
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

**MODELAGEM DE COMPETIÇÃO POR LUZ E ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE
PLANTAS SOB AUMENTO DE [CO₂] NA FLORESTA AMAZÔNICA**

BÁRBARA ROCHA CARDELI

**Rio Claro – SP
2021**

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

**MODELAGEM DE COMPETIÇÃO POR LUZ E ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE
PLANTAS SOB AUMENTO DE [CO₂] NA FLORESTA AMAZÔNICA**

BÁRBARA ROCHA CARDELI

Dissertação 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: David Montenegro Lapola
Coorientador: Thiago Sanna Freire da Silva

**Rio Claro – SP
2021**

C266m Cardeli, Bárbara Rocha
Modelagem de competição por luz e atributos funcionais de plantas
sob aumento de [CO₂] na Floresta Amazônica / Bárbara Rocha
Cardeli. -- Rio Claro, 2021
74 p. : il., tabs., mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: David Montenegro Lapola
Coorientador: Thiago Sanna Freire da Silva

1. Ecologia Global. 2. Ecologia Funcional. 3. Modelagem de
Ecossistemas. 4. Mudanças Climáticas. 5. Competição. 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: **COMPETIÇÃO ECOLÓGICA E ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE PLANTAS SOB AUMENTO DE [eCO₂] NA FLORESTA AMAZÔNICA**

AUTORA: BÁRBARA APARECIDA PEREIRA DA ROCHA CARDELI

ORIENTADOR: DAVID MONTENEGRO LAPOLA

COORIENTADOR: THIAGO SANNA FREIRE SILVA

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. TOMAS FERREIRA DOMINGUES (Participação Virtual)

Departamento de Biologia / USP - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto / SP



Profa. Dra. ALESSANDRA TOMASELLI FIDELIS (Participação Virtual)

Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Rio Claro, 26 de abril de 2021

Título alterado para:

MODELAGEM DE COMPETIÇÃO POR LUZ E ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE PLANTAS SOB AUMENTO DE [CO₂] NA FLORESTA AMAZÔNICA

*Este trabalho é dedicado às mais de 430 mil vítimas da Sars-COV-2,
Aos profissionais da saúde que arriscam suas vidas todos os dias para que não
haja mais vítimas,
Aos milhares de pesquisadores que perderam seus financiamentos e tiveram
que abandonar suas pesquisas e sonhos,
Àqueles que lutam constantemente e arriscam suas vidas à favor do meio
ambiente,
Às mulheres e pessoas LGBTQ+ que são sinônimos de resistência,
Não menos importante, à melhor mãe do mundo, Josefa, por toda luta, garra e
apoio;
À minha tia, Benedita, por ser sinônimo de acolhimento e cuidado;
Ao Vitor, meu grande amigo, amor e incentivador;
À Bianca, minha amiga e parceira de trabalho que fez tudo isso ser possível;*

#EleNão

AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas me ajudaram ao longo deste caminho e do desenvolvimento deste trabalho. Por isso, registro aqui o meu agradecimento mais que especial a todos vocês que tornaram tudo mais fácil e leve.

Agradeço à Deus, que com sua infinita misericórdia e amor incondicional, sempre me capacitou e têm permitido que eu realize todos os meus sonhos e objetivos. Agradeço por Ele estar sempre no comando da minha vida e dos meus planos. Obrigada pela inspiração, pelo cuidado e pela certeza de que nada, nenhum passo, jamais será em vão à aqueles que crêm em Ti.

Agradeço à minha mãe Josefa. Mulher forte, incrível, batalhadora, que sempre acreditou nos meus sonhos junto comigo, que me incentiva todos os dias a correr atrás daquilo que faz meu coração pulsar. Obrigada por toda luta e apoio para eu realizar meus sonhos, da graduação à pós graduação a sra. sempre foi minha maior inspiração e sustento. Agradeço também ao meu pai, João que dentro de suas possibilidades me auxiliou durante todo o percurso. Obrigado por serem exemplos de pais, pelo amor, carinho, compreensão e orações de sempre.

Agradeço ao meu orientador, David Lapola. Por acreditar no meu potencial, confiar no meu trabalho, entender minhas dificuldades e auxiliá-las com paciência e cuidado. Obrigada por nunca duvidar da minha capacidade de conduzir este trabalho da melhor forma que eu pude, obrigada pela convivência sempre tão leve, pela sua objetividade e olhar visionário em desenhar esse projeto comigo. Você impulsiona cada um de seus alunos ao sucesso. Sou grata hoje e sempre, David!

Agradeço à **cada um** da equipe LabTerra, por serem os maiores e melhores parceiros de trabalho. É incrível a sensibilidade e o senso de coletividade de cada “terraquexs”, o que torna tudo mais leve e gratificante. Sem dúvida, o melhor laboratório do mundo. Ao Philip

Papastefanou, colega e parceiro da Universidade Técnica de Munique (TUM), pelas boas memórias durante sua passagem no Brasil e pelas tantas vídeo-chamadas se prontificando a auxiliar sempre. Ao João Paulo Darela, por sua paciência em explicar a complexidade daquilo que trabalhamos, por se dispor sempre a ajudar e por todo cuidado. Agradeço em especial a Bianca Rius, minha amiga e parceira de trabalho. Bia, jamais cansarei de dizer o quanto devo o tanto que cresci profissionalmente e pessoalmente, durante estes dois anos, à você. Você me acompanhou e acolheu desde o primeiro dia que cheguei no laboratório, nunca soltou a minha mão e sempre esteve disposta a me ensinar com calma, paciência, cuidado e muito carinho. Você fez do meu trabalho o **nosso** trabalho e eu serei eternamente grata à ti. Obrigada por estar comigo a cada segundo dessa trajetória, por ser ouvido, ombro, abraço e conselho. Amo você!

Agradeço aos meus amigos: Abner Félix, Bruna Perdigão, Flávio Contento, Gustavo Oliveira, Júlia Ramalho, Rafaela Asevedo, Raphael Satochi e Samir Bichara, por serem minha família e meu apoio desde a faculdade. Por dividirem comigo essa jornada, por acreditarem em mim e, por me lembrarem sempre o quanto sou amada por cada um de vocês. À Bruna Soica, por em tão pouco tempo ser tão especial e querida. À Victoria Balassa, por ser a melhor *roommate*, por toda compreensão, carinho e paciência. Pelos tantos *pokes* e *hot dogs* divididos e tantas conversas que vinham como a distração necessária nos momentos difíceis. Ao Lucas Troyse, por sempre me lembrar o quanto eu era capaz, pelo reconhecimento e torcida, você é incrível!

E, em especial, agradeço às minhas meninas, Ana Laura Tomiyama e Natália Scanavachia, por serem as minhas irmãs de alma, meu apoio e incentivo constante. Não conseguiria traçar esse caminho sem a certeza que tenho vocês ao meu lado, fazendo sempre eu me reencontrar. Amo imensamente vocês.

Agradeço ao meu grande amigo, amor, confidente, incentivador, que nunca soltou a

minha mão, que esteve do meu lado em todos os melhores e piores momentos ao longo dos últimos seis anos e, que mesmo que eu passe o resto da vida agradecendo jamais será suficiente... Vitor, você é a pessoa mais incrível que eu conheço e que tenho a enorme honra de ter na minha vida, do meu lado. Você tem um coração enorme, você é sinônimo de cuidado, de apoio, de presença, de carinho. Obrigada por estar sempre comigo, por me apoiar em tudo (tudo mesmo!), por ser a minha base fortalecedora, por ser simplesmente você. Eu te amo e dedico essa jornada a você, por tudo que você fez e faz por mim, e a nós por sermos parceiros de alma! s2

Agradeço às pessoas maravilhosas que Deus colocou na minha vida, Tereza Sato e Aldo Sato. Obrigada por sempre estenderem a mão para me ajudar, por cuidarem e se preocuparem comigo como uma filha. Devo muito à vocês e peço a Deus todos os dias que os continue abençoando ricamente!

Aos professores Tomás Domingues e Alessandra Fidélis, membros da banca de defesa pela disponibilidade, conversas, leitura crítica e sugestões para melhoria deste trabalho.

Ao professor Thiago Sanna Freire pela co-orientação e pela ajuda no delineamento do projeto.

À Universidade Estadual Paulista (Unesp) e ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Biodiversidade e a todos os professores que contribuíram para os conhecimentos adquiridos nesse tempo. À Ivana T. Brandt, supervisora da Seção Técnica de Pós Graduação pela paciência e cuidado em sempre me auxiliar nas minhas tantas dúvidas ao longo desses dois anos.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo financiamento deste trabalho (Fapesp n. 2019/06486-9).

APRESENTAÇÃO GERAL

A pesquisa que compõem esta *dissertação* faz parte da Componente 3 “Modelagem do Ecossistema” do programa *AmazonFACE*¹ que visa desenvolver novas formas de modelar as florestas tropicais com o objetivo de tomar decisões mais informadas acerca da resposta que floresta pode ter frente ao CO₂ elevado e de transpor os resultados (i.e. o funcionamento dos processos ecológicos) do experimento de campo para toda a Bacia Amazônica e outras florestas tropicais.

¹ <https://amazonface.inpa.gov.br/index.php>

RESUMO

As emissões de carbono na atmosfera, desde o início da Era Industrial (1750), aumentaram 40%, de 278 ppm (partes por milhão) para 413.61 ppm em 2020 (NOAA, 2021), por conta, principalmente, das atividades humanas. Estudos mostram que a concentração de CO₂ na atmosfera determina o resultado da competição entre a vegetação. Vários modelos dinâmicos da biosfera terrestre (os chamados Modelos Dinâmicos de Vegetação Global) foram desenvolvidos para melhor compreender a resposta da vegetação às perturbações humanas, usando princípios ecofisiológicos para modelar a distribuição dos tipos funcionais das plantas. O objetivo deste estudo foi compreender como a competição ecológica relacionada às características funcionais das plantas altera a resposta das plantas tropicais da Amazônia sob mudanças nas condições ambientais, para isso será investigado (i) como a competição por luz está atualmente representada nos modelos de vegetação terrestre e (ii) como o funcionamento ecológico da Floresta Amazônica será afetado pelo aumento de CO₂ em uma versão do modelo que considera a competição pela luz, usando o modelo CAETÊ-DGVM (Carbon and Ecosystem functional Trait Evaluation model). Serão selecionados dois atributos funcionais, que estão intimamente relacionados à competição por luz para serem tomados como os novos atributos variantes do modelo: densidade da madeira e área foliar específica. A avaliação dos resultados demonstrou que a versão do CAETÊ com a competição por luz aumentou consideravelmente os níveis de NPP e biomassa na Amazônia, além de ter impactado o estabelecimento de diferentes estratégias de vida de planta em todo o bioma em relação à versão anterior. O aumento de CO₂ contribuiu para o aumento da produtividade mas assegurou os mesmos padrões de biomassa de um clima regular, levantando hipóteses acerca da influência do mesmo sob diferentes atributos funcionais além dos simulados. Os resultados deste estudo demonstram os efeitos do aumento do CO₂ e de outros fatores que agem como importantes filtros ambientais para o funcionamento e estruturação da comunidade.

Palavras chave: Ecologia Global, Ecologia Funcional, Modelagem de Ecossistemas, Mudanças Climáticas, Competição.

ABSTRACT

Carbon emissions into the atmosphere, since the beginning of the Industrial Age (1750), increased 40%, from 278 ppm (parts per million) to 413.61 ppm in 2020 (NOAA, 2021), mainly due to human activities. Studies show that the concentration of CO₂ in the atmosphere determines the result of competition between vegetation. Several dynamic models of the terrestrial biosphere (the so-called Dynamic Models of Global Vegetation) have been developed to better understand the response of vegetation to human disturbances, using ecophysiological principles to model the distribution of plant functional types. The objective of this study was to understand how the ecological competition related to the functional characteristics of the plants changes the response of tropical plants in the Amazon under changes in environmental conditions, for that purpose it will be investigated (i) how the competition for light is currently represented in terrestrial vegetation models and (ii) how the ecological functioning of the Amazon rainforest will be affected by the increase in CO₂ in a version of the model that considers competition for light, using the CAETÊ-DGVM model (Carbon and Ecosystem functional Trait Evaluation model). Two functional traits will be selected, which are closely related to the competition for light to be taken as the new variant attributes of the model: wood density and specific leaf area. The evaluation of the results demonstrated that the CAETÊ version with the competition for light increased considerably the levels of NPP and biomass in the Amazon, in addition to having impacted the establishment of different plant life strategies in the entire biome to the previous version. The increase in CO₂ contributed to the increase in productivity but ensured the same biomass patterns as in a regular climate, raising hypotheses about its influence under different functional attributes in addition to the simulated ones. The results of this study demonstrate the effects of the climate and other factors that act as important environmental filters for the functioning and structuring of the community.

Keywords: Global Ecology, Functional Ecology, Ecosystem modelling, Climate Change, Competition.

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AmazonFACE - Amazon Free-Air CO₂ Enrichment

DGVM - Modelos Dinâmicos de Vegetação Global

IPAR - Radiação Fotossinteticamente Ativa incidente

LAI - Índice de área foliar

LES - Espectro Econômico da Folha

PFT - Tipos Funcionais de Planta

PLS - Estratégias de Vida de Plantas

SES - Espectro Econômico do Caule

SLA - Área foliar específica

WD - Densidade da madeira

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	11
2. OBJETIVO GERAL	15
3. CAPÍTULO 1 - Referencial Bibliográfico	16
3.1. Apresentação do Capítulo	16
3.2. Objetivo Específico do Capítulo	16
3.3. Metodologia de Pesquisa	16
3.4. A competição por luz e sua abordagem nos Modelos Dinâmicos de Vegetação Global (DGVMs)	17
3.5. Considerações Finais do Capítulo	24
4. CAPÍTULO 2 - Implementação da Competição por Luz no modelo CAETÊ-DGVM	25
4.1. Apresentação do Capítulo	25
4.2. Objetivo Específico do Capítulo	25
4.3. Hipótese	26
4.4. <i>AmazonFACE</i> - Avaliando os Efeitos do aumento de CO ₂ na resiliência da Floresta Amazônica	26
4.5. Por quê adotar uma representação a partir de estratégias de vida de plantas?	27
4.6. Desenvolvimentos Metodológicos	29
4.6.1. O Modelo Dinâmico de Vegetação CAETÊ	29
4.6.2. Dados de Entrada (<i>inputs</i>)	31
4.6.3. Atributos funcionais variantes para modelagem da competição por luz	32
4.6.4. Alometria - Estruturação e Arquitetura	36
4.6.5. Dinâmica da representação da competição por luz através de camadas de vegetação	38
4.6.6. Trait Probability Density (TPD)	40
4.6.7. Seleção de Estratégias e Teste de Sensibilidade	42
4.6.8. Validação do Modelo CAETÊ_vLIGHT (benchmark)	43
4.6.8.1. Produtividade Primária Líquida (NPP)	43
4.6.8.2. Biomassa	44

4.6.9. Aplicação (Ensaio com CO ₂ elevado)	45
4.7. Resultados	46
4.7.1. Sensibilidade do vCAETÊ_LIGHT	46
4.7.2. Validação do Modelo (Benchmark)	48
4.7.2.1. CAETÊ_vLIGHT,.....	48
4.7.2.2. CAETÊ_vCNP	51
4.7.3. CAETÊ_vLIGHT vs. CAETÊ_vCNP - Comparação Direta	55
4.7.3.1. Fluxos e Estoques Biogeoquímicos	55
4.7.3.2. Sobrevivência relativa	59
4.7.4. Experimento com aumento da [CO ₂]	60
4.7.4.1. Fluxos e Estoques Biogeoquímicos	60
4.7.4.2. Sobrevivência Relativa	64
4.8. Discussão	65
4.8.1. As diferenças obtidas entre os dados de benchmark	65
4.8.2. As diferenças entre as versões	68
4.8.3. Aumento da [CO ₂] e seus efeitos nos fluxos e estoques	71
5. CONCLUSÕES GERAIS	74
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76
APÊNDICES	83

1. INTRODUÇÃO GERAL

As atividades antrópicas e interferências humanas estão afetando substancialmente o ambiente global de várias maneiras, com numerosos efeitos diretos e indiretos nos ecossistemas (Chapin III; Matson; Vitousek, 2011), que podem contribuir para as emissões de gases de efeito estufa, como o dióxido de carbono (CO₂).

As emissões de carbono na atmosfera, desde o início da Era Industrial (1750), aumentou 40%, de 278 ppm (partes por milhão) para 414 ppm em 2020 (NOAA, 2021), por conta, principalmente, das atividades humanas tais como industrialização em grande escala, mudanças no uso da terra e queima de combustíveis fósseis (Canadell *et al.*, 2007; Le Quéré *et al.*, 2015).

De acordo com o relatório “*State of the Climate in 2018*” da NOAA (*National Oceanic and Atmospheric Administration*) e da *American Meteorological Society*, o dióxido de carbono atmosférico global foi de 407,4 ppm em 2018. Isso representa um aumento de 2,5 ppm em relação a 2017. Algumas projeções baseadas em modelos e cenários de uso de energia, crescimento populacional, agricultura, bem como outros fatores de esfera socioeconômica mas também biológica e física, indicam que a concentração atmosférica de CO₂ ([CO₂]) continuará a subir para 500 – 1000 ppm até o ano 2100 (Cox *et al.*, 2000; IPCC, 2007). Sendo que, na última medição realizada pelo Mauna Loa Observatory da NOAA, em fevereiro de 2020 o carbono atmosférico global já alcançou a marca de 414 ppm.

Os gases de efeito estufa, como o CO₂, aquecem a Terra absorvendo energia e diminuindo a velocidade com que a energia escapa para o espaço; eles agem como um cobertor que isola o planeta. Logo, o aumento da sua concentração pode promover diversas alterações climáticas. Com isso, é provável que as mudanças climáticas, a partir do aumento da [CO₂] alterem drasticamente muitos ecossistemas ao redor do mundo. Em termos, principalmente, de produtividade, da composição das espécies que ocorrem em cada área, da

magnitude e variação de importantes funções do ecossistema (Mokany *et al.*, 2015; Wieczynski *et al.*, 2019) e do ciclo do carbono. Pode-se alterar também a adaptabilidade em condições mais quentes e secas que pode fragilizar, por exemplo, ecossistemas tropicais que necessitam de grandes volumes pluviométricos e de estabilidade térmica (Huntingford *et al.*, 2004).

Um dos efeitos mais consistentes do CO₂ atmosférico elevado nas plantas é o aumento da taxa de fixação de carbono fotossintético pelas folhas. Em uma variedade de experimentos *FACE (Free-Air Carbon Enrichment)*, sob concentrações elevadas de CO₂ de 475 a 600 ppm as taxas fotossintéticas das folhas aumentam em uma média de 40% (Ainsworth & Rogers 2007). No entanto, o crescimento sob CO₂ elevado reduz a condutância estomática da água em uma média de 22%, e isso, por sua vez, pode representar consequências para o ciclo hidrológico de ecossistemas inteiros, com os níveis de umidade e o escoamento do solo aumentando (Ainsworth & Rogers 2007; Leakey *et al.* 2009; Taub, 2010). Como a fotossíntese e o comportamento estomático são centrais no metabolismo do carbono e da água das plantas, o crescimento sob CO₂ elevado leva a uma grande variedade de efeitos secundários e complexos na fisiologia das plantas e na composição das comunidades vegetais, já que algumas espécies aproveitam mais o aumento de CO₂ do que outras (Taub, 2010).

É a partir dos processos fotossintéticos e respiratórios, inclusive, que as plantas funcionam tanto como sumidouros de carbono - isto é absorvem CO₂ da atmosfera - quanto liberadores de carbono (Chapin *et al.*, 2006; Brienen *et al.*, 2015). Os maiores estoques de carbono se concentram nas florestas, e mais precisamente nas florestas tropicais (Brienen *et al.*, 2015), estas estocam cerca de 40% de todo o carbono terrestre (Dixon *et al.*, 1994) e são responsáveis por um terço da produtividade global (Beer *et al.*, 2010). A bacia amazônica, em particular, compreende aproximadamente 50% das florestas tropicais do mundo, representando grande parte do maior reservatório de carbono terrestre (Wang *et al.*, 2010;

Zhao & Running, 2010; Chambers *et al.*, 2012). No entanto, o aumento progressivo observado na [CO₂] na atmosfera, pode alterar a dinâmica e quantidades estocadas de carbono pelos ecossistemas e a capacidade dos mesmos de serem fontes ou sumidouros de carbono (Cox *et al.*, 2000; Marengo *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2010; Zhao & Running, 2010).

O aumento da [CO₂] pode alterar também a dinâmica das interações bióticas, como a competição. A competição é um filtro essencial através do qual o sucesso ecológico e evolutivo é determinado (Kunstler *et al.*, 2016), fazendo parte de um importante processo dos ecossistemas e sendo uma das principais interações determinantes da dinâmica da vegetação e da composição das espécies (Patterson & Flint, 1990), além de ser a interação responsável por maior parte da variação no crescimento e no risco de mortalidade em espécies vegetais (Clark *et al.*, 2011). Ou seja, qualquer fator, como a [CO₂], que afeta o crescimento e mortalidade de um indivíduo, por sua vez, afeta sua capacidade de competir com vizinhos de forma intra ou interespecífica e a capacidade de adequação ao ambiente (Patterson & Flint, 1990; Bugmann, 1996; Morin, 2018).

Como a competição exerce fortes pressões seletivas, sugere-se que o efeito combinado de um ambiente abiótico alterado e de interações competitivas alteradas é capaz de moldar a aptidão dos organismos (Kleynhans *et al.*, 2016), a diversidade funcional e os mecanismos de montagem da comunidade (Boucek & Rehage, 2014), incluindo a seleção de novos traços funcionais, através das modificações na composição de plantas, com algumas espécies aumentando e outras diminuindo em dominância (Falster *et al.*, 2017). Fatores que, inclusive, podem promover a invasibilidade dos ecossistemas aumentando diretamente a disponibilidade de recursos, causando a mortalidade em massa de espécies nativas, e permitindo o estabelecimento e a propagação de espécies não-nativas mais oportunistas com características funcionais novas e/ou resistentes (Davis *et al.*, 2001; Shea & Chesson, 2002; Jiménez *et al.*, 2011; Boucek & Rehage, 2014). No ecossistema amazônico, por exemplo, cenários extremos

como o descrito como “*Amazon Dieback*” podem ocorrer, isto é, quando a vegetação original decrescer aproximadamente pela metade na região leste da Amazônia o clima mudaria a tal ponto que o resto da floresta seria substituída por uma vegetação aberta semelhante à uma savana (Johns *et al.*, 2003; Cox *et al.*, 2004; Marengo *et al.*, 2009).

Portanto, é visto que o CO₂ desempenha um papel fundamental no ciclo do carbono, na regulação do clima terrestre e faz parte essencial do processo fotossintético, o aumento deste componente atmosférico deve causar mudanças significativas nos padrões de temperatura e precipitação terrestre (IPCC, 2013; Madani *et al.*, 2018), no crescimento, fisiologia e química das plantas (Ziska, 2008), além de alterar o funcionamento e processos dos ecossistemas em escala global (Curtis & Wang, 1998; Walther *et al.*, 2002). No entanto, apesar de tais premissas, ainda pouco se sabe realmente sobre o efeito do CO₂ sobre os ecossistemas, especialmente os tropicais (Malhi *et al.*, 2009) e sobre seu efeito nas interações planta-planta à longo prazo. Isso indica que a inclusão da competição nos modelos de vegetação pode melhorar muito as previsões e os efeitos das mudanças climáticas sobre a mesma (Van Loon *et al.*, 2014).

2. OBJETIVO GERAL

O objetivo geral deste projeto é desenvolver no modelo de dinâmica de vegetação global CAETÊ (CARbon and Ecosystem functional Trait Evaluation model) a dinâmica de competição por luz, a partir da hipótese de que alterações em fatores abióticos (tal como o CO₂) podem configurar mudanças significativas na comunidade e em processos ecológicos que, em segunda instância, modificaria a composição funcional da comunidade.

CAPÍTULO 1

“Como a competição por luz está atualmente representada nos modelos de vegetação terrestre?”

3.1. APRESENTAÇÃO DO CAPÍTULO

O capítulo 1 abrange o primeiro objetivo do presente projeto de pesquisa e diz respeito à uma revisão aprofundada acerca de como a competição por luz é representada nos modelos dinâmicos de vegetação global atuais. Além disso, para fins de fundamentação teórica acerca da temática deste estudo, revisou-se também de que forma o aumento da concentração atmosférica de CO₂ afeta ecossistemas tropicais e a dinâmica competitiva da comunidade. Esta revisão teve como objetivo fornecer dados e informações que possam vir ser utilizadas para compor a implementação da competição por luz no CAETÊ - DGVM, de modo que foi feito o levantamento bibliográfico acerca da representação da competição por luz em **12 modelos dinâmicos de vegetação** diferentes.

3.2. OBJETIVO ESPECÍFICO DO CAPÍTULO

Revisão de literatura e uma análise exploratória nos modelos dinâmicos de vegetação global (DGVM) atuais, a fim de se investigar de que formas os mesmos abordam a competição por luz considerando as diferentes abordagens que os mesmos apresentam (i. e. *trait-based, individual-based, plant functional types* etc.).

3.3. METODOLOGIA DE PESQUISA

A revisão de literatura foi efetuada através de levantamento bibliográfico para que, com base em dados científicos, seja possível investigar de que forma a competição por luz é

representada nos modelos dinâmicos de vegetação global (DGVMs) atuais.

Foram utilizadas as bases de dados virtuais SciELO, Springer, Wiley Online Library, JSTOR, Web Science e Google Acadêmico para as buscas de periódicos, principalmente. As palavras-chave utilizadas nas buscas dos artigos científicos foram: *DGVM*, *dynamic vegetation models* e *light competition*.

Num primeiro momento foi realizada uma busca de artigos que tinham relação com o assunto a ser descrito. Posteriormente, foi feita uma leitura crítica e as informações consideradas mais importantes para o trabalho foram selecionadas e reunidas para compor este primeiro capítulo.

3.4. A COMPETIÇÃO POR LUZ E SUA ABORDAGEM NOS MODELOS DINÂMICOS DE VEGETAÇÃO GLOBAL (DGVMs)

A competição ecológica pode ser definida como uma interação negativa entre duas espécies que dependem do mesmo recurso limitante para sobreviver, crescer e reproduzir-se. Além de ser a interação-chave para a montagem de comunidades e a distribuição das espécies, podendo ditar também como se dará a variabilidade e a composição de atributos funcionais entre os organismos dentro da comunidade (Ricklefs, 2014).

Numa comunidade vegetal, a competição pode ocorrer por recursos como: luz, água e nutrientes do solo como o fósforo e nitrogênio. A luz, por exemplo, é um recurso determinante para que processos importantes para a planta, como a fotossíntese, possam ocorrer e, também, para definição de melhores estratégias de captura da luz. Além disso, a competição por luz se caracteriza como uma “*competição assimétrica*”, isto grosseiramente significa que, indivíduos maiores têm uma vantagem desproporcional sobre indivíduos menores, levando a um decréscimo do crescimento destes últimos (Weiner, 1990; Stoll & Weiner, 2000; Berger *et al.*, 2007) e uma alteração significativa na estrutura da comunidade.

O que está intimamente relacionado, também, com o padrão de crescimento alométrico dos indivíduos e, como a alometria das plantas dita a dinâmica de interação na população ou comunidade (Weiner & Thomas, 1992).

A competição é um processo fundamental nas comunidades vegetais (Berger *et al.*, 2007), principalmente no que diz respeito à dinâmica desta comunidade. Esta interação altera a forma, o crescimento, a sobrevivência e a reprodução das plantas (Weiner; Thomas, 1992), além de afetar fortemente as respostas da vegetação às mudanças climáticas (van Loon *et al.*, 2014). Os modelos globais de dinâmica de vegetação têm abordado a competição de diferentes formas e a partir de diferentes recursos (Tabela 1.), para que cada vez mais as análises possam caminhar junto às dinâmicas que ocorrem num ambiente natural e para que se compreenda como se dão às diferentes esferas de funcionamento, estratégias e resiliência da vegetação frente a um cenário competitivo.

Em modelos como o **TRIFFID** (*Top-Down Representation of Interactive Foliage and Flora Including Dynamics*; Cox, 2001), o **CTEM** (*Canadian Terrestrial Ecosystem Model*; Arora & Boer, 2006) e o **JULES** (*Joint UK Land Environment Simulator*; Best *et al.*, 2011; Clark *et al.*, 2011), por exemplo, a abordagem da competição se dá por meio de equações generalizadas de competição-colonização. Tais equações de Lotka-Volterra, determinam a competição por meio do acesso à luz e das taxas de colonização e mortalidade dos PFTs nas células de grade, que são definidas de acordo com seus atributos básicos dependentes do clima: produtividade primária líquida (NPP) e o índice de área foliar (LAI), considerando os tipos funcionais lenhosos e gramíneas e as relações de dominância. Partindo do pressuposto que a taxa de colonização se dá através da dominância de biomassa, considerar atributos que terão resposta positiva dado um clima mais favorável e com maior acesso à luz (e o inverso para um clima desfavorável) tem se mostrado coerente, não somente para uma abordagem da interação competitiva mas também para o comportamento sucessional das PFTs que

demonstram a dinâmica da comunidade.

Em modelos como o **LPJ** (*Lund-Postdam-Jena*; Smith *et al.*, 2001; Stiche *et al.*, 2003) e suas variações, o **ORCHIDEE** (*Organising Carbon and Hydrology In Dynamic Ecosystems*; Krinner *et al.*, 2005; Druel *et al.*, 2019) e o **JSBACH** (um componente do MIP-ESM [*Max Planck Institut - Earth System Model*]; Raddatz *et al.*, 2007; Brovkin *et al.*, 2013; Reick *et al.*, 2013; Schneck *et al.*, 2013) a abordagem da competição por luz considera também a produtividade e as taxas de mortalidade (dependendo dos limiares relacionados ao clima) para a ocupação da célula de grade.

O **LPJ** possui uma abordagem “*big-leaf*” não individual, onde um indivíduo médio ou PFT é simulado sem estrutura de idade ou altura em trechos de aproximadamente 50 x 50 km (extensão de uma célula de grade de 0,5° x 0,5°). Com isso, dois PFTs são vistos como duas folhas grandes (“*big-leafs*”) ocupando uma fração desta área, por exemplo, e conseqüentemente competindo entre si (Smith *et al.*, 2001; Sakschewski *et al.*, 2016). Partindo do pressuposto que recursos como a luz e a água são disponíveis na área total da célula de grade e distribuídos entre as PFTs de acordo com o espaço que ocupam, a quantidade de espaço, da célula de grade, ocupada por um PFT não somente diz respeito ao seu desempenho à nível de produtividade, mas também o seu desempenho competitivo em detrimento a estes recursos: água e luz.

No **ORCHIDEE** e **JSBACH**, a competição dentro de cada camada de vegetação (herbáceas, arbustos ou árvores) é calculada com base na produtividade primária líquida (NPP), maior NPP significa uma maior vantagem competitiva (Groner *et al.*, 2018). Quando a cobertura vegetal é fechada (*cobertura projetada pela folhagem*, da sigla em inglês *FPC*, se aproxima de 100%) a mesma redução da cobertura espacial (através do aumento da mortalidade) e do acesso à luz é aplicada a todos os PFTs dentro de uma camada de vegetação. Como consequência, os PFTs mais produtivos, que crescem mais rápido do que

outros, preenchem a maior parte do espaço recém-disponível e gradualmente superam os demais (Druel *et al.*, 2019).

Entretanto, vale ressaltar que, num cenário de competição por luz direta, situações em que a cobertura projetada pela folhagem se aproxima de 100% presume-se que as árvores recebem mais luz e super compõem gramíneas e herbáceas. A fração de grama e de herbáceas de uma célula da grade é então reduzida, ainda que apresente crescimento mais rápido que os demais (arbustos e árvores).

Os modelos **IAP-DGVM** (*Institute of Atmospheric Physics*; Zeng *et al.*, 2014) e **CLM-DGVM** (*Community Lands Models*; Levis *et al.*, 2004; Song *et al.*, 2013), possuem a abordagem de competição por luz semelhante aos modelos LPJ, ORCHIDEE e JSBACH. Nestes modelos, aplica-se uma hierarquia de árvore-arbusto-grama para a competição por luz para representar a vantagem de vegetação mais alta na captura de radiação solar. Logo, a competição por luz ocorre se o total FCs (cobertura fracionária) de categorias de vegetação específicas (PFTs) excedem as limiares.

Portanto, se a cobertura total da árvore em uma célula da grade, FC_{tree} , for maior que um limiar (95% no modelo), o excesso é removido dos PFTs de árvores existentes proporcionalmente aos FCs através da diminuição das densidades populacionais (Sitch *et al.*, 2003) e de formulações da “mortalidade devido à competição por luz”.

Como dito anteriormente, o CAETÊ segue a abordagem *trait-based* vista em modelos como o **Jena Diversity** (da sigla JeDi; Pavlick *et al.*, 2013). No JeDi, as estratégias funcionais de plantas competem diretamente por recursos como a luz e, sua abordagem é baseada na hipótese da "razão de biomassa" (Grime, 1998), que postula que os efeitos imediatos das características funcionais de uma espécie são estritamente proporcionais à contribuição relativa dessa espécie para a biomassa total da comunidade. Com isso, o desenvolvimento de cada estratégia de crescimento é simulado de forma completamente independente das outras,

como se fossem plantas envasadas cultivadas em estufas, calculando-se os fluxos e as propriedades do ecossistema em todas as estratégias de crescimento sobreviventes e ponderando a contribuição de cada estratégia pela biomassa atual em relação à biomassa total de todas as estratégias dentro dessa célula da grade.

Considerando que o fator a ser considerado nesta abordagem é apenas a biomassa relativa de cada estratégia, excluindo, por exemplo, a altura da planta e/ou perturbações que possam agir de forma diferente em cada estratégia, num cenário competitivo pressupõe implicitamente que estratégias maiores vencerão estratégias menores. Portanto, como uma estratégia cresceu mais que seus concorrentes (apresentando maior biomassa) ela teria acesso preferencial à luz, reduzindo assim a quantidade de luz disponível para as outras estratégias. Isso provavelmente reduziria o número de estratégias sobreviventes e poderia até mesmo alterar a identidade da estratégia mais abundante (Franklin *et al.*, 2012).

Modelos como o de “Simulação Florestal baseada em atributos”, da sigla em inglês *TFS* (*Trait-based Forest Simulator*; Fyllas *et al.*, 2014), é um modelo florestal individual, ou seja, simula fluxos de água e carbono para cada árvore em um estande. Sua abordagem das interações entre os indivíduos, é baseada num mosaico de dossel e na *teoria da plasticidade perfeita* (Purves, *et al.* 2007), isto é, cada árvore pode posicionar sua área de copa em qualquer lugar do plano horizontal, alterando sua forma de copa ou mesmo partindo sua copa em fragmentos descontínuos.

A competição pela luz no modelo TFS é baseada, então, neste mosaico de dossel. O modelo caracteriza as árvores de dossel e sub-dossel assumindo que toda a folhagem de uma árvore é encontrada no topo de seu caule. Logo, a altura do dossel é estimada para cada povoamento florestal, definindo árvores de dossel e sub-dossel. Somando a área da copa de todas as árvores no estande, a altura do dossel é estimada como a altura da última árvore que entra na soma antes que a área cumulativa da copa seja igual à área da parcela do estande. Ou

seja, a plasticidade perfeita implica que toda a área de copa acima de uma altura crítica receba luz solar total e que todas as outras áreas de copa estejam no sub-bosque. A altura precisa satisfazer a condição lógica de que a área total da coroa exposta ao sol é menor ou igual à área do solo. Assim, depende de maneira simples da geometria da altura e copa das árvores no estande.

No modelo **BIOME3** (Hexaltine; Prentice, 1996), a competição por luz não é mecanicisticamente simulada. Logo, a competição entre os PFTs é modelada usando a NPP ótima de cada PFT como um índice de competitividade, com regras adicionais para aproximar o equilíbrio dinâmico entre distúrbio natural e sucessão dirigido pela competição por luz. Usando um modelo acoplado de fluxo de carbono e água (Haxeltine *et al.* 1996) e um algoritmo de otimização, o BIOME3 calcula o índice máximo sustentável de área foliar (LAI) e a produção primária líquida (NPP) para cada PFT.

Já o modelo **aDGVM2** (*adaptive Dynamic Global Vegetation Model, version 2*; Scheiter *et al.*, 2013; Langan *et al.*, 2017; Gaillard *et al.*, 2018) que é um modelo individual, ou seja, mantém controle de variáveis de estado como biomassa, altura e LAI (*Leaf Area Index*). A competição por luz é modelada de maneira espacialmente explícita; assume-se que as plantas estão dispostas em uma grade retangular equidistante. O tamanho de uma célula de grade depende da área da plotagem e do número de indivíduos que simulamos. A aquisição da luz de cada planta/indivíduo é afetada pela altura dos vizinhos, índice de área foliar (LAI) e área de copa. Funções que descrevem a disponibilidade e extinção da luz em função do LAI e da área foliar específica, são utilizadas para modelar a competição por luz no aDGVM2.

Tabela 1. Modelos dinâmicos de vegetação global que tiveram suas abordagens acerca da competição por luz revisados.

MODELO	REPRESENTAÇÃO COMPETIÇÃO	ABORDAGEM	AUTORES
TRIFFID (<i>Top-Down Representation of Interactive Foliage and Flora Including Dynamics</i>)	Equações generalizadas de competição-colonização (Lotka-Volterra)	<i>Plant Functional Types (PFT)</i>	Cox, 2001
CTEM (<i>Canadian Terrestrial Ecosystem Model</i>)	Equações generalizadas de competição-colonização (Lotka-Volterra)	<i>Plant Functional Types (PFT)</i>	Arora; Boer, 2006
JULES (Joint UK Land Environment Simulator)	Equações generalizadas de competição-colonização (Lotka-Volterra)	<i>Plant Functional Types (PFT)</i>	Clark <i>et al.</i> , 2011
LPJ (Lund-Postdam Jena)	“ <i>Big-Leaf</i> ” - dois PFTs (tipos funcionais de plantas) são vistos como duas folhas grandes (“big-leafs”) ocupando uma fração da área da célula de grade (FC), por exemplo, e conseqüentemente competindo entre si	<i>Plant Functional Types (PFT)</i>	Smith <i>et al.</i> , 2001 Stich <i>et al.</i> , 2003
ORCHIDEE (<i>Organising Carbon and Hydrology In Dynamic Ecosystems</i>)	Baseado na produtividade primária líquida (NPP), maior NPP significa uma maior vantagem competitiva.	<i>Plant Functional Types (PFT)</i>	Krinner <i>et al.</i> , 2005; Druel <i>et al.</i> , 2019
JSBACH (componente do MIP-ESM [<i>Max Planck Institut - Earth System Model</i>])	Baseado na produtividade primária líquida (NPP), maior NPP significa uma maior vantagem competitiva.	<i>Plant Functional Types (PFT)</i>	Brovkin <i>et al.</i> , 2013; Raddatz <i>et al.</i> , 2007; Reick <i>et al.</i> , 2013; Schneck <i>et al.</i> , 2013
IAP - DGVM (<i>Institute of Atmospheric Physics</i>)	Baseado na cobertura fracionária (FC) de uma célula de grade. Os PFTs competem quando suas ocupações excedem os limiares da célula de grade.	<i>Plant Functional Types (PFT)</i>	Zeng <i>et al.</i> , 2014

CLM-DGVM (<i>Community Lands Models</i>)	Baseado na cobertura fracionária (<i>FC</i>) de uma célula de grade. Os PFTs competem quando suas ocupações excedem os limiares da célula de grade.	<i>Plant Functional Types</i> (PFT)	Levis <i>et al.</i> , 2004; Song <i>et al.</i> , 2013
JeDi (Jena Diversity)	Considera-se somente a biomassa, portanto, num cenário competitivo pressupõe implicitamente que estratégias maiores (com maiores taxas de biomassa) vencerão estratégias menores.	Baseado em atributos funcionais (<i>trait-based</i>)	Pavlick <i>et al.</i> , 2013
TFS v.1 (Trait-based Forest Simulator)	A competição pela luz no modelo TFS é baseada em um mosaico de dossel e na teoria da plasticidade perfeita (Purves, <i>et al.</i> 2004)	Baseado em atributos funcionais (<i>trait-based</i>)	Fyllas <i>et al.</i> , 2014
BIOME 3	A competição entre os PFTs é simulada usando a NPP ótima de cada PFT como um índice de competitividade	<i>Plant Functional Types</i> (PFT)	Hexaltine; Prentice, 1996
aDGVM 2 (adaptive Dynamic Global Vegetation Model, version 2)	A competição de luz é simulada considerando os impactos das plantas vizinhas na luz disponível para uma planta-alvo.	Baseado em atributos funcionais (<i>trait-based</i>)	Scheiter <i>et al.</i> , 2013; Langan <i>et al.</i> , 2017; Gaillard <i>et al.</i> , 2018;

3.4. CONSIDERAÇÕES DO CAPÍTULO

Com esta revisão bibliográfica foi possível identificar as diferentes metodologias para representar a dinâmica competitiva nos diferentes DGVMs. Desta forma, foi possível traçar, a partir deste arcabouço teórico, a metodologia de representação da competição no modelo CAETÊ. Com exceção dos modelos JULES, CTEM e TRIFFID, a representação da competição não necessita necessariamente da utilização de equações como Lotka-Volterra e, toma os resultados da competição na interferência da mesma nos processos (mediados pelos atributos funcionais) e nos seus vizinhos.

CAPÍTULO 2

“Como o funcionamento e a representação dos processos biogeoquímicos da floresta amazônica serão afetados pelo aumento de CO₂ em uma versão do modelo CAETÊ que considera a competição pela luz?”

4.1. APRESENTAÇÃO DO CAPÍTULO

O capítulo 2 abrange o segundo objetivo desta pesquisa e diz respeito à implementação da dinâmica competitiva pela luz no modelo CAETÊ, anteriormente ausente. A implementação da competição por luz contou com uma adequação dos atributos funcionais variantes a serem modelados neste cenário de competição (*seção 5.7.3.*), além de outras implementações e desenvolvimentos previamente necessários (Fig. A1), tais como: implementação da alometria (*seção 5.7.5.*) e dinâmica de competição por luz (*seção 5.7.6.*).

O desenvolvimento do módulo de competição no modelo CAETÊ-DGVM contou com a importante colaboração de Bianca Fazio Rius, João Paulo Darela Filho, Caio Fascina e David Montenegro Lapola. Todas as equações utilizadas neste trabalho estão disponíveis e descritas na Tabela A1.

4.2. OBJETIVO ESPECÍFICO DO CAPÍTULO

Implementar um módulo de competição por luz no modelo CAETÊ a fim de compreender de que forma o funcionamento e a representação dos processos biogeoquímicos da floresta amazônica serão afetados pelo aumento da [CO₂] em uma versão modelo que considera tal dinâmica competitiva.

4.3. HIPÓTESE LEVANTADA ACERCA DO OBJETIVO ESPECÍFICO DO CAPÍTULO

Levantamos como hipótese que haverá uma mudança nos fluxos e estoques de carbono na comunidade quando comparado à versão anterior do modelo CAETÊ que não considera e/ou representa a competição por luz. Espera-se que a restrição de luz para algumas estratégias de vida de planta (denominada de PLS - definido abaixo) possa incorrer na diminuição da sobrevivência, além de configurar, juntamente do CO₂, mudanças na produtividade primária líquida (NPP), no padrão de biomassa da comunidade inferindo sobre a estrutura da comunidade (Levis *et al.*, 2004; Longo *et al.*, 2018; Mori; Furukawa; Sasaki, 2012).

4.4. AMAZON-FACE - AVALIANDO OS EFEITOS DO AUMENTO DE CO₂ NA RESILIÊNCIA DA FLORESTA AMAZÔNICA

Com o propósito de diminuir as incertezas relacionadas às consequências do aumento [CO₂] na atmosfera e nas florestas tropicais, vem sendo desenvolvido um estudo do tipo FACE (*Free Air CO₂ Enrichment*) em uma floresta madura da bacia Amazônica, Brasil, chamado de AmazonFACE (*Avaliando os efeitos do aumento de CO₂ na resiliência da floresta amazônica*; Lapola & Norby, 2014).

O projeto AmazonFACE possui 5 principais componentes, que vão desde: avaliar os processos ecológicos acima (*task 1*) e abaixo do solo (*task 2*), modelagem ecossistêmica (*task 3*), utilizar tecnologias de engenharia e meteorologia que abarcam a tecnologia FACE (*task 4*) e avaliação de impactos sócio-políticos e econômicos (*task 5*). O presente trabalho concentra-se na *task 3*, uma vez que se utiliza da modelagem para ensaios de processos ecológicos e avaliações de diversidade e composições funcionais com aumento da [CO₂] em climas futuros.

O experimento *in situ* do AmazonFACE está sendo desenvolvido na Amazônia Central

na Estação Experimental de Silvicultura Tropical – EEST, localizada a aproximadamente 70km ao norte de Manaus. A vegetação localiza-se em um platô e caracteriza-se por ser de crescimento antigo, com copa fechada e terra firme (não alagável). O experimento contará, ao final de sua completa implementação, com 8 parcelas de 30 metros de diâmetro, das quais 4 serão enriquecidas com CO₂ a uma concentração de + 200 ppmv do que a concentração ambiente atual (~400 ppmv). As outras 4 parcelas serão usadas como condição controle.

Na fase pré-experimental foram estabelecidos um conjunto de dados observacionais sobre os processos ocorrendo acima e abaixo do solo (e.g. características estruturais, produtividade primária líquida, composição de espécies). Além disso, o sítio de pesquisa já tem uma longa história de observações (e.g. inventários florestais). Dados que são utilizados no modelo CAETÊ para parametrização e correto desenvolvimento do mesmo.

4.5. POR QUÊ ADOPTAR UMA REPRESENTAÇÃO A PARTIR DE ESTRATÉGIAS DE VIDA DE PLANTAS? (*Plant Life Strategies, PLS*)

Apesar da influência das características morfológicas das plantas nas propriedades e funções dos ecossistemas, seu papel nos modelos globais de processos ecossistêmicos é frequentemente negligenciado ou não capturado adequadamente (Reichstein *et al.*, 2014). Muitos modelos globais usam categorias de tipo funcional de planta generalizada (*Plant Functional Types, PFT*) para explicar as diferenças na função do ecossistema (Madani *et al.*, 2014). PFT são estratégias de crescimento pré-definidas, para as quais são utilizados parâmetros invariantes (no tempo e espaço) para representar os processos fisiológicos e ecológicos (Scheiter; Langan; Higgins, 2013), tais como fenologia (por exemplo: perenifólias, decíduas) e forma de vida (por exemplo: árvores, arbustos e herbáceas; Verheijen *et al.*, 2015). Embora esses “tipos funcionais” sejam distinguíveis usando características físicas da planta (Van Bodegon *et al.*, 2014), uma grande variabilidade na função do ecossistema nas

classes individuais de PFT sugere que essas categorias amplas são insuficientes na modelagem dos processos do ecossistema, como por exemplo, a produtividade (Madani *et al.*, 2014; Madani *et al.*, 2017a).

Por serem fixos, os tipos funcionais de plantas não abrangem a variabilidade existente no número de atributos funcionais para cada indivíduo/organismo, além de agrupar todos os indivíduos com as mesmas características morfológicas, fisiológicas, demográficas, reprodutivas e bioquímicas como um só. Isso faz com que cada PFT tenha respostas semelhantes às mudanças ambientais e climáticas, além de também apresentarem funções ecossistêmicas semelhantes (Yang *et al.*, 2015). Em um modelo global de dinâmica de vegetação, os DGVMs, estes agrupamentos podem reduzir o nível de complexidade e também a acurácia das análises, isto porque há uma variação maior **dentro** dos PFTs do que **entre** os PFTs (Yang *et al.*, 2015; Pappas *et al.*, 2016)

Em contraste aos tipos funcionais de plantas, uma nova abordagem surge como alternativa para abranger a extensa variação dos atributos funcionais das plantas nos DGVMs. Para isso surge também uma nova geração de modelos globais de dinâmica de vegetação, os modelos *trait-based* (Pavlick *et al.*, 2013; Fyllas *et al.*, 2014). Os modelos *trait-based* partem de uma abordagem de “*functional traits*”, isto é, de atributos funcionais. Atributo funcional de uma planta é definido como uma característica morfológica, fenológica ou fisiológica de um organismo que afeta sua habilidade em adquirir e alocar recursos para seu crescimento, manutenção e reprodução, e que em última instância afeta seu *fitness* (Violle *et al.*, 2007; Webb *et al.*, 2010; Reu *et al.*, 2011; Nock; Vogt; Beisner, 2016). Desta forma, a partir da abordagem *trait-based* os modelos, como o CAETÊ-DGVM, invés de formar um agrupamento de tipos funcionais (PFTs), formam um agrupamento denominado de “estratégias de vida das plantas” (*Plant Life Strategies, PLS*), definida como uma combinação única de valores para cada atributo variante que abrange e representa a variabilidade dos

atributos funcionais dos organismos, bem como a estreita associação existente entre atributos funcionais das plantas e o seu crescimento, dispersão, interação competitiva, entre outros.

Representar as espécies de plantas através de um conjunto de atributos funcionais, respeitando suas variabilidades, em detrimento a um conjunto de PFTs fixos, fornece a possibilidade de se analisar mais detalhadamente as funções do ecossistema (Lavorel & Garnier, 2002), bem como sua resposta à diferentes distúrbios, uma vez que qualquer perturbação e/ou mudança no ecossistema irá afetar diretamente o *pool* de atributos funcionais de cada organismo (Yang *et al.*, 2015). Além de fornecer respostas mais consistentes acerca das mudanças ocorridas na comunidade e dos efeitos desses atributos na diversidade.

4.6. DESENVOLVIMENTOS METODOLÓGICOS

4.6.1. O MODELO DINÂMICO GLOBAL DE VEGETAÇÃO CAETÊ

O modelo CAETÊ (Carbon and Ecosystem functional Trait Evaluation model) é um modelo dinâmico de vegetação global (DGVM) que baseia-se na formulação-base do modelo de vegetação potencial denominado de *CPTEC - Potential Vegetation Model 2* (CPTEC-PVM2; Lapola; Oyama; Nobre, 2009a), que vem sendo desenvolvido no Laboratório de Ciências do Sistema Terrestre (Lab-Terra) localizado na Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). O CPTEC-PVM2 é um modelo estacionário de interação clima-vegetação e foi desenvolvido com o intuito de analisar os efeitos das mudanças climáticas na distribuição de biomas em uma escala global.

A premissa fundamental do CAETÊ é que, diferentemente da maioria dos DGVMs atuais, o seu foco central não se baseia na representação da vegetação a partir de tipos funcionais de plantas (PFT, da sigla para ‘*Plant Functional Types*’), mas sim em atributos funcionais variantes das plantas. Logo, os valores de parâmetros e atributos que descrevem o comportamento ecofisiológico das plantas e sua relação com o ambiente, que usualmente

eram pré-definidos e fixos no espaço-tempo e na lógica da construção da modelagem, são atribuídos no CAETÊ de forma aleatória, através de algoritmos, gerados pelo próprio modelo, tendo como condição de contorno principal um intervalo (*range*) de valores para cada parâmetro/atributo obtidos na literatura ou a partir de estudos observacionais. Logo, os parâmetros anteriormente fixos (em DGVMs com abordagem de PFTs) tornam-se, então, variantes, e representam a diversidade dos atributos funcionais das plantas. Tais parâmetros controlam, por exemplo, a dinâmica competitiva da vegetação, a alocação de carbono e recursos, entre outros.

Desta maneira, cada indivíduo passa a ser representado por uma combinação única de valores para cada atributo funcional, originando assim diferentes “*estratégias de vida de planta*” (PLS, da sigla para ‘*Plant Life Strategies*’). As diferentes estratégias de planta são simuladas simultaneamente usando as mesmas parametrizações ecofisiológicas e as mesmas forçantes climáticas, de modo que apenas a combinação de valores dos atributos funcionais varia de uma estratégia para outra (Fig. 2).

Segundo Pavlick *et al.* (2013), a hipótese principal que fundamenta uma abordagem de modelagem *trait-based* é a de que, dado um número de estratégias de planta amostradas num espaço multidimensional formado pelas combinações aleatórias do *range* de valores selecionados para cada atributo funcional, é possível obter padrões biogeoquímicos e de diversidade funcional semelhantes e compatíveis com os padrões observados na natureza.

Salienta-se, no entanto que, inicialmente, todas as combinações dos atributos funcionais são igualmente prováveis de ocupar cada célula de grade considerada, entretanto, a captura diferencial de carbono, luz, água e nutrientes determinada pela combinação dos atributos funcionais permite a ocorrência de abundâncias diferenciadas entre as PLS. Assim sendo, uma mudança nas condições ambientais pode levar à mudanças na ocorrência dos atributos funcionais e por fim modificar a composição da comunidade simulada.

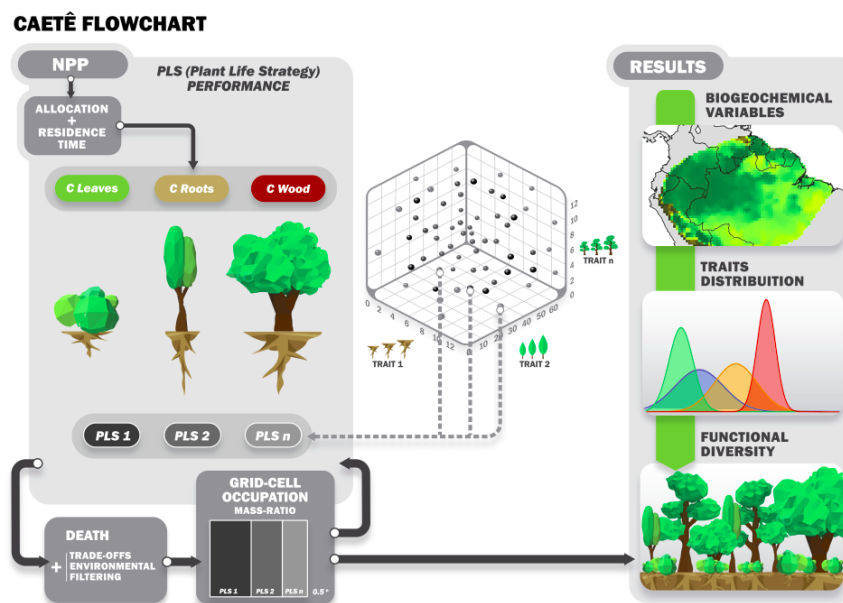


Figura 2. Figura ilustrativa dos princípios gerais que norteiam o modelo CAETÊ. PLS são estratégias de vida de planta (da sigla em inglês para ‘Plant Life Strategy’). Retirado de: Rius *et al.*, 2020 (*in prep.*)

4.6.2. DADOS DE ENTRADA (INPUTS)

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. Neste estudo os foram utilizadas variáveis de entrada que dizem respeito à dados climáticos, como: temperatura do ar à superfície (T), precipitação (Pr), radiação fotossinteticamente ativa (PAR), umidade relativa (Hr) e concentração atmosférica de dióxido de carbono - CO₂ (Ca) (Tabela 2).

Tais dados de precipitação, umidade relativa, temperatura e radiação foram obtidos a partir de médias mensais de longo prazo, obtidas no período de 1979 à 2016, e disponibilizados pela plataforma ISI-MIP2 (Inter-Sectoral Impact Model Intercomparison Project 2). Sob coordenação do *Postdam Institute for Climate Impact Research* (PPIK, [2013]), esta plataforma obtém seus dados através de uma base de dados denominada WATCH (Water and Global Change; Harding *et al.*, 2011) a qual utiliza-se de estações

meteorológicas situadas em várias partes do mundo.

Com exceção da concentração atmosférica de CO₂ os demais dados de entrada permaneceram fixos nas rodagens do modelo. A concentração de CO₂ foi obtida na plataforma NOAA (*National Oceanic and Atmospheric Administration*). A aplicação de CO₂, isto é, a simulação do aumento da [CO₂] em 200ppvm (total de 600ppvm) será feita no momento da estabilização das estratégias de vida.

A linguagem de programação utilizada pelo CAETÊ é a Fortran 90, mesma utilizada pelo CPTEC-PVM2, e a Python 3. A resolução da célula de grade é de 0,5 x 0,5°. As rodadas seguiram o mesmo período de tempo dos dados climatológicos. Os outputs do modelo CAETÊ são diários, por isso, para as análises de resultados subsequentes foi feita uma média anual de todos os anos.

Tabela 2. *Inputs e outputs a serem trabalhados na implementação do módulo de competição no modelo CAETÊ.*

INPUT	OUTPUT
IPAR (Radiação Fotossinteticamente Ativa)	Produtividade Primária Líquida (NPP)
Temperatura da superfície	Biomassa
Precipitação	Taxa Fotossintética
[CO ₂] atmosférico	Diversidade Funcional

4.6.3. ATRIBUTOS FUNCIONAIS VARIANTES PARA MODELAGEM DA COMPETIÇÃO POR LUZ

O CAETÊ é um modelo global, portanto, suas análises de modelagem podem ser feitas com todos os ecossistemas terrestres. Entretanto, o presente trabalho focou seu desenvolvimento e análises nas florestas tropicais, sobretudo na região do bioma Amazônia (Fig. 3).

A posição de uma espécie em uma hierarquia de habilidade competitiva pode estar

relacionada aos valores de suas características funcionais devido a ligação entre as características e a capacidade de adquirir recursos limitantes (Westoby *et al.*, 2002). Portanto, foram considerados 2 parâmetros como variantes. Tais parâmetros possuem intrínseca relação com a competição ecológica pela luz e buscam representar 2 atributos funcionais: **densidade da madeira** (*WD - Wood Density*) e **área foliar específica** (*SLA - Specific Leaf Area*).

A escolha destes atributos como variantes advém do fato que são atributos com influências centrais na performance competitiva, variam naturalmente de acordo com a força que a competição exerce na comunidade, dentro de uma dinâmica populacional, e possuem *trade-offs* fundamentais para a compreensão da dinâmica competitiva (Tabela 3.). O intervalo de valores escolhido para amostrar estes atributos no CAETÊ foram baseados na literatura (Tabela A3.) e seguiram uma amostragem aleatória uniforme, formando um conjunto de todas as combinações a partir dos valores amostrados. A utilização da amostragem uniforme, ao invés de uma amostragem que seguisse uma distribuição normal ou a distribuição conforme observações na natureza foi escolhida pela limitação de dados observados disponíveis e principalmente para que os resultados do modelo não fossem enviesados por essas distribuições, o que possibilita a verificação de combinações não-análogas, importantes para avaliar as consequências de condições climáticas, por exemplo.

A densidade da madeira e a área foliar específica possuem *trade-offs* amplamente conhecidos e denominados de “*Stem Economic Spectrum*” (SES, em tradução, ‘Espectro Econômico do Caule’; Chave *et al.*, 2009; Baraloto *et al.*, 2010; Reich, 2014; Sakschewski *et al.*, 2015) e “*Leaf Economic Spectrum*” (LES, em tradução, ‘Espectro Econômico Foliar’; Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004; Sakschewski *et al.*, 2015), respectivamente. O SES postula que que uma alta densidade da madeira estaria associada a um potencial “mais lento” de mover a água, mas com propriedades mecânicas mais fortes e maior proteção contra o estresse causado pela seca (Fig. 4; Reich, 2014). Logo, alguns estudos mostram que, em

árvores de floresta tropical úmida e seca, o investimento em uma alta densidade da madeira incorre em uma menor condutância hidráulica (Santiago *et al.*, 2004; Baraloto *et al.*, 2010; Markesteijn *et al.*, 2011), que pode levar à uma menor área foliar (Baraloto *et al.*, 2010) e um crescimento mais lento (Fig. 5a; Chave *et al.*, 2009). No entanto, uma baixa densidade pode significar maiores taxas de mortalidade dos indivíduos (Fig. 5b; Chave *et al.*, 2009; Sakschewski *et al.*, 2015). Enquanto o LES explica a relação contrastante entre folhas de vida curta, com altos índices de SLA e com retornos rápidos em investimentos em carbono e nutrientes *versus* folhas de vida longa, com baixos índices de SLA e com retornos lentos em investimentos (Wright *et al.*, 2004; Baraloto *et al.*, 2010). Logo, folhas finas e/ou macias (isto é, com um alto SLA) geralmente requerem pouco investimento em carbono por unidade de área foliar e são fisicamente mais ativas (possuem um retorno rápido). Por outro lado, as folhas com baixos níveis de SLA têm índices de longevidade mais altos, porque investem mais carbono por unidade de área foliar em estruturas de defesa, tornando-as mais duráveis contra o estresse físico e a herbivoria (Sakschewski *et al.*, 2014).

Estes diferentes *trade-offs* descritos para a densidade da madeira e a área específica foliar também possuem relação com o efeito competitivo de cada estratégia. Estudos como o de Kunstler *et al.* (2016) mostram que uma baixa densidade de madeira foi correlacionada com uma baixa capacidade de tolerar os efeitos da competição e um baixo efeito competitivo sobre os indivíduos vizinhos. O mesmo ocorreu para o SLA, onde menores índices de área específica foliar foram relacionados com um maior efeito competitivo. Isto tem relação com as observações que descrevem o LES, onde um SLA baixo está relacionado à uma maior longevidade das folhas que leva à um acúmulo maior de folhas no dossel. Espécies que possuem estratégia que proporcionam maior efeito competitivo, suprimem mais fortemente o crescimento dos seus vizinhos.

Logo, devido os *trade-offs* não existem “super espécies” que sejam competitivamente

superiores em todos os ambientes e situações, em vez disso, existem trocas entre características que são benéficas em algumas situações e/ou ambientes, mas que reduzem a capacidade competitiva em outras situações (Lambers; Chapin III; Pons, 2008). Enfatizamos, portanto, que a utilização de *trade-offs* é fundamental, pois além de conseguir capturar o impacto das variáveis ambientais nos atributos funcionais impede que o modelo gere combinações de parâmetros biologicamente e ecologicamente não plausíveis.

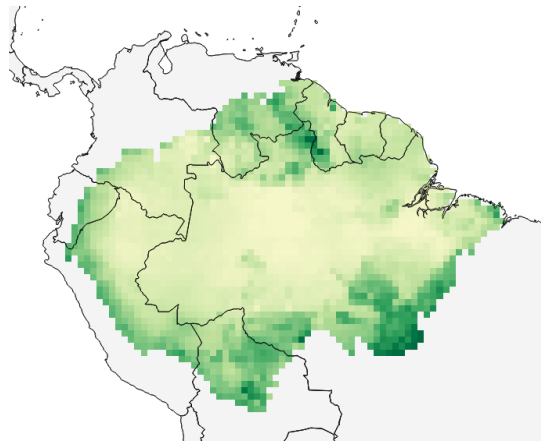


Figura 3. Região da bacia Amazônica da qual o presente projeto irá focar suas análises e desenvolvimento. (Data Basin, 2021)

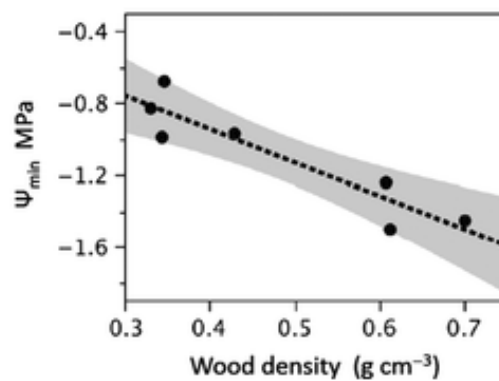


Figura 4. Relação da densidade da madeira (g/cm⁻³) com o potencial mínimo de captação de água (MPa), **Retirado de:**

Santiago *et al.*, 2004; Reich *et al.*, 2014.

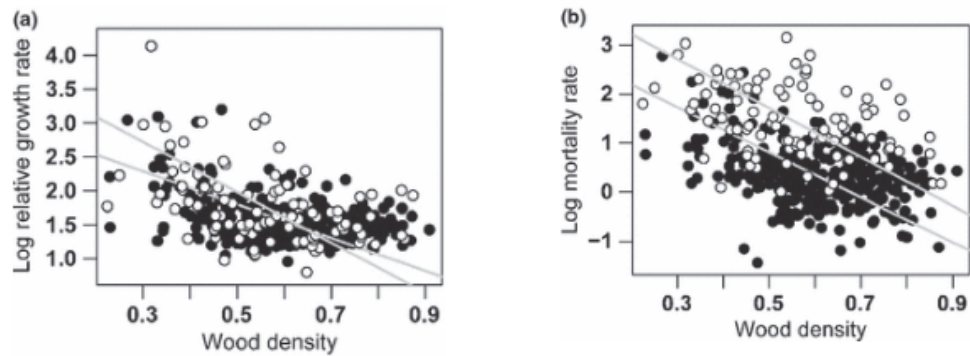


Figura 5. (a) Relação da densidade da madeira e a taxa de crescimento relativo em escala logarítmica; (b) Relação da densidade da madeira e a taxa de mortalidade em escala logarítmica; para 2 sítios de floresta tropical: no Panamá (círculos brancos) e Malásia (círculos pretos). **Retirado de:** Chave *et al.*, 2009.

Tabela 3. Atributos funcionais selecionados para modelar a competição por luz no modelo CAETÊ e seus respectivos *trade-offs* relacionados. *Trade-offs* são uma relação de custo-benefício que impede que os modelos dinâmicos de vegetação global gere combinações biologicamente não-plausíveis.

FUNCTIONAL TRAITS	TRADE-OFF RELACIONADO
Densidade da madeira (<i>WD</i>)	Crescimento e mortalidade
Área específica da folha (<i>SLA</i>)	Assimilação de CO ₂ e longevidade foliar

4.6.4. ALOMETRIA - ESTRUTURAÇÃO E ARQUITETURA

O resultado da competição dentro de uma comunidade será determinado por uma variedade de processos, incluindo a distribuição espacial dos indivíduos; os recursos que estão sendo disputados; e, principalmente, a capacidade das espécies de competir por esses recursos dada a obtenção diferencial dos mesmos (Freckleton & Watkinson, 2001). A competição por luz, por exemplo, é considerada uma “competição assimétrica”, isto significa que indivíduos maiores (em tamanho) terão uma vantagem competitiva sobre as indivíduos menores (Weiner, 1990) na obtenção da luz.

O tamanho é uma das características mais importantes de qualquer organismo (Niklas, 2004) e, entender como se dá o crescimento diferencial das partes (ou métricas) de um organismo e suas consequências biológicas (ou ecológicas) é o cerne do estudo da alometria.

Logo, conjuntamente à implementação da competição, foi realizada uma revisão da literatura para o aprimoramento do conhecimento da teoria alométrica, bem como para estabelecer as equações a serem utilizadas no CAETÊ. A maioria das equações escolhidas acerca da alometria das plantas seguem a abordagem apresentada pelo modelo LPJ (Sitch *et al.*, 2003; Smith; Prentice; Sykes, 2001) que utiliza de uma abordagem chamada de “*abordagem de balanço funcional*” onde uma maior alocação de carbono é direcionada para o compartimento que é responsável por captar o recurso mais limitante.

A alometria pode estar relacionada tanto à estruturação da planta - referente à alocação, isto é, quanto de carbono é direcionado para compor as folhas, raízes finas e componentes não fotossintetizantes - que já estavam presentes no modelo CAETÊ no módulo acerca da alocação e tempo de residência de carbono (Rius *et al.*, in prep); - quanto para a arquitetura da planta, o que envolve o crescimento em altura [H , m.]:

$$H = K_{allom2} \times Diam^{k_{allom3}} \quad (1),$$

onde, K_{allom2} e K_{allom3} , são constantes alométricas que possuem valores fixos de 40.0 e 0.5, respectivamente. E $Diam$ é o diâmetro do caule em centímetros;

Da área que compõem a copa [Ca , m²]:

$$Ca = K_{allom1} \times Diam^{k_{rp}} \quad (2),$$

onde, K_{allom1} e k_{rp} são constantes alométricas que possuem valores fixos de 100 e 1.6, respectivamente. E $Diam$ é o diâmetro do caule em centímetros;

Do diâmetro do caule [$Diam$, cm.]:

$$Diam = 4 \times C_{stem} / (WD \times \pi \times 40)^{\frac{1}{2} + 0.5} \quad (3),$$

onde, C_{stem} é a quantidade de carbono no caule (kgC) e WD é a densidade da madeira (g/cm^3) e π adotamos como 3,14;

E do índice de área foliar [LAI, m^2m^{-2}]:

$$LAI = C_{leaf} \times SLA \quad (4),$$

onde, C_{leaf} é a quantidade de carbono nas folhas (kgC), SLA é a área foliar específica (m^2g^{-1});

Todos estes elementos que se conectam diretamente com os parâmetros variantes deste estudo (densidade da madeira e área específica da folha) e estão todos relacionados sendo, inclusive, preditores um do outro e podendo ditar a performance competitiva.

4.6.5. DINÂMICA DA REPRESENTAÇÃO DA COMPETIÇÃO POR LUZ ATRAVÉS DE CAMADAS DE VEGETAÇÃO

A implementação da alometria torna possível a implementação do módulo de competição pela luz. De acordo com as dinâmicas que a mesma abordará, fatores como altura e índice de área foliar serão decisivos para a performance da competição.

Anteriormente, no CAETÊ, a representação da competição era simples e não mecanicista, com este novo módulo teremos que as estratégias de vida presentes em uma célula de grade serão designados para uma camada vertical específica, dependendo da sua altura (Fig. 9). Isto especificará a quantidade de luz que esse PLS receberá considerando a extinção de luz de acordo com a lei de Lambert-Beer, impactando em processos como a fotossíntese e sendo impactada pelas relações alométricas. A lei de Lambert-Beer descreve a relação existente entre a transmissão de um feixe luminoso e sua absorção, de acordo com as propriedades do meio (Oldham & Parnis, 2017). Esta relação tem sido muito utilizada em estudos ecológicos para modelar a fotossíntese através da atenuação da luz através do dossel florestal (Hirose, 2005), por exemplo.

Para agrupar as estratégias de vida em diferentes camadas verticais, foram desenvolvidas algumas formulações que descrevem a quantidade de camadas (aqui chamadas de *layers*; Num_{LAYER}) de acordo com a altura máxima (Height_{MAX}, m.), bem como o tamanho uniforme de cada *layer* (Size_{LAYER}, m.) em todo o perfil vertical:

$$Num_{LAYER} = Height_{MAX} / 5 \quad (5),$$

onde, 5 é um número padronizado para todas as células da grade, a fim de determinar a estratificação.

$$Size_{LAYER} = Height_{MAX} / Num_{LAYER} \quad (6),$$

A incidência de luz (radiação fotossinteticamente ativa, IPAR; Light_{INC}) em cada *layer*, depende da incidência da mesma no *layer* anterior (Light_{AVAI}) descontando a luz utilizada pelos PLS's desta camada (Light_{USED}):

$$Light_{INC} = Light_{AVAI-1} - Light_{USED-1} \quad (7),$$

A incidência de luz no último *layer* é o valor absoluto da radiação fotossinteticamente ativa (IPAR) em J/m²/s.

O Light_{USED} é calculado respeitando o índice de extinção de luz de 0.50 utilizado para florestas ‘*broadleafs*’ (Binkley *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2014) de acordo com a lei de Lambert-Beer (Sitch *et al.*, 2003; Hirose, 2005):

$$Light_{USED} = Light_{AVAI} \times 1 - \exp^{(-0.59 \times LAI[mean_layer])} \quad (8),$$

Todas as estratégias de vida que estão numa mesma camada recebem a mesma

quantidade de luz ($Light_{AVAI}$). Como pode ser que haja mais de um PLS na mesma camada, utiliza-se a média dos índices de área foliar de todas as PLS's que se encontram no mesmo layer ($LAI^{[mean_layer]}$). A mudança do ângulo do sol ao longo do tempo não é levado diretamente em consideração, logo, considera-se que os feixes de radiação incidentes sempre estarão perpendiculares aos *layers*.



Figura 9. Esquema ilustrando a dinâmica de competição por luz através de camadas verticais da vegetação. O número e a altura de cada layer será definida através da altura das PLS; a extinção da luz entre as camadas ocorrerá de acordo com a lei de Lambert-Beer e a média dos LAI (ΣLAI) das PLS de cada camada.

4.6.6. TRAIT PROBABILITY DENSITY (TPD) - UMA MANEIRA DE ANALISAR A DISTRIBUIÇÃO FUNCIONAL

A diversidade funcional de uma unidade ecológica pode ser medida de diversas formas. Blonder (2014) propôs o “*hipervolume n-dimensional*” como uma maneira de saber qual o volume que um atributo funcional ocupa em n -dimensões, enquanto que autores como Carmona *et al.* (2016) investiga, de forma probabilística, a densidade dos atributos funcionais em um determinado espaço funcional.

O método desenvolvido por Carmona e colaboradores (2016) denominado de ‘Densidade de Probabilidade de Atributo’ (da sigla em inglês TPD para *Trait Probability Density*) amostra, num eixo denominado de “espaço funcional” a distribuição dos atributos bem como as probabilidades destes ocorrerem e sua respectiva densidade, formando um

histograma que pode nos informar acerca da riqueza, equidade e divergência funcional (Fig. 10a-c), este conceito de densidade de probabilidade do atributo reflete as probabilidades desiguais de diferentes valores do traço ou combinações deles (Carmona et al., 2019). O pacote TPD é utilizado em R e usa procedimentos de estimativa de densidade do kernel (Terrel; Scott, 1992).

Este método foi utilizado para observar a densidade dos novos atributos funcionais adicionados ao CAETÊ (SLA e Wood Density) e também os principais atributos modificados pela inclusão da competição (aleaf e awood), em todo o bioma amazônico, tomado aqui como nossa comunidade. A partir desta amostragem da densidade dos atributos é possível medir as diferentes facetas que envolvem a diversidade funcional, como a riqueza, a equidade e a divergência; além das possíveis dissimilaridades que podem ocorrer entre a densidade dos atributos num clima regular e num clima alterado.

A amostragem dos atributos SLA e Wood Density a partir do TPD foi feito para as simulações em clima regular (nclim) e clima alterado (eCO₂) enquanto que para os atributos aleaf e awood foi a partir das simulações nas duas versões do CAETÊ (vLIGHT e vCNP), seguindo uma sequência de 3 passos principais: primeiro, obteve-se o valor médio de cada atributo para cada célula de grade (sendo cada célula de grade considerada uma comunidade diferente), este valor médio foi calculado a partir de uma métrica denominada “*Community Weighted Mean*” (da sigla CWM). A partir desta métrica a vegetação de uma determinada comunidade é simplificada nos valores médios dos atributos funcionais ponderado pela abundância relativas das espécies que ali se encontram, no nosso caso as estratégias de vida de plantas, e pode ser entendido como o valor do atributo dominante em uma comunidade (Díaz et al., 2007). Segundo, foi construído um banco de dados considerando o valor de cada atributo/célula e o tipo de clima relacionado, regular ou com CO₂ elevado. E, por fim, este banco de dados foi relacionado aos cálculos do TPD.

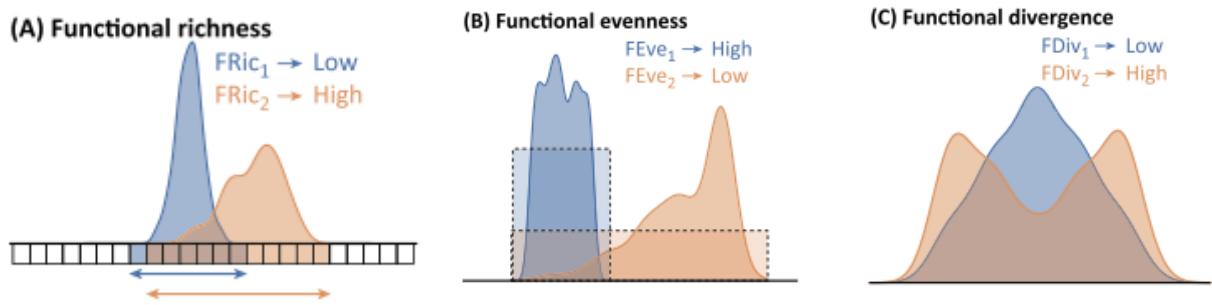


Fig 10. (A) Riqueza Funcional [*functional richness*]: a quantidade de volume funcional ocupado pela densidade de um atributo funcional; (B) Equidade Funcional [*functional evenness*]: é um indicador de uniformidade na distribuição de abundância dentro do espaço ocupado pelo atributo funcional; (C) Divergência Funcional [*functional divergence*]: Diferenciação dos picos de alta densidade de atributos direcionado aos limites do espaço funcional, indica diferenciação de nicho. **Retirado de:** Carmona et al., 2016.

4.6.7. SELEÇÃO DE ESTRATÉGIAS E TESTE DE SENSIBILIDADE

Para testar qual o melhor número de PLS amostradas dentre todo o universo de combinações de valores dos atributos funcionais, foi realizado um conjunto de simulações com o intuito de explorar a sensibilidade dos nossos resultados à quantidade de PLS consideradas.

Isto foi feito de modo que foram selecionados 4 conjuntos de simulações com diferentes números de PLS: 250, 500, 1000 e 2000, para cada conjunto foram feitas 3 rodadas das quais foram, posteriormente, integradas a partir de uma média. Estas 3 rodadas são necessárias, pois cada simulação é inicializada a partir da aleatorização dos diferentes valores para os atributos funcionais variantes considerados no modelo. A única diferença entre as diferentes simulações é o número e a combinação dos valores dos atributos funcionais, isto é, as formulações do modelo, dados de entrada e outros valores de parâmetros foram exatamente iguais para todas as simulações. Para avaliar tal sensibilidade foram escolhidas duas variáveis: NPP e número de PLS por célula de grade, um *proxy* para a sobrevivência das mesmas.

Em relação à NPP foi feito uma média geral (ensemble) das 3 rodadas com o número

máximo de PLS selecionado (2000) do qual tomamos como controle. Para as rodadas com os outros números de PLS (250, 500 e 1000) foi feito um ensemble do desvio padrão, seguido de uma média mensal destes desvios. Quanto menor o desvio padrão de cada conjunto de diferentes números de PLS quer dizer que os dados do conjunto estão mais próximos da média e, portanto, não estão tendo grandes variações entre as rodadas.

Já em relação à sobrevivência a metodologia utilizada foi semelhante à da NPP, baseada nos desvios padrões e quão longe estes estavam da média.

4.6.8. VALIDAÇÃO DO MODELO vCAETÊ_LIGHT (BENCHMARK)

A performance do modelo CAETÊ com as implementações da dinâmica de competição por luz (descrita acima), denominado aqui de vCAETÊ_LIGHT, foi avaliada a partir da sua capacidade de representar os fluxos e estoques biogeoquímicos. Para tal, os resultados obtidos foram comparados com dados observados medidos através de satélite utilizado em outros modelos. O mesmo exercício foi feito para o CAETÊ_CNP uma versão do modelo base para o vCAETÊ_LIGHT mas que não conta com a interação da competição por luz, os novos atributos funcionais variantes e a estruturação alométricas das PLS.

4.6.8.1. PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA LÍQUIDA (NPP)

Para avaliação dos padrões espaciais da produtividade primária líquida, a NPP, foi utilizado um mapa produzido pelo projeto MODIS NPP Project (MOD17-NTSG). Para comparação com os resultados gerados pelo CAETÊ foram selecionadas nos dados do MODIS as células correspondentes ao bioma amazônico, na mesma resolução utilizada pelo CAETÊ de 0,5°, além, de adequar os resultados do CAETÊ para o mesmo período de tempo compreendido pelos dados, 2000 à 2015. Para tal, estes resultados foram integrados através de médias anuais.

Tais dados do MODIS foram escolhidos para comparação e validação dos resultados

do CAETÊ por sua alta resolução e por englobar integralmente toda a localidade considerada neste trabalho, porém, o mesmo possui algumas limitações. Uma vez que estes dados são obtidos a partir de imagens de satélite, podem existir erros associados às medidas por conta da captura de imagens (dependente das condições climáticas como, por exemplo, a cobertura por nuvens) e aos algoritmos utilizados para converter as imagens nas estimativas. Apesar de tais incertezas, de acordo com Turner *et al.* (2006), estudos procuraram avaliar as estimativas realizadas pelo MODIS encontraram uma boa concordância de padrões gerais de magnitude de NPP e da GPP global medidas realizadas *in situ* e os produtos MODIS, apesar de terem encontrado uma grande variedade de concordância e discordância quando são considerados localidades específicas. Por exemplo, avaliações realizadas das estimativas do MODIS para NPP e GPP em 9 localidades ao longo do globo destacou que o MODIS tende a superestimar as medidas dessas duas variáveis em locais de baixa produtividade, enquanto subestima em locais de alta produtividade. Por conta disso, apesar das inúmeras vantagens associadas aos produtos do MODIS é necessário cautela na comparação com os dados modelados pelo CAETÊ.

4.6.8.2. BIOMASSA

Em relação à biomassa, para validação dos resultados obtidos com o CAETÊ foi feita uma comparação com um mapa de biomassa da região tropical apresentado por Saatchi e colaboradores (2011). Este mapa foi produzido através da combinação de dados de inventário *in situ* de 4.079 plots com dados de LiDAR entre os anos de 1995 e 2005. A partir dos dados estruturais obtidos através dessas duas abordagens de mensuração a biomassa acima do solo foi calculada a partir de equações alométricas. Os dados de estrutura e biomassa foram extrapolados para a escala da região tropical através de um modelo de fusão dados baseado em uma abordagem de máxima entropia (MaxEnt) bem como dados de satélite produzidos por

múltiplos sensores [moderate resolution imaging spectroradiometer (MODIS), shuttle radar topography mission (SRTM), e quick scatterometer (QSCAT)]. Para comparação com nossos resultados, foram selecionadas apenas as células de grade referente ao bioma amazônico simuladas pelo presente trabalho. A resolução do mapa de referência era tal qual a do CAETÊ de 0,5°.

Tal como em relação à NPP, a utilização desses dados apresenta algumas ressalvas que devem ser consideradas nesta avaliação. Segundo os autores do estudo (Saatchi *et al.*, 2011), o mapa produzido possui incerteza média maior do que 30%, sendo que para algumas regiões esse erro pode se apresentar ainda maior, principalmente as regiões que exibem altos valores de biomassa acima do solo. Além disso, a biomassa foi estimada através de equações alométricas continentais ou globais generalistas, o que pode introduzir erros significativos (Avitabile *et al.*, 2016; Chave *et al.*, 2004; Saatchi *et al.*, 2011). Por último, os satélites não medem diretamente a biomassa e são sensíveis à cobertura do dossel e parâmetros associados à altura do dossel e que, portanto, não conseguem captar a complexa variabilidade da biomassa observada em florestas tropicais (Avitabile *et al.*, 2016). No entanto, ainda que possua incertezas, os dados não são completamente errados ou irreais e são apresentados aqui para enfatizar a cautela na comparação dos resultados do CAETÊ.

4.6.9. APLICAÇÃO (ENSAIO COM CO₂ ELEVADO)

Como descrito nas seções anteriores e, de acordo com o experimento AmazonFACE do qual este projeto está vinculado, foi realizada uma simulação de aumento da concentração de CO₂ à 600ppm no modelo CAETÊ, isto significa um acréscimo de +200ppvm em relação aos dados de entrada de CO₂ que estão, em média, em 400ppvm.

O modelo CAETÊ e sua versão que considera a competição por luz (denominada aqui de vCAETÊ_LIGHT) é um modelo dinâmico, isto é, o modelo continua rodando de acordo

com o tempo estabelecido e com dados de entrada compatíveis, em comparação ao modelo estacionários que encerrava sua simulação quando os fluxos e estoques atingiam uma estabilização. Com isso, a aplicação do CO₂ pode ser feita a partir dos dados de spin-up e considerando os processos e atributos gerados previamente em simulações com clima regular, o que torna possível ver, de fato, as modificações que essa alteração no clima pode ocasionar aos processos biogeoquímicos, a abundância das PLS na célula de grade e à distribuição dos atributos funcionais.

Portanto, simulação com eCO₂, neste trabalho, foi realizada após uma simulação, em clima regular (nclim), com o número de PLS que demonstrou estabilização dos fluxos de NPP e da sobrevivência (quando comparada a versões com menos PLS), onde o único parâmetro modificado foi o CO₂ que passou de 400ppmv (nclim) para 600ppmv. As combinações de atributos funcionais geradas na rodada no clima regular foi a mesma utilizada para a rodada com clima alterado (eCO₂) impedindo que o modelo gerasse novas combinações mediante à um novo clima e pudesse demonstrar as modificações dentro da composição funcional já obtida num clima regular. Os novos dados de outputs gerados da simulação com clima alterado foram utilizados para comparação com o clima regular.

4.7. RESULTADOS

4.7.1. SENSIBILIDADE DO vCAETÊ_LIGHT - NÚMERO DE PLS

O teste de sensibilidade feito com as diferentes quantidades de PLS para avaliação da estabilização da taxa de produtividade e número de sobrevivência entre as diferentes repetições, demonstra que, de acordo com os valores de desvio padrão para ambas variáveis (NPP, Fig. 11) e sobrevivência (Fig. 12) de forma conjunta, a quantidade de 1000 PLS foi a que apresentou resultado mais satisfatório.

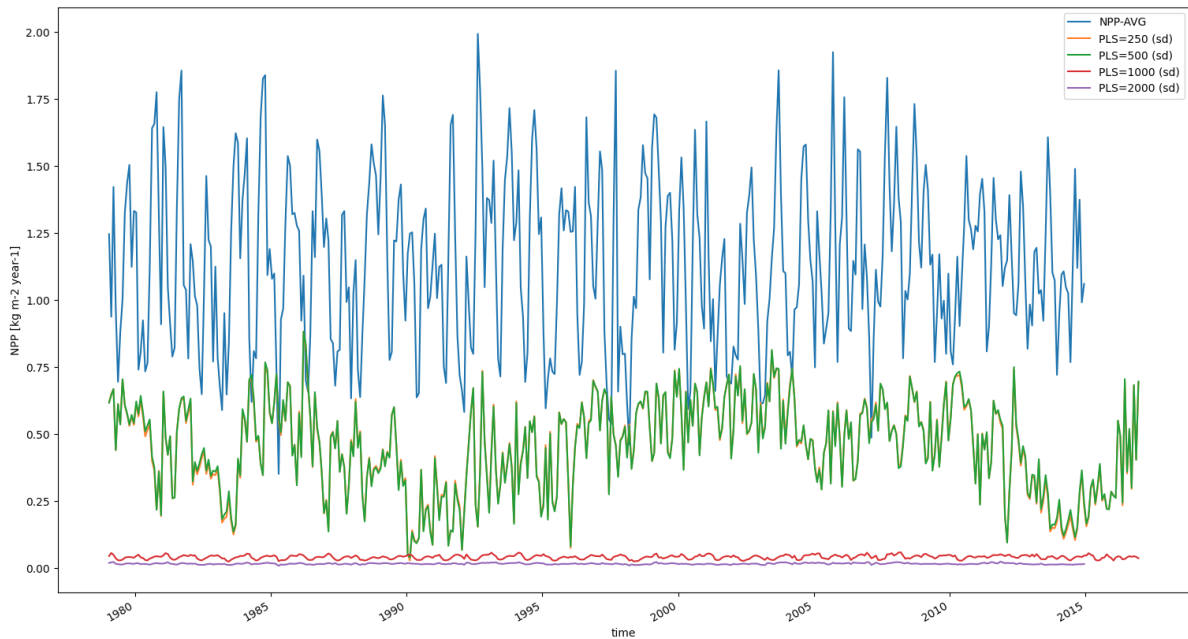


Figura 11. Desvios padrão médio apresentados para a NPP de acordo com o ensemble das 3 repetições de rodadas com 4 diferentes números de PLS (250, 500, 1000 e 2000), em comparação com o ensemble mensal de 2000 PLS (linha azul). Os desvios menores foram apresentados pelas quantidades de PLS de 1000 e 2000, respectivamente.

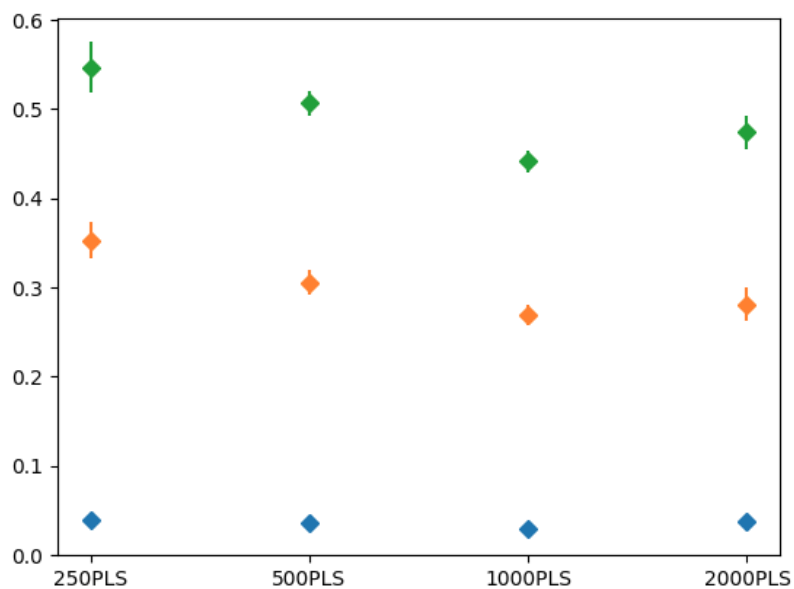


Figura 12. Desvios padrão médio apresentados para a sobrevivência de acordo com o ensemble das 3 repetições de rodadas com 4 diferentes números de PLS (250, 500, 1000 e 2000). O desvio padrão menor foi apresentado pela quantidade de PLS de 1000.

4.7.2. VALIDAÇÃO DO MODELO (BENCHMARK)

4.7.2.1. CAETÊ_vLIGHT

A produtividade primária líquida (NPP, $\text{g/m}^2/\text{yr}$) bem como a biomassa (kg/m^2) obtidas pelo CAETÊ foram comparados com os dados observados (ver seção 4.6.8) a fim de investigar quão longe ou não os processos resultantes da versão CAETÊ_vLIGHT e CAETÊ_CNP estão dos dados observados in situ ou através de medições de satélite.

Em relação à NPP simulada pelo CAETÊ_LIGHT (Fig. 13), é possível observar que, no modelo, a representação em algumas regiões do bioma está superestimada em relação aos dados observados pelo MODIS, isto é, uma grande extensão do centro do bioma amazônico possui uma NPP entre 1000 e 1500 $\text{gC/m}^2/\text{yr}$, enquanto que as bordas ao sul-sudeste (regiões das quais se inicia uma transição para o Cerrado) está entre 1500 à 2000 $\text{gC/m}^2/\text{yr}$. Nenhuma região, de acordo com a simulação do CAETÊ, está próximo aos valores mínimos observados, de 500 $\text{gC/m}^2/\text{yr}$. Já nos dados do MODIS, para as ambas regiões mencionadas, a taxa de NPP fica entre 500 - 1000 $\text{gC/m}^2/\text{yr}$, sendo maior na região sudoeste (+2000 $\text{gC/m}^2/\text{yr}$) e ao norte (aprox. 1200 $\text{gC/m}^2/\text{yr}$) e menor nas bordas nordeste (500 $\text{gC/m}^2/\text{yr}$). A diferença entre estes dois resultados mostra que o NPP superestima, em cerca de 500 $\text{gC/m}^2/\text{yr}$ a maioria das regiões, ainda que algumas áreas ao norte e ao centro-oeste da bacia esteja equivalente nas simulações do CAETÊ e nos dados observados. Nas regiões do sudoeste, próximo aos Andes, o CAETÊ subestima em cerca de 1500 $\text{gC/m}^2/\text{yr}$ a quantidade de NPP em relação ao dado observado.

Em relação à biomassa o padrão é contrário à NPP, ou seja, os resultados obtidos pelo CAETÊ estão entre 10 e 20 kgC/m^2 para quase todo o bioma, com exceção das áreas de bordas localizadas ao sul e sudeste que apresenta uma biomassa de, aproximadamente, 30 kgC/m^2 . Enquanto que nos dados observados a biomassa está entre 20 e 30 kgC/m^2 , com exceções de algumas regiões pontuais, onde a biomassa é abaixo de 10 kgC/m^2 e pode configurar áreas de

desmatamento, corpos hídricos, cidades e estradas. A diferença entre a biomassa simulada e aquela observada demonstra que o CAETÊ está em cerca de 10 à 20kgC em toda a bacia, ainda que em algumas áreas esta diferença esteja perto de zero.

Além dos padrões espaciais foi comparado também a correlação de 1:1 entre os dados brutos para cada um dos processos e os dados observados e seus respectivos coeficientes de correlação de *Pearson* (Fig. 14) com $r = 0,15$ e $r = -0,39$ para NPP e biomassa, respectivamente. Em relação à NPP, a interpretação desses gráficos juntamente com os gráficos de padrão espacial nos demonstra que está havendo uma tendência muito maior de superestimação, por parte do modelo, na representação da NPP onde os valores observados estão numa magnitude menor daqueles gerados pelo CAETÊ. É possível observar também, com uma análise conjunta dos gráficos, que esta superestimação está se dando de uma forma muito mais pronunciada nas regiões das bordas do bioma e em pontos específicos ao norte do bioma, como já mencionado. Enquanto que os pontos subestimados pelos modelos são aqueles na região dos Andes. Quando nos voltamos à biomassa a correlação é negativa e um pouco maior do que a apresentada para a NPP ($r = -0,39$). Fazendo novamente uma análise conjunta, os pontos *outliers* possivelmente são aqueles onde há presença de variáveis espaciais não captadas pelo CAETÊ (como nuvens, mudança no uso da terra, etc.), já os pontos onde o modelo subestima os valores para biomassa está espalhado ao longo do bioma, onde de acordo com os dados observados a biomassa tende a ser maior. Já a superestimação do modelo está vinculada, novamente, à região de bordas do bioma.

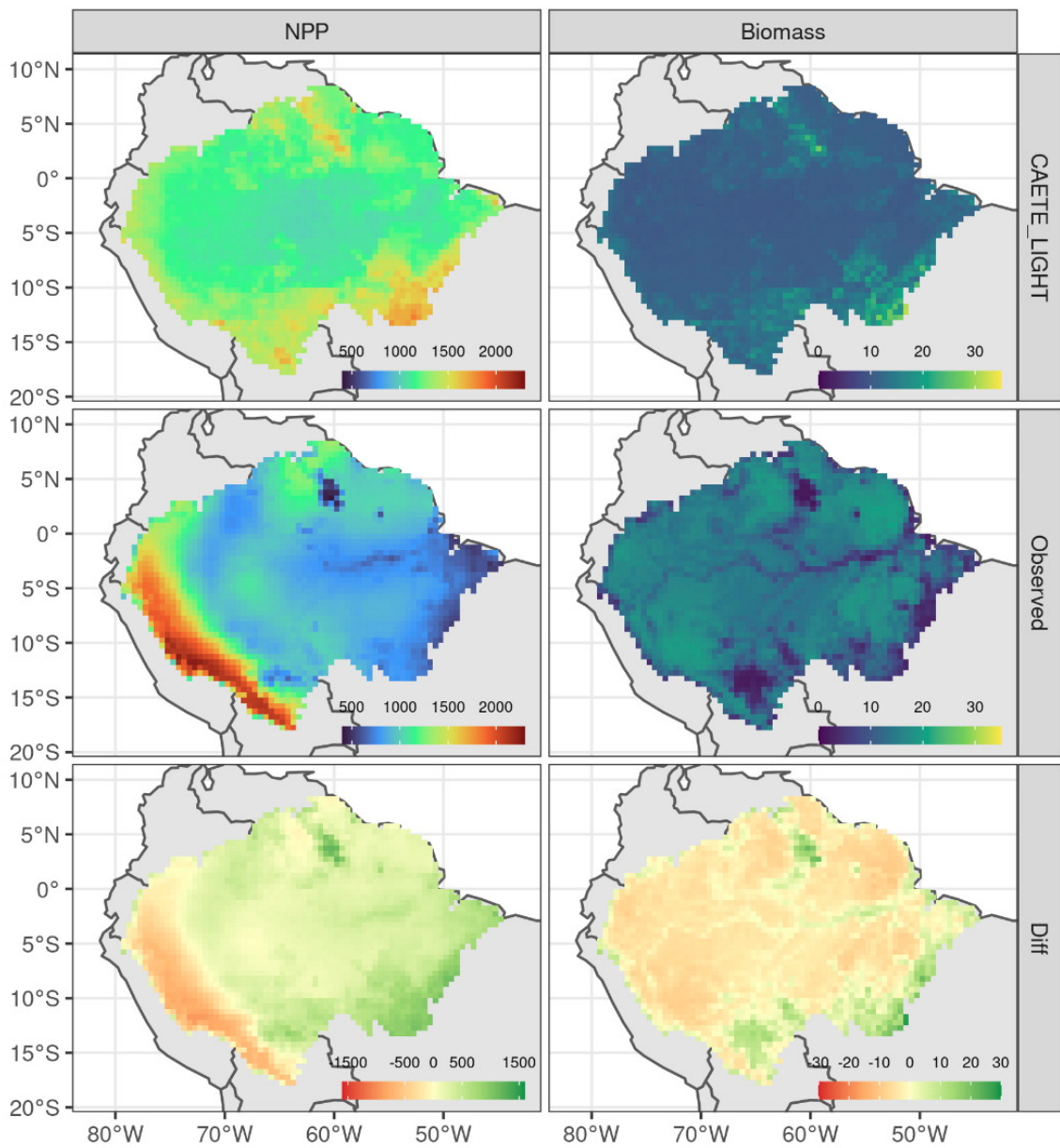


Figura 13. Comparação espacial dos resultados obtidos com o CAETÊ_vLIGHT e os dados observados da produtividade primária líquida (NPP; $\text{gC}/\text{m}^2/\text{yr}$) produzida pelo MODIS, à esquerda, e biomassa (kgC/m^2) produzida por Saatchi et al., 2012, à direita, bem como suas diferenças em $\text{gC}/\text{m}^2/\text{yr}$ e kgC/m^2 , respectivamente (produzido por Hugo Seixas, 2021).

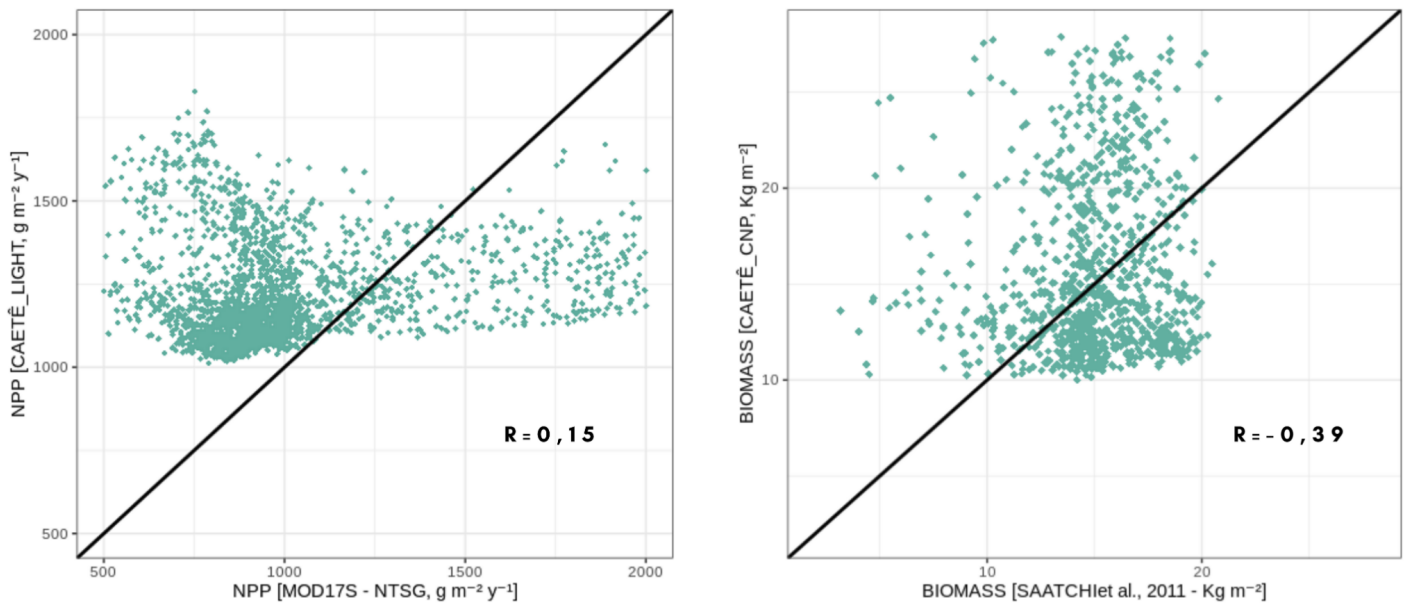


Figura 14. Gráfico de correlação entre os padrões espaciais da produtividade primária líquida (NPP) produzidos pelo MODIS e biomassa produzido por Saatchi et al., 2011 simulados pelo CAETÊ. r = coeficiente de correlação de *Pearson*

4.7.2.2. CAETÊ_vCNP

O CAETÊ_CNP é uma versão do modelo CAETÊ que não considera a interação da competição pela luz e nem a alometria. O exercício de comparar os dados resultantes desta versão com os mesmos dados observados e a comparação entre as duas versões vem através da premissa de entender se um modelo que considera a competição e a estruturação alométrica das PLS pode melhorar a representação de alguns processos, como a NPP e a biomassa.

Na figura 15 é possível observar a relação de padrão espacial para os dois processos, a NPP no CAETÊ_CNP fica em, aproximadamente, 1000g/m²/yr em todo o bioma, com exceção de todas as bordas que apresentam valores entre 1000 e 1500g/m²/yr. Em comparação aos dados observados, para a região central do bioma este valor está abaixo de 1000g/m²/yr, enquanto que nas bordas sudoeste tendem à ser muito maior e nas bordas nordeste em torno

de 500g/m²/yr em comparação à 1500g/m²/yr apresentada pelo modelo. Em algumas regiões, por exemplo, na porção norte do bioma os dados produzidos pelo vCNP estão muito mais próximos aos observados do que aqueles produzidos pela vLIGHT. As diferenças entre os dois cenários se dão principalmente nas bordas do bioma, onde o vCNP superestima ao longo de toda borda leste e superestimada ao longo de toda borda oeste, tal qual o vLIGHT. A biomassa possui uma distribuição bem semelhante entre as versões do CAETÊ, portanto, suas diferenças e semelhanças aos dados observados estão espacialmente iguais.

A correlação entre o vCNP e os dados observados (Fig. 16) demonstram as graficamente os pontos dissimilares entre ambos, onde a interpretação tal qual pro vLIGHT e junto dos mapas espaciais nos confirmam os locais onde a representação do CAETÊ ainda está aquém dos dados observados para ambos os processos. O coeficiente de correlação de *Pearson* para a NPP modelada pelo vCNP está ligeiramente maior que a do vLIGHT, ainda que ambas estejam muito baixas, o que demonstra pouquíssimas correlações. Porém, os coeficientes de correlação para ambas versões em relação a biomassa são bem semelhantes, indicando que, estatisticamente, para a biomassa não está havendo grandes mudanças na representação de uma versão para outra. A comparação da correlação entre os dois modelos e os dados observados é vista na Fig. 17.

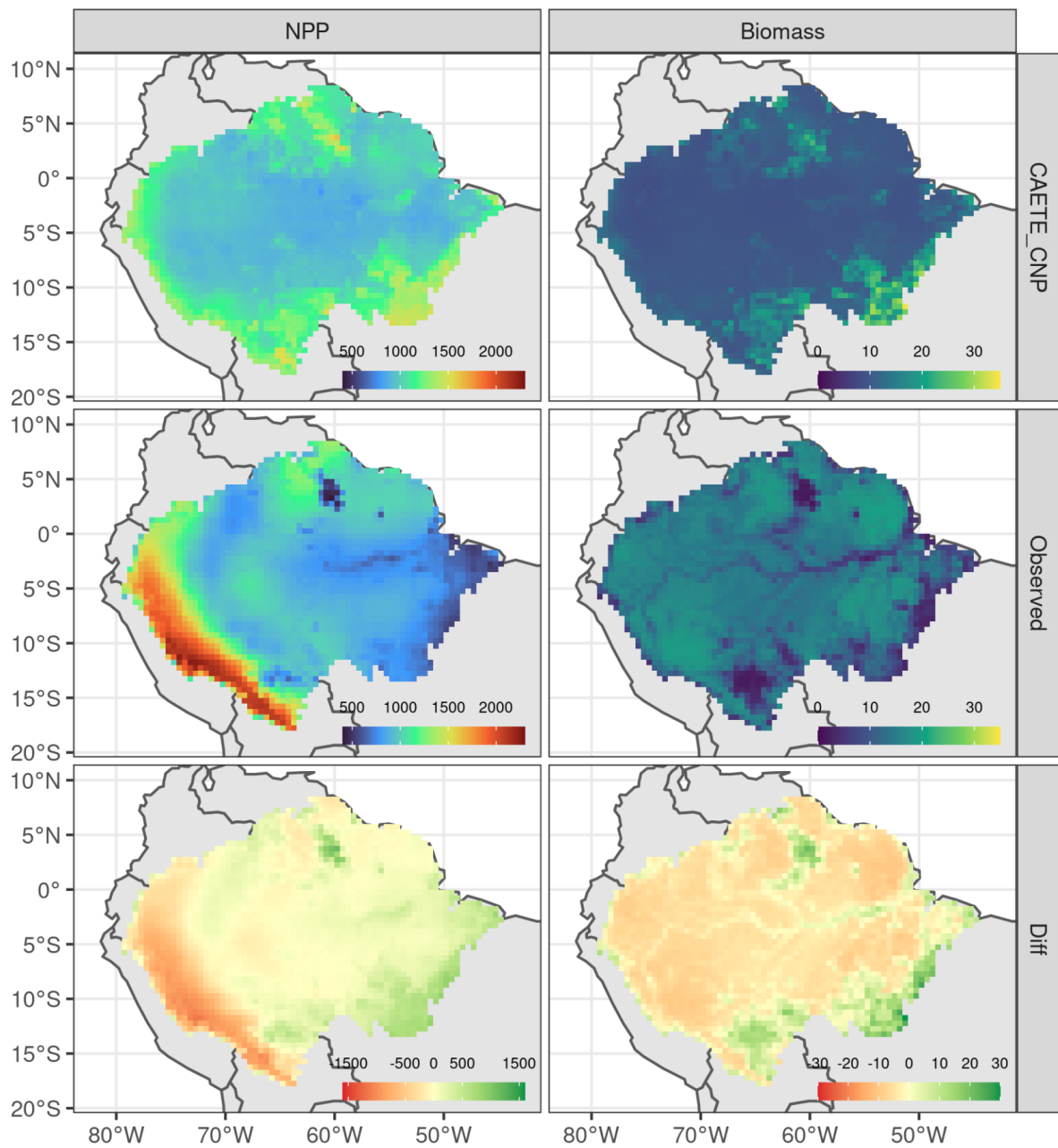


Figura 15. Comparação espacial dos resultados obtidos com o vCAETÊ_CNP e os dados observados da produtividade primária líquida (NPP; gC/m²/yr) produzida pelo MODIS, à esquerda, e biomassa (kgC/m²) produzida por Saatchi et al., 2012, à direita, bem como suas diferenças em gC/m²/yr e kgC/m², respectivamente (produzido por Hugo Seixas, 2021).

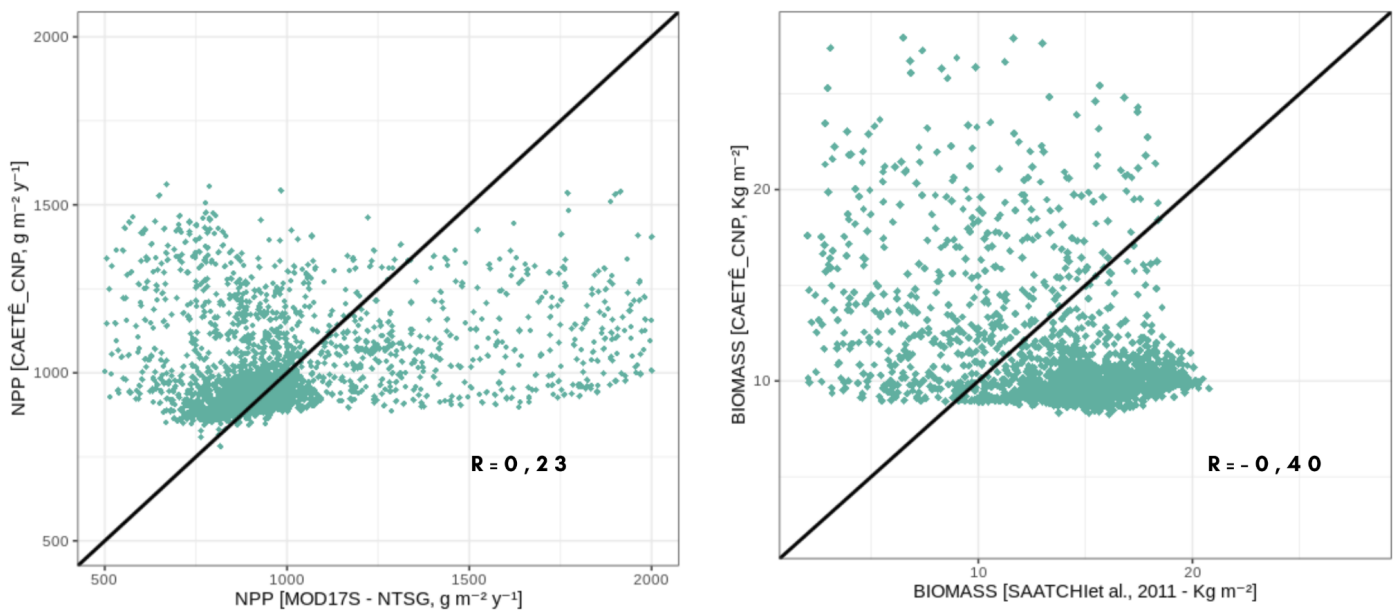


Figura 16. Gráfico de correlação entre os padrões espaciais produtividade primária líquida (NPP) produzidos pelo MODIS e biomassa produzido por Saatchi et al., 2011 simulados pelo CAETÊ_CNP. r = coeficiente de correlação de *Pearson*.

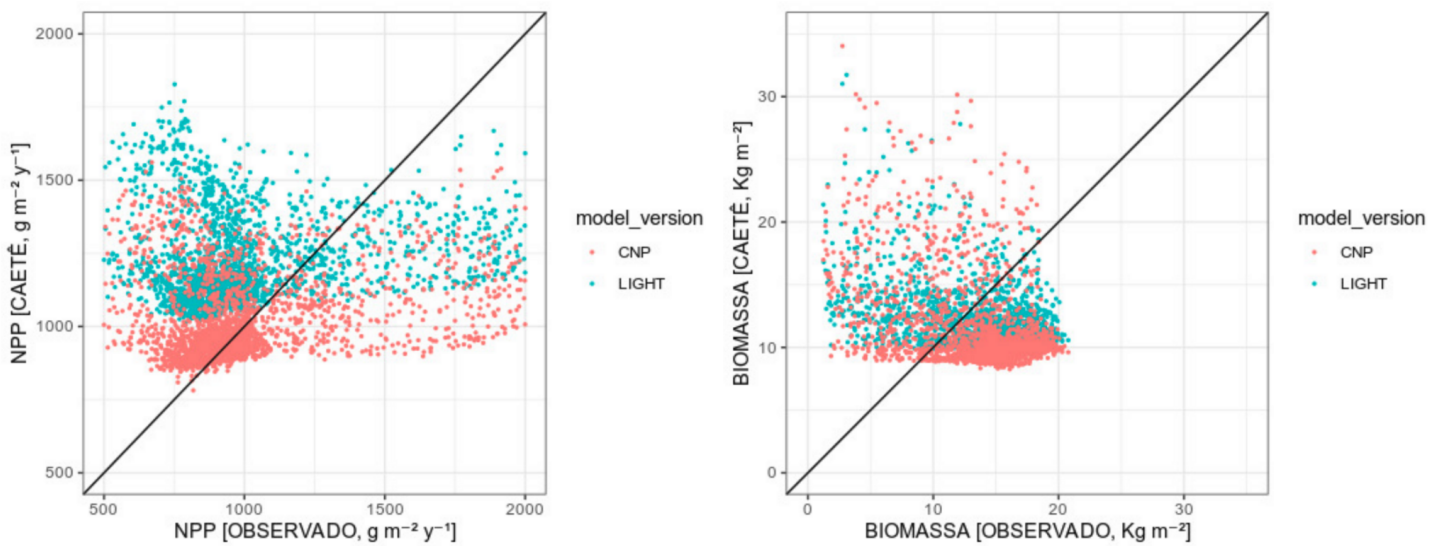


Figura 17. Gráfico de correlação entre os padrões espaciais da produtividade primária líquida (NPP) e biomassa produzidos pela versão do CAETÊ com a competição por luz (vCAETÊ_LIGHT) e a versão anterior vCAETÊ_CNP em relação aos dados observados pelo MODIS e Saatchi et al., 2011. (produzido por Bianca Rius, 2021).

4.7.3. CAETÊ_vLIGHT vs. CAETÊ_vCNP - A COMPARAÇÃO DIRETA

4.7.3.1. FLUXOS E ESTOQUES BIOGEOQUÍMICOS (NPP e BIOMASSA)

Ambas versões do modelo CAETÊ foram comparadas entre si para se observar quais as mudanças que a implementação de uma interação competitiva e da estruturação alométrica das PLS poderia trazer aos fluxos e estoques de NPP e biomassa, respectivamente, em comparação com o modelo sem estes módulos. Para tal foi comparada a representação da NPP e da biomassa para ambas versões (Fig. 18) e as relações de correlação entre ambas para os mesmos processos (Fig. 19).

Em relação à NPP é possível notar que houve um aumento de forma geral em toda a área do bioma plotada em comparação à versão vLIGHT e a vCNP. Este aumento se deu em aproximadamente 500gC/m²/yr em todo bioma, ou seja, com a representação da competição por luz no modelo foi possível observar uma taxa de NPP entre 1000 à 1500gC/m²/yr em comparação em relação à uma versão sem a competição que representava uma taxa entre 500 e 1000gC/m²/yr. A biomassa também aumentou de forma quase homogênea em toda a área, porém numa escala de grandeza menor, ou seja, as diferenças observadas entre a biomassa simulada pelo vLIGHT e pelo vCNP estão entre 0 (nenhuma diferença) e 5gC/m²/yr a mais. No entanto, é interessante observar que, nas regiões de bordas, tal como toda a borda leste houve uma diminuição marcada da biomassa na versão vLIGHT em comparação à vCNP.

O coeficiente de correlação entre as duas versões é positivo e forte, sendo $r = 0,94$ para a NPP e $r = 0,83$ para biomassa. Ou seja, ainda que espacialmente seja possível notar diferenças entre as duas versões na representação desses processos, estatisticamente eles estão consideravelmente relacionados.

Em relação às modificações funcionais é interessante notar que a inclusão da competição no modelo CAETÊ modificou a densidade dos valores dos atributos relacionados à alocação de carbono pro caule (Fig. 20) e folhas (Fig. 21), dos quais tem completa relação

com o incremento de carbono para tecidos que descrevem parâmetros importantes para a competição, como o LAI (*eq. 4*) e a altura (a ser determinada pelo diâmetro, *eq. 1 e 3*), além de modificar a distribuição do SLA (Fig. 22; que anteriormente era calculado pelo modelo e não um atributo variante).

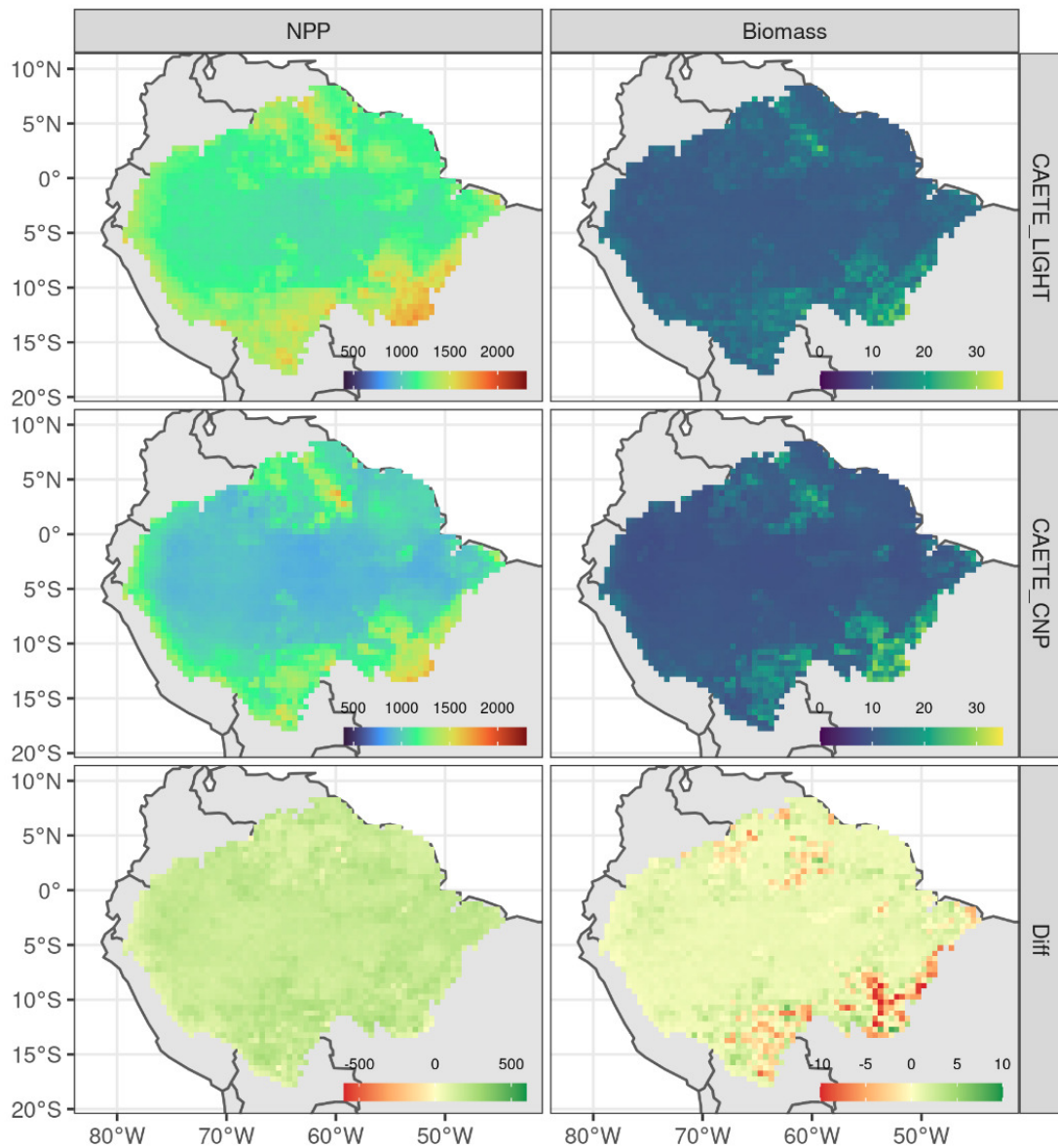


Figura 18. Comparação espacial dos resultados obtidos com o vCAETÊ_LIGHT e o vCAETÊ_CNP da produtividade primária líquida (NPP; gC/m²/yr), à esquerda, e biomassa (kgC/m²), à direita, bem como suas diferenças em gC/m²/yr e kgC/m², respectivamente (produzido por Hugo Seixas, 2021).

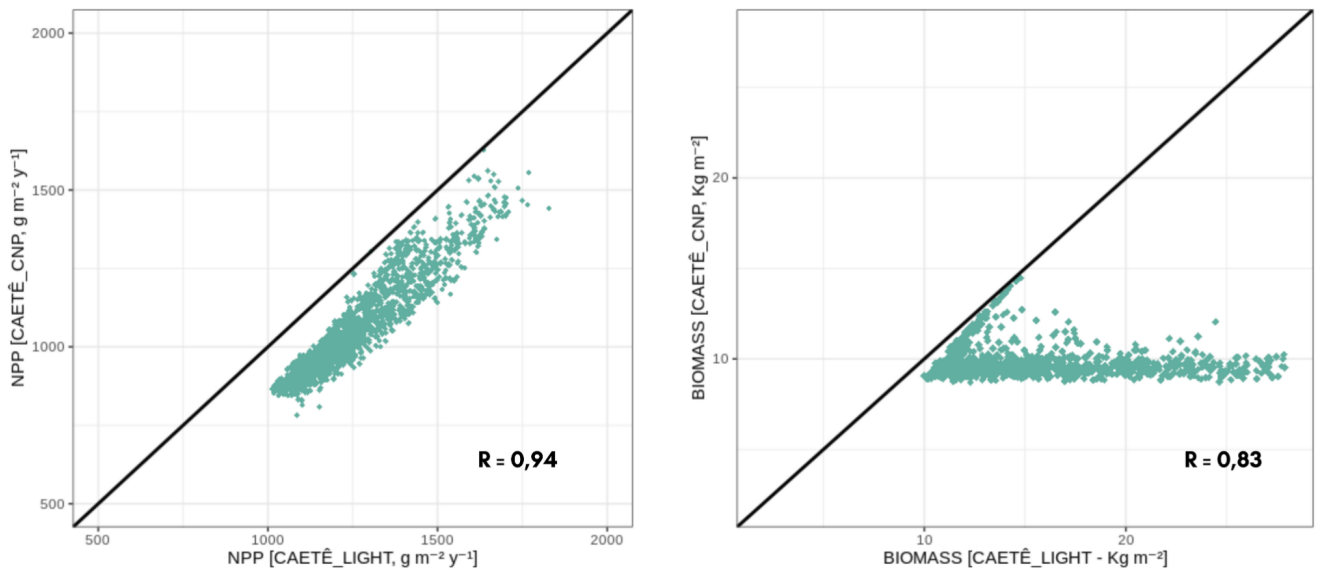


Figura 19. Gráfico de correlação entre os padrões espaciais da produtividade primária líquida (NPP) e biomassa produzidos pela versão do CAETÊ com a competição por luz (vCAETÊ_LIGHT) e a versão anterior vCAETÊ_CNP.

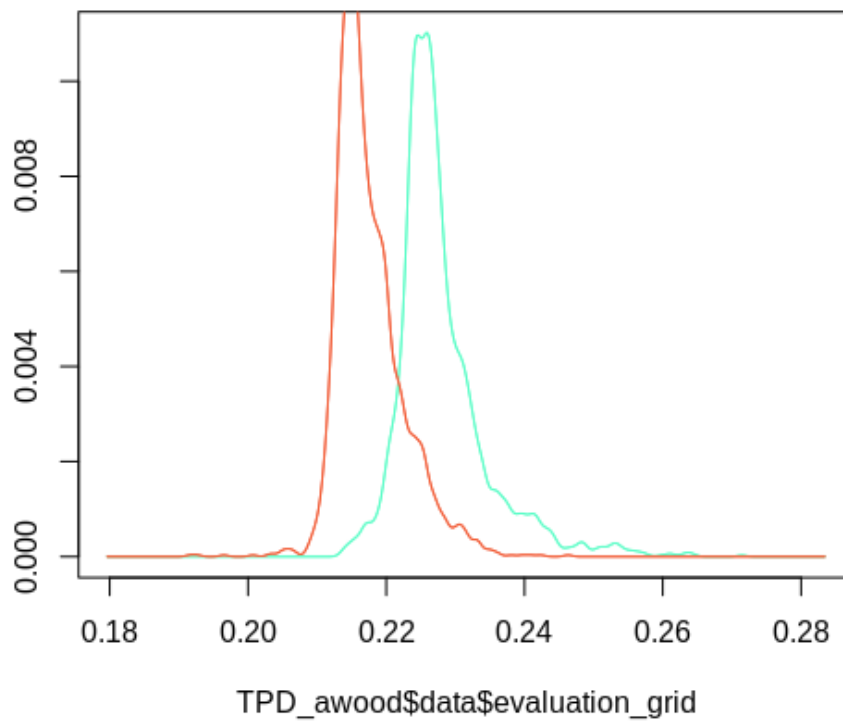


Figura 20. Gráfico de “Probabilidade de Densidade de Atributo” (da sigla TPD) pro atributo relacionado à alocação de carbono para o caule (awood) da versão do CAETÊ com a competição por luz (vCAETÊ_LIGHT) e a versão anterior vCAETÊ_CNP.

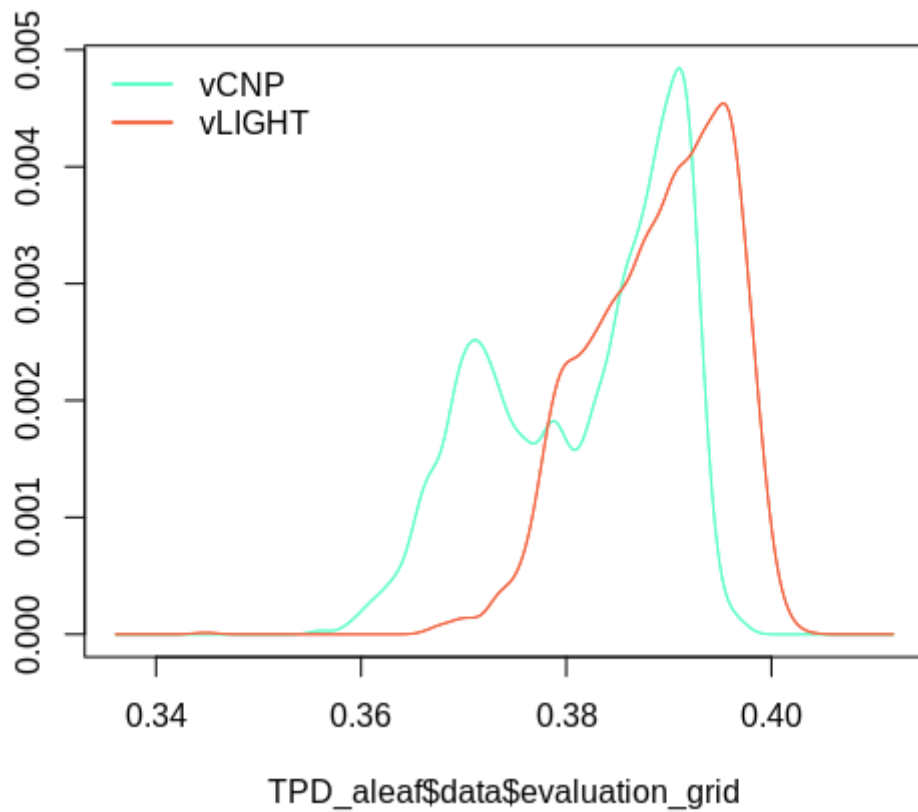


Figura 21. Gráfico de “Probabilidade de Densidade de Atributo” (da sigla TPD) pro atributo relacionado à alocação de carbono para as folhas (aleaf) da versão do CAETÊ com a competição por luz (vCAETÊ_LIGHT) e a versão anterior vCAETÊ_CNP.

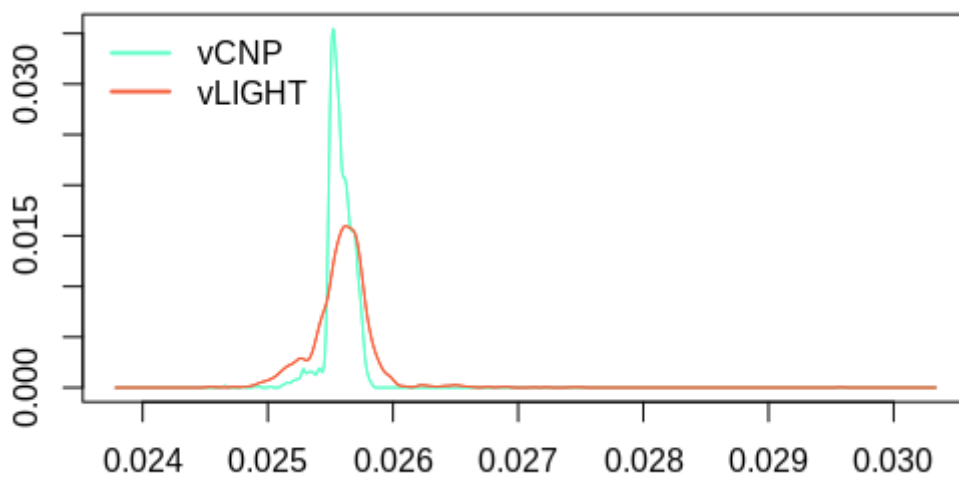


Figura 22. Gráfico de “Probabilidade de Densidade de Atributo” (da sigla TPD) pro atributo relacionado à área específica foliar (SLA) da versão do CAETÊ com a competição por luz (vCAETÊ_LIGHT) e a versão anterior vCAETÊ_CNP.

4.7.3.2. SOBREVIVÊNCIA RELATIVA DE CADA PLS NA CÉLULA DE GRADE

O modelo CAETÊ ainda não considera processos de mortalidade de forma mecanicista. No entanto, quando as PLS ficam abaixo de um mínimo de carbono nos tecidos devido à baixa produtividade por muitos *time-steps* seguidos, a mesma é retirada da célula de grade, através de um processo denominado de *carbon starvation*. A quantidade de PLS em cada célula de grade, portanto, é considerada como um *proxy* de sobrevivência.

Em ambas versões do CAETÊ foi analisado o número de PLS em cada célula de grade em relação ao total simulado e observado quais as diferenças que houveram nesse quesito de um modelo para o outro (Fig. 23).

De forma geral, o número de PLS no vLIGHT ficou, em sua maioria, entre 250 a 700 PLS/grid, tendo algumas localidades com células ficando vazias, principalmente nas bordas do leste do bioma, enquanto que na borda oeste é onde apresenta-se os maiores valores de PLS/grid. Já na vCPN a quantidade de PLS por célula se apresenta muito maior, com a maioria da área estando entre 500 a 750 PLS/grid. Logo, a diferença entre as duas versões está bastante visível e pontuada em uma diminuição de mais de 150 PLS por célula para a maioria do bioma.

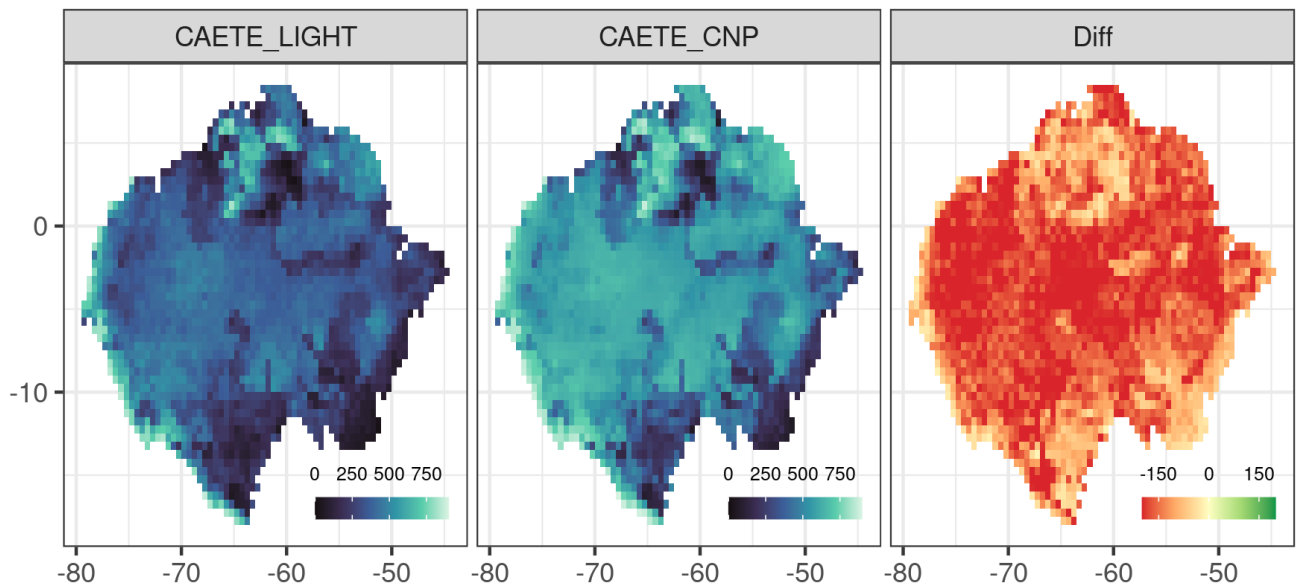


Figura 23. Comparação espacial entre o número de PLS sobreviventes em cada célula de grade entre versão do CAETÊ com a competição por luz (vLIGH) e a versão anterior vCAETÊ_CNP. Produzido por Hugo Seixas.

4.7.4. EXPERIMENTO COM AUMENTO DA [CO₂]

4.7.4.1. FLUXOS E ESTOQUES BIOGEOQUÍMICOS

Dentro do escopo de mudanças do clima, o aumento do CO₂ em uma versão de modelo que considera a competição por luz é interessante também para avaliar as mudanças nos fluxos e estoques de NPP e biomassa, respectivamente, uma vez que tanto o CO₂ quanto a competição se apresentam como filtros ambientais.

Na Fig. 24 é possível ver que a NPP num clima enriquecido com +200ppm de CO₂, em relação às condições normais (400ppm) aumentou substancialmente a sua taxa, isto é, em comparação com o clima regular é possível observar que houve um aumento de cerca de 500gC/m²/yr de forma quase homogênea em todo o bioma. Tendo aumentos mais marcados, tais como em todas as análises anteriores, na borda leste do bioma. No entanto, os valores de biomassa permaneceram com poucas alterações em comparação a um clima alterado e com condições normais. É possível perceber que houveram singelas diminuições da biomassa, cerca de 5kgC/m², na parte sudeste do bioma, enquanto que ao longo de toda a área as

diferenças estão em torno de 0.

Entretanto é importante considerar, além da distribuição espacial, as modificações em série temporal mensal de cada um dos processos e em diferentes regiões do bioma (sudeste [SE], oeste [O] e norte [N]; Fig. 25). Neste sentido, é interessante observar que ainda que espacialmente e, considerando a bacia toda, não seja possível ver modificações nos padrões de biomassa, uma análise focada em médias menores e em diferentes regiões mostrou que houve um aumento da biomassa para as 3 regiões consideradas ainda que poucas quantitativamente. No sudeste (SE) e, em relação a biomassa, foi possível observar um aumento gradual de, aproximadamente, 11kgC/m^2 para 13kgC/m^2 , um aumento de cerca de 2kgC/m^2 . Na região oeste (O) a mudança foi um pouco mais sutil e variou de $10,5\text{kgC/m}^2$ para aproximadamente $11,5\text{kgC/m}^2$, ou seja, uma diferença de 1kgC/m^2 . Já na região norte (N) foi possível observar uma alteração da biomassa de aproximadamente $1,5\text{kgC/m}^2$, tendo uma amplitude de variação indo ao mínimo de 12kgC/m^2 .

Em relação à NPP a amplitude da curva é bem pronunciada e demonstra variações marcantes entre a média dos meses, seguido de consideráveis aumentos da taxa em comparação à um clima regular e em diferentes localidades. No sudeste, a amplitude das variações de NPP foram de, aproximadamente, $1\text{kgC/m}^2/\text{yr}$ à um pouco mais de $2\text{kgC/m}^2/\text{yr}$, em comparação à uma variação em clima regular indo de $0,5\text{kgC/m}^2/\text{yr}$ à $2\text{kgC/m}^2/\text{yr}$. Já na região oeste, contrastando com as modificações de biomassa houve também uma grande amplitude da taxa de variação, mas com um padrão de valores tanto para o clima regular (normCO₂) quando para o elevado (altCO₂) semelhante à região sudeste. Observando a região norte, a variação na NPP para um clima alterado foi de $1\text{kgC/m}^2/\text{yr}$ a $2,5\text{kgC/m}^2/\text{yr}$ em comparação à variação de aproximadamente $1\text{kgC/m}^2/\text{yr}$ a $2\text{kgC/m}^2/\text{yr}$ num clima regular.

Funcionalmente nos voltamos a observar também a distribuição do SLA, a_{leaf} , a_{wood} e densidade da madeira (WD) para os dois climas. Além disso, observamos a distribuição dos

atributos de tempo de residência de carbono nas folhas (tleaf) e no caule (twood), o que diz respeito ao estoque de carbono na vegetação (Fig. 26)

Tais dados temporais, ainda que muito mais específicos, corroboram em determinados pontos com a representação espacial generalizada. Isto porque é possível ver que na região norte e sudeste do bioma as modificações da biomassa são mais visíveis nos dois climas. Enquanto que para NPP há um aumento quase uniforme da taxa em todo bioma, o que condiz com as semelhanças, de forma geral, no comportamento, amplitude e aumento geral da reta.

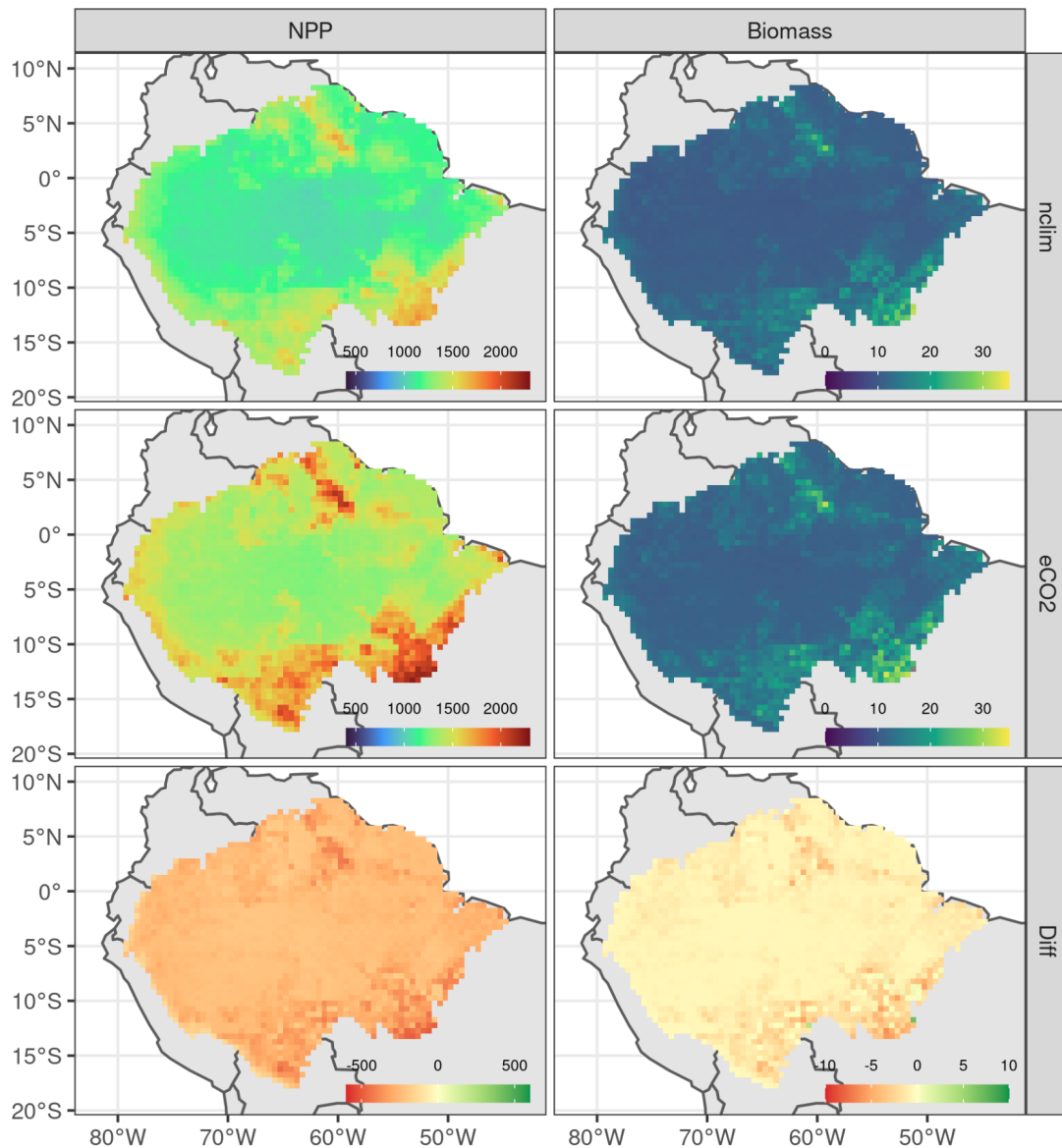


Figura 24. Comparação espacial dos resultados obtidos com o vCAETÊ_LIGHT da produtividade primária líquida (NPP; $\text{gC}/\text{m}^2/\text{yr}$), à esquerda, e biomassa (kgC/m^2), à direita, bem como suas diferenças em $\text{gC}/\text{m}^2/\text{yr}$ e kgC/m^2 , respectivamente, em clima regular (nclim; 400ppmv) e em clima alterado com elevação do CO_2 (eCO₂; 600ppm). (Produzido por Hugo Seixas, 2021).

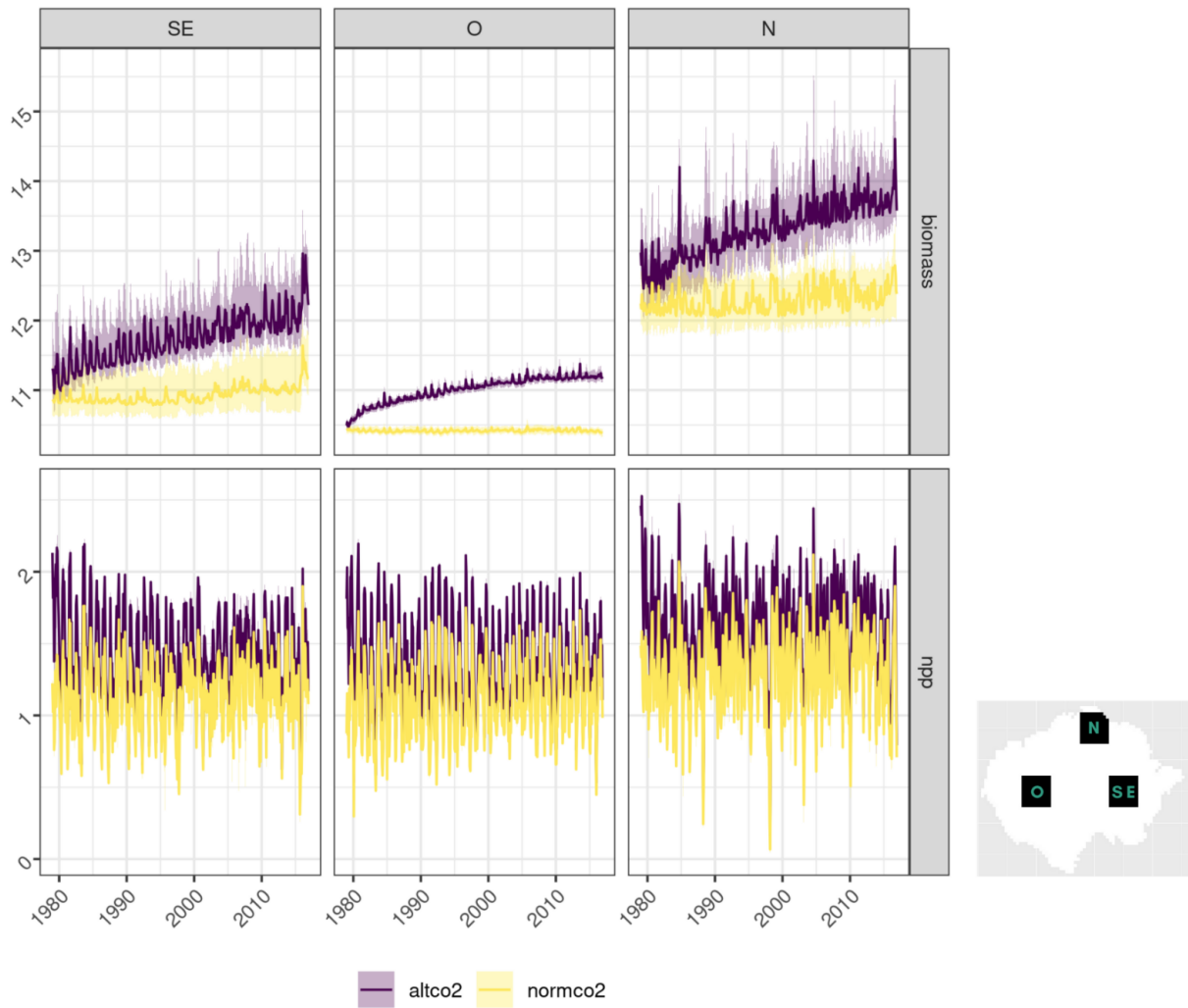


Figura 25. Série temporal mensal para 3 regiões do bioma amazônico: sudeste (SE), oeste (O) e norte (N) demonstrando a diferença nos valores dos processos de produtividade ($\text{kgC}/\text{m}^2/\text{yr}$) e biomassa (kgC/m^2) resultantes do modelo vCAETÊ_LIGHT em clima regular (normCO₂) e alterado (altCO₂). (Produzido por Hugo Seixas, 2021).

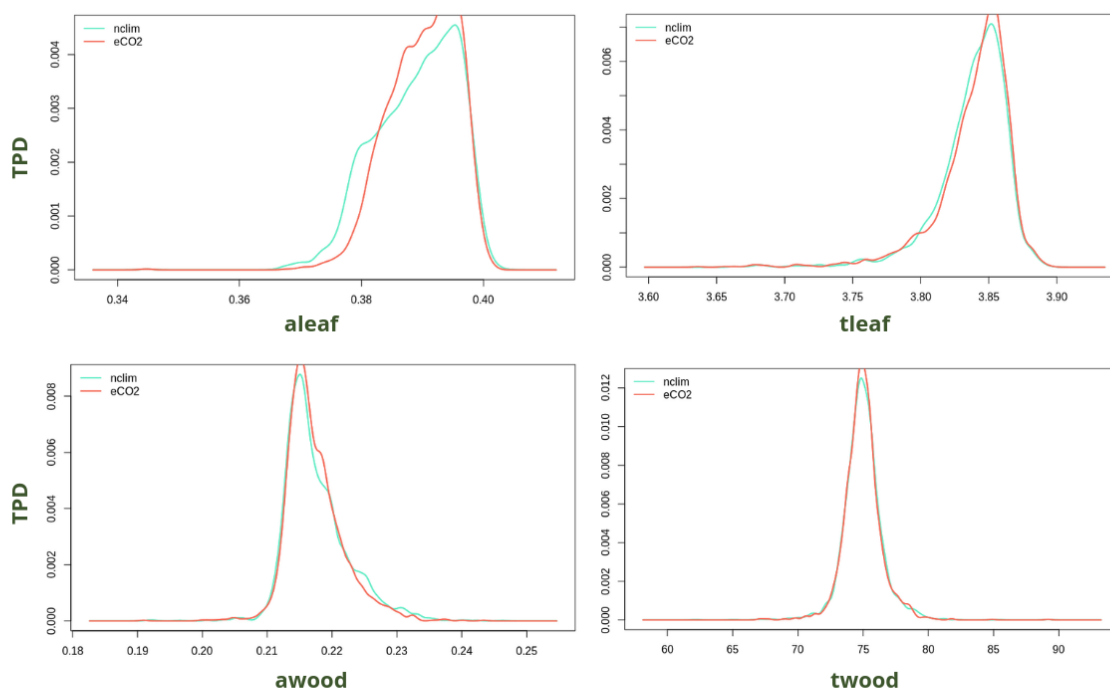


Figura 26. Gráfico de “Probabilidade de Densidade de Atributo” (da sigla TPD) para os atributos relacionados à alocação de carbono para folhas (aleaf) e caule (awood), respectivamente. E dos atributos de tempo de residência de carbono nas folhas (tleaf) e caule (twood) nos dois climas simulados pelo CAETÊ: regular (400ppm de CO₂) e eCO₂ (incremento de 200ppm).

4.7.4.2. SOBREVIVÊNCIA RELATIVA DE CADA PLS NA CÉLULA DE GRADE

O número de PLS sobreviventes em cada célula nos diferentes climas simulados também foi analisada (Fig. 27). E com isso foi possível observar que houveram poucas variações em relação à sobrevivência nos dois climas, ou seja, de forma geral as PLS geradas conseguiram se manter nas células de grade mesmo com um clima alterado de CO₂ elevado. As pequenas modificações observadas se deram mais ao sudeste e centro do bioma, com variações em cerca de 8 PLS a menos que no clima regular.

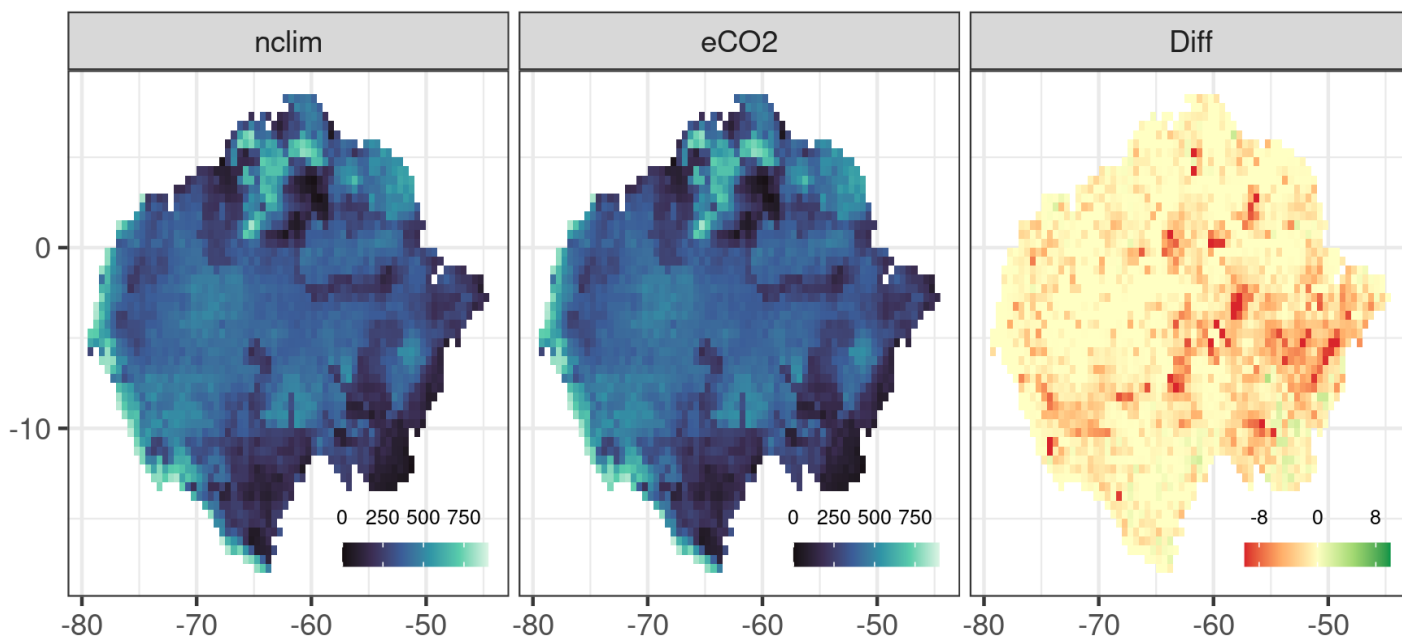


Figura 27. Comparação espacial entre o número de PLS sobreviventes em cada célula de grade entre um clima regular (nclim) e com CO₂ elevado (eCO₂). Produzido por Hugo Seixas.

4.8. DISCUSSÃO

4.8.1. AS DIFERENÇAS OBTIDAS ENTRE OS DADOS DE BENCHMARK

De maneira geral, foi possível notar que a representação da NPP e biomassa por ambas versões do CAETÊ conseguem representar valores de média comparáveis com dados da literatura. E em comparação com os dados observados (Fig. 13) ambos possuem algumas diferenças que convergem para os mesmos motivos.

Em relação à biomassa, apesar da correlação ser melhor que a apresentada pela NPP é possível perceber que está havendo, no geral, uma subestimativa dos valores observados, produzidos por Saatchi *et al.*, 2012, para todas as células de grade que compreendem a área de estudo, com exceção das bordas ao leste, onde há uma superestimativa não somente para a biomassa, mas também para a NPP, da qual está relacionada à alguns fatores: Primeiro, em relação a estas bordas ao leste a explicação para tamanhas diferenças entre os dados observados é pautada no fato do modelo CAETÊ ainda não conseguir ter uma boa

representação de áreas de transição da Amazônia para outros biomas, como o Cerrado, por considerar, por exemplo a restrição do *range* de atributos funcionais utilizados para um ecossistema florestal. Além disso, uma superestimativa da NPP da região dos Andes pelos dados observados é o fator mais discrepante entre esta comparação com os modelos. Neste sentido, pode se explicar uma produtividade elevada nesta região, demonstrada pelo MODIS, devido à alta pluviosidade no local (Poveda *et al.*, 2019) da qual, por sua vez, também pode indicar uma medição errônea de produtividade por satélite por haver muita contaminação de nuvens. De maneira análoga, a biomassa nessa região mantém os mesmos valores ao longo de todo bioma e, isso pode ser explicado devido ao fato que os indivíduos crescem mais rápido perto dos Andes, por contar com alta produtividade e com alta fertilidade do solo, mas também apresentam maior mortalidade, o que resulta em uma rotação mais rápida, mas não em maior biomassa (Phillips *et al.*, 2004).

Esse padrão contrastante entre produtividade e biomassa é reportado também na literatura para toda região amazônica. É visto que existe um gradiente de biomassa (leste-oeste) na região amazônica que está correlacionado negativamente com o gradiente de produtividade (oeste-leste), isto é, regiões mais produtivas apresentam menor biomassa (Quesada *et al.*, 2012; Castanho *et al.*, 2013). Este padrão, no entanto, não é simulado pelo CAETÊ e, atualmente, por nenhum outro modelo de vegetação. Segundo um estudo conduzido por Castanho e colaboradores (2013) para avaliação de 3 modelos de vegetação em representar a biomassa da bacia amazônica, foi encontrado que nenhum modelo foi capaz de reproduzir os gradientes espaciais de biomassa e produtividade ao longo da Amazônia.

O segundo fato que corrobora os nossos resultado é por conta de o CAETÊ ainda utilizar a abordagem de representação nas células de grade através da hipótese da “*biomass-ratio*”, as PLS com maior biomassa ocupam parte da mesma e determinam os padrões dos fluxos biogeoquímicos. E, terceiro, no CAETÊ, não são consideradas variáveis

que podem interferir nos resultados obtidos tais como nos dados observados. Por exemplo, o CAETÊ considera toda a área simulada e, neste caso, o bioma como coberto por uma vegetação potencial. Não há a simulação de áreas desmatadas, corpos hídricos ou quaisquer outras variáveis espaciais e de uso da terra e, para medições de produtividade por exemplo, não é considerado pelo CAETÊ a contaminação por nuvens (uma problemática conhecida e que podem distorcer os dados observados por imagens de satélite, tipo o MODIS [Turner *et al.*, 2006], como mencionado acima) Estes três fatores em conjunto podem explicar o favorecimento não somente da biomassa mas também da NPP para os dados gerados pelo CAETÊ.

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

A influência da competição por luz em ambas representações dos processos, biomassa e NPP, é considerável para a representação da versão do CAETÊ que considera a competição (vCAETÊ_LIGHT). Espera-se modificações nos padrões biogeoquímicos por uma adequação do recebimento de luz (IPAR) pelas PLS que variam de acordo com seu tamanho e não mais pela sua ocupação na célula de grade. Congruente a isso, estudos como o de Weng *et al.*, 2015

sugerem efeitos potencialmente importantes de mudanças alocaç3oais (biomassa), impulsionadas pela competiç3o entre as plantas por luz. No entanto, a maioria dessas influências nos padr3es biogeoquímicos e, principalmente da biomassa, pela competiç3o por luz está associada à uma dinâmica populacional (Seidl *et al.*, 2012; Song *et al.*, 2016; Rozendaal *et al.*, 2020) e estágios sucessionais que ainda não é representado por nenhuma das vers3es do CAETÊ e podem ter muita influência em como o modelo representa seus processos.

No entanto, apesar desta limitaç3o do modelo, ainda assim foi possível produzir padr3es biogeoquímicos (NPP e biomassa) coerentes, ou seja, aquilo gerado pelo CAETÊ não está completamente irreal ou completamente incongruente com o observado. O que sugere que as estratégias predominantes na célula de grade (ou seja, as que apresentam maior biomassa relativa) determinam os padr3es dessas variáveis. Além disso, o modelo CAETÊ abre precedentes para que a partir de melhorias futuras a quest3o da representaç3o dos processos biogeoquímicos relacionados às interaç3es seja explorada de maneira mais profunda.

4.8.2. AS DIFERENÇAS OBTIDAS ENTRE AS VERS3ES DO MODELO (vCAETÊ_LIGHT e vCAETÊ_CNP)

A comparaç3o entre as duas vers3es do CAETÊ que considera a competiç3o por luz (v_CAETÊ_LIGHT) e anterior (vCAETÊ_CNP) foi importante para investigar a hip3tese levantada de que a implementaç3o de uma dinâmica competitiva iria alterar alguns fluxos e estoques biogeoquímicos representados pelo CAETÊ (NPP e biomassa) bem como a sobrevivência das PLS nas células de grade.

A Fig. 18 mostra que, de fato, houve mudanç3as que foram muito mais acentuadas na NPP em comparaç3o a biomassa. Este fato pode estar relacionado à mudanç3a do recebimento

de luz pelas estratégias de vida, como mencionado no último parágrafo da seção anterior. Ou seja, anteriormente no CAETÊ (versão vCNP) era utilizada uma abordagem alternativa não mecanicista para representar os benefícios associados à alocação dos tecidos lenhosos, com isso, somente 5% dos indivíduos que possuem maior biomassa relativa nos tecidos lenhosos são capazes de captar mais luz do que outros, todas as demais PLS recebiam uma porcentagem menor o que poderia levar à uma subestimação da representação da NPP e biomassa. Atualmente, na versão do vLIGHT, a distribuição da luz não considera somente (ou de forma direta) a ocupação como *proxy* de receber mais ou menos luz. No vLIGHT, de acordo com a lógica desenvolvida para representação da competição, a luz é “particionada” de acordo com a altura da PLS e sua posição vertical na célula de grade, isto é, as PLS recebem quantidades diferenciais de luz, porém, todas as estratégias possuem oportunidade de receber mais ou menos luz independente da sua ocupação.

Além disso, a relação com os novos atributos funcionais, neste sentido, tem bastante relação e contribuição para os novos valores de NPP, biomassa e sobrevivência (Fig. 23) apresentados pelo vLIGHT. Os *trade-offs* associados ao SLA e a densidade da madeira vão de encontro com as taxas de produtividade e biomassa, isto por que em relação ao SLA valores menores deste atributo está associado à uma maior longevidade das folhas que, por sua vez, aumenta o tempo de residência de nutrientes e carbono na planta e, portanto, melhora o fluxo fotossintético do investimento em carbono e nutrientes nas folhas que constituem parte da biomassa (Kikuzawa & Lechowicz, 2011). No entanto, na versão vLIGHT do CAETÊ não é considerado o processo fenológico que poderia descrever a longevidade, com isso, a influência de uma maior NPP associada ao SLA está muito possivelmente relacionada ao tempo de residência de carbono nas folhas.

Já em relação à densidade da madeira, alguns estudos postulam que o WD é uma característica-chave específica da espécie que determina a capacidade de armazenamento de

carbono por unidade de volume, uma vez que os caules das árvores constituem cerca de 2/3 da biomassa acima do solo das árvores (Segura & Kanninen, 2005), além de determinar a dinâmica de crescimento em altura e mortalidade (Chave *et al.*, 2009; Muller - Landau, 2004; Nascimento *et al.*, 2005; Poorter *et al.*, 2010). Ou seja, menores valores de densidade favorecem alturas maiores para as PLS, permitindo que estas ocupem uma posição privilegiada em relação ao recebimento da luz, o que pode aumentar a produtividade (Song *et al.*, 2012). No entanto, a determinação da altura não está tão somente relacionada à densidade mas também à quantidade de carbono que é alocado no caule (Fig. 20). E, em relação a isso, a implementação da competição esteja influenciando outros atributos funcionais, como a porcentagem de alocação e tempo de residência de carbono para o caule mais do que numa versão que não considera a competição, explicando portanto o aumento observado nos valores de biomassa muito mais do que um aumento dependente da distribuição do SLA e WD.

Em relação à sobrevivência (Fig. 23) é visto que a competição é um importante filtro ambiental que afeta a permanência das PLS na célula de grade em uma versão que considera tal interação (vLIGHT). Por não lidarmos com dinâmica populacional, estágios sucessionais e/ou, nesta versão, considerar outros processos importantes para determinação da sobrevivência ou mortalidade a partir dos atributos (tais como longevidade foliar como *proxy* da produtividade, relacionado ao SLA, que pode levar à *carbon starvation* e aspectos hidráulicos que torne o investimento em densidade custoso ao ponto da PLS não conseguir crescer o suficiente para captação da luz) é difícil afirmar que a inclusão destes atributos, em específico, está determinando diretamente a quantidade diferencial do número de PLS por célula de grade. No entanto, é lógico pensar que o aumento de atributos funcionais variantes no modelo faz uma seleção maior de combinações possíveis das quais, numa versão anterior e com menos atributos funcionais variantes, poderia ser menor, permitindo que mais estratégias se estabelecessem.

De modo geral, é possível ver que com a competição por luz a severidade do filtro ambiental para as PLS se tornou muito maior, ainda que contrastante à isso os fluxos e estoques tenham aumentado mesmo com números reduzidos de PLS, o que demonstra uma modificação na estrutura da comunidade. Ou seja, menos PLS permaneceram, porém, a dominância daquelas que continuaram nas células aumentou os fluxos e estoques dos processos biogeoquímicos, como NPP e biomassa, a ponto de compensar as perdas em comparação aos mesmos processos numa versão na qual houve muito mais PLS sobreviventes. A explicação para esse fato volta-se novamente à influência que a competição pode estar exercendo nos atributos relacionados à alocação (Fig 19 e 20). Alguns estudos mostram que a competição pode afetar fortemente a alocação modelada (Franklin *et al.*, 2012), principalmente quando o sucesso competitivo depende do crescimento, como é o caso da luz.

4.8.3. O AUMENTO DA CONCENTRAÇÃO DE CO₂ E SEUS EFEITOS NOS FLUXOS BIOGEOQUÍMICOS

O aumento da concentração de CO₂ levou a um estímulo, como previsto, da produtividade primária líquida (NPP). O incremento se deu em, aproximadamente, 500gC/m²/ano à 1kgC/m²/ano ao longo de todo bioma (Fig. 24). A literatura reporta diferentes magnitudes de estímulo de produtividade. Por exemplo, Norby e Zak (2011) observaram aumento médio de 23% na NPP em florestas temperadas através de experimentos do tipo FACE. Estudos de modelagem encontraram estímulo global de 18% e 17% na NPP (Pavlick *et al.*, 2013; Fung *et al.*, 2005, respectivamente). Hickler e colaboradores (2008), que extrapolaram os resultados do efeito do aumento do CO₂ de florestas temperadas para tropicais, obtiveram como resultado aumento de 35% na NPP das mesmas.

Novamente, algumas áreas de bordas no leste do bioma apresentaram acentuado

aumento da produtividade, estas áreas como já mencionado nas seções anteriores está sendo considerada outlier em todos os processos e análises, uma vez que o CAETÊ ainda não consegue representar corretamente ambientes transicionais.

Voltando-se à biomassa, nos diferentes climas não foi possível observar modificações nos padrões resultantes simulados de forma espacial. No entanto, com uma análise mais direcionada às variações mensais em diferentes regiões (Fig. 25), foi possível observar um pequeno aumento gradual. Duas das três áreas analisadas, isto é, o sudeste (SE) e o norte (N) coincidem com as áreas onde houve maiores taxas de NPP com o clima elevado, contrastando com a região oeste (O) que, ainda que contasse com uma variação considerável de NPP, teve um acréscimo de biomassa menor comparado às outras regiões. Este resultado permeia uma das principais incertezas em relação aos efeitos do aumento da concentração de CO₂ que é se o estímulo da fotossíntese necessariamente levará a um aumento no incremento de carbono (Brienen *et al.*, 2015). As florestas têm sido consideradas um significativo sumidouro de carbono, tanto globalmente quanto nos trópicos (Cernusak *et al.*, 2013) e acumulam boa parte deste carbono em sua biomassa. Censos repetidos de *plots* de inventário florestal ao longo do tempo têm indicado que a biomassa tem aumentado em florestas tropicais (Cernusak *et al.*, 2013). No entanto, nos resultados do modelo CAETÊ ainda que focalmente em algumas regiões houve aumentos relativos ao longo dos meses simulados, estes aumentos não se comparam a magnitude do aumento da NPP, contrariando a revisão feita por De Kauwe *et al.* (2014) em que o incremento de biomassa associado ao CO₂ excedeu os efeitos do mesmo na NPP em florestas temperadas simuladas por diversos modelos.

Em relação a isso foi possível explorar a modificação do CO₂ elevado para os atributos de alocação para o caule e folhas, bem como o tempo de residência de carbono nesses tecidos (Fig. 26) no que diz respeito ao estoque de biomassa. Nesse sentido foi possível ver que o clima com CO₂ elevado não alterou de forma significativa a distribuição desses atributos. Isso

pode estar relacionado ao fato da competição ter sido um filtro ambiental tão severo ao ponto que as combinações funcionais geradas por uma versão de modelo foram tão bem estabelecidas que a modificação de outros filtros ambientais, dentro do modelo, não impactou nas estratégias já estabelecidas.

Outro ponto a despeito disso é o fato de os DGVMs ainda não representarem muito bem a relação do aumento de CO₂ com o tempo de residência de carbono nos tecidos, como explorado por Friend e colaboradores (2012). Neste estudo foram testados 6 modelos dinâmicos de vegetação e argumentou-se que nenhum deles tiveram respostas semelhantes e embasadas acerca das diferenças entre o aumento da produtividade, frente à uma fertilização de CO₂, e um tempo de residência de carbono nos tecidos que não acompanha as mesmas taxas.

Além disso, o presente estudo, o papel direto das mudanças climáticas tais como modificação dos padrões de precipitação e de temperatura e, variáveis importantes para compreensão das alterações na comunidade frente a competição, como modificação da luz incidente, não foi abordado. Esperamos que modificações nessas variáveis resultem em modificações mais consistentes nos padrões dos atributos funcionais, o que a longo prazo poderia modificar, talvez de maneira mais intensa, a composição de espécies e os índices de diversidade dos atributos, conseqüentemente modificando a funcionalidade dos ecossistemas.

Em relação à isso, extrapolando esta discussão para uma análise preditiva dos feedbacks à nível de ecossistema que o CO₂ elevado e as altas taxas de produtividade podem prover, a longo prazo, Philips e colaboradores (2009) postula que sob tais cenário mais simples de aumento da produtividade florestal ao longo do tempo, as previsões indicam que as florestas permaneciam um sumidouro por décadas. Entretanto, os aumentos atuais na produtividade, podem não continuar indefinidamente: se o CO₂ for a causa, as árvores provavelmente se tornarão saturadas de CO₂ (i.e., limitadas por outro recurso) em algum

ponto no futuro. De modo mais geral, qualquer que seja a força determinante a produtividade da floresta não crescerá indefinidamente, uma vez que outros fatores, tais como os nutrientes do solo, limitarão a produtividade.

5. CONCLUSÕES GERAIS

No presente trabalho foram apresentados desenvolvimentos relacionados a competição por luz no modelo CAETÊ, o qual utiliza de uma abordagem *trait-based* para representar a diversidade funcional dos atributos funcionais das plantas a partir da simulação de uma vegetação potencial com diferentes estratégias de vida de plantas (chamadas de PLS). Assim, este trabalho compreendeu a inclusão no CAETÊ a interação da competição por luz e alometria de árvores, bem como a inclusão de dois novos atributos funcionais variantes, que possuem intrínseca relação com a competição e a abordagem que a mesma está utilizando. A partir dessas implementações fez parte dos objetivos avaliar como que, não somente, a competição mas o aumento da concentração atmosférica de CO₂ poderia influenciar nos fluxos e estoques de processos biogeoquímicos gerados pelo modelo, como produtividade primária líquida e biomassa. Podendo melhorar a representação modelada desses processos em relação à uma versão anterior.

Ao comparar as duas versões do CAETÊ, aqui denominada de vLIGHT aquela que possui a competição e vCNP a que não possui, foi possível ver que a inclusão da competição aumentou consideravelmente os níveis de NPP e biomassa do modelo na Amazônia e impactou fortemente o estabelecimento das PLS na célula de grade, demonstrando uma marcada diminuição no número de PLS por célula de uma versão (vLIGHT) para outra (vCNP). Esta modificação na sobrevivência comparada à uma pouca modificação nos processos, principalmente da biomassa, nos mostrou que a competição está influenciando a reorganização de outros atributos funcionais, como por exemplo o de alocação de carbono

e, não naqueles ligados diretamente à interação competitiva mencionados nessa proposta.

O aumento de CO₂ junto da competição por luz contribuiu para o aumento da produtividade mas assegurou os mesmos padrões de biomassa de um clima regular, o que possivelmente pode estar relacionado à distribuição funcional dos principais atributos usados nesta simulação: SLA e WD (fortemente ligada à competição) e alocação de carbono para folhas (aleaf) e caule (awood), tal como o favorecimento de estratégias fortemente dominantes. Com isso, inesperadamente não observamos mudanças consideráveis na distribuição dos atributos com o aumento do CO₂, deste modo levanta-se a hipótese de que a magnitude do aumento de CO₂ aplicado, assim como o período de simulação, não foi capaz de impactar as estratégias funcionais já selecionadas à partir da competição por luz e, como consequência, não houve nenhuma mudança ecologicamente significativa na estrutura funcional observada.

De modo geral, existem ainda muitas questões em aberto sobre os efeitos do CO₂ nas florestas tropicais de modo que extrapola a análise dos processos biogeoquímicos e se concentra na avaliação da diversidade funcional de forma ampla. A abordagem utilizada pelo CAETÊ e sua constante evolução em níveis de desenvolvimento estabelece bases para que se possa avançar cada vez mais nas implicações potenciais das mudanças do clima e seus efeitos no ecossistema terrestre, principalmente naqueles que detêm de uma enorme diversidade e importância à nível global, como a Floresta Amazônica.

6. REFERÊNCIAS

- AINSWORTH, E. A., ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 3, p. 258-270, 2007.
- ALEIXO, I. *et al.* Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 5, p. 384-388, 2019.
- ARORA, V. K.; BOER, George J. Simulating competition and coexistence between plant functional types in a dynamic vegetation model. **Earth Interactions**, v. 10, n. 10, p. 1-30, 2006.
- AVITABILE, Valerio *et al.* An integrated pan-tropical biomass map using multiple reference datasets. **Global Change Biology**, v. 22, n. 4, p. 1406-1420, 2016.
- BARALOTO, C. *et al.* Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology letters**, v. 13, n. 11, p. 1338-1347, 2010.
- BEER, C. *et al.* Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. **Science**, v. 329, n. 5993, p. 834-838, 2010.
- BERGER, U. *et al.* Competition among plants: concepts, individual-based modelling approaches, and a proposal for a future research strategy. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, n. 3-4, p. 121-135, 2008.
- BEST, M. J. *et al.* The Joint UK Land Environment Simulator (JULES), model description—Part 1: energy and water fluxes. **Geoscientific Model Development**, v. 4, n. 1, p. 677-699, 2011.
- BINKLEY, D. *et al.* Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. **Forest ecology and management**, v. 288, p. 5-13, 2013.
- BLONDER, B. *et al.* The n-dimensional hypervolume. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 5, p. 595-609, 2014.
- BLUNDEN, J., ARNDT, D. S., Eds., 2019: State of the Climate in 2018. **Bull. Amer. Meteor. Soc.**, 100 (9), Si-S305.
- BOUCEK, R. E., REHAGE, J. S. Climate extremes drive changes in functional community structure. **Global Change Biology**, v. 20, n. 6, p. 1821-1831, 2014.
- BRIENEN, R. J. W. *et al.* Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v. 519, n. 7543, p. 344-348, 2015.
- BROVKIN, V. *et al.* Evaluation of vegetation cover and land-surface albedo in MPI-ESM CMIP5 simulations. **Journal of Advances in Modeling Earth Systems**, v. 5, n. 1, p. 48-57, 2013.
- BUGMANN, H. K. M. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. **Ecology**, v. 77, n. 7, p. 2055-2074, 1996.
- CADOTTE, M. W., CARSCADDEN, K., MIROTCHEV, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 5, p. 1079-1087, 2011.
- CANADELL, J. G. *et al.* Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 47, p. 18866-18870, 2007.
- CARRER, M. *et al.* Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. **Tree Physiology**, v. 35, n. 1, p. 27-33, 2015.
- CASTANHO, A. D. A. *et al.* Improving simulated Amazon forest biomass and productivity by including spatial variation in biophysical parameters. **Biogeosciences**, v. 10, n. 4, p. 2255-2272, 2013.
- CERNUSAK, L. A. *et al.* Tropical forest responses to increasing atmospheric CO₂: current knowledge and opportunities for future research. **Functional Plant Biology**, v. 40, n. 6, p. 531-551, 2013.
- CHAMBERS, J. *et al.* Research Priorities for Tropical Ecosystems Under Climate Change Workshop. 2012.
- CHAO, K. J. *et al.* Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 2, p. 281-292, 2008.
- CHAPIN III, F. S.; MATSON, P. A.; VITOUSEK, P. Principles of terrestrial ecosystem ecology. **Springer Science & Business Media**, 2011.

- CHAPIN III, F. S. *et al.* Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods. **Ecosystems**, v. 9, n. 7, p. 1041-1050, 2006.
- CHAVE, J. *et al.* Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 409-420, 2004.
- CHAVE, J. *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.
- CLARK, D. B. *et al.* The Joint UK Land Environment Simulator (JULES), model description — Part 2: carbon fluxes and vegetation dynamics. **Geoscientific Model Development**, v. 4, n. 3, p. 701-722, 2011.
- CLARK, J. S., BELL, D. M., HERSH, M. H., NICHOLS, L. Climate change vulnerability of forest biodiversity: climate and competition tracking of demographic rates. **Global Change Biology**, v. 17, n. 5, p. 1834-1849, 2011.
- COOMES, D. A., ALLEN, R. B. Effects of size, competition and altitude on tree growth. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 5, p. 1084-1097, 2007.
- COX, P. M. Description of the "TRIFFID" dynamic global vegetation model. 2001.
- COX, P. M. *et al.* Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. **Nature**, v. 408, n. 6809, p. 184-187, 2000.
- COX, P. M. *et al.* Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 78, n. 1-3, p. 137-156, 2004.
- CURTIS, P. S., WANG, X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. **Oecologia**, v. 113, n. 3, p. 299-313, 1998.
- DAVIS, M. A., GRIME, J. P., THOMPSON, K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 3, p. 528-534, 2000.
- DE KAUWE, M. G. *et al.* Where does the carbon go? A model–data intercomparison of vegetation carbon allocation and turnover processes at two temperate forest free-air CO₂ enrichment sites. **New Phytologist**, v. 203, n. 3, p. 883-899, 2014.
- DÍAZ, S. *et al.* Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 9, p. 2958-2975, 2013.
- DIXON, R. K. *et al.* Carbon pools and flux of global forest ecosystems. **Science**, v. 263, n. 5144, p. 185–189, 1994.
- DRUEL, A. *et al.* Modeling the vegetation dynamics of northern shrubs and mosses in the ORCHIDEE land surface model. **Journal of Advances in Modeling Earth Systems**, v. 11, n. 7, p. 2020-2035, 2019.
- FAJARDO, A. Insights into intraspecific wood density variation and its relationship to growth, height and elevation in a treeline species. **Plant Biology**, v. 20, n. 3, p. 456-464, 2018.
- FALSTER, D. S. *et al.* Multitrait successional forest dynamics enable diverse competitive coexistence. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 13, p. E2719-E2728, 2017.
- FEARNSIDE, P. M. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 90, n. 1, p. 59-87, 1997.
- FRANKLIN, O. *et al.* Modeling carbon allocation in trees: a search for principles. **Tree Physiology**, v. 32, n. 6, p. 648-666, 2012.
- FRECKLETON, R. P.; WATKINSON, A. R. Asymmetric competition between plant species. **Functional Ecology**, v. 15, n. 5, p. 615-623, 2001.
- FUNG, I. Y. *et al.* Evolution of carbon sinks in a changing climate. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 32, p. 11201-11206, 2005.
- FYLLAS, N. M. *et al.* Analysing Amazonian forest productivity using a new individual and trait-based model (TFS v. 1). **Geoscientific Model Development**, 2014.
- GAILLARD, C. *et al.* African shrub distribution emerges via a trade-off between height and sapwood conductivity. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 12, p. 2815-2826, 2018.
- GALLAGHER, R. V., LEISHMAN, M. R. A global analysis of trait variation and evolution in climbing plants. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 10, p. 1757-1771, 2012.
- GONG, H., GAO, J. Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area). **Global Ecology and Conservation**, v. 20, p. e00696, 2019.

- 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.
- GRONER, V. *et al.* Plant functional diversity affects climate-vegetation interaction. **Biogeosciences**, v. 15, p. 1947-1968, 2018.
- HARDING, R. *et al.* Executive summary of the completed WATCH Project. **European Commission**, 2011.
- HAXELTINE, A., PRENTICE, I. C. BIOME3: An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 10, n. 4, p. 693-709, 1996.
- HICKLER, T. *et al.* CO₂ fertilization in temperate FACE experiments not representative of boreal and tropical forests. **Global Change Biology**, v. 14, n. 7, p. 1531-1542, 2008.
- HIROSE, T. Development of the Monsi-Saeki theory on canopy structure and function. **Annals of Botany**, v. 95, n. 3, p. 483-494, 2005.
- HOUGHTON, R. A. *et al.* The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. **Global Change Biology**, v. 7, n. 7, p. 731-746, 2001.
- HUNTINGFORD, C. *et al.* Using a GCM analogue model to investigate the potential for Amazonian forest dieback. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 78, p. 177-185, 2004.
- IIDA, Y. *et al.* Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species. **Functional Ecology**, v. 26, n. 1, p. 274-282, 2012.
- IPCC, 2007**: Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
- IPCC, 2013**: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.
- JIMÉNEZ, M. A., *et al.* Extreme climatic events change the dynamics and invasibility of semi-arid annual plant communities. **Ecology Letters**, v. 14, n. 12, p. 1227-1235, 2011.
- JOHNS, T. C. *et al.* Anthropogenic climate change for 1860 to 2100 simulated with the HadCM3 model under updated emissions scenarios. **Climate dynamics**, v. 20, n. 6, p. 583-612, 2003.
- KIKUZAWA, K. LECHOWICZ, M. J. Ecology of leaf longevity. **Springer Science & Business Media**, 2011.
- KING, D. A. *et al.* The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 3, p. 670-680, 2006.
- KLEYNHANS, E. J. *et al.* Adaptation to elevated CO₂ in different biodiversity contexts. **Nature Communications**, v. 7, n. 1, p. 1-8, 2016.
- KRAFT, N. J. B., VALENCIA, R., ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, v. 322, n. 5901, p. 580-582, 2008.
- KRINNER, G. *et al.* A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 19, n. 1, 2005.
- KUNSTLER, G. *et al.* Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. **Ecology Letters**, v. 15, n. 8, p. 831-840, 2012.
- KUNSTLER, G. *et al.* Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204-207, 2016.
- LAMBERS, H. CHAPIN III, F. S., PONS, T. L. Plant physiological ecology. **Springer Science & Business Media**, 2008.
- LANGAN, L., HIGGINS, S. I., SCHEITER, S. Climate-biomes, pedo-biomes or pyro-biomes: which world view explains the tropical forest-savanna boundary in South America?. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 10, p. 2319-2330, 2017.
- LAPOLA, D. M., OYAMA, M. D., NOBRE, C. A. Exploring the range of climate biome projections for tropical South America: the role of CO₂ fertilization and seasonality. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 23, n. 3, 2009.
- LAVOREL, S., GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem

- functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002.
- LEAKEY, A. D. B *et al.* Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 10, p. 2859-2876, 2009.
- LEGRAS, G., LOISEAU, N., GAERTNER, J.-C. Functional richness: Overview of indices and underlying concepts. **Acta Oecologica**, v. 87, p. 34-44, 2018.
- LE QUÉRÉ, C. *et al.* Global carbon budget 2015. **Earth System Science Data**, v. 7, n. 2, p. 349-396, 2015.
- LEVIS, S. *et al.* The community land model's dynamic global vegetation model (CLM-DGVM): technical description and user's guide. 2004.
- LONGO, M. *et al.*, Ecosystem heterogeneity and diversity mitigate Amazon forest resilience to frequent extreme droughts. **New Phytologist**, 2018.
- LOREAU, M. Does functional redundancy exist?. **Oikos**, v. 104, n. 3, p. 606-611, 2004.
- LUO, Y. Q. *et al.* A framework for benchmarking land models. **Biogeosciences**, v. 9, n. 10, p. 3857-3874, 2012.
- MADANI, N. *et al.* Improving ecosystem productivity modeling through spatially explicit estimation of optimal light use efficiency. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 119, n. 9, p. 1755-1769, 2014.
- MADANI, N. *et al.* Global analysis of bioclimatic controls on ecosystem productivity using satellite observations of solar-induced chlorophyll fluorescence. **Remote Sensing**, v. 9, n. 6, p. 530, 2017a.
- 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**, v. 122, n. 11, p. 2939-2951, 2017b.
- MALHI, Y. *et al.* Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 15, p. 1255-1274, 2009.
- MARENGO, J. A. *et al.* Future change of climate in South America in the late twenty-first century: Intercomparison of scenarios from three regional climate models. **Climate Dynamics**, v. 35, p. 1089-1113, 2010.
- MARENGO, J. A. *et al.* Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. **International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society**, v. 29, n. 15, p. 2241-2255, 2009.
- MARKESTEIJN, L. *et al.* Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, n. 1, p. 137-148, 2011.
- MASON, N. W., MACGILLIVRAY, K., STEEL, J. B., WILSON, J. B. An index of functional diversity. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 4, p. 571-578, 2003.
- MASON, N. W. H *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112-118, 2005.
- MENCUCCINI, M. *et al.* Sanio's laws revisited. Size-dependent changes in the xylem architecture of trees. **Ecology Letters**, v. 10, n. 11, p. 1084-1093, 2007.
- MOKANY, K. *et al.* Linking changes in community composition and function under climate change. **Ecological Applications**, v. 25, n. 8, p. 2132-2141, 2015.
- MORENO-MARTÍNEZ, A. *et al.* A methodology to derive global maps of leaf traits using remote sensing and climate data. **Remote Sensing of Environment**, v. 218, p. 69-88, 2018.
- MORI, A. S.; FURUKAWA, T.; SASAKI, T. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. **Biological Reviews**, v. 88, n. 2, p. 349-364, 2013.
- MORIN, X. *et al.* Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 5627, 2018.
- MULLER-LANDAU, H. C. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. **Biotropica**, v. 36, n. 1, p. 20-32, 2004.
- NASCIMENTO, H. E. M *et al.* Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 6, p. 625-634, 2005.
- NIKLAS, K. J. Plant allometry: is there a grand unifying theory?. **Biological Reviews**, v. 79, n. 4, p. 871-889, 2004.
- NOCK, C.A., VOGT, R. J., BEISNER, B. E. Functional traits. **eLS**, p. 1-8, 2016.

- NORBÝ, R. J., ZAK, D. R. Ecological lessons from free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 42, 2011.
- OLDHAM, K. B., PARNIS, J. M. Shining light on Beer's law. **ChemTexts**, v. 3, n. 2, p. 5, 2017.
- OLSON, M. E. *et al.* Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. **Ecology Letters**, v. 17, n. 8, p. 988-997, 2014.
- PAPPAS, C., FATICHI, S., BURLANDO, P. Modeling terrestrial carbon and water dynamics across climatic gradients: Does plant trait diversity matter? **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 137–151, 2016.
- PATTERSON, D. T., FLINT, E. P. Implications of increasing carbon dioxide and climate change for plant communities and competition in natural and managed ecosystems. **Impact of carbon dioxide, trace gases, and climate change on global agriculture**, p. 83-110, 1990.
- 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**, v. 10, p. 4137-4177, 2013.
- PETCHEY, O. L., GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002.
- PHILLIPS, O. L. *et al.* Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 381-407, 2004.
- PHILLIPS, O. L. *et al.* Changes in Amazonian forest biomass, dynamics, and composition, 1980–2002. **Geophysical Monograph Series**, v. 186, p. 373-87, 2009.
- POORTER, L. *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New phytologist**, v. 185, n. 2, p. 481-492, 2010.
- POVEDA, G. *et al.* The Pluviometric Optimum on the Andes of Colombia. In: AGU Fall Meeting Abstracts. 2019. p. A24K-09.
- POTVIN, C. *et al.* Plant biodiversity and responses to elevated carbon dioxide. In: **Terrestrial ecosystems in a changing world**. Springer, Berlin, Heidelberg, 2007. p. 103-112.
- PURVES, D. W., LICHSTEIN, J. W., PACALA, Stephen W. Crown plasticity and competition for canopy space: a new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species. **PLoS one**, v. 2, n. 9, 2007.
- QUESADA, C. A. *et al.* Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, n. 6, p. 2203-2246, 2012.
- RADDATZ, T. J. *et al.* Will the tropical land biosphere dominate the climate–carbon cycle feedback during the twenty-first century?. **Climate Dynamics**, v. 29, n. 6, p. 565-574, 2007.
- RADDATZ, T. J. *et al.* Will the tropical land biosphere dominate the climate–carbon cycle feedback during the twenty-first century?. **Climate Dynamics**, v. 29, n. 6, p. 565-574, 2007.
- REICHSTEIN, M. *et al.* Linking plant and ecosystem functional biogeography. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 38, p. 13697-13702, 2014.
- REICK, C. H. *et al.* Representation of natural and anthropogenic land cover change in MPI-ESM. **Journal of Advances in Modeling Earth Systems**, v. 5, n. 3, p. 459-482, 2013.
- REICH, P. B. *et al.* Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1955-1969, 1999.
- REICH, P. B. The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275-301, 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**, v. 20, n. 4, p. 570–581, 2011.
- RICKLEFS, R., RELYEA, R. **A Economia da Natureza**, 7. ed. – Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.
- ROZENDAAL, D. M. A *et al.* Competition influences tree growth, but not mortality, across environmental gradients in Amazonia and tropical Africa. **Ecology**, v. 101, n. 7, p. e03052, 2020.
- SAATCHI, S. S. *et al.* Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. **Proceedings of the national academy of sciences**, v. 108, n. 24, p. 9899-9904, 2011.

- SAKSCHIEWSKI, B. *et al.* Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model. **Global Change Biology**, v. 21, n. 7, p. 2711-2725, 2015.
- SAKSCHIEWSKI, B. *et al.* Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. **Nature Climate Change**, p. 1–16, 2016.
- SANTIAGO, L. S. *et al.* Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, n. 4, p. 543-550, 2004.
- SCHEITER, S., LANGAN, L., HIGGINS, S. I. Next-generation dynamic global vegetation models: learning from community ecology. **New Phytologist**, v. 198, n. 3, p. 957-969, 2013.
- SCHNECK, R., REICK, C. H., RADDATZ, T. Land contribution to natural CO₂ variability on time scales of centuries. **Journal of Advances in Modeling Earth Systems**, v. 5, n. 2, p. 354-365, 2013.
- SEIDL, R. *et al.* An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics. **Ecological Modelling**, v. 231, p. 87-100, 2012.
- SHEA, K., CHESSON, P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, n. 4, p. 170-176, 2002.
- SITCH, S. *et al.* Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. **Global Change Biology**, v. 9, n. 2, p. 161-185, 2003.
- SMITH, B., PRENTICE, I. C. & SYKES, M. T. Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial ecosystems: comparing two contrasting approaches within European climate space. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, n. 6, p. 621-637, 2001.
- STEARNS, S. C. Trade-offs in life-history evolution. **Functional Ecology**, v. 3, n. 3, p. 259-268, 1989.
- SONG, X., ZENG, X., ZHU, J. Evaluating the tree population density and its impacts in CLM-DGVM. **Advances in Atmospheric Sciences**, v. 30, n. 1, p. 116-124, 2013.
- SONG, X., ZENG, X., ZHU, J. Evaluating the tree population density and its impacts in CLM-DGVM. **Advances in Atmospheric Sciences**, v. 30, n. 1, p. 116-124, 2013.
- STOLL, P., WEINER, J. A neighborhood view of interactions among individual plants. 2000.
- TAUB, D. Effects of rising atmospheric concentrations of carbon dioxide on plants. **Nature Education Knowledge**, v. 1, 2010.
- TILMAN, D. Functional diversity. **Encyclopedia of Biodiversity**, v. 3, n. 1, p. 109-120, 2001.
- TURNER, D. P. *et al.* Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes. **Remote sensing of environment**, v. 102, n. 3-4, p. 282-292, 2006.
- VAN BODEGOM, P. M., DOUMA, J. C., VERHEIJEN, L. M. A fully traits-based approach to modeling global vegetation distribution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 38, p. 13733-13738, 2014.
- VAN LOON, M. P. *et al.* How light competition between plants affects their response to climate change. **New Phytologist**, v. 203, n. 4, p. 1253-1265, 2014.
- VERHEIJEN, L. M. *et al.* Impacts of trait variation through observed trait–climate relationships on performance of an Earth system model: a conceptual analysis. **Biogeosciences**, v. 10, n. 8, p. 5497-5515, 2013.
- VILLÉGER, S., MASON, Norman W. H., MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.
- VIOLLE, C. *et al.* Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.
- WALKER, B. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. **Conservation Biology**, v. 9, n. 4, p. 747-752, 1995.
- WALKER, B., KINZIG, A., LANGRIDGE, J. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. **Ecosystems**, v. 2, n. 2, p. 95-113, 1999.
- WALTHER, G. R. *et al.* Ecological responses to recent climate change. **Nature**, v. 416, n. 6879, p. 389, 2002.
- WANG, Y. P.; LAW, R. M.; PAK, B. A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. **Biogeosciences**, v. 7, n. 7, p. 2261–2282, 2010.
- WEBB, C. T. *et al.* A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and

prediction in ecology. **Ecology Letters**, v. 13, n. 3, p. 267–283, 2010.

WEINER, J., THOMAS, S. C. Competition and allometry in three species of annual plants. **Ecology**, v. 73, n. 2, p. 648-656, 1992.

WEINER, J. Asymmetric competition in plant populations. **Trends in ecology & evolution**, v. 5, n. 11, p. 360-364, 1990.

WELLER, D. E. Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. **Ecology**, v. 68, n. 4, p. 813–821, 1987.

WENG, E. S. et al. Scaling from individual trees to forests in an Earth system modeling framework using a mathematically tractable model of height-structured competition. **Biogeosciences**, v. 12, n. 9, p. 2655-2694, 2015.

WESTOBY, M. The Self-Thinning Rule. [s.l: s.n.]. v. 14, 1984.

WIECZYNSKI, D. J. *et al.* Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 2, p. 587-592, 2019.

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

YANG, Y. *et al.* From plant functional types to plant functional traits: A new paradigm in modelling global vegetation dynamics. **Progress in Physical Geography**, v. 39, n. 4, p. 514-535, 2015.

ZENG, X., LI, F., SONG, X. Development of the IAP dynamic global vegetation model. **Advances in Atmospheric Sciences**, v. 31, n. 3, p. 505-514, 2014.

ZHAO, M., RUNNING, S. W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. **Science**, v. 329, n. 5994, p. 940-943, 2010.

ZISKA, L. H. Rising atmospheric carbon dioxide and plant biology: the overlooked paradigm. **DNA and Cell Biology**, v. 27, n. 4, p. 165-172, 2008.

APÊNDICES

A1. DISPONIBILIDADE DE CÓDIGO

O código da versão do CAETÊ utilizado para esse estudo, encontra-se disponível no [GitHub](#) da autora.

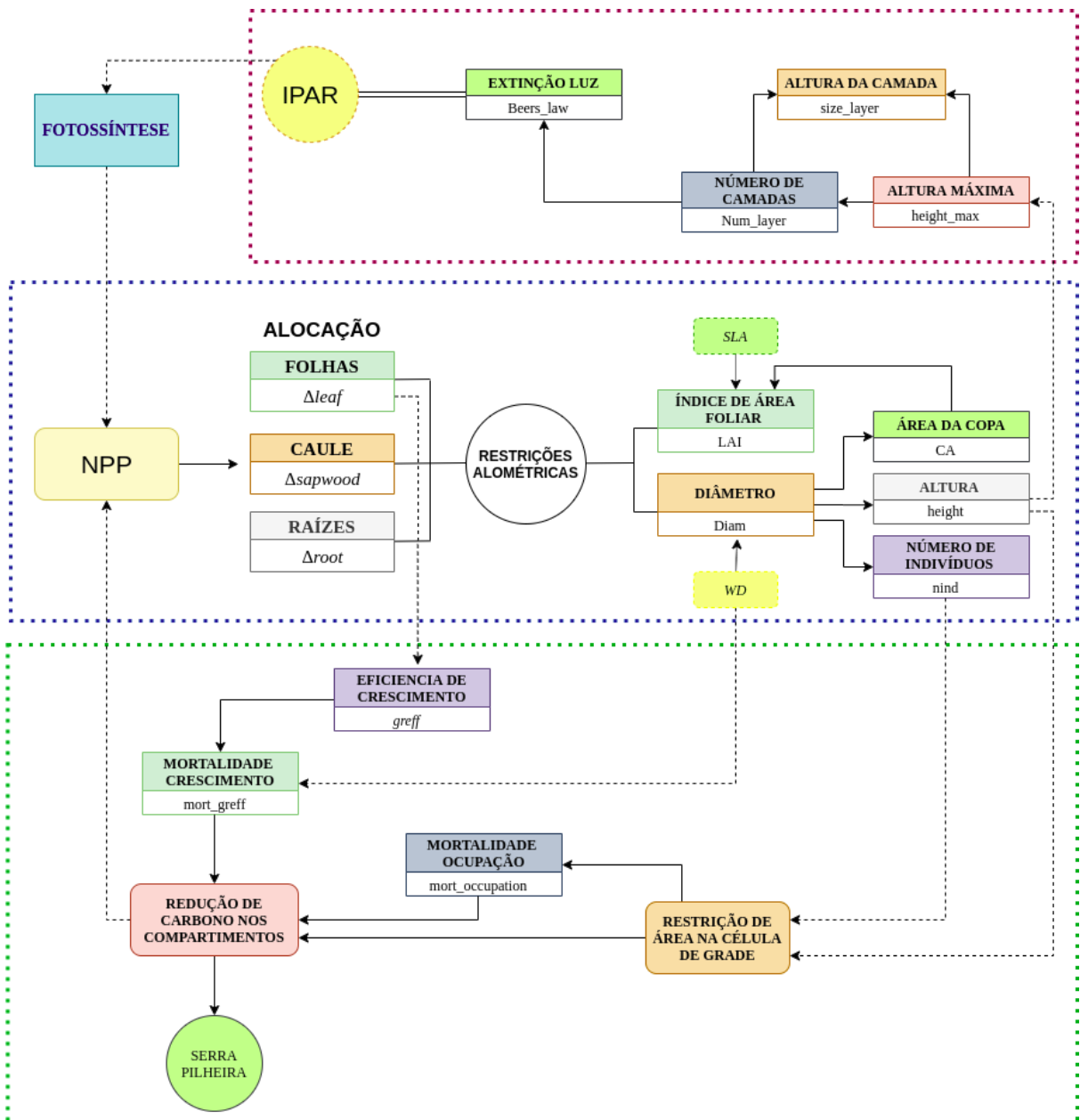


Figura A1. Fluxograma esquemático das implementações em desenvolvimento no CAETÊ (alometria e competição por luz) que envolvem o presente trabalho e suas relações.

Tabela A1. Formulações utilizadas no modelo CAETÊ para desenvolvimento e implementação do módulo de competição e suas diferentes dinâmicas. (Os valores das constantes alométricas são: $K_{rp} = 1.6$; $K_{allom1} = 100$; $K_{allom2} = 40$; $K_{allom3} = 0.5$).

DINÂMICA	CONTEXTO	EQUAÇÃO	AUTORES
ALOMETRIA	Altura	Eq. 1	Sitch <i>et al.</i> , 2003
	Área da Copa	Eq. 2	Sitch <i>et al.</i> , 2003
	Diâmetro do Caule	Eq. 3	Sitch <i>et al.</i> , 2003
	Índice de Área Foliar	Eq. 4	Sitch <i>et al.</i> , 2003
COMPETIÇÃO PELA LUZ	Número de <i>layers</i> (camadas)	Eq. 5	Cardeli; Rius <i>et al.</i> , 2021
	Tamanho do layer	Eq. 6	Cardeli; Rius <i>et al.</i> , 2021
	Luz incidente (layers)	Eq. 7	Cardeli; Rius <i>et al.</i> , 2021
	Luz utilizada no layer anterior	Eq. 8	Cardeli; Rius <i>et al.</i> , 2021

Tabela A2. Valores dos parâmetros alométricos utilizados.

PARÂMETRO	DESCRIÇÃO	VALOR/UNIDADE
K_{allom1}	constante alométrica	100,0
K_{allom2}	constante alométrica	36,0
K_{allom3}	constante alométrica	0,22
K_{rp}	constante alométrica	1,6
π	número de Pi	3,14

Tabela A3. Novos atributos funcionais variantes e seus respectivos intervalos de valores utilizados.

ATRIBUTO FUNCIONAL	INTERVALO	REFERÊNCIA
Densidade da Madeira (WD, g/cm ³)	0,5 - 0,9	Global Wood Density Database (Zanne <i>et al.</i> , 2009)
SLA (m ² /g ⁻¹)	0,009 - 0,04	TRY - Plant Trait Database (Poorter & Bongers, 2006; Asner <i>et al.</i> , 2011; Kattge <i>et al.</i> , 2011)