais venham sendo cada vez mais retratadas nos estudos de modelagem, a persistência dessas projeções imprecisas salienta a necessidade de compreender melhor os fatores que controlam a fenologia nos trópicos a fim de aprimorar esse conhecimento e sua representação nos DGVMs (RICHARDSON et al., 2013, MORELLATO et al. 2016, ABERNETHY et al. 2018). Para tal, é fundamental considerar a fenologia foliar em sua complexidade nos modelos. Desta maneira, podemos modelar apropriadamente os ciclos biogeoquímicos de carbono e água e as demais respostas relacionadas ao clima mediadas pela troca foliar na floresta.

#### *2.4.2 Tipos funcionais de plantas (PFT) vs Estratégias de vida das plantas (PLS)*

A abordagem mais amplamente utilizada pelos DGVMs são os que consideram tipos funcionais de plantas (PFTs, da sigla em inglês *Plant Functional Types*) para representar os diferentes tipos de vegetação (REU et al., 2014; SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; VERHEIJEN et al., 2015). Os PFTs podem ser definidos como conjuntos de plantas que apresentam respostas semelhantes às condições ambientais e influenciam igualmente os processos ecossistêmicos (NOBLE; GITAY, 1996; DIAZ; CABIDO, 1997). Tais respostas decorrem de estratégias de crescimento pré-definidas que utilizam parâmetros invariantes (no espaço e tempo) para caracterizar os processos ecológicos e fisiológicos, tais como a fenologia da vegetação (e.g. perenifólias, decíduas) e as diferentes formas de vida (e.g. árvores, arbustos, herbáceas; VERHEIJEN et al., 2015). No entanto, o uso dessa abordagem de PFTs retrata propriedades médias dos atributos funcionais de uma planta que são avaliados

em categorias amplas, e assim, acabam por desconsiderar grande parte da variação inter e intraespecífica desses atributos (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016).

As respostas das plantas às condições ambientais ocorrem de forma dinâmica através de ajustes no seu metabolismo, que são refletidos diretamente nos atributos funcionais. Essa dinâmica, além de levar a diferenças consideráveis entre as propriedades da planta, também resulta em uma alta variação dos atributos funcionais no tempo e espaço (DÍAZ et al., 2007). Portanto, ainda que os atributos das plantas determinem significativamente os processos ecossistêmicos, sua função em grande parte dos DGVMs segue negligenciada, principalmente devido a utilização de poucos tipos funcionais para representar as múltiplas estratégias de vida vegetal (PRENTICE et al., 2007).

Alguns DGVMs de alto reconhecimento retratam a grande diversidade vegetal encontrada na floresta Amazônica com apenas um tipo funcional de planta (JULES; CLARK et al., 2011) ou dois (LPJ; SITCH et al., 2003). Esta abordagem é bastante utilizada para responder questões que são estritamente relacionadas aos ciclos biogeoquímicos e não à diversidade funcional e/ou vegetal. Nesse caso, a utilização de PFTs fornece um caminho descomplicado para lidar com a representação de toda a diversidade existente no ambiente (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016). Contudo, ainda que essa abordagem tenha possibilitado investigar diversas questões importantes, a funcionalidade dos modelos de vegetação que fazem uso de tipos funcionais de plantas ainda é restrita (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016; SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; VAN BODEGOM et al., 2012).

O uso de atributos funcionais constantes para representar toda a diversidade de plantas em ambientes hiper-diversos como é o caso das florestas tropicais, vem acompanhado de delicadas limitações (VERHEIJEN et al., 2013). Isso porque a performance da diversidade funcional, dos ciclos biogeoquímicos, e por conseguinte da resiliência dessas florestas frente às mudanças climáticas, pode ser retratada de forma inadequada (FYLLAS et al., 2014; PAVLICK et al., 2013). Os atributos funcionais constantes impossibilitam a análise compreensiva das respostas adaptativas das plantas. Dessa forma, sabendo que o cenário climático previsto pode resultar em combinações de atributos completamente diferentes daquelas encontradas em condições atuais (VAN BODEGOM et al., 2012), essa generalização feita em PFTs pode induzir uma falha na compreensão da vulnerabilidade dos ecossistemas às mudanças climáticas (LACOINTE, 2000).

Nesse sentido, a fim de avançar no entendimento das respostas das comunidades vegetais às mudanças climáticas e suprir as limitações dos DGVMs, estão sendo

desenvolvidos modelos baseados na variabilidade de atributos funcionais, conhecidos como *trait-based* (WEBB et al., 2010). Este novo caminho promissor substitui os parâmetros constantes dos PFTs por atributos variáveis no tempo e espaço e retratam as comunidades vegetais através de diversas combinações plausíveis de atributos funcionais (WEBB et al., 2010; WULLSCHLEGER et al., 2014), conhecidos como estratégias de vida das plantas (PLSs, da sigla em inglês *Plant Life Strategies*). Uma PLS é definida como uma combinação única de valores dos atributos que representa como a planta lida com as condições ambientais. Através de uma análise conjunta dos PLSs em multi-espaco se tem uma performance dinâmica das comunidades vegetais e uma predição mais acurada da vulnerabilidade dos ecossistemas frente às mudanças climáticas. Essa abordagem fornece uma melhor caracterização dos mecanismos de sobrevivência e estratégias de crescimento adotadas pelas plantas, além de representar melhor a diversidade funcional da vegetação (PAVLICK et al., 2013), sendo apropriada para ambientes hiper-diversos como é o caso das florestas tropicais.

No entanto, ainda é necessário um maior aprofundamento e articulação da base conceitual a fim de impulsionar essa linha de pesquisa ecológica proeminente (WEBB et al., 2010). Isso porque a inclusão de PLSs como variantes impacta de forma significativa as respostas dos atributos funcionais às mudanças climáticas e a influência dessas respostas no funcionamento e resiliência dos ecossistemas (PAPPAS; FATICHI; BURLANDO, 2016; VERHEIJEN et al., 2013).

### 2.4.3 AmazonFACE

Com a finalidade de reduzir as incertezas acerca dos impactos da elevada concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> - real agente das mudanças climáticas - na floresta Amazônica, vem sendo desenvolvido o experimento AmazonFACE (Avaliação dos efeitos do aumento de CO<sub>2</sub> atmosférico na ecologia e resiliência da floresta Amazônica; LAPOLA & NORBY, 2014). O projeto, ao qual o presente trabalho está associado, irá aplicar uma concentração atmosférica de 600 ppmv (real + 200 ppm projetado para o futuro) em uma área de floresta madura na Amazônia localizada na estação de pesquisa próxima a Manaus, Brasil.

O Experimento de Enriquecimento de CO<sub>2</sub> ao Ar Livre (FACE - *Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment*) é a abordagem científica mais direta e robusta para reduzir essa incerteza que permeia em como as mudanças climáticas afetarão a floresta, sua grande biodiversidade e os serviços ecossistêmicos que ela provém. Essa tecnologia possibilita a aplicação da elevada [CO<sub>2</sub>] em parcelas florestais sem que altere outras variáveis microclimáticas e bióticas



(NORBY et al., 2005). Dessa forma, o FACE fornece dados extremamente importantes para a compreensão dos processos ecossistêmicos que controlam as respostas da vegetação ao incremento de CO<sub>2</sub>, auxiliando na parametrização dos DGVMs (NORBY; ZAK, 2011) e proporcionando informações acerca do desempenho dos mesmos. Os modelos, devido a possibilidade de exceder as análises tanto em escala de tempo e espaço comparado aos experimentos FACE (NORBY et al., 2010; NORBY; ZAK, 2011), fornecem hipóteses que são averiguadas experimentalmente (CERNUSAK et al., 2013; CHAMBERS et al., 2012).

O presente trabalho busca então implementar fórmulas relacionadas à fenologia foliar em um modelo dinâmico de vegetação com abordagem *trait-based* - que utiliza atributos funcionais variantes para representar a alta biodiversidade encontrada nas florestas tropicais - e assim ter uma melhor compreensão da relação entre as estratégias fenológicas, balanço do carbono e disponibilidade hídrica. No contexto do projeto AmazonFACE, o modelo de vegetação utilizado é o modelo CAETE, que adota essa abordagem *trait-based*. Ainda em estágio inicial, o CAETE irá contribuir para a compreensão da vulnerabilidade das florestas às mudanças climáticas e obter resultados que componham hipóteses ecológicas a serem verificadas diretamente no experimento AmazonFACE.

### 3. OBJETIVOS

O objetivo geral do presente projeto é o desenvolvimento e aplicação de formulações que representem a fenologia foliar considerando sua ontogenia e os sistemas hidráulicos das plantas, através de modelagem baseada em atributos funcionais com foco especial na floresta Amazônica. A meta é ter uma melhor simulação do índice de área foliar, e com isso, investigar a relação entre estratégias de fenologia, disponibilidade hídrica e balanço de carbono no bioma Amazônico e oferecer projeções para o componente experimental do projeto AmazonFACE (LAPOLA & NORBY, 2014).

Como objetivos específicos, investigar a seguinte questões:

1. Como a implementação de um modelo de fenologia baseado na hipótese de otimização de carbono, considerando ontogenia foliar e hidráulica, se compara a uma abordagem fenológica onde esses processos não são considerados?

*Hipótese:* O desempenho do modelo em relação à sazonalidade de área foliar (e variáveis associadas à produtividade vegetal) melhora, ao menos em regiões onde a disponibilidade água é um fator limitante em parte do ano.

2. Como a redução em 30% da precipitação afeta processos de ciclagem biogeoquímica relacionados ao fluxo de água e balanço de carbono?

*Hipótese a:* Espera-se que a resposta, relacionada ao fluxo de água, seja de uma mudança na evapotranspiração do ecossistema, tendo em vista que alterações no comportamento fenológico influenciam a transferência de umidade da biosfera para a atmosfera em nível de dossel.

*Hipótese b:* Quanto ao fluxo de carbono, é esperado que a redução na precipitação também altere as variáveis de produtividade primária, uma vez que a produtividade da floresta pode ser maior ou menor conforme a relação entre as variações de precipitação, disponibilidade de água no solo e a fenologia foliar do dossel.

## 4. METODOLOGIA

### 4.1 O modelo CAETE - *Trai-based model*

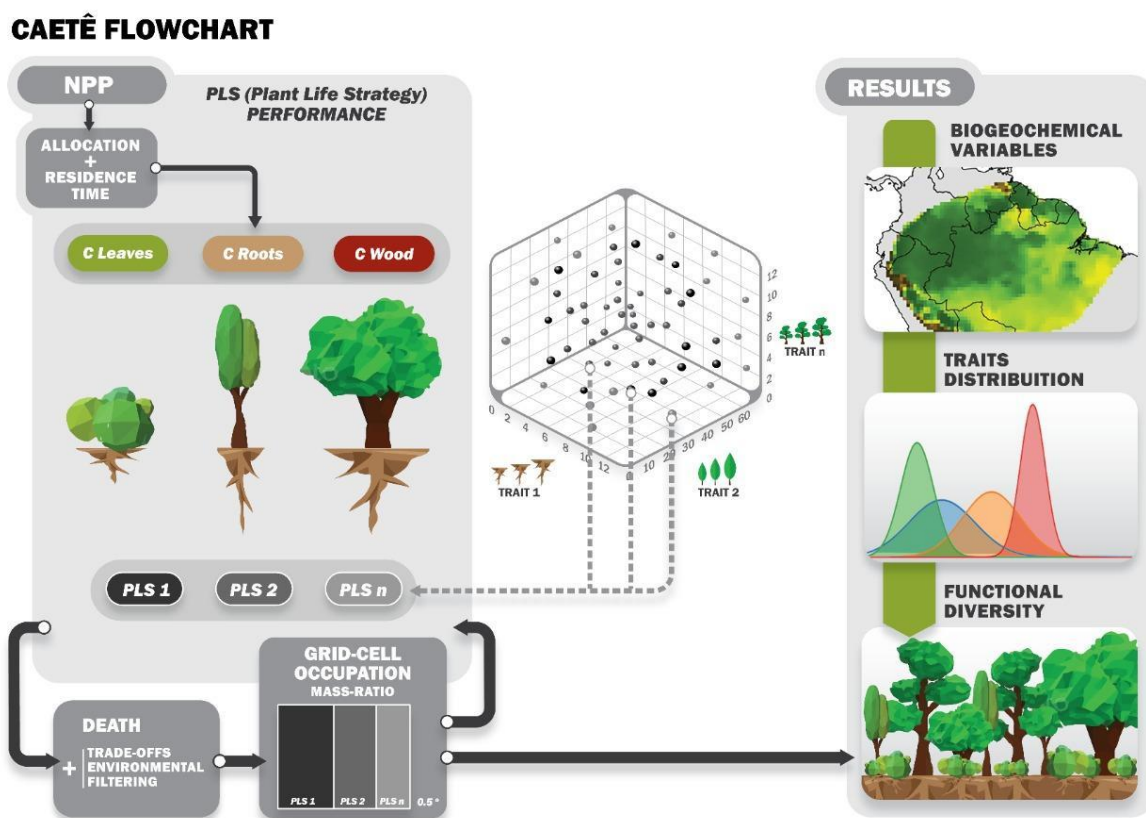
No intuito de compreender a influência das mudanças climáticas sobre os ecossistemas terrestres tropicais e entender como a biodiversidade vegetal presente nas áreas de estudo atuam em resposta a tais influências, está sendo desenvolvido o modelo dinâmico de vegetação CAETE (*Carbon and Ecosystem Functional Trait Evaluation Model*) no Laboratório de Ciências do Sistema Terrestre (LabTerra) da UNICAMP, explicitado abaixo. Neste trabalho em questão, foi desenvolvido e implementado no CAETE o módulo relacionado aos processos de fenologia foliar, impulsionado pela qualidade da folha e também por sistemas hidráulicos das plantas. Outras implementações paralelas foram feitas no modelo visando introduzir a competição, ciclos de nitrogênio e fósforo, alometria, mortalidade e aperfeiçoar a relação hidrologia-solo e as equações de respiração.

#### 4.1.1 Características gerais do modelo

O CAETE (*Carbon and Ecosystem Functional Trait Evaluation Model*) é um modelo dinâmico global de vegetação (DGVM) baseado em características que tem como objetivo representar com mais fidelidade a vegetação terrestre com base em uma lógica de variedade de características funcionais das plantas presente nos ecossistemas e as trocas históricas de vida relacionadas (PAVLICK et al., 2013; REU et al., 2011). A premissa fundamental do modelo, é representar a vegetação através dos atributos funcionais variantes e simular centenas a milhares de “Estratégias de vida das plantas” (da sigla em inglês PLS). Os parâmetros que traduzem o comportamento ecofisiológico das plantas e sua relação com o ambiente, usualmente fixos nos DGVMs convencionais, são representados aqui de forma aleatória e variante através de algoritmos do próprio modelo, tendo um intervalo de valor máximo e mínimo como *range* obtidos na literatura para cada parâmetro. Tais parâmetros atuam, por exemplo, na quantidade de carbono assimilado pela fotossíntese, na distribuição desse carbono para os diferentes compartimentos das plantas, no tempo de residência do carbono em cada compartimento, na sensibilidade da condutância hidráulica ao carbono assimilado, dentre diversos comportamentos ecofisiológicos.

Nesse sentido, a faixa de valores de um atributo funcional observado na natureza pode ser visto como um eixo de um hipervolume multidimensional formado pela combinação de  $n$  traços funcionais escolhidos (Figura 5; VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). Cada ponto desse hipervolume representa uma combinação única de valores para cada atributo

funcional, no qual estabelece as diferentes estratégias de vida das plantas e determina as diferentes aquisições de recursos (carbono, luz, água e nutrientes), indicando como o PLS age no ambiente. Com um método análogo ao filtro ambiental (DIAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; WEBB et al., 2010), a sobrevivência dos PLSs será diferente de acordo com as regiões geográficas, pois as respostas dos atributos funcionais decorrentes das mudanças do clima e as implicações disso no ecossistema geram resultados espacialmente distintos (e.g. fluxos biogeoquímicos, estoques e diversidade funcional).



**Figura 5.** Infográfico esquemático da abordagem de modelagem CAETÊ. O modelo gera um grande número de estratégias de vida de plantas (PLS) a partir da combinação de valores de  $n$  características funcionais. Todas as combinações de atributos criam um hipervolume multidimensional com um potencial espaço funcional. A partir desse espaço funcional, um número (determinado por um teste de sensibilidade) de combinações é amostrado aleatoriamente no modelo CAETÊ. A combinação de atributos funcionais determina como o PLS lida com o ambiente através de processos eco-fisiológicos. Através de uma filtragem ambiental e de *trade-offs* que os atributos geram, cada célula da grade restringe a ocorrência e o desempenho de PLSs. A partir da sobrevivência diferente de PLS em cada célula da grade, é possível acessar fluxos e estoques biogeoquímicos, bem como a distribuição dos atributos nas células de grade e todos os componentes da diversidade funcional (*outputs*). **Retirado de:** RIUS et al., *in prep.*

Primeiramente, a combinação de todos os atributos funcionais cria um hipervolume multidimensional com um potencial espaço funcional, e posteriormente, dado o extenso número de combinações de atributos, uma quantidade suficientemente grande de PLSs é amostrada aleatoriamente a partir desse espaço potencial. Desta forma o modelo gera padrões plausíveis de diversidade bioquímica e funcional através do filtro ambiental (PAVLICK et al., 2013). Cada célula de grade é iniciada com a mesma quantidade de PLS onde todas as combinações de atributos tem chance equivalente de ocupação, mas são mantidas apenas as que mantém uma quantidade mínima de carbono na raiz e folhas simultaneamente, de acordo com os processos ecofisiológicos e as limitações ambientais (o contrário ocorre a exclusão da PLS). Como resultado, conforme o ambiente muda (com diferentes cenários de mudanças climáticas, por exemplo), alguns PLSs são favorecidos e podem aumentar em abundância, outros podem não ser mais capazes de lidar com novas condições e serão excluídos. Essa sobrevivência diferencial pode levar a uma mudança na composição e abundância de atributos funcionais, permitindo entender como as mudanças ambientais afetam os fluxos e estoques biogeoquímicos.

#### *4.1.2 Dados de entrada e protocolo de modelagem*

No escopo do modelo CAETÊ e da maioria dos DGVMs é necessário que se tenha dados de entrada, os *inputs*, que irão gerar dados de saída, os *outputs*, que são as variáveis obtidas a partir da junção dos dados dos inputs e da condição ecológica / biológica modelada. O modelo CAETÊ busca manter a quantidade de dados de entrada o menor possível. Para o presente trabalho foi utilizado como *inputs* a radiação fotossintética ativa incidente (PAR), temperatura da superfície (T), precipitação ( $P_r$ ), umidade relativa (h) e concentração de dióxido de carbono atmosférico ( $C_a$ ), que juntamente com as performances ecofisiológicas modeladas de acordo com as condições ambientais fornecem os dados de saída (Tabela 1; ver seção 4.3).

Os dados de resolução diária dos *inputs* foram obtidos na plataforma pública ISI-MIP2 (*Inter-sectorial Impact Model Intercomparison Project*), coordenada pelo *Postdam Institute for Climate Impact Research* (PIK, [2013]) e *International Institute for Applied Systems Analysis* (IIASA). Esta plataforma é alimentada pela base de dados WATCH (*Water and Global Change*; HARDING et al., 2011), a qual utiliza estações meteorológicas situadas em várias partes do mundo; bem como pelo conjunto de dados de forçamento meteorológico WFDEI, que foi gerado usando a mesma metodologia do WATCH (link para acesso: *WATCH-WFDEI* <https://www.isimip.org/gettingstarted/details/5/>). O conjunto de dados cobre

o período de 1901 a 2016, em que os dados de 1901 a 1978 são provenientes do WATCH, e de 1979 em diante são retirados do WFDEI. Para o modelo CAETE os inputs são aplicados para o período de 1979-2016. As simulações realizadas com o clima atual foram usadas como linha de base para comparação com as simulações perturbadas pelas mudanças climáticas previstas.

**Tabela 1.** Dados de entrada (*inputs*) e de saída (*outputs*) que são trabalhados para a implementação do módulo de fenologia e para análise performática da comunidade em resposta às condições ambientais.

<i>Inputs</i>		<i>Outputs</i>	
PAR	radiação fotossintética ativa	GPP	produtividade primária bruta
T	temperatura da superfície	NPP	produtividade primária líquida
P <sub>r</sub>	precipitação	ET	evapotranspiração
h	umidade relativa	LAI	índice de área foliar
C <sub>a</sub>	concentração atmosférica de CO <sub>2</sub>		

As simulações do modelo foram feitas em uma resolução espacial das células de grade correspondentes a 0,5° x 0,5°, em um intervalo de tempo diário (todos os dados de entrada descritos são aplicados para a mesma resolução espacial de 0.5°; ver seção 4.1.3.1 para a área de estudo). A linguagem de programação utilizada para descrever o modelo CAETÊ se dá principalmente por Fortran 90, com apenas alguns módulos escritos em Python3. (Figura 7).

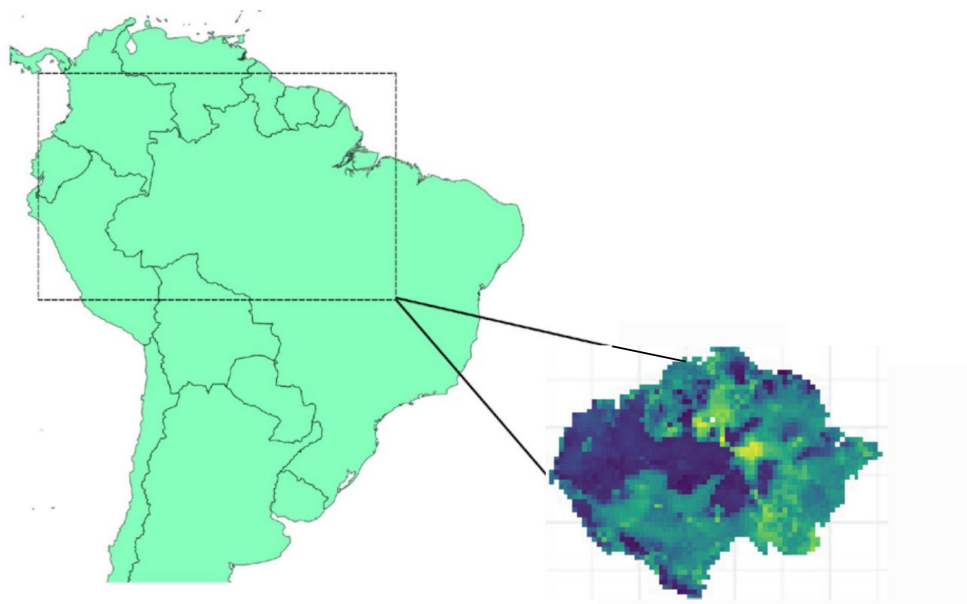
#### *4.1.3 Desenvolvimento e implementação da fenologia foliar no modelo*

Para melhor representar a sazonalidade da vegetação, um esquema de fenologia foliar foi implementado no modelo dinâmico global de vegetação CAETÊ. Este esquema é baseado no método de Caldararu et al. (2014) que considera a fenologia foliar como uma estratégia para o ganho ótimo de carbono no nível do dossel. A hipótese é de que as árvores regulam seus ganhos e perdas de folhas em resposta à variáveis ambientais como luz, temperatura e disponibilidade hídrica do solo, a fim de atingirem sua maior capacidade de assimilação de carbono (CALDARARU et al., 2014). Ademais, o esquema fenológico desenvolvido também se baseou no trabalho de Eller et al. (2018), a fim de incorporar formulações relacionadas às estratégias hidráulicas das plantas. Dessa forma, é possível entender como a vegetação lida

com a disponibilidade hídrica do solo voltado para uma fenologia foliar impulsionada não só pela idade da folha, mas também por sistemas hidráulicos das plantas.

#### 4.1.3.1 Distribuição da área de estudo

O CAETÊ é um modelo dinâmico global, mas no presente trabalho a distribuição da área de estudo se deu sobre a região do bioma Amazônico (Figura 6), visto o acoplamento com o projeto AmazonFACE explicitado anteriormente. Dessa forma, a seleção das células de grade tem como referência o mapa do *Data Basin* disponível em <https://databasin.org/datasets/7c01a6d864fe4158b455c812ab040b1f/>.



**Figura 6.** Identificação das células de grade que contemplam a região do bioma Amazônico e que caracterizam a área de estudo do presente trabalho.

#### 4.1.3.2 Atributos funcionais variantes e trade-offs associados

Continuando na mesma lógica do CAETÊ de empregar atributos de plantas com valores variáveis, foram considerados dois parâmetros-chave de cada formulação relacionada à fenologia variando dentro de uma faixa de valores determinada pela literatura (Tabela 2). Esses parâmetros que variam livremente são  $\tau_{\text{folhas}}$ , definido como tempo de residência do carbono na folha (relacionado ao efeito da idade foliar; Tabela 2; Eq. 1) e WD, sigla em inglês para densidade da madeira (relacionado às estratégias hidráulicas de eficiência e segurança; Tabela 2; Eq. 2), que por sua vez é conectado com a limitação hídrica.

A escolha desses atributos como variantes se deu principalmente pelas relações diretas ou indiretas com a fenologia foliar (apresentadas no referencial teórico), o que por sua vez viabiliza a implementação de um módulo fenológico impulsionado não só pela ontogenia através do desenvolvimento foliar (determinado pelo  $\tau_{\text{folhas}}$ ), mas também pelas mudanças fenológicas controladas hidraulicamente (inerente ao WD). A decisão de calcular o  $\psi_{50}$  empiricamente através do WD se dá por este atributo funcional já estar implementado no modelo, visto que há relativamente poucos dados disponíveis para parametrizar atributos hidráulicos em modelagem de espécies arbóreas tropicais. Dessa forma, a densidade da madeira é frequentemente usada como substituto dado sua medição acessível (CHAVE et al., 2009). Ademais, o WD atua como um *trade-off* para o  $\psi_{50}$  através da relação deste com a condutância hidráulica máxima da planta baseada nas relações empíricas de Christoffersen et al., (2016) - descritos em mais detalhes a seguir.

**Tabela 2.** Atributos funcionais escolhidos como variantes e seus respectivos intervalos de valores considerados para gerar as diferentes estratégias de vida de planta (PLS).

<b>Atributos funcionais</b>	<b>Intervalos</b>
$\tau_{\text{folhas}}$ (anos)	0,083 – 7,0
WD (g/cm <sup>3</sup> )	0,5 a 0,9

$\tau_{\text{folhas}}$ : tempo de residência do carbono nas folhas; atribuído a partir do artigo de Reich et al. (2007).  
WD: densidade da madeira; atribuído a partir do banco de dados *Global Wood Density*.

A intrínseca associação entre os respectivos atributos variantes com a fenologia foliar e, por fim, com o feedback da vegetação ao clima, se dá primeiramente pelo modelo CAETÊ dispor do tempo de residência do carbono na folha como análogo ao *leaf life span* (atributo funcional da planta que representa o tempo de vida útil foliar, no qual a partir desse período ocorre a perda foliar). A maneira em que se dá, dentro do modelo, a funcionalidade da fórmula associada a este atributo (ver seção 4.1.3.3), viabiliza a simulação de uma demografia foliar com a representatividade das distintas classes etárias. Isso acontece juntamente com a simulação da ontogenia através da atribuição de uma qualidade foliar diferente (capacidade fotossintética) a cada classe etária, que determinam conjuntamente a capacidade fotossintética do ecossistema. Ademais, também ocorre a dinâmica do carbono entre as mesmas, desde o investimento em carbono para folhas novas até a transferência deste para a serrapilheira (ver seção 4.1.3.3). Já a funcionalidade da fórmula referente ao  $\psi_{50}$  (resultante do atributo variante WD) e sua associação com outros processos dentro do modelo



(ver seção 4.1.3.3), permite que as plantas em ambientes semelhantes apresentem diferentes respostas fotossintéticas e fenológicas decorrentes das variações nas características hidráulicas, influenciando a produtividade primária, o potencial de transpiração das plantas e por fim determinando a evapotranspiração do ecossistema. Portanto, a junção das duas formulações mostra um padrão de PLSs que conecta a longevidade / qualidade da folha com eficiência hidráulica e tolerância a seca, e por fim, influi nos processos ecossistêmicos já calculados no modelo que determinam a ciclagem biogeoquímica de carbono e água (conexão dos atributos com a fenologia foliar em mais detalhes na seção 4.1.3.4).

Os atributos variáveis devem obrigatoriamente ter pelo menos um *trade-off* associado (Tabela 3). *Trade-offs* são caracterizados por uma relação de custo-benefício, de modo que uma mudança favorável de um atributo vem acompanhada de uma alteração prejudicial em outra característica (STEARNS, 1989). Dessa forma, o valor de cada atributo variante trará custos e benefícios para determinada estratégia de vida da planta.

**Tabela 3.** Atributos funcionais definidos como variantes para a modelagem fenológica do CAETÊ e seus respectivos *trade-offs* associados.

<b>Atributos funcionais</b>	<b><i>Trade-offs</i> associados</b>
Tempo de residência do carbono nas folhas ( $\tau_{\text{folhas}}$ )	Atividade fotossintética
	Área foliar específica (SLA)
Densidade da madeira (WD)	Crescimento e mortalidade
	$(\Psi_{50})$
	Condutância hidráulica máxima
	Atividade fotossintética

O *trade-off* do tempo de residência do carbono na folha está incorporado ao conceito do Espectro Econômico Foliar (da sigla em inglês LES: WRIGHT et al., 2004). Como já apresentado, esse espectro abrange desde folhas produtivas de vida curta com alto retorno de carbono e investimentos em nutrientes, até folhas conservadoras de vida longa com menor taxa fotossintética e lento retorno dos investimentos (WRIGHT et al. 2004). Mecanicamente, se a seleção do modelo provém uma PLS que possui alto valor de  $\tau_{\text{folhas}}$ , a mesma é compensada com uma menor taxa fotossintética; válido o contrário para uma

seleção de PLS com menor valor de  $\tau_{\text{folhas}}$ , que proverá de uma menor taxa fotossintética. Assim, uma alteração no tempo de residência do carbono na folha ( $\tau_{\text{folhas}}$ ) deixando-o relativamente mais tardio, por exemplo, pode economizar carbono na substituição de folha, mas com perda de eficiência fotossintética. Caso essa idade seja alterada para um valor relativamente mais precoce, pode haver um aumento na taxa fotossintética, mas com maior investimento em carbono para a produção foliar.

O *trade-off* associado ao WD está incorporado ao Espectro Econômico do Caule (da sigla em inglês SES). Como já descrito, esse espectro abrange desde espécies de alta densidade da madeira com maior resistência ao stress hídrico mas menor condutância hidráulica dado a menor expansão dos vasos (REICH, 2014), podendo apresentar um crescimento lento (CHAVE et al., 2009); até espécies de baixa densidade da madeira com maior condutância hidráulica dado os vasos mais expansivos, mas com menor resistência ao stress hídrico (POCKMAN & SPERRY, 2000; MARTÍNEZ-VILALTA et al., 2002; WHEELER et al., 2005), o que pode ocasionar um aumento em suas taxas de mortalidade (CHAVE et al., 2009). Mecanicamente, o *trade-off* do WD no modelo está incorporado ao crescimento e mortalidade (relacionado à formulações implementadas de projetos paralelos; Apêndice A1); e também às estratégias hidráulicas relacionadas ao presente projeto, caracterizando o *trade-off* de eficiência-segurança: compensação direta aos valores de  $\psi_{50}$  (Eq. 3) e valores de condutividade máxima do xilema por unidade de área foliar ( $k_{l,\text{max}}$ ; Eq. 5), em que uma PLS com maior densidade da madeira será equipada com um valor mais negativo de  $\psi_{50}$  e maior resistência ao stress hídrico, mas com menor condutividade e conseqüentemente menor condutância hidráulica máxima do xilema ( $k_{rc,\text{max}}$ ; Eq. 4). O contrário é válido para uma PLS com menor WD, que proverá de um valor menos negativo de  $\psi_{50}$ , mas será equipado com maior condutividade e conseqüentemente condutância hidráulica máxima do xilema.

Logo, a utilização de *trade-offs* é de extrema importância pois associa as estratégias fenológicas a outros processos existentes no modelo através dessa relação de custo-benefício. Por exemplo, o tempo de residência do carbono na folha determina o fator de idade para cada faixa etária da folha, que por sua vez influencia nas taxas fotossintéticas da planta, na alocação para os compartimentos e por fim no índice de área foliar, tendo em vista que é o LAI é uma função da biomassa foliar, da SLA e área da copa. Já a densidade da madeira determina o  $\psi_{50}$ , a condutância hidráulica máxima do xilema, que por sua vez influencia no potencial de transpiração vegetal, nas taxas fotossintéticas, alocação para os compartimentos e por fim também determina indiretamente o índice de área foliar. Com isso, em um dado

ambiente haverá algumas combinações de  $\tau_{\text{folhas}}$  e WD que maximizam a produtividade e/ou aumentam a WUE a partir de um balanço entre os custos e benefícios das determinadas estratégias adotadas. Portanto, a utilização de *trade-offs* ajuda a prever os impactos das variáveis ambientais nos parâmetros funcionais variantes e principalmente, impede que o modelo produza combinações de atributos que não são biologicamente plausíveis.

#### 4.1.3.3 Formulações de processos ecofisiológicos

Para o desenvolvimento do CAETÊ, algumas fórmulas são de extrema importância para caracterizar o cerne matemático do modelo a fim de implementar este novo módulo de fenologia associado a atributos funcionais. Para tal, foram incluídas duas formulações-base a fim de representar a fenologia foliar impulsionada pelo efeito da idade foliar (Eq. 1) e por sistemas hidráulicos das plantas (Eq. 2). Estas fórmulas são incorporadas direta ou indiretamente ao cálculo da taxa fotossintética máxima a nível foliar (Eq. 14) no intuito de reparametrizar este processo de acordo com o fator de stress hídrico e com uma penalização fotossintética dependente faixa etária da folha, antes inexistente no modelo.

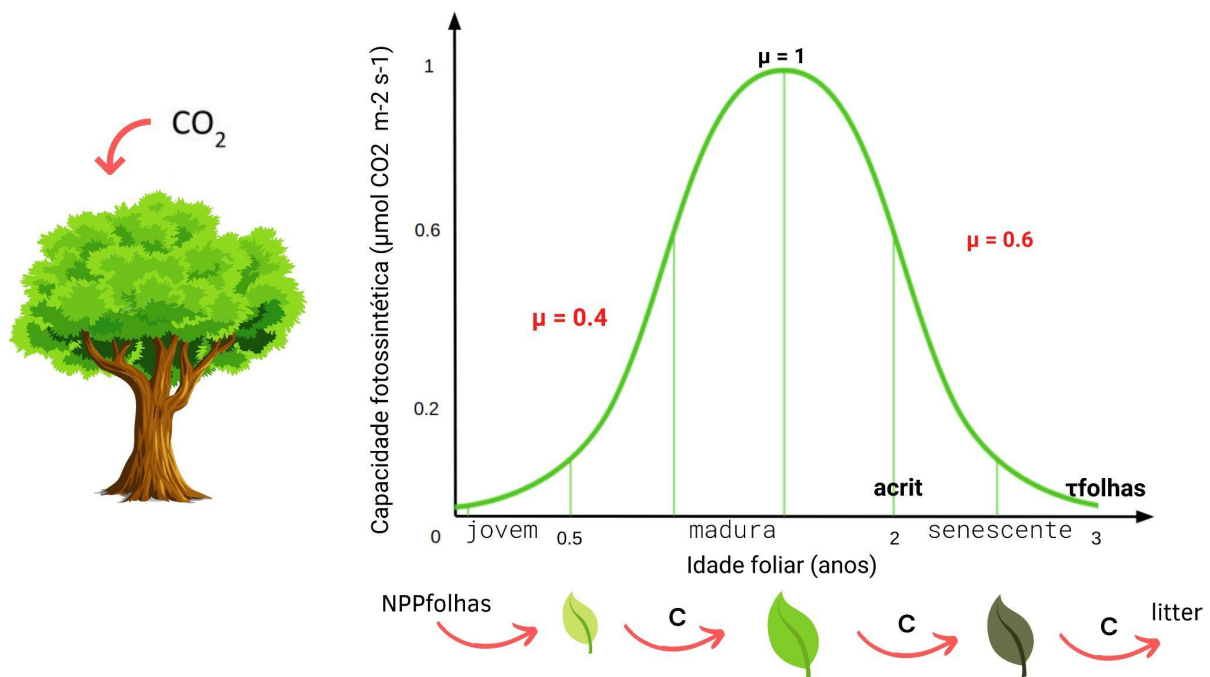
O cálculo para representar o efeito da idade foliar foi baseado na formulação de Caldararu et al. (2014), em que o fator de idade ( $f_a$ ; adimensional; Eq. 1) para cada faixa etária leva em conta três fatores: o decaimento da fotossíntese dependente da idade da folha ( $\mu$ ;  $\mu\text{molCO}_2\text{M}^{-2}\text{S}^{-1}$ ), a idade máxima em que a folha mantém sua maior capacidade fotossintética ( $a_{crit}$ ; anos) e a idade foliar atual ( $a$ ; anos), considerado como um grupo de folhas da mesma idade (coorte de folhas jovens, maduras e senescentes). Foi ajustado para cada faixa etária a taxa de assimilação fotossintética, pois a mesma tende a variar com a idade:

$$f_a = \min(1, \exp^{-\mu(a_{crit}-a)}) \quad (1)$$

A execução dessa fórmula proporciona a simulação de uma demografia foliar com a representatividade das distintas classes etárias, juntamente com a performance da ontogenia através da atribuição de uma qualidade foliar diferente (capacidade fotossintética) a cada classe de idade. Considerando que a contabilização folha por folha ainda não é executável dentro do modelo, as análises foliares são configuradas como uma *big leaf*, em que todas as folhas constituintes do dossel de uma determinada PLS apresentam resposta semelhante às condições ambientais, ou seja, os processos ecofisiológicos que ocorrem à nível foliar é escalonado para o dossel. Desse modo, o cálculo em questão foi adaptado para operar da

seguinte forma (explicação a nível de estratégia de vida): a parametrização da idade foliar *versus* capacidade fotossintética que traduz o funcionamento da fórmula (Figura 7) e reconfigura a fotossíntese máxima em três pesos durante sua vida útil (folhas jovens, folhas maduras e senescentes), se inicia junto ao *spin-up* do modelo (ver seção 4.1.4).

## ONTOGENIA, DESENVOLVIMENTO FOLIAR E DINÂMICA DO CARBONO



**Figura 7.** Parametrização da fotossíntese a partir da dependência da capacidade fotossintética pela idade. As categorias de idade das folhas são: folhas jovens, maduras e senescentes (a idade é definida conforme descrito no texto), onde *acrit* representa a variável da idade máxima em que a folha mantém sua maior capacidade fotossintética e  $\tau_{\text{folhas}}$  representa o atributo variante do tempo de residência do carbono na folha análogo ao *leaf life span*. O parâmetro  $\mu$  representa as médias de capacidade fotossintética definida para cada faixa etária, sendo 0.4 para jovens, 1 para maduras e 0.6 para senescentes (os valores em vermelho representam uma penalização na fotossíntese e em preto não altera a fotossíntese máxima). Abaixo ao gráfico está a dinâmica do carbono no desenvolvimento foliar, com a produção de folhas novas através da NPP investida para folhas, a passagem desse carbono entre as coortes e a perda de folhas quando este sai da coorte senescente e vai para a serrapilheira. C: carbono; NPP: produtividade primária líquida; *litter*: termo em inglês para serrapilheira.

*Divisão das idades máximas:* A vida útil das folhas (*leaf life span*) é análoga no modelo ao tempo de residência do carbono para este compartimento, o qual é um atributo variante determinado aleatoriamente para cada PLS e operado dentro de um *range* plausível

estipulado para a floresta Amazônica (Tabela 2). Tomando como exemplo um tempo de residência de três anos e sabendo que cada PLS possui três coortes de idade divididas igualmente, é possível delimitar a idade limite de cada faixa etária através da contabilização do tempo após o início da parametrização. Então as folhas que se encontram entre 0 e 0.5 ano são pertencentes à coorte jovem, passou desse limiar se torna coorte de folhas maduras entre 0.5 e 2 anos (a idade limite da coorte madura é representada pelo parâmetro *acrit*), e seguidamente, entre 2 e 3 anos já são consideradas folhas velhas, e cada uma dessas três divisões tem um peso na fotossíntese máxima da folha (Figura 7). Essa disposição se deu pelo tempo de vida das folhas jovens ser mais curto comparado às folhas maduras, em que a maturação ocorre de forma rápida e permanece nesse estado a maior parte do seu desenvolvimento.

*Seleção dos pesos fotossintéticos:* Os pesos foram definidos através de uma média de capacidade fotossintética ( $v_{cmax}$  - taxa de carboxilação da rubisco) para cada coorte de idade com base nos artigos de Wu et al. (2016) e Albert et al. (2018). O parâmetro fotossintético foi mensurado ao longo do desenvolvimento foliar para cada faixa etária em árvores da floresta Amazônica, sendo respectivamente  $\mu=0.4$  para folhas jovens,  $\mu=1$  para folhas maduras e  $\mu=0.6$  para folhas senescentes em uma escala de 0 a 1. Dessa forma, o valor estipulado para o pico da curva é igual a 1 a fim de representar o período de vida de maturação foliar, que caracteriza o maior nível de atividade fotossintética, e assim, não exerce penalização na fotossíntese máxima. Somente as folhas que estiverem em processo de expansão ou em senescência penalizam a fotossíntese através dos valores definidos para cada coorte de idade, retratando a hipótese da *Leaf Demography-Ontogeny*, a qual prediz que a taxa de carboxilação da rubisco em folhas maduras é maior que folhas jovens e velhas, que apresentam maturação incompleta e mecanismos fisiológicos da senescência.

É fundamental ressaltar que tanto os valores estipulados de capacidade fotossintética para cada faixa etária, quanto a disposição dessas coortes ao longo do desenvolvimento foliar, possuem maior variabilidade entre as vegetações da floresta Amazônica. Contudo, a utilização de médias para penalização e a divisão fixa das coortes de idade se dá como uma alternativa de foco preliminar na implementação dessa lógica no modelo CAETÊ e observação da sua funcionalidade ao longo do tempo, podendo ser aprimorado futuramente.

*Dinâmica do carbono (produção e perda foliar):* Folhas novas se iniciam quando a estratégia de vida investe carbono para o compartimento foliar, o qual entra diretamente para a coorte jovem. Por sua vez, esse carbono passa para a coorte de folhas maduras após

alcançar sua idade máxima de permanência no compartimento jovem (divisão descrita anteriormente), e ao atingir a idade crítica (*acrit*), sai da coorte madura e passa para a senescente, até que se complete o tempo máximo de residência do carbono nas folhas ( $\tau_{\text{folhas}}$ ) e este seja transferido para a serrapilheira (Figura 7). Essa dinâmica acontece no modelo através de um mecanismo desenvolvido para que seja possível acessar a distribuição temporal dessas coortes ao longo do tempo, ou seja, o quanto de carbono está alocado em cada faixa etária diariamente. A mesma opera da seguinte forma (explicação a nível de estratégia de vida): o carbono do dia atual da coorte jovem é igual ao carbono do dia anterior dessa mesma coorte, mais a NPP que está sendo alocada para o compartimento foliar (produção de folhas novas), menos o *turnover* do carbono que saiu dessa coorte e foi transferida para folhas maduras; por sua vez, o carbono do dia atual da coorte madura é igual ao carbono do dia anterior nessa mesma coorte, mais o que recebeu de carbono da coorte jovem, menos o *turnover* do carbono transferido para folhas senescentes; e essas (carbono do dia atual contido nas folhas senescentes), é igual ao carbono do dia anterior dessa mesma coorte, mais o que recebeu de carbono da coorte madura, menos o *turnover* do carbono que foi transferido das senescentes para a serrapilheira (perda foliar).

As folhas em uma estratégia de vida possuem a mesma longevidade foliar (visto que o  $\tau_{\text{folhas}}$  é atribuído a cada PLS), mas ao longo do tempo, a alocação para as diferentes idades foliares são distintas dado as condições ambientais em constante mudança. Apesar de atualmente não ser viável a contabilização foliar, a observação de qual coorte está prevalecendo em um determinado momento em uma PLS decorre dessa quantidade de carbono alocada em cada uma. Por exemplo, sabe-se o carbono total que compõe todo o dossel (soma do carbono nas 3 coortes), e sabe-se também qual compartimento tem mais carbono investido. Se tem NPP sendo alocada para as folhas consequentemente tem produção de folhas novas (não sabemos quantas, mas sabemos a quantidade de carbono que compõe todas essas folhas jovens); e se tem uma redução do carbono que compõe as folhas senescentes e um aumento da serrapilheira, sabemos que a estratégia de vida está perdendo folhas nesse determinado momento da escala temporal.

Para uma fenologia determinada pela limitação hídrica, a ideia preliminar se dava por manter como base o artigo de Caldararu et al., (2014) e incluir a fórmula que caracteriza o fator de água ( $f_w$ ; adimensional):

$$f_w = \frac{S - W_{min}}{W_{max} - W_{min}}$$

onde S é o suprimento de água para as árvores em função da umidade do solo,  $W_{max}$  é o nível de água no qual a umidade do solo não tem impacto na fotossíntese, onde não há estresse hídrico e nenhum controle estomático é necessário, e a demanda de água é igual ao uso da água mais a taxa máxima de evapotranspiração por unidade de área foliar e  $f_w = 1$ .  $W_{min}$  é o nível de água no qual o fechamento dos estômatos ocorre e a fotossíntese é interrompida, para que não haja evapotranspiração e a demanda de água seja igual ao uso de água ( $f_w = 0$ ). Para qualquer suprimento de água (água disponível para a árvore) onde S é maior que  $W_{max}$ ,  $f_w$  é definido como 1, enquanto que para valores de S menores que  $W_{min}$ ,  $f_w$  é definido como 0.

O fator definido para ser variante ( $W_{min}$ ) é uma característica física do solo, não sendo aceitável considerá-lo como um atributo funcional da planta a fim de representar essa função e manter a lógica do modelo. Para tal, foi desenvolvido um sub-módulo de hidráulica no intuito de reparametrizar a fotossíntese a partir da limitação hídrica do ambiente considerando agora a densidade da madeira (WD) como atributo funcional variante - já incluso no modelo. Desse modo, deixa de ser uma característica física do solo para ser um atributo da planta, e a partir deste, calcular as características hidráulicas a partir de relações empíricas.

Dessa forma, as fórmulas que fundamentam o submódulo de hidráulica foram baseadas no artigo de Clapp & Hornberger (1978), Manzoni et al., (2013), Christoffersen et al., (2016) e Eller et al. (2018). O cálculo da condutância hidráulica do xilema (K; mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>; Eq. 2) para representar a curva de vulnerabilidade do xilema ao embolismo, foi baseado no artigo de Manzoni et al., (2013) e leva em conta quatro fatores: a condutância hidráulica máxima do xilema por unidade de área foliar ( $K_{rc,max}$ ; mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>; Eq. 4), o potencial hídrico do xilema quando a planta perde 50% da sua condutância hidráulica máxima ( $\psi_{50}$ ; MPa; Eq. 5), o potencial hídrico do xilema ( $\psi$ ; MPa; Eq. 8), e a forma sigmoideal da curva de vulnerabilidade ( $a$ ; sem unidade; Eq. 7):

$$K = K_{rc,max} \times (1 + [\psi / \psi_{50}]^a)^{-1} \quad (2)$$

Para simular o trade-off de segurança-eficiência hidráulica entre o P50 e o  $K_{rc,max}$ , foram utilizadas equações empíricas baseadas no artigo de Christoffersen et al., (2016), em que modelaram o sistema hidráulico das plantas através do desenvolvimento de relações estatisticamente significativas entre grande parte das características hidráulicas com atributos

funcionais facilmente mensuráveis. O potencial hídrico do xilema quando a planta perde 50% da sua condutância hidráulica máxima ( $\psi_{50}$ ; MPa; Eq. 3) é obtido a partir da densidade da madeira (WD) que entra como atributo funcional variante do modelo:

$$\psi_{50} = - (3.57WD)^{1.73} - 1.09 \quad (3)$$

A condutância hidráulica máxima do xilema ( $Krc,max$ ;  $molm^{-2}s^{-1}MPa^{-1}$ ; Eq. 4) é obtida através dos parâmetros de condutividade máxima do xilema por unidade de área foliar ( $Kl,max$ ;  $kgm^{-1}s^{-1}MPa^{-1}$ ; Eq. 5); e a altura da planta ( $h$ ; m; Ap. 15), incluindo o fator de conversão de condutividade para condutância (55.55; kg para mol):

$$Krc,max = (kl,max / h) \times 55.55 \quad (4)$$

A condutividade máxima do xilema por unidade de área foliar ( $Kl,max$ ;  $kgm^{-1}s^{-1}MPa^{-1}$ ; Eq. 5) leva em conta a densidade da madeira e a taxa fotossintética saturada de luz ( $Amax$ ;  $\mu molm^{-2}s^{-1}$ ):

$$Kl,max = 0.0021e^{-26.6WD/Amax} \quad (5)$$

O cálculo do parâmetro da forma da curva de vulnerabilidade ( $a$ ; adimensional; Eq. 7) em função do  $\psi_{50}$  foi baseado no artigo de Eller et al., (2018) em que utilizou a relação empírica de Christoffersen et al., (2016). A inclinação da porção linear da função de vulnerabilidade do xilema ( $s_x$ ;  $MPa^{-1}$ ; Eq. 6) está relacionada a  $\psi_{50}$  como:

$$s_x = 65.15(-\psi_{50})^{-1.25} \quad (6)$$

e curva de vulnerabilidade do xilema ( $a$ ; sem unidade; Eq. 7) é calculada como:

$$a = -4s_x / 100\psi_{50} \quad (7)$$

O potencial hídrico do xilema ( $\psi$ ; MPa; Eq. 3) foi baseado no artigo de (ELLER et al., 2018) e é estimado a partir do potencial hídrico do solo ( $\psi_{solo}$ ; MPa; Eq. 9) e do potencial gravitacional ( $\psi_g$ ; MPa; Eq. 10):

$$\psi = \psi_{solo} - \psi_g \quad (8)$$

O cálculo do potencial hídrico do solo foi baseado no artigo de Clapp & Hornberger (1978) e leva em conta três parâmetros hidráulicos do solo: a umidade do solo ( $W$ ;



adimensional) igual a  $\theta/\theta_s$ , em que  $\theta_s$  representa o teor de água saturada e  $\theta$  representa o teor de água no solo; o potencial hídrico de saturação ( $\psi_s$ ; MPa); e um fator determinado pela textura do solo ( $b$ ; sem unidade). Ambos os fatores  $\psi_s$  e expoente  $b$  são empíricos e foram estimados globalmente e derivados de dados auxiliares do solo usados no *Hadley Centre Global Environmental Model Earth System Model* (HadGEM2-ES; ROWLAND et al., 2015), que se baseia no *Harmonized World Soil Database* (v. 1.2; <http://www.fao.org/soils-portal/soil-survey/soil-maps-and-databases/harmonized-world-soil-database-v12/en/>). Entretanto, para o presente trabalho foram selecionadas somente as células de grade que compõem a configuração do bioma Amazônico. A variável  $W$  foi desenvolvida como *input* do modelo através do *Harmonized World Soil Database* citado acima, fornecida pelo sub-modelo de hidrologia (Apêndice A2; Ap. 14). A utilização desses parâmetros representam os diferentes tipos de solo em cada localização, pois foram calculados a partir das relações entre os parâmetros hidráulicos com as frações de areia/silte/argila:

$$\psi_{solo} = \psi_s W^{-b} \quad (9)$$

Já o potencial gravitacional foi calculado a partir da densidade da água ( $\rho$ ;  $\text{kgm}^3$ ) que possui valor igual a 997, gravidade da Terra ( $g$ ;  $\text{m/s}^2$ ) que possui valor igual a 9.8, altura da planta ( $h$ ; m), e por fim, foi feita a conversão de Pa para MPa através da multiplicação dos fatores por  $1e-6$  (ELLER et al., 2018):

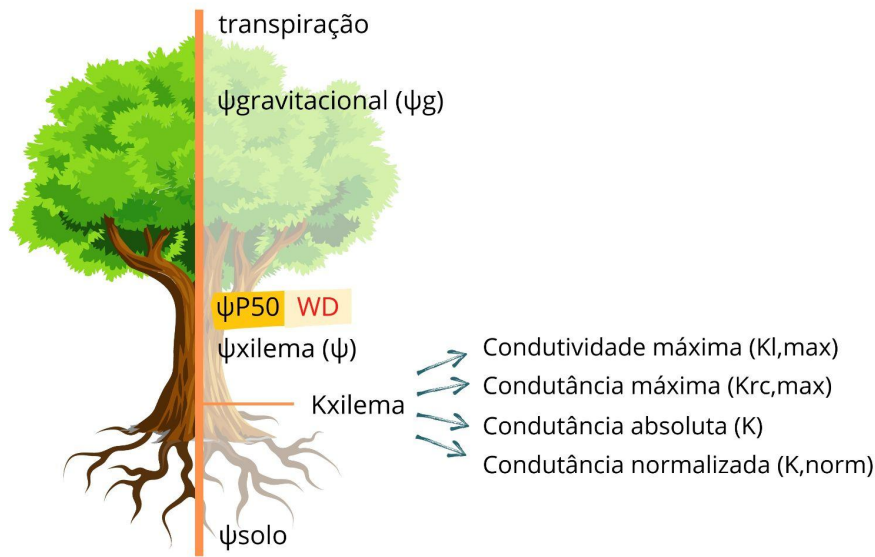
$$\psi_g = \rho \times g \times h \times 1e - 6 \quad (10)$$

A conexão do sistema hidráulico com o corpo do modelo CAETE se dá pela fórmula do suprimento potencial para transpiração ( $L$ ;  $\text{mm}_{\text{água}}\text{dia}^{-1}$ ; Eq. 16), que continha a disponibilidade de água no solo ( $W$ ; adimensional; Ap. 14) como um dos fatores determinantes. Agora esse fator foi substituído pela condutância hidráulica do xilema normalizada ( $K_{norm}$ ; adimensional; Eq. 11) a fim de representar a perda de condutância diminuindo o suprimento de água, que se dá pela razão entre a condutância hidráulica do xilema em si e condutância hidráulica máxima do mesmo:

$$K_{norm} = K / K_{rc, max} \quad (11)$$

A representação ilustrativa das formulações que caracterizam o sistema hidráulico das plantas incluídas no modelo de vegetação CAETE e apresentadas anteriormente, estão descritas na Figura 8.

## SISTEMA HIDRÁULICO DAS PLANTAS



**Figura 8.** Representação ilustrativa das formulações que caracterizam o sistema hidráulico das plantas incluídas no modelo de vegetação CAETE. De baixo para cima,  $\psi_{solo}$  é o potencial hídrico do solo;  $K, norm$  é a condutância hidráulica do xilema normalizada;  $K$  é a condutância hidráulica do xilema absoluta;  $Krc, max$  é a condutância hidráulica do xilema máxima;  $Kl, max$  é a condutividade máxima do xilema por unidade de área foliar;  $\psi_{xilema}$  é o potencial hídrico do xilema;  $\psi_{50}$  é o potencial hídrico quando a planta perde 50% da sua condutância hidráulica máxima, variável calculada a partir da densidade da madeira em vermelho (WD); e por fim,  $\psi_g$  é o potencial gravitacional.

Dessa forma, alguns ajustes nas formulações-base dos processos de fotossíntese, ciclo do carbono e balanço hídrico foram feitos no intuito de atrelar e aprimorar tais processos às formulações relacionadas à fenologia, contabilizando os *trade-offs* envolvidos nas mesmas. As descrições a seguir foram baseadas em RIUS (2017) e repetidas aqui visto a necessidade de atualizações e acoplamento com as formulações implementadas do presente trabalho, seguindo uma sequência de conexão:

As equações de fotossíntese tem como base a formulação de Farquhar et al. (1980) e são limitadas por três fatores: capacidade de carboxilação da Rubisco ( $J_C$ ;  $\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; Eq. A2), radiação fotossinteticamente ativa ( $J_L$ ;  $\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; Eq. A4) e capacidade de transporte dos produtos fotossintéticos ( $J_E$ ;  $\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; Eq. A5). O sistema fotossintético apresentado corresponde às plantas C3. Assim, a fotossíntese bruta à nível de dossel (GPP;  $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ ; Eq. 12) é calculada como:

$$GPP = 0.012 \times 31557600 \times f_1 LAI \quad (12)$$

A fotossíntese bruta ao nível da folha ( $f_1$ ; molCO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>; Eq. 13) é calculada como o mínimo entre as três taxas limitantes ( $J_C$ ; molCO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>;  $J_L$ , molCO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>;  $J_E$ , molCO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) multiplicada por um fator de idade foliar ( $f_a$ ; adimensional; Eq. 1) e stress hídrico ( $f_5$ ; adimensional; Eq. 15).

$$f_1 = \text{menor raiz de } = k_1 J^2 - J(J_P + J_E) + J_P J_E = 0 \quad (13)$$

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

$$f_1 = f_1 \times f_a \times f_5 \quad (14)$$

A resposta ao stress hídrico ( $f_5$ ; adimensional; Eq. 15) é baseada em Pavlick et al. (2013) visando contabilizar o papel da alocação para raízes finas na obtenção de água pelas plantas, e é calculada em função da razão entre o suprimento potencial para a transpiração ( $L$ ; mm<sub>água</sub>dia<sup>-1</sup>; Eq. 16) e a demanda atmosférica para transpiração ( $D$ ; mm<sub>água</sub>dia<sup>-1</sup>; Eq. 17):

$$f_5 = 1 - \exp^{(-L/D)} \quad (15)$$

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 mm<sub>água</sub>kgC<sup>-1</sup>dia<sup>-1</sup> (PAVLICK et al., 2013), da quantidade de carbono alocada no compartimento de raízes finas ( $C_{i,rfinas}$ ; kgCm<sup>-2</sup>) e a partir da condutância hidráulica do xilema normalizada  $K_{norm}$ ; adimensional; Eq. 11), fornecido pelo sub-modelo de hidráulica desenvolvido no presente trabalho.

$$L = c_{sru} \times C_{i,rfinas} \times K_{norm} \quad (16)$$

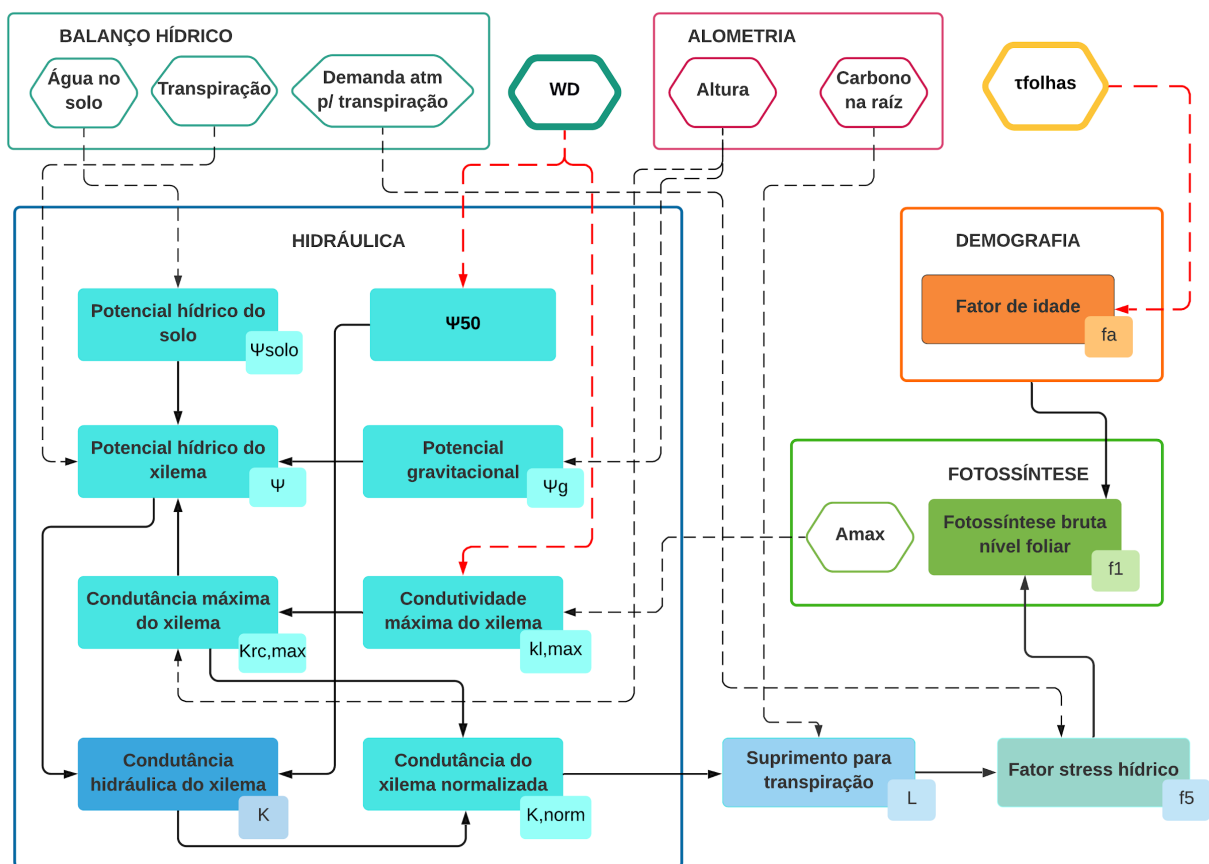
A variável  $D$  é calculada quando a abertura estomática não é limitada pelo potencial de água na planta (GERTEN et al., 2004) e considera como fatores a disponibilidade de água no solo  $W$ , a evapotranspiração potencial (Eq; mm<sub>água</sub>dia<sup>-1</sup>) fornecida pelo sub-modelo de balanço hídrico, o coeficiente  $a_m$  que possui valor fixo igual a 1.391, a condutância estomática escalonada para o dossel ( $g_m$ ) com valor igual a 3.26 mms<sup>-1</sup> e da condutância potencial do dossel quando não há limitação por água ( $g_{pot}$ ; mms<sup>-1</sup>):

$$D = [1 - WE_q a_m / (1 + \frac{g_m}{g_{pot}})] \quad (17)$$

em que  $g_{pot}$  é calculada através da resistência estomática mínima ( $r_{cmin}$ ;  $sm^{-1}$ ):

$$g_{pot} = 1 / r_{cmin} \quad (18)$$

A sequência dos cálculos implementados no modelo CAETÊ e a interação entre os diferentes processos ecológicos considerados para o módulo de fenologia podem ser visualizados de maneira simplificada no fluxograma apresentado na Figura 9.



**Figura 9.** Sequência detalhada dos cálculos que fundamentam o módulo de fenologia. As caixas hexagonais, juntamente com as setas tracejadas representam os *inputs* que vem de dentro do modelo, sendo as vermelhas indicativas respectivamente dos atributos variantes; as caixas retangulares com setas completas representam a conexão entre as fórmulas implementadas com as existentes no modelo. As caixas laterais indicam as variáveis de cada equação apresentada no texto.

#### 4.1.3.4 Conexão das formulações implementadas com a fenologia foliar

Primeiramente é apresentado como o efeito da idade foliar e sistema hidráulico das plantas determinam indiretamente a fenologia foliar através da relação descrita entre as mesmas e os processos ecossistêmicos calculados dentro do modelo, até que atinjam o principal output do presente projeto: o índice de área foliar - LAI:

O índice de área foliar (LAI; m<sup>2</sup>folham<sup>-2</sup>área; Eq. 19) é baseado na formulação de Pavlick et al. (2013) e é calculado como o produto da quantidade de carbono alocado no compartimento foliar ( $C_{i,folhas}$ ; kgCm<sup>-2</sup>; Eq. 21) e de sua área específica foliar (SLA - agora sendo um atributo funcional variante do modelo e não mais um cálculo empírico):

$$LAI = C_{i,folhas} \times SLA \quad (19)$$

Pelo fato de no modelo CAETÊ ser um aprimoramento do CPTEC-PVM2, e neste, o dossel ser subdividido em *sun* e *shade* (divisão descrita mais detalhadamente no apêndice A1), o LAI é também subdividido em  $LAI_{sun}$  (m<sup>2</sup>folham<sup>-2</sup>área; Eq. 20) e  $LAI_{shade}$  (m<sup>2</sup>folham<sup>-2</sup>área; Eq. 21), sendo calculados como:

$$LAI_{sun} = \frac{1 - e^{-k_{21}LAI}}{k_{21}} \quad (20)$$

$$LAI_{shade} = LAI - LAI_{sun} \quad (21)$$

A respiração autotrófica ( $RA$ ; kgCm<sup>-2</sup>ano<sup>-1</sup>; Eq. 22) é dividida em respiração de crescimento ( $Rg$ ; kgCm<sup>-2</sup>ano<sup>-1</sup>; Eq. 23) e respiração de manutenção ( $Rm$ ; kgCm<sup>-2</sup>ano<sup>-1</sup>; Eq. 24; RYAN, 1991a, 1991b):

$$RA = Rg + Rm \quad (22)$$

A  $Rm$  é calculada baseada no conteúdo de nitrogênio de cada compartimento, tendo como base a abordagem utilizada em Ryan (1991a), e na quantidade de carbono alocada em cada compartimento, onde  $nc_j$  representa a razão N:C (kgNkgC<sup>-1</sup>) para cada compartimento  $j$ ;  $C_{i,j}$  (kgCm<sup>-2</sup>ano<sup>-1</sup>; Eq. 26) representa a quantidade de carbono em cada compartimento  $j$  para cada PLS; e  $T$  (°C) é a temperatura média anual.

$$Rm = \sum [nc_j C_{i,j} 27 \exp(0.07T)] \quad (23)$$

A  $Rg$  ( $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ ; Eq. 24) é baseada em RYAN (1991a, 1991b) e sua fórmula considera 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. 26):

$$Rg = 1.25(C_{i,j,t} - C_{i,j,t-1}) \quad (24)$$

A produtividade primária líquida (NPP;  $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ ; Eq. 25) é calculada a partir da diferença entre a fotossíntese (GPP;  $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ ; Eq. 12) e a respiração autotrófica (RA;  $\text{kgCm}^{-2}\text{ano}^{-1}$ ; Eq. 22):

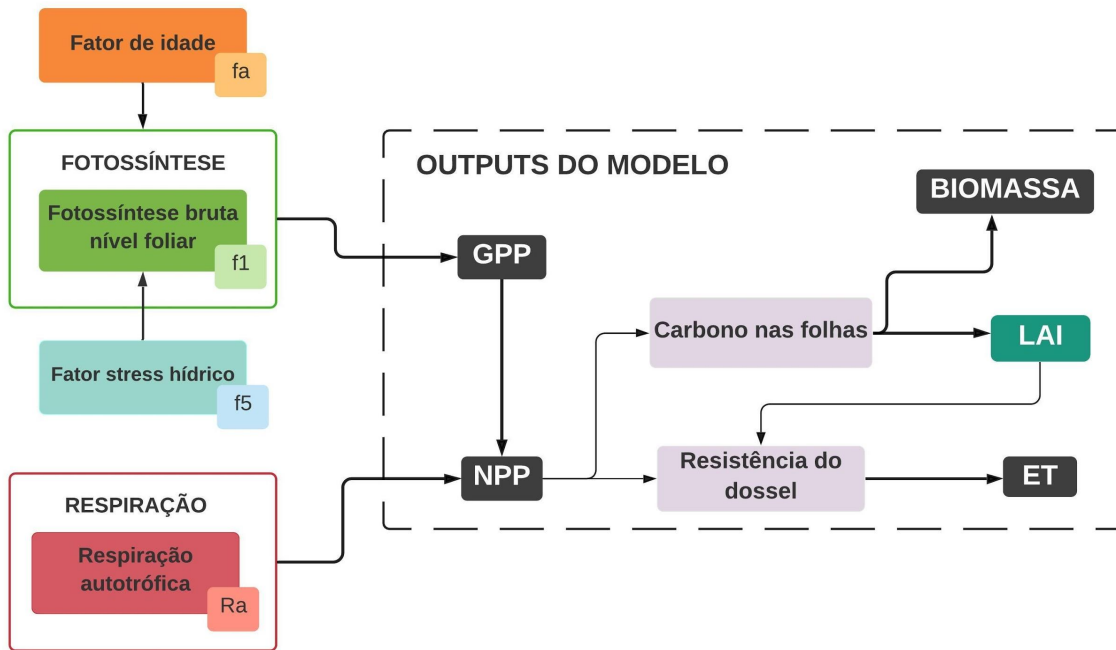
$$NPP = GPP - RA \quad (25)$$

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 ( $C_{i,j}$ ;  $\text{kgCm}^{-2}$ ; Eq. 27) em cada compartimento  $j$  da planta para um determinado PLS  $i$  em um determinado tempo  $t$ :

$$\frac{dC_{i,j}}{dt} = a_{i,j}NPP - \frac{C_{i,j}}{\tau_{i,j}} \quad (26)$$

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

A continuação do fluxograma apresentado com a conexão entre as novas implementações e os *outputs* do modelo está detalhada na figura 10.



**Figura 10.** Sequência detalhada da conexão entre o módulo de fenologia com os *outputs* do modelo. As caixas retangulares representam fórmulas implementadas no modelo; as caixas cinzas representam os *outputs* que foram observados no presente projeto juntamente com as setas mais demarcadas, enquanto as setas mais fracas determinam conexões com outros processos.

Ademais, é apresentado agora como o efeito da idade foliar e sistema hidráulico das plantas influenciam a perda foliar no modelo: A perda foliar no modelo CAETE acontece quando a taxa de respiração é maior que a taxa de assimilação de carbono, ou seja, o ponto em que as folhas não podem mais se pagar, de modo que consomem mais carbono do que produzem - representado por um mecanismo de déficit de carbono já desenvolvido anteriormente. No momento em que essa condição se torna verdadeira, esse déficit de carbono passa por um componente de reserva deste nutriente, e caso o componente de reserva não supra o déficit, é feito um balanço de massa que tira biomassa alocada nos compartimentos. Com o novo módulo fenológico desenvolvido, o balanço de massa foi alterado para que haja penalização somente para o compartimento foliar, pois em teoria as plantas despreendem os órgãos periféricos primeiro (como as folhas) visto que a reposição da mesma é significativamente menos custoso comparado à órgãos centrais como o caule. Dessa forma, o déficit de carbono agora é compensado em 80% na coorte de folhas senescentes, e os 20% restantes é dividido e compensado nas demais coortes - visto que essas apresentam maior custo para a planta comparado às folhas senescentes.

Sabendo então que a assimilação de carbono é determinada de forma direta e indireta pela idade foliar e hidráulica da planta, caso haja um stress hídrico, por exemplo, a ponto de

reparametrizar a fotossíntese de modo que a assimilação de carbono não compense o que está sendo gasto para a respiração autotrófica, isso é compensado com uma perda foliar caracterizada pela redução de biomassa descrita anteriormente.

#### 4.1.4 *Spin up*

A quantidade de carbono nos compartimentos para inicialização do modelo é obtida através do *spin-up*, caracterizado como um processo de equilíbrio. Nos DGVMs, esse processo é feito a partir de um espaço temporal utilizado como controle rodado em *loop* até que se atinja a estabilização dos *pools* da vegetação e do solo. No *spin-up* do CAETE, o modelo rodou 390 anos na sequência de dias entre 1979-01-01 e 1989-12-31 com a concentração de CO<sub>2</sub> fixada no ano de 1983. A partir desse momento, o modelo está pronto para iniciar a experimentação com a aplicação do tempo histórico dos *inputs*, que vai de 1979 até 2016 - citado anteriormente na seção 4.1.2.

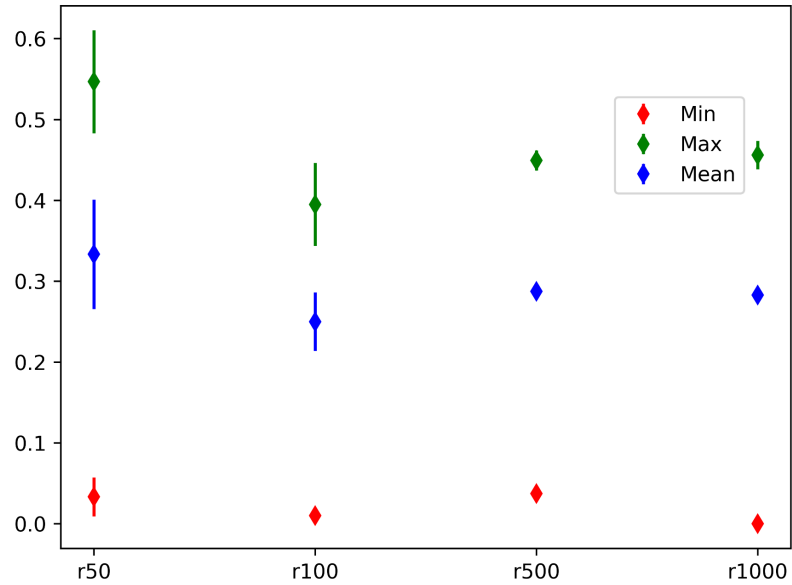
#### 4.1.5 *Sensibilidade do modelo*

A fim de gerar estratégias de vida fidedignas, o *range* de valores de cada atributo funcional incluso no CAETE é proveniente da literatura através de artigos científicos e banco de dados de atributos de plantas TRY (KATTGE et al., 2011). Essa plataforma tem como objetivo quantificar e dimensionar a diversidade global dos atributos das plantas, e assim, oferece faixas de valores empíricas disponíveis também para a floresta Amazônica. Os valores dos atributos são amostrados a partir dessas faixas empíricas de acordo com a distribuição de suas curvas de abundância, e seguidamente são randomizados para produzir as combinações dos mesmos e formar as diferentes PLSs. Essa etapa se dá por um algoritmo de randomização desenvolvido por João Paulo Darela Filho (não publicado).

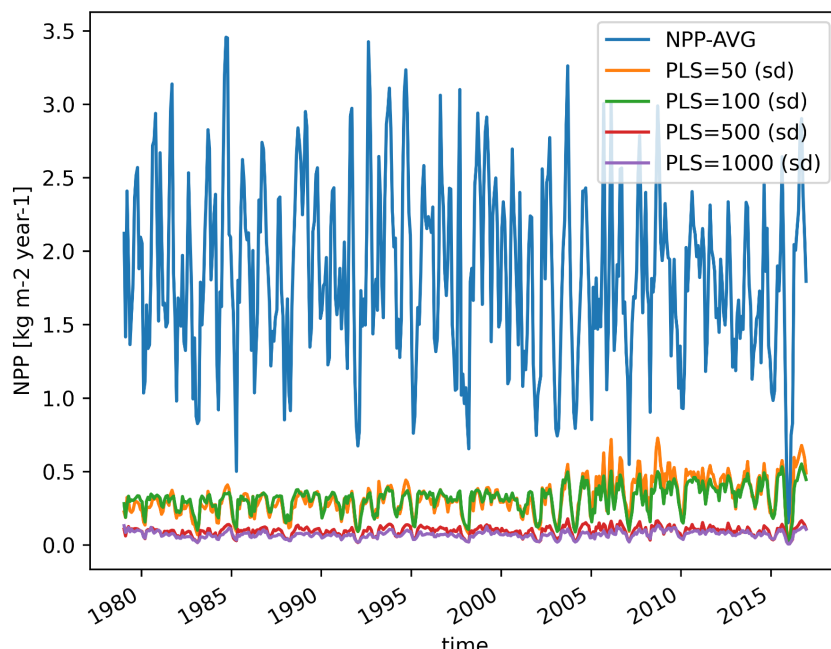
Com isso, a sensibilização do modelo foi feita a partir de um conjunto de simulações com diferentes quantidades de PLSs amostradas do potencial espaço funcional (50, 100, 500 e 1000), em que cada conjunto contém 3 simulações e é inicializado com diferentes PLSs construídas aleatoriamente a partir desse espaço funcional. Visto a necessidade de otimização de tempo, as rodadas foram realizadas para um conjunto de 60 células de grade localizadas na Amazônia central. As análises foram voltadas para a produtividade primária líquida (NPP) e sobrevivência das PLSs. No final de cada conjunto, foi feito uma média aritmética simples para obter um valor unificado e facilitar a visualização do desvio-padrão envolvido. A finalidade desse processo é encontrar a quantidade de PLSs ideal para a realização das rodadas do modelo, de modo que as mesmas sejam factíveis, similares e com o menor desvio



padrão. Visto o desvio padrão da sobrevivência parecido para a quantidade de 500 e 1000 (Figura 11) e o menor desvio padrão da NPP (Figura 12), as rodadas controle e de aplicação foram realizadas com 1000 estratégias de vida.



**Figura 11.** Desvio padrão do mínimo (min - vermelho), máximo (max - verde) e média (mean - azul) da sobrevivência das estratégias de vida para as diferentes rodadas com 50, 100, 500 e 1000.



**Figura 12.** Desvio padrão da produtividade primária líquida (NPP) ao longo do tempo para as diferentes rodadas com 50 PLSs (laranja), 100 PLSs (verde), 500 PLSs (vermelho), 1000 PLSs (roxo). A linha azul é o controle que não considera o desvio padrão.

#### 4.1.6 Sobrevivência das PLSs nas células de grade

A sobrevivência de uma PLS na célula de grade se dá pela presença síncrona de uma quantidade de carbono mínima nos compartimentos de folhas e raízes, visto que os mesmos são extremamente necessários para o processo fotossintético. Através do filtro ambiental, cada célula de grade restringe a permanência e o desempenho das PLSs, já que as condições ambientais nas mesmas tendem a mudar conforme a mudança do clima. Dessa forma, as distintas condições climáticas podem estimular a produtividade em certas combinações de atributos funcionais, e simultaneamente levar à exclusão de outras por serem incapazes de se adequar. A partir do momento em que uma PLS é excluída, a mesma não é mais considerada como uma possibilidade de ocupar esta célula de grade.

#### 4.1.7 Ocupação das PLSs nas células de grade - a permuta de *Biomass-ratio* para *Fractional-Projective-Cover*

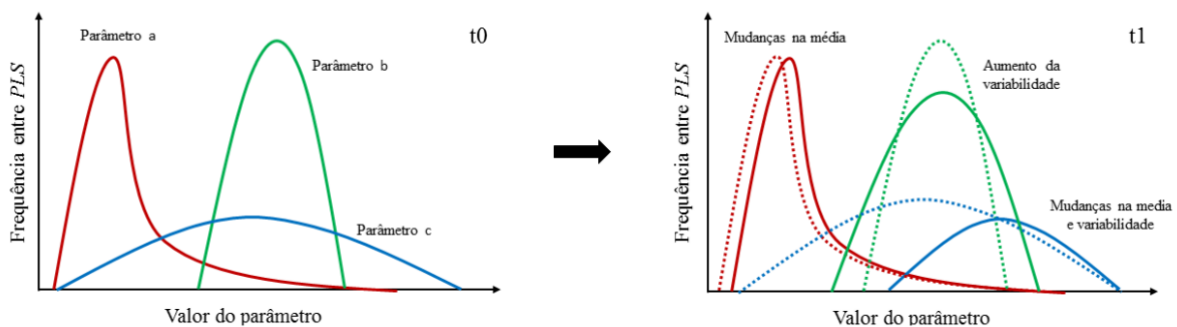
Anteriormente, o CAETÊ seguia uma abordagem que considerava a biomassa relativa de cada PLS para estabelecer o escalonamento dos fluxos biogeoquímicos e a ocupação de cada estratégia de vida na célula de grade, baseada na hipótese *biomass-ratio* (GRIME, 1998), também utilizada no JeDi-Model (PAVLICK et al., 2013). Esta hipótese prediz que os efeitos imediatos dos atributos funcionais de uma espécie são proporcionais à contribuição relativa desta espécie à biomassa total da comunidade. Grime (1998) defende a existência de evidências teóricas e empíricas que propõe que através da contribuição da biomassa de uma espécie vegetal na biomassa total da comunidade é possível prever a dimensão em que essa espécie influi no funcionamento do ecossistema em questão. Contudo, tal abordagem pode favorecer a ocupação de combinações de atributos referente à espécies hiper-dominantes com alta alocação de carbono (principalmente no tronco), as quais influem nos processos ecossistêmicos (RIUS et al., *in prep.*).

Dessa forma, uma nova abordagem agora utilizada e desenvolvida por Bárbara A. P. da Rocha Cardeli e Bianca Fazio Rius (não publicado) é a de *Fractional-Projective-Cover* (ou FPC de um “PLS-médio”), na qual a ocupação na célula de grade se dá agora pela área do PLS-médio. Essa abordagem é similar a utilizada no modelo de vegetação LPJ (SITCH et al., 2003) denominada “indivíduo médio” (em inglês *average individual*), que proporciona uma alternativa simplificada de escalonar em uma célula de grade os processos que agem a nível de indivíduo vegetal para nível de população. O CAETÊ não simula indivíduos, então é considerado nesta versão atual que a ocupação da célula de grade se dá por um mosaico de

PLS-médio, em que a área de ocupação de cada um é denominada “cobertura projetiva fracionada” (em inglês *Fractional Projective Cover*).

#### 4.1.8. Distribuição de frequência dos atributos funcionais variantes e variáveis biogeoquímicas

A produção de uma quantidade considerável de PLSs permite a avaliação do comportamento de distribuição dos atributos funcionais, analisando suas curvas de frequência de ocorrência dentro das comunidades vegetais (Figura 13). Tais análises fornecem informações essenciais a respeito da dinâmica vegetativa, tais como a influência das condições ambientais no comportamento ecofisiológico das plantas e como as mesmas responderão às alterações ambientais impulsionadas pelas mudanças climáticas - no caso, redução da precipitação. Essas respostas podem se alterar dentre as comunidades vegetais visto que uma mudança nas condições ambientais permite que novas estratégias de vida sejam mais adaptadas e frequentes, enquanto outras serão menos favorecidas ou até excluídas da célula de grade (PAVLICK et al., 2013). Com isso, alterações nos padrões de formato, média e amplitude das curvas de frequência dos atributos funcionais podem indicar mudanças na composição funcional da comunidade e flexibilidade das estratégias de vida diante das novas condições ambientais (DÍAZ et al., 2007).



**Figura 13.** Exemplicação hipotética de possíveis padrões de curvas de distribuição de frequência dos atributos funcionais (parâmetros a, b e c) com valores atuais (linhas sólidas) e após a aplicação do modelo com o clima futuro (linhas pontilhadas). **Retirado de:** PRADO, 2017.

Para tal, após a simulação nas condições atuais, é utilizado a métrica *Community Weighted Mean* (CWM) para escalonar os atributos funcionais e os valores dos processos ecossistêmicos de cada estratégia de vida às células de grade. A partir dessa métrica é calculado os valores médios dos atributos de uma comunidade ponderados pela abundância de espécies que se encontram na mesma - no caso, as PLSs. Essa métrica foi utilizada em

diversos estudos a fim de compreender como os atributos funcionais atuam nas comunidades vegetais (DÍAZ et al., 2007; GARNIER et al., 2004; LAVOREL et al., 2008), e vem sendo classificada como uma boa métrica para representar o valor esperado de um atributo funcional em uma amostra aleatória de uma comunidade (CASANOVES; PLA; DI RIENZO, 2011).

O parâmetro CWM<sub>z</sub> para cada atributo/processo z é calculado através do número de estratégias de vida de planta sobreviventes (S) em uma célula de grade j; da abundância relativa Ar<sub>i,j</sub> e do valor do atributo funcional/processo Z<sub>i,j</sub>:

$$CWM_{z,j} = \sum_{i=1}^S Ar_{i,j} Z_{i,j} \quad (27)$$

## 4.2 Aplicação do modelo e análise de sensibilidade

A aplicação do modelo foi feita com uma redução em 30% do *input* de precipitação, a fim de investigar como o modelo se comporta em relação à fenologia, bem como o entendimento dos impactos dessa alteração climática nos processos biogeoquímicos. A porcentagem foi escolhida considerando que está previsto uma redução de 10 a 20% para regiões da Amazônia localizadas no noroeste do Pará, Roraima, Guiana e Venezuela (IPCC, 2013). Essas áreas são responsáveis por uma fração significativa da precipitação que é reciclada regionalmente e que eventualmente cai sobre a Amazônia ocidental (ZEMP et al., 2017).

## 4.3 Análise de dados e avaliação do modelo

O desempenho do modelo foi avaliado a partir de sua capacidade de representar fluxos e estoques biogeoquímicos na região amazônica. As variáveis relacionadas aos ciclos biogeoquímicos utilizadas para avaliar o desempenho do CAETÊ, agora com o módulo de fenologia implementado, foram produtividade primária bruta (GPP), produtividade primária líquida (NPP), evapotranspiração e índice de área foliar (LAI).

### 4.3.1 Produtividade primária bruta (GPP)

Os dados utilizados como referência para comparação da GPP foram produzidos pelo projeto MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*), em que se utilizam imagens de satélite para criar estimativas de GPP para o todo globo. Os dados utilizados foram os mais recentes, com observações de produtividade primária bruta desde 1982 até

2016 (MADANI et al., 2017). Através do programa ARCGIS10 (ESRI 2011), o mapa produzido pelos dados MODIS foi posto em resolução de 0,5° compatível com o mapa gerado pelo modelo CAETÊ.

#### *4.3.2 Produtividade primária líquida (NPP)*

Os dados utilizados como referência para comparação da NPP foram produzidos pelo projeto MODIS NPP Project (MOD17A3), em que se utilizam imagens de satélite para criar estimativas de NPP para o todo globo. Os dados utilizados contemplam observações para o período de 2000 a 2015 e estão disponíveis para acesso e uso público em <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/modis-gppnpp-project-mod17>. Através do programa ARCGIS10 (ESRI 2011) o mapa produzido foi posto em uma resolução de 0,5° compatível com o mapa que foi gerado pelo modelo CAETÊ.

#### *4.3.3 Evapotranspiração*

Os dados utilizados como referência para comparação foram produzidos pelo projeto Evapotranspiração MODIS Project (MOD16A2), em que se utilizam imagens de satélite para criar estimativas de ET para o todo globo. Os dados utilizados contemplam observações para o período de 2000 a 2010 e estão disponíveis para acesso e uso público em <https://ladsweb.modaps.eosdis.nasa.gov/missions-and-measurements/products/MOD16A2/>. Através do programa ARCGIS10 (ESRI 2011) o mapa produzido foi posto em uma resolução de 0,5° compatível com o mapa que foi gerado pelo modelo CAETÊ.

#### *4.3.4 Índice de área foliar (LAI)*

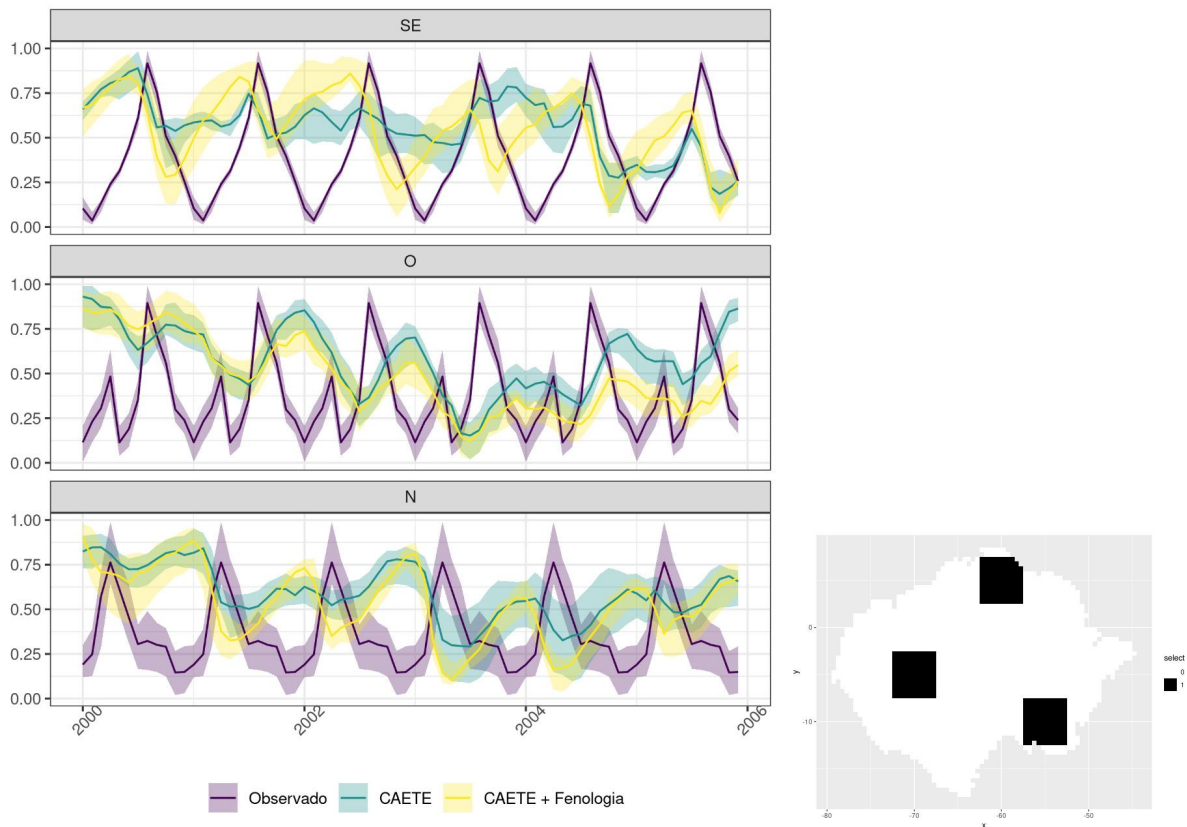
Os dados utilizados como referência para comparação do IAF foram produzidos pelo projeto MODIS LAI/FPAR (MOD15A2H) versão 6, em que se utilizam imagens de satélite para criar estimativas de LAI para o todo globo. Os dados utilizados contemplam observações para o período de 2000 a 2005 e estão disponíveis para acesso e uso público em <https://ladsweb.modaps.eosdis.nasa.gov/missions-and-measurements/products/MOD15A2H/>. Através do programa ARCGIS10 (ESRI 2011) o mapa produzido foi posto em uma resolução de 0,5° compatível com o mapa que foi gerado pelo modelo CAETÊ.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Avaliação do modelo

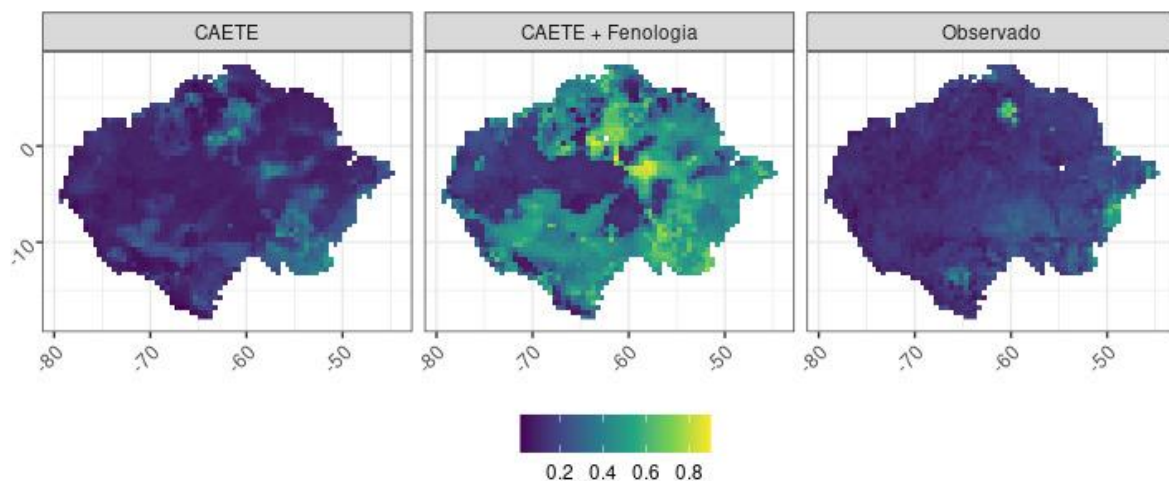
#### 5.1.1 Índice de área foliar (LAI)

Para iniciar a análise da representação fenológica fornecida pelo modelo CAETE, a figura 14 apresenta a variação temporal interanual comparando a sazonalidade observada pelo dado de satélite MODIS, pelo modelo com as implementações, bem como com o modelo na versão anterior. Essa análise foi feita através da média de todos os meses para cada ano observado (utilizando o mesmo período gerado pelo modelo para comparação), em três regiões geográficas distintas da Amazônia caracterizando diferentes condições ambientais (Figura 11), sendo essas um grupo de células de grade no sudeste (menos úmido), central e norte (mais úmido). Com isso, pode-se observar que o modelo CAETE com o novo módulo de fenologia apresenta uma melhor simulação da sazonalidade do LAI na região do sudeste da Amazônia seguindo o padrão apresentado pelo MODIS, diferentemente da versão do modelo sem o módulo fenológico implementado, o qual mostrou uma sazonalidade evidentemente menos acentuada e sem padrão interanual. Já para a região oeste que caracteriza uma área mais central da Amazônia mais úmida e com menor sazonalidade, apesar de também apresentar um padrão sazonal, tanto a versão atual quanto a antiga do modelo CAETE não conseguiram representar a sazonalidade interanual observada pelo MODIS. Para a região norte, quando comparado com a versão antiga do modelo, a versão do CAETE com o módulo fenológico apresentou uma sazonalidade parecida com picos mais evidentes (também simulado pelos dados de satélite), contudo, o padrão fenológico se apresentou atrasado à sazonalidade observada.



**Figura 14:** Sazonalidade interanual do LAI padronizado (amplitude dividida pelo valor máximo) no período captado pelo MODIS em comparação com a sazonalidade representada pelo CAETE + fenologia e pelo CAETE sem as devidas implementações. SE representa o grupo de células da região sudeste, O representa o grupo localizado no oeste e N representa o grupo de células de grade localizadas no norte do bioma Amazônico. A figura à direita caracteriza os grupos de células de grade selecionadas para análise da variação sazonal.

A figura 15 mostra a amplitude em uma escala de 0 a 1 obtida para as duas versões do modelo, bem como para os dados observados pelo MODIS. É possível notar que a versão do modelo com o módulo fenológico implementado apresentou maior amplitude e variabilidade espacial quando comparada ao MODIS e à versão antiga, em que as regiões sul e leste apresentaram maior amplitude de valores máximos e mínimos.

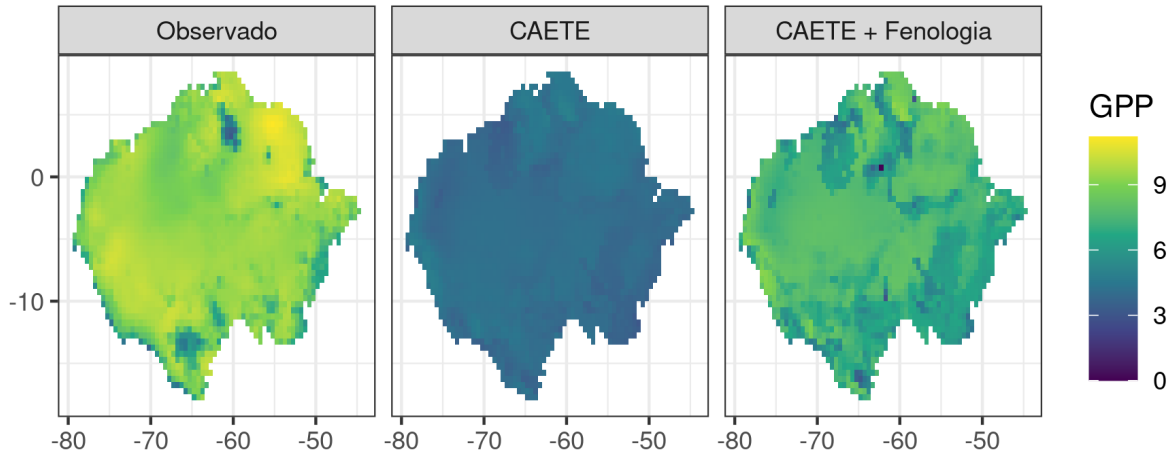


**Figura 15.** Média de amplitude do LAI normalizada pelo valor máximo calculado para o período de 2001-2005 para o dado observado, versão do modelo com a fenologia e a versão anterior às implementações.

### 5.1.2 Produtividade primária bruta (GPP)

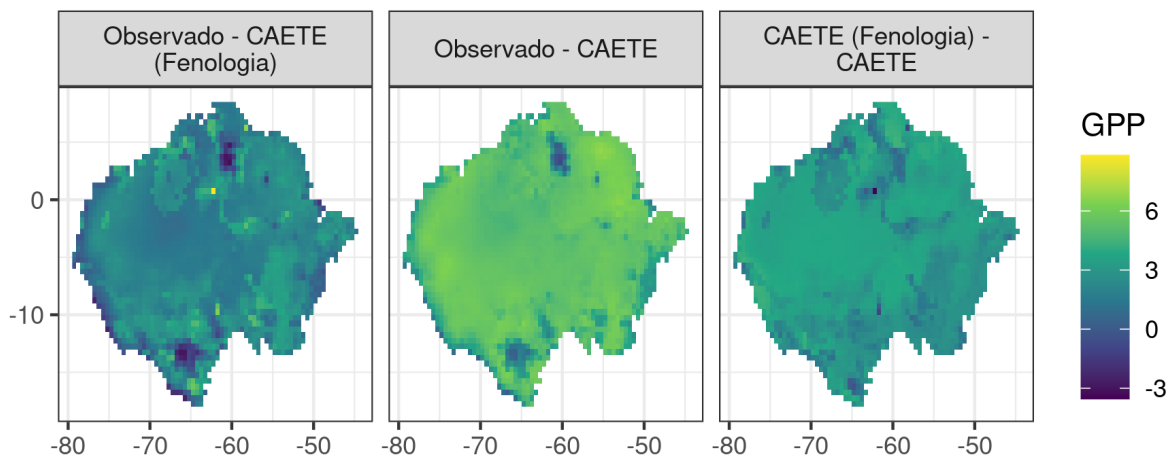
A figura 16 apresenta os padrões espaciais da GPP simulada pelo CAETÊ em sua versão com a fenologia incluída (CAETE + fenologia), em sua versão sem as implementações (CAETE), juntamente ao dado MODIS observado. Para tal, foi obtido a média de todo o período observado em satélite, juntamente com a média desse mesmo período para as duas versões do modelo. É possível observar diferença entre as duas versões tanto nas variações dos padrões espaciais quanto na amplitude dos valores. A versão atual apresenta evidentemente melhor simulação de produtividade primária bruta para as duas condições, em que a observação por satélite mostra valores de GPP por volta de  $\sim 6$  a  $10 \text{ KgC/m}^2/\text{ano}$ , a versão atual está em torno de  $\sim 5$  a  $9 \text{ KgC/m}^2/\text{ano}$ , enquanto a versão sem as implementações ficam em torno de  $\sim 3$  a  $5 \text{ KgC/m}^2/\text{ano}$ . Ademais, somente a versão com a fenologia foi capaz de captar os gradientes de GPP nas regiões de transição entre áreas mais úmidas e menos úmidas do bioma, as quais apresentam menor produtividade. Comparado a versão anterior, esta mostra uma produtividade primária bruta homogênea ao longo de toda a região, não sendo capaz de apresentar gradientes de GPP. Dessa forma, a versão atual simula uma melhor variabilidade tanto de valores brutos quanto de padrão espacial.





**Figura 16.** Padrões espaciais de comparação (em Kg/m<sup>2</sup>/ano) entre a GPP simulada pelo o dado observado, pela versão do modelo com a fenologia e a versão anterior às implementações.

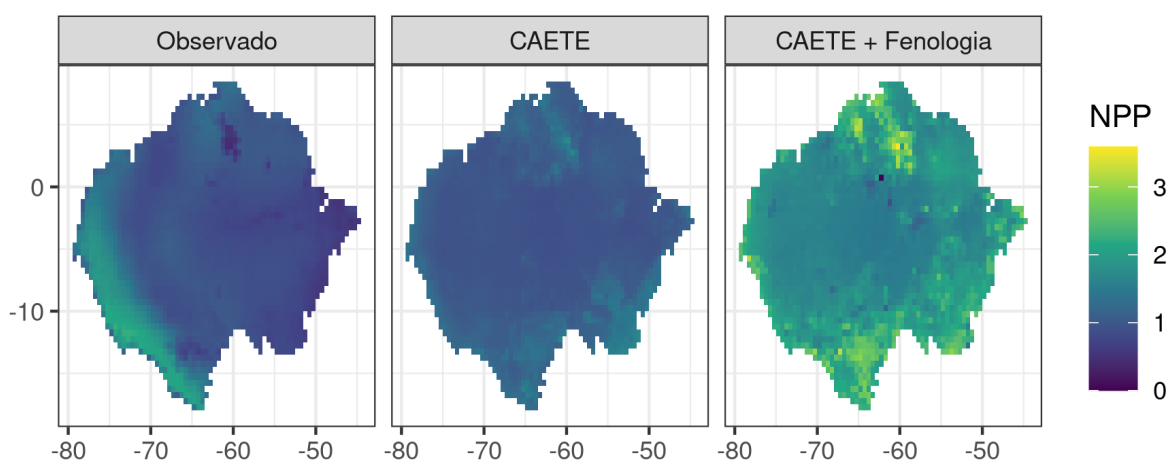
A figura 17 apresenta a diferença de valores entre padrões espaciais da GPP anual média simulada pelo MODIS com as respectivas versões do CAETE, bem como a diferença entre as versões do modelo. Quando comparado ao mapa gerado pelo MODIS, as duas versões do modelo subestimam a GPP. Entretanto, a diferença observada na versão atual é evidentemente menor comparado à versão antiga (~3 KgC/m<sup>2</sup>/ano para a versão atual e ~6 KgC/m<sup>2</sup>/ano para a versão antiga), sendo visível também pela alta diferença entre as duas versões (~3 KgC/m<sup>2</sup>/ano).



**Figura 17.** Padrões espaciais de diferença (em Kg/m<sup>2</sup>/ano) entre a GPP simulada pelo o dado observado, pela versão do modelo com a fenologia e a versão anterior às implementações, juntamente à diferença entre as versões do modelo.

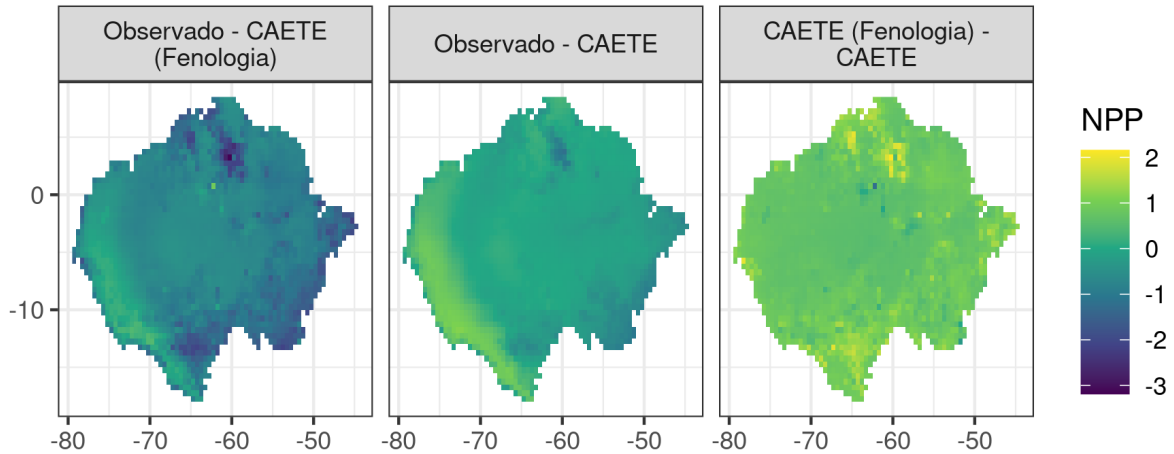
### 5.1.3 Produtividade primária líquida (NPP)

A figura 18 apresenta os padrões espaciais da NPP simulada pelo CAETÊ em sua versão com a fenologia inclusa (CAETE + fenologia), em sua versão sem as implementações (CAETE), juntamente ao dado MODIS observado. Para tal, foi obtido a média de todo o período observado em satélite, juntamente com a média desse mesmo período para as duas versões do modelo. Pode-se observar que os padrões espaciais e os valores de produtividade primária líquida da versão do modelo sem o módulo fenológico é mais próxima do observado por satélite quando comparado à NPP reproduzida pela versão atual. Entretanto, a versão do modelo sem as implementações apresenta maior homogeneidade nos valores ao longo do bioma Amazônico, enquanto a versão atual simula uma maior variabilidade espacial desses valores na região, apesar de superestimada.



**Figura 18.** Padrões espaciais de comparação (em Kg/m<sup>2</sup>/ano) entre a NPP simulada pelo o dado observado, pela versão do modelo com a fenologia e a versão anterior às implementações.

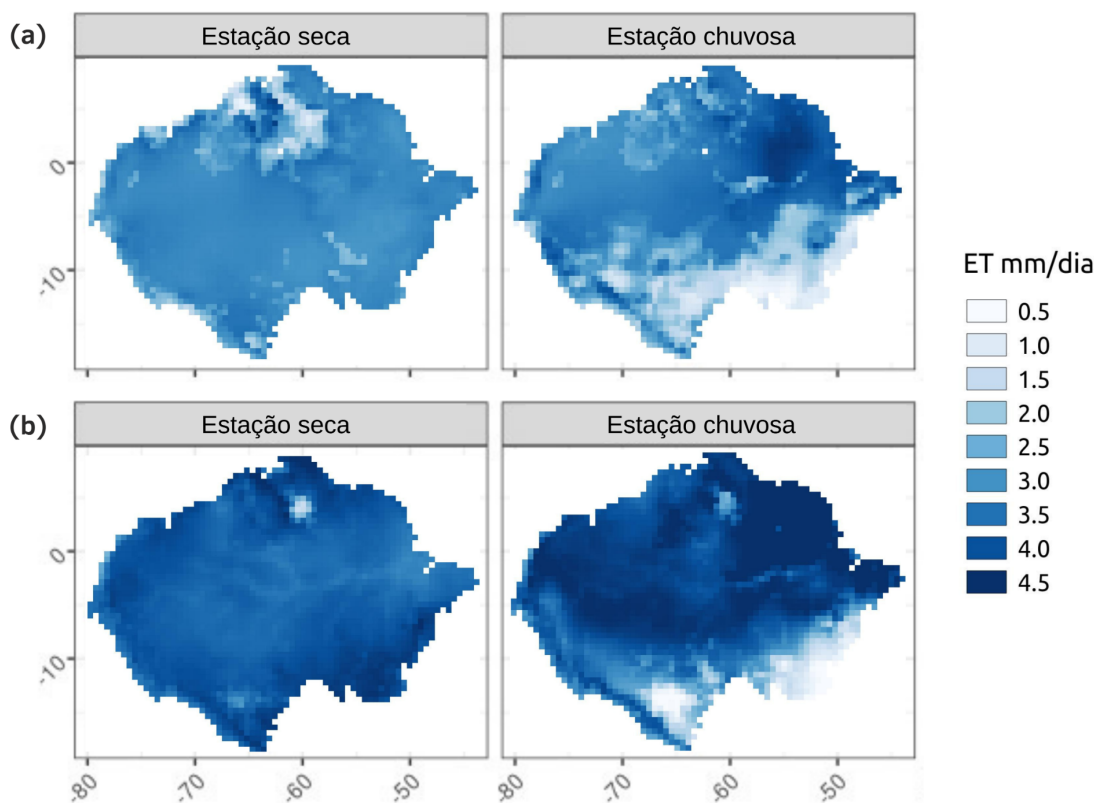
A figura 19 mostra a diferença entre o dado observado e as respectivas versões do CAETE, bem como a diferença entre as versões do modelo. Pode-se notar que a diferença entre o dado observado e o modelo sem a fenologia estão mais próximos comparado a diferença entre o observado e a versão atual com  $\sim 1$  kg/m<sup>2</sup>/ano a mais. A comparação entre as versões do CAETE também mostram uma diferença de  $\sim 1$  kg/m<sup>2</sup>/ano de carbono a mais na versão atual. Contudo, pela versão atual apresentar maior produtividade primária líquida, a região leste se mostrou menos diferenciada à versão atual em comparação aos dados observados.



**Figura 19.** Padrões espaciais de diferença (em Kg/m<sup>2</sup>/ano) entre a NPP simulada pelo o dado observado, pela versão do modelo com a fenologia e a versão anterior às implementações, juntamente à diferença entre as versões do modelo.

#### 5.1.4 Evapotranspiração (ET)

A figura 20 apresenta os padrões espaciais da evapotranspiração simulada pelo CAETÊ em sua versão com a fenologia inclusa (a), comparado ao dado observado do MODIS (b) para a estação chuvosa e seca do bioma Amazônico. Para tal, foi obtido a média mensal de todo o período observado em satélite, juntamente com a média mensal desse mesmo período para as duas versões do modelo. A estação chuvosa é representada aqui pelo mês de fevereiro, mas é válido salientar que inclui vários meses (janeiro a junho); o mesmo para a estação seca (julho a dezembro) representada somente pelo mês de setembro, pois são os meses de maior pico para as duas estações. Pode-se observar que a versão atual consegue manter o padrão espacial observado, com evapotranspiração relativamente homogênea em toda a bacia na estação chuvosa e com a região sul / sudeste apresentando uma redução na evapotranspiração na estação seca. Contudo, o modelo apresenta valores brutos de evapotranspiração subestimados comparado ao observado pelo MODIS (~2 mm/dia). Para regiões mais amenas do bioma, apesar de pouco subestimada, a ET do modelo não acompanha o incremento de evapotranspiração observado.

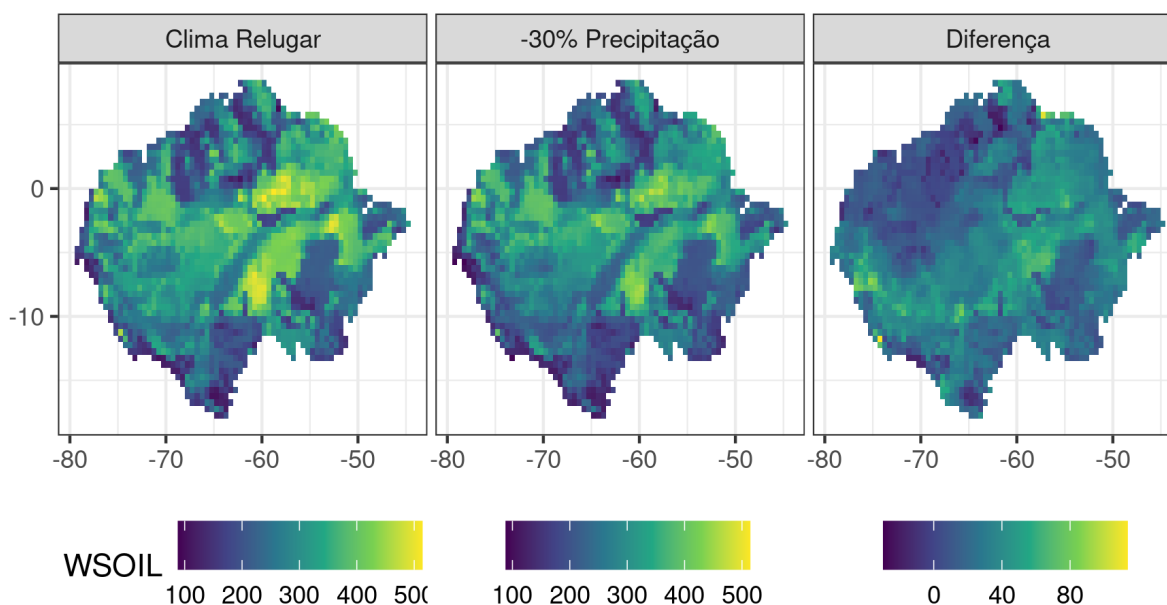


**Figura 20.** Padrões espaciais de comparação (em mm/dia) entre a ET simulada pelo o dado observado (b) e pela versão do modelo com a fenologia (a) para a estação seca e chuvosa.

## 5.2 Redução da precipitação e seus efeitos nas variáveis biogeoquímicas

### 5.2.1 Disponibilidade de água no solo

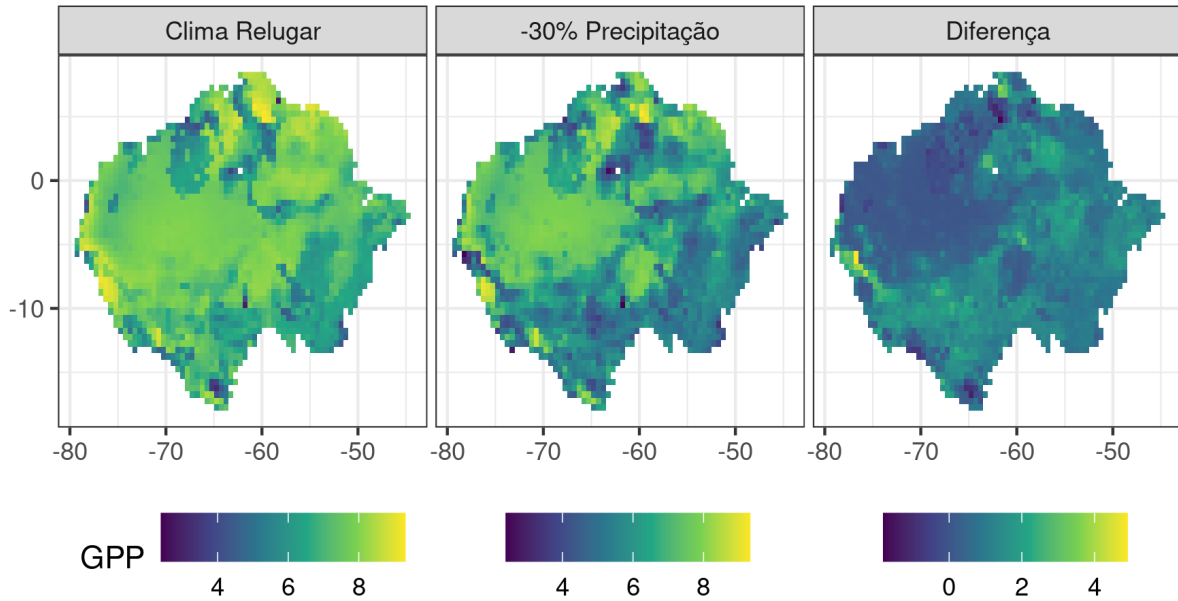
A figura 21 mostra a distribuição espacial da disponibilidade de água no solo simulada para a versão de clima regular e a versão com precipitação reduzida em 30%, bem como a comparação da diferença de valores entre elas. Como esperado, pode-se observar que a precipitação reduzida proporcionou uma diminuição da disponibilidade de água no solo principalmente nas áreas de transição para uma condição ambiental menos úmida (sul - sudeste da Amazônia). O gradiente espacial de água no solo se dá pela representação dos diferentes tipos de solo, juntamente com as condições ambientais de cada região. A partir do terceiro, mapa a diferença entre a aplicação do modelo com a condição controle se torna mais evidente. Este mostra que de maneira ampla houve uma redução em toda a região, mas de forma mais significativa na parte menos úmida, em que agora abrange uma região maior com menor disponibilidade de água no solo adentrando a parte central da Amazônia. Para as regiões mais úmidas, uma redução de 30% não foi suficiente para afetar de forma significativa a disponibilidade de água do ambiente.



**Figura 21.** Padrões espaciais de comparação e diferença (em mm/dia) entre a água no solo simulada pela versão do modelo com clima regular e a aplicação do mesmo com precipitação reduzida em 30%.

### 5.2.2 Produtividade primária bruta (GPP)

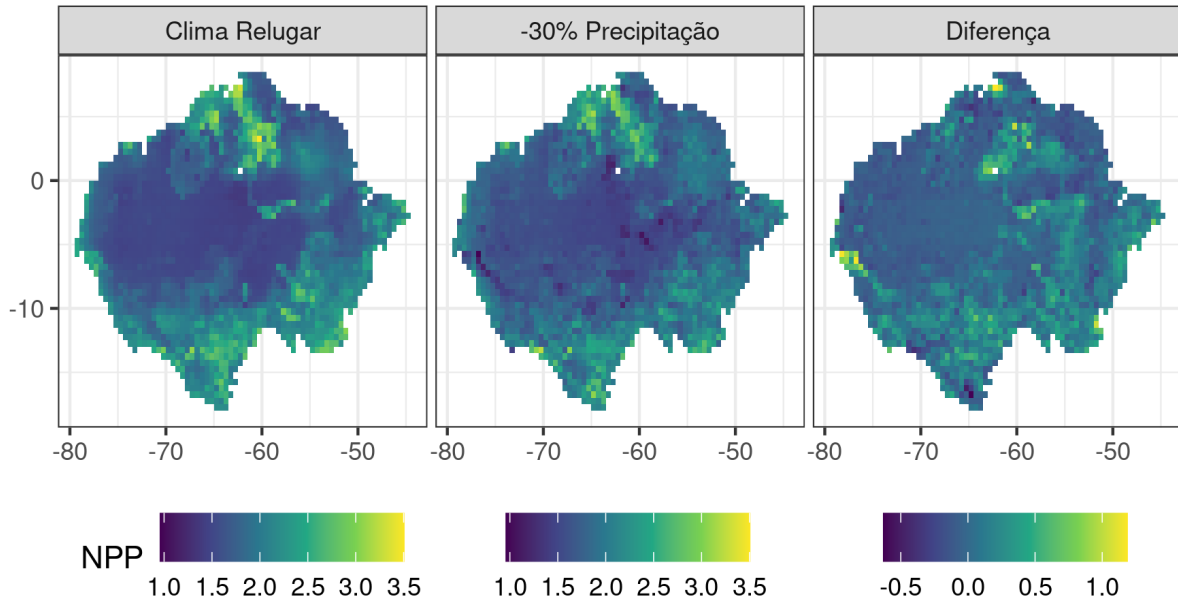
A figura 22 mostra a distribuição espacial da GPP simulada para a versão de clima regular e a versão com precipitação reduzida em 30%, bem como a comparação da diferença de valores entre elas. Como esperado, o padrão espacial também se manteve para o processo de produtividade primária bruta nas regiões mais afetadas pela redução na precipitação e conseqüentemente na disponibilidade de água no solo, que foram as regiões do sul e sudeste de transição. É possível observar uma redução da GPP para essas áreas, juntamente com a maior expansão de regiões que apresentaram menor produtividade se adentrando para a parte central da Amazônia. Para as áreas mais úmidas, no geral, uma redução de 30% não foi suficiente para afetar de forma significativa a produtividade do ecossistema, mas para as áreas afetadas essa redução se apresentou em torno de  $\sim 2-3 \text{ KgC/m}^2/\text{ano}$ .



**Figura 22.** Padrões espaciais de comparação e diferença (em  $\text{KgC}/\text{m}^2/\text{ano}$ ) entre a GPP simulada pela versão do modelo com clima regular e a aplicação do mesmo com precipitação reduzida em 30%.

### 5.2.3 Produtividade primária líquida (NPP)

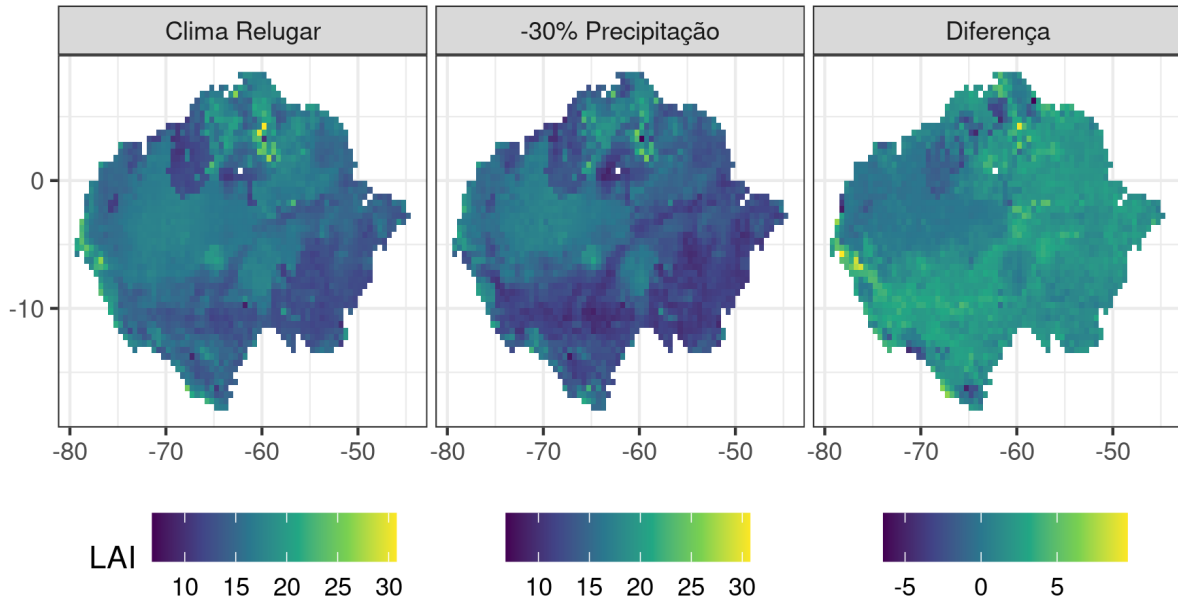
A figura 23 mostra a distribuição espacial da NPP simulada para a versão de clima regular e a versão com precipitação reduzida em 30%, bem como a comparação da diferença de valores entre elas. Para esta variável biogeoquímica, apesar de também mostrar leve uma redução (em torno de  $\sim 1 \text{ KgC}/\text{m}^2/\text{ano}$  evidenciado pelo mapa de diferença), os valores da distribuição espacial se apresentam inversos aos observados. Para as regiões menos úmidas, a produtividade primária líquida se mostrou maior comparado às regiões mais úmidas do bioma.



**Figura 23.** Padrões espaciais de comparação e diferença (em KgC/m<sup>2</sup>/ano) entre a NPP simulada pela versão do modelo com clima regular e a aplicação do mesmo com precipitação reduzida em 30%.

#### 5.2.4 Índice de área foliar (LAI)

A figura 24 mostra a distribuição espacial do índice de área foliar simulada para a versão com clima regular e a versão com precipitação reduzida em 30%, bem como a comparação da diferença de valores entre elas. Como esperado, pode-se observar uma redução evidente do LAI acompanhando a diminuição da disponibilidade de água no solo nas regiões de transição para ambientes menos úmidos, como mostrado anteriormente, juntamente à maior expansão de áreas que apresentaram menor LAI adentrando a parte central do bioma. O terceiro mapa possibilita observar que a redução na precipitação afetou grande parte do índice de área foliar ao longo de toda a região amostrada, sendo essa em  $\sim 5$  m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup> para a região sul/sudeste. É válido lembrar que apesar dos valores brutos de medição não representarem a observação de campo e satélite, o módulo de fenologia foi capaz de simular a sazonalidade interanual para essas regiões menos úmidas afetadas.

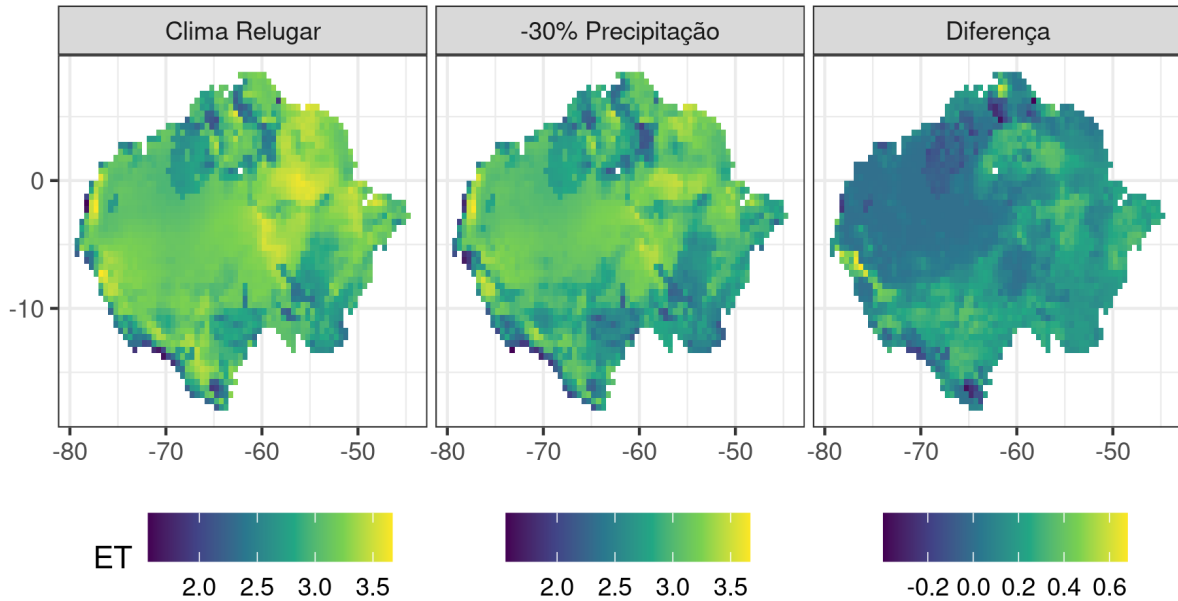


**Figura 24.** Padrões espaciais de comparação e diferença (em  $m^2/m^2$ ) do LAI simulado pela versão do modelo com clima regular e a aplicação do mesmo com precipitação reduzida em 30%.

### 5.2.5 Evapotranspiração (ET)

A figura 25 mostra a distribuição espacial da evapotranspiração simulada para a versão de clima regular e a versão com precipitação reduzida em 30%, bem como a comparação da diferença de valores entre elas. Pode-se notar que o padrão de efeito observado se mantém também para essa variável biogeoquímica, acarretando em uma redução da evapotranspiração do ecossistema para as regiões que apresentaram menor disponibilidade de água no solo e conseqüentemente menor índice de área foliar. Como observado nos dois primeiros mapas e melhor evidenciado pelo terceiro, há um aumento das regiões que apresentaram redução na evapotranspiração, também acompanhada pela disponibilidade de água no solo de LAI mostrado anteriormente, sendo essa de 0.4 mm/dia. Para as regiões mais úmidas, uma redução de 30% não foi suficiente para afetar de forma significativa a evapotranspiração do ecossistema.





**Figura 25.** Padrões espaciais de comparação e diferença (em mm/dia) entre a ET simulada pela versão do modelo com clima regular e a aplicação do mesmo com precipitação reduzida em 30%.

## 6. DISCUSSÃO

### 6.1 A implementação do módulo fenológico melhorou a sazonalidade do LAI?

O modelo com a inclusão do componente fenológico apresentou uma melhor simulação da sazonalidade do índice de área foliar observada na região sudeste da Amazônia quando comparado à versão antiga do modelo, o qual não apresentou um padrão sazonal e consequentemente não apresentou similaridade ao dado do MODIS para essa região. Para a região oeste e norte, as duas versões do modelo falharam em acompanhar a sazonalidade observada, mesmo com a versão atual apresentando uma sazonalidade mais similar para a região norte do bioma. Possivelmente isso se dá pelo fato de o modelo não considerar outros drivers fenológicos que possam determinar de forma mais significativa essas regiões do que a disponibilidade de água no solo (as regiões de maior sazonalidade associadas à disponibilidade hídrica são facilmente visualizadas na figura 12). Para a região sudeste, em que se observa uma sazonalidade mais demarcada caracterizada por uma região menos úmida, a disponibilidade hídrica no solo se torna um gatilho ambiental significativo o suficiente para que a inclusão do módulo fenológico - que foi desenvolvido para ser impulsionado principalmente por esse driver - seja capaz de simular notoriamente melhor a sazonalidade observada nesta região. Já para as áreas mais úmidas, a disponibilidade de água

no solo não se torna um fator significativamente determinante para o padrão fenológico visto que mesmo na estação seca há provisão de água suficiente para que as árvores continuem realizando o processo fotossintético. Alguns estudos de satélite (HUETE et al., 2006; MYNENI et al., 2007; SALESKA et al., 2007) e de campo (WAGNER et al., 2017), discutem que a dinâmica do dossel tropical de florestas úmidas da Amazônia também é impulsionada pela radiação, dado a observação de um maior índice de área foliar na Amazônia central durante a estação seca. Isso se dá pois a disponibilidade de água no solo não é um fator limitante, e com isso, a dinâmica sazonal do dossel segue para outro fator ambiental que serve como gatilho das estratégias fenológicas: a radiação (ELLIOT et al., 2006; MYNENI et al., 2007; RIVERA et al., 2007).

Ademais, o modelo com as novas implementações foi capaz de apresentar um padrão de distribuição espacial mais evidente com maior amplitude de valores principalmente para as regiões menos úmidas da Amazônia localizadas no leste / oeste, quando comparado mais especificamente à versão anterior do modelo que simula um índice de área foliar consideravelmente homogêneo para todo o bioma Amazônico. Apesar de este não apresentar uma sazonalidade demarcada nas condições ambientais e consequentemente no LAI (como ocorre em outros biomas), foi indicado que as regiões leste e sul da Amazônia apresentam um componente decíduo maior (CALDARARU; PALMER; PURVES, 2012), caracterizando a distribuição espacial de maior amplitude do LAI capturado agora com as novas implementações desenvolvidas no modelo.

Contudo, é necessário melhoria no novo módulo fenológico implementado para que o mesmo consiga representar também outras regiões da Amazônia. Duas possibilidades seriam: desenvolver formulações que determinam o índice de área foliar e que sejam impulsionadas pela radiação, para que possa observar um aumento do LAI de forma antecipada ao crescente aumento da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) na estação seca, como observado (MYNENI et al., 2007); e tornar a curva de capacidade fotossintética pela idade da folha flexível para que possa representar uma maior plasticidade de estratégias, representando melhor um ambiente tão heterogêneo como a Amazônia.

É necessário salientar que em regiões tropicais, o monitoramento por satélite é geralmente obstruído por nuvens, dado que a Amazônia apresenta um regime de precipitação maior que 2.000 mm/ano (MALHI, et al., 2004). Dessa forma os dados do MODIS podem não prover observações consistentes sobre a floresta Amazônica. Essa questão contribuiu para conclusões inconsistentes entre diversos estudos na mesma área de estudo do presente projeto (HASHIMOTO, et al., 2021).

## 6.2 - Redução da precipitação e seus efeitos nos fluxos biogeoquímicos

Uma redução de 30% na precipitação foi suficiente para determinar um padrão interessante de efeitos em cadeia nos ciclos biogeoquímicos. Pelo fato de as novas implementações proporcionarem uma variabilidade espacial mais demarcada ao longo da região, foi possível observar diferentes efeitos nas diferentes regiões. A redução na precipitação, como esperado, afetou diretamente a provisão de água no solo principalmente na parte em que já se observa uma menor disponibilidade de água naturalmente, implicando em um aumento nas áreas que apresentaram uma redução dessa provisão abrangendo parte da Amazônia central, que em um clima regular apresentou maior disponibilidade de água. As análises em cadeia seguirá a forma em que o modelo calcula tais processos, e visto que a região mais evidentemente afetada apresentou de forma geral uma boa simulação espacial das variáveis biogeoquímicas e sazonalidade interanual do LAI, é válido considerar as possíveis alterações como consistentes pelo menos nessa parte do bioma.

Os desenvolvimentos do sistema hidráulico, efeito da idade foliar e dinâmica do carbono foram feitos com a finalidade central de afetar direta ou indiretamente a taxa fotossintética à nível foliar. Como os processos hidráulicos são determinados de forma direta pela provisão de água no solo, foi possível observar uma redução também na produtividade primária bruta do ecossistema (GPP) para essa região expandida do sul/sudeste da Amazônia, as quais tiveram a provisão de água reduzida pela diminuição no regime de chuva.

Ao contrário da GPP, a produtividade primária líquida apresentou valores mais altos para essa região afetada comparado ao restante do bioma. Sabendo que a NPP é a GPP menos a respiração autotrófica, é válido concluir que as estratégias de vida estabelecidas nesta área apresentam menor respiração autotrófica. Essa condição é válida dado que o controle da respiração autotrófica é determinada fortemente pela disponibilidade de substrato disponível. Se há menor produtividade primária bruta decorrente da redução na água do solo, conseqüentemente há menos fotossintato disponível para a atividade respiratória, e dessa forma, a maior NPP observada pode estar sendo determinada pelo déficit de substrato disponível para a realização do processo respiratório. Ademais, na respiração autotrófica, uma parte do fotossintato disponível é utilizado para crescimento (relacionado aos processos biossintéticos de produção de biomassa), então conseqüentemente afeta a quantidade de carbono disponível para ser incorporado aos compartimentos de folha tronco e raiz; e outra parte é direcionado à manutenção de proteínas, principalmente a rubisco, que é quem faz a fixação de CO<sub>2</sub> da atmosfera para a inicialização do ciclo de Calvin na fase escura do processo fotossintético. Dessa forma, nessa região observada, as condições ambientais não

favorecem o investimento em biomassa e fotossíntese, limitando o substrato para a respiração e consequentemente demarcando uma maior NPP. Sendo válido considerar também a possibilidade de haver um direcionamento maior de carbono para as raízes, como uma estratégia de obtenção de água nessas regiões em que a provisão desse substrato diminuiu. Contudo, Powell et al. (2013) comparou previsões de modelo de fluxos de carbono na floresta Amazônica sujeita a seca experimental e mostraram que os modelos de vegetação apresentaram declínios na respiração autotrófica em uma seca prolongada, discordando da medição realizada em um dos locais experimentais. Com isso, salientaram que os modelos que não incluíam uma resposta fenológica à seca apresentaram um viés na sensibilidade da produtividade primária e respiração autotrófica (POWELL et al., 2013)

O menor fotossintato disponível para manutenção das enzimas responsáveis pelo processo fotossintético e investimento em biomassa - válido de conclusão pelas observações das variáveis biogeoquímicas anteriores - salienta também a redução do índice de área foliar observado para essa mesma região da Amazônia em que teve redução da provisão de água. O tratamento de seca na Amazônia apresentado em Powell et al. (2013) também mostrou redução do LAI. Ademais, o módulo fenológico implementado foi desenvolvido para ser determinado pela disponibilidade de água no solo através do sistema hidráulico das plantas, de modo que o suprimento potencial para transpiração não seja mais determinado pela quantidade de água disponível e sim pela quantidade de água utilizada pela planta. Dessa forma, já ocorre uma determinação menos generalizada que afeta de forma mais significativa a fotossíntese e consequentemente todo o processo discutido anteriormente até afetar o carbono investido para o compartimento foliar.

Embora não significativa, foi observado também uma redução da evapotranspiração e um aumento da região com menor ET, correspondente à redução na provisão de água no solo. Levando em consideração que a evapotranspiração do ecossistema é determinada tanto pela evaporação da água no solo quanto pela transpiração da planta, e que foi observado para essa mesma região uma diminuição da água no solo decorrente da redução da precipitação, pode-se concluir que o fator mais determinante dessa observação é a transpiração vegetal. Isso é válido dado que a transpiração determina cerca de 60-90% do total da ET terrestre; GOOD et al., 2015; JASECHKO et al., 2013). A redução na transpiração da planta pode estar relacionada a três pontos-chave: o primeiro e mais direto já foi apresentado anteriormente, em que no modelo com o módulo fenológico, o suprimento potencial para transpiração não é mais determinado pela quantidade de água disponível e sim pela quantidade de água utilizada pela planta; outro ponto se dá pela diminuição observada da GPP, pois se há diminuição na

assimilação de carbono, conseqüentemente também diminui a perda de água pela abertura dos estômatos; e terceiro seria a diminuição observada do LAI para a mesma região, já que uma maior cobertura foliar tende a aumentar a transpiração do ecossistema devido à maior superfície de estômatos para a perda de água (BERNACCHI; VANLOOCKE, 2015);

Essas observações estão concisas com o observado em Longo e colaboradores (2018) através dos experimentos realizados com o modelo de vegetação ED2. Para áreas mais úmidas com alta precipitação da Amazônia, possivelmente uma redução moderada no regime de chuva não seja suficiente para projetar um stress hídrico, impactos na biomassa e redução da evapotranspiração, pois a estação chuvosa é suficiente para recarregar o solo, e em cenários secos pode apenas diminuir o escoamento de água (LONGO et al., 2018). As projeções do presente projeto mostram as áreas mais úmidas da Amazônia sem impactos evidentes da redução na precipitação nos processos apresentados. Todavia, Longo e colaboradores destacaram uma menor resiliência das florestas menos úmidas da Amazônia frente à redução de 15% na média de precipitação anual, destacando alta limitação à disponibilidade hídrica do solo visto a perda de biomassa e redução na evapotranspiração. Consistente com o observado pelo modelo de fenologia.

### **6.3 - Possíveis feedbacks dos efeitos nos ciclos biogeoquímicos no índice de área foliar para a regulação do clima global**

De forma geral, uma redução de 30% na precipitação proporcionou uma maior região em condições mais secas, acarretando em uma redução em grande parte dos processos que determinam os ciclos biogeoquímicos e no índice de área foliar. Sabendo que uma maior cobertura de folhas absorve mais radiação fotossinteticamente ativa e aumenta a produtividade do ecossistema (CHEN et al. 2019), que por sua vez aumenta o papel da vegetação como sumidouro de carbono e regula as altas emissões antrópicas de CO<sub>2</sub>, desacelerando o aquecimento global (SHEVLIAKOVA et al., 2013), presume-se que a Amazônia reduzirá sua função essencial de atuar como sumidouro de carbono visto que houve uma expansão da região com menor índice de área foliar e produtividade primária bruta, impactando no balanço de carbono do ecossistema, e por fim, a [CO<sub>2</sub>] atmosférica.

A diminuição na evapotranspiração observada para uma área maior da Amazônia com a redução da precipitação, pode influenciar de certa forma o regime de precipitação e o abastecimento de água para todo o continente, dado que esse é determinado pela evapotranspiração da floresta (o chamado Rios Voadores). Em ambientes úmidos como a Amazônia, entende-se que as taxas de ET sejam responsáveis por até 50% da precipitação

local (BETTS et al., 2004). Uma redução da evapotranspiração pode aumentar também a temperatura da superfície devido à redução de calor latente e aumento de calor sensível à superfície (DAVIN; NOBLET-DUCOUDRÉ, 2010), embora a menor formação de nuvens leve à uma redução na radiação de ondas longas emitidas ou refletidas na baixa troposfera. Contudo, o maior vapor de água aumenta a temperatura pois retém mais radiação de onda longa e reemite a mesma para a atmosfera (DEVARAJU et al., 2018).

## 7. CONCLUSÃO

No presente trabalho foi apresentado o desempenho do novo módulo de fenologia implementado no modelo CAETE - o qual se utiliza de uma abordagem baseada na variabilidade dos atributo funcionais - através de um sistema hidráulico, ontogenia/desenvolvimento foliar e dinâmica de carbono desenvolvido dentro do modelo para que estes determinem de certa forma o índice de área foliar. Ademais, o modelo atual foi comparado com a versão anterior em sua capacidade de representar o LAI e as variáveis biogeoquímicas, bem como a comparação da versão atual em um clima regular e a aplicação do mesmo com uma redução da precipitação em 30% para essas mesmas variáveis.

Ao comparar as duas versões do modelo, notamos que a inclusão da fenologia melhorou a representação da sazonalidade interanual do índice de área foliar para áreas menos úmidas do bioma quando baseado em dados de satélite proveniente do MODIS, bem como obteve uma maior representação da amplitude do LAI visto que gerou maior variabilidade espacial e amplitude para as regiões leste e sul (áreas que se observam espécies semidecíduas), que consistem o primeiro objetivo específico. Entretanto, para outras regiões (e.g. oeste e norte), o modelo com o novo módulo não conseguiu captar corretamente a sazonalidade interanual observada, possivelmente pela fenologia nessas áreas serem determinadas principalmente pela radiação, já que água no solo não é um fator limitante.

A redução na precipitação em 30% levou à uma redução da disponibilidade de água de forma mais significativa na parte sul da Amazônia (onde já se observa menor umidade do solo), juntamente com um aumento das áreas com menor provisão hídrica se adentrando a parte central da floresta. Essa implicação resultou em uma redução de forma geral na GPP, com efeitos mais evidentes nessa região menos úmida ampliada. Ao contrário, apesar de reduzida, a NPP se apresentou maior nessas regiões possivelmente por uma redução do processo de respiração autotrófica decorrente de menos fotossintato disponível para investir

em manutenção de enzimas responsáveis pela fotossíntese e investimento em biomassa. Decorrente disso, também foi observado uma redução no índice de área foliar e a evapotranspiração do ecossistema nessa parte geográfica. Assim, a alteração climática determinou os processos de ciclagem biogeoquímica que consistem no segundo objetivo específico.

A principal contribuição se dá em uma maior representação da variabilidade espacial ao longo do bioma Amazônico, visto que a versão sem as implementações simula toda a área de forma bem homogênea. Essa variabilidade espacial proporcionou análises mais específicas por regiões dos impactos da precipitação reduzida. Dado que a mesma afetou principalmente a parte sul/sudeste da Amazônia, e essa obteve uma simulação realística da variabilidade sazonal observada, conclui-se que é válida a discussão voltada principalmente para essa região mais afetada.

Por fim, é importante salientar que ainda existem muitas questões em aberto sobre a inclusão da fenologia em modelos de vegetação visto que grande parte desses representam pouca ou nenhuma fenologia voltada pras florestas tropicais. A abordagem fenológica utilizada pelo presente trabalho estabelece bases para aplicações futuras que possam avançar ainda mais nessa atual lacuna existente.

## APÊNDICE A. Formulações do modelo CAETÊ

Neste apêndice estão descritas detalhadamente as formulações referentes à fotossíntese, introdução ao sub-modelo de balanço hídrico e a alometria da planta. As descrições da fotossíntese foram retiradas de RIUS (2017) e repetidas aqui visto a conexão com as formulações implementadas, dessa forma beneficia o leitor do presente trabalho pois as informações mais importantes ficam descritas no mesmo documento; já a apresentação das relações alométricas foram retiradas de CARDELI (2021).

### Apêndice A.1. – Formulações do processo fotossintético para plantas C3

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

$$J_p = \text{menor raiz de } = k_2 J_2^p - J_p (J_C + J_L) + J_C J_L = 0 \quad (\text{A1})$$

A taxa de fotossíntese limitada pela capacidade de carboxilação da Rubisco ( $J_C$ ; molCO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> Eq. A2) é calculada como:

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

onde  $V_m$  (molm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>; Eq. A3) é a atividade da enzima rubisco,  $C_i$  (Pa; Eq. A6) é a pressão parcial de CO<sub>2</sub> no interior da folha,  $\Gamma$  (Pa; Eq. A7) é o Ponto de compensação da fotorrespiração e  $f_3$  (Pa; Eq. A9) é a constante de Michaelis-Menten para O<sub>2</sub>.

A atividade da enzima rubisco  $V_m$  (molm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>; Eq. A3) é dependente da temperatura (T; °C) e da taxa máxima de carboxilação da rubisco ( $V_{cmax}$ ; Tabela 2; Tabela 3):

$$V_m = \frac{vcmax \times (k_{18}^{k_{10}(T-k_{11})})}{1 + \exp(k_{19}(T-k_{20}))} \quad (\text{A3})$$

A taxa de fotossíntese limitada pela luz ( $J_L$ ; molCO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>; Eq. A4) é calculada a partir do Ponto de compensação da fotorrespiração ( $\Gamma$ ; Pa; Eq. A7):

$$J_L = k_4 (1 - k_s) J_{PAR} \frac{C_i - \Gamma}{C_i + k_6 \Gamma} \quad (\text{A4})$$

A taxa de fotossíntese limitada pela capacidade de transporte dos produtos fotossintéticos ( $J_E$ ; molCO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>; Eq. A5):



$$J_E = k_7 V_m \quad (\text{A5})$$

A pressão parcial de CO<sub>2</sub> no interior da folha ( $C_i$ ; Pa; Eq. A6), sendo C a concentração atmosférica de CO<sub>2</sub>:

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

O Ponto de compensação da fotorrespiração ( $\Gamma$ ; Pa; Eq. A7):

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

A Constante de Michaelis-Menten para CO<sub>2</sub> ( $f_2$ ; Pa; Eq. A8):

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

A Constante de Michaelis-Menten para O<sub>2</sub> ( $f_3$ ; Pa; Eq. A9):

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

O déficit de umidade ao nível da folha ( $r$ ; kgkg<sup>-1</sup>; 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):

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

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

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

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* ( $LAI_{sun}$ ;  $m^2_{folha} m^{-2}_{área}$ ; Eq. 13) e *shade* ( $LAI_{shade}$ ;  $m^2_{folha} m^{-2}_{área}$ ; Eq. 14).

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

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

**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 fotorrespiração	5.200
$k_9$	Coeficiente de co-limitação da fotossíntese	0.57

$k_{10}$	Parâmetro da função $Q_{10}$	0.1
$k_{11}$	Temperatura de referência da função $Q_{10}$	25°C
$k_{12}$	Constante de Michaelis-Menten para parâmetro de $CO_2$	30 Pa
$k_{13}$	Constante de Michaelis-Menten para parâmetro de $CO_2$	2.1
$k_{14}$	Constante de Michaelis-Menten para parâmetro de $O_2$	30.000 Pa
$k_{15}$	Constante de Michaelis-Menten para parâmetro de $O_2$	1.2
$k_{16}$	Razão máxima entre $CO_2$ interno e externo (plantas $C_3$ )	0.9
$k_{17}$	Déficit de umidade crítica (plantas $C_3$ )	0.1
$k_{18}$	Parâmetro da taxa de carboxilação da rubisco	2
$k_{19}$	Parâmetro da taxa de carboxilação da rubisco	0.3
$k_{20}$	Parâmetro da taxa de carboxilação da rubisco	36°C
$k_{21}$	Coefficiente de extinção da luz para parte “sol” do dossel	0.5/sen(90°)
$k_{22}$	Coefficiente de extinção da luz para parte “sombra” do dossel	0.5/sen(20°)

## Apêndice A.2. – Sub-modelo de balanço hídrico

Detalhes mais precisos deste sub-modelo podem ser encontrados em Oyama & Nobre (2004) e Saxton & Rawls (2006). O artigo de Saxton & Rawls (2006) foi utilizado para estimar a água no solo em três condições considerando diferentes tipos de solo: do conteúdo de água saturada do solo; de Capacidade de Campo (da sigla em inglês FC para *Field Capacity*), que indica a condição do solo úmido incluindo toda a água que pode conter contra a gravidade; e de Ponto de Murcha Permanente (da sigla em inglês PWP para *Permanent Wilting Point*) que indica a condição do solo seco na qual a planta não consegue mais extrair água.

Atualmente são consideradas duas camadas de solo, com a primeira de 0 a 30 cm e a segunda de 30 cm a 100 cm. A disponibilidade de água no solo ( $W$ ; adimensional; A14) é

calculada a partir do teor de água no solo ( $\theta$ ; mm) pelo teor de água saturada ( $\theta_s$ ; mm) que entram como input do modelo através do *Harmonized World Soil Database* (v. 1.2; <http://www.fao.org/soils-portal/soil-survey/soil-maps-and-databases/harmonized-world-soil-database-v12/en/>):

$$W = \theta / \theta_s \quad (\text{A14})$$

### Apêndice A.3. – Formulações da alometria

A alometria relacionada a arquitetura da planta envolve o crescimento em altura ( $H$ ; m; A15), que considera duas constantes alométricas  $K_{allom2}$  e  $K_{allom3}$  com valores fixos de 40.0 e 0.5 e o diâmetro do caule ( $Diam$ ; cm; A17):

$$H = K_{allom2} \times Diam^{k_{allom3}} \quad (\text{A15})$$

A área que compõe a copa ( $Ca$ , m<sup>2</sup>; A16) é calculada através de duas constantes alométricas  $K_{allom1}$  e  $k_{rp}$  que possuem valores fixos de 100 e 1.6, e pelo diâmetro do caule ( $Diam$ ; cm; A17):

$$Ca = K_{allom1} \times Diam^{k_{rp}} \quad (\text{A16})$$

Já o diâmetro do caule ( $Diam$ ; cm; A17) é calculado pela quantidade de carbono no caule ( $C_{stem}$ ; kgC) e pela densidade da madeira ( $WD$ ; g/cm<sup>3</sup>):

$$Diam = 4 + C_{stem} / (WD \times 3.14 \times 40)^{\frac{1}{2} + 0.5} \quad (\text{A17})$$

## 8. REFERÊNCIAS

- ABERNETHY, K. et al. Current issues in tropical phenology: a synthesis. **Biotropica**, [s.l.], v. 50, n. 3, p. 477-482, 2018.
- ALBERT, L. P. et al. Age-dependent leaf physiology and consequences for crown-scale carbon uptake during the dry season in an Amazon evergreen forest. **New Phytologist**, [s.l.], v. 219, n. 3, p. 870-884, 2018.
- ALBERTON, B. et al. Using phenological cameras to track the green up in a cerrado savanna and its on-the-ground validation. **Ecological Informatics**, [s.l.], v. 19, p. 62-70, 2014.
- ALBERTON, B. et al. Introducing digital cameras to monitor plant phenology in the tropics: applications for conservation. **Perspectives In Ecology And Conservation**, [s.l.], v. 15, n. 2, p. 82-90, 2017.
- ALBERTON, B. et al. Leafing Patterns and Drivers across Seasonally Dry Tropical Communities. **Remote Sensing**, [s.l.], v. 11, n. 19, p. 2267, 2019.
- ASSHOFF, R.; ZOTZ, G.; KORNER, C. Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO<sub>2</sub>. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 12, p. 848-861, 2006.
- ATTIA, Z. et al. Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. **Journal of Experimental Botany**, [s.l.], v. 66, n. 14, p. 4373-4381, 2015.
- BARALOTO, C. et al. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology letters**, v. 13, n. 11, p. 1338-1347, 2010
- BERNACCHI, C. J.; VANLOOCKE, A. Terrestrial Ecosystems in a Changing Environment: a dominant role for water. **Annual Review Of Plant Biology**, [s.l.], v. 66, n. 1, p. 599-622, 29 abr. 2015.
- BETTS, R. A. et al. The role of ecosystem-atmosphere interactions in simulated Amazonian precipitation decrease and forest dieback under global climate warming. **Theoretical and Applied Climatology**, [s.l.], v. 78, n. 1, p. 157-175, 2004.
- BONAN, G. B.. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. **Science**, [s.l.], v. 320, n. 5882, p.1444-1449, 2008.
- BORCHERT, R. Induction of Rehydration and Bud Break by Irrigation or Rain in Deciduous Trees of a Tropical Dry Forest in Costa Rica. **Trees**, [s.l.], v. 8, p. 198-204, 1994c.
- BORCHERT, R. Water storage in soil or tree stems determines phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, [s.l.], v. 75 p. 1437-1449, 1994a.

BORCHERT, R. Responses of Tropical Trees to Rainfall Seasonality and its Long-Term Changes. **Climatic Change**, [s.l.], v. 39, p. 381-393, 1998.

BORCHERT, R. Phenology and Ecophysiology of Tropical Trees: *erythrina poeppigiana* o. f. cook. **Ecology**, [s.l.], v. 61, n. 5, p. 1065-1074, 1980.

BORCHERT, R. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. **Ecology**, [s.l.], v. 75, n. 5, p. 1437-1449, 1994.

BORCHERT, R.; RIVERA, G.; HAGNAUER, W.. Modification of Vegetative Phenology in a Tropical Semi-deciduous Forest by Abnormal Drought and Rain1. **Biotropica**, [s.l.], v. 34, n. 1, p. 27-39, 2002.

BORCHERT, R. et al. Insolation and photoperiodic control of tree development near the equator. **New Phytologist**, [s.l.], v. 205, n. 1, p. 7-13, 2014.

BRAGA, N. S. et al. Weak relationships between leaf phenology and isohydric and anisohydric behavior in lowland wet tropical forest trees. **Biotropica**, [s.l.], v. 48, n. 4, p. 453-464, 2016.

BRODRIBB, T. J. et al. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 26, n. 3, p. 443-450, 2003.

BRODRIBB, T. J.; FEILD, T. S. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from new caledonian and tasmanian rainforests. **Plant, Cell And Environment**, [s.l.], v. 23, n. 12, p. 1381-1388, 2000.

BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M.; GUTIÉRREZ, M. V. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 25, n. 11, p. 1435, 2002.

CARDELI, R. B. Competição ecológica e atributos funcionais de plantas sob aumento de [eCO<sub>2</sub>] na floresta Amazônica. Dissertação *in prep* (Mestrado Ecologia e Biodiversidade) – Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista - UNESP, Rio Claro, 2021.

CALDARARU, S.; PALMER, P. I.; PURVES, D. W.. Inferring Amazon leaf demography from satellite observations of leaf area index. **Biogeosciences**, [s.l.], v. 9, n. 4, p. 1389-1404, 16 abr. 2012.

CALDARARU, S.; PURVES, D. W.; PALMER, P. I. Phenology as a strategy for carbon optimality: a global model. **Biogeosciences**, [s.l.], v. 11, n. 3, p.763-778, 2014.

CASANOVA, F.; PLA, L. E.; DI RIENZO, J. A. FDiversity: An Integrated Tool to Estimate and Analyze Functional Diversity. **The Bulletin of the Ecological Society of America, Washington**, v. 92, n. 2, p. 147-152, 2011.

- CERNUSAK, L. A. et al. Tropical forest responses to increasing atmospheric CO<sub>2</sub>: Current knowledge and opportunities for future research. **Functional Plant Biology**, [s.l.], v. 40, p. 531-551, 2013.
- CHAMBERS, J. et al. Research Priorities for Tropical Ecosystems Under Climate Change Workshop. 2012.
- CHAMBERS, L. E. et al. Phenological Changes in the Southern Hemisphere. **Plos One**, [s.l.], v. 8, n. 10, p. e75514, 2013.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.
- CHEN, J. M. et al. Vegetation structural change since 1981 significantly enhanced the terrestrial carbon sink. **Nature Communications**, [s.l.], v. 10, n. 1, 2019.
- CHEN, J-W. et al. Independence of stem and leaf hydraulic traits in six Euphorbiaceae tree species with contrasting leaf phenology. **Planta**, [s.l.], v. 230, n. 3, p. 459-468, 2009.
- CHOAT, B. et al. Xylem traits mediate a trade-off between resistance to freeze-thaw-induced embolism and photosynthetic capacity in overwintering evergreens. **New Phytologist**, [s.l.], v. 191, n. 4, p. 996-1005, 2011.
- CHRISTOFFERSEN, B. O. et al. Linking hydraulic traits to tropical forest function in a size-structured and trait-driven model (TFS v.1-Hydro). **Geoscientific Model Development**, [s.l.], v. 9, n. 11, p. 4227-4255, 2016.
- CLAPP, R. B.; HORNBERGER, G. M. Empirical equations for some soil hydraulic properties. **Water Resources Research**, [s.l.], v. 14, n. 4, p. 601-604, 1978.
- CLARK, D. B. et al. The Joint UK Land Environment Simulator (JULES), model description – Part 2: Carbon fluxes and vegetation dynamics. **Geoscientific Model Development**, [s.l.], v. 4, n. 3, p. 701-722, 2011.
- CLELAND, E. et al. Shifting plant phenology in response to global change. **Trends In Ecology & Evolution**, [s.l.], v. 22, n. 7, p. 357-365, 2007.
- COSTA, A. C. L. et al. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. **New Phytologist**, [s.l.], v. 187, n. 3, p. 579-591, 2010.
- DAVIN, E. L.; NOBLET-DUCOUDRÉ, N. Climatic Impact of Global-Scale Deforestation: radiative versus nonradiative processes. **Journal Of Climate**, [s.l.], v. 23, n. 1, p. 97-112, 2010.

- DEVARAJU, N. et al. Quantifying the Relative Importance of Direct and Indirect Biophysical Effects of Deforestation on Surface Temperature and Teleconnections. **Journal Of Climate**, [s.l.], v. 31, n. 10, p. 3811-3829, 2018.
- DIAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 104, n. 52, p. 20684-20689, 19 dez. 2007.
- DIAZ, S.; CABIDO, M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. **Journal Of Vegetation Science**, [s.l.], v. 8, n. 4, p. 463-474, ago. 1997.
- DIAZ, S.; CABIDO, M.; CASANOVES, F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. **Journal of Vegetation Science**, v. 9, n. 1, p. 113–122, 1998.
- ELLER, C. B. et al. Modelling tropical forest responses to drought and El Niño with a stomatal optimization model based on xylem hydraulics. **Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 373, n. 1760, p.20170315, 2018.
- ELLIOTT, S.; BAKER, P. J.; BORCHERT, R. Leaf flushing during the dry season: the paradox of asian monsoon forests. **Global Ecology And Biogeography**, [s.l.], v. 15, n. 3, p. 248-257, 2006.
- ESQUIVEL-MUELBERT, A. *et al.* Compositional response of Amazon forests to climate change. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 25, n. 1, p.39-56, 8 nov. 2018.
- EVARISTO, J.; MCDONNELL, J. J. RETRACTED ARTICLE: global analysis of streamflow response to forest management. **Nature**, [s.l.], v. 570, n. 7762, p. 455-461, 2019.
- FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. **Planta**, [s.l.], v. 149, n. 1, p.78-90, jun. 1980.
- FU, X. et al. Coordination and trade-offs between leaf and stem hydraulic traits and stomatal regulation along a spectrum of isohydry to anisohydry. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 42, n. 7, p. 2245-2258, 2019.
- FU, Y. H. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. **Nature**, [s.l.], v. 526, n. 7571, p. 104-107, 2015.
- FYLLAS, N. M. et al. Analysing Amazonian forest productivity using a new individual and trait-based model (TFS v.1). **Geoscientific Model Development**, [s.l.], 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. **New Phytologist**, [s.l.], v. 187, n. 3, p.647-665, 19 jul. 2010.

GARNIER, E. *et al.* Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, [s.l.], v. 85, n. 9, p. 2630-2637, 2004.

GERTEN, D. *et al.* Terrestrial vegetation and water balance—hydrological evaluation of a dynamic global vegetation model. **Journal Of Hydrology**, [s.l.], v. 286, n. 1-4, p. 249-270, 2004.

GOOD, S. P.; NOONE, D.; BOWEN, G. Hydrologic connectivity constrains partitioning of global terrestrial water fluxes. **Science**, [s.l.], v. 349, n. 6244, p. 175-177, 2015.

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.

GUAN, K. *et al.* Photosynthetic seasonality of global tropical forests constrained by hydroclimate. **Nature Geoscience**, [s.l.], v. 8, n. 4, p.284-289, 2015.

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.

HASHIMOTO, H. *et al.* New generation geostationary satellite observations support seasonality in greenness of the Amazon evergreen forests. **Nature Communications**, [s.l.], v. 12, n. 1, 2021.

HUETE, A. R. *et al.* Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. **Geophysical Research Letters**, [s.l.], v. 33, n. 6, 2006.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). *Climate Change 2007*. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 2007. v.1: The physical science basis; v.II: Impacts, adaptation and vulnerability; v.III: Mitigation of climate change.

IPCC: Summary for PolicyMakers, in *Climate Change 2013: The physical science basis*. Contribution of working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, edited by T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, and S. K. Allen, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA., 2013.

ISHIDA, A. *et al.* Contrasting seasonal leaf habits of canopy trees between tropical dry-deciduous and evergreen forests in Thailand. **Tree Physiology**, [s.l.], v. 26, n. 5, p. 643-656, 2006.

- JAIN, A. K.; YANG, X. Modeling the effects of two different land cover change data sets on the carbon stocks of plants and soils in concert with CO<sub>2</sub> and climate change. **Global Biogeochemical Cycles**, [s.l.], v. 19, n. 2, 2005.
- JASECHKO, S. et al. Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. **Nature**, [s.l.], v. 496, n. 7445, p. 347-350, 2013.
- JIN, Y.; RANDERSON J. T.; GOULDEN M. L. Net radiation and evapotranspiration estimated using MODIS satellite observations, Remote Sens. **Environ.**, [s.l.], 115, 2302–2319, 2011.
- KATTGE, J. et al. TRY - a global database of plant traits. **Global Change Biology**, v. 17, n. 9, p. 2905–2935, 2011.
- KEENAN, T. F. et al. Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology. **Nature Climate Change**, [s.l.], v. 4, n. 7, p. 598-604, 2014.
- KLEIN, T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. **Functional Ecology**, [s.l.], v. 28, n. 6, p. 1313-1320, 2014.
- KIKUZAWA, K. A Cost-Benefit Analysis of Leaf Habit and Leaf Longevity of Trees and Their Geographical Pattern. **The American Naturalist**, [s.l.], v. 138, n. 5, p. 1250-1263, 1991.
- KIKUZAWA, K.. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. **Canadian Journal Of Botany**, [s.l.], v. 73, n. 2, p. 158-163, 1 fev. 1995.
- KIKUZAWA, K. Geographical distribution of leaf life span and species diversity of trees simulated by a leaf-longevity model. **Vegetation**, [s.l.], v. 122, n. 1, p.61-67, jan. 1996.
- KIKUZAWA, K.; LECHOWICZ, M. J. Ecology of Leaf Longevity. **Ecological Research Monographs**, [s.l.], p. 41-56, 2011.
- KNORR, W. et al. Carbon cycle data assimilation with a generic phenology model. **Journal Of Geophysical Research**, [s.l.], v. 115, n. 4, 2010.
- KUSHWAHA, C. P.; SINGH, K. P. Diversity of Leaf Phenology in a Tropical Deciduous Forest in India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n.1, p. 47-56, 2005.
- LACOINTE, A. Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. **Annals of Forest Science**, [s.l.], v. 57, n. 5-6, p. 521-533, 2000.

LAPOLA, D. M.; NORBY, R. J.; VERIFICAR, C. “ Amazon -FACE ∫ ME ” The Amazon-FACE Model-Experiment Integration Project – the Role of Biodiversity and Climate Feedbacks. n. February, 2014.

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

LE ROUX, X. et al. Carbon-based models of individual tree growth: a critical appraisal. **Annals Of Forest Science**, [s.l.], v. 58, n. 5, p. 469-506, 2001.

LONGO, M. *et al.* Ecosystem heterogeneity and diversity mitigate Amazon forest resilience to frequent extreme droughts. **New Phytologist**, [s.l.], v. 219, n. 3, p.914-931, 22 maio 2018.

LOPES, A. P. et al. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. **Remote Sensing Of Environment**, [s.l.], v. 182, p.90-98, set. 2016.

MADANI, N.; KIMBALL, J. S.; RUNNING, S. W. Improving Global Gross Primary Productivity Estimates by Computing Optimum Light Use Efficiencies Using Flux Tower Data. **Journal Of Geophysical Research: Biogeosciences**, [s.l.], v. 122, n. 11, p. 2939-2951, 2017.

MAHERALI, H.; POCKMAN, W. T.; JACKSON, R. B. Adaptive variation in the vulnerability of wood plants to xylem cavitation. **Ecology**, [s.l.], v. 85, n. 8, p. 2184-2199, 2004.

MALHI, Y. et al. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 10, n. 5, p. 563–591, 2004.

MANOLI, G.; IVANOV, V. Y.; FATICHI, S. Dry-Season Greening and Water Stress in Amazonia: The Role of Modeling Leaf Phenology. **Journal Of Geophysical Research: Biogeosciences**, [s.l.], v. 123, n. 6, p.1909-1926, 2018.

MANZONI, S. et al. Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety–efficiency trade-off. **New Phytologist**, [s.l.], v. 198, n. 1, p. 169-178, 2013.

MARKESJEIJN, L. et al. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 34, p. 137-148, 2011b

MARKESTEIJN, L. et al. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species’ drought and shade tolerance. **New Phytologist**, [s.l.], v. 191, n. 2, p. 480-495, 2011a.

MARTÍNEZ-VILALTA, J. et al. A new look at water transport regulation in plants. **New Phytologist**, [s.l.], v. 204, n. 1, p. 105-115, 2014.

MARTÍNEZ-VILALTA, J. et al. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. **Oecologia**, [s.l.], v. 133, n. 1, p. 19-29, 2002.

MCDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. **New Phytologist**, [s.l.], v. 178, n. 4, p. 719-739, 2008.

MEINZER, F. C. et al. Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. **Oecologia**, [s.l.], v. 156, n. 1, p. 31-41, 2008.

MÉNDEZ-ALONZO, R. et al. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. **Ecology**, [s.l.], v. 93, n. 11, p. 2397-2406, 2012.

MÉNDEZ-ALONZO, R. et al. Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. **Trees**, [s.l.], v. 27, n. 3, p. 745-754, 2013.

MENZEL, A. et al. European phenological response to climate change matches the warming pattern. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 12, n. 10, p. 1969-1976, 2006.

MENZEL, A. et al. Climate change fingerprints in recent European plant phenology. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 26, n. 4, p. 2599-2612, 2020.

MILLAR, C. I.; STEPHENSON, N. L.; STEPHENS, S. L.. CLIMATE CHANGE AND FORESTS OF THE FUTURE: MANAGING IN THE FACE OF UNCERTAINTY. **Ecological Applications**, [s.l.], v. 17, n. 8, p.2145-2151, dez. 2007.

MORELLATO, L. P. C. et al. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: a comparative study. **Biotropica**, [s.l.], v. 32, n. 4, p. 811-823, 2000.

MORELLATO, L. P. C. et al. Linking plant phenology to conservation biology. **Biological Conservation**, [s.l.], v. 195, p. 60-72, 2016.

MORELLATO, L. P. C.; CAMARGO, M. G. G.; GRESSLER, E. A Review of Plant Phenology in South and Central America. **Phenology: An Integrative Environmental Science**, [s.l.], p. 91-113, 2013.

MORIN, X. *et al.* Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 15, n. 4, p.961-975, abr. 2009.

MORISSETTE, J. T. et al. Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. **Frontiers In Ecology And The Environment**, [s.l.], v. 7, n. 5, p. 253-260, 2008.

MYNENI, R. B. et al. Large seasonal swings in leaf area of Amazon rainforests. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 104, n. 12, p. 4820-4823, 2007.

NOBLE, Ian R.; GITAY, Habiba. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. **Journal Of Vegetation Science**, [s.l.], v. 7, n. 3, p. 329-336, 1996.

NORBY, R. J. et al. Forest response to elevated CO<sub>2</sub> is conserved across a broad range of productivity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [s.l.], v. 102, p. 18052-18056, 2005.

NORBY, R. J. et al. CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [s.l.], v. 107, p. 19368-19373, 2010.

NORBY, R. J.; ZAK, D. R. Ecological lessons from free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) experiments. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [s.l.], v. 42, n. 1, p. 181-203, 2011.

NIU, S. Thermal optimality of net ecosystem exchange of carbon dioxide and underlying mechanisms. **New Phytologist**, [s.l.], v. 194, n. 3, p. 775-783, 2012.

OYAMA, M. D.; NOBRE, C. A. Climatic consequences of a large-scale desertification in northeast Brazil: A GCM simulation study. **Journal of Climate**, [s.l.], v. 17, n. 16, p. 3203-3213, 2004.

PALOSCHI, R. A. et al. Environmental Drivers of Water Use for Caatinga Woody Plant Species: combining remote sensing phenology and sap flow measurements. **Remote Sensing**, [s.l.], v. 13, n. 1, p. 75-0, 2021.

PAN, Y. et al. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands. **Nature Communications**, [s.l.], v. 11, n. 1, 2020.

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

PARMESAN, C.; YOHE, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. **Nature**, [s.l.], v. 421, n. 6918, p. 37-42, 2003.

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**, [s.l.], v. 9, n. 4, p. 4627-4726, 2013.

PEÑUELAS, J. et al. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. **New Phytologist**, [s.l.], v. 161, n. 3, p.837-846, 2004.

- PEÑUELAS, J.; RUTISHAUSER, T.; FILELLA, I. Phenology Feedbacks on Climate Change. **Science**, [s.l.], v. 324, n. 5929, p.887-888, 2009.
- PHILLIPS, O. L. et al. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. **Science**, [s.l.], v. 323, n. 5919, p. 1344-1347, 2009.
- PIAO, S. et al. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. **Nature**, [s.l.], v. 451, n. 7174, p. 49-52, 2008.
- PIAO, S. et al. Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 25, n. 6, p. 1922-1940, abr. 2019.
- PIAO, S. et al. Characteristics, drivers and feedbacks of global greening. **Nature Reviews Earth & Environment**, [s.l.], v. 1, n. 1, p. 14-27, 2020.
- PINHO, D. M. Padrões De Fenologia Foliar e a Vulnerabilidade Ao Embolismo Em Uma Floresta De Terra Firme Na Amazônia Central. Dissertação *in prep* (Mestrado Ciências de Florestas Tropicais) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Manaus, 2021.
- PIRES, J. P. A. Fenologia comparativa entre borda e interior em um fragmento de Floresta Atlântica na Reserva Biológica União, Rio de Janeiro. PhD Dissertation. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010.
- PIVOVAROFF, A. L.; SACK, L.; SANTIAGO, L. S. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. **New Phytologist**, [s.l.], v. 203, n. 3, p. 842-850, 2014.
- POCKMAN, W. T.; SPERRY, J. S. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. **American Journal Of Botany**, [s.l.], v. 87, n. 9, p. 1287-1299, 2000.
- POLGAR, C. A.; PRIMACK, R. B. Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. **New Phytologist**, [s.l.], v. 191, n. 4, p. 926-941, 2011.
- POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, [s.l.], v. 87, n. 7, p. 1733-1743, 2006.
- POULTER, B.; HEYDER, U.; CRAMER, W. Modeling the Sensitivity of the Seasonal Cycle of GPP to Dynamic LAI and Soil Depths in Tropical Rainforests. **Ecosystems**, [s.l.], v. 12, n. 4, p. 517-533, 2009.
- POWELL, T. L. et al. Confronting model predictions of carbon fluxes with measurements of Amazon forests subjected to experimental drought. **New Phytologist**, [s.l.], v. 200, n. 2, p. 350-365, 2013.

PRADO, H. A. Produtividade primária, uso da água e diversidade funcional a partir de um novo modelo vegetacional: primeira aplicação sob CO<sub>2</sub> elevado. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Biodiversidade) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2017

PRENTICE, I. C. *et al.* Dynamic Global Vegetation Modeling: Quantifying Terrestrial Ecosystem Responses to Large-Scale Environmental Change. **Terrestrial Ecosystems In A Changing World**, [s.l.], p.175-192, 2007.

PRICE, M. V.; WASER, N. M. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. **Ecology**, [s.l.], v.79, n.4, p.1261-1271, 1998.

RAFTERY, A. E. *et al.* Less than 2 °C warming by 2100 unlikely. **Nature Climate Change**, [s.l.], v. 7, n. 9, p.637-641, 31 jul. 2017.

REICH, P. B. *et al.* Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. **Oecologia**, [s.l.], v. 86, n. 1, p. 16-24, 1991.

REICH, P. B. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. **Canadian Journal Of Botany**, [s.l.], v. 73, n. 2, p. 164-174, 1995.

REICH, P. B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, [s.l.], v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecol. Monogr**, [s.l.], v. 62, p. 365-392, 1992.

REICH, P. B.; BORCHERT, R. Water Stress and Tree Phenology in a Tropical Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica. **The Journal Of Ecology**, [s.l.], v. 72, n. 1, p. 61-66, 1984.

REICH, P. B. *et al.* Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: a census of 40000 leaves of 23 tree species. **Ecological Monographs**, [s.l.], v. 74, n. 1, p. 3-23, 2004.

RENTON, K. *et al.* Differential resilience to extreme climate events of tree phenology and cavity resources in tropical dry forest: cascading effects on a threatened species. **Forest Ecology And Management**, [s.l.], v. 426, p. 164-175, 2018.

RESTREPO-COUBE, N. *et al.* Do dynamic global vegetation models capture the seasonality of carbon fluxes in the Amazon basin? A data-model intercomparison. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 23, n. 1, p.191-208, 2017.

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

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

RICHARDSON, A. D.; OKEEFE, J. Phenological changes between understory and overstory: A case study using the long-term Harvard Forest Records. **Phenology of Ecosystem Processes: Applications in Global Change Research**, [s.l.], p. 87-117, 2009.

RICHARDSON, A. D. et al. Phenology of a northern hardwood forest canopy. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 12, n. 7, p. 1174-1188, 2006.

RICHARDSON, A. D. et al. Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. **Philosophical Transactions Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 365, n. 1555, p. 3227-3246, 2010.

RICHARDSON, A. D. et al. Terrestrial biosphere models need better representation of vegetation phenology: results from the North American Carbon Program Site Synthesis. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 18, n. 2, p.566-584, 2 nov. 2011.

RICHARDSON, A. D. et al. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. **Agricultural And Forest Meteorology**, [s.l.], v. 169, p.156-173, 2013.

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

RIUS, B. F. et al. Modeled changes on functional diversity and carbon storage driven by drought in the Amazon forest: a plant-trait vs. PFT-based comparison. Campinas, 2021. *In prep*

RIVERA, G. et al. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. **Trees**, [s.l.], v. 16, n. 7, p. 445-456, 2002.

ROSENZWEIG, C. et al. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. **Nature**, [s.l.], v. 453, n. 7193, p. 353-357, 2008.

ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, [s.l.], v. 528, n. 7580, p. 119-122, 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.



SAKSCHIEWSKI, B. et al. Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 21, n. 7, p. 2711-2725, 2015.

SALESKA, S. R. et al. Amazon Forests Green-Up During 2005 Drought. **Science**, [s.l.], v. 318, n. 5850, p. 612-612, 2007.

SANTIAGO, L. S. et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, [s.l.], v. 140, n. 4, p. 543-550, 2004.

SAXTON, K. E.; RAWLS, W. J.. Soil Water Characteristic Estimates by Texture and Organic Matter for Hydrologic Solutions. **Soil Science Society Of America Journal**, [s.l.], v. 70, n. 5, p. 1569-1578, set. 2006.

SCHAEFER, K. et al. Combined Simple Biosphere/Carnegie-Ames-Stanford Approach terrestrial carbon cycle model. **Journal Of Geophysical Research**, [s.l.], v. 113, n. 3, 2008.

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

SCHWARTZ, M. D. Green-wave phenology. **Nature**, [s.l.], v. 394, n. 6696, p. 839-840, 1998.

SCHWARTZ, M. D. **Phenology: An Integrative Environmental Science**. [s.l.]: Springer, 2013.

SCHYMANSKI, S. J. et al. A test of the optimality approach to modelling canopy properties and CO<sub>2</sub> uptake by natural vegetation. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 30, n. 12, p. 1586-1598, 2007.

SHARPE, J. M. Leaf growth and demography of the rheophytic fern *Thelypteris angustifolia* (Willdenow) Proctor in a Puerto Rican rainforest. **Plant Ecology**, [s.l.], v. 130, p. 203-212, 1997.

SHEVLIAKOVA, E. et al. Historical warming reduced due to enhanced land carbon uptake. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 110, n. 42, p. 16730-16735, 2013.

SPERRY, J. S.; TYREE, M. T.. Mechanism of Water Stress-Induced Xylem Embolism. **Plant Physiology**, [s.l.], v. 88, n. 3, p. 581-587, 1988.

SITCH, S. et al. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 9, n. 2, p. 161-185, 2003.

STEARNS, S. C. Trade-Offs in Life-History Evolution. **Functional Ecology**, [s.l.], v. 3, n. 3, p. 259, 1989.

TALORA, D. C.; MORELLATO, P. C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, [s.l.], v. 23, n. 1, 2000.

TARDIEU, F.; THIERRY S. Variability among Species of Stomatal Control under Fluctuating Soil Water Status and Evaporative Demand: Modelling Isohydric and Anisohydric Behaviours. **Journal of Experimental Botany**, [s.l.], v. 49, p. 419-432, 1998.

TYREE, M. T.; ZIMMERMANN, M. H. 2002. Xylem structure and the ascent of sap, 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin.

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**, [s.l.], v. 21, p. 625-636, 2012.

VAN VUUREN; D. P.; RIAHI, K. The relationship between short-term emissions and long-term concentration target. **Climatic Change**, Dordrecht, v. 104, n. 3, p. 793-801, 2011.

VERHEIJEN, L. M. et al. Impacts of trait variation through observed trait-climate relationships on performance of an Earth system model: A conceptual analysis. **Biogeosciences**, [s.l.], 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**, [s.l.], v. 21, n. 8, p. 3074-3086, 2015.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, [s.l.], v. 89, n. 8, p.2290-2301, 2008.

WAGNER, F. H. et al. Climate drivers of the Amazon forest greening. **Plos One**, [s.l.], v. 12, n. 7, p. e0180932, 2017.

WEBB, C. T. *et al.* A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 13, n. 3, p.267-283, 2010.

WESTOBY, M. et al. Plant Ecological Strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review Of Ecology And Systematics**, [s.l.], v. 33, n. 1, p. 125-159, 2002.

WHEELER, J. K. et al. Intervessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: A basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 28, p. 800-812, 2005.

WOLFE, B. T.; SPERRY, J. S.; KURSAR, T. A. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. **New Phytologist**, [s.l.], v. 212, n. 4, p. 1007-1018, 2016.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, [s.l.], v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

WU, J. et al. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. **Science**, [s.l.], v. 351, n. 6276, p.972-976, 2016.

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**, [s.l.], v. 114, n. 1, p. 1-16, 2014.

ZEMP, D. C. et al. Self-amplified Amazon forest loss due to vegetation-atmosphere feedbacks. **Nature Communications**, [s.l.], v. 8, n. 1, 2017.

ZENG, Z. et al. Climate mitigation from vegetation biophysical feedbacks during the past three decades. **Nature Climate Change**, [s.l.], v. 7, n. 6, p. 432-436, 2017.

ZHANG, X. et al. Monitoring vegetation phenology using MODIS. **Remote Sensing Of Environment**, [s.l.], v. 84, n. 3, p. 471-475, 2003.

ZHANG, Y. et al. Multi-decadal trends in global terrestrial evapotranspiration and its components. **Scientific Reports**, [s.l.], v. 6, n. 1, 2016.