

---

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

---

**MODELAGEM DOS IMPACTOS DO AUMENTO DA CONCENTRAÇÃO DE CO<sub>2</sub> E  
NUTRIENTES SOBRE A COMPOSIÇÃO FUNCIONAL NA FLORESTA  
AMAZÔNICA**

**JOÃO PAULO DARELA FILHO**

---

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

---

**MODELAGEM DOS IMPACTOS DO AUMENTO DA CONCENTRAÇÃO DE CO<sub>2</sub> E  
NUTRIENTES SOBRE A COMPOSIÇÃO FUNCIONAL NA FLORESTA  
AMAZÔNICA**

**JOÃO PAULO DARELA FILHO**

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

Orientador: David Montenegro Lapola

D217m

Darela Filho, João Paulo

Modelagem dos impactos do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> e nutrientes sobre a composição funcional na floresta amazônica / João Paulo Darela Filho. -- Rio Claro, 2022

184 f.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: David Montenegro Lapola

1. Ecologia. 2. Ecossistemas. 3. Ciclos biogeoquímicos. 4. Produtividade primária. 5. Simulação (Computadores). 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**

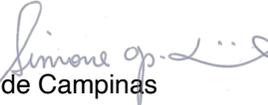
TÍTULO DA TESE: MODELANDO O PAPEL DOS CICLOS DE NITROGÊNIO E FÓSFORO NA ESTABILIDADE DA FLORESTA AMAZÔNICA FRENTE ÀS MUDANÇAS AMBIENTAIS GLOBAIS

**AUTOR: JOÃO PAULO DARELA FILHO**

**ORIENTADOR: DAVID MONTENEGRO LAPOLA**

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor 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 / Universidade Estadual de Campinas

Profa. Dra. SIMONE APARECIDA VIEIRA (Participação Virtual)   
Núcleo de Estudos e Pesquisas Ambientais / Universidade Estadual de Campinas

Prof. Dr. CELSO VON RANDOW (Participação Virtual)   
Coordenação Geral de Ciências da Terra / Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais

Prof. Dr. THIAGO SANNA FREIRE SILVA (Participação Virtual)   
Division of Biological and Environmental Sciences / University of Stirling, Escócia

Profa. Dra. LAYNARA FIGUEIREDO LUGLI (Participação Virtual)   
Coordenação de Dinâmica Ambiental / Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia

Rio Claro, 14 de dezembro de 2021

Título alterado para: "MODELAGEM DOS IMPACTOS DO AUMENTO DA CONCENTRAÇÃO DE CO<sub>2</sub> E NUTRIENTES SOBRE A COMPOSIÇÃO FUNCIONAL NA FLORESTA AMAZÔNICA"

Dedico aos curiosos e revolucionários. Àqueles que ousam amar a Vida.

# AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Venilda e João. Aos meus irmãos Juliana, Pedro e Isabela. Considero a família onde cresci minha maior graça. Agradeço todo o cuidado que tiveram comigo. Agradeço a minha companheira de vida, Michele, e aos meus sogros, Iara e Daniel. Depois de nossas vidas terem se cruzado eu percebi que a minha maior graça é maior do que imaginei. Eu agradeço todo o cuidado e amor que a minha família dedicou, e dedica a mim, obrigado! Também tive a sorte de ter grandes amigos. Companheiros de jornada. Na Unesp enquanto estudava Ecologia, conheci muitos seres iluminados. Neste caminho acadêmico também cultivei amizades que enraizaram. Aos meus amigos de jornada e colegas da Ecologia e da Ciência, obrigado! Agradeço às servidoras e servidores da Unesp, especialmente aos grandes mestres que tive, meus professores, dos diversos departamentos, institutos e laboratórios da Unesp Rio Claro. Agradeço ao meu mentor e amigo, David M. Lapola e aos meus colegas de jornada científica do LabTerra. Me sinto orgulhoso por fazer parte de um grupo tão especial. Agradeço também a Professora Anja Rammig e aos colegas do LSAI-TUM em Freising e ao grupo do Beto Quesada do INPA, em Manaus. Agradeço o companheirismo e humanidade de todos vocês! Agradeço aos diversos colegas cientistas com quem pude conversar sobre este trabalho e sobre a vida e que foram fonte de sabedoria, conhecimento e reflexão. Agradeço também os membros das bancas avaliadoras deste doutorado. Agradeço aos professores Tadeu Siqueira, Roger Torres, Thiago S.F. Silva, Cláudio von Zuben, à professora Rosa Maria, do departamento de Educação e à Professora Zezé do antigo departamento de Ecologia. Agradeço também ao saudoso Professor Harold G. Fowler.

Este projeto foi financiado com recursos públicos. Agradeço aos contribuintes, à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), e todos os seus servidores. O trabalho aqui apresentado foi assistido pelo processo nº 2017/00005-3, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)

“These ecosystems, as we may call them, are of the most various kinds and sizes. They form one category of the multitudinous physical systems of the universe, which range from the universe as a whole down to the atom.” (LINDEMAN, 1942, p. 400)

# RESUMO

A hipótese de perda da floresta amazônica em decorrência das mudanças climáticas foi postulada no final dos anos 90, sugerindo um declínio acentuado da biomassa vegetal simulada por modelos de superfície terrestre (*Land Surface Models*) em resposta a retroalimentações entre o ciclo de carbono (C) e as mudanças de precipitação e temperatura projetadas para o século XXI por modelos de circulação geral (*General Circulation Models*). O efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> (dióxido de C) pode, eventualmente, manter a produtividade e a biomassa florestal nas próximas décadas, evitando ou adiando a suposta descaracterização florestal na região. A resposta da floresta amazônica aos efeitos diretos e indiretos do CO<sub>2</sub> elevado é, contudo, incerta. Principalmente em virtude de duas características importantes, até aqui não consideradas conjuntamente em experimentos realizados com modelos de vegetação: o papel potencialmente limitante do nitrogênio e do fósforo (N e P) sobre o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> e as possíveis alterações de composição funcional comunidades vegetais sob diferentes regimes de estresse e perturbação originadas pelas mudanças climáticas. Este estudo apresenta uma abordagem de modelagem de ecossistemas terrestres baseada em processos ecofisiológicos e na biodiversidade de formas e funções vegetais, representada pela alta variabilidade de atributos funcionais de plantas. Considerando os ciclos do nitrogênio e fósforo acoplados ao ciclo de carbono, numa combinação inovadora de características de modelagem dinâmica de ecossistemas terrestres. O novo modelo foi aplicado para a simulação dos ecossistemas da Pan-amazônia num período climatológico e histórico recente (1979-2016) e em um teste de sensibilidade envolvendo variações na temperatura, precipitação, concentração de CO<sub>2</sub> e nutrientes (N e P). A simulação histórica foi comparada com dados de referência em um processo de avaliação biogeoquímica, baseada em um protocolo de amplo uso na modelagem de ecossistemas terrestres. A simulação histórica e os dados gerados no teste de sensibilidade foram a base para o desenvolvimento de um método de análise funcional multidimensional que foi utilizado aqui para identificar com precisão importantes interações entre a composição funcional da vegetação simulada e os processos ecossistêmicos sob as diferentes condições ambientais simuladas. Os resultados dos testes de sensibilidade foram comparados qualitativamente a resultados de experimentos de manipulação dos recursos e variáveis climáticas. Finalmente, sob a luz das análises anteriores, uma análise detalhada da simulação histórica foi realizada, buscando esclarecer os efeitos diversos na vegetação, que são causados pelo aumento do stress hídrico, da temperatura e da concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> entre 1979 e 2016. A combinação de maior diversidade funcional e dos ciclos de N e P acoplados ao ciclo de C em um modelo dinâmico de vegetação revelou interações importantes entre composição funcional da área simulada e o complexo balanço entre assimilação de C e respiração autotrófica, que em última instância compõem o principal controle sobre a biomassa em ecossistemas terrestres. Adicionalmente, um resultado relevante não previsto no plano inicial é apresentado: um conjunto de mapas e uma análise sobre as diferentes formas químicas de P nos solos da área de estudo.

**PALAVRAS-CHAVE:** Produtividade primária; Ecossistemas terrestres; Comunidades vegetais; Composição funcional; Atributos funcionais de plantas; DGVM; LSM; TBM; Ecologia Funcional; modelos de vegetação; hipervolumes; ciclo de carbono; ciclo de nitrogênio; ciclo de fósforo; Amazônia; Pan-amazônia.

# SUMMARY

The Amazon Forest dieback hypothesis was postulated in early 2000, and many studies suggested that a future climate induced dieback of the Amazon Forest was a real possibility. However, the CO<sub>2</sub> fertilization effect may possibly enhance forest productivity and biomass for decades to come, phasing out the projected forest loss. The response of the Amazon Forest to elevated CO<sub>2</sub> effects is however uncertain. Two important features that have not been considered in vegetation model projections: (1) the potentially limiting role of nutrients, namely, nitrogen (N) and phosphorus (P), on the CO<sub>2</sub> fertilization effect and (2) the possibility of interspecific response variation (*i.e.*, changes in community composition). For example, different plant growth/surviving strategies are likely to differ in their responses to climate change and elevated CO<sub>2</sub> more than they differ in terms of effects on ecosystem processes and state. Changes at the community level can have cascading effects on ecosystems and synergistic effects with other ecosystem processes, attributes, or even environmental changes. The biogeochemical cycles, mainly nitrogen and phosphorus, are increasingly recognized as important controls of the future global carbon cycle. In addition, models based on high plant functional variability rise as a promising alternative to better characterize the dynamics of changing ecosystems. This study presents an innovative modelling approach considering the fully coupling of carbon (C), N and P biogeochemical cycles, in a modeling framework that simulates the coexistence of hundreds of Plant Life-history Strategies. A never tested combination of characteristics in terrestrial ecosystem models. The new model was applied to simulate the ecosystems of the Pan-amazon in a recent climatological and historical period (1979-2016) and in a sensitivity test involving variations in temperature, precipitation, CO<sub>2</sub>, and nutrient concentration (N and P). The historical simulation was compared with reference data in a biogeochemical evaluation process, based on a protocol of wide use in the modeling of terrestrial ecosystems. The historical simulation and the data generated in the sensitivity test were the basis for the development of a multidimensional functional analysis method that was used here to accurately identify important interactions between the functional composition of the simulated vegetation and the ecosystem processes under different simulated environmental conditions. The results of the sensitivity tests were qualitatively compared to the results of experiments involving the manipulation of nutrients and climatic variables. Finally, in the light of the previous analyses, a detailed analysis of the historical simulation was performed, aiming the elucidation of the various effects on vegetation, which are caused by increased water stress, temperature, and atmospheric CO<sub>2</sub> concentration between 1979 and 2016. The combination of greater functional diversity and the N and P cycles coupled to the C cycle in a dynamic vegetation model revealed important interactions between functional composition of the simulated area and the complex balance between C assimilation and autotrophic respiration, which ultimately make up the main control over biomass in terrestrial ecosystems. Additionally, a relevant result not foreseen in the initial plan is presented: a set of maps and an analysis of the different chemical forms of P in the soils of the study area.

**KEYWORDS:** Primary productivity; Terrestrial ecosystems; Plant communities; Functional composition; Plant functional traits; DGVM; LSM; TBM; Functional Ecology; Vegetation models; hypervolumes; carbon cycle; nitrogen cycle; phosphorus cycle; Amazon; Pan-Amazon.

# SUMÁRIO

<b>1.</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	10
1.1.	Efeito de Fertilização por CO <sub>2</sub>	12
1.2.	A importância dos nutrientes	14
1.3.	Diversidade vegetal de formas e funções e o Ciclo do C na Amazônia	16
1.4.	Simulando ecossistemas: do todo, as partes fundamentais	17
<b>2.</b>	<b>OBJETIVOS</b>	20
<b>3.</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b>	22
<b>3.1.</b>	<b>O modelo CAETÊ-CNP</b>	24
3.1.1.	Simulando comunidades de plantas em um modelo de ecossistemas	24
3.1.2.	Atributos funcionais variantes	27
3.1.3.	Processos ecofisiológicos: Produtividade primária	32
3.1.4.	Processos ecofisiológicos: Alocação de Carbono	34
3.1.5.	Processos ecofisiológicos: estratégias e custos de aquisição de nutrientes	35
3.1.6.	Processos do solo: Mineralização biológica	37
3.1.7.	Ciclo hidrológico	42
<b>3.2.</b>	<b>Protocolos de simulação e avaliação</b>	43
3.2.1.	Dados de entrada e condições iniciais de simulação	43
3.2.2.	Número inicial de estratégias de vida	45
<b>3.3.</b>	<b>Protocolo de avaliação do CAETÊ-CNP</b>	46
<b>3.4.</b>	<b>Protocolo do teste de sensibilidade</b>	49
<b>3.5.</b>	<b>Mapas de frações de P para a área de estudo</b>	51
3.5.1.	Modelos preditivos: visão geral do método	54
3.5.2.	Banco de dados utilizados para a criação dos modelos preditivos: BD1	55
3.5.3.	Os modelos de regressão <i>Random Forests</i>	56
3.5.4.	Banco de dados georreferenciados: BD2	58
<b>3.6.</b>	<b>Software utilizado e acesso ao código fonte do CAETÊ-CNP</b>	59
<b>4.</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b>	60
4.1.	Novos mapas de Frações de P nos solos da Pan-amazônia	60
4.2.	Avaliação do modelo CAETÊ-CNP	67
4.3.	Resultados dos testes de sensibilidade	74
4.3.1.	Análise funcional multidimensional	79
4.4.	Consequências do tratamento eCO <sub>2</sub>	83
4.5.	Efeitos da diminuição de precipitação	86
4.6.	Os efeitos do aumento de temperatura	90
4.7.	Efeitos dos tratamentos de fertilização com N e P	94
4.8.	Análise da Riqueza Funcional e da biomassa vegetal na simulação histórica	102
<b>5.</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	123
5.1.	Limitações deste estudo	123
5.2.	Conclusões	124
	<b>LISTA DE REFERÊNCIAS</b>	126
	<b>APÊNDICE 1</b>	154

# 1. INTRODUÇÃO

As emissões antropogênicas de CO<sub>2</sub> (dióxido de carbono) alteram os processos que regulam o balanço de carbono (C) entre a atmosfera, os oceanos e a superfície terrestre (ARCHER et al., 2009; BINDOFF et al., 2013; FRIEDLINGSTEIN et al., 2020; LE QUÉRÉ et al., 2015). Estas emissões impactam diretamente os ecossistemas terrestres através do aumento da disponibilidade de CO<sub>2</sub> atmosférico, um dos principais substratos para a fotossíntese; e indiretamente por meio das mudanças climáticas resultantes da alteração no balanço radiativo terrestre (CIAIS et al., 2013; IPCC et al., 2001; RADDATZ et al., 2007; SCHIMMEL; STEPHENS; FISHER, 2015). Os ecossistemas florestais prevalentes na região da Pan-amazônia (veja a explicação a frente), além de abrigar milhares de populações humanas e exibir altíssimas taxas de biodiversidade, são partes fundamentais dos ciclos biogeoquímicos globais, notadamente do ciclo de C. Estimativas indicam que os ecossistemas florestais por toda a Terra, armazenam cerca de  $861 \pm 66$  Pg C – Petagramas de C. Cerca de 55% deste C (ou  $471 \pm 93$  Pg C) encontra-se em florestas tropicais, e a floresta amazônica constitui a maior extensão contínua de floresta tropical (PAN et al., 2011, 2013) na Terra. No entanto, o funcionamento do ciclo de C na Amazônia durante o século XXI ainda é incerto frente as mudanças climáticas esperadas (FLEISCHER et al., 2019; HOFHANSL et al., 2016; HUNTINGFORD et al., 2013; LAPOLA, 2018; LAPOLA et al., 2018; PHILLIPS et al., 2009; SAMPAIO et al., 2021). O polígono que delimita a Área de Estudo (AE) é apresentado na Figura 1. A AE compreende toda a extensão de floresta amazônica em 7 Países da América do Sul. Além disso, o polígono comporta regiões de vegetação não florestal que estão sob influência social e ambiental da floresta (MAPBIOMAS, 2021; RAISG, 2021). Reconhece-se este território como Pan-amazônia.

Há cerca de duas décadas, a hipótese de um *forest dieback* (mortalidade massiva da vegetação florestal) na Amazônia foi postulada a partir de estudos com modelos climáticos e de vegetação (BOULTON; GOOD; LENTON, 2013; COX et al., 2000, 2004, 2013; HOFHANSL et al., 2016; HUNTINGFORD et al., 2013; WHITE; CANNELL; FRIEND, 1999), prevendo a diminuição na biomassa e descaracterização desta grande floresta tropical como bioma florestal. Isso acontecia em consequência do déficit hídrico resultante de retroalimentações entre os

processos de superfície, que são governados pela vegetação e pelos padrões regionais de precipitação e temperatura projetados por modelos climáticos para o século XXI, em resposta à alteração no balanço radiativo terrestre resultante da concentração atmosférica elevada de CO<sub>2</sub> (HARTMANN, 2016). Estudos posteriores de modelagem de vegetação evidenciaram que a supressão do processo de assimilação de C e aumento da atividade respiratória das plantas, em resposta ao aumento de temperatura exercem um papel importante para a perda de biomassa florestal (GALBRAITH et al., 2010). Estudos mais recentes, baseados em dados observados, indicam que as taxas de mortalidade de plantas na região têm aumentado nas últimas três décadas, a ponto de alterar a dinâmica do balanço regional de C (BRIENEN et al., 2015; HUBAU et al., 2020). As tendências temporais não neutras observadas nos fluxos biogeoquímicos mediados pela vegetação são indicadores de transição entre diferentes estados estáveis (WOLKOVICH et al., 2014). Deste modo, há um conjunto de evidências que indica que os ecossistemas na Amazônia já se encontram em fase de transição. Porém, a magnitude e extensão espacial das mudanças resultantes desta fase de transição, nos diversos processos e atributos ecossistêmicos, são incertas.

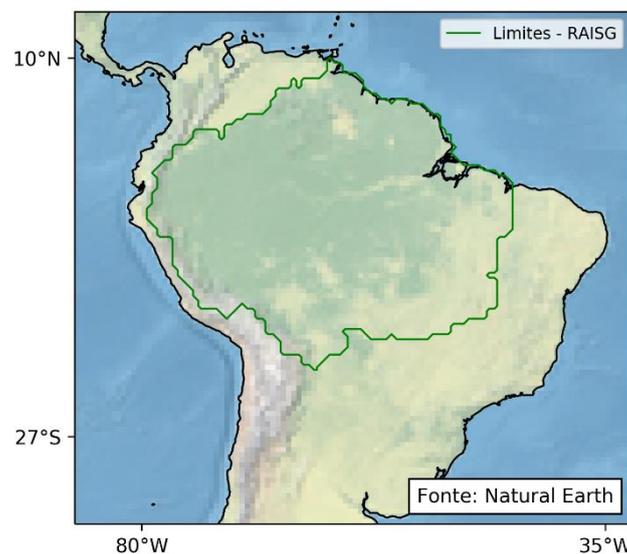


Figura 1. Área de estudo selecionada é delimitada pelo polígono verde, que corresponde aproximadamente ao polígono original da Pan-Amazônia criado pela **Rede Amazonica de Informações Socioambiental Georreferenciada (RAISG)**. FONTE: RAISG, 2021

Até o presente, as tentativas de estabelecer a possibilidade de uma transformação radical na floresta foram inconclusivas, porém, prolíficas. Estudos realizados a partir de diferentes abordagens metodológicas – tanto com modelagem

acoplada vegetação - atmosfera (e.g., COX et al., 2013), como com modelos dinâmicos de vegetação off-line (e.g., RAMMIG et al., 2010), resultam em projeções divergentes em resposta aos efeitos diretos e indiretos do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> sobre a produtividade e biomassa florestal na Amazônia em cenários futuros, de mudança climática (COX et al., 2013; HUNTINGFORD et al., 2013; LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009). A busca pela resolução destas divergências, possibilitou o entendimento de alguns processos que são fundamentais para projetar, ou estimar, com maior certeza as respostas do ciclo de C frente as mudanças ambientais em modelos dinâmicos que simulam os ciclos biogeoquímicos mediados pela vegetação na superfície terrestre. Tornou-se evidente que a disponibilidade de nutrientes – *i.e.* nitrogênio (N) e fósforo (P), que são determinantes para os padrões globais de biomassa e produtividade primária, podem limitar os efeitos da possível fertilização por CO<sub>2</sub> sobre a produtividade e biomassa na Amazônia (AERTS; CHAPIN, 1999; ELSER et al., 2010; FINZI et al., 2011, 2015; FLEISCHER et al., 2019; GOLL et al., 2013; LUGLI et al., 2019; NORBY et al., 2005, 2010; REED; YANG; THORNTON, 2015; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; SCHLESINGER; BERNHARDT, 2013; WANG; LAW; PAK, 2010; YANG et al., 2016; ZAEHLE et al., 2014). Além da importância da disponibilidade de nutrientes, alterações na composição das comunidades vegetais poderão influenciar o ciclo de C frente aos efeitos diretos e indiretos das alterações da [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup> (concentração atmosférica de dióxido de carbono). (BLANCO et al., 2014; HASEGAWA et al., 2018; NORBY et al., 2016; PILLAR et al., 2013; SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; TURNER; BRENES-ARGUEDAS; CONDIT, 2018; VAN BODEGOM; DOUMA; VERHEIJEN, 2014; VERHEIJEN et al., 2013; WALKER; KINZIG; LANGRIDGE, 1999; XU et al., 2016). Nas próximas seções, o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub>, a importância dos nutrientes e o papel da biodiversidade funcional serão descritos brevemente a fim de se contextualizar e justificar a realização desta pesquisa.

### **1.1. Efeito de Fertilização por CO<sub>2</sub>**

O efeito de Fertilização por CO<sub>2</sub> é observado como o aumento da produtividade primária bruta (GPP) – especialmente das plantas C<sub>3</sub>, em resposta ao aumento da [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup>. Este aumento de produtividade é resultante da eficiência enzimática frente a maior disponibilidade de substrato (CO<sub>2</sub>) para a assimilação de C mediado pela RuBisCO (Ribulose-1,5 bi fosfato carboxilase/oxidase) (IDSO et al.,

1987; KIMBALL; IDSO, 1983) e/ou da melhoria na eficiência do uso da água na fotossíntese, que é a razão entre as taxas de assimilação de C e transpiração (WONG; COWAN; FARQUHAR, 1979). No primeiro caso, o aumento da eficiência fotossintética é resultante de uma maior razão entre fotorrespiração e carboxilação em plantas C3 (KRAMER, 1981), ou seja, a maior disponibilidade de substrato 'certo' aumenta a eficiência da enzima. A RuBisCO tem afinidade por O<sub>2</sub>. Tal afinidade é modulada pela temperatura do mesófilo. Quanto maior a temperatura maior a probabilidade de uma molécula de RuBisCO dar início ao ciclo enzimático após captar O<sub>2</sub>. Tal processo é chamado de fotorrespiração e tem saldo energético negativo). Assim, o aumento de CO<sub>2</sub> altera os valores de compensação da fotorrespiração, permitindo maior assimilação de C em maiores temperaturas. No segundo caso, a maior eficiência do processo fotossintético é resultante da diminuição da condutância estomática, o que aumenta a eficiência da planta quanto ao uso de recursos hídricos na produção de biomassa, i.e., em condições [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup> elevada, os vegetais mantêm a abertura dos estômatos por menos tempo, perdendo menos vapor de água no processo (FARQUHAR, 1997; IPCC et al., 2001; NORBY et al., 2005). Também no caso dos estômatos, a temperatura exerce um forte efeito de modulação. A temperatura interfere no comportamento estomático e sobre as condições físicas que influenciam a condutância estomática. Em altas temperaturas algumas plantas podem abrir seus estômatos para reduzir a temperatura foliar (KOSTAKI et al., 2020). A temperatura também controla o déficit de pressão de vapor (VPD) que é importante para a condutância estomática (BUCK, 1981; MEDLYN et al., 2011; WONG; COWAN; FARQUHAR, 1979).

A fertilização por CO<sub>2</sub> foi observada inicialmente em experimentos de laboratório, em nível de indivíduos (EAMUS; JARVIS, 1989; NORBY et al., 1992; NORBY; O'NEILL; LUXMOORE, 1986). O processo também tem sido investigado em escalas de comunidades e ecossistemas, por meio de experimentos de manipulação da concentração de CO<sub>2</sub> ambiente dos tipos *Open-top Chamber* (OTC) e *Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment Experiment* (FACE), implementados, na maior parte dos casos, em regiões extratropicais (DE GRAAFF et al., 2006; MEDLYN et al., 2016; NORBY et al., 2016). Em áreas temperadas, experimentos FACE mostraram uma resposta positiva na acumulação de biomassa vegetal, pelo menos nos anos iniciais (NORBY et al., 2010). Estudos de modelagem subsequentes, baseados em alguns destes experimento indicam que o aumento de biomassa é inibido pela limitação por

N (WALKER et al., 2014a, 2015). Recentemente um experimento FACE (EucFACE) foi iniciado em uma área subtropical na Austrália, com solos extremamente pobres em P, nestas condições não houve acréscimo de C na vegetação e do solo frente a maior concentração de CO<sub>2</sub> (ELLSWORTH et al., 2017; JIANG et al., 2020). Por outro lado, o tratamento do EucFACE provocou mudanças na diversidade taxonômica e funcional da vegetação de sob-bosque (HASEGAWA et al., 2018) particularmente, favorecendo a dominância de espécies de gramíneas C3 via a exclusão de espécies C4. O tratamento também resultou em maior disponibilidade de nutrientes no solo (OCHOA-HUESO et al., 2017; OCHOA-HUESO; PIÑEIRO; POWER, 2019) sendo incerta a origem destes nutrientes já que não foi observado aumento nas taxas de respiração do solo (DRAKE et al., 2018). Contudo, há evidências de alteração nas taxas respiratórias de raízes (SALOMÓN et al., 2019). Dadas os resultados preliminares deste experimento, fica evidenciada a possibilidade de que apesar de não influenciar diretamente o acúmulo de C na vegetação e no solo, em ecossistemas pobres em P ou mesmo limitados por outros recursos, o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> pode gerar alterações taxonômicas e funcionais que influenciam a sucessão ecológica e os atributos/funções ecossistêmicas. Estudos baseados em dados de sensoriamento remoto indicam um provável efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> na forma de um aumento de cobertura vegetal (*greening*) especialmente em regiões onde a água é o fator mais limitante para o crescimento das plantas (DONOHUE et al., 2013; ZHU et al., 2016). Em Zhu et al. (2016), os autores demonstram, a partir de bancos de imagens de satélites, modificações no padrão global do índice de área foliar em diversos biomas; com cerca de 70 % da variação positiva observada sendo atribuída aos efeitos de fertilização por CO<sub>2</sub>. É evidente a importância deste efeito sobre o papel mitigatório que os ecossistemas terrestres desempenham e podem desempenhar no futuro frente às emissões antropogênicas de CO<sub>2</sub>. Porém, a disponibilidade de nutrientes e a reorganização das comunidades de plantas podem interferir de maneiras contrastantes nesse papel.

## **1.2. A importância dos nutrientes**

Estudos de modelagem dos ecossistemas terrestres e os experimentos de manipulação da concentração de CO<sub>2</sub> têm demonstrado, entre outros resultados importantes, que geralmente a produtividade primária líquida (NPP) aumenta em

resposta ao aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera. No entanto, alguns modelos indicam (WALKER et al., 2014a; ZAEHLE et al., 2014) que esta resposta é atenuada após períodos iniciais pela limitação progressiva por Nitrogênio (PNL, sigla do Inglês *Progressive Nitrogen Limitation*). A PNL é um processo de retroalimentação negativa, hipotético, em que no caso de aumento da [CO<sub>2</sub>] atmosférica, a disponibilidade de N é suprimida pela acumulação de C e N em reservatórios com maior tempo de residência (e.g., tecidos lenhosos e Matéria Orgânica no solo) sendo o N originado de reservatórios com alta razão N:C (e.g., Folhas e raízes finas). Esta hipótese pode ser aplicada a outros nutrientes (LUO et al., 2004; REICH et al., 2006). Todos os experimentos do tipo FACE (com exceção do EucFACE) e OTC considerados nos estudos citados foram realizados em climas temperados em regiões onde a limitação da produtividade primária por Nitrogênio é preponderante (REICH; HUNGATE; LUO, 2006).

Ao contrário do ambiente natural físico, onde observamos grande variação na estequiometria dos elementos, os organismos vivos possuem relações estequiométricas comportadas em um intervalo restrito, sempre com  $C > N > P$  (SCHLESINGER; BERNHARDT, 2013; STERNER; ELSER, 2002). Esta característica dos organismos resulta em um acoplamento entre os ciclos de C, N e P nos ecossistemas. Deste modo, espera-se que a acumulação de C pelo efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> nos ecossistemas terrestres seja influenciada pela disponibilidade destes nutrientes (FINZI et al., 2011). O N é correlacionado positivamente com a capacidade fotossintética em nível foliar (DOMINGUES et al., 2010; KATTGE et al., 2009; WALKER et al., 2014b) em virtude da sua presença nas enzimas relacionadas à fotossíntese (CHAPIN III; MATSON; MOONEY, 2002). O P é outro importante nutriente que limita a produtividade primária em ecossistemas terrestres (AERTS; CHAPIN, 1999) e possivelmente limitará os efeitos da fertilização por CO<sub>2</sub> sobre a produtividade da vegetação (CASTANHO et al., 2013; CERNUSAK et al., 2013; FLEISCHER et al., 2019; QUESADA et al., 2012), especialmente na região da Pan-amazônia, que possui solos muito antigos e pobres nesse elemento (QUESADA et al., 2010). O P é fundamental no metabolismo energético e na composição das membranas celulares. Porém, poucos modelos de vegetação incorporam as interações entre os ciclos biogeoquímicos do C, N e P (REED; YANG; THORNTON, 2015). Os ciclos de P e N, apesar de fortemente acoplados ao ciclo de C nos seres vivos, possuem uma diferença básica fundamental. O Ciclo de N possui

um reservatório gasoso, que associado a ação de microrganismos e eventos de alta energia, como relâmpagos, ou a reação de *Haber-Bosch*, podem transferir N atmosférico ao solo na forma de Íons. O P, não possui um reservatório gasoso e a fonte principal deste elemento ao solo é a rocha matriz. Assim a evolução temporal pedogenética leva ao empobrecimento contínuo deste elemento no solo (HE et al., 2021; SMECK, 1985; WALKER; SYERS, 1976). Pouco se sabe ainda sobre a influência conjunta dos ciclos do P e N sobre o armazenamento e estabilidade do C na Amazônia e em outros ecossistemas tropicais (CERNUSAK et al., 2013), Um estudo recente, comparando 14 modelos de vegetação em um desenho experimental simulando o AmazonFACE (FLEISCHER et al., 2019) demonstrou que a consideração do ciclo de P nos modelos diminui o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> sobre a produtividade primária líquida e sobre o acúmulo de biomassa na floresta amazônica frente a um aumento da [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup> simulada. Neste mesmo estudo, os autores ressaltam a variabilidade dos resultados gerada pelos diferentes modos de implementação do processo de respiração das plantas nos modelos, especialmente nos modelos CNP - *i.e.* modelos que simulam os ciclos de C, N e P.

### **1.3. Diversidade vegetal de formas e funções e o Ciclo do C na Amazônia**

Outro importante aspecto ainda pouco explorado em modelos de vegetação, e que pode ser fundamental para a diminuição das incertezas relacionadas ao futuro das florestas na Amazônia, são as propriedades ecossistêmicas conferidas pela diversidade funcional das comunidades vegetais à floresta amazônica e aos ecossistemas de maneira geral (CORNWELL et al., 2008; DÍAZ et al., 2001, 2016; HOOPER et al., 2006; KLEIDON; MOONEY, 2000; LAUGHLIN; LAUGHLIN, 2013; NAEEM; DUFFY; ZAVALETA, 2012; NAEEM et al., 1999; PAVLICK et al., 2013; REU et al., 2011b; WALKER; KINZIG; LANGRIDGE, 1999). A diversidade funcional é medida pelos valores e amplitudes de atributos de indivíduos, que tem efeito sobre o funcionamento do ecossistema onde estão inseridos (TILMAN, 2001a, 2001b). Estes atributos são qualquer característica genética ou fenotípica passível de medição em nível de indivíduo (CHAPIN et al., 2000). Os atributos são classificados como funcionais não pelos seus efeitos nos ecossistemas, mas por estarem diretamente relacionados ao desempenho das funções biológicas dos indivíduos dentro da comunidade, incluindo suas relações com outros organismos (VIOLLE et

al., 2007). Cada atributo funcional está relacionado a um ou mais *trade-offs*, ou seja, uma possível modificação benéfica de um atributo tem efeitos negativos sobre a eficiência de outro, ou outros atributos (KNEITEL; CHASE, 2004; STEARNS, 1989). A biodiversidade funcional, é portanto diretamente ligada ao funcionamento ecossistêmico, uma vez que a forma e função dos organismos é fundamental para relações e feedbacks que controlam o fluxo de energia e matéria através da cadeia trófica (DÍAZ et al., 2001; LINDEMAN, 1942; SCHLESINGER; BERNHARDT, 2013; STERNER; ELSER, 2002).

#### **1.4. Simulando ecossistemas: do todo, as partes fundamentais**

A narrativa cabível na introdução de um texto como este não permite resgatar os caminhos tortuosos e incertos do processo científico com exatidão. O advento dos computadores revolucionou as Ciências de maneira geral. Os modelos de vegetação, ou de superfície terrestre, que primeiro previram o fim da floresta amazônica são apenas os precursores de uma extensa categoria de programas de computador que codificam o entendimento científico atual dos processos físicos, químicos, biológicos e ecológicos que caracterizam os ecossistemas terrestres. Tal codificação ocorre por meio de funções matemáticas que descrevem os tais processos. Assim, dizemos que estes programas de computador são baseados em processos. Modelos dinâmicos de vegetação baseados em processos. Alguns destes processos *ecofisiológicos* são profundamente compreendidos, como a fotossíntese, outros ainda não, como os processos respiratórios de manutenção e crescimento das plantas. No primeiro caso, o da fotossíntese, dispomos de modelos bioquímicos de alta complexidade e poder preditivo. No segundo, nossos modelos são simples funções matemáticas adaptadas a escassos dados de observação. Não trataremos aqui as distinções ente modelos mecanísticos e modelos empíricos. Esta digressão tem apenas a missão de introduzir o tipo de modelo utilizado neste estudo, e que foi citado com frequência até aqui. Na seção dos métodos apresentarei o modelo e o definirei dentro da categoria de Modelos Dinâmicos de Vegetação (que chamaremos agora de DGVM, sigla do Inglês *Dynamic Global Vegetation Models*).

Aproveitando o tema da seção, falo agora sobre a representação da biodiversidade funcional nos DGVM, após décadas prolíficas de descobertas científicas. Inicialmente, a lógica utilizada na maioria dos DGVM para sintetizar a

imensa diversidade de formas e funções das plantas, foi, e é, baseada na classificação em diferentes grupos funcionais (PFT - tipo funcional de planta ou *Plant Functional Type*), que correspondem a grupos de plantas teoricamente similares, de acordo com a distribuição geográfica, características fisiológicas, morfológicas e fenológicas (CRAMER, 1997; KATTGE et al., 2011; MCDOWELL; XU, 2017; PRENTICE et al., 2014; WALKER et al., 2017). Em um PFT, os valores de atributos funcionais das plantas, ligados ao funcionamento ecossistêmico, são mantidos constantes espacial e temporalmente. O PFT pode ser entendido como uma estratégia de vida com valores médios de atributos funcionais de plantas observadas em uma comunidade, ecossistema ou região geográfica. A incorporação dos PFT aos modelos baseados em processos, para simulação dos fluxos de matéria e energia na superfície terrestre deu origem a esta prolífica classe, ou categoria, de modelos dinâmicos de vegetação, que chamamos de DGVM, e que possibilitaram miríades de estudos científicos, elucidando o funcionamento dos mais variados ecossistemas terrestres, no passado, presente e futuro (FRIEDLINGSTEIN et al., 2020; LUCHT et al., 2002, 2006; SITCH et al., 2008; SMITH et al., 2014; WANG; LAW; PAK, 2010; WULLSCHLEGER et al., 2014). É questionável, no entanto, que o uso de poucos PFT nos modelos (geralmente em torno de 10 para um dado modelo de vegetação global) afeta negativamente o poder preditivo, ao excluir possíveis estratégias de vida que são diferentes da estratégia média (BERZAGHI et al., 2020; WANG et al., 2012). Evidências experimentais (HASEGAWA et al., 2018; ZIEHN et al., 2011) e de modelagem com DGVM (HIGGINS; LANGAN; SCHEITER, 2014; KLEIDON; MOONEY, 2000; LANGAN; HIGGINS; SCHEITER, 2017; PAVLICK et al., 2013; REU et al., 2011a, 2011b; SAKSCHEWSKI et al., 2015, 2016; SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013; VERHEIJEN et al., 2015) mostram que a abordagem baseada em PFT subestima a diversidade de formas e funções da vegetação e os seus efeitos para o funcionamento dos ecossistemas terrestres frente aos efeitos diretos e indiretos das alterações antropogênicas na  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$ . Dada a diversidade de estratégias de vida representadas pela diversidade de atributos funcionais, é provável que, frente as mudanças ambientais, as comunidades vegetais hiper diversas, como a amazônica, sofram mudanças em sua composição funcional sem que necessariamente ocorra alteração significativa nos reservatórios de C, entre outros processos e atributos ecossistêmicos, devidos a reorganização da comunidade de plantas (GONZALEZ; LOREAU, 2009; SAKSCHEWSKI et al., 2016;

WALKER; KINZIG; LANGRIDGE, 1999). A simplificação imposta pela utilização dos PFT para caracterizar a vegetação ignora a variabilidade espacial e temporal de atributos funcionais chave para a ciclagem do C, nutrientes e água, empobrecendo as simulações das respostas destes fluxos biogeoquímicos frente a alterações ambientais (DE BELLO et al., 2021; JOHN PASTOR, 2008; WALKER et al., 2017; WESTOBY; WRIGHT, 2006; WOLKOVICH et al., 2014; WULLSCHLEGER et al., 2014).

Na virada do século, alguns modelos de vegetação incorporaram, de maneiras diversas, maior variabilidade dos atributos funcionais de plantas em sua formulação – ex.: JeDi-DGVM (KLEIDON; MOONEY, 2000; PAVLICK et al., 2013; REU et al., 2011b), aDGVM2 (SCHEITER; LANGAN; HIGGINS, 2013) e TFS (FAUSET et al., 2019; FYLLAS et al., 2014), entre outros, abrindo caminho para uma nova geração de modelos de vegetação. O aumento da diversidade funcional, através de um aumento na variabilidade espacial e temporal de atributos funcionais de plantas, nos modelos, permite a simulação dos processos ecológicos da comunidade, relacionados à biodiversidade funcional de plantas, de maneira conjunta aos processos ecofisiológicos recorrentes em estudos de modelagem de vegetação. Os avanços da Ecologia Funcional e de Comunidades, elucidando relações entre atributos funcionais de plantas e estratégias de vida, *tradeoffs* demográficos e competição, fornecem um conhecimento fundamental que pode e deve ser incorporado aos modelos de vegetação a fim de melhor compreender as intrincadas relações entre a biodiversidade funcional das plantas e o funcionamento ecossistêmico (DE BELLO et al., 2012, 2021; DÍAZ et al., 2016; KUNSTLER et al., 2016; LAUGHLIN, 2014; MOLES, 2018; RÜGER et al., 2020; WALKER et al., 2017). Resta mencionar que esta nova geração de modelos ainda não representa os ciclos de N e P acoplados ao seu ciclo de C.

A pesquisa apresentada aqui representa um avanço pioneiro na modelagem de vegetação: o desenvolvimento, testagem e aplicação experimental de um DGVM com os ciclos de N e P acoplados ao ciclo de C e com a variabilidade temporal e espacial de atributos funcionais de plantas totalmente incorporada na forma de milhares estratégias de vida concorrentes.

## 2. OBJETIVOS

Este estudo tem o objetivo geral de investigar as inter-relações dos ciclos biogeoquímicos do carbono, nitrogênio e fósforo, o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> e aspectos da diversidade funcional da floresta amazônica frente as mudanças ambientais regionais esperadas. Para tanto, a análise dos dados gerados pelo modelo dinâmico de vegetação (DGVM) CAETÊ-CNP (*Carbon And Ecosystem functional Trait Evaluation model – C, N, and P*), aqui apresentado, foi dividida em duas fases principais, cada uma representando um objetivo específico:

1. Avaliação do modelo através da comparação entre valores simulados (considerando-se condições ambientais observadas) e valores observados, buscando elucidar as razões de possíveis discordâncias entre esses valores, sejam elas relacionadas ao modelo ou aos bancos de dados observacionais.
2. Realização de testes de sensibilidade do modelo sob diferentes condições ambientais, observando-se a dinâmica biogeoquímica e diversidade funcional da floresta, em escala de comunidades e ecossistemas.

A partir dos objetivos propostos, foram definidas as seguintes **hipóteses** sobre os resultados dos testes de sensibilidade com o modelo CAETÊ-CNP:

1. As perturbações (Variações na [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup>, temperatura, precipitação e disponibilidade de nutrientes) resultarão em alterações na abundância das estratégias de vida simuladas; Tais alterações na abundância das estratégias de vida e a consequente alteração na distribuição dos atributos funcionais na comunidade – *i.e.*, Composição funcional, em resposta a alterações ambientais, resultarão em alterações na disponibilidade de nutrientes no solo e nas taxas de aquisição de nutrientes (N e P);
2. As alterações na abundância das estratégias de vida desencadearão uma dinâmica compensatória da biomassa da floresta amazônica frente às perturbações simuladas. Ou seja, alterações na abundância de estratégias de vida possibilitarão a manutenção da biomassa florestal frente a mudanças ambientais de precipitação e temperatura;
3. A disponibilidade de P, e não do N, limitará o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> nos ecossistemas da Pan-amazônia durante o período histórico simulado.

A limitação citada nas hipóteses deve ser entendida em escala de ecossistema, ou seja, a limitação da produção e alocação de biomassa na vegetação na área de simulação. Em virtude da natureza baseada em atributos funcionais do modelo CAETÊ-CNP, espera-se que determinadas estratégias de vida, durante o tempo de simulação e sob alterações ambientais, sejam favorecidas em detrimento de outras, resultando em alterações na abundância de estratégias de vida, que acarretam alterações na composição funcional das comunidades das áreas simuladas pelo modelo. Estas alterações interagem de maneira complexa com propriedades e funções do ecossistema, como a biomassa, produtividade primária, disponibilidade de água e nutrientes no solo. Na simulação histórica, as referidas perturbações ambientais são caracterizadas por alterações crônicas nas variáveis climáticas (temperatura e precipitação) e na  $[CO_2]^{ATM}$ . Fato que decorre da natureza observada destas perturbações no período histórico. Nos testes de sensibilidade estas mesmas variáveis são alteradas de maneira abrupta no início da simulação. Ainda nos testes de sensibilidade, o aumento da disponibilidade de N e/ou P é aplicado gradualmente, ano a ano, caracterizando uma perturbação crônica.

Naturalmente, o simples estabelecimento de hipóteses a priori limita a aplicabilidade de um estudo de modelagem. Neste sentido, hipóteses que surgem após a realização dos experimentos delineados podem ser de maior valor científico, já que a criação e utilização de modelos baseados em processos é motivada pela elucidação de relações que não podem ser reconhecidas em detalhe pela análise dos dados observados disponíveis. Assim as hipóteses *a posteriori* aqui referidas serão apresentadas após a elucidação dos métodos e dos resultados obtidos no desenho experimental proposto.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

Será descrita aqui a tarefa técnica não trivial de desenvolvimento de um modelo dinâmico de vegetação, capaz de simular os fluxos e reservatórios de C, N e P no ecossistema, incorporando maior variabilidade de atributos funcionais de plantas. Apresento, inicialmente um breve relato temporal da história de desenvolvimentos que culminou com a versão final do modelo CAETÊ-CNP. Após isso, serão descritos os processos simulados pelo modelo e suas limitações. Evitarei o uso de equações quando estas estiverem descritas na literatura citada, o código fonte do modelo descrito é público. Um quadro com as principais siglas e abreviaturas utilizadas neste texto é disponibilizado no Apêndice 1 (Quadro Suplementar - QS 1).

A tarefa de construção do modelo CAETÊ, foi iniciada no ano de 2017, tomando como base de desenvolvimento uma versão do modelo CPTEC-PVM2 (LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009; OYAMA; NOBRE, 2004) um modelo de vegetação potencial que é alimentado com médias mensais de variáveis climáticas para intervalos climatológicos, estimando a vegetação potencial em equilíbrio (OYAMA; NOBRE, 2004). Apesar de conter o código fonte capaz de calcular a produtividade primária dos ecossistemas terrestres e o ciclo hidrológico, o CPTEC-PVM2 não utiliza PFT nem calcula a dinâmica do C em diferentes reservatórios na vegetação. Naquele ano, eu auxiliei as colegas Bianca Fazio Rius e Helena Alves do Prado na criação de uma versão inicial do modelo CAETÊ, um modelo estacionário, ou de equilíbrio, que calcula a produtividade primária e o ciclo hidrológico juntamente com o ciclo biogeoquímico de C em diferentes reservatórios da vegetação, baseando-se na simulação concorrente centenas de diferentes estratégias de vida. (PRADO, 2017; RIUS, 2017, RIUS et al., 2021, *em revisão*). Esta versão do CAETÊ, nomeada aqui como CAETÊ-ME (Modelo Estacionário), foi o ponto de partida para os desenvolvimentos que levam ao CAETÊ-CNP. Em resumo, estes desenvolvimentos consistiram em:

1. Conversão de modelo estacionário em dinâmico: no modo estacionário os dados de entrada são climatologias (medias mensais em um intervalo climatológico) para temperatura na superfície, precipitação, pressão atmosférica, radiação de ondas curtas incidente e umidade relativa. A partir destas entradas os fluxos e reservatórios de C e água potenciais, ou em

equilíbrio, são estimados de maneira interativa, mensalmente. No modo dinâmico, apresentado aqui, os dados de entrada são as mesmas variáveis, com a resolução temporal diária, ou seja, em um determinado dia ou passo temporal, os fluxos e taxas são calculados e os reservatórios são atualizados a partir dos valores médios diários calculados com base nas variáveis de entrada no dia e a partir o estado atual do modelo. Os dados gerados pela versão dinâmica do modelo são cerca 6 ordens de grandeza maiores que as saídas do modelo estacionário (*e.g.*, Megabytes para as saídas do modelo estacionário e Terabytes para as saídas do modelo dinâmico).

2. Implementação de 9 atributos funcionais de plantas novos, todos relacionados a ciclagem de nutrientes no ecossistema e um reservatório de C, N e P não estrutural na vegetação, responsável pela manutenção do balanço de massa no sistema.
3. Implementação dos fluxos (aquisição, turnover e retranslocação, ou reabsorção) e reservatórios (folhas, raízes, reserva [não estrutural], tecidos lenhosos) de N e P, acoplados ao ciclo de C via razões de massa P:C e N:C nos compartimentos estruturais da vegetação.
4. Implementação do modelo de mineralização de Matéria Orgânica (MO) e nutrientes, que calcula a ciclagem do C, N e P no solo e respiração heterotrófica (Trabalho supervisionado pela Prof. Anja Rammig da Universidade Técnica de Munique).
5. Implementação do modelo de custos de C para a aquisição e retranslocação de N e P foliar.

A ordem dos itens acima, denota a sequência temporal de desenvolvimento do modelo CAETÊ-CNP. Nas próximas seções serão descritos os métodos de construção do modelo, os protocolos de simulação, avaliação e aplicação, bem como o método de produção um conjunto de mapas de frações de P na AE, que auxiliou o desenvolvimento do projeto científico aqui apresentado, principalmente no que concerne à dinâmica do P no solo. Estes mapas foram desenvolvidos por mim com a colaboração de Anja Rammig, Katrin Fleischer, Tatiana Reichert e Luis Carlos Coloco, Beto Quesada e Phillip Papastefanou. Todas as bibliotecas de software utilizadas para compilação, execução do modelo e análise de dados nesta pesquisa são inteiramente livres e/ou de código aberto e serão mencionadas em momento oportuno.

### 3.1. O modelo CAETÊ-CNP

O grão espacial de aplicação do modelo, *i.e.*, onde os filtros ambientais são uniformes para todas as estratégias simuladas, corresponde a uma área retangular de 0.5° latitude por 0.5° longitude (WGS-84) que integra uma matriz bidimensional com valores válidos no polígono delimitador da AE.

#### 3.1.1. Simulando comunidades de plantas em um modelo de ecossistemas

O modelo CAETÊ-CNP simula os processos que compõe os ciclos biogeoquímicos do C, N e P na vegetação terrestre a partir de uma lógica baseada na variabilidade espacial e temporal de atributos funcionais de plantas, nos *tradeoffs* relacionados e nos filtros ambientais, que são as variáveis climáticas, edáficas e de uso comum de recursos (Nutrientes e Água) que influenciam a vegetação. O modelo simula os processos relacionados à produtividade primária e alocação de recursos (os modelos de produtividade primária e alocação são apresentados em seções dedicadas, à frente no texto) de maneira concorrente, para milhares de combinações semi-aleatórias de atributos funcionais de plantas, de maneira análoga ao modelo KM-2000 (KLEIDON; MOONEY, 2000). A estas combinações chamaremos de estratégias de vida de plantas, ou simplesmente estratégias de vida. Os criadores do modelo KM-2000 nomearam, assertivamente, estas combinações de *plant prototypes*. De maneira mais direta, no modelo CAETÊ-CNP, a inclusão de maior diversidade funcional no processo de modelagem se dá pela multiplicação dos tipos funcionais de plantas sendo simulados. Em vez de uma ou duas dezenas de PFT, contendo valores médios para atributos funcionais chave, são simuladas milhares de estratégias de vida contendo combinações valores de atributos funcionais que pertencem cada um a uma distribuição estatística definida *a priori*. Os atributos funcionais utilizados no CAETÊ-CNP, para gerar a composição funcional inicial, estão listados nos quadros 1 e 2.

Os filtros ambientais, impostos pelas variáveis climáticas/ambientais e pela disputa por recursos selecionam quais estratégias de vida que persistem na AE (PAUL; KEDDY, 1992; ROSCHER et al., 2012; VAN BODEGOM et al., 2012; WEIHER; KEDDY, 1995). As estratégias de vida que apresentam maior aptidão para os filtros ambientais simulados pelo CAETÊ-CNP permanecem sendo simuladas durante a execução do modelo, enquanto as estratégias de vida menos aptas são

eliminadas das células de grade, nossos grãos espaciais. A aptidão das estratégias de vida, é representada por suas respectivas frações de ocupação em cada célula de grade. Frações estas que são estimadas diariamente, a partir da biomassa total potencial nos compartimentos da vegetação de cada estratégia de vida coexistente. Assim, a biomassa total potencial de cada estratégia de vida determina a fração de área ocupada por ela e a sua influência sobre processos ecossistêmicos, e sobre a composição funcional em cada grão espacial, que pode ser entendida aqui como uma comunidade simulada. Para um dado grão espacial, então, há um vetor que valores que corresponde a fração de ocupação de cada estratégia de vida ativa. Este vetor é utilizado como peso em uma média ponderada que resulta nos valores para os **fluxos, reservatórios e atributos funcionais** integrados em um dado grão espacial. Esta lógica é baseada na hipótese *mass-ratio*, que declara que as espécies mais abundantes moldam o funcionamento ecossistêmico (GARNIER et al., 2004; GRIME, 1998; MOKANY; ASH; ROXBURGH, 2008; ROSCHER et al., 2012; SHIPLEY; VILE; GARNIER, 2006). Obviamente, o conceito de espécie não é análogo ao conceito de estratégia de vida. Mas se duas espécies são suficientemente similares em termos de atributos funcionais é possível afirmar que elas possuem a mesma estratégia de vida, que pertençam ao um mesmo grupo funcional ou mesmo, que pertençam a mesma Identidade Funcional, e que seus efeitos sobre a funcionalidade ecossistêmica sejam equivalentes. Assim, podemos substituir as espécies pelas estratégias de vida na hipótese *mass-ratio* sem alterar a lógica subjacente. A partir do mesmo raciocínio, é possível aplicar ao grão espacial, uma métrica comum, que mede a composição funcional das comunidades bióticas, a CWM – *Community Weighted Mean*. Na sua concepção formal, a CWM de um atributo funcional é a média comunitária ponderada deste atributo, sendo o ponderador a abundância relativa de cada uma das espécies da comunidade (GARNIER et al., 2004). Se assumirmos a equivalência entre abundância relativa de espécies e a fração de ocupação das estratégias de vida (e a hipótese *mass-ratio*), torna-se viável a aplicação da CWM nas células de grade, ou seja, no grão espacial do modelo. É importante ressaltar que a CWM mede a composição e identidade funcionais de um determinado grão espacial, sendo que estes atributos da comunidade representam um elo entre os atributos funcionais dos organismos e os processos ecossistêmicos (CLARK et al., 2012; FORTUNEL et al., 2014; MOUILLOT et al., 2013). Finalmente, fica evidente que o modelo CAETÊ-CNP não considera

diretamente a história filogenética, taxonômica e biogeográfica das comunidades vegetais da AE. Cada grão espacial recebe o mesmo conjunto inicial de estratégias de vida, que são então filtradas durante a simulação paralela e independente de cada grão espacial da AE.

Não há competição direta por N, P e Água no CAETÊ-CNP, mas as estratégias de vida ativas no grão espacial são expostas as mesmas condições de disponibilidade hídrica e de nutrientes (N e P) no solo. Estes valores por sua vez são CWM, não para atributos funcionais, e sim para o fluxo ou reservatório biogeoquímico em questão. Logo a integração dos atributos biogeoquímicos em cada grão espacial é uma aplicação da métrica CWM sobre estes atributos, tendo como ponderador o vetor de frações de ocupação das estratégias de vida ativas no grão espacial. O mesmo acontece para os reservatórios vegetais. Deste modo, o CAETÊ-CNP simula a coexistência entre as estratégias de vida ativas em cada grão espacial simulado. A competição por energia luminosa é implementada de maneira simples. No momento, o percentil 0-95% (em massa de C, sendo essa massa a soma dos tecidos foliares, raízes finas e 5% da massa de tecidos lenhosos) das estratégias de vida coexistentes são penalizados em 20% do fluxo de fótons incidente.

As relações de abundância/dominância dentro da comunidade podem ser afetadas por variações ambientais, como mudanças de precipitação e temperatura, por exemplo. Estas variações na abundância das espécies podem, por sua vez, ser precursoras de alterações compensatórias que podem ou não resultar em manutenção dos processos e atributos ecossistêmicos frente as alterações ambientais (GONZALEZ; LOREAU, 2009; WALKER; KINZIG; LANGRIDGE, 1999). Além disso, reorganização da comunidade frente a uma perturbação ou alteração ambiental pode gerar alterações na composição funcional que repercutem pelo ecossistema e podem interagir com as alterações ambientais de forma sinérgica, influenciando sucessão ecológica na comunidade e a dinâmica dos processos e atributos ecossistêmicos. (HASEGAWA et al., 2018; WALKER; KINZIG; LANGRIDGE, 1999).

Os valores dos atributos funcionais de cada estratégia de vida criada para o modelo são semi-aleatórios, significando que a amplitude e/ou distribuição destes valores é definida a partir de dados observados, quando possível. No CAETÊ-CNP o número de estratégias de vida é definido antes da execução do modelo e pode

alcançar a ordem de grandeza dos milhares. Todas as células de grade são povoadas inicialmente com o mesmo conjunto inicial de estratégias de vida. Os valores dos atributos funcionais são fixos para cada estratégia, ou seja, o CAETÊ-CNP não simula adaptação ou plasticidade fenotípica e sim a dinâmica de abundância e dominância das estratégias de vida que coexistem em cada célula de grade. A eliminação de uma estratégia de vida se dá a partir de um valor mínimo de biomassa dos compartimentos vegetais ( $0.001 \text{ kg (C) m}^{-2}$ ) das raízes e folhas simultaneamente. Quando ocorre em um grão espacial, a eliminação de uma estratégia de vida é irreversível. No modelo CAETÊ-CNP não há transferência de estratégias de vida entre grãos espaciais vizinhos.

### 3.1.2. Atributos funcionais variantes

O modelo CAETÊ-CNP possui 17 atributos funcionais que podem variar entre as estratégias de vida de plantas simuladas. Nove destes atributos foram adicionados neste estudo (Quadro 1). Estes atributos, aqui incluídos, têm relação direta com os ciclos biogeoquímicos do N e do P e com diversos processos fisiológicos das plantas, modulando a aquisição e utilização de C, N e P, e influenciando processos ecofisiológicos chave para o ciclo destes elementos e de energia no ecossistema.

Quadro 1. Atributos funcionais adicionados, para viabilizar a inclusão dos ciclos de nitrogênio e fósforo no CAETE-CNP. Note que os atributos funcionais das duas primeiras linhas são na verdade seis variáveis distintas. Os processos relacionados a aquisição e utilização de recursos e os tradeoffs ecofisiológicos são referentes a formulação do CAETÊ-CNP e refletem as limitações inerentes ao processo de modelagem aqui desenvolvido. FONTE: dados da pesquisa.

<b>Atributo funcional</b>	<b>Aquisição/utilização de recursos</b>	<b>Tradeoffs ecofisiológicos</b>
Razões de massa N:C nos reservatórios estruturais vegetais (i.e., folhas, tecidos lenhosos, raízes) (Unidade: $\text{g g}^{-1}$ )	As razões de massa N:C influenciam as taxas de aquisição e uso de N e alocação de C nos tecidos vegetais	O Nitrogênio nos tecidos tem efeito direto positivo sobre a respiração autotrófica. Nas folhas o N tem efeito positivo sobre a atividade enzimática nos modelos bioquímicos de fotossíntese C3 e C4
Razões de massa P:C nos reservatórios estruturais vegetais (i.e., folhas, tecidos lenhosos, raízes) (Unidade: $\text{g g}^{-1}$ )	As razões de massa P:C influenciam as taxas de aquisição e uso de P e alocação de C nos tecidos vegetais	No modelo, o P não influencia as taxas de assimilação de C e de respiração autotrófica. (Veja a justificativa no texto)
Retranslocação (reabsorção) de N e P na abscisão foliar (RSP) (Unidade: % N e %P foliar)	O nitrogênio e o fósforo reabsorvidos dos tecidos foliares influenciam a aquisição de nutrientes e a alocação de C	O reservatório de N é contabilizado no cálculo de respiração autotrófica. Ambos N e P reabsorvidos (Reserva) não tem efeito sobre a assimilação de C.
Fração da NPP diária para diazotrofos. Fixação Biológica de N (PDIA) (Unidade: % NPP diária)	O N adquirido por microrganismos fixadores em troca de C composto primário (NPP) influencia a aquisição de N e alocação de C	O N fixado pode influenciar as taxas respiratórias

Razão de colonização das raízes por micorrizas (endo e ectomicorrizas). Associação micorrízica (AMP) (Unidade: % EM/AM)	O tipo de simbiose influencia, juntamente com os valores de C nas raízes finas e nutrientes disponíveis para a aquisição, o Custo de Carbono para a aquisição de nutrientes.	O modelo calcula o custo/estratégia de aquisição de N e P ótimos/as de acordo com o modelo FUN. O custo de C diário é subtraído da NPP do dia seguinte.
---	--	---

O restante dos atributos funcionais (Quadro 2) foi incluída anteriormente, durante o desenvolvimento do CAETÊ-ME (PRADO, 2017; RIUS, 2017), com minha participação direta no desenvolvimento científico. A geração das estratégias de vida de plantas é um processo complexo, pois alguns atributos funcionais são dependentes entre si. Por exemplo, as frações (taxas) de alocação de C para os tecidos vegetais (Quadro 2) devem ser combinações numéricas onde a soma entre as taxas de alocação para cada reservatório seja 1, ou 100% do C destinado a alocação nos reservatórios vegetais. O tempo de residência do C, por sua vez, pode ser amostrado como um número pseudoaleatório, com distribuição conhecida. É importante observar que estes seis atributos, as taxas de alocação de C e tempo de residência do C (ambos para os reservatórios de folhas, raízes finas e tecidos lenhosos) definem as relações alométricas de cada estratégia de vida criada. Estas relações alométricas são válidas apenas se a estratégia de vida resultante de uma dada combinação for capaz acumular um valor mínimo de C em cada um dos reservatórios simulados, quando alimentada interativamente com uma entrada de C constante. O modelo CAETÊ-CNP simula estratégias de vida gramínoides, que possuem apenas os reservatórios de folhas e raízes finas, e as lenhosas, que possuem também um reservatório de tecidos lenhosos. Cerca de 7% das estratégias de vida criadas para uma simulação são gramínoides. Sendo que 60% das estratégias gramínoides realizam o ciclo fotossintético C4. Estes valores foram definidos de maneira arbitrária.

O processo de criação de uma estratégia de vida é realizado nas etapas descritas a seguir. Note que alguns passos (1 e 4) são realizados apenas uma vez, sendo que os dados gerados nestes passos são reutilizados (amostrados) para a subsequente criação de outras estratégias de vida:

1. Criação da combinação das taxas de alocação de C ( $a_x$ ) em porcentagem (%). Nas estratégias lenhosas, as taxas de alocação para folhas e raízes finas e tecidos lenhosos ( $a_f$ ,  $a_r$ ,  $a_l$ , respectivamente) são todos os trios ( $a_f$ ,  $a_r$ ,  $a_l$ ) para os quais  $a_f + a_r + a_l = 100$ . Aplica-se esta regra a uma combinação exaustiva entre elementos de três vetores ordenados  $A_f$  e  $A_r$  e  $A_l$ , tendo como

- valores mínimo igual a 10 e máximo igual a 90 com intervalo de 0.0125 entre elementos. Para as estratégias não lenhosas, onde  $a_1 = 0$ , os valores mínimo e máximo são de 20 e 80, respectivamente, com o mesmo intervalo entre elementos usado para estratégias lenhosas. Todas as combinações geradas, cerca de 160 mil, são armazenadas em arquivo para a utilização no passo posterior;
2. Processo de combinação entre os trios e duplas de taxas de alocação, e valores de tempo de residência do C nos reservatórios. Este processo define as relações alométricas da estratégia de vida sendo gerada. Para tanto, uma combinação de taxas de alocação é amostrada, de maneira aleatória, do pool de combinações gerado no passo anterior. A este vetor, são adicionados os valores para o tempo de residência nas folhas, raízes finas e tecidos lenhosos. Estes valores, por sua vez são números pseudoaleatórios gerados computacionalmente. Para folhas e raízes finas os valores mínimo e máximo de tempo de residência do C são 0.08333 e 4 anos. Para tecidos lenhosos, o valor máximo é de 80 anos e mínimo de 0.08333 anos. Para a amostragem do tempo de residência, utilizei distribuições uniformes com amplitude definida pelos valores de mínimo e máximo. Os limites mínimo e máximo de tempo de residência e taxas de alocação são baseados em Pavlick et al., (2013);
  3. Chamemos o vetor criado no passo anterior de E, com 6 elementos, que definem as taxas de alocação e o tempo de residência do C nos tecidos (folhas, raízes finas e tecidos lenhosos). Para checar a viabilidade deste vetor E como um acumulador de C, simulamos um sistema onde há a entrada constante de um valor mínimo de C,  $1.0 \times 10^{-3} \text{ kg m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ , que é dividido em 2(3) reservatórios para as estratégias gramínoides (lenhosas). O vetor E é então utilizado para calcular de maneira dinâmica os reservatórios a partir da entrada de C em questão. Ao final de um período de 3000 passos (dias), se os valores dos reservatórios de folhas e raízes finas forem, simultaneamente, iguais ou acima do valor mínimo de entrada, o vetor E é habilitado para receber os 11 atributos funcionais restantes, que finalizam a definição da Identidade Funcional da estratégia de vida;
  4. Criação das razões N:C e P:C ( $\text{g(Nutriente)} \text{ g(Carbono)}^{-1}$ ) dos tecidos vegetais. Aqui também há dependência, ou relação entre os atributos, já que

a relação N:P tem uma amplitude observada limitada em diferentes organismos vivos (KATTGE et al., 2011; REICH; OLEKSYN, 2004). O processo de criação das combinações N:C e P:C é semelhante ao processo de criação das estratégias de alocação. A regra para a criação é que para um determinado reservatório, como as folhas, a razão N:P deve ser maior ou igual a 2 e menor ou igual a 60 dentro do reservatório. Para raízes finas e folhas os valores mínimo e máximo são, para o N,  $5 \times 10^{-4}$  e  $0.06 \text{ g(N) g(C)}^{-1}$  e para o P,  $2 \times 10^{-6}$  e  $8 \times 10^{-3} \text{ g(P) g(C)}^{-1}$ . Para os tecidos lenhosos os valores mínimo e máximo são divididos por 10. O processo de dá pela combinação exaustiva de elementos de dois vetores finitos ordenados, um para cada nutriente, e subsequente seleção das combinações (N:C, P:C) adequadas segundo a regra, para cada reservatório. Estas combinações são armazenadas e amostradas aleatoriamente, sendo anexadas ao vetor E durante a criação da estratégia de vida, que a partir disso passa a ser um vetor contendo 12 elementos descrevendo as relações alométricas a concentração de N e P nos reservatórios vegetais. Os valores mínimos e máximos estipulados aqui são baseados em um estudo observacional de nutrientes foliares (REICH; OLEKSYN, 2004). Assumimos que as raízes finas são equivalentes às folhas quanto a razão de massa de nutrientes e que os tecidos lenhosos tenham razão de massa de nutrientes em uma ordem de magnitude menor que os outros dois reservatórios;

5. Finalização da criação da **Estratégia de Vida**, doravante nomeada EV, através da inclusão de mais cinco atributos funcionais amostrados de maneira independente. Como discutido a seguir.

A definição do ciclo fotossintético (C3 ou C4), como já mencionado, se dá pela seleção aleatória de 60% das EV gramínoides. O atributo g1 (Quadro 2) é amostrado de uma distribuição uniforme com valores mínimo igual a 1 e máximo igual a 15 (MEDLYN et al., 2011). A reabsorção (RSP) de N e P (Quadro 1) é calculada apenas para o reservatório foliar. O atributo funcional eficiência de reabsorção (%) é amostrado de uma distribuição uniforme com amplitude entre 30 e 60. Este atributo representa a taxa (%), de nutrientes ( $\text{g m}^{-2}$ ) que é recuperada do tecido foliar antes de sua transferência para a serapilheira. A mesma taxa é aplicada para a reabsorção de N e P (AERTS, 1996; WRIGHT; WESTOBY, 2003). Os nutrientes reabsorvidos são incluídos num cálculo de custos de C para a aquisição

de N e P (ALLEN et al., 2020; BRZOSTEK; FISHER; PHILLIPS, 2014; FISHER et al., 2010). A Fixação Biológica de N (FBN) é representada por um investimento diário de uma fração da Produtividade Primária Líquida (NPP), que é convertida em N disponível para alocação de C (PDIA). O CAETÊ-CNP não simula os processos de saída de N e P do ecossistema (Transporte via dissolução, volatilização etc.), logo, o resultado da fixação biológica do N é um aumento progressivo dos reservatórios de N no solo. A fim de minimizar o problema, os valores para este atributo são amostrados de uma distribuição uniforme com mínimo de 1 e máximo de 5%. Apenas as EV lenhosas são capazes de fixação de N. No evento de criação, uma estratégia de vida lenhosa possui 50% de chances de receber um valor positivo para este atributo, ou seja, de ter alguma capacidade de realizar a FBN. O valor final de N fixado para uma estratégia é calculado a partir da aplicação do modelo de FBN baseado na temperatura do solo (HOULTON et al., 2008). O tipo de associação micorrízica (AMP), é representado por um coeficiente que define a fração de tecido radicular colonizado por micorrizas arbusculares - AM, (também reconhecidas como endomicorrizas, em que o fungo simbiote pertence ao filo *Glomeromycota*). O complemento, ou seja, o restante do tecido radicular é automaticamente colonizado por Ectomicorrizas - EM (em que o fungo simbiote é um basidiomiceto). O coeficiente de associação com micorrizas é amostrado de uma distribuição uniforme com amplitude 0.01-0.99, e é utilizado para o cálculo dos custos de C para a aquisição de N e P, implementado no modelo CAETE-CNP. Este tema será abordado mais à frente na seção de métodos. Deste modo se dá a criação de uma EV. A sequência de passos descritas nesta seção é codificada em um programa que gera uma quantidade arbitrária de EV, formando um conjunto inicial, que é utilizado então para a execução do modelo.

Quadro 2. Grupo complementar de atributos funcionais utilizados no CAETÊ-CNP. Estes atributos foram implementados na criação do CAETÊ-ME e são descritos na literatura pertinente. FONTE: Dados da pesquisa

<b>Atributo funcional variante</b>	<b>Unidade</b>	<b>Tradeoffs envolvidos</b>
Ciclo fotossintético	C3/C4	Plantas C3 e C4 diferem nas respostas os fatores externos fundamentais para a fotossíntese, como a concentração de CO <sub>2</sub> , Temperatura, disponibilidade de água e nutrientes e Irradiância

Sensibilidade da condutância estomática à assimilação de CO <sub>2</sub> (g1)	KPa <sup>0.5</sup>	<i>Tradeoff</i> entre a capacidade de assimilação de carbono e a constância da assimilação frente ao stress hídrico. É utilizado na função de cálculo da condutância estomática do modelo. Este atributo representa a estratégia da planta quanto a eficiência no uso da água
Taxa de alocação – Folhas	%	A alocação determina a quantidade da NPP que é direcionada a cada um dos três compartimentos vegetais. Há um <i>tradeoff</i> de conservação de massa.
Taxa de alocação – Tecidos lenhosos	%	O mesmo que para o item anterior.
Taxa de alocação – Raízes finas	%	O mesmo que para o item anterior.
Tempo de Residência do C - Folhas	Anos	<i>Tradeoffs</i> relacionados ao balanço de massa. A SLA é calculada a partir do Tempo de Residência. A SLA influencia, por meio do Índice da Área Foliar (LAI) o cálculo da PPB
Tempo de Residência do C – Raízes finas	Anos	Importância para balanço de massa. Fator relacionado a capacidade de captação de água no solo.
Tempo de Residência do C – tecidos lenhosos	Anos	Importância para balanço de massa.

### 3.1.3. Processos ecofisiológicos: Produtividade primária

No modelo CAETÊ-CNP, os processos ecofisiológicos que simulam a produtividade primária potencial são calculados para cada uma das EV ativas em um grão espacial, sendo que os valores finais de biomassa vegetal e fluxos biogeoquímicos, na vegetação, para cada grão espacial são CWM da sua assembleia de EV ativas. O C da vegetação é dividido entre os reservatórios (ou compartimentos) estruturais, que são: folhas, raízes finas, tecidos lenhosos. Para estes reservatórios, as razões de N:C e P:C (ambas em g g<sup>-1</sup>) são considerados como atributos variantes, ou seja, cada EV simulada possui uma combinação única destes atributos funcionais. O CAETÊ-CNP também possui um reservatório não estrutural, onde o C, N e P redirecionados em alguns processos são armazenados. O modelo calcula os ciclos fotossintéticos C3 (FARQUHAR; VON CAEMMERER; BERRY, 1980; LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009; OYAMA; NOBRE, 2004) e C4 (CHEN et al., 1994) sendo a taxa máxima de atividade da RuBisCO –  $v_{cmaxA}$ , dependente do status foliar de N segundo Domingues et al. (2010), p. 980 (tabela A2, linha 1). Os modelos de fotossíntese são modelos bioquímicos e são sensíveis a temperatura no mesofilo, a  $[CO_2]^{ATM}$  e ao fluxo de radiação fotossinteticamente ativa. A decisão de utilizar apenas o status de N foliar como base para o cálculo da  $v_{cmaxA}$  se deve ao fato de que o modelo de respiração autotrófica considera apenas

o status de N nos tecidos vegetais (RYAN, 1991). O N foliar é uma função da massa instantânea de C e do atributo funcional variante N:C, no reservatório de folhas. Apesar das evidências da influência do P sobre o processo de assimilação (DOMINGUES et al., 2010), a inclusão do efeito do status de P foliar no cálculo da  $v_{cmaxA}$ , seria desejável se a contrapartida respiratória estivesse presente, o que não é o caso do CAETÊ-CNP. Até o momento, não tenho conhecimento de qualquer modelo de respiração autotrófica que considere o status de P nos tecidos vegetais. A produtividade primária bruta (GPP) é estimada a partir do escalonamento das taxas de fotossíntese em nível foliar para a escala do dossel, em que o Índice de Área Foliar (LAI) é dividido em duas camadas representando folhas de sombra e folhas de sol (DE PURY; FARQUHAR, 1997). O LAI é calculado a partir da massa de C do reservatório foliar e da Área Foliar Específica (SLA). A SLA por sua vez é calculada a partir do atributo funcional variante tempo de residência do C nas folhas (PAVLICK et al., 2013; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997). A respiração autotrófica (AR) é sensível a temperatura ambiente (folhas e tecidos lenhosos) e do solo (raízes finas), à massa de N do tecido vegetal e ao crescimento, de acordo com o modelo de Ryan (1991). As reservas de C e N, que serão descritas adiante, entram no cálculo de respiração de manutenção e crescimento. O modelo de Produtividade Primária Líquida ( $NPP = GPP - AR$ ) aqui utilizado tem um histórico de aplicações precedentes e é descrito em detalhes na literatura científica (LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009; OYAMA; NOBRE, 2004; PRADO, 2017; RIUS, 2017). Em casos de NPP negativa, há perda de biomassa equivalente dos reservatórios estruturais potenciais de cada EV. Antes do processo de alocação diário, a NPP é subtraída dos custos de aquisição de nutrientes (Descrito à frente). A condutância estomática é calculada a partir das condições atmosféricas e da assimilação de C por meio de uma derivação do modelo de condutância estomática ótima (MEDLYN et al., 2011; PRADO, 2017), onde o atributo funcional variante  $g_1$  (Quadro 2), modula a sensibilidade da condutância estomática (passagem de  $H_2O$  e  $CO_2$  pelo estômato) de acordo com o déficit de pressão de vapor (DPV) ambiente. O gradiente crescente de  $g_1$  vai de estratégias mais conservadoras em termos de transpiração, que aumentam a resistência estomática (recíproco multiplicativo da condutância estomática) em respostas a altos valores de DPV ambiente, a estratégias menos conservadoras, que mantém alta condutância estomática em ambientes com alto DPV, às custas de maior transpiração. A GPP é penalizada por meio de uma função

empírica baseada na disponibilidade hídrica e na massa de C das raízes finas (PAVLICK et al., 2013; RIUS, 2017). Neste projeto foram apenas incluídos, no módulo da NPP, o ciclo fotossintético C4, a dependência da  $v_{maxA}$  no N foliar, o cálculo da AR para o compartimento de reserva de C e os custos de aquisição de nutrientes.

#### 3.1.4. Processos ecofisiológicos: Alocação de Carbono

No modelo CAETÊ-CNP a demanda de N e P pela vegetação é dependente das razões de massa N:C e P:C e da fração da NPP destinada para cada um dos reservatórios da vegetação: (i) raízes finas, (ii) folhas, (iii) tecidos lenhosos. As razões de massa, as taxas de alocação (que definem o particionamento da NPP entre os reservatórios) e o tempo de residência, são atributos funcionais variantes entre as estratégias de vida, mas fixos em cada uma delas (Quadro 2). Caso a quantidade de minerais disponíveis no solo e nos compartimentos de reserva não seja suficiente para manter as razões de massa de uma EV, ao alocar o seu saldo positivo dos produtos fotossintéticos (NPP, subtraída dos custos de aquisição de nutrientes), não há alocação integral destes produtos, sendo o excedente direcionado para compartimento não estrutural de reserva de C. Os compartimentos de reserva de C, N e P de cada EV são reservatórios independentes que recebem C quando há limitação da alocação de C por falta de nutrientes, e N e P que são reabsorvidos do compartimento de folhas e adquiridos passivamente. A reserva de C pode ser realocada diariamente, quando há disponibilidade de nutrientes, assim como as reservas de N e P, que podem ser reutilizadas para a alocação de C. A reservas de C e N são consideradas no cálculo de AR, assim como os outros compartimentos vegetais, a partir de uma adaptação do modelo de Ryan (1991). O compartimento de reserva de C tem uma respiração de crescimento equivalente a 25% da massa acrescida no passo temporal. A alocação da NPP nos compartimentos vegetais é limitada pela menor alocação potencial dadas as razões N:C e/ou P:C da estratégia de vida. A alocação dos produtos fotossintéticos pode ser limitada por N ou P, ou por ambos simultaneamente de maneira diferencial para folhas, tecidos lenhosos e raízes finas. Ainda no módulo de alocação de C são calculados os fluxos de Matéria Orgânica (MO contendo C, N e P) que são destinados ao solo, bem como a massa de nutrientes que é reabsorvida pela planta

durante a senescência dos tecidos foliares. Os fluxos de C, N e P da vegetação para o solo são CWM da comunidade de EV, assim como as taxas de aquisição de N e P.

A aquisição de N e P, pelas plantas, pode ser passiva, por meio de N e P dissolvidos na água captada pelas raízes, ou ativa, quando há gastos energéticos envolvidos na aquisição de nutrientes via raízes (FISHER et al., 2010). Assumimos que cada estratégia tem a capacidade de assimilar todo o N e P necessário para o processo de alocação, com limite máximo dado pela quantidade de nutrientes disponíveis nos reservatórios de aquisição. Os nutrientes adquiridos, via transporte ativo, reabsorção ou fixação (para o N) são contabilizados em um custo de aquisição de nutrientes. O programa de computador que realiza a alocação é codificado em Fortran95 e é acessível publicamente, junto ao restante do código fonte do modelo CAETÊ-CNP.

### 3.1.5. Processos ecofisiológicos: estratégias e custos de aquisição de nutrientes

O modelo FUN – *Fixation and Uptake of Nitrogen* (FISHER et al., 2010) foi adaptado para calcular os custos de diferentes estratégias de aquisição ativa de nutrientes pelas EV simuladas no CAETÊ-CNP. A partir do cálculo dos custos, a estratégia de aquisição de nutrientes menos custosa é selecionada. As estratégias não são simuladas mecanicamente e são utilizadas apenas para o cálculo de custos de aquisição. As raízes finas têm a capacidade de adquirir toda a quantidade de nutrientes que se encontra nas proximidades (que corresponde a uma fração do N e P disponíveis). No modelo CAETÊ-CNP não há a simulação da difusão de nutrientes das zonas sem raízes para as proximidades. Os nutrientes acessíveis pelas raízes são estimados a partir de uma taxa constante dos reservatórios inorgânicos em solução. Para o N a taxa é de 2% e para o P, 0.3%, em referência às diferentes mobilidades do N e do P no solo. Esta é uma simplificação importante e pode se argumentar que um módulo de cálculo de nutrientes disponíveis na zona de alcance da raiz seja necessário, levando-se em consideração o meio físico-químico do solo. Uma alternativa, mais simples, seria utilizar as taxas diárias de difusão estimadas por outros modelos. Esta é uma simplificação importante que deve ser resolvida antes das próximas modificações do modelo CAETÊ-CNP. O quadro 3 apresenta as estratégias de aquisição de nutrientes utilizadas no CAETÊ-CNP para calcular os custos de aquisição/fixação/reabsorção e os respectivos reservatórios onde ocorre a

aquisição/subtração. Os custos de C para as diferentes EV são subtraídos diretamente da NPP, imediatamente antes do processo de alocação de C, no dia subsequente.

Quadro 3. Estratégias de aquisição de nutrientes utilizadas para o cálculo de Custos de C para a aquisição de nutrientes. MA é a o método de Aquisição. AM = micorrizas arbusculares, EM = ectomicorrizas. FONTE: Dados da pesquisa.

Estratégia	MA	Descrição	Nutriente	Reservatório de Aquisição
Passiva	Transporte passivo	Aquisição de nutrientes em solução na água assimilada.	N/P	Inorgânico em solução
nma	Transporte ativo	Aquisição pela superfície das raízes em simbiose com AM	N/P	Inorgânico em solução
nme	Transporte ativo	Aquisição pela superfície das raízes em simbiose com EM	N/P	Inorgânico em solução
am	Transporte ativo	Aquisição pela superfície das hifas de AM	N/P	Inorgânico em solução
em	Transporte ativo	Aquisição pela superfície das hifas das EM	N/P	Inorgânico em solução
ramAP	Fosfatase	Atividade enzimática de raízes colonizadas por AM	P	orgânico
remAP	Fosfatase	Atividade enzimática de raízes colonizadas por EM	P	orgânico
em0	Nitrogenases	Atividade enzimática de EM	N	orgânico
AMAP	Fosfatase	Atividade enzimática de AM	P	orgânico
em0X	Exsudados orgânicos	Exsudados orgânicos por EM	P	inorgânico

Como indicado anteriormente, no CAETÊ-CNP, as raízes também podem adquirir nutrientes de maneira passiva, através da água adquirida pelas raízes finas. Neste processo, os nutrientes (N e P) em solução no solo são passivamente adquiridos, um processo que não envolve custos de Carbono. A aquisição passiva é modelada como originalmente no FUN (FISHER et al., 2010) por uma função que é baseada na taxa de transpiração e na massa de nutrientes solúveis (N e P) disponíveis para aquisição. O cálculo de custos de Carbono (CC) para diferentes estratégias de aquisição ativa é fundamentado na seguinte equação:

$$C_c = \frac{k_{NUT}}{M_{NUT}} + \frac{K_C}{M_C} \quad (\text{Eq. 1})$$

Onde  $k_{NUT}$  e  $K_C$  são constantes que modulam os custos de C para raízes finas colonizadas por AM ou EM. A constante  $k_{NUT}$  é diferente para cada uma das estratégias de associação micorrízica. O coeficiente de associação micorrízica (AMP) é utilizado para particionar  $M_{NUT}$  e  $M_C$ , e assim poder realizar o cálculo dos custos de aquisição de nutrientes para cada classe de associação micorrízica (AM,

EM) para cada EV coexistente. Todas as variáveis e constantes tem como unidade fundamental  $ML^{-2}$  (e.g.  $g\ m^{-2}$ ). Os valores de  $k_{NUT}$  e  $K_C$  são adaptados da versão mais recente do FUN (ALLEN et al., 2020). Assim, o custo da aquisição ativa de nutrientes é calculado, sendo após isso, somado ao custo de reabsorção e subtraído diretamente da NPP destinada para a alocação no dia posterior. Os nutrientes incorporados, ou adquiridos pela assembleia de EV ativas são integrados (CWM) em cada grão espacial, assim como os fluxos de C, N e P que partem dos tecidos vegetais em direção a serapilheira. O CC é considerado, para fins de análise posterior dos dados modelados, como um fluxo distinto da AR. O programa de computador que realiza cálculo de custos de C para a aquisição de nutrientes é codificado em Fortran95 e é acessível publicamente, junto ao restante do código fonte do modelo CAETÊ-CNP.

### 3.1.6. Processos do solo: Mineralização biológica

A decomposição da matéria orgânica é parte fundamental dos ciclos biogeoquímicos. Ela controla a taxa de mineralização de C e nutrientes e a disponibilidade desses nutrientes na atmosfera, hidrosfera e pedosfera. A atividade de organismos vivos é responsável por maior parte da decomposição da matéria orgânica em ambientes florestais. O solo influencia os ciclos biogeoquímicos, fornecendo o meio para muitos dos organismos vivos e um reservatório de diferentes formas de nutrientes devido a uma diversidade de ligações químicas e forças de ligação possíveis (AERTS; CHAPIN, 1999; SCHLESINGER; BERNHARDT, 2013; SMECK, 1985). A atividade das plantas é responsável pela entrada de C orgânico e energia nos ecossistemas terrestres e é importante para a mineralização do C orgânico no solo. A atividade fotossintética das plantas traz o C da atmosfera para os ecossistemas. O C é então alocado para órgãos da planta e compostos secundários, que eventualmente são transformados em biomassa morta. No solo, a atividade das raízes, em conjunto com a comunidade microbiana trabalha para extrair os nutrientes e energia (para os micróbios) restantes da matéria orgânica morta causando sua decomposição (WOLLAST; MACKENZIE; CHOU, 1993). A representação da decomposição da matéria orgânica do solo em Modelos Dinâmicos de Vegetação Global é comumente simulada por meio de sistemas de Equações Diferenciais Ordinárias e com diferentes graus de complexidade. Nestes modelos, o papel central da atividade microbiana sobre as taxas de decomposição é

controlado pela temperatura e disponibilidade de água na forma de equações que descrevem a atividade enzimática (SIERRA; MÜLLER; TRUMBORE, 2012).

Os ciclos de C, N e P no solo, se iniciam com a matéria proveniente da vegetação. O decaimento, i.e., senescência, dos tecidos é uma função do tempo de residência do C e da Massa total de C em cada um dos compartimentos da vegetação. O fluxo de Matéria Orgânica originado de cada reservatório estrutural da vegetação ( $MO_{res}$ ,  $g\ m^{-2}\ dia^{-1}$ ) para cada estratégia de vida é calculado diariamente:

$$MO_{res} = C_{res} * (t_{res} * 365.2)^{-1} \quad (\text{Eq. 2})$$

Onde  $C_{res}$  é a massa de C ( $g\ m^{-2}$ ) e  $t_{res}$  é o tempo de residência do C (em anos) para cada reservatório da EV. Os fluxos de nutrientes,  $N_{res}$  e  $P_{res}$ , para a serapilheira, são estimados a partir da  $MO_{res}$  e dos atributos funcionais N:C e P:C,

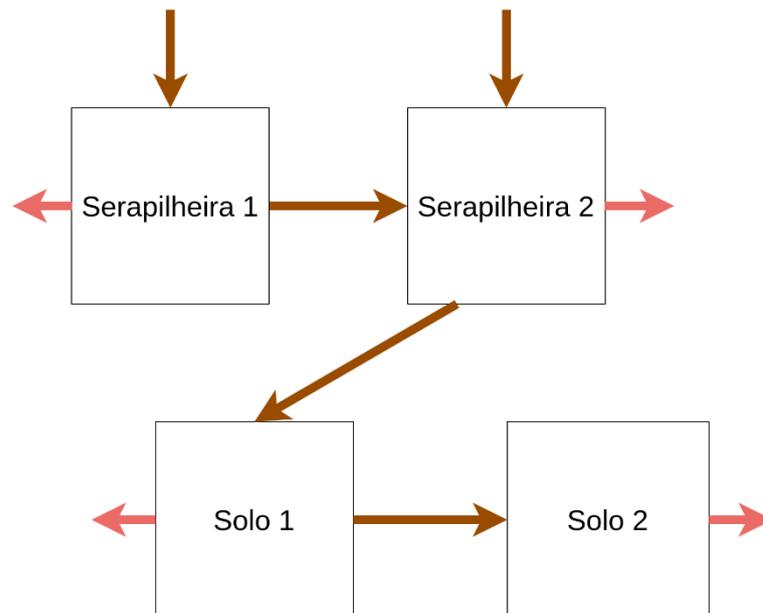


Figura 2. Representação esquemática dos sub-reservatórios de Matéria Orgânica que compõe o perfil do solo simulado (Figura 3, círculo maior). O reservatório Serapilheira 1 recebe, predominantemente o material vegetal originado dos compartimentos de folhas e raízes finas. Serapilheira 2 recebe o material originado nos tecidos lenhosos e parte do material proveniente dos compartimentos de folhas e raízes finas. A decomposição, ou decaimento é serial, e cada compartimento possui um tempo de residência do C pré-definido (Tabela 1). As setas marrons indicam fluxos de C, N e P provenientes da vegetação e em ciclagem no solo. As setas rosas indicam a mineralização biológica de C (Respiração Heterotrófica), N e P (Mineralização biológica de nutrientes).

sendo que os fluxos  $N_{res}$  e  $P_{res}$  ( $g\ m^{-2}\ dia^{-1}$ ) provenientes do reservatório foliar são modificados pelo processo de reabsorção. Os fluxos  $MO_{res}$ ,  $N_{res}$  e  $P_{res}$  das EV são integrados no grão espacial via CWM e então fracionados entre os reservatórios de

serapilheira (Figura 2). Para simular a decomposição de matéria orgânica no CAETÊ-CNP, implementei um modelo com complexidade intermediária. Os fluxos de C, N e P são particionados e enviados para dois reservatórios de serapilheira. O fluxo de C e nutrientes é serial, partindo dos reservatórios de serapilheira para os dois reservatórios de solo (Figura 2). Os fluxos de nutrientes são acoplados ao ciclo C por meio de razões estequiométricas (N:C, P:C) flexíveis em cada reservatório.

A mineralização biológica de C em cada reservatório é conduzida por um modelo de decaimento de primeira ordem (Eq. 3) com base na temperatura do solo (PAVLICK et al., 2013; RADDATZ et al., 2007; THUM et al., 2011). A influência da umidade do solo ( $w$ ) na decomposição é representada por uma função da saturação de água no solo (Eq. 4) desenvolvida especificamente para solos com baixo teor de C (MOYANO; MANZONI; CHENU, 2013).

$$DC_t = Q_{10}^{\left(\frac{T-20}{10}\right)} \frac{C_t}{t_r} f(w) \quad (\text{Eq. 3})$$

$$f(w) = 3.11w + 2.42w^2 \quad (\text{Eq. 4})$$

Onde  $DC_t$  é a massa de C que sofreu decaimento no passo de tempo  $t$ ,  $C_t$  é a massa de C no respectivo compartimento de solo ou serapilheira,  $t_r$  é o tempo de residência intrínseco de C do reservatório (Tabela 1),  $f(w)$  representa a influência da saturação de água no solo na taxa de decomposição de C;  $Q_{10}$  é uma constante (1.2) e  $T$  é a temperatura do solo em °C.

Tabela 1. Tempo de residência do C nos compartimentos do solo. Estes valores são utilizados na Eq. 3. FONTE: Dados da pesquisa.

Compartimento	Tempo de Residência $t_r$ (Anos)
Serapilheira 1	25
Serapilheira 2	250
Solo 1	2000
Solo 2	5000

O decaimento diário de C ( $DC_t$ ) para cada reservatório do solo é dividido entre respirado e transferido (RADDATZ et al., 2007; THUM et al., 2011). Nos primeiros três reservatórios parte do C que sofreu decaimento é transferido para o próximo reservatório da série, sendo o restante considerado C mineralizado (equivalente a respiração heterotrófica no respectivo compartimento). No último reservatório de C

(Solo 2 na figura 2) todo o C decomposto é mineralizado (ou respirado). Os fluxos de C são dirigidos por uma série de equações diferenciais resolvidas numericamente com passo temporal diário- Eq. 3 a 11. Os nutrientes mineralizados são proporcionais à respiração heterotrófica diária do solo e às proporções de nutrientes em cada reservatório no tempo  $t$ :

$$\frac{dC_t}{dt} = C_{t-1} - DC_t + (CP + f(L_t)) \quad (\text{Eq. 5})$$

O que significa que o conteúdo de C em qualquer reservatório da figura 2, no tempo  $t$  ( $C_t$ ) é o valor do reservatório no intervalo de tempo anterior menos a massa de C orgânico decomposto,  $DC_t$ , somada de uma fração da entrada diária de serapilheira para o solo, representada pela função  $f(L_t)$ , mais o carbono proveniente do reservatório anterior -  $CP$ , se for o caso. Observe que  $f(L_t)$  é igual a zero para os dois reservatórios de solo (os quadrados inferiores na figura 2) e  $CP$  é igual a zero para o primeiro reservatório de serapilheira (o quadrado superior esquerdo na figura 2). Assim, o  $CP$  para cada compartimento  $i$  é definido como:

$$CP_i = DC_{i-1} - RH_{i-1} \quad (\text{Eq. 6})$$

$$RH_i = DC_i * k \quad (\text{Eq. 7})$$

Onde  $RH_i$  é Respiração Heterotrófica do compartimento  $i$  e  $k$  uma constante que define a proporção de C decomposto entre a atmosfera e os reservatórios seguintes (RADDATZ et al., 2007; THUM et al., 2011). A função de particionamento  $f(L_t)$  para o compartimento Serapilheira 1 é definida como:

$$f(L_t) = \text{Leaflitter} * c + \text{Rootlitter} * c \quad (\text{Eq. 8})$$

Onde  $c = 0.75$ ,  $\text{Rootlitter}$  é a matéria orgânica originada em raízes finas e  $\text{Leaflitter}$  é a matéria orgânica morta originada das folhas. O reservatório Serapilheira 2 recebe o C proveniente dos tecidos lenhosos -  $cwd$ , mais o C remanescente dos fluxos de serapilheira da folha e da raiz. Para o compartimento Serapilheira 2, a função é definida como:

$$f(L_t) = cwd + Leaf litter * (1 - c) + Root litter * (1 - c) \quad (\text{Eq. 9})$$

A partição das entradas de nutrientes nos reservatórios Serapilheira 1 e 2 obedece à mesma lógica de  $f(L_t)$ . Não há interferência sobre a estequiometria (C:N:P) do solo. Os compartimentos orgânicos de C, N e P e os compartimentos inorgânicos de N e P (Figura 3) são atualizados a cada passo de tempo de acordo com as entradas e saídas de todo o sistema, incluindo-se a aquisição de N e P no solo, pelas raízes.

### Ciclos biogeoquímicos no modelo CAETÊ-CNP

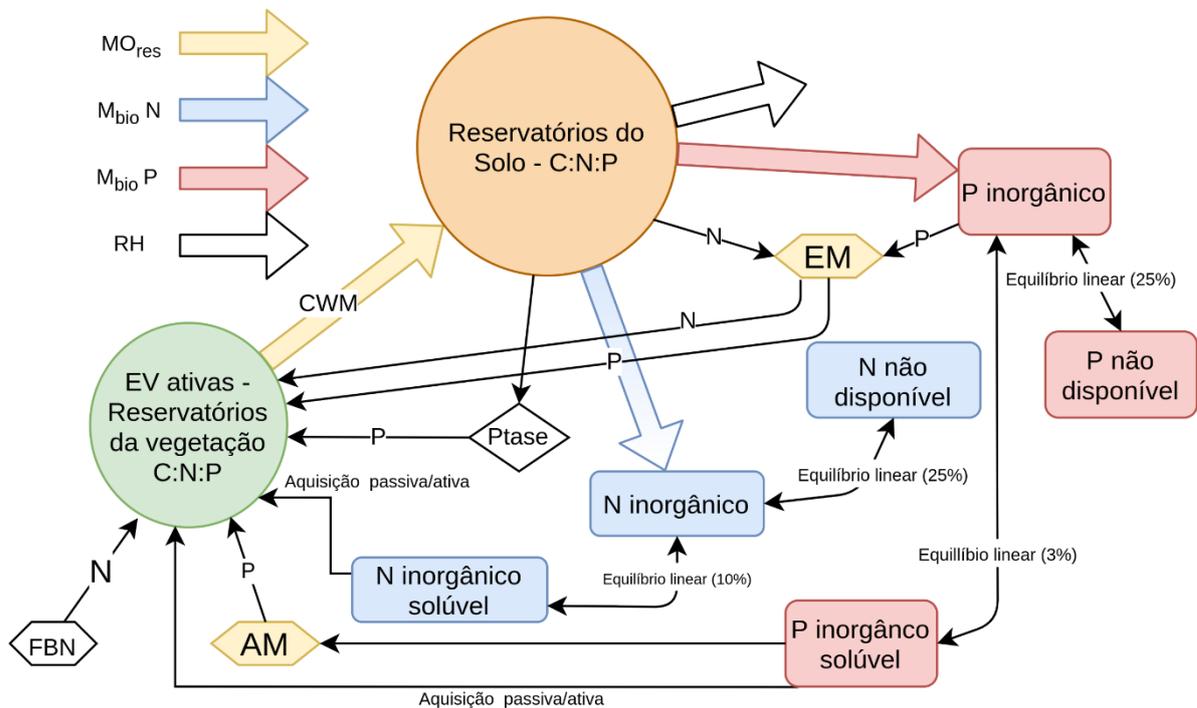


Figura 3. Representação dos ciclos de C, N e P no CAETÊ-CNP.  $MO_{res}$  é a Matéria Orgânica resultante do turnover dos reservatórios vegetais. CWM, Community Weighted Mean, indica o processo de integração dos fluxos de C, N e P baseado na hipótese mass-ratio.  $M_{bio}$  é a mineralização biológica e RH é a Respiração Heterotrófica. Os reservatórios do solo – círculo maior possuem razões de massa N:C e P:C não fixas. A mineralização biológica ( $M_{bio\ N}$  e  $M_{bio\ P}$ ) alimenta os reservatórios de N e P inorgânicos; que estão em equilíbrio com os sub-reservatórios não disponível e inorgânico solúvel. Os sub-reservatórios de N e P são atualizados diariamente de acordo com funções lineares representadas pelas setas bidirecionais (Equilíbrio linear). Entre parênteses, a porcentagem do reservatório N ou P inorgânico que é atribuída diariamente aos subcompartimentos não acessível e inorgânico solúvel. A mesma estrutura controla a dinâmica dos reservatórios inorgânicos de N (retângulos azuis) e P (retângulos rosas) com diferentes taxas de equilíbrio, simulando a maior mobilidade do N no solo. As setas que partem de EM (Ectomicorrizas), indicam possíveis estratégias de aquisição, com diferentes custos. As setas que chegam em EM são as fontes dos respectivos nutrientes. FBN é a Fixação Biológica de N. Ptase indica a ação de fosfatases nos reservatórios de P orgânico. A mineralização bioquímica é representada pelas estratégias de aquisição que agem nos reservatórios do solo (N e P orgânicos). No CAETÊ-CNP, as fosfatases podem ser empregadas pelas raízes ou pelas hifas de MA (Micorrizas Arbusculares). As nitrogenases e exsudados orgânicos são estratégias de EM, exclusivamente. A setas pretas que chegam na vegetação (círculo verde) indicam possíveis estratégias que são mutuamente excludentes, exceto para a aquisição passiva. A estratégia utilizada para cada nutriente é selecionada de acordo com o modelo de custo de aquisição de nutrientes implementado aqui. Atualmente o modelo não considera os gastos de C e N com a produção de enzimas e exsudados orgânicos

A mineralização biológica de nutrientes,  $N_m$  e  $P_m$  ( $\text{g m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ) do solo, são funções da  $RH_i$  e dos valores instantâneos de  $N:C_i$  e  $P:C_i$  de cada reservatório  $i$  do solo:

$$N_m = \sum_{i=\{1...4\}} RH_i N:C_i \quad (\text{Eq. 10})$$

$$P_m = \sum_{i=\{1...4\}} RH_i P:C_i \quad (\text{Eq. 11})$$

O programa de computador que realiza a mineralização biológica no solo é codificado em Fortran95 e é acessível publicamente, junto ao restante do código fonte do modelo CAETÊ-CNP.

### 3.1.7. Ciclo hidrológico

O modelo hidrológico utilizado aqui é uma adaptação do ciclo hidrológico implementado no CPTEC-PVM2 (OYAMA; NOBRE, 2004) e no CAETÊ-ME (PRADO, 2017; RIUS, 2017). Manteve-se a função de cálculo da evapotranspiração de *Penman-Monteith*. A capacidade de retenção de água, a capacidade de campo, o ponto de murcha são calculados agora, a partir da textura do solo e da matéria orgânica em duas camadas – de 0 a 30 cm e de 30 cm a 1 m de profundidade (WIEDER et al., 2014). O movimento da água entre os dois reservatórios e o gradiente de saturação do solo são modelados a partir das equações de Saxton e Rawls (2006). Esta adaptação ao modelo hidrológico foi desenvolvida pelo colega Gabriel Marandola, do Laboratório de Ciência do Sistema Terrestre, com minha colaboração. O ciclo hidrológico interage com o ciclo de C por meio do modelo de condutância estomática já mencionado. Os dados de entrada, inclusive para precipitação, são discutidos na próxima seção. O escoamento (superficial e subsuperficial) é a soma do excesso de precipitação sobre a primeira faixa de profundidade e do fluxo de água que sai da faixa mais profunda.

## 3.2. Protocolos de simulação e avaliação

Apresento a seguir os protocolos de simulação e avaliação do modelo CAETÊ-CNP. Antes das simulações experimentais, realizei alguns testes para verificar o funcionamento da simulação das comunidades de EV e dos ciclos biogeoquímicos. Após isso o processo de criação das condições de contorno é realizado no procedimento de spin-up, que será esclarecido. A avaliação do modelo é composta de um procedimento de comparação entre dados simulados e observados; e um procedimento de aplicação do modelo a partir das mesmas condições de contorno com modificações nos dados de entrada entre cada simulação experimental. Este segundo procedimento é utilizado para o cumprimento objetivo específico 2 da seção de objetivos.

### 3.2.1. Dados de entrada e condições iniciais de simulação

Os dados de entrada para variáveis climáticas atmosféricas observadas e projetadas são oriundos do repositório do ISIMIP (*The Inter-Sectoral Impact Model Intercomparison Project*). O período dos dados observados (38 anos entre 1979/01/01 - 2016/12/31) selecionados consiste em estimativas baseadas em observações diárias para quatro variáveis: Temperatura a 2m do solo (T), umidade relativa (UR), pressão atmosférica (PA), precipitação (PR) e radiação de ondas curtas incidente (RCI). A resolução temporal dos dados é diária, a resolução espacial é de 0.5° latitude por 0.5° longitude (WEEDON et al., 2014). Os dados de [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup> anual são fornecidos também pelo ISIMIP juntamente com os dados atmosféricos. Para iniciar os reservatórios não orgânicos de N foram utilizados dados do IGBP (*The International Geosphere-Biosphere Program*) (GLOBAL SOIL DATA TASK, 2000) para iniciar os reservatórios não orgânicos de P foram utilizados dados gerados nesta pesquisa (Mapas de frações de P para o território da Pan-amazônia). Esta inicialização consiste na atribuição do valor para a variável no passo temporal inicial. Os valores iniciais reais são estimados no processo de criação das condições iniciais de simulação. Antes de aplicar os dados de entrada ao modelo a fim de se extrair os dados simulados, é necessário que todos os reservatórios de C, N e P no solo e na vegetação estejam em estado de equilíbrio dinâmico, os valores que caracterizam este estado são as condições de contorno

iniciais. Este procedimento é conhecido como spin-up no jargão da modelagem baseada em processos.

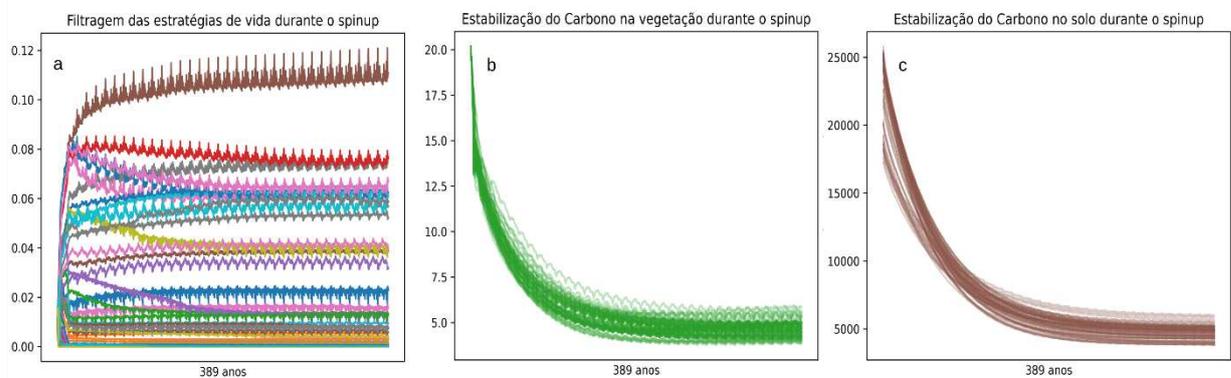


Figura 4. (a) Estabilização da fração de ocupação das estratégias de vida na área simulada (100 células de grade). Cada curva representa a fração de ocupação de cada EV na área simulada; (b) e (c) Estabilização dos reservatórios de C na vegetação ( $\text{kg (C) m}^{-2}$ ) e no solo ( $\text{g (C) m}^{-2}$ ). Cada curva em b e c representa a série temporal de cada uma das células de grade simuladas. FONTE: Dados da pesquisa

Os reservatórios de C vegetal são iniciados por meio de um processo que calcula iterativamente o estado de equilíbrio destes reservatórios a partir de um valor potencial de NPP ( $1\text{kg(C)}/\text{m}^2 \text{ ano}^{-1}$ ) sendo alocada em conformidade com as taxas de alocação e tempo de residência de C para todas as EV criadas inicialmente. Os reservatórios de C, N e P no solo também passam por um processo anterior ao spin-up. Os fluxos médios de C, N e P da vegetação (de três anos iniciais simulados, 1979-1982) para o solo são estimados a partir do conjunto total de EV iniciais, sendo o modelo de decomposição de C aplicado iterativamente com estes fluxos médios até o equilíbrio dinâmico. Finalmente, o modelo é aplicado repetidamente a (2)35 ciclos de (1)11 anos, entre 1979 e (1980)1989 (tanto para as simulações com clima observado quanto para as de clima projetado), totalizando 389 anos de simulação. Nesta fase a  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  é mantida constante ( $342 \mu\text{mol mol}^{-1}$ , valor referente ao início da década de 80). Ao final deste processo tem-se as condições iniciais, ou de contorno dos reservatórios de C, N e P e Água na vegetação e no solo e composição inicial de EV coexistentes, pronta para as simulações subsequentes. Para checar a eficácia do spin-up, realizei um experimento envolvendo 100 células de grade no sul da região simulada. Os resultados para a fração de ocupação das estratégias de vida e C na vegetação e no solo são apresentados na figura 4. O número inicial de EV para este experimento foi de 100, para facilitar a visualização

dos dados. Assim como as variáveis apresentadas na figura 4, os reservatórios de N e P no solo atingiram o estado de equilíbrio dinâmico (resultados omitidos).

Após a finalização destes testes, o processo de spin-up foi aplicado em toda a AE. Gerando um arquivo com as condições de início, como descrito. O modelo foi então aplicado, a partir destas condições iniciais, à climatologia e  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  históricos (1979-2016). Os resultados desta rodada histórica foram então utilizados para a avaliação do CAETÊ-CNP.

### 3.2.2. Número inicial de estratégias de vida

No fluxo de aplicação do modelo CAETÊ-CNP, uma das rotinas iniciais é a criação das Estratégias de Vida (EV) que serão simuladas inicialmente em todas as células de grade. Em razão da natureza aleatória deste processo, seria adequado que cada experimento consistisse em um *ensemble* de um número considerável de rodadas sendo iniciadas com diferentes amostragens de EV. Os recursos computacionais e o tempo não permitem que esta seja a abordagem considerada aqui. Por outro lado, assumindo a hipótese primária de que com um número inicial suficientemente grande de EV, diferentes simulações com distintas combinações iniciais dessas estratégias converjam para números semelhantes em relação aos resultados simulados (NPP, GPP etc.). Espera-se também que com o aumento de EV simuladas inicialmente as proporções de estratégias de sucesso em relação ao número total inicial se torne constante nas áreas simuladas, ou seja, aumenta-se o número inicial de EV e as proporções entre EV de sucesso e total inicial de EV permanece inalterada. A fim de se checar as condições anteriores e escolher um número inicial ideal de EV, o seguinte experimento foi realizado. O modelo foi aplicado em uma amostra de células de grade (100) no Leste da AE, com números crescentes de estratégias de vida iniciais (Estratégias = 50, 200, 750, 1000, 1500). Nesta região, os filtros ambientais se mostraram mais severos, causando um alto valor de exclusão das EV. Para cada número de estratégias inicial foram realizadas 3 rodadas do modelo, gerando ensembles de 3 rodadas para cada número inicial de EV. Com os resultados obtidos calculei o desvio padrão das séries temporais de NPP e a fração de EV de sucesso na área simulada para cada número de EV inicial (Figura 5). A partir dos valores observados considerei que valores iniciais acima de 750 EV são satisfatórios. Buscando um balanço entre tempo de computação e consistência das simulações o número de 1000 EV foi selecionado para todos os

experimentos propostos e executados, com exceção dos testes relativos ao spin-up, como exposto.

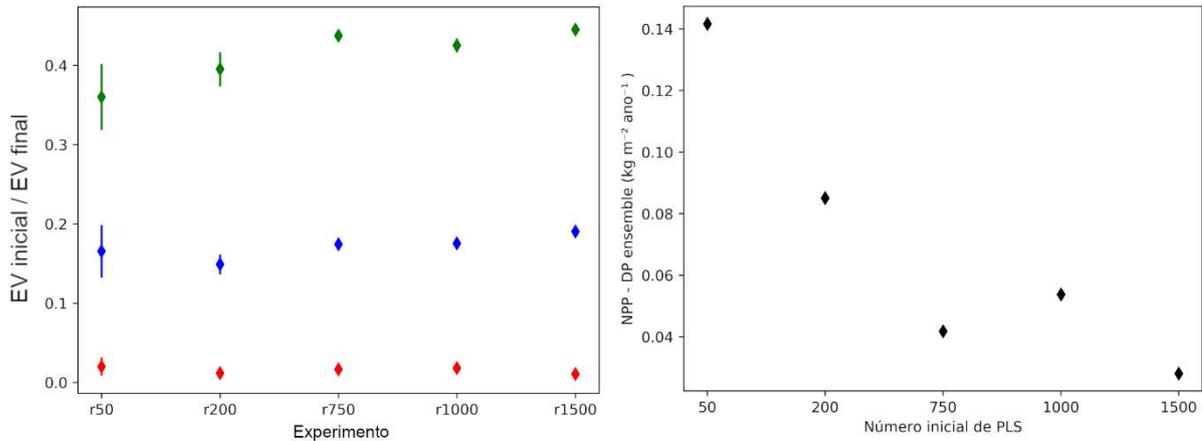


Figura 5. Esquerda: comparação entre as proporções de estratégias de sucesso (EV final) e número inicial de EV (EV inicial). Losangos vermelhos e verdes representam os grãos espaciais com valores mínimos e máximos entre os 100 simulados. Losangos azuis representam os valores os valores médios para as 100 células de grade simuladas. Barras representam o erro padrão para  $n = 3$  réplicas por tratamento. Direita: desvio padrão (DP) da NPP dos ensembles para cada número inicial de EV aplicado. Para referência: a média de NPP para o tratamento de 1500 EV ficou acima de  $1 \text{ kg (C) m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ . FONTE: Dados da pesquisa.

### 3.3. Protocolo de avaliação do CAETÊ-CNP

A fim de comparar os resultados modelados a dados observacionais, inicialmente foi realizada uma busca dos dados disponíveis em diversos repositórios na internet. Parte desses dados foi obtida diretamente com pesquisadores e alguns dos conjuntos de dados (CD) utilizados para a avaliação foram gerados nesta pesquisa. A partir desta busca foram compilados 34 CD utilizados comumente para a avaliação de DGVM, para 19 variáveis que também são simuladas pelo modelo CAETÊ-CNP. Para sete destas variáveis, os dados observacionais são compostos por médias mensais cobrindo toda a área simulada. Para o restante das variáveis não há dimensão temporal, sendo estas, médias anuais ou plurianuais de variáveis como a biomassa na vegetação e no solo, por exemplo. No final desta seção apresento todos os dados coletados e identifico aqueles utilizados na avaliação do CAETÊ-CNP.

Para muito além de avaliar o modelo de maneira quantitativa, o processo de avaliação permite a observação dos processos do modelo de maneira objetiva. Clarificando os pontos e processos que merecem atenção, seja nos modelos sendo avaliados ou no processo de agregação e desenvolvimento dos bancos de dados

observacionais (COLLIER et al., 2018; HOFFMAN et al., 2017). O processo de avaliação tornou-se alvo de grande interesse da comunidade de modelagem de ecossistemas terrestres, dando origem a protocolos de avaliação unificados como o C-LAMP – Carbon-Land Model Intercomparison Project (HOFFMAN et al., 2008) e mais recentemente ao projeto ILAMB – *International Land Model Benchmarking* (HOFFMAN et al., 2017). Estes protocolos são projetados para permitir uma comparação objetiva, qualitativa e quantitativa entre diferentes modelos e os dados observados. Na avaliação do CAETÊ-CNP realizada aqui não há comparação com resultados de outros modelos. Visto que as implementações e desenvolvimentos ao CAETÊ aqui reportadas são parte de um conjunto de outros desenvolvimentos previstos, como melhorias na fenologia foliar e reprodutiva, hidráulica e competição por luz, é desejável que o modelo seja finalizado antes de ser comparado a outros modelos. Para a avaliação realizada aqui comparamos apenas os resultados do CAETÊ-CNP a um subconjunto dos dados observados descritos no quadro 4. Busquei identificar os processos, no modelo, que causam discordâncias com os dados observados, tendo em mente os métodos e suas limitações, na produção e desenvolvimento destes dados observados.

A avaliação do modelo se beneficiou de sistema de software (COLLIER et al., 2018), desenvolvido no âmbito do projeto ILAMB. Utilizei diversas funções para automatizar o processo de comparação entre modelos e dados observados e para as análises do teste de sensibilidade. Com o auxílio deste sistema foram calculadas para todas as variáveis, um conjunto de métricas identificando as diferenças espaciais e temporais (quando aplicável) entre os dados modelados e observados:

1. Viés ou diferença entre as médias, entre duas variáveis (observada e modelada) em um mapa;
2. Mês de máximo, apresenta as diferenças entre os máximos, modelado e observado, em mapas;
3. Integração espacial/temporal sobre variáveis, criando séries temporais e escalares representando os fluxos e reservatórios;
4. Ciclo anual, Ciclo anual médio das variáveis com dimensão temporal.

Para a conversão entre Matéria Orgânica (MO) no solo e Massa de C no solo, usei o fator de conversão de 1.7 (BIANCHI et al., 2008) e para a conversão de Biomassa seca e C na vegetação utilizei o fator 2.2 (FAO ONU, 2004). As

conversões foram realizadas para comparação dos resultados modelados aos dados de referência.

Quadro 4. Variáveis e dados utilizados na avaliação do CAETÉ-CNP. CD são Conjuntos de Dados distintos. Mapas - *Random Forests* foram gerados nesta pesquisa, veja a descrição na seção de Métodos. FONTE: Dados da pesquisa e referências, citadas na coluna de Identificação.

Variável	Nome	CD	Identificação (Referências)
GPP	Produtividade primária bruta	4	FLUXCOM (JUNG et al., 2017; TRAMONTANA et al., 2016), GBAF (BEER et al., 2010; JUNG et al., 2010, 2011); MADANI (MADANI; KIMBALL; RUNNING, 2017), NTSG (ZHAO et al., 2005; ZHAO; RUNNING, 2006).
ET	Evapotranspiração	2	GLEAM (MARTENS et al., 2017; MIRALLES et al., 2011); MOD16A2 (MU; ZHAO; RUNNING, 2011).
LAI	Índice de Área Foliar	3	AVH15C1 (VERMOTE, 2019); AVHRR (MYNENI et al., 1997), MODIS (DE KAUWE et al., 2011).
runoff	Escoamento de água	1	LORA (HOBEICHI et al., 2019).
wsoil	Água no solo	1	GLDAS (RODELL et al., 2004).
CVEG	Carbono na vegetação (Biomassa)	2	AVITABILE (AVITABILE et al., 2016), BACCINI (BACCINI et al., 2017), SAATCHI (SAATCHI et al., 2011).
CSOLO	Carbono no solo	2	HWSD (WIEDER et al., 2014); IGBP (GLOBAL SOIL DATA TASK, 2000).
N total	Nitrogênio total no solo	1	IGBP
P total	Fósforo total no solo	2	YANG (YANG et al., 2013, 2014), Mapas - <i>Random Forests</i> (Dados da pesquisa).
P inorgânico	Fósforo inorgânico secundário	2	YANG, Mapas - <i>Random Forests</i> .
P orgânico	Fósforo orgânico	2	YANG, Mapas - <i>Random Forests</i> .
P inacessível	Fósforo inorgânico primário + fósforo adsorvido.	2	YANG, Mapas - <i>Random Forests</i> .
P solução	Fósforo inorgânico solúvel	2	YANG, Mapas - <i>Random Forests</i> .
SLA	Área foliar específica	1	BUTLER (BUTLER et al., 2017)
NPP	Produtividade primária líquida	1	NTSG
NEE	Ganho líquido de C pelo ecossistema, Produção líquida do ecossistema	2	FLUXCOM GBAF (JUNG; REICHSTEIN; BONDEAU, 2009).
RECO	Respiração ecossistêmica	2	FLUXCOM (LASSLOP et al., 2010), GBAF (JUNG; REICHSTEIN; BONDEAU, 2009).
N foliar	Nitrogênio foliar	1	BUTLER (BUTLER et al., 2017)

Variável	Nome	CD	Identificação (Referências)
P foliar	Fósforo foliar	1	BUTLER (BUTLER et al., 2017)

### 3.4. Protocolo do teste de sensibilidade

Para testar a sensibilidade do CAETÊ-CNP tomamos como ponto de partida as condições iniciais descritas anteriormente. Aplicando-se diferentes condições ambientais em termos de dados de entrada, os seguintes experimentos foram realizados no período de 1979 -2016 (entre parênteses o tratamento é identificado):

1. Com  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  fixa em 342 ppmv (nCO2) e clima observado,
2. Com  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  histórica acrescida de 200 ppmv (eCO2) e clima observado,
3. Com aumento de Temperatura de 4 °C, na média (p4) com demais variáveis observadas,
4. Com diminuição de 50 % da precipitação diária (hpr) com demais variáveis observadas,
5. Com clima observado e aplicação do tratamento do *Amazon Fertilization Experiment* (HOFHANSL et al., 2016; LUGLI et al., 2019) em toda a área de estudo:
  - a. Aplicação de N, 125 kg ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> (afexN),
  - b. Aplicação de P 50 kg ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> (afexP),
  - c. Aplicação de N (125 kg ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) e P (50 kg ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) (afexNP).

Totalizando 8 experimentos (ou tratamentos) que foram comparados diretamente a rodada histórica (hist), por meio de mapas de diferença e gráficos com as séries temporais integradas para reservatórios, fluxos e taxas, e distribuições das CWM para os atributos funcionais incluídos neste projeto (quadro 1) em toda a AE. Além desta comparação direta entre 61 variáveis em 9 tratamentos distintos, executei uma **análise funcional multidimensional**, utilizando os valores de CWM para os atributos do quadro 1, tendo como objetos os grãos espaciais simulados. Esta análise funcional multidimensional é dividida em 2 subunidades complementares:

1. Uma análise multidimensional dos atributos funcionais de plantas relacionados a ciclagem de N e P simulados pelo CAETÊ-CNP (quadro 1), utilizando o método de comparação de hiper volumes (BLONDER, 2018, 2019).

2. Uma análise de agrupamento hierárquico (UPGMA - *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean*) baseada nas CWM dos mesmos atributos funcionais da análise anterior, incluindo-se todos os experimentos e a rodada histórica. Ou seja, a matriz de dissimilaridade (euclidiana) é gerada tendo como objetos as células de grade de toda a AE para os 8 tratamentos mais a simulação histórica. Em seguida, se dá a criação de mapas comparando a distribuição geográfica destes diferentes grupos funcionais entre os tratamentos em comparação com os dados históricos. Adicionalmente foram gerados alguns gráficos, comparando os grupos funcionais gerados, entre si, em termos de reservatórios e fluxos de C, N e P e funcionalidade.

As análises descritas nas alíneas 1 e 2, são complementares e seus resultados serão discutidos conjuntamente para cada um dos tratamentos realizados. É salutar enfatizar que esta análise funcional multidimensional é relativa, estritamente a composição e identidades funcionais das comunidades de EV simuladas em cada grão espacial. Isso equivale a afirmação de que os valores analisados (ou as dimensões) são as CWM destas comunidades.

Para investigar os efeitos diretos e indiretos da  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  na simulação histórica utilizamos uma série de métricas e testes estatísticos. O MCWD (*Maximum Cumulative Water Deficit*), uma métrica calculada a partir dos dados de entrada de PR e dados modelados de ET, e que estima o déficit hídrico máximo anual por meio da lógica (ARAGÃO et al., 2007):

Se  $\text{MCWD}_{t-1} - \text{ET} + \text{PR} < 0$ :

$$\text{MCWD}_t = \text{MCWD}_{t-1} - \text{ET} + \text{PR}$$

Se não,  $\text{MCWD}_t = 0$

Aqui, o MCWD foi calculado com base nos valores diários de PR, utilizada para alimentar o modelo (WEEDON et al., 2014), e ET simulada pelo CAETÊ-CNP. A métrica é aplicada anualmente e a data de início/fim do cálculo foi 30 de setembro, que marca o final da estação seca em grande parte da AE (ARAGÃO et al., 2007; SAKSCHEWSKI et al., 2021). Para cada ano calculado o valor mínimo de MCWD é imputado. Calculei outras três métricas anuais a fim de fornecer informações para a análise do período histórico simulado pelo CAETÊ-CNP. São elas: TMMM, a temperatura média mensal máxima, PR acumulada anual e ET acumulada anual. Utilizei também regressões lineares ordinárias (OLS – *Ordinary Least Squares*) e o estimador de Theil-Sen (SEN, 1968; THEIL, 1992) para estimar tendências lineares

nas séries temporais, para cada grão espacial. Utilizei o teste de Mann-Kendall (YUE; WANG, 2004) para estimar a significância estatística de diversas séries temporais. Para calcular correlações e sua significância entre séries temporais de interesse, utilizei o teste Kendall- $\tau$  (Kendall-*Tau*) (KENDALL, 1938, 1948). As métricas anuais relacionadas ao efeito indiretos do aumento da  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  (MCWD, TMMM e PR e ET acumuladas) são analisadas e comparadas às series temporais de biomassa na vegetação (CVEG) e Riqueza Funcional (RF), representada pelo número de EV coexistentes em cada grão espacial. As análises de series temporais foram realizadas em diferentes escalas espaciais e todos os cálculos de integração foram realizados com o auxílio dos softwares ILAMB (COLLIER et al., 2018), NCO (ZENDER, 2016) e CDO (SCHULZWEIDA, 2019). Usei os módulos *hypervolume* (BLONDER, 2019), *raster* (HIJMANS; VAN ETTEN, 2014), *vegan* (DIXON, 2003) e diversas funções nativas da linguagem de programação R (R CORE TEAM, 2021) para realizar as análises de ordenação, hiper-volumes e agrupamento hierárquico. Os módulos da linguagem de programação *python* (PYTHON SOFTWARE FOUNDATION, 2021), *scipy* (SCIPY COMMUNITY, 2013), *pymannkendall* (HUSSAIN; MAHMUD, 2019), *numpy* (HARRIS et al., 2020), *matplotlib* (HUNTER et al., 2016), *seaborn* (WASKOM, 2021), *plotly* (INC., 2015), *cartopy* (MET OFFICE, 2021) e *pandas* (MCKINNEY, 2010) foram utilizados, em conjunto com funções nativas da linguagem para a realização das análises estatísticas e visualização dos dados e mapas. O software QGIS (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2021) foi utilizado extensamente para visualização e processamento de dados.

### **3.5. Mapas de frações de P para a área de estudo**

O Fósforo (P) é um importante agente limitador da produtividade primária terrestre em regiões tropicais (AERTS; CHAPIN, 1999; CHAPIN III; MATSON; MOONEY, 2002; WOLLAST; MACKENZIE; CHOU, 1993). Em solos muito antigos, predominantes na AE, o P prontamente disponível para as plantas é apenas uma pequena fração do P total. A maior parte do P em solos antigos e bem intemperizados está inacessível pelas às raízes ou está fisicamente ligado a outras moléculas (GAMA-RODRIGUES et al., 2014; HE et al., 2021; SMECK, 1985; VITOUSEK et al., 2010; WALKER; SYERS, 1976). No decorrer da evolução, plantas e microrganismos desenvolveram várias estratégias para superar a falta de P disponível nesses tipos de solos e explorar as outras formas de P (AERTS; CHAPIN,

1999; AERTS, 1996; LAMBERS et al., 2008; LANG et al., 2019, 2017; LUGLI et al., 2019; NASTO et al., 2019; NOBILE et al., 2019; RAVEN et al., 2018; SOUDZILOVSKAIA et al., 2019). Para fins práticos, no estudo da ciclagem de P em ecossistemas terrestres, as diferentes formas de P são divididas em reservatórios relevantes para o ecossistema (GAMA-RODRIGUES et al., 2014). O ortofosfato e outras formas que estão prontamente disponíveis para as plantas via absorção direta pela raiz são classificados como P disponível ou P inorgânico solúvel. As formas de P resultantes de ligações químicas em minerais primários (rocha matriz) são classificadas como P inorgânico primário. Essas ligações podem ser quebradas por intemperismo químico, por exemplo. As formas de P resultantes de ligações químicas com minerais não primários e matéria orgânica são classificadas como P inorgânico e P orgânico, respectivamente, e são acessíveis às plantas por meio de estratégias secundárias. As formas de P fortemente ligadas a outras moléculas do solo, orgânicas ou inorgânicas, inacessíveis aos organismos vivos são classificadas como P ocluso (SMECK, 1985). Esses diferentes reservatórios podem atuar como sumidouros ou fontes de P para as plantas e o entendimento dos processos que regem a ciclagem do P nesses reservatórios é importante para os modelos que buscam simular ecossistemas terrestres (GAMA-RODRIGUES et al., 2014).

Os mapas globais de frações de P do solo mais recentes (YANG et al., 2013, 2014) foram derivados de vários conjuntos de dados pedológicos globais e da compreensão científica atual das transformações do P durante a pedogênese. Nesta abordagem, o conteúdo total P do solo é obtido a partir de estimativas do conteúdo inicial de P da rocha matriz e da perda de P baseada nas sequências cronológicas de evolução do solo. Em seguida, o P total é dividido em distintas frações que são atribuídas com base nas relações observadas entre os dados de fracionamento de P e grupos de referência de solo. Fracionamento de P, neste texto, é relacionado às classes de P descritas no parágrafo anterior. Neste estudo não houve utilização de métodos envolvendo estudo de isótopos estáveis. De acordo com Yang et al. (2014), existem altos níveis de incerteza no processo de extrapolação das frações de P com base nos grupos de referência (Tipos de solo) devido ao baixo número de observações e a falta de entendimento dos processos que controlam o fracionamento do P durante a pedogênese. Acrescentamos aqui que, além destas limitações, os métodos de classificação do solo utilizam-se de qualificadores – ao grupo de referência, para descrever os processos pedogenéticos sob influência de

muitos fatores ambientais. Estes mesmo processos são potencialmente importantes para o fracionamento de P no solo. Note que os pontos de observação são heterogêneos em escala de paisagem, mas apresentam forte agrupamento, em escala regional (figura 6), que é equivalente a escala dos grupos de referência do solo (DIJKSHOORN; HUTING; TEMPEL, 2005). Assim, o método utilizado pelos autores não se vale das características edáficas e climáticas, em escala de paisagem, que também podem ser influentes para o fracionamento de P. Neste contexto, e em vista da publicação de 20 novos pontos de amostragem dentro da AE (HOU, 2017; HOU et al., 2018; LLOYD et al., 2015) realizamos aqui um exercício de mapeamento das frações de P na AE, utilizando estes novos dados disponíveis e um método diferente daquele usado pelos autores dos mapas mais recentes citados no início deste parágrafo.

O novo conjunto de mapas para frações P sobre o território da Pan-amazônia foi desenvolvido com base em uma técnica avançada de aprendizado de máquina,

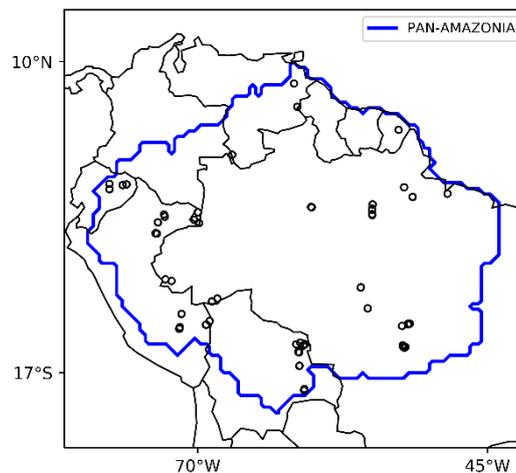


Figura 6. Localização geográfica dos pontos de observação e coleta dos dados climáticos e edáficos utilizados ( $n = 108$ ) para a estimação dos modelos preditores utilizados neste estudo. Note que o padrão de dispersão regional reflete as dificuldades envolvidas no acesso e locomoção na região. Em cada agrupamento são amostrados diferentes pontos através da paisagem. FONTE: Dados da pesquisa e referências citadas no texto

mais de uma centena de observações pontuais de dados edáficos, climáticos e de fracionamento de P na AE e um banco de dados georreferenciados em estado de arte, contendo estimativas georreferenciadas, para as mesmas variáveis edáficas e climáticas dos dados observados, com cobertura total da AE. Esses mapas têm como objetivo principal auxiliar na construção e avaliação do ciclo P no CAETÊ-CNP. Além disso, o estudo e produção destes mapas teve um caráter pedagógico

essencial para o meu entendimento das relações complexas observadas no ciclo biogeoquímico do P e nas limitações da modelagem deste ciclo.

### 3.5.1. Modelos preditivos: visão geral do método

Para gerar modelos preditivos da distribuição espacial das frações de P na área de estudo (AE) utilizei uma abordagem baseada na seleção de modelos de regressão não paramétrico de aprendizado de máquina supervisionado *Random Forests* (BREIMAN, 2001). Uma série de modelos preditivos das frações de P no solo (Quadro 5) foi estimada (ou treinada) com dados observados obtidos no mais recente e completo banco de dados global de frações de P e outros atributos do solo, fruto de uma compilação extensiva da literatura científica especializada (HOU, 2017). As observações contidas na AE são provenientes de 2 estudos que utilizaram o mesmo método para coleta de dados (climáticos e edáficos) e de fracionamento de P no solo (LLOYD et al., 2015; QUESADA et al., 2011). Estas observações, de frações de P e outros dados edáficos, compõe o banco de dados para treinamento e teste dos modelos *Random Forests*, ou Banco de Dados 1 (BD1). Finalmente, para a extrapolação espacial das frações de P no solo, os modelos preditivos mais eficientes são selecionados e utilizados para projetar espacialmente as frações de P a partir de arquivos raster com 0.5° de resolução (latitude x longitude) contendo valores estimados para as variáveis preditoras, ou Banco de Dados 2 (BD2). As latitudes e longitudes dos pontos observados (BD1) e os centroides das células de grade do BD2 foram utilizadas como variáveis preditoras, em adição as variáveis descritas no quadro 5.

Quadro 5. Coluna da esquerda: Variáveis preditoras utilizadas no processo de estimação, teste e seleção dos modelos de regressão *Random Forests*, preditores das frações de P. Coluna da direita: Dados georreferenciados utilizados para alimentar os modelos preditivos selecionados e gerar os mapas de frações de P no solo da área de estudo. FONTE: Dados da pesquisa.

Variáveis complementares do BD1	Variáveis com cobertura total da AE (BD2)
Grupo de Referência do Solo (GRS)	SOTERLAC-ISRIC (DIJKSHOORN; HUTING; TEMPEL, 2005)
Temperatura e Precipitação - médias anuais. TMA e PMA	WORLDCLIM (FICK; HIJMANS, 2017)
Textura (areia, silte e argila, em %) e pH do Solo	HWSD (WIEDER et al., 2014)
C e N totais	IGBP-DIS (GLOBAL SOIL DATA TASK, 2000)
Declividade e Elevação	SRTM-DEM (SAATCHI, 2013)

### 3.5.2. Banco de dados utilizados para a criação dos modelos preditivos: BD1

O conjunto de dados empregado para criar os modelos preditivos compreende 108 amostras de solo (perfil de 0 - 30 cm de profundidade) distribuídas pelo território da Pan-amazônia (Figura 6) com valores para diferentes frações de P no solo, incluindo observações para as variáveis: teor de carbono e nitrogênio no solo, elevação e declive, Grupo de Referência de Solo, textura e pH do solo, médias anuais de precipitação e temperatura e localização geográfica (Quadro 5). Como GRS (Grupo de Referência de Solo) é uma variável nominal, a variável foi transformada usando a técnica de *one hot encoding*, onde cada categoria de uma variável nominal (aqui o GRS) é transformada em uma nova variável binária. Para esses procedimentos, empregamos as bibliotecas de python, *pandas* e *scikit-learn* (PEDREGOSA et al., 2011). Todas as amostras de fracionamento de P do solo empregadas aqui foram derivadas por metodologia padronizada, o fracionamento sequencial de Hedley (HEDLEY; STEWART; CHAUHAN, 1982; TIESSEN; MOIR, 1993), que é um método comum usado para caracterizar as diferentes formas de P inorgânico e orgânico, que podem ser encontrados nos solos, de acordo com a solubilidade de cada uma dessas formas. Transpomos os dados de fracionamento de Hedley para as formas P consideradas neste estudo de mapeamento (GAMA-RODRIGUES et al., 2014). Essas formas P são comumente aplicadas na modelagem da biogeoquímica do solo (Quadro 6).

Quadro 6. Frações de P mapeadas (coluna esquerda) e solventes utilizados para extração sequencial de P das amostras de solo. A extração sequencial ocorre para o P disponível, P inorgânico e orgânico. O P total é extraído de uma amostra réplica da utilizada na extração sequencial. A subtração entre a soma das frações e o P total fornece uma estimativa da fração de P representada conjuntamente por P inorgânico primário (Rocha matriz) e P ocluso. FONTE: HOU et al., 2018; LLOYD et al., 2015; QUESADA et al., 2011.

Frações de P mapeadas	Frações de P via Fracionamento sequencial de Hedley (Forma e Solventes)
P disponível	P solúvel Resina, $\text{HCO}_3^-$ P inorgânico
P orgânico	$\text{HCO}_3^-$ P orgânico, $\text{OH}^-$ P orgânico
P inorgânico	$\text{OH}^-$ P inorgânico
P total	$\text{H}_3\text{PO}_4 + \text{H}_2\text{O}_2$

Realizei uma exploração preliminar no BD1, por meio de uma análise de redundância, utilizando as ferramentas padrão da linguagem R e do pacote *vegan*, buscando evidenciar relações lineares entre as variáveis preditoras (quadro 5) e as

variáveis alvo (frações de P). Algumas das variáveis não apresentam distribuição normal. Foram realizados então, testes de permutação análogos aos testes de permutação para análises de variância clássica. Esta análise de redundância tem a finalidade de dar suporte ao método de aprendizado de máquina, utilizado aqui e descrito na próxima seção.

### 3.5.3. Os modelos de regressão *Random Forests*

Para cada fração de P a ser mapeada (Coluna esquerda, quadro 6), cem mil ( $10^5$ ) modelos de regressão *Random Forests* disponíveis no pacote *Scikit-learn* da linguagem python (PEDREGOSA et al., 2011) (doravante simplesmente modelos de regressão) foram estimados, ou treinados utilizando o BD1. Sendo um método de aprendizado de máquina supervisionado, durante a criação há também um processo de testagem da precisão do modelo de regressão. Ou seja, para o treinamento de cada modelo RF, amostras aleatórias do BD1 são utilizadas (cerca de 70% do total das observações em BD1) sendo o restante das observações utilizadas para testar a acurácia de modelo criado. Não há sobreposição entre os conjuntos de dados de treinamento e teste. A acurácia de cada modelo de regressão é baseada no erro percentual médio absoluto (*Mean Absolute Percentage Error* - MAPE). Inicialmente, o vetor de erros absolutos é calculado. Este vetor é formado pelos valores absolutos das diferenças entre os valores preditos pelo modelo RF e os valores observados no BD1, na fase de teste. Cada elemento do vetor de erros absolutos é dividido pelo valor observado correspondente no BD1 e multiplicado por 100, formando um vetor com os erros absolutos em porcentagem. A média aritmética deste vetor é a MAPE. Finalmente, o cálculo de acurácia (A, em %) de cada modelo de regressão é:

$$A = 100 - MAPE \quad (\text{Eq. 12})$$

Um critério de decisão foi criado para selecionar os modelos mais precisos, que são utilizados para a extrapolação espacial das frações de P sobre a AE. Modelos com A acima de um valor de corte estimado previamente foram selecionados para cada fração de P mapeada de forma que o conjunto de modelos resultante fosse suficiente ( $n > 30$ ) para que a média e o desvio padrão de suas

previsões fossem estatisticamente confiáveis (Tabela 3). Esses valores de corte foram estimados a partir da precisão média em aplicações preliminares de mil ( $10^3$ ) modelos de regressão. Em outras palavras, os valores de corte de precisão para a seleção dos modelos (Tabela 2) foram escolhidos arbitrariamente com base nesses testes preliminares. A técnica *Random Forests* é um método de ensemble (BREIMAN, 2001; PEDREGOSA et al., 2011), o que significa que os resultados obtidos por uma regressão(classificação) de *Random Forests* são calculados a partir das médias(modas) dos resultados provenientes de um conjunto de Árvores de Decisão (AD). Cada AD, em uma RF, é criada a partir de um subconjunto aleatório de um banco de dados contendo as variáveis preditoras (Quadro 5) e as variáveis alvo (frações de P mapeadas). A criação de uma AD consiste em uma sequência de divisões do banco de dados, a partir das variáveis preditoras, maximizando o ganho de informação nos conjuntos resultantes das variáveis alvo, em cada divisão, gerando no processo uma estrutura de nodos e ramos (um grafo) onde cada nodo representa uma divisão dos dados (e um ganho de informação na divisão da variável alvo) gerado pelo algoritmo baseado na minimização da entropia informacional. Cada nodo da origem a 1 ou mais ramos até o esgotamento das variáveis preditoras. Assim, as variáveis que dão origem aos primeiros nodos e ramos de cada AD são tecnicamente as variáveis que fornecem a maior parte da informação utilizada para construir as árvores de decisão. A AD é um mecanismo algorítmico de inferência indutiva. Devido a sua natureza, as AD sofrem com o problema de *overfitting*, que ocorre com maior intensidade quando o número de variáveis é alto e o número de observações, baixo. Neste cenário, variáveis em nodos terminais da AD recebem valores não realísticos de importância. Assim, o modelo AD obtém alta acurácia para projetar as variáveis alvo nos dados de treinamento e baixo poder de predição com dados 'reais'. A utilização das AD em um modo ensemble reduz este efeito, além disso, o software utilizado contém rotinas internas que minimizam o *overfitting*.

Tabela 2. Detalhes dos modelos de regressão RF selecionados. Pontos de corte de A (%) pré-definidos; Número de modelos acima do ponto de corte; Acurácia média dos modelos acima do ponto de corte  $A_{\mu}$  (%). Fonte: Dados da pesquisa.

Fração de P mapeada	Valor de corte de precisão (A, %)	Número de modelos RF selecionados	Acurácia média ( $A_{\mu}$ , %) dos modelos selecionados
P total	75	122	78.11
P disponível	75	511	77.6
P orgânico	70	302	73.14
P inorgânico	70	152	73.21

Além da utilização dos modelos regressão para a projeção espacial, analisamos aqui a Importância das variáveis preditoras, que representa a quantidade de informação fornecida para a criação das AD no algoritmo *Random Forests* ( $n^{\circ}$  AD = 1500, para cada modelo de regressão criado). O valor de importância é representado pelo MDI (*Mean Decrease Impurity*). O MDI é calculado a partir dos valores do critério de *splitting* do modelo de regressão Random Forest. Que neste estudo foi o erro quadrado médio. Por este atributo, os modelos *Random Forests*, são utilizados – para além dos propósitos óbvios de regressão e classificação, para a seleção de variáveis em grandes bancos de dados. Aqui, métrica pode clarificar os fatores que influenciam com mais intensidade o fracionamento do P nos solos da AE.

#### 3.5.4. Banco de dados georreferenciados: BD2

Os dados georreferenciados são compostos por um conjunto de cinco datasets listados no quadro 5, coluna da direita. Transformações espaciais foram aplicadas aos conjuntos de dados originais para atender aos objetivos deste estudo. Os dados vetoriais de Grupos de Referência de Solo (GRS) para a região da Pan-amazônia (DIJKSHOORN; HUTING; TEMPEL, 2005) foram rasterizados, respeitando a escala original de 1:5.000.000, e agregados para 0,5° latitude x 0,5° longitude de resolução. O mapa do solo foi agregado usando o valor modal e os conjuntos de dados restantes foram agregados usando os valores médios aplicando a função *aggregate* do pacote *raster*. Assim como no BD1, o GRS, uma variável nominal, foi transformada usando a técnica de *one hot encoding*. Além das bibliotecas citadas anteriormente, utilizei o software QGIS para visualização, processamento e manejo dos dados. Após a padronização dos dados georreferenciados os modelos RF são aplicados em cada célula de grade

pertencente a AE. Sendo que para cada célula de grade o vetor contendo as variáveis preditoras extraído dos dados georreferenciados é aplicado aos modelos selecionados (Tabela 2) para cada fração de P a ser mapeada. Os valores finais para cada célula de grade é a média dos resultados preditos por cada modelo regressão selecionado.

### **3.6. Software utilizado e acesso ao código fonte do CAETÊ-CNP**

O código fonte do modelo CAETÊ-CNP é escrito em duas linguagens de programação. Os processos ecofisiológicos na vegetação e a execução diária da maioria dos processos no solo é escrita em Fortran95. Estes arquivos são utilizados para a criação de uma biblioteca de links dinâmicos de utilizando os compiladores de C e Fortran, GCC (*Gnu Compiler Collection*), o programa f2py (PETERSON, 2009) do módulo *numpy* e a ferramenta de construção de software *make*. A aplicação dos processos codificados nesta biblioteca, e a execução propriamente dita do CAETÊ-CNP, além de alguns processos relacionados a dinâmica de nutrientes no solo, é codificada em python, fortemente baseado na biblioteca *numpy*; assim como o módulo que descreve o ciclo hidrológico no solo. O fluxo de dados antes e após aplicação do modelo é gerenciado por um conjunto de scripts de python. Durante a aplicação, além de diversos módulos nativos e dos módulos citados anteriormente, as bibliotecas *tables*, *cftime*, *netCDF4* e *joblib* foram utilizadas. O interpretador lpython (PÉREZ; GRANGER, 2007) foi utilizado extensivamente no desenvolvimento e execução deste projeto científico. Todos os softwares utilizados no desenvolvimento deste projeto, aqui listados e os não listados (editores de texto e ‘debugadores’) são reconhecidos internacionalmente e de livre acesso e utilização. O código fonte do modelo CAETÊ-CNP e parte dos dados de entrada estão disponíveis em <https://github.com/jpdarela/CAETE-DVM>.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Novos mapas de Frações de P nos solos da Pan-amazônia

A análise de redundância (RDA) indica que diversas variáveis preditoras possuem relações lineares com as variáveis alvo (Figura 7). Dentre estas variáveis, destacam-se a TMA, C total, N total, declividade e elevação, que apresentam correlações positivas (exceto para TMA, com correlação negativa). As variáveis preditoras, fração de silte, e areia, latitude (lat), longitude (lon), pH e os tipos de solo, Umbrisolo, Cambisol, Andosolo Fluvisolo e Nitisolo apresentaram menores correlações e variância explicada que as variáveis anteriores, mesmo assim influenciam as variáveis alvo, como será visto.

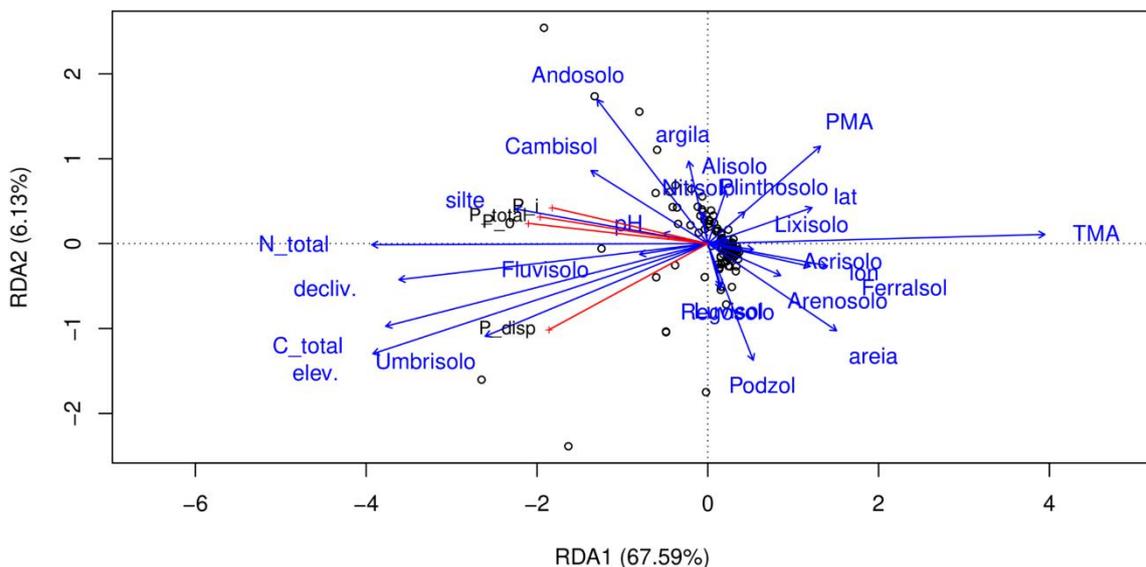


Figura 7. *Triplot* de correlação (Tipo II) gerado para a análise de redundância (RDA) realizada. As variáveis alvo (em preto com vetores vermelhos) apresentam correlações lineares com algumas das variáveis preditoras (em azul). N\_total e C\_total são as densidades de N total e C total no solo. TMA e PMA são Precipitação Média e Temperatura Média Anual. P\_disp é o P disponível, P\_i e P\_o são as frações de P inorgânico secundário e P orgânico, respectivamente. P\_tot é o P total. Declividade e elevação são representadas pelas variáveis decliv. e elev., respectivamente. FONTE: Dados da pesquisa

A Correlação multivariada, ou redundância estatística bi multivariada ajustada (equivalente multivariado ao  $R^2$ , ou Coeficiente de Correlação linear) entre as variáveis preditoras e variáveis alvo foi de 0.77. Os testes de permutação ( $10^4$ ) resultaram em  $p < 0.05$  para os RDA 1 e 2 para as variáveis preditoras citadas neste parágrafo. O resultado desta análise indica que os modelos regressão criados mapeiam de maneira fidedigna as relações entre as variáveis preditoras e alvo,

como pode ser observado na Figura 8, onde as mesmas variáveis preditoras evidenciadas na análise de redundância aparecem com maior valor de importância nos modelos de regressão *Random Forests*. A correlação de 0.77 também é um indicador da não ocorrência de *overfitting* durante a criação dos modelos de regressão.

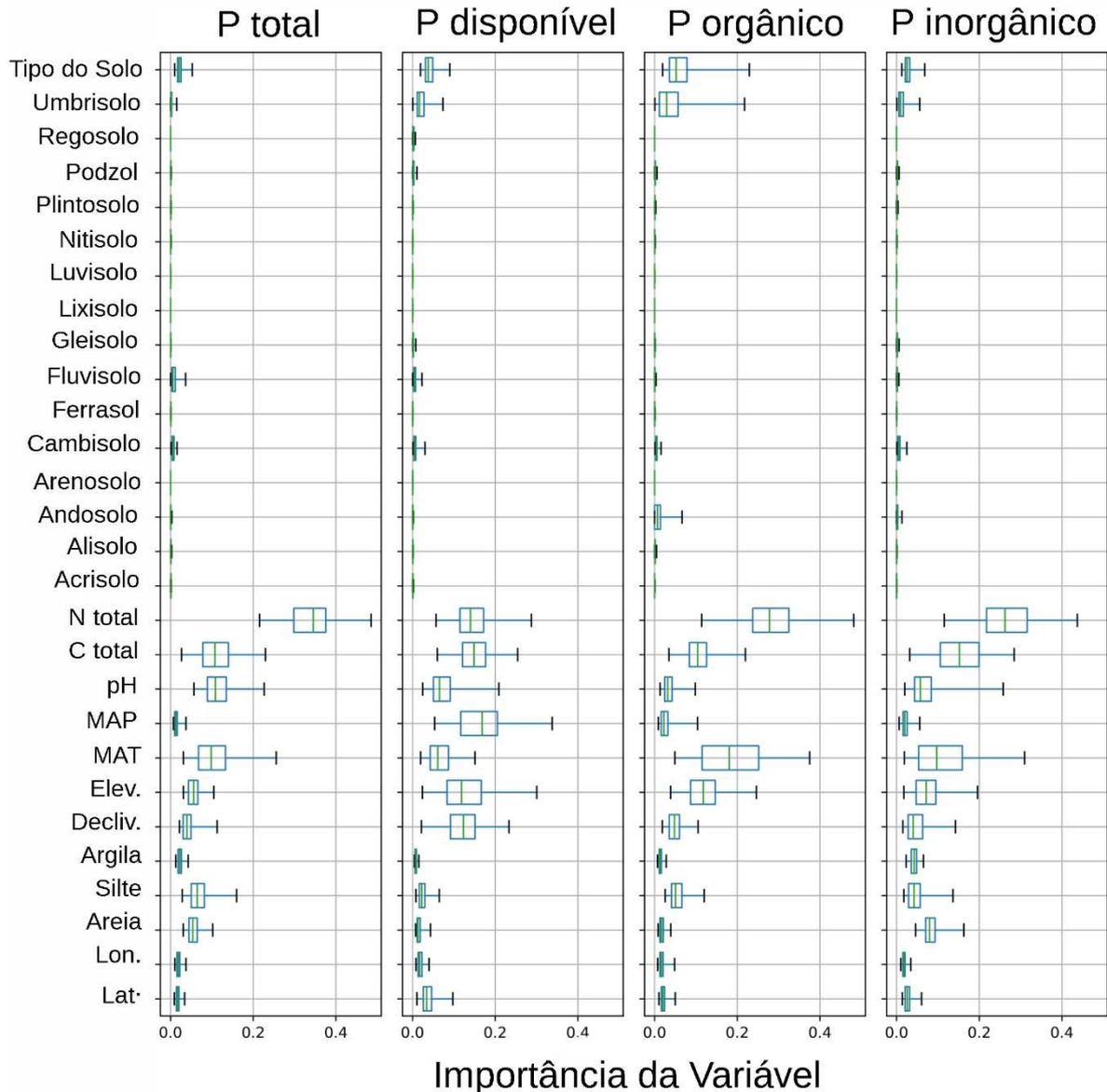


Figura 8. Importância das variáveis (*Mean Decrease in Impurity*) preditoras para a criação dos modelos de regressão selecionados para a projeção espacial das frações de P. Coluna 1: P total,  $n = 122$  modelos com acurácia média ( $A_{\mu}$ ) de 78.11 %. Coluna 2: P disponível,  $n = 511$  modelos com  $A_{\mu}$  de 77.6 %. Coluna 3: P orgânico,  $n = 302$  modelos com  $A_{\mu}$  de 73.14 %. Coluna 4: P inorgânico,  $n = 152$  modelos com  $A_{\mu}$  de 73.21 %. As caixas do boxplot representam os quartis 0.25, mediana e 0.75. Os braços representam os percentis 0.05 e 0.95, com outliers omitidos. MAP é a precipitação média anual e MAT é a temperatura média anual. FONTE: Dados da pesquisa

O valor de importância das variáveis é uma métrica que representa a quantidade de ganho de informação conferido por cada variável na construção das Árvore de Decisão (AD) durante o processo de treinamento dos modelos de

regressão. Em outras palavras, altos valores para essa métrica indicam relações (lineares ou não) entre a variável preditora e a variável alvo (Figura 8).

As variáveis mais importantes para os modelos preditores do P total, em média, foram o N e C totais, e a porcentagem silte. O mapa resultante (figura 9) apresenta um padrão de baixos valores sobre os Escudos brasileiro e da Guiana, de acordo com o fato de estas serem as litologias mais antigas na AE. Os solos da Amazônia central apresentam valores moderadamente mais altos, refletindo as diferenças entre o material parental em transporte e retrabalhamento, entre outros processos geológicos e pedológicos que atuam na região (QUESADA et al., 2011). A faixa que se estende pela borda sudoeste da AE, que tem influência direta da Cordilheira dos Andes apresenta um gradiente bem-marcado nos valores de P total no solo.

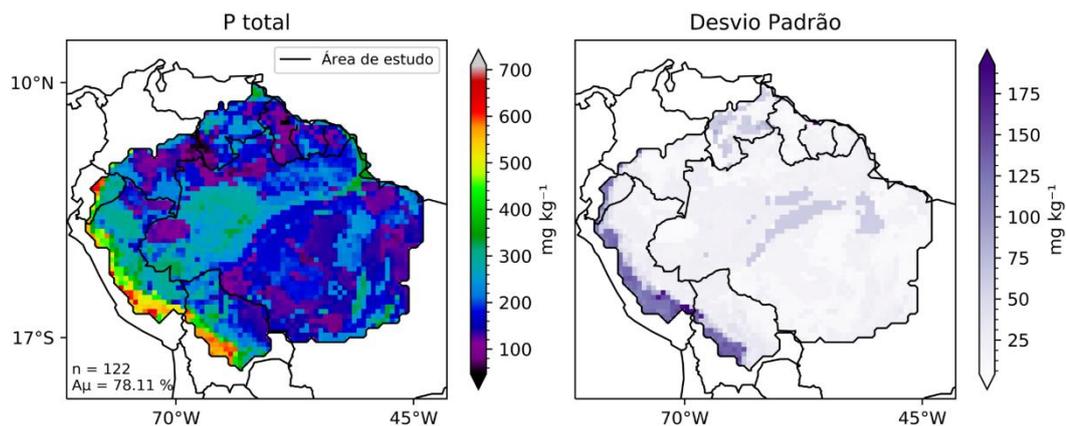


Figura 9. Esquerda: P total médio predito por 122 modelos de regressão Random Forests com acurácia média ( $A\mu$ ) de 78.11% no treinamento. Direita: mapa de Desvio Padrão entre os 122 modelos selecionados. Em toda a área de estudo o DP foi duas ou mais vezes menor que a média. FONTE: Dados da pesquisa.

As variáveis mais importantes para a predição dos mapas de P disponível (figura 10) foram a PMA, TMA, N e C totais, elevação, declividade e pH. Apesar de PMA não apresentar correlação linear com o P disponível na análise de redundância, nos modelos de regressão, a PMA teve altos valores de importância, indicando que a relação é não linear. Grande parte da AE apresenta valores extremamente baixos de P disponível. Com exceção da faixa de influência dos Andes.

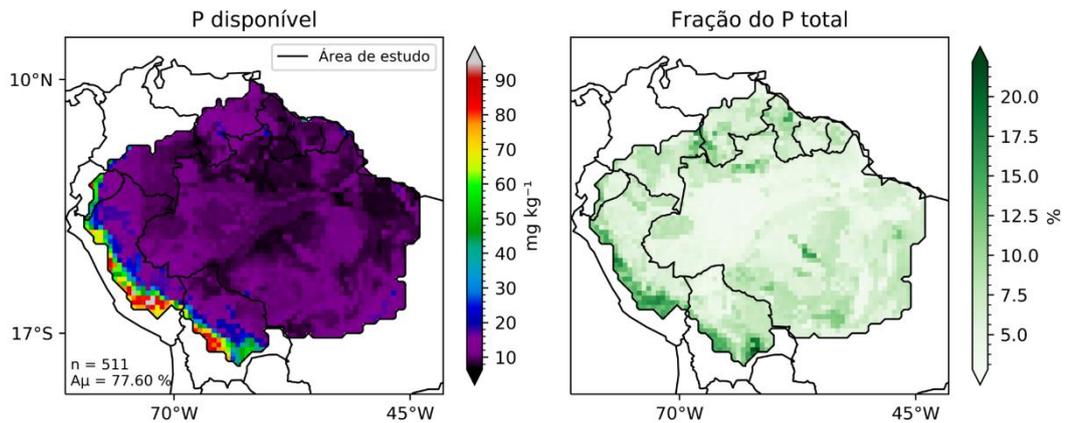


Figura 10. Esquerda: P disponível médio predito por 511 modelos com acurácia média ( $A\mu$ ) de 77.6%. Direita: Fração do P total representada pelo P disponível. Em toda a área de estudo o DP foi duas ou mais vezes menor que a média. FONTE: Dados da pesquisa.

As variáveis mais importantes para a predição do P orgânico (Figura 11) foram N total, TMA, elevação e C total. O padrão geral é de valores mais baixos nas regiões norte e sudeste com valores ligeiramente mais altos na região central e

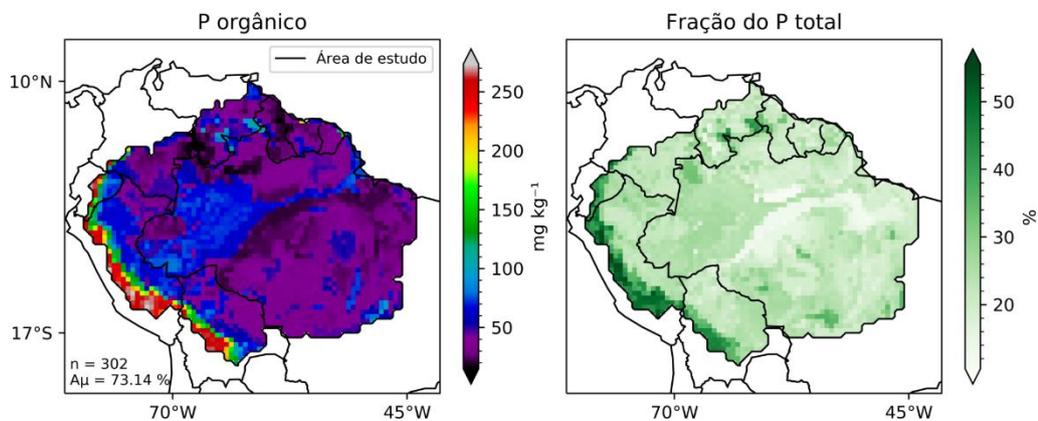


Figura 11. Esquerda: P orgânico médio predito por 302 modelos com acurácia média ( $A\mu$ ) de 73.14%. Direita: Fração do P total representada pelo P orgânico. Em toda a área de estudo o DP foi duas ou mais vezes menor que a média. FONTE: Dados da pesquisa

valores extremos na região de influência dos Andes. O P inorgânico, é mostrado na figura 12. As variáveis mais importantes para a predição dessa fração foram N total, C total, TMA e areia. Assim como o P total (Figura 9) e o P orgânico (Figura 10) este mapa também apresenta o mesmo padrão de diferenciação entre as litologias muito antigas das regiões norte e sudeste da Pan-amazônia. A região central, na bacia do rio Amazonas, apresenta valores intermediários a baixos de P inorgânico e a região

ao longo dos Andes apresenta valores mais elevados, também apresentando semelhanças de padrão com P total e orgânico.

Os modelos de regressão treinados para as frações de P mineral primário e P ocluso, que são extraídas de suas ligações químicas apenas com extremas energias e são teoricamente inacessíveis as plantas, apresentaram baixos valores de precisão (A). Em algumas regiões a houve sinais de *overfitting* (resultado omitido). Indicando que outras variáveis preditoras devem ser incluídas na análise para diferenciar estas frações de P. Para estimar uma soma destas duas frações o mapa de P total foi subtraído da soma das frações de P, disponível, inorgânico e orgânico. O mapa resultante (figura 13) indica que na maior parte da AE grande parte do P total do solo encontra-se ligado fortemente a rocha primária ou a outras moléculas, sendo não acessível para organismos vivos.

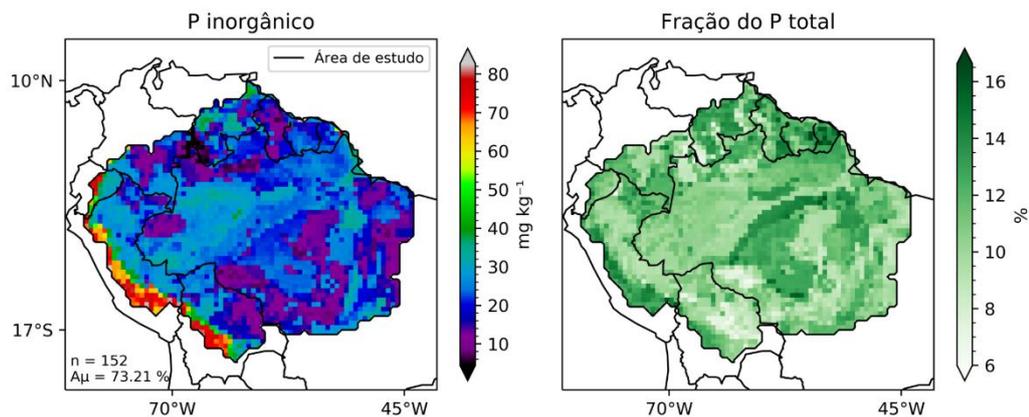


Figura 12. Esquerda: P inorgânico médio predito por 152 modelos com acurácia média ( $A\mu$ ) de 73.21%. Direita: Fração do P total representada pelo P inorgânico. Em toda a área de estudo o DP foi duas ou mais vezes menor que a média. FONTE: Dados da pesquisa.

A análise da importância das variáveis mostra que a extrapolação espacial das frações de P feita a partir dos dados de fracionamento de Hedley com base na classificação do solo (YANG et al., 2013) pode levar a interpretações errôneas do estado das frações de P. O baixo número de observações do fracionamento de Hedley em diferentes tipos de solo resulta num alto coeficiente de variação das frações de Hedley P para cada grupo de referência. O método aplicado aqui para a determinação da distribuição espacial de P frações baseia-se nas relações complexas entre as variáveis preditoras e a variáveis alvo, projetando as frações P com base nas relações que maximizam a quantidade de informação que cada

variável preditora pode contribuir para a previsão correta das variáveis alvo, aplicando um método estatístico não paramétrico, baseado na teoria da informação, que usa a classificação do solo como um subconjunto das variáveis preditoras, somando sua quantidade informação sobre as frações P às informações contidas em outras variáveis edáficas e climáticas que também são importantes para a dinâmica das formas P no solo.

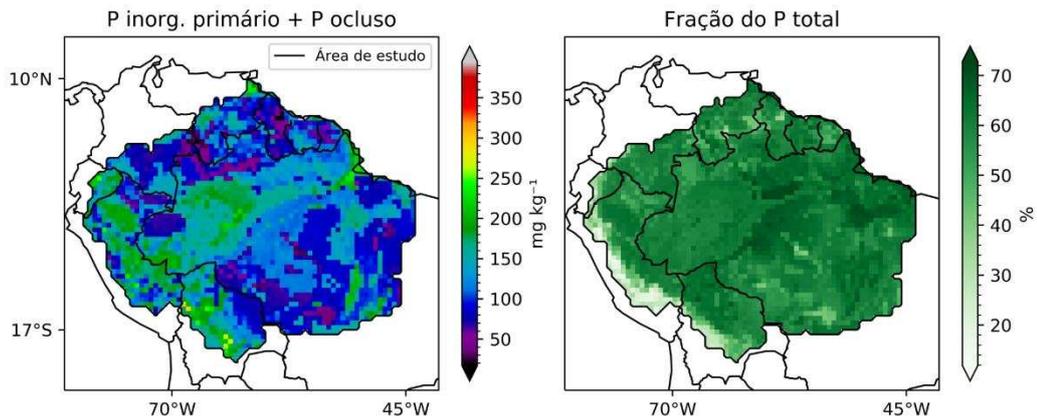


Figura 13. Esquerda: Mapa de estimativa da soma das frações de P inorgânico primário e P ocluso. O mapa foi gerado pela subtração entre o P total médio e a soma das frações, disponível, orgânico e inorgânico. Direita: Fração do P total representada pelo mapa da esquerda. FONTE: Dados da pesquisa.

O mapa de P total gerado aqui mostra que os solos muito antigos e bem intemperizados da AE são muito pobres em P. Se assumirmos uma densidade do solo uniforme sobre a área analisada de  $1300 \text{ kg m}^{-3}$ , então o valor médio de P total, na região da Pan-amazônia para o perfil de solo de 0-30 cm, é de  $0,08 \text{ kg (P total) m}^{-2}$ . Esta análise confirma que em geral - com exceção da região influenciada pelos Andes, os solos da Pan-amazônia são muito pobres, também em termos das formas mais acessíveis de P, representadas aqui pela fração P disponível (com P disponível  $< 20 \text{ mg kg}^{-1}$  ou aproximadamente  $0,007 \text{ kg m}^{-2}$ ). Para todas as células da grade consideradas, a porcentagem média do P disponível previsto é cerca de 7% do P total. O P orgânico é cerca de 23% do P total. O P inorgânico representa na média 11% do P total. A fração restante, composta pelas frações de P mineral primário e P ocluso, são em média 56% do P total previsto. Os reservatórios de P inorgânico e orgânico são extremamente importantes em termos de disponibilidade de P para as plantas, que possuem estratégias para superar a escassez de P disponível nos

solos. Usando suas raízes, elas exploram as frações de P orgânico e inorgânico a partir da produção de enzimas e/ou relações mutualísticas com microrganismos (pela produção de enzimas, causando mineralização bioquímica do P ou por aquisição direta via hifas), ou ainda exsudando substâncias à base de carbono que mudam o estado químico e/ou a atividade microbiana no solo (LUGLI et al., 2019; RAVEN et al., 2018). Assim, podemos encontrar florestas em ambientes com baixa densidade de P disponível. Recentemente, um estudo utilizou a mesma técnica de modelagem (*Random Forests*) para estimar a distribuição espacial terrestre do P total (HE et al., 2021, em revisão). Apesar de diferenças metodológicas fundamentais entre o mapeamento aqui apresentado e o mapeamento global de P total de He et al. (2021, em revisão), os resultados, tanto do mapeamento, quanto da importância das variáveis preditoras são concordantes.

Como a região delimitada é bem conhecida por seus solos muito antigos, altamente intemperizados e retrabalhados (QUESADA et al., 2011), podemos assumir que o mapa resultante apresentado na figura 13 é um bom indicador para a fração P oclusa na maioria das áreas representadas com exceção da faixa ao longo da orografia dos Andes, onde a abundância de material primário é maior do que no solo das terras baixas da bacia amazônica. Os mapas obtidos neste estudo são aplicados na inicialização e avaliação da ciclagem P implementada no CAETÊ-CNP. Eventualmente, o método desenvolvido aqui poderá ser aplicado a outros nutrientes e ao C do solo em escala global. Nossos modelos de regressão de *Random Forests* apresentaram um bom nível de acurácia durante a fase de treinamento. Sem dúvida, a acurácia dos modelos de regressão poderia ser melhorada por um maior número de observações de fracionamento de Hedley e demais variáveis preditoras potenciais na região da Pan-amazônia, especialmente na região central da planície da bacia do rio Amazonas. Esta é uma tarefa altamente exigente em termos de trabalho e recursos e deve ser realizada pela comunidade de Ciência do Sistema Terrestre. Os novos Modelos Globais Dinâmicos de Vegetação (DGVM) que estão sendo desenvolvidos com a formulação para a ciclagem de P devem levar em consideração as variadas estratégias de aquisição de P pelas (FLEISCHER et al., 2019; LUGLI et al., 2019; REED; YANG; THORNTON, 2015) e para isso os desenvolvedores precisam conhecer o estado das formas de P no solo e os processos que estão envolvidos na variabilidade espacial e temporal dessas formas de P. Concluímos que os resultados deste estudo de mapeamento podem ser úteis

para o desenvolvimento e avaliação de modelos de vegetação que buscaram incluir com acerto a ciclagem P. Os conjuntos de dados e o código para os procedimentos estão abertos para acesso e download em um repositório público na internet (<https://github.com/jpdarela/BEPE-REPORT>)

## 4.2. Avaliação do modelo CAETÊ-CNP

Apresento aqui os resultados da comparação entre a rodada histórica (1979-2016) do modelo CAETÊ-CNP e dados de referência. Apenas um subconjunto dos dados descritos no Quadro 4 é utilizado aqui, já que alguns deles são redundantes e outros são de menor relevância para os objetivos deste estudo. Limito a discussão e exposição da avaliação dos principais componentes dos ciclos biogeoquímicos do C, N e P. Todos os dados descritos no Quadro 4 foram arquivados de maneira padronizada e estão à disposição para utilização nos trabalhos de desenvolvimentos do modelo CAETÊ que seguem. A nomenclatura das variáveis segue o padrão do Quadro 4.

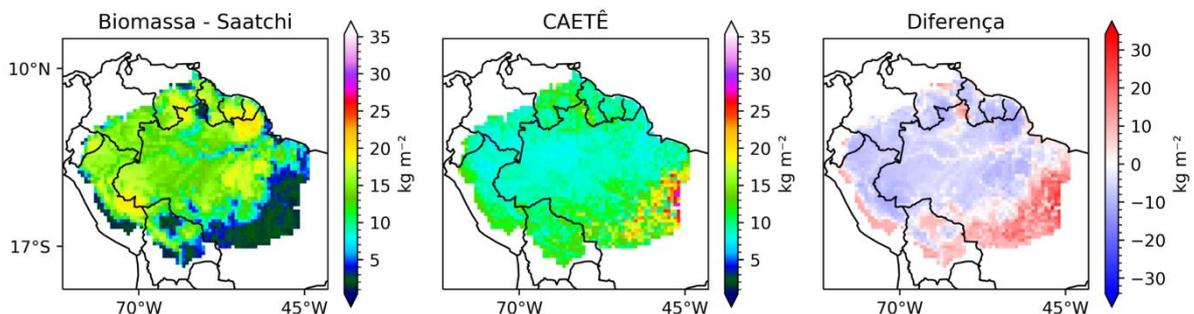


Figura 14 Da esquerda para direita: Mapa de biomassa total estimada de Saatchi et al. (2011); Mapa de biomassa total simulada; Diferença entre observado e simulado. Unidade: kg de Biomassa seca por m<sup>2</sup>. FONTE: Dados da pesquisa.

Na comparação entre a biomassa total na vegetação (kg (biomassa seca) m<sup>-2</sup>), o modelo subestimou os valores do mapa de referência (SAATCHI et al., 2011) em toda a região central e norte da AE (Figura 14). A biomassa seca foi superestimada na região leste, extremo sul e extremo oeste. Nestas áreas de superestimativa a vegetação dominante não é a florestal amazônica. Sendo o leste dominado por vegetação savânica e o restante da área dominada por fitofisionomias campestres (MAPBIOMAS, 2021). A região leste, em comparação com as regiões central e norte, apresentou maiores valores para biomassa nos tecidos lenhosos e raízes finas e valores menores para folhas. Também comparada ao centro e norte,

as regiões do extremo sul e oeste da AE apresentaram maiores valores para o reservatório de C nas folhas e nas raízes finas. Os valores integrados para a AE foram de 44.37 Pg de C no dado observado e 40.2 Pg C no simulado. O mapa de referência estima a biomassa na vegetação no tempo atual (ano 2000), enquanto o mapa de biomassa simulada pelo CAETÊ-CNP não considera as mudanças de uso da terra, sendo um mapa de biomassa potencial.

O modelo superestimou a GPP em toda a área simulada de maneira relativamente uniforme. O padrão de variação espacial na GPP no mapa observado, crescente de Leste para Oeste foi representado parcialmente pelo modelo (Figura 15).

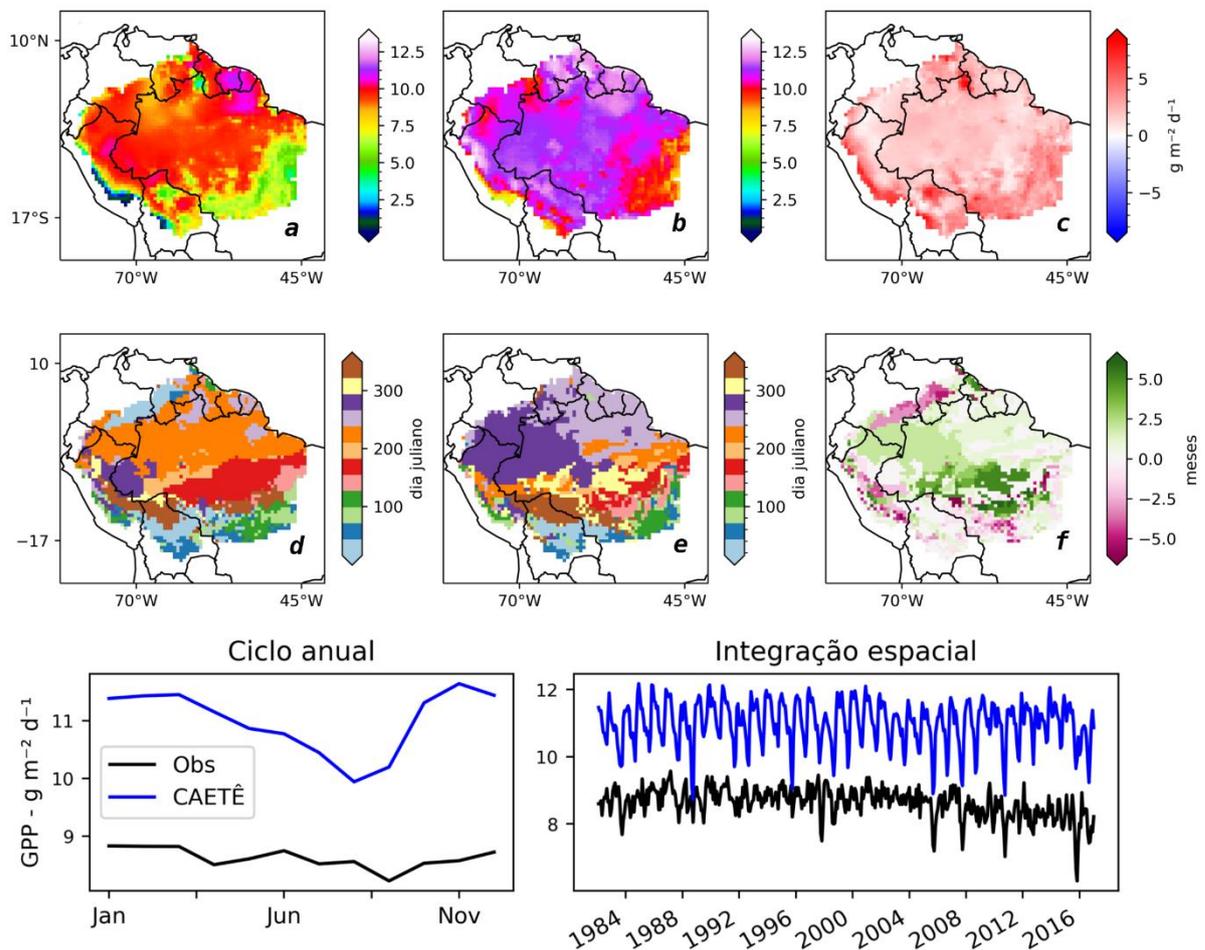


Figura 15. a - GPP observada (MADANI; KIMBALL; RUNNING, 2017); b - GPP simulada pelo CAETÊ-CNP; c - Diferença entre as médias; d - Mês de máximo observado; e - Mês de máximo simulado; f - Diferença do mês de máximo observado e simulado, em meses. Embaixo à esquerda: ciclo anual médio e à direita: integração espacial da GPP para a área de estudo. FONTE: Dados da pesquisa.

O modelo também superestimou a variabilidade interanual e a anomalia anual da GPP. Muitos processos influenciam a GPP no CAETÊ-CNP, porém a análise das variáveis indica que esta superestimativa pode ser resultante de erros na modelagem do Índice de Área Foliar (LAI) e da Área foliar específica (SLA), bem como possíveis problemas na parametrização das EV, principalmente com relação aos atributos funcionais relacionados ao status nutricional foliar.

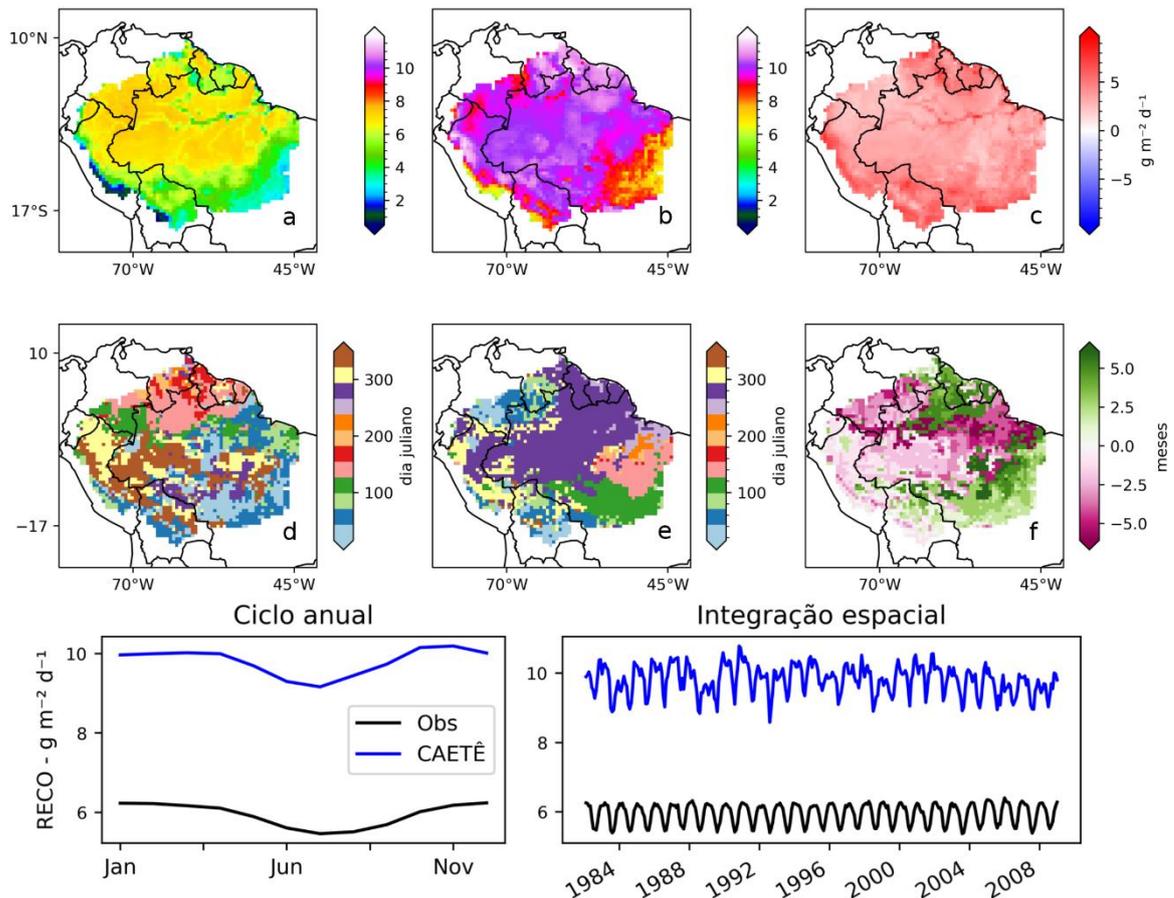


Figura 16. a - RECO observada (JUNG; REICHSTEIN; BONDEAU, 2009); b - RECO simulada pelo CAETÊ-CNP; c - Diferença entre as médias; d - Mês de máximo observado; e - Mês de máximo simulado; f - Diferença do mês de máximo observado e simulado, em meses. Embaixo à esquerda: ciclo anual médio e à direita: integração espacial da RECO para a área de estudo. FONTE: Dados da pesquisa.

Até o presente não há nenhum dado observacional, ou de referência, para a respiração autotrófica (AR) para comparação espacialmente explícita, assim como não há um mapa de respiração heterotrófica no solo, visto que os dados observados são produtos de métodos de extrapolação espacial de valores medidos em torres de fluxo, há apenas a soma de todo o C que sai do sistema via respiração. A RECO (Respiração Ecosistêmica), que é a soma das respirações autotrófica e heterotrófica, também foi superestimada pelo modelo (Figura 16). A subtração entre

a GPP e a RECO resulta na taxa de permuta de C no ecossistema, a NEE (*Net Ecosystem Exchange*) é apresentada na figura 17.

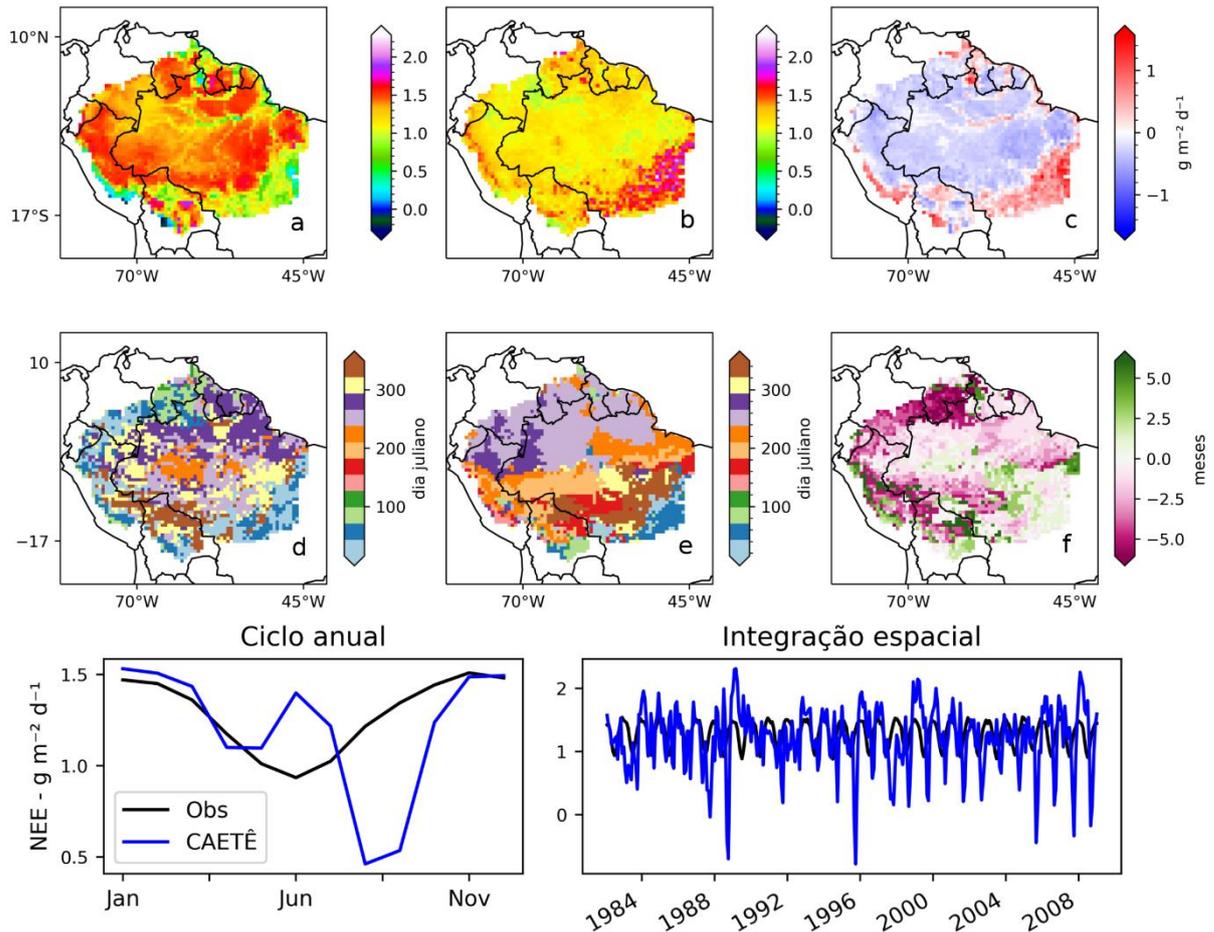


Figura 17. a - NEE observada (JUNG; REICHSTEIN; BONDEAU, 2009); b - NEE simulada pelo CAETÊ-CNP; c - Diferença entre as médias; d - Mês de máximo observado; e - Mês de máximo simulado; f - Diferença do mês de máximo observado e simulado, em meses. Embaixo à esquerda: ciclo anual médio e à direita: integração espacial da NEE para a área de estudo. FONTE: Dados da pesquisa.

Os altos valores para a RECO são possivelmente resultantes da sensibilidade do modelo de AR a temperatura. A NEE é um indicador da intensidade do efeito de sumidouro de C da atmosfera exercido pelos ecossistemas terrestres. A NEE simulada pelo CAETÊ-CNP indica que a AE foi um sumidouro de C no tempo simulado. Os dados de referência para a GPP, RECO e NEE são geradas por modelos de diagnóstico de inferência indutiva baseados em dados meteorológicos, de cobertura do solo e de sensoriamento remoto, em formato matricial e de dados provenientes de torres de fluxo (*eddy covariance flux data*) que fornece as informações em que estes modelos se baseiam para realizar uma estimativa espacialmente explícita destes fluxos. Estas estimativas possuem inerentemente alto

grau de incerteza quanto aos padrões espaciais, devido principalmente ao baixo número de Torres de fluxo na AE, que possui menos de uma dezena de pontos de observação (BEER et al., 2010; JUNG et al., 2011; MADANI; KIMBALL; RUNNING, 2017). Outro fator importante sobre a natureza destes dados de referência é o efeito de diferentes metodologias utilizadas sobre os resultados. Por exemplo, a NEE utilizada para a comparação aqui apresentada (BEER et al., 2010; JUNG et al., 2011) difere de maneira marcante da estimativa de NEE-FLUXCOM (JUNG et al., 2017) (Quadro 4). Neste último estudo, a AE aparece como uma fonte de C para a atmosfera. Tendo em vista os problemas metodológicos envolvidos na estimativa destes fluxos, considero que os resultados iniciais aqui apresentados são satisfatórios, mas é condição *sine qua non* que todos os processos codificados relacionados a produtividade primária sejam revisitados em buscas de possíveis erros semânticos na transposição das equações para o código fonte e outros problemas de desenvolvimento.

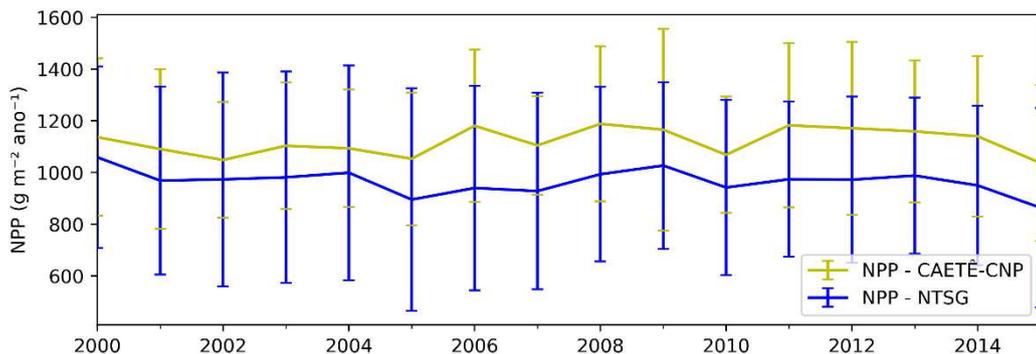


Figura 18. Integração espacial da NPP simulada e de referência. As barras indicam o desvio padrão das células de grade ( $n=2749$ ) a cada ano, na AE. FONTE: NTSG, Dados da pesquisa.

Comparei a NPP anual simulada pelo modelo CAETÊ-CNP a NPP de referência calculada pelo NTSG (NUMERICAL TERRADYNAMIC SIMULATION GROUP, 2021). Esta estimativa de NPP é baseada na RFA (Radiação Fotossinteticamente Ativa) estimada por sensoriamento remoto, em dados meteorológicos, espectrais e cobertura do solo espacialmente explícitos (ZHAO et al., 2005; ZHAO; RUNNING, 2006, 2010). Em valores médios integrados para a bacia, a NPP simulada foi semelhante ao dado de referência (Figura 18). O modelo superestimou a NPP na região sudeste da AE. Em uma grande região na área central da AE, a NPP simulada e de referência foram concordantes. Uma faixa na margem sudoeste da AE marca áreas onde o modelo subestimou o dado de

referência. Uma comparação visual espacialmente explícita aparece nas FS (Figuras Suplementares) 1 e 2, que podem ser encontradas no Apêndice 1. No mesmo apêndice é possível encontrar um quadro com as principais siglas e abreviaturas utilizadas neste texto.

De maneira geral, com exceção de parte da região leste e sul, o modelo subestimou a densidade de C no solo (Figura 19). Os valores integrados para a AE foram 84.28 Pg de MO (matéria orgânica no solo, convertendo-se em 47.83 Pg C) no mapa de referência contra aproximadamente 72.2 Pg MO (42.2 Pg C) no modelado. O N total do solo (Figura 20) foi subestimando pelo modelo em toda a AE, com exceção de algumas células de grade em uma faixa marginal no extremo sudoeste. Como mencionado, a fixação de N simulada foi minimizada a fim de evitar altas taxas acumulação de N no sistema, visto que não são simulados os processos de saída de nutrientes via transporte e volatilização. De modo contrário, o modelo superestimou P total solo (Figura 21) na maior parte da área de estudo. As comparações com as frações de P modelados pelo CAETÊ-CNP e os mapas criados neste estudo aparecem na FS 3. O P e N do solo são diretamente relacionados aos atributos funcionais das EV e a distribuição destas EV em cada grão espacial. Assim, a superestimativa de P no solo é um indicativo de que a densidade de P na vegetação pode ser superestimada na parametrização inicial das EV quanto as razões de massa P:C nos tecidos vegetais.

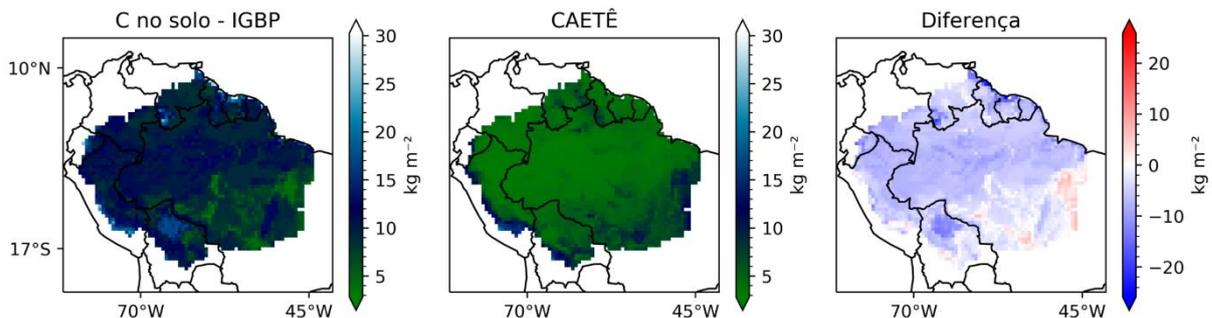


Figura 19. Da esquerda para direita: Carbono no solo observado IGBP (GLOBAL SOIL DATA TASK, 2000); Carbono no solo simulado; Mapa de diferenças. Unidade: kg de MO por m<sup>2</sup>. FONTE: Dados da pesquisa

O N foliar (FS 4) foi superestimado pelo modelo na maior parte da área simulada, com exceção das regiões Sul e Leste, onde os valores modelados foram geralmente menores. Na lógica do modelo CAETÊ-CNP o N foliar tem efeito direto positivo sobre as taxas de assimilação de C e respiração autotrófica. Nos reservatórios de tecidos lenhosos e raízes finas o N apenas tem efeito direto positivo sobre as taxas respiratórias. Já o P foliar (FS 5) foi superestimado em toda a área de

estudo. No caso do P não há como ligar os processos de assimilação e respiração, uma vez que, como já discutido, não existem modelos de AR que considerem a estequiometria de P nos tecidos. A influência do P no processo de assimilação (DOMINGUES et al., 2010), por outro lado, poderia ser simulada, mas em falta da contrapartida respiratória espera-se que haja favorecimento não realístico de estratégias com maior concentração de P nos tecidos. Em virtude da possibilidade deste efeito indesejado, decidi pela não consideração do P no processo de assimilação de C. Ainda assim, o P pode limitar a alocação de C para os reservatórios estruturais das EV simuladas, via o mecanismo de limitação a alocação de C descrito nos métodos.

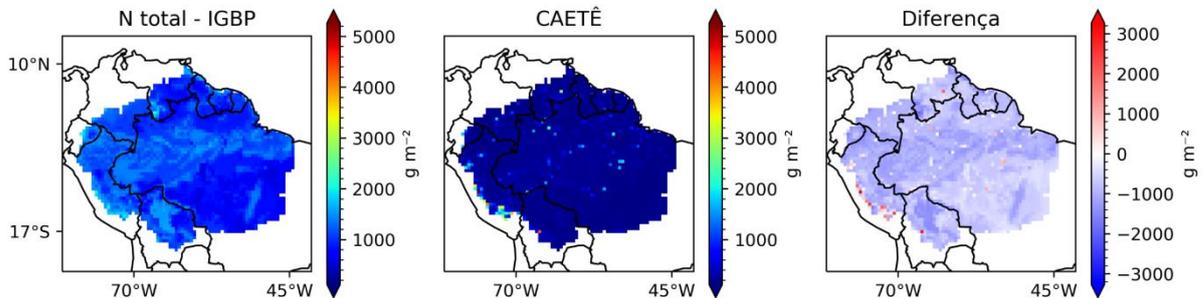


Figura 20. Da esquerda para direita: N total no solo IGBP (GLOBAL SOIL DATATASK, 2000); N total no solo modelado; Diferença entre observado e modelado. Unidade: g de N por  $m^2$ . FONTE: Dados da pesquisa

De maneira geral, o modelo CAETÊ-CNP foi regular, quando comparado aos dados de referência, não gerando nenhum resultado com discrepâncias indicadoras de erros graves de formulação. Como já mencionado, o modelo apresentado aqui é um trabalho parcial de desenvolvimento do modelo CAETÊ, com foco na dinâmica de N e P e na importância destes nutrientes para os ecossistemas florestais dominantes na área de estudo.

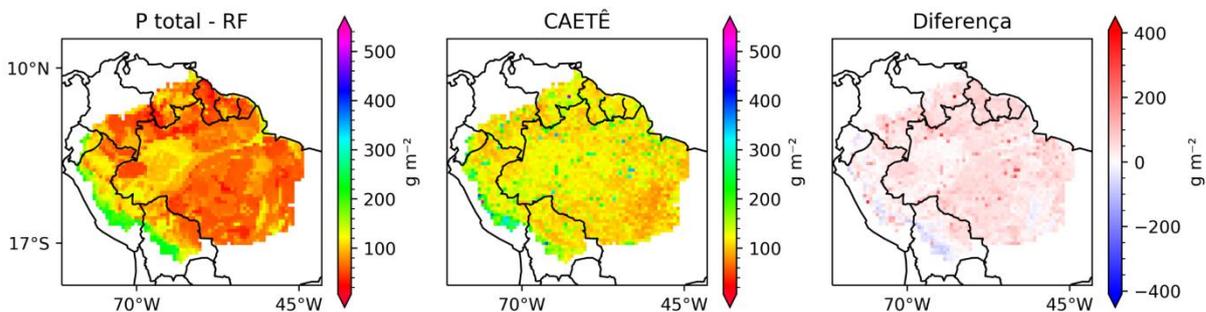


Figura 21. Da direita para a esquerda: Mapa de estimativa de P total no solo gerado nesta pesquisa (RF); Mapa de P total do solo simulado; Diferença entre estimativa e simulado. FONTE: Dados da pesquisa.

O trabalho realizado para a avaliação do modelo gerou um banco de dados e uma série de programas de computador que serão utilizados para padronizar e acelerar a avaliação do modelo nos futuros desenvolvimentos programados. Alguns dos problemas levantados nesta discussão devem ser resolvidos, como a parametrização correta das EV quanto as razões de massa de N:C e P:C e uma revisão semântica do código fonte. Outros são mais complexos, como a introdução do P no cálculo da AR e podem não ter uma resolução imediata.

### 4.3. Resultados dos testes de sensibilidade

Apresento aqui os resultados do teste de sensibilidade do modelo CAETÊ-CNP. Inicialmente serão analisados e discutidos os tratamentos nCO<sub>2</sub>, eCO<sub>2</sub>, hpr e p4 em comparação a simulação histórica (hist). Em seguida serão abordados os experimentos de fertilização com nutrientes (afexN, afexP e afexNP), igualmente tendo a simulação histórica como comparação. Finalizarei a apresentação dos resultados analisando e discutindo a influência conjunta dos efeitos diretos e indiretos do aumento da [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup> na simulação histórica a luz dos resultados do teste de sensibilidade. O efeito direto do aumento da [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup> é a fertilização por CO<sub>2</sub>, e os efeitos indiretos são as alterações nos padrões climáticos. Os focos destas análises serão os ciclos biogeoquímicos do C, N e P e alguns aspectos da diversidade funcional da AE. Apesar de não serem incluídos na análise funcional multidimensional, utilizaremos os atributos relacionados a alometria das EV para auxiliar a análise e discussão dos resultados.

A GPP teve resposta positiva ao tratamento eCO<sub>2</sub> (Figura 22). Nestas séries também é possível observar o efeito do aumento histórico da [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup>, ao se comparar hist e nCO<sub>2</sub>. A GPP respondeu negativamente ao aumento de T (p4) e diminuição da PR (hpr). As séries temporais da figura 22 foram suavizadas por meio de uma média rolante central com janela de 12 meses. A resposta da AR a manipulação da [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup> foi positiva à elevação de CO<sub>2</sub>. O tratamento nCO<sub>2</sub> serve como referência para o comportamento do fluxo de C na simulação histórica em resposta a elevação observada de [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup>. A NPP respondeu positivamente a elevação de CO<sub>2</sub>, na simulação histórica e no experimento eCO<sub>2</sub>. A AR foi consideravelmente menor nos tratamentos p4 e hpr. Em ambos os casos a menor AR foi resultante, pelo menos parcialmente, de alterações na composição funcional das EV. A aparente contradição entre aumento de T e diminuição da AR, nos anos

iniciais após a aplicação do tratamento ficará clara após a análise multidimensional da composição funcional. A NPP respondeu de maneira negativa, inicialmente ao tratamento hpr, mas ao final da série temporal, hpr apresentou valores superiores a simulação histórica, novamente, um resultado aparentemente contrário à expectativa, é intimamente relacionado a reorganização das comunidades de EV simuladas em cada grão espacial. Estes são resultado importantes, pois demonstram a importância da inclusão de variabilidade funcional nos DGVM.

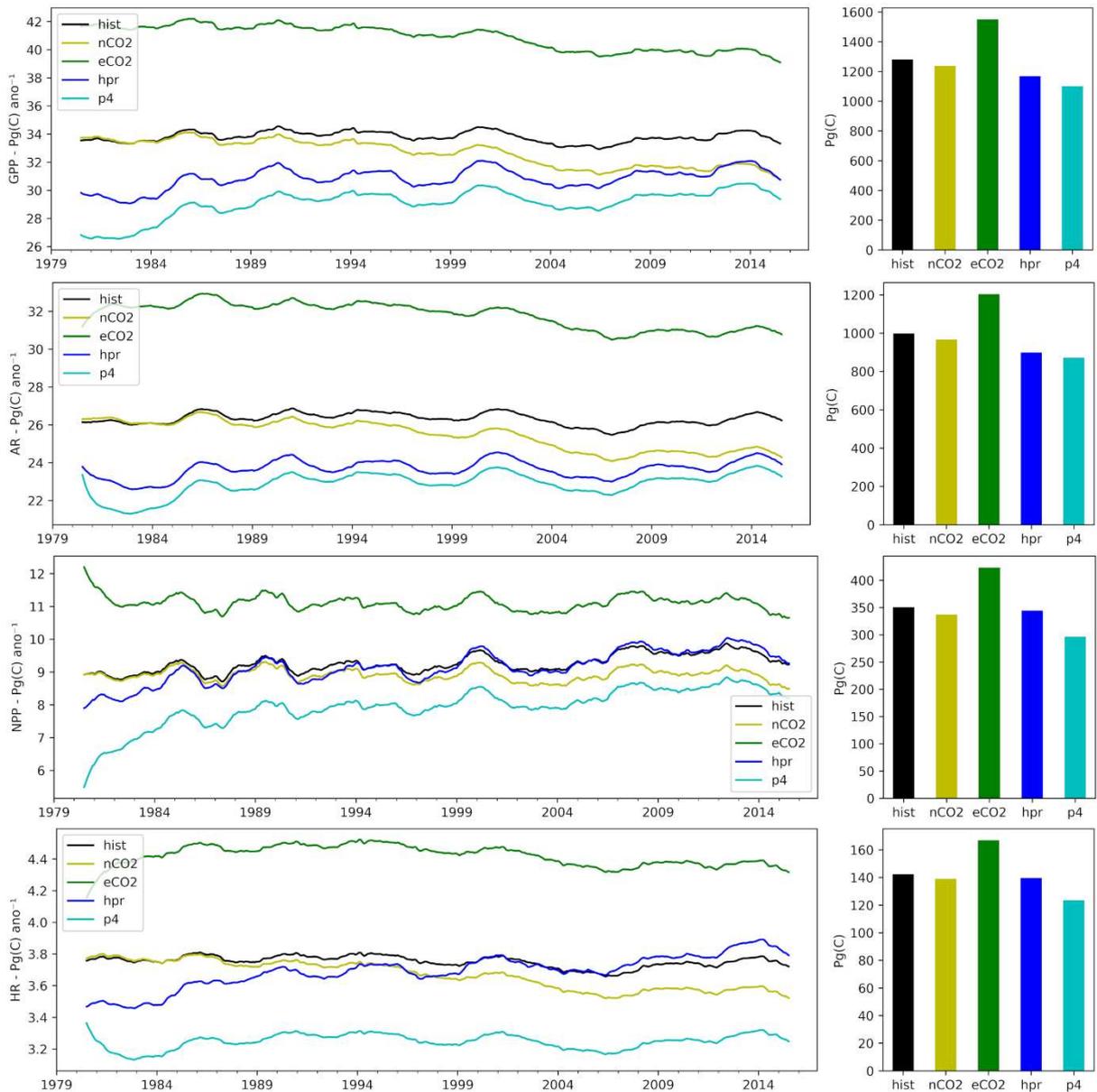


Figura 22. Séries temporais com valores integrados para a AE para os fluxos de C: GPP (produtividade primária bruta), AR (respiração autotrófica), NPP (produtividade primária líquida) e HR (respiração heterotrófica) nos tratamentos do teste de sensibilidade e na simulação histórica. Ao lado direito de cada grupo de séries estão os valores acumulados durante os 38 anos de simulação. As séries temporais foram suavizadas por meio de uma média rolante central com janela de 12 meses para facilitar a visualização. FONTE: Dados da pesquisa

A FS 8 apresenta uma perspectiva espacialmente explícita das diferentes respostas aos tratamentos aplicados. Antes de iniciar a discussão dos resultados da análise funcional multidimensional apresentarei as séries temporais dos reservatórios de C simulados no período histórico e nos tratamentos hpr, p4, nCO2 e eCO2. Apresentarei também os resultados relacionados as estratégias de aquisição de nutrientes e limitação a alocação de C por nutrientes. A FS 6 traz a comparação dos custos de C para a aquisição de nutrientes (CC). A FS 7 apresenta o viés entre os tratamentos de a rodada histórica. Nesta última figura, observamos a heterogeneidade espacial das respostas dos fluxos de C sob as diferentes condições do teste de sensibilidade.

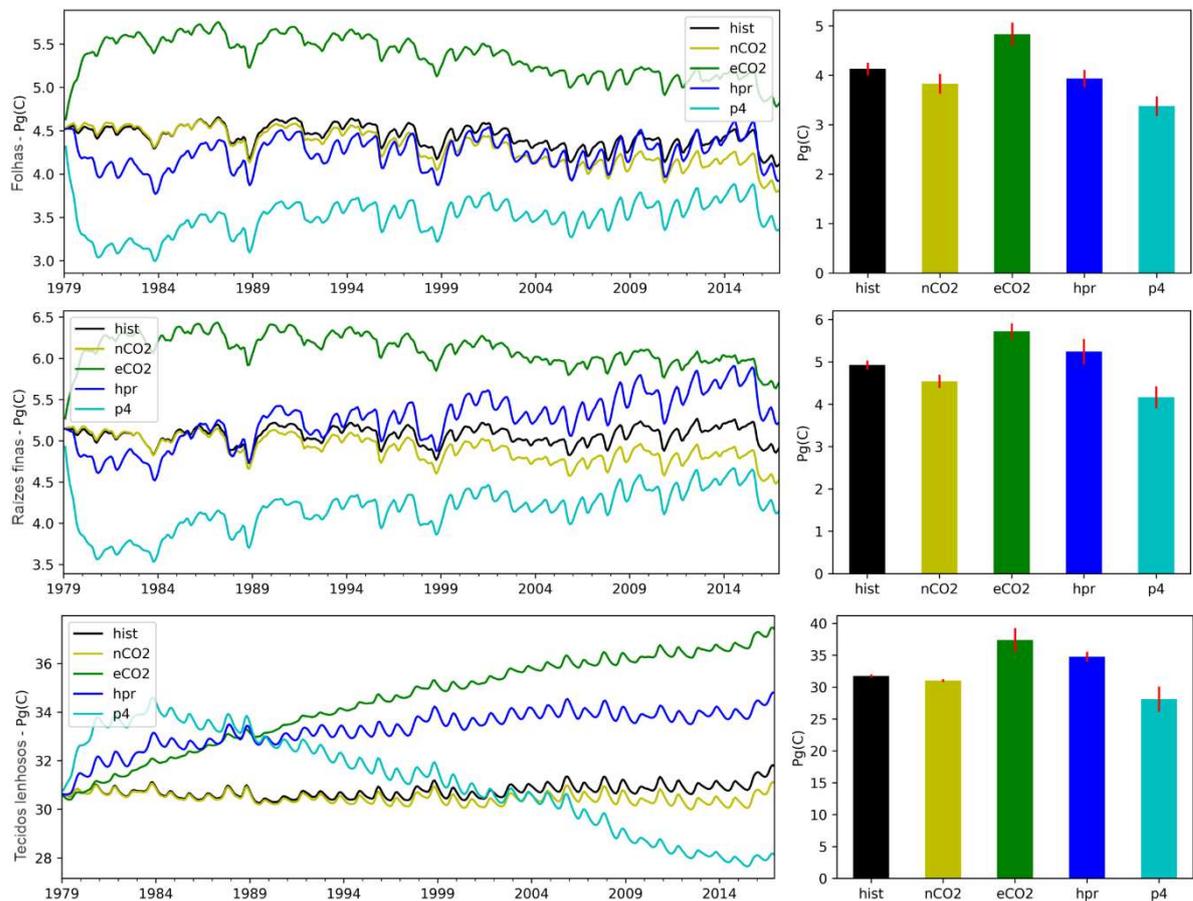


Figura 23. Séries temporais com valores integrados para o C na vegetação (Cveg) nos tratamentos e na simulação histórica. À direita, para cada grupo de séries temporais, estão os valores no último dia da simulação. As barras vermelhas indicam o desvio padrão da respectiva série FONTE: Dados da pesquisa.

O aumento da produtividade em resposta ao CO<sub>2</sub> elevado resultou em maiores valores dos três reservatórios de C vegetais (Figura 23). Com as séries temporais do tratamento eCO<sub>2</sub> indicando a estabilização em um estado de maior biomassa. Os efeitos de cada tratamento sobre os ciclos de C, N e P serão

discutidos individualmente nas seções seguintes. A FS 9 apresenta a perspectiva espacialmente explícita dos efeitos de cada tratamento sobre o CVEG na AE.

As estratégias de aquisição de nutrientes utilizadas durante o período simulado também foram estimadas e compradas e são mostradas na FS 10. As estratégias de aquisição de N e de P predominantes foram a aquisição passiva e a aquisição ativa via transporte ativo direto via raízes colonizadas por Ectomicorrizas (EM), a estratégia *nme* do Quadro 3. Nas regiões de maior déficit hídrico a estratégia EM0x, que é a aquisição ativa (pela superfície radicular) de P inorgânico resultante da emissão de exsudados de C por raízes colonizadas por EM foi ativa durante alguns períodos, mas não o suficiente para ser visível na FS 10. Esta estratégia foi utilizada em poucos dias da simulação. O atributo funcional associação micorrízica (AMP, %) modelado é marcado pela predominância de associação com EM na AE, de maneira oposta ao que indicam os estudos mais recentes (SOUDZILOVSKAIA et al., 2015, 2019; STEIDINGER et al., 2019). De maneira geral os valores médios para esse atributo funcional (CWM) na área de estudo foram de aproximadamente 30%, indicando que na média, as EV simuladas na AE são 70% relacionadas a EM, com os 30% complementares tendo relações simbióticas com AM. A comparação entre os estudos citados e resultados do modelo não foi realizada. Os estudos citados, associam o tipo de simbiose dominante a partir das espécies vegetais e das suas respectivas áreas basais estimadas na sua área de estudo. No modelo CAETÊ-CNP, cada EV tem uma composição particionada fixa de simbiose com AM e EM. Nos dados simulados as estratégias com dominância de AM foram filtradas em detrimento das EV com dominância de associação micorrízica com EM predominando em toda a AE. Estes resultados indicam que o módulo de cálculo dos custos de C para a aquisição de nutrientes precisa ser revisado em busca das origens desta discrepância. Além disso, o modelo CAETÊ-CNP apresentou pouca flexibilidade quanto as diferentes estratégias de aquisição de N e P, mais uma vez sugerindo que a adaptação do modelo FUN (ALLEN et al., 2020; BRZOSTEK; FISHER; PHILLIPS, 2014; FISHER et al., 2010), realizada aqui, deve ser revisada em busca de possíveis erros semânticos no código fonte ou na parametrização do modelo de cálculo de custos para aquisição de nutrientes (Eq. 1).

Com relação a limitação à alocação de C (Figura 24), tanto para folhas quanto para raízes, na maior parte do tempo (> 80 %) não ocorre limitação, sendo o tempo restante a alocação limitada predominantemente pela disponibilidade de P. Embora

não seja visível no gráfico da Figura 24, os tipos de limitação por N e Co limitação por P ocorreram em poucas ocasiões. Note que a limitação por P é maior no

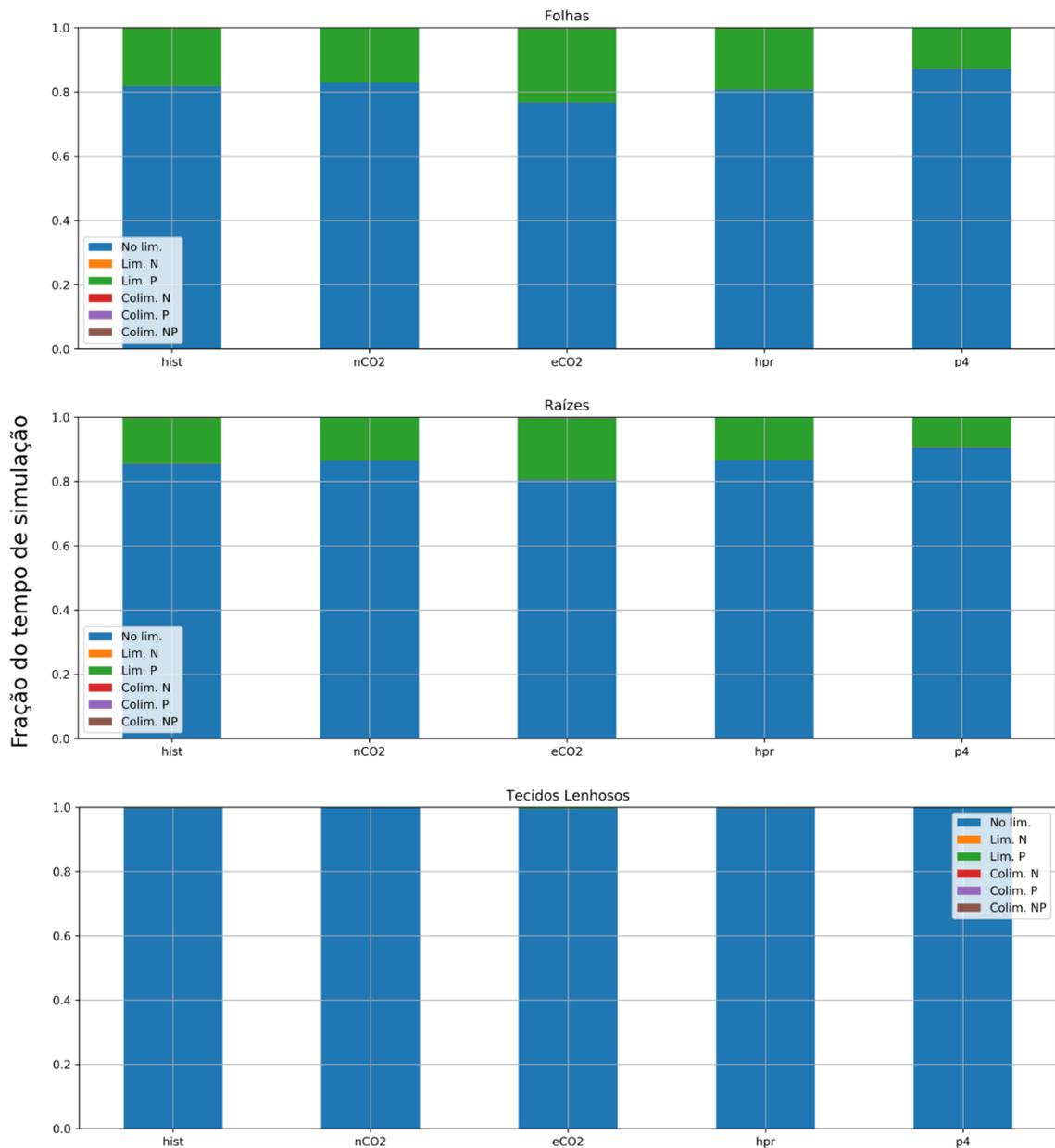


Figura 24. Tipos de limitação a alocação de C nos reservatórios vegetais nos testes de sensibilidade e rodada histórica (1976-2016). No lim., em azul, corresponde ao tempo onde não houve limitação ao crescimento. Lim. N e Lim. P (Laranja e Verde) indicam a limitação por N ou P, respectivamente. Colim. N, em vermelho, indica que N e P limitam a alocação, mas a limitação por N é maior, sendo o inverso a colimitação por P (Em magenta, Colim. P). Colim. NP, em marrom, indica colimitação equivalente, onde o C alocado sob limitação é igual para os dois nutrientes limitantes. FONTE: Dados da pesquisa.

tratamento de CO<sub>2</sub> elevado (eCO<sub>2</sub>), indicando que o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> gera um aumento na aquisição de C, mas que a alocação deste C extra é limitada pela disponibilidade de P. Os tecidos lenhosos não sofrem limitação a alocação de C

por falta de nutrientes na maior parte da AE e durante maior parte do tempo. Porém, nas regiões de maior stress hídrico da AE os tecidos lenhosos sofrem uma limitação considerável tanto por N quanto por P, o que ficará evidente na apresentação que segue. A figura 24 e a FS 10 resumem toda a área de estudo no período 1979-2016, assim, estratégias que ocorrem com menos frequência e em áreas restritas não são captadas pela lógica de construção das figuras.

#### 4.3.1. Análise funcional multidimensional

Para a criação dos hipervolumes, os valores para as CWM dos atributos funcionais do quadro 1, para todas as células de grade simuladas e para todos os experimentos, foram submetidos a um processo de redução de dimensionalidade por meio de uma Análise de Componentes Principais (PCA). Ou seja, todas as células de grade em todos os tratamentos: hist, nCO<sub>2</sub>, eCO<sub>2</sub>, hpr, p4, AfexN, AfexP e AfexNP são submetidas ao mesmo processo de ordenação. Os 4 primeiros componentes principais (PC) acumularam mais de 90% da variação dos dados e foram utilizados para a construção dos hipervolumes. Os *loadings* das variáveis (Atributos funcionais) nesta PCA são apresentados na Tabela 3.

Tabela 3 Loadings dos atributos funcionais na Análise de Componentes principais para os 4 primeiros Componentes Principais (PC). Entre parênteses a proporção de variância captada por cada um dos PC. N:C e P:C são as razões de massa de Nutriente para C. AMP é a associação micorrízica. PDIA é a porcentagem diária de investimento de C para organismos diázotrofos e RSP é a porcentagem de N e P que são reabsorvidos dos tecidos foliares na senescência. Os quatro componentes principais foram utilizados para a construção dos hipervolumes para cada experimento do teste de sensibilidade. Esta tabela tem a finalidade de auxiliar a interpretação da análise de hipervolumes. Valores entre parênteses indicam a fração de variação dos dados acumulada nos PC. FONTE: Dados da pesquisa.

Atributo	PC 1(0.56)	PC 2(0.18)	PC 3(0.1)	PC 4(0.07)
N:C Folhas	<b>-0.40</b>	-0.21	0.17	-0.33
N:C Tecidos lenhosos	0.19	<b>-0.62</b>	0.17	-0.29
N:C Raízes finas	<b>-0.41</b>	-0.20	0.13	-0.05
P:C Folhas	<b>-0.40</b>	-0.06	0.02	<b>-0.41</b>
P:C Tecidos lenhosos	0.34	-0.36	0.10	0.04
P:C Raízes finas	<b>-0.42</b>	-0.13	-0.02	0.08
AMP	-0.27	-0.31	0.28	<b>0.79</b>
PDIA	0.32	-0.23	<b>0.46</b>	-0.09
RSP	0.03	<b>-0.49</b>	<b>-0.79</b>	0.08

Analisando a tabela 3 assimilamos as seguintes informações. O PC 1 foi dominado pelas razões de N e P nas folhas e raízes, O PC 2, pela razão N:C nos tecidos lenhosos e a taxa de retranslocação de nutrientes na senescência do tecido foliar. O PC 3 é correlacionado com a NPP destinada a fixadores e a taxa de retranslocação de nutrientes na senescência do tecido foliar. O PC 4 representa a variação da razão P:C nas folhas e do tipo de associação micorrízica.

Os hipervolumes para hist, nCO<sub>2</sub>, eCO<sub>2</sub>, hpr, p4, afexN, afexP e afexNP foram construídos a partir de suas novas coordenadas em cada um dos 4 PC usando-se a função *hypervolume* do pacote homônimo de R (BLONDER, 2019). Em condições normais de uso, cada hipervolume é gerado a partir dos dados amostrais (pontos coordenados) de uma População (estatística), que são então utilizados para a criação de pontos extras, baseados na distribuição dos dados amostrados, a fim de se estabelecer um hipervolume potencial. Este mecanismo é fundamento para posteriores testes de hipóteses entre diferentes hipervolumes. Na aplicação utilizada aqui, não utilizo nenhum teste de hipóteses pois entendo que não há amostragem e sim a aplicação da métrica para toda a População (a totalidade dos grãos espaciais simulados). Cinco métricas que descrevem a similaridade e a dissimilaridade entre os hipervolumes foram calculadas. Os índices de similaridade de *Jaccard*, que é o volume da intersecção entre h1 e h2 dividido pelo volume da união entre h1 e h2 (onde h1 e h2 são os hipervolumes sendo comparados), e *Sørensen*, que é o dobro da intersecção entre h1 e h2 dividido pela soma dos volumes h1 e h2. Os elementos únicos em h1 e h2 divididos pelos respectivos volumes dão origem às frações únicas de h1 e h2 e a distância euclidiana entre os centroides de h1 e h2 completam a lista de métricas de comparação. Os resultados da comparação entre o hipervolume histórico (hist e na explicação anterior, h1) e os hipervolumes gerados a partir dos testes de sensibilidade são apresentados na Tabela 4. Notadamente, os tratamentos de aumento (+ 4 K) na temperatura média, diminuição em 50% diária de precipitação e os experimentos que envolvem a fertilização com P causaram mais diferenças entre os hipervolumes, que aqui representam a composição funcional ao final de cada um dos tratamentos.

Tabela 4. Métricas de similaridade e dissimilaridade para cada um dos experimentos do teste de sensibilidade e a rodada histórica. Jaccard e Sørensen medem a similaridade. Fração única entre hist (h1) e os experimentos (Colunas - h2). A distância Euclidiana entre os centroides de hist e do experimento em questão. Em destaque os valores que indicam maior dissimilaridade e por consequência, maior alteração na composição funcional simulada dos grãos espaciais. FONTE: Dados da pesquisa.

Métrica	nCO2	eCO2	hpr	p4	AfexN	AfexP	AfexNP
Jaccard	0.70	0.62	<b>0.24</b>	<b>0.17</b>	0.71	<b>0.45</b>	<b>0.46</b>
Sørensen	0.82	0.77	<b>0.39</b>	<b>0.29</b>	0.83	<b>0.63</b>	<b>0.63</b>
Fração única - h1	0.17	0.29	0.13	0.15	0.19	0.42	0.41
Fração única - h2	0.18	0.15	0.74	0.82	0.14	0.30	0.30
Distância Euclidiana	0.15	0.25	<b>1.52</b>	<b>2.37</b>	0.07	<b>0.67</b>	<b>0.68</b>

A análise de agrupamento hierárquico de identidades funcionais de comunidades, que completa a análise funcional multidimensional, foi realizada sobre o mesmo banco de dados utilizado para a criação dos componentes principais precursores dos hipervolumes. Ou seja, cada célula de grade simulada em cada experimento é uma observação (linha) onde as colunas são os respectivos valores das CWM dos atributos funcionais em análise (Quadro 1). Os grãos espaciais foram agrupados segundo as respectivas identidades funcionais definidas com base nos atributos funcionais do quadro 1. Os dados foram normalizados e a matriz de dissimilaridade euclidiana foi calculada. O número de grupos foi definido após minimizada a variância entre grupos em uma aplicação sucessiva de agrupamentos *k-means*. Cinco grupos de grãos espaciais foram definidos usando-se a função *cutree* sobre a árvore de classificação obtida. *Deste modo, quando me refiro a grupos funcionais, nesta análise, não trato de grupos funcionais de EV e sim grupos de grãos espaciais que são agrupados de acordo com sua composição funcional.* O procedimento foi realizado com as ferramentas padrão do R e do pacote *vegan* (DIXON, 2003). A nova categorização foi então transferida para o banco de dados original, que contém as coordenadas geográficas de cada linha (célula de grade e experimento). Após isso, utilizei o pacote *raster* (HIJMANS; VAN ET TEN, 2014) para criar mapas com a distribuições espaciais originais dos grãos espaciais, classificando-os de acordo com os grupos de identidade funcional ao final de cada experimento. Aos grupos 1 e 2 foram incluídos mais de 90 % dos grãos espaciais. Os grupos restantes foram menos representativos, mas foram incluídos para

enriquecer a discussão. A Figura 25 busca esclarecer a identidade e composição funcional dos grãos espaciais de cada um dos grupos de grãos espaciais estimados.

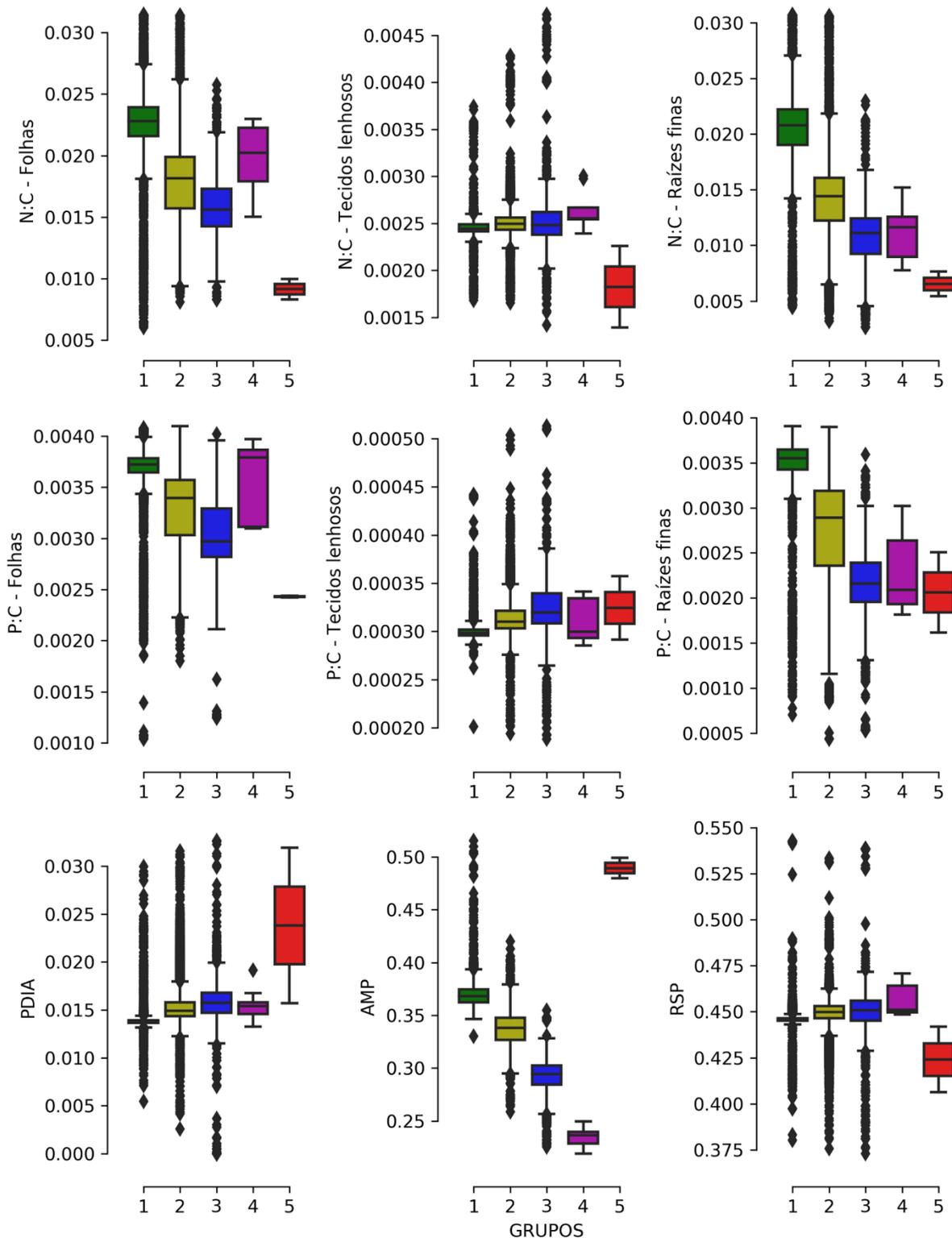


Figura 25. Distribuição das *Community Weighted Means* (a nível de grão espacial) dos atributos funcionais do Quadro 1 em cada um dos grupos funcionais de grãos espaciais estimados pelo agrupamento hierárquico. Razões de massa N:C e P:C em g g<sup>-1</sup>. PDIA, RSP e AMP são proporções (%/100) FONTE: Dados da pesquisa.

#### 4.4. Consequências do tratamento eCO<sub>2</sub>

Nas comparações entre os hipervolumes que veremos a seguir, as informações de correlação entre os PC e os atributos funcionais, contidas na Tabela 3 serão fundamentais para a interpretação da representação visual dos hipervolumes. Após a análise de cada comparação de hipervolumes, apresento os mapas gerados na análise de agrupamento hierárquico, quando a figura 25 é então utilizada para a interpretação das alterações observadas em nível regional sob luz das informações vindas da comparação de hipervolumes.

Na comparação entre os hipervolumes gerados com as rodadas hist e eCO<sub>2</sub> (Figura 26) houve uma diferença marcante entre os centroides no sentido negativo do PC 1 (Tabela 3). Esta alteração indica a ocorrência de uma mudança na composição funcional das comunidades (células de grade) e o favorecimento de estratégias com maiores valores para razões P:C e N:C nas folhas e raízes. Esta alteração na composição funcional potencializou aumento no fluxo de nutrientes que partem da vegetação para o solo (FS 11) e nas taxas de assimilação de nutrientes pela vegetação. O aumento de C armazenado nos reservatórios da vegetação (Figura 23) e o favorecimento de estratégias com maiores razões N:C e P:C resultam em um aumento no fluxo de C, N e P da vegetação para a serapilheira (FS 11), que é seguido de um aumento nas taxas de respiração heterotrófica e consequentemente de mineralização de nutrientes (Figura 22). Ao mesmo tempo os custos de aquisição de nutrientes diminuem em eCO<sub>2</sub> (FS 6 e 7), em virtude do ganho de C no reservatório de raízes finas e da maior disponibilidade de nutrientes mineralizados. A nova vegetação, com identidade funcional sustenta maior quantidade de P e N. O turnover de C, N e P nos reservatórios de tecidos lenhosos e folhas foi maior em eCO<sub>2</sub> devido ao favorecimento de estratégias de vida com maiores taxas de alocação e menor tempo de residência de C. Este aumento na ciclagem dos reservatórios vegetais, somado ao aumento de fluxo de C da vegetação para o solo, indica que há transferência de nutrientes para o reservatório orgânico do solo, que possui alto valor de tempo de residência (FS 12). Este padrão sugere que um processo de Limitação Progressiva por P sobre os efeitos da fertilização por CO<sub>2</sub> na acumulação de C na vegetação e no solo (LUO et al., 2004). Apesar de apresentar mudanças significativas com relação aos ciclos de C, N e P, o

tratamento eCO<sub>2</sub> foi menos impactante sobre a composição e identidade funcional nos grãos espaciais, se comparado aos tratamentos em destaque na Tabela 4.

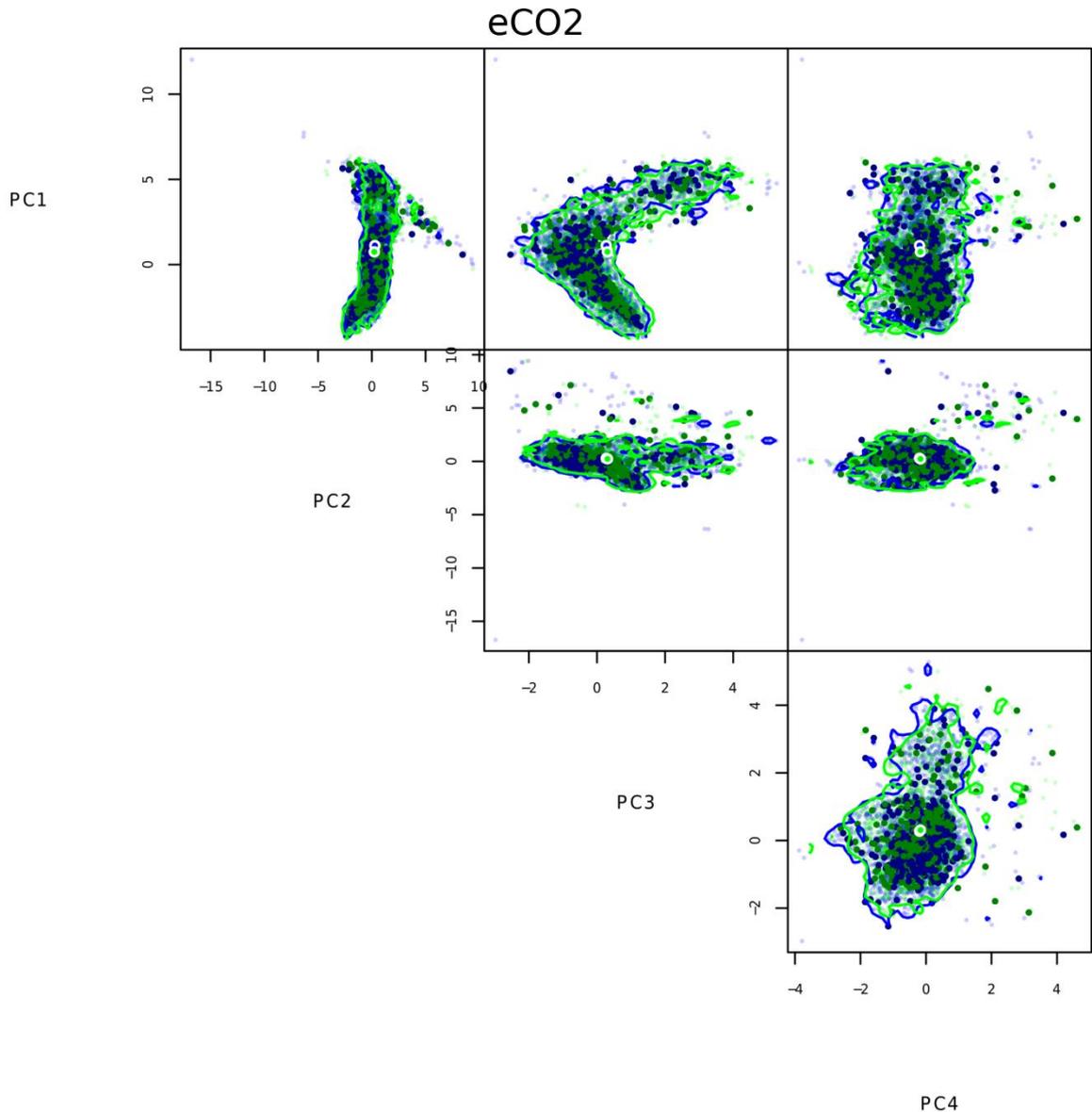


Figura 26. Comparação entre os hipervolumes dos tratamentos hist (azul) e eCO<sub>2</sub> (verde). As diferenças entre os centroides e a nuvem de pontos são interpretadas como modificações na composição funcional de grãos espaciais em cada tratamento. A direção dessas diferenças, com relação aos eixos PC1, 2, 3 e 4 fornece a informação que pode ser decodificada através do uso da Tabela 3. FONTE: Dados da pesquisa.

O mapa gerado a partir da distribuição espacial dos grupos funcionais estabelecidos na análise de agrupamento hierárquico é apresentado na Figura 27 e indica as alterações na distribuição geográfica destes grupos funcionais. O experimento eCO<sub>2</sub> resultou em um aumento de C na vegetação na área de estudo de 16 %, ou 6.5 Pg C. Na rodada histórica (hist) o valor integrado para toda a área de estudo é de 40.2 Pg C e no tratamento eCO<sub>2</sub> é de 46.71 Pg C. Os valores

apresentados aqui são referentes a média 1979 e 2016. O tratamento nCO<sub>2</sub>, consistiu na execução do modelo com a climatologia histórica e com [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup> fixada em 342 ppmv. A comparação da biomassa final deste tratamento com hist indica que o efeito total da fertilização por CO<sub>2</sub> entre os anos de 1979 e 2016 foi de acumulação de 1.38 Pg C na vegetação da área de estudo. No solo, a acumulação foi de 0.62 Pg C. A FS 9 apresenta uma visão espacial do viés de cada compartimento vegetal entre o tratamento hist e os tratamentos nCO<sub>2</sub>, eCO<sub>2</sub>, p4 e hpr.

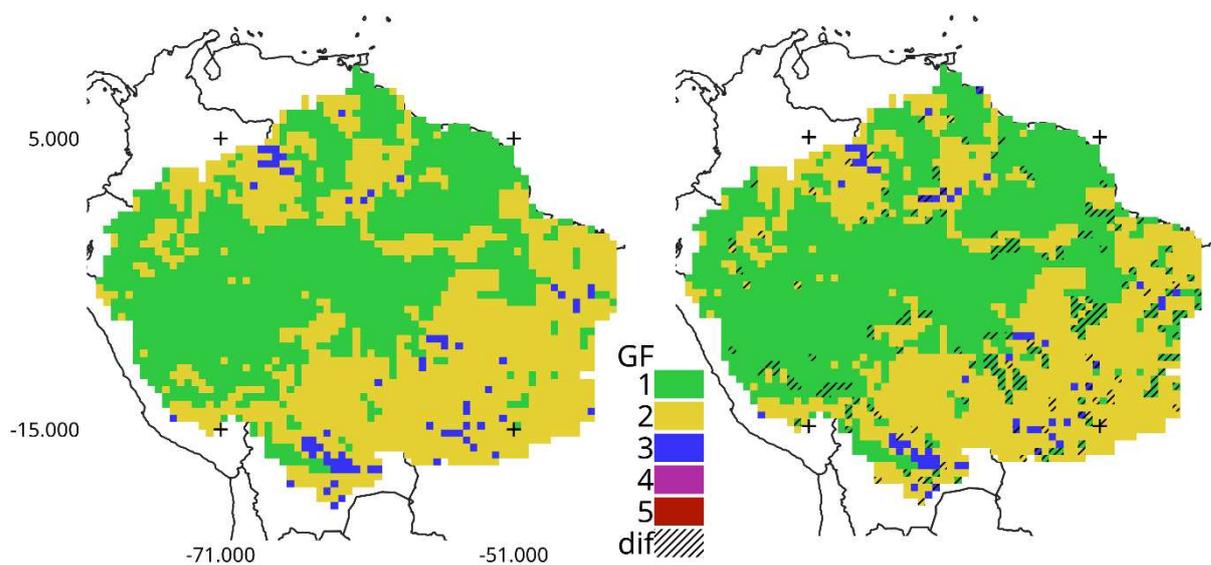


Figura 27. Comparação entre os mapas de distribuição de Grupos Funcionais (GF, de 1 a 5) entre a rodada histórica (hist) à esquerda e do tratamento eCO<sub>2</sub> à direita, ao final do período simulado. Células de grade hachuradas marcam àquelas que são diferentes entre os tratamentos. As cores de cada grupo remetem as cores da Figura 29, que descreve a identidade e composição funcional de cada grupo. FONTE: Dados da pesquisa.

A figura FS 13 apresenta uma comparação entre os reservatórios de C no solo e na vegetação para todos os tratamentos do teste de sensibilidade em comparação com os valores da simulação histórica. O C no solo (Figura 28) também respondeu de maneira positiva aos efeitos da fertilização por CO<sub>2</sub> indicando um novo estado de equilíbrio dinâmico com a vegetação. De maneira similar, o tratamento hpr causou o aumento do C no solo. A comparação entre os experimentos nCO<sub>2</sub> e a simulação histórica indica a acumulação de C no solo em resposta ao aumento observado de CO<sub>2</sub> na atmosfera.

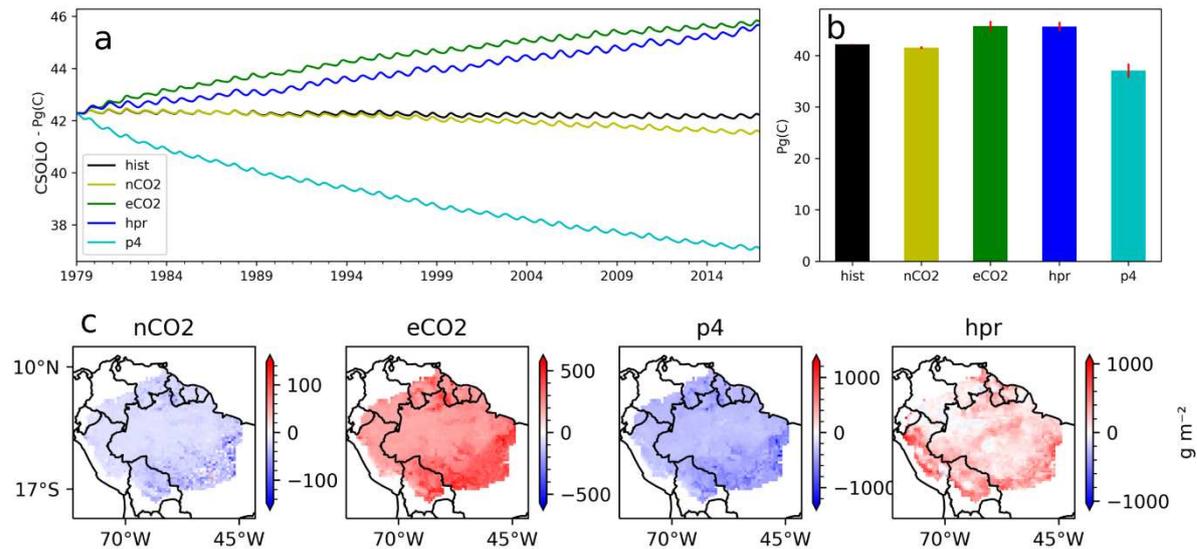


Figura 28. a - Densidade de C no solo integrada para a área de estudo; b: Valores para a área de estudo no dia final da simulação, com barras indicando o desvio padrão da série temporal; c: Viés entre a rodada histórica e os tratamentos nCO<sub>2</sub>, eCO<sub>2</sub>, p4 e hpr. As séries temporais foram suavizadas por uma média rolante central com janela de 2 meses. FONTE: dados da pesquisa.

#### 4.5. Efeitos da diminuição de precipitação

O deslocamento dos centroides nos eixos PC 1 e PC 4 indica as alterações na composição funcional e na identidade funcional dos grãos espaciais entre os tratamentos hpr e hist (Figura 29). Observando-se o PC 1, com base na Tabela 1, é possível identificar o favorecimento de EV com menores razões de massa N:C e P:C nos reservatórios foliares e de raízes finas. Outro deslocamento importante é observado no eixo PC 4. Este eixo é relacionado com o tipo de associação micorrízica e com a razão P:C no reservatório de folhas. Esta diferença indica o favorecimento de EV com maior associação com EM e, de maneira contrária ao PC 1, maiores razões P:C no reservatório de folhas. O mapa da Figura 30 mostra as diferenças na distribuição geográfica final dos grupos funcionais entre a rodada histórica e o tratamento hpr.

A aparente contradição entre PC1 e PC4, é explicada pela presença de grãos espaciais pertencentes ao grupo 4 ao final do tratamento hpr. Há grande dificuldade na interpretação da presença do grupo 4 neste tratamento, visto que a fração de P:C nos reservatórios vegetais limita apenas a alocação de C nestes reservatórios, não tendo influência sobre os processos de assimilação de C (Fotossíntese) e Respiração Autotrófica (RA). Além disso, a variação nos dados captada pelo PC1 é

bem menor que a captada pelo PC4. Assumo aqui que a variação do atributo P:C nos reservatórios segue a variação do atributo N:C. Baseio esta decisão no fato de apenas o N influenciar a Respiração Autotrófica e a Fotossíntese, no modelo, e de que os valores N:P (CWM) médios simulados na área de estudo foram baixos ( $5.8 \text{ g g}^{-1}$ ), o que indica uma forte relação entre os dois atributos (N:C e P:C) nos reservatórios de folhas e raízes simulados.

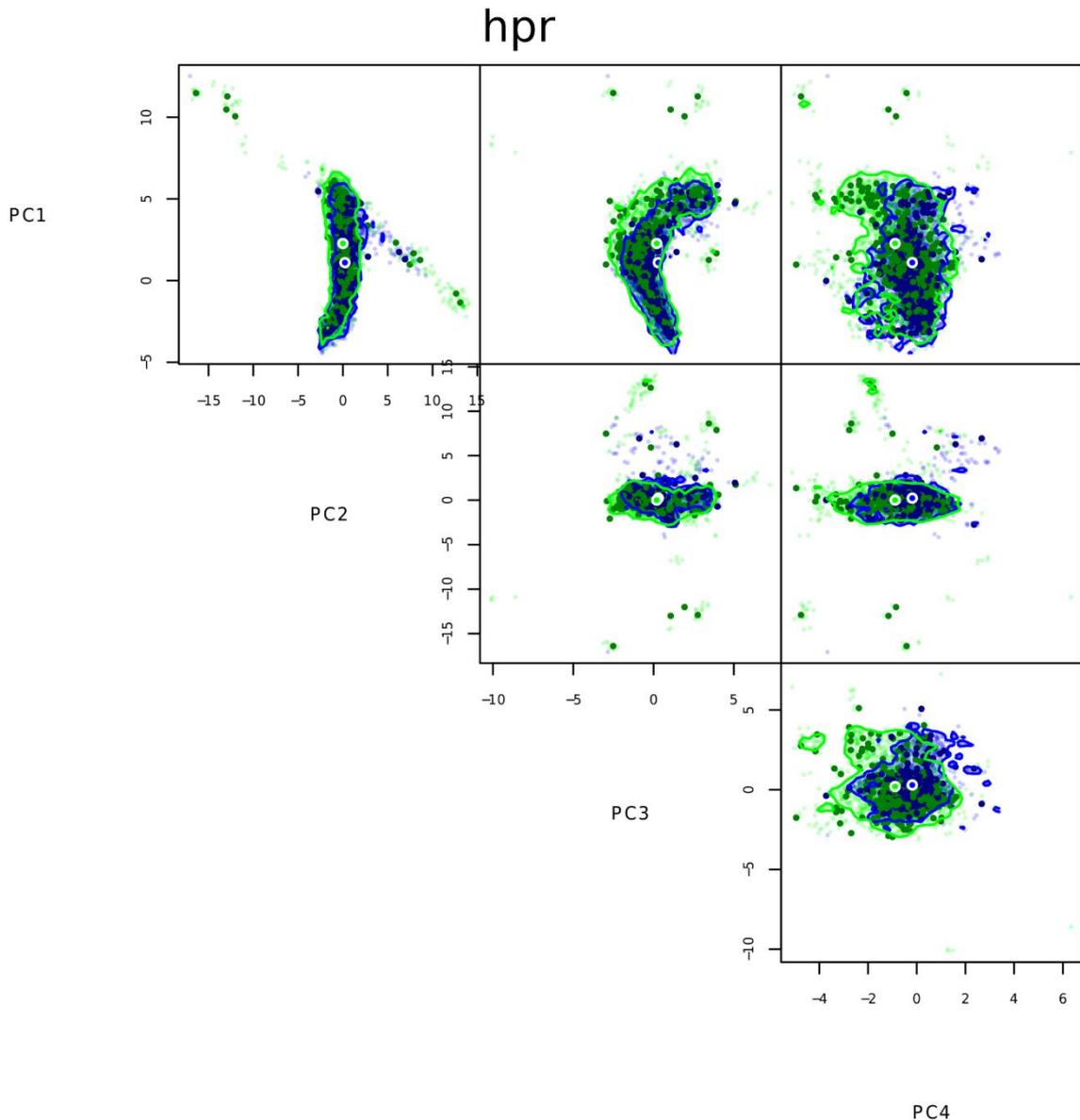


Figura 29. Comparação entre os hipervolumes dos tratamentos hist (azul) e hpr (verde). As diferenças entre os centroides e a nuvem de pontos são interpretadas como modificações na composição funcional de grãos espaciais em cada tratamento. A direção dessas diferenças, com relação aos eixos PC1, 2, 3 e 4 fornece a informação que pode ser decodificada através do uso da Tabela 3. FONTE: Dados da pesquisa.

Já a predominância dos grupos 2 e 3 no tratamento hpr, em detrimento do grupo 1, indica a alteração na composição e identidade funcionais dos grãos espaciais, com o favorecimento de EV com menores razões N:C (e em consequência P:C) nos reservatórios de folhas e raízes finas, como indicado pela comparação entre os hipervolumes (PC1). Apesar das alterações na composição funcional da vegetação e da diminuição da GPP, a biomassa total da área de estudo não sofreu redução. Ao contrário, o experimento de redução da precipitação (hpr) resultou em um aumento da biomassa total na área de estudo, no solo e na vegetação (FS 13).

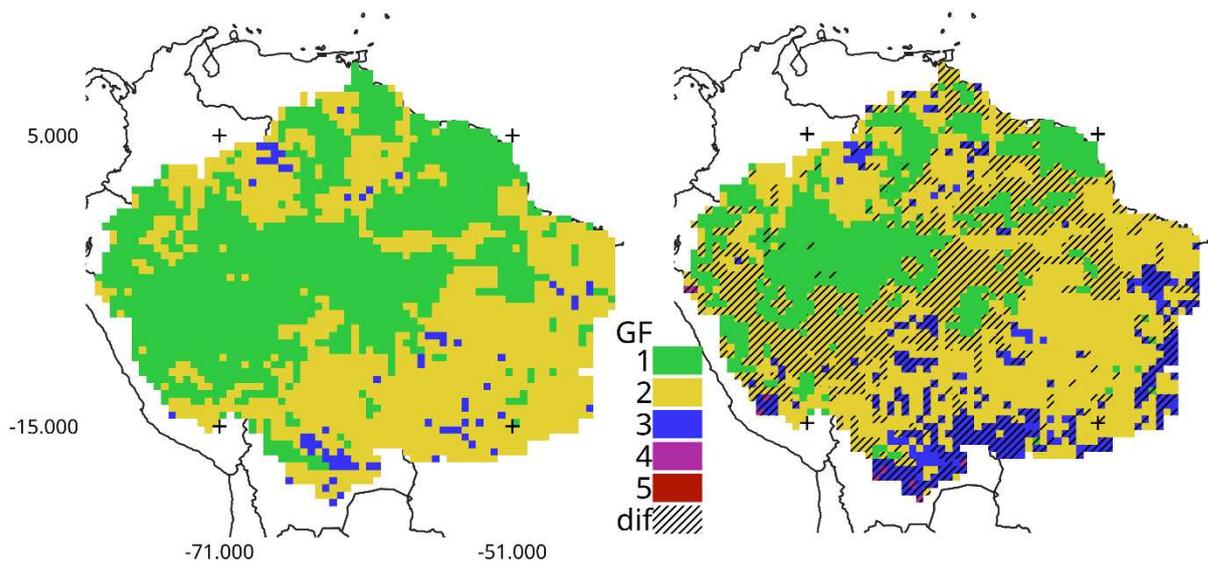


Figura 30. Comparação entre os mapas de distribuição de grupos funcionais (de 1 a 5) entre a rodada histórica (hist) à esquerda, e do tratamento hpr à direita, ao final do período simulado. Células de grade hachuradas marcam àquelas que são diferentes entre os tratamentos. As cores de cada grupo remetem as cores da Figura 29, que descreve a identidade e composição funcional de cada grupo. FONTE: Dados da pesquisa.

Uma ampla área na região noroeste da área de estudo não sofreu diminuição da GPP (FS 8), visto que naquela região a precipitação anual média é geralmente maior que  $2500 \text{ kg m}^{-2}$ , apresentando pouca sazonalidade. No modelo CAETÊ-CNP, uma penalização sobre a GPP é calculada empiricamente (RIUS, 2017) por uma função da densidade de C nas raízes ( $\text{Kg C m}^{-2}$ ) e do coeficiente instantâneo de saturação de água no solo. Assim esta diferença na GPP observada nas demais regiões é esperada em resposta a diminuição da disponibilidade de água. No CAETÊ-CNP não há relação mecânica entre o déficit hídrico e produtividade primária, ou seja, os fenômenos hidráulicos envolvidos na aquisição de água não

são simulados de maneira mecanística. Com as devidas ressalvas, os resultados aqui descritos indicam o papel da diversidade funcional e dos ciclos de nutrientes em um possível mecanismo de reorganização da comunidade, que confere estabilidade, em termos de conservação da biomassa frente a uma diminuição da precipitação (DE BELLO et al., 2021; WALKER; KINZIG; LANGRIDGE, 1999). A diminuição na disponibilidade hídrica penaliza a GPP, que tende a ser maior nas EV com alta densidade de N no tecido foliar. Ao mesmo tempo, estas EV possuem maiores taxas respiratórias. Assim, nestas estratégias a penalização da GPP se traduz em uma penalização direta da NPP e estas passam a ser menos viáveis, dando espaço a EV com menores densidades de N nos tecidos foliares (e conseqüentemente, menor AR), mas que mantém a NPP em ambiente mais seco. A alteração no ranking de abundância das EV fornece um mecanismo de manutenção da biomassa ao mesmo tempo que mudanças mais aparentes ocorrem sobre a funcionalidade das comunidades (Figura 30). Outras modificações são observadas no tratamento hpr, como a diminuição das taxas de AR (Figura 22) e aumento da CUE (Eficiência no uso de C,  $CUE = NPP/GPP$ ) (FS 14), que suportam a hipótese de estabilidade da biomassa por reorganização funcional. No solo, o experimento hpr resultou em uma supressão inicial das taxas de respiração heterotrófica em razão do controle da umidade do solo nas taxas de decomposição de C orgânico (MOYANO 2013). Seguindo-se de um aumento gradual e constante, resultante do aumento da densidade de C na vegetação.

Os resultados do tratamento hpr são semelhantes aos observados em Experimentos de Exclusão de Precipitação (TFE), em escala ecossistêmica, realizados na área de estudo. Nestes experimentos houve diminuição GPP e da Evapotranspiração (FISHER et al., 2007; MEIR et al., 2009). Houve também aumento de mortalidade diminuição do crescimento de tecidos lenhosos (DA COSTA et al., 2014, 2010) e aumento da AR (CLEVELAND et al., 2010). Apesar da grande importância dos TFE para o entendimento dos efeitos do stress hídrico em distintas comunidades vegetais e ecossistemas, estes experimentos fornecem apenas resultados sobre os indivíduos dominantes na área do experimento, pois há a supressão da vegetação de sub-bosque devido aos painéis de captação da precipitação incidente, impedindo o processo de sucessão ecológica. Um estudo recente (ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2019), baseado em dados de censo, elucida a importância da sucessão ecológica na dinâmica das comunidades vegetais frente

fatores externos, demonstrando a relação observada entre a variabilidade anual da disponibilidade hídrica e alterações na composição funcional da vegetação por trinta anos (entre 1985 e 2015). O estudo em questão, demonstra com clareza o favorecimento de indivíduos jovens de espécies mais tolerantes ao stress hídrico e que possuem maiores taxas de crescimento vegetativo acompanhados do aumento da mortalidade de populações identificadas como menos tolerantes a seca. Em todo caso, as evidências experimentais atuais são concordantes com a hipótese de conservação da biomassa após a reorganização da comunidade vegetal frente a diminuição de água disponível, como simulado pelo modelo CAETÊ-CNP.

#### **4.6. Os efeitos do aumento de temperatura**

O experimento p4 causou as maiores alterações observadas na análise de hipervolumes (Tabela 4). O deslocamento do centroide no sentido positivo do eixo PC1 indica alteração na composição funcional dos grãos espaciais, resultante do aumento da dominância de EV com menores valores de N:C e P:C nas folhas e nas raízes finas (Figura 31). O deslocamento do centroide no sentido negativo do eixo PC2 indica o aumento na abundância relativa de EV com maiores valores para N:C nos tecidos lenhosos e maiores valores para RSP. O deslocamento negativo no eixo PC3 indica o favorecimento de EV com menores valores de PDIA e maiores valores de RSP. E finalmente, o deslocamento positivo do centroide no eixo PC4 indica o favorecimento de EV com maior AMP e menores valores de N:C nas folhas. No mapa da Figura 32 observamos a substituição pervasiva do grupo 1 pelos grupos 2 e 3 em concordância com a análise de hipervolumes, especialmente em relação aos valores de N:C e P:C nos reservatórios vegetais e a maiores valores para RSP. Como já mencionado, a variação explicada pelos eixos PC3 e P4 é baixa (Tabela 3) e sua interpretação confusa, uma análise com as variáveis mais correlacionadas a estes eixos, em separado, poderia facilitar a interpretação destes resultados.

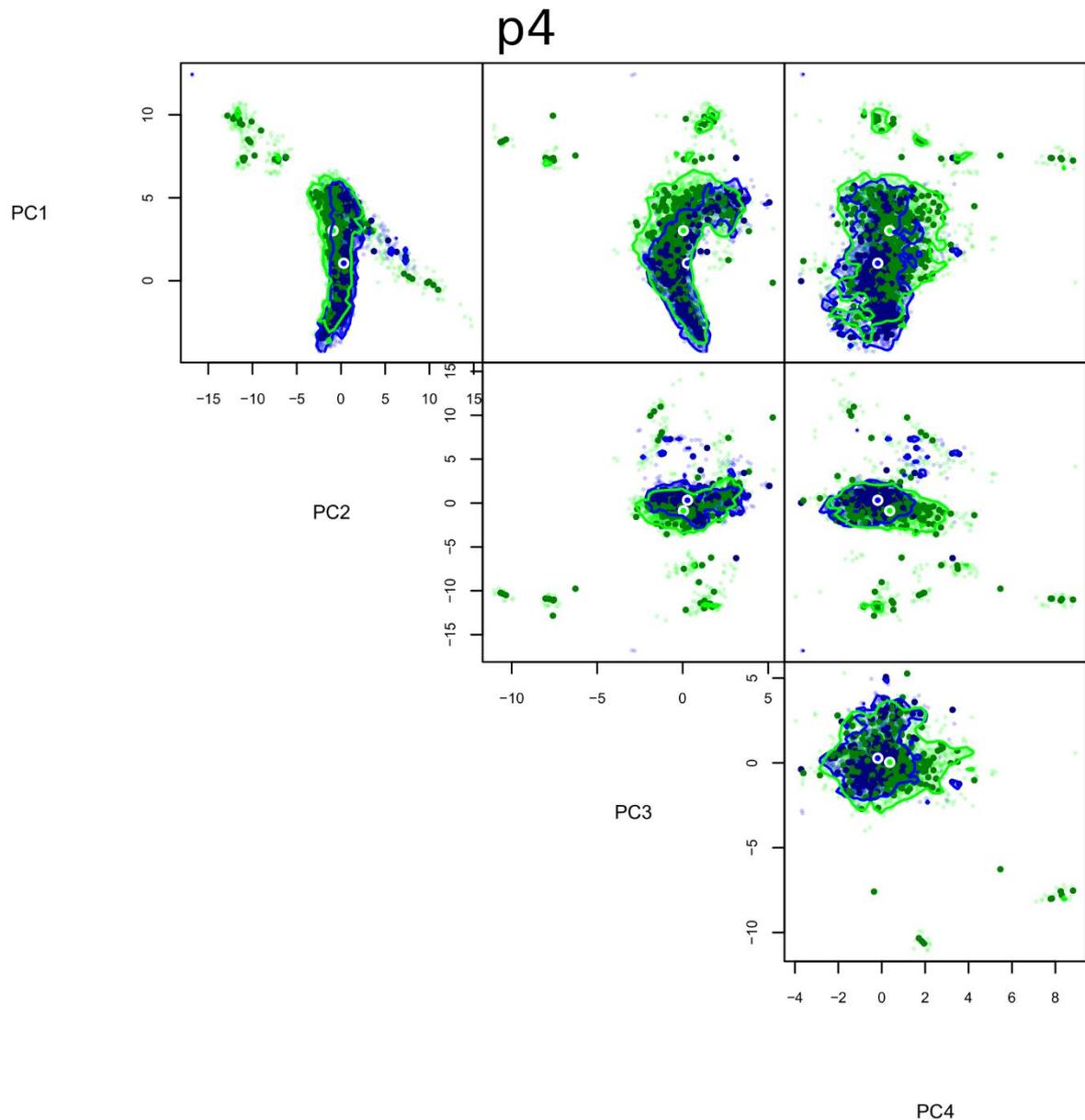


Figura 31. Comparação entre os hipervolumes dos tratamentos hist (azul) e p4 (verde). As diferenças entre os centroides e a nuvem de pontos são interpretadas como modificações na composição funcional de grãos espaciais em cada tratamento. A direção dessas diferenças, com relação aos eixos PC1, 2, 3 e 4 fornece a informação que pode ser decodificada através do uso da Tabela 3. FONTE: Dados da pesquisa.

No CAETÊ-CNP a Temperatura (T) influencia diretamente a assimilação de C por meio das taxas instantâneas de atividade das enzimas RuBisCO e da PEP carboxilase, da taxa de fotorrespiração e dos coeficientes de difusão gasosa dos modelos bioquímicos utilizados (CHEN et al., 1994; FARQUHAR; VON CAEMMERER; BERRY, 1980; LAPOLA; OYAMA; NOBRE, 2009). Altas temperaturas ambientes (> 30 °C) tendem a suprimir consideravelmente o funcionamento das enzimas e aumentar as taxas de fotorrespiração, resultando na

diminuição da assimilação de C. É muito provável que grandes regiões de florestas tropicais já se encontrem sob temperaturas que inibem a assimilação de C (LLOYD; FARQUHAR, 2008; MAU et al., 2018; PARK WILLIAMS et al., 2013). A T também influencia diretamente, de maneira positiva, as funções empíricas de cálculo da Respiração Autotrófica (AR), da Evapotranspiração (ET) e de cálculo do DPV (Déficit de Pressão de Vapor). Esta última variável afeta diretamente, de maneira negativa, o processo de condutância estomática. Assim, é esperado que o aumento da T resulte em alterações aparentes nos ciclos biogeoquímicos e na diversidade funcional da área de estudo.

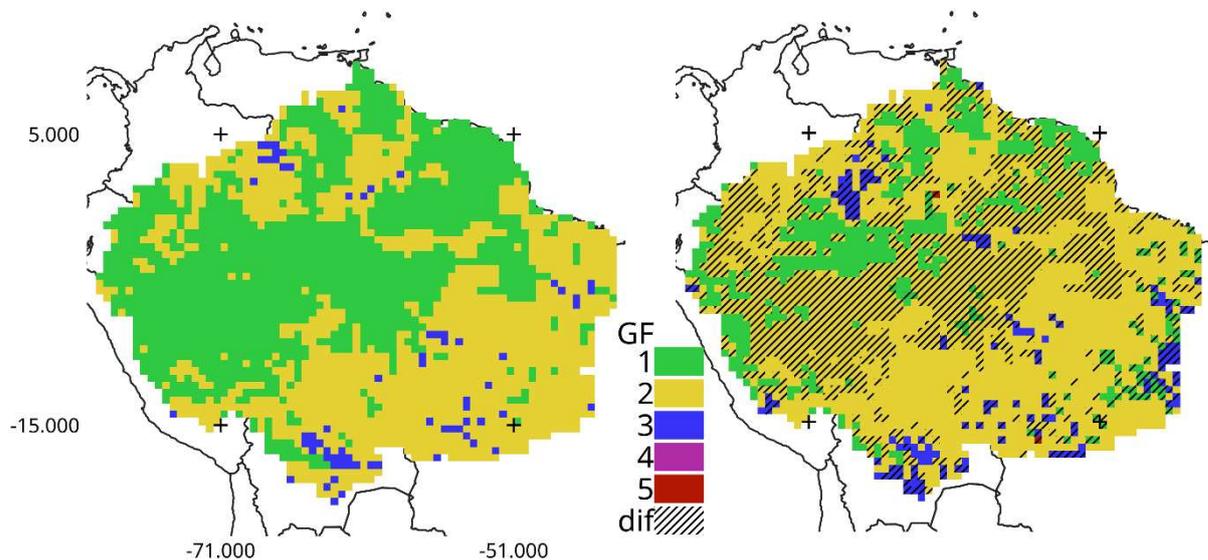


Figura 32. Comparação entre os mapas de distribuição de grupos funcionais (de 1 a 5) entre a rodada histórica (hist) à esquerda, e do tratamento p4 à direita, ao final do período simulado. Células de grade hachuradas marcam àquelas que são diferentes entre os tratamentos. As cores de cada grupo remetem as cores da Figura 25, que descreve a identidade e composição funcional de cada grupo. FONTE: Dados da pesquisa.

A produtividade primária bruta (GPP) foi afetada negativamente pelo aumento de temperatura em todo o período simulado e na maior porção da área de estudo se comparada com o experimento hist (Figura 22 e FS 8). A AR aumentou no primeiro ano e atingiu um novo equilíbrio em valores abaixo da simulação hist. A HR, de maneira similar, apresentou um pulso positivo inicial sendo sucedido por valores médios abaixo das médias históricas (tratamento hist). A supressão instantânea da GPP associada ao pulso positivo de AR resultou em uma diminuição drástica na produtividade primária líquida (NPP) que se estendeu pelos 3 anos iniciais após o

aumento médio de T em 4 K (Figura 22) em seguida atingindo equilíbrio dinâmico também com valores médios abaixo dos simulados no tratamento hist.

A biomassa na vegetação foi reduzida de forma pervasiva na área de estudo, principalmente como diminuições nos reservatórios de folhas e raízes finas. A exceção é uma faixa pertencente ao bioma cerrado, onde a biomassa dos tecidos lenhosos foi maior em comparação ao tratamento histórico (FS 9). A diferença integrada para a área de estudo é de 10 Pg de C a menos em comparação ao período histórico (FS 13). O que é equivalente a aproximadamente a emissão de CO<sub>2</sub> antropogênica global no ano de 2018 (FRIEDLINGSTEIN et al., 2020). A resposta inicial da biomassa nos tecidos lenhosos (Figura 23) foi um aumento, seguido de um declínio contínuo, sem sinal de estabilização em um estado de equilíbrio dinâmico ao fim da simulação. Esse pulso inicial de crescimento pode ser resultante da maior disponibilidade de nutrientes disponíveis em resposta a diminuição da aquisição de N e P pela comunidade de EV (FS 15 e 16). Esta liberação da limitação por N, inicial pode ser utilizada como sinal de alerta para alterações drásticas no estado do ecossistema. Na faixa específica onde ocorre este fenômeno, a região sudeste da AE, há limitação da alocação de C em tecidos lenhosos em razão da colimitação por N e P (Resultados omitidos). No decorrer da simulação esta discrepância é sobreposta pela perda de biomassa contínua dos tecidos lenhosos integrados para a área de estudo (Figura 23). A perda de massa contínua dos tecidos lenhosos é um indicador de transição do sistema para um estado alternativo, neste caso, de menor biomassa na vegetação (WOLKOVICH et al., 2014). Um estudo recente (WU et al., 2019) demonstrou que o aumento de temperatura induziu a perda de N foliar. Isso pode indicar que estratégias de vida com altos teores de N sejam mais sensíveis ao aumento de temperatura por terem taxas respiratórias maiores. O favorecimento de EV com maior capacidade de reabsorção de nutrientes indica que a perda de biomassa nas raízes finas resultou em aumento nos custos de aquisição de nutrientes (FS 6 e 7). O aumento de T também resultou no aumento considerável da Evapotranspiração (ET, FS 17 e 18). A ET por sua vez influencia negativamente o balanço hídrico. Influência que pode ser traduzida em aumento de stress hídrico nas comunidades vegetais. A importância indireta da T sobre o stress hídrico, sobre a biomassa na vegetação e sobre a riqueza funcional (Número de EV) simulada pelo CAETÊ-CNP é investigada mais à frente, neste texto. De maneira geral, o aumento da T no tratamento p4

causou grandes alterações na composição funcional e no ciclo de C na AE. Como veremos à frente, a T aumentada causou a exclusão de muitas EV. Como vimos na análise funcional multidimensional, as CWM dos atributos N:C e P:C nas folhas e raízes resultam em menores taxas de AR nos grãos espaciais. De maneira distinta ao que ocorreu no tratamento hpr, a diminuição na AR no tratamento p4 não foi suficiente para contrabalancear o impacto negativo da T sobre a assimilação de C. Como resultado, no tratamento p4, a NPP foi menor que na simulação histórica. E o que se observa na simulação, é a transição para um ecossistema com menores quantidades de biomassa na vegetação em resposta ao aumento de T.

#### **4.7. Efeitos dos tratamentos de fertilização com N e P**

O tratamento AfexN não resultou em diferenças marcantes no respectivo hipervolume, em comparação com o tratamento hist (FS 19). O mesmo aconteceu com a distribuição geográfica dos grupos funcionais (FS 20). Apesar disso, como já evidenciado pela análise dos experimentos analisados até aqui, baixos (altos) valores para as métricas de similaridade (dissimilaridade) nas análises da diversidade funcional podem não ser sinônimo de estabilidade nos ciclos biogeoquímicos do C, N e P. O tratamento AfexN causou alterações evidentes nos reservatórios e fluxos destes elementos na vegetação e no solo nas áreas circundantes à Amazônia central, especialmente na região sudeste da área de estudo que pertence ao domínio do bioma Cerrado (Figura 35 e FS 23). Nestas áreas a adição de N resultou em um aumento marginal da AR (FS 23) e não teve efeito positivo sobre a GPP (Figura 35). Nos reservatórios de C da vegetação, o tratamento AfexN resultou em um leve incremento da biomassa nas folhas. Indicando que apesar de menos intensa, a limitação a alocação de C por falta de N ocorre nestas áreas. Apesar da liberação para alocação de C, o aumento da AR resultou em uma penalização contínua da biomassa, especialmente no reservatório de C nos tecidos lenhosos (Figura 36). Finalmente, o tratamento AfexN resultou em um reservatório de C na área de estudo  $0.7 \text{ Pg(C)}$  menor que o tratamento histórico, sendo que desta fração, 93% são resultantes de diminuição dos reservatórios de C na vegetação, o restante sendo perdido pelo reservatório do solo (FS 13).

Os experimentos AfexP (FS 21 e 22) e AfexNP (Figura 33 e 34) geraram hipervolumes semelhantes entre si, mas com altos (baixos) valores de dissimilaridade (similaridade) com o hipervolume hist (Tabela 4). Há um pequeno

deslocamento negativo do centroide no eixo PC1 (Figura 33), que indica alteração na composição funcional dos grãos espaciais no sentido do aumento na abundância de EV com maiores razões N:C nas raízes finas e nas folhas.

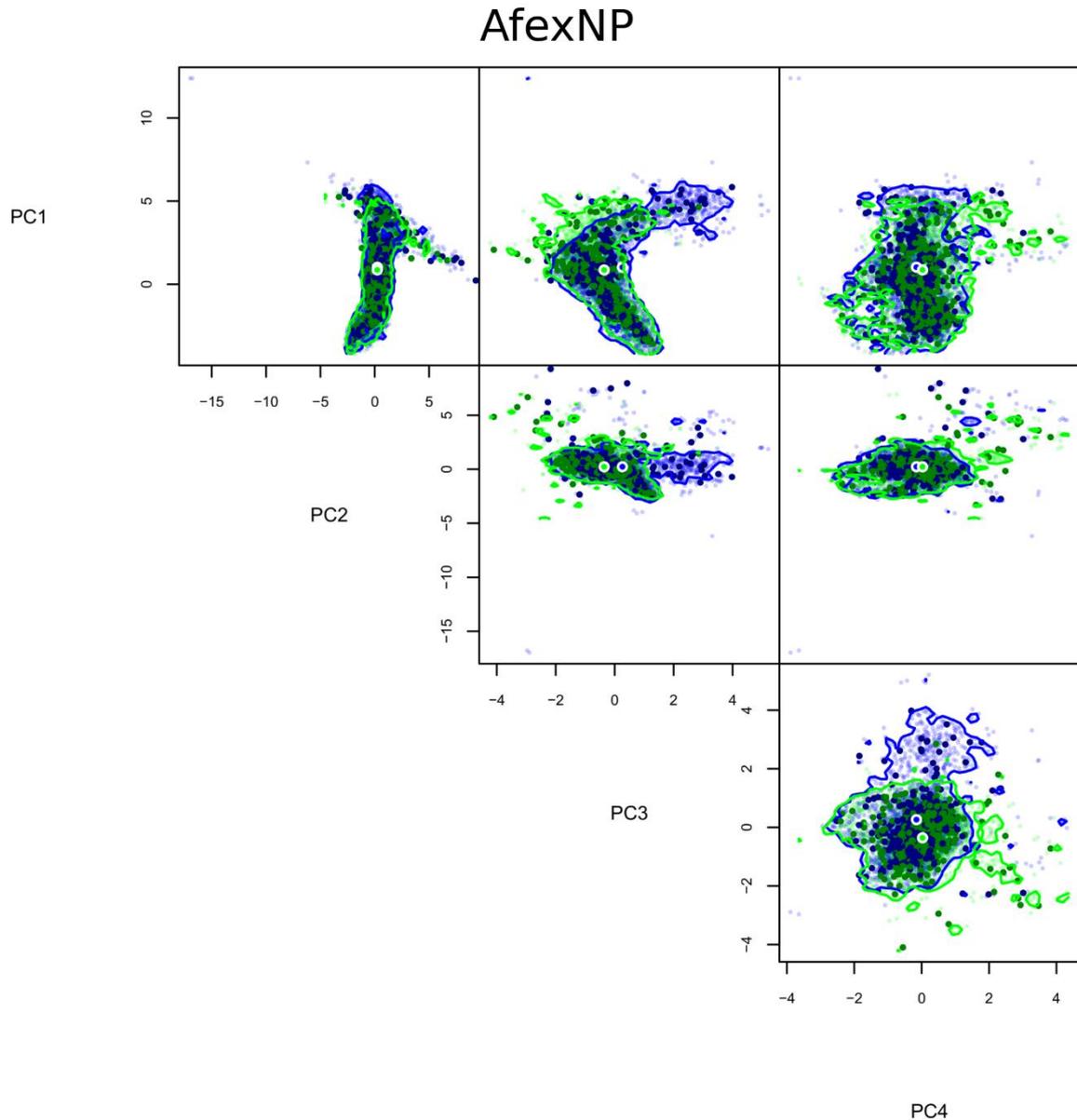


Figura 33. Comparação entre os hipervolumes dos tratamentos hist (azul) e AfexNP (verde). As diferenças entre os centroides e a nuvem de pontos são interpretadas como modificações na composição funcional de grãos espaciais em cada tratamento. A direção dessas diferenças, com relação aos eixos PC1, 2, 3 e 4 fornece a informação que pode ser decodificada através do uso da Tabela 3. FONTE: Dados da pesquisa.

O eixo PC2 (Correlacionado com a razão N:C nos tecidos lenhosos) não apresentou diferença entre os tratamentos hist e os tratamentos AfexP e AfexNP. O centroide do hipervolume AfexNP apresentou uma variação negativa no eixo PC3 indicando o favorecimento de EV com menores gastos em FBN (PDIA) e maiores

taxas de reabsorção de nutrientes (RSP). Finalmente, a diferença positiva entre os centroides no eixo PC4 indica o favorecimento de EV com maior associação com AM (maior AMP) e menores razões P:C no reservatório de folhas.

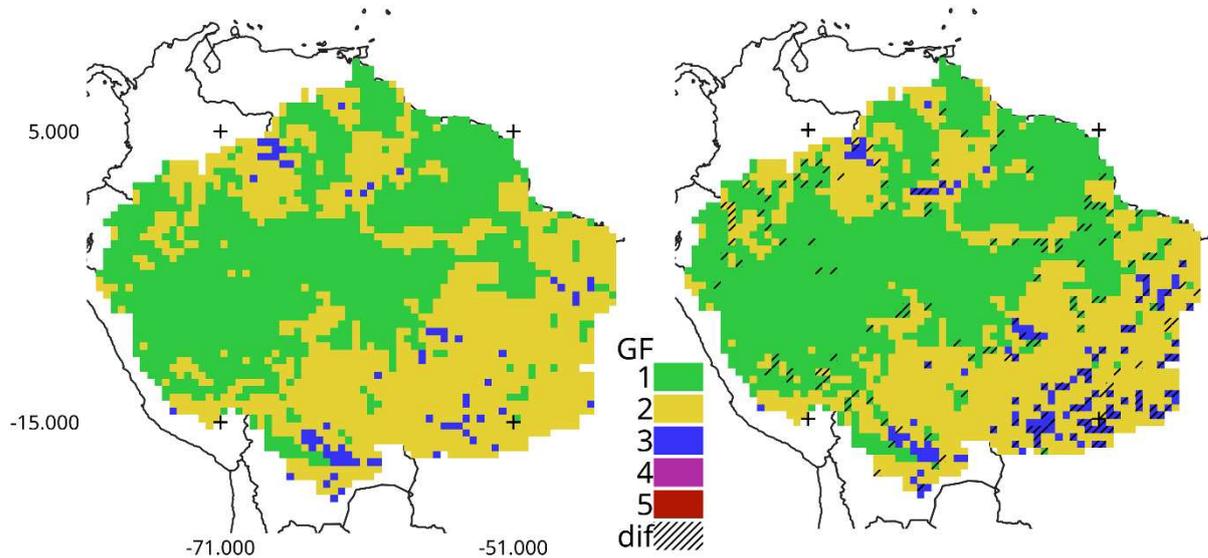


Figura 34. Comparação entre os mapas de distribuição de grupos funcionais (de 1 a 5) entre a rodada histórica (hist) à esquerda, e do tratamento AfexNP à direita, ao final do período simulado. Células de grade hachuradas marcam àquelas que são diferentes entre os tratamentos. As cores de cada grupo remetem as cores da Figura 25, que descreve a identidade e composição funcional de cada grupo. FONTE: Dados da pesquisa.

Uma análise cuidadosa dos hipervolumes (Figura 33) e do mapa de distribuição geográfica dos grupos funcionais (Figura 34) é necessária para esclarecer os efeitos sub-regionais da adição de N e P. Se mudarmos o foco dos centroides para a sobreposição bidimensional dos hipervolumes, podemos notar a ausência da sobreposição nos extremos positivos de PC 1 e PC 3. O mesmo padrão ocorre com o hipervolume AfexP (FS 21) e não ocorre no hipervolume AfexN (FS 20). Focaremos no PC 1, que contém quase 60 % da variação dos dados. Esta diferença na sobreposição dos hipervolumes, indica que as modificações ocorreram nas regiões dominadas por EV com baixos valores para N:C e P:C nas folhas e raízes finas, que é a região da área de estudo pertencente ao bioma Cerrado. Nestas regiões onde a escassez hídrica é mais intensa, as razões de nutrientes (N:C e P:C) dos tecidos lenhosos apresentam um padrão contrário ao padrão apresentado pelos reservatórios de folhas e raízes finas. Isto é, a vegetação da região do Cerrado, dentro da área de estudo, apresenta maiores valores de P:C e N:C nos tecidos lenhosos e menores valores para estas razões nos tecidos foliares e

de raízes finas em comparação ao restante da área. A interação dos tratamentos afexP e afexNP com este padrão de funcionalidade regional ficará mais clara após a análise dos fluxos de C em cada tratamento.

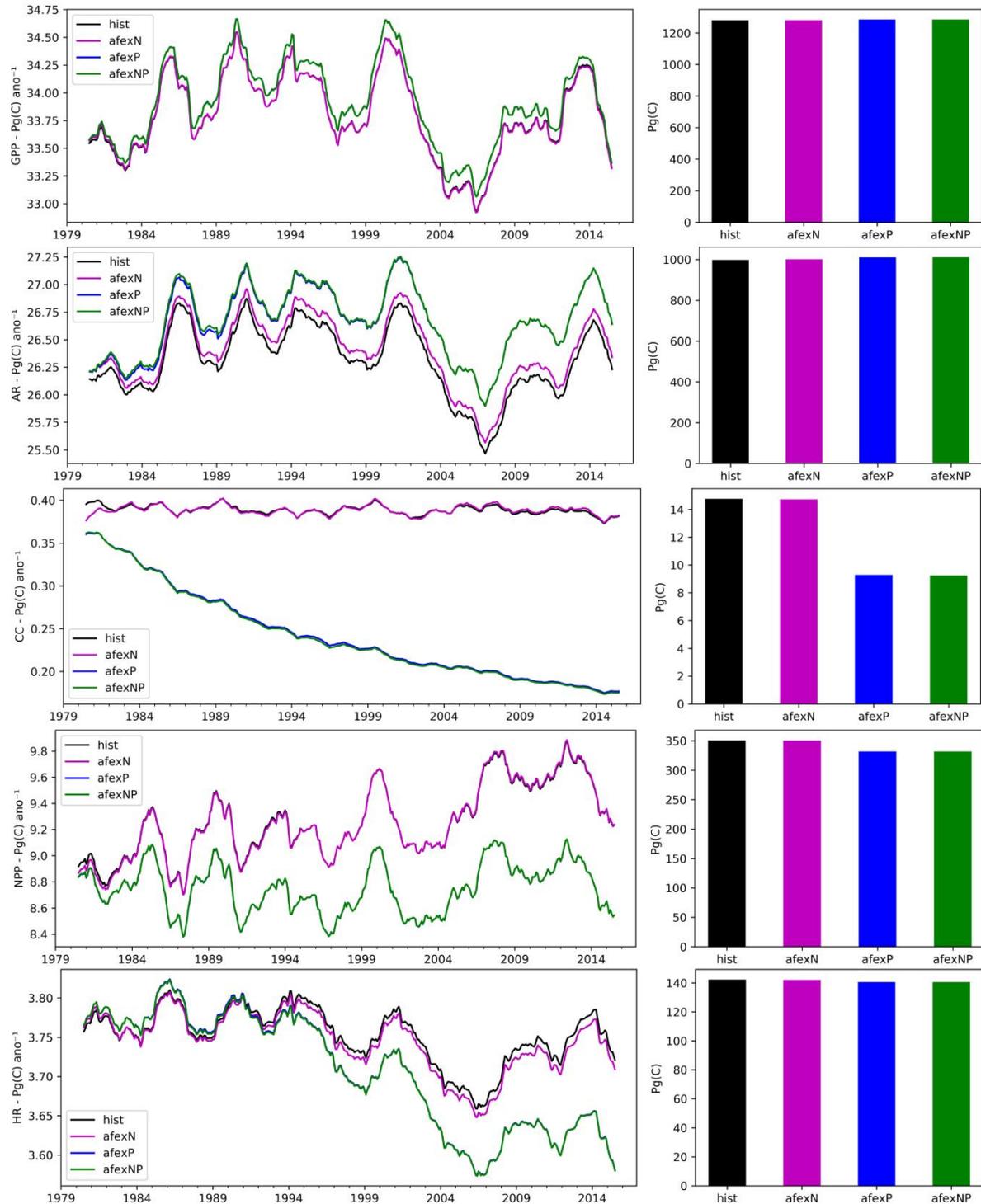


Figura 35. Coluna da esquerda: series temporais de GPP (Produtividade primária bruta), AR (Respiração autotrófica), CC (Custos de C para a aquisição de nutrientes), NPP (Produtividade primária líquida), e HR (Respiração heterotrófica) dos tratamentos de adição de nutrientes e tratamento hist. As séries foram suavizadas por meio de uma média rolante com janela de 12 meses. Coluna da direita: Integração temporal para a área de estudo. FONTE: Dados da pesquisa.

A GPP foi marginalmente maior em afexP e afexNP em comparação ao tratamento hist (Figura 35). O experimento afexN não influenciou a GPP. Na mesma figura, é possível notar o aumento da AR, que ocorreu nos três tratamentos de fertilização com nutrientes, sendo maior a resposta dos experimentos de fertilização com P. Nota-se também que o aumento da AR é maior que o aumento na GPP, o que se traduz em menores valores para a NPP. O custo de aquisição de nutrientes (CC) diminuiu em resposta aos tratamentos com P e não respondeu ao tratamento afexN. Os mapas da FS 23 apresentam a visão geográfica do viés entre os fluxos de C no tratamento histórico e demais tratamentos discutidos. A respiração heterotrófica (HR) respondeu de maneira negativa aos tratamentos com nutrientes (Figura 35).

As alterações nestes fluxos, em resposta ao aumento de nutrientes impactaram diretamente os reservatórios de C na vegetação e no solo. O reservatório de folhas respondeu de maneira positiva aos experimentos afexP e afexNP (Figura 36a). O reservatório de raízes finas, de maneira contrária, foi menor nos tratamentos com P (Figura 36b) se dissociando visivelmente da série histórica cerca de 10 anos após o início do experimento. O reservatório de tecidos lenhosos apresentou uma tendência negativa, mais notável nos tratamentos que incluem P do que no tratamento afexN (Figura 36 c). O aumento da biomassa foliar está diretamente ligado ao aumento da GPP observado. Uma vez que a limitação a alocação neste compartimento foi reduzida em resposta a aplicação de P, e que o N não limita a alocação de C neste mesmo compartimento. Deste modo a aplicação de P favorece estratégias de vida que possuem maior capacidade fotossintética, favorecimento que se traduz em maior GPP simulada. O mesmo efeito de liberação da limitação da alocação de C por P ocorre nas raízes finas, porém, ao contrário do compartimento foliar, o reservatório de raízes finas diminui com a aplicação de P (O mesmo efeito ocorre marginalmente no tratamento afexN). O cálculo dos custos de C para a aquisição de nutrientes – CC (Eq. 1) é baseado na quantidade biomassa presente nas raízes. Assim, seria esperado que num ambiente onde ocorre a limitação por P, EV capazes de manter maiores valores para o compartimento de raízes finas seriam menos penalizadas em termos de NPP. Como já exposto, o custo de aquisição de N e P é subtraído diretamente da NPP. Na situação contrária, de não limitação, qualquer superávit de biomassa neste compartimento passa a significar custos respiratórios não compensados, e que são exacerbados em EV com

altos teores de N (N:C). Os resultados aqui apresentados indicam que a diminuição de CC causou alterações no padrão de abundância das EV simuladas, favorecendo àquelas que mantinham menores quantidades de C nas raízes finas.

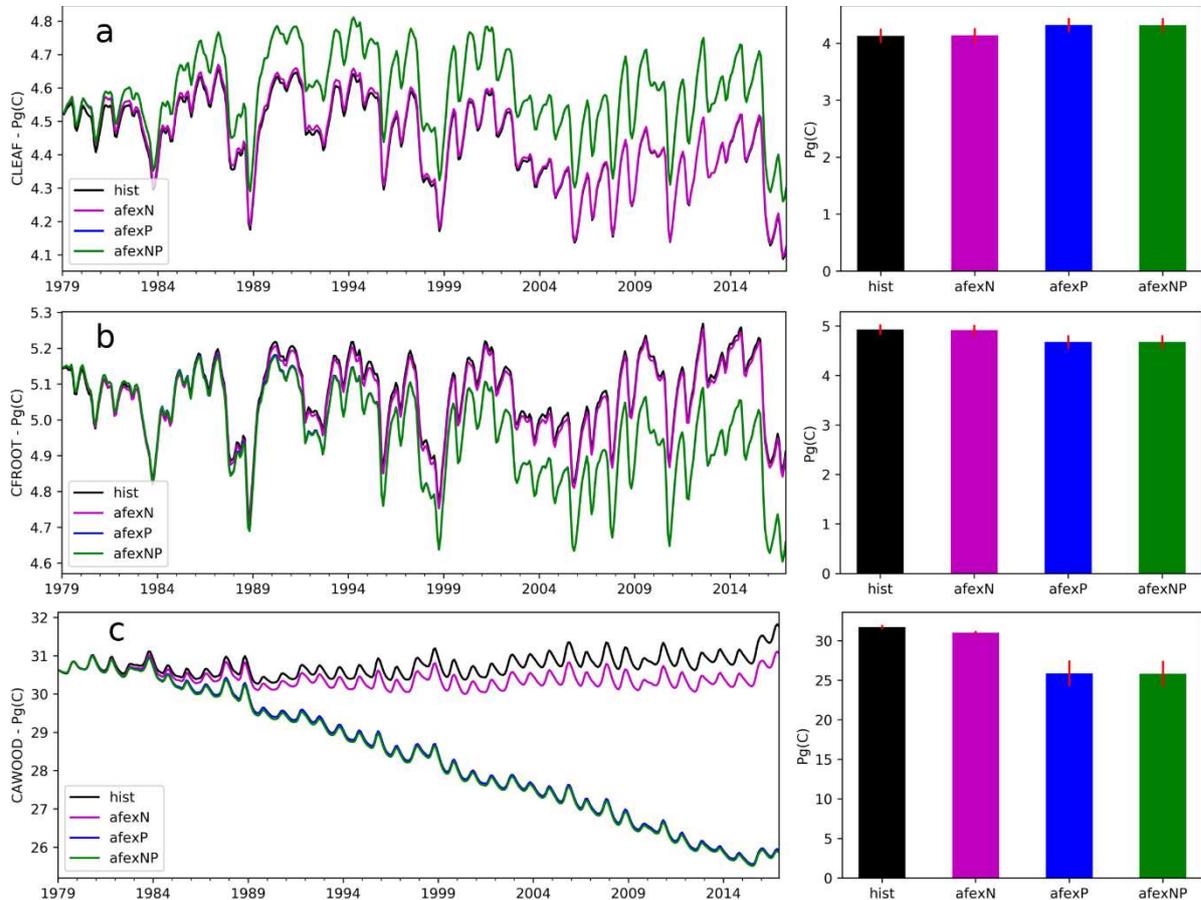


Figura 36. Coluna da esquerda: séries temporais dos valores integrados para a área de estudo dos reservatórios de Carbono na vegetação (CAWOOD, Tecidos lenhosos; CFROOT, raízes finas; CLEAF, folhas) dos tratamentos de adição de nutrientes e tratamento hist. As séries foram suavizadas por meio de uma média rolante com janela de 2 meses. Coluna da direita: Tamanho do reservatório em 31 de dezembro de 2016 com barras vermelhas indicando o desvio padrão das séries temporais. FONTE: Dados da pesquisa.

A diminuição contínua do reservatório de tecidos lenhosos observada nos tratamentos com P indica a principal fonte de C perdido nestes tratamentos (afexP = 6.12 Pg(C) e afexNP = 6.17 Pg(C), em comparação ao tratamento hist). Indica também a causa da diminuição da HR no solo e da diminuição de C no solo (Figura 37). A alteração na composição funcional das comunidades de EV, favorecendo identidades funcionais mais ricas em nutrientes, associada a maior alocação (devido a liberação da limitação por P) para as folhas resultou em um aumento marginal da GPP. Porém, os mesmos fatores influenciaram com maior intensidade AR, afetando diretamente a NPP, resultando em uma menor entrada de C nos reservatórios

vegetais. Dado que os tecidos lenhosos têm menores taxas de alocação (< 20 % da NPP) e maiores tempos de residência (de anos a décadas) é esperado que uma diminuição substancial no C disponível para alocação (NPP) cause mudanças expressivas nos tecidos lenhosos em escala decenal. Os resultados apresentados aqui devem ser considerados com cautela. O CAETÊ-CNP apresenta um sistema rudimentar de competição por energia luminosa. Essa aproximação simples poderia comprometer a importância competitiva da biomassa nos tecidos lenhosos. Apesar disso, a região mais intensamente afetada pelas alterações na biomassa de tecidos lenhosos é caracterizada por alto stress hídrico e deficiência de nutrientes no solo, onde a limitação por radiação pode ter um papel coadjuvante na biomassa total. Nesse cenário é comum que os tecidos lenhosos sejam funcionalmente relacionados ao armazenamento de recursos (FORTUNEL et al., 2014). No CAETÊ-CNP não há retranslocação de nutrientes entre os reservatórios estruturais (Folhas, raízes finas e tecidos lenhosos), pois as razões de massa (N:C e P:C) são fixas em cada EV. Os nutrientes reabsorvidos dos tecidos foliares e o C não alocado devido à falta de nutrientes são armazenados em um reservatório não estrutural (Vide os métodos). Outro fator que deve ser observado é que os experimentos de fertilização foram realizados com a climatologia histórica observada (1979-2016). Neste período, como será visto adiante, a T e PR na AE sofreram alterações em escala regional. O aumento de T associado a uma modificação da identidade funcional dos grãos espaciais, com maior abundância de EV (em resposta ao efeito da fertilização com P) com altos custos respiratórios podem agir de maneira sinérgica para a redução da biomassa no compartimento de tecidos lenhosos.

Em resumo, no CAETÊ-CNP a inclusão de nutrientes, principalmente o P, e na região sudeste da área de estudo, resultou em um efeito de sinérgico entre a composição funcional das comunidades e a produtividade primária, onde EV com altas taxas de assimilação de C, altas taxas de alocação para tecidos foliares e alta respiração autotrófica são favorecidas resultando em menor NPP. Este processo resulta numa contínua diminuição da biomassa nos tecidos lenhosos durante o período simulado. A forma não estacionária do reservatório de tecidos lenhosos indica uma transição de estado do sistema (WOLKOVICH et al., 2014) e o aumento de T observado na região pode ser um importante fator contribuidor. Finalmente, vimos que o potencial deste complexo efeito de retroalimentação pode ser

superestimado devido simplicidade da representação da competição por radiação no CAETÊ-CNP.

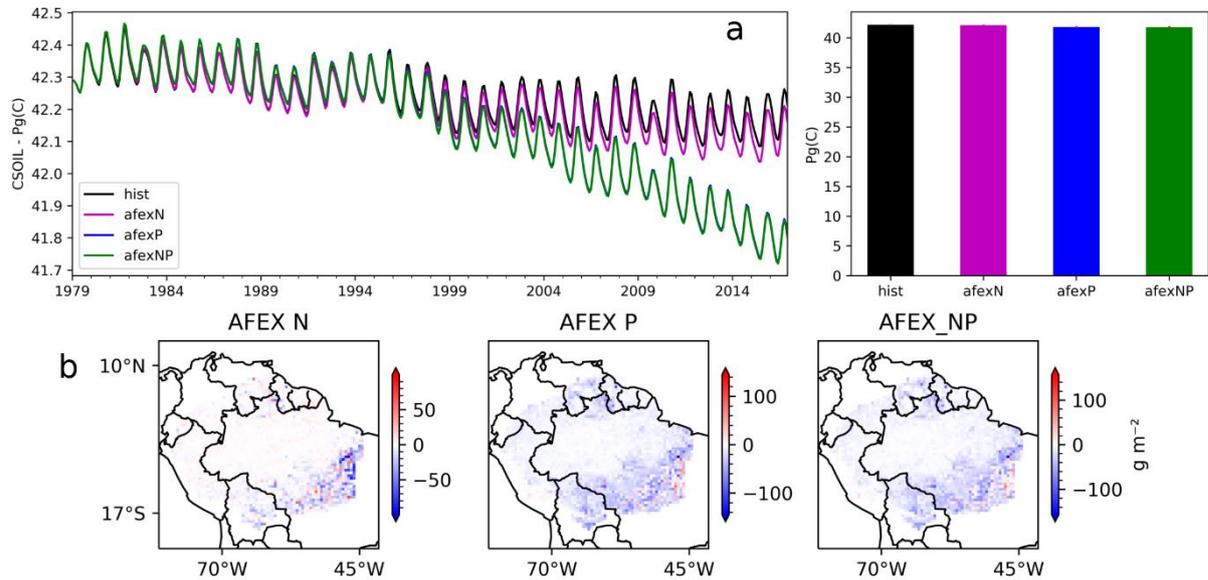


Figura 37 a: Series temporais com a densidade de C no solo (CSOIL) integrada para a área de estudo nos tratamentos hist, afexN, afexP e afexNP. b: Diferenças entre os valores médios de densidade de C no solo entre os tratamentos afexN, afexP e afexNP e o tratamento hist. Valores positivos (negativos) indicam áreas onde os valores históricos foram menores (maiores) que os valores do tratamento em questão. FONTE: Dados da pesquisa.

Um experimento de fertilização dentro da área de estudo, em uma floresta secundária (GEHRING et al., 1999), demonstrou que a fertilização com nutrientes, especialmente o P, resulta em maiores concentrações foliares destes nutrientes na vegetação, principalmente nas folhas, o que está de acordo com a metanálise mais completa e recente sobre o tema (WRIGHT, 2019) indicando que em florestas tropicais o N e especialmente o P são agentes limitadores da concentração destes elementos nos tecidos foliares. O experimento na floresta secundária também apresentou resultados que indicaram o favorecimento de gramíneas, que possuem altas taxas de alocação para folhas, nos estágios iniciais da sucessão ecológica. Neste experimento a aplicação de P resultou em um processo mais lento de sucessão em direção a dominância da comunidade por plantas lenhosas devido ao favorecimento inicial concedido às gramíneas. A referida metanálise (que não inclui o artigo de Gehring et al. 1999 justamente por ser realizado em uma floresta secundária localizada em terras de antiga agricultura de coivara) compilou dados de dezenas de experimentos que em conjunto revelam importantes efeitos da adição de N e P em florestas tropicais pristinas. Os nutrientes N e P, não tem efeitos diretos

sobre o crescimento de raízes finas, indicando que estes não são agentes limitantes deste reservatório de C. Apesar disso, os nutrientes limitam processos que contribuem para produtividade acima do solo. A adição de N e P aumenta a produção de serapilheira fina, sugerindo um aumento do reservatório foliar. A adição de N e P resulta em efeitos intermediários no crescimento acima do solo em florestas antigas. Em estágios de sucessão, a influência positiva dos nutrientes sobre o crescimento é mais forte (WRIGHT, 2019; WRIGHT et al., 2018). Os resultados desta metanálise indicam que ambos os nutrientes são potencialmente limitantes em florestas tropicais. Indicam ainda que em geral comunidades clímax de plantas tendem a ter baixa responsividade, em termos de aumento de biomassa vegetal em resposta a adição de nutrientes. Os resultados apresentados pelo modelo CAETÊ-CNP indicam que ambientes altamente estressantes, como a região do Cerrado brasileiro são mais responsivas a adição de nutrientes. De maneira geral os resultados do modelo não contrariam os resultados de experimentos com fertilização de N e P. Em um trabalho paralelo, um novo esquema de competição por radiação está sendo implementado. Espero, assim como os demais autores do CAETÊ, que este novo atributo possa ajudar a esclarecer a resposta negativa do ecossistema, em termos de armazenamento de C, aos experimentos de adição de N e P (especialmente no caso do P) e assim ponderar com mais informação sobre a eventual possibilidade de o fenômeno simulado ocorrer realmente nos ecossistemas da área de estudo.

#### **4.8. Análise da Riqueza Funcional e da biomassa vegetal na simulação histórica**

A riqueza funcional simulada, ou seja, o número de distintas EV coexistentes em cada grão espacial (FIGURA 38) apresenta uma distribuição geográfica que sugere uma estreita relação com o déficit hídrico, que por sua vez está associado a altas temperaturas e ao padrão de sazonalidade de precipitação em escala regional (ARAGÃO et al., 2007). Com base nas análises anteriores, que demonstraram os fortes efeitos da precipitação (hpr) e da temperatura (p4) sobre a composição funcional simulada, é possível afirmar que estas variáveis de entrada são importantes filtros ambientais para as comunidades de EV (FORTUNEL et al., 2014) na AE. Em uma inspeção dos dados de ocupação e de EV iniciais, 38 delas

apresentaram padrões de dominância nas áreas de menor riqueza funcional simulada, ou seja, estas são 38 EV mais tolerantes ao stress hídrico. Numa

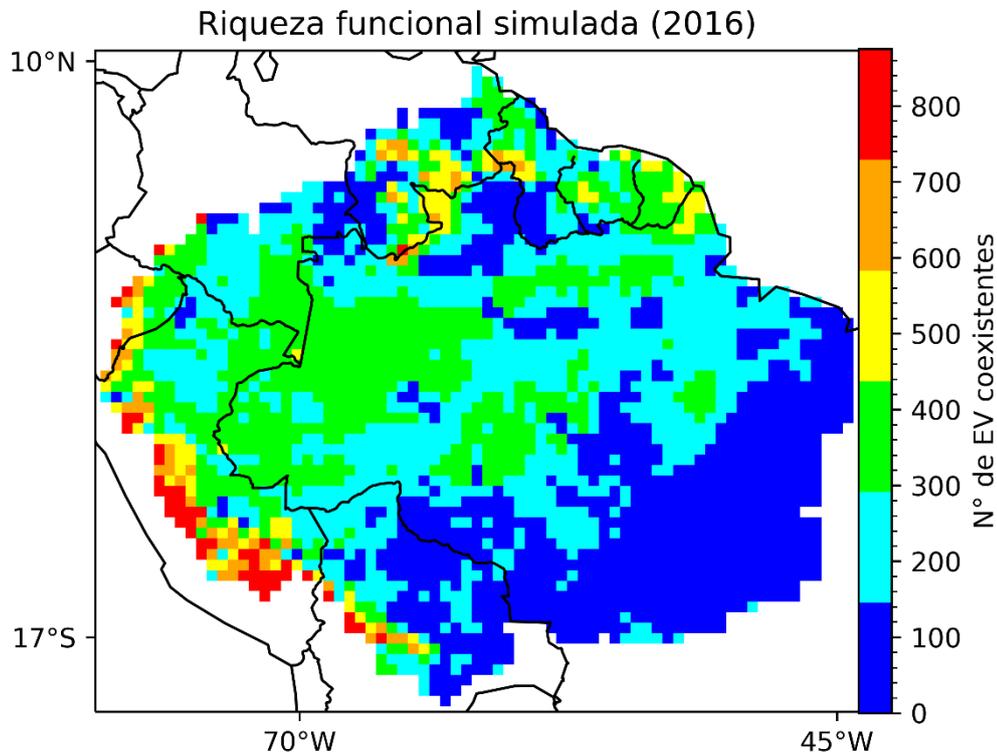


Figura 38 Mapa da riqueza funcional simulada pelo modelo CAETÊ-CNP no ano de 2016. A riqueza funcional simulada é representada pelo número total de Estratégias de Vida coexistentes em cada grão espacial. FONTE: Dados da pesquisa.

inspeção visual, estas EV mais resistentes apresentam altos valores de ocupação nas regiões mais secas e são menos representativas, porém altamente pervasivas no restante da área de estudo (Figura 39). De maneira geral, em comparação com as 962 EV que são consideradas aqui menos tolerantes ao stress hídrico, as 38 EV tolerantes apresentaram valores médios similares de  $g_1$ , mas menores de alocação e de tempo de residência nos tecidos lenhosos, indicando maior turnover de C neste reservatório. O turnover de C nos tecidos foliares é menor nas estratégias tolerantes, devido ao maior tempo de residência do C e menores taxas de alocação. As taxas de alocação para as raízes são mais altas nas estratégias tolerantes que tem também menores valores para o tempo de residência do C nas raízes, indicando assim um maior turnover de C nas raízes finas. Estas comparações são entre os valores médios dos atributos funcionais variantes das 1000 EV iniciais, divididas entre tolerantes (38) e não tolerantes (972) a seca. As figuras suplementares FS 30,

31 e 32 apresentam os *boxplots* comparando os grupos a partir das taxas de alocação de dos tempos de residência do C para cada reservatório da vegetação.

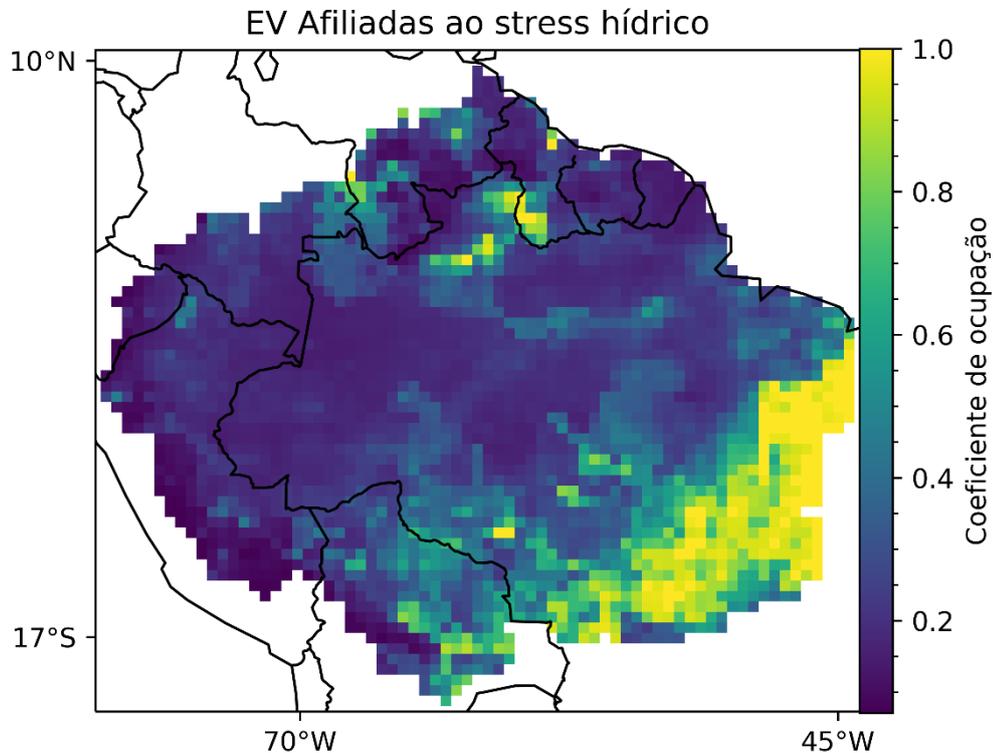


Figura 39. Soma dos coeficientes de ocupação de área (utilizados como pesos nas CWM) das 38 estratégias de vida mais tolerantes ao stress hídrico. Destas 38 EV, apenas 5 são gramíneas sendo 4 com ciclo fotossintético C3 e uma C4. FONTE: Dados da pesquisa.

Notavelmente, as estratégias EV não lenhosas não tiveram sucesso em uma ampla área na região leste da área de estudo (Figura 40). A FS 29 apresenta as 5 EV gramíneas pertencentes ao grupo das 38 EV tolerantes ao stress hídrico. Em conjunto com as diferenças nas taxas de alocação e tempo de residência entre os grupos, estas observações indicam que a parametrização inicial das EV está limitando o sucesso de estratégias lenhosas e não lenhosas nas áreas com maior déficit hídrico e de nutrientes. Possivelmente, os valores mínimos de taxas de alocação para cada reservatório (10% para as lenhosas, 20% para gramíneas) impedem uma alocação extra para as raízes finas. No caso das gramíneas, o problema também parece estar relacionado ao baixo número inicial de EV amostradas (70, contra 930 lenhosas). Em ambientes secos, espera-se uma combinação de atributos que maximize a biomassa nas raízes, e aparentemente a baixa amostragem restringiu o número de EV não lenhosas viáveis. O baixo número

amostral inicial de gramíneas associado a limitação imposta pelos valores mínimos de alocação devem ser corrigidos no modelo CAETÊ-CNP, antes dos próximos desenvolvimentos. Os atributos de razão de massa N:C e P:C foram menores, na média para os três reservatórios estruturais nas 38 estratégias tolerantes a seca (FS 26, 27 e 28).

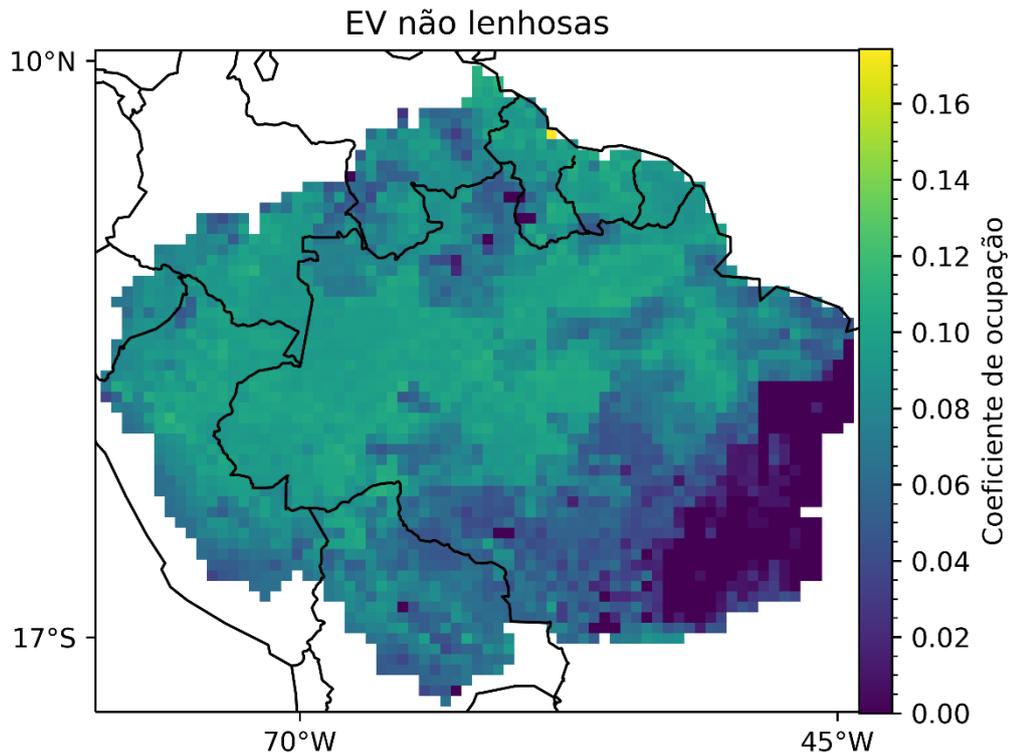


Figura 40. Soma dos coeficientes de ocupação de área (utilizados como pesos nas CWM) das 63 estratégias de vida não lenhosas que foram exitosas durante a simulação histórica. Destas, 37 tem ciclo fotossintético C4, as restantes, C3. FONTE: Dados da pesquisa.

Em resumo, a parametrização inicial pode gerar um número maior de estratégias tolerantes se: (1) os limites inferiores das taxas de alocação e da densidade de nutrientes nos reservatórios vegetais forem ampliados; e (2) ocorrer o aumento número de EV gramíneas amostradas para o conjunto inicial. Apesar de ser um problema que considero grave, a baixa riqueza funcional em ambientes secos não inviabiliza as análises realizadas até aqui, nem as que virão, já que a região geográfica em questão tem um papel coadjuvante neste estudo. De maneira geral, como se observa no mapa da figura 38, as regiões de floresta amazônica apresentam valores de riqueza funcional acima de 100.

Em todos os tratamentos aplicados foi observado o desaparecimento de EV com maior ou menor grau de abrangência espacial e intensidade entre 1979 e 2016

(Figura 41 e FS 33). No CAETÊ-CNP, a exclusão de uma EV, em um grão espacial, ocorre quando a quantidade de C nos reservatórios de folhas e raízes finas cai abaixo do valor mínimo ( $1 \times 10^{-3} \text{ kg(C) m}^{-2}$ ) simultaneamente. Após a exclusão, o retorno da EV, em um dado grão espacial, não é permitido. A lógica para a migração de EV foi parcialmente implementada do modelo, que futuramente simulará a migração, ou troca de EV entre grãos espaciais adjacentes. Apesar disso, considero que dada a escala temporal das simulações realizadas (38 anos), e dos distúrbios envolvidos nas simulações do teste de sensibilidade, a configuração atual do modelo é satisfatória para a simulação transiente das interações entre biodiversidade funcional de plantas, os ciclos de C, N e P e as mudanças de precipitação, temperatura e  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$ . De fato, os resultados até aqui apresentados demonstram importantes mecanismos hipotéticos de interação entre a biodiversidade funcional de plantas, os ciclos biogeoquímicos e as mudanças ambientais de T, precipitação e  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$ .

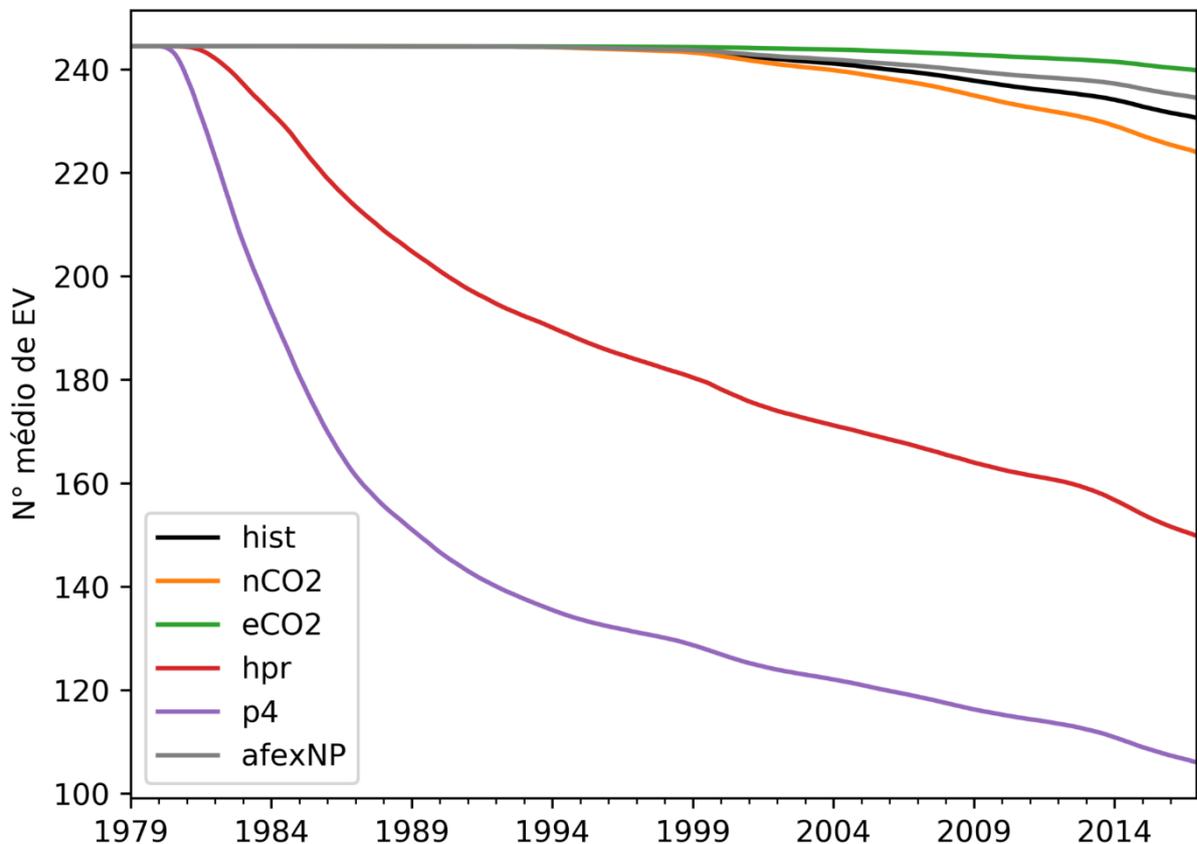


Figura 41. Número médio de EV coexistentes nos 2749 grãos espaciais durante a simulação histórica e tratamentos do teste de sensibilidade. FONTE: Dados da pesquisa.

Neste ponto é necessário um breve resumo dos principais resultados dos tratamentos hpr e p4 do teste de sensibilidade. Em ambos os tratamentos ocorrem mudanças notáveis na composição e riqueza funcionais. Estas mudanças são também similares entre ambos os tratamentos e consistem no aumento da abundância relativa de EV com menores razões Nutriente:Carbono, especialmente em tecidos foliares e raízes finas. Certamente essa mudança na abundância relativa é influenciada pela exclusão de parte das EV coexistentes. Em hpr a reorganização da composição funcional resulta na manutenção da NPP e da biomassa nos reservatórios vegetais. Em p4 o aumento de temperatura afeta diretamente a AR causando uma diminuição da NPP, gerando menores valores também de C nos reservatórios vegetais. Ou seja, a T tem efeitos negativos sobre a composição funcional e sobre a biomassa na vegetação. Nos testes de sensibilidade, a diminuição da precipitação afetou negativamente apenas a riqueza funcional. É importante esclarecer que o uso de verbo permitir, neste texto, não implica em teleonomia do sistema, ou seja, a manutenção da biomassa não é um fim para a reorganização das comunidades de EV. O efeito compensatório observado, que resulta na manutenção da biomassa é um resultado da modificação do sistema. Os tratamentos que envolveram a manipulação da  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  (nCO2 e eCO2) e a adição de P (afexP e afexNP), apresentaram menor perda de EV, indicando um papel importante destes fatores para a riqueza funcional na área de estudo.

Nos voltemos agora para o experimento de simulação do período histórico (hist – 1979-2016). Seria possível identificar e diferenciar os papéis das mudanças de temperatura, precipitação e  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  ocorridas nesse período sobre a biomassa na vegetação e a riqueza funcional simulada? Numa comparação anterior observamos a diferença da biomassa vegetal entre hist e nCO2, que foi de 1.38 Pg(C) entre 1979 e 2016. Uma vez que ambos os tratamentos compartilham as mesmas entradas de T e PR (Precipitação), assumimos aqui que este é o valor teórico do efeito de fertilização por  $\text{CO}_2$  no período simulado, na AE.

Para tanto, precisamos agora identificar as mudanças climáticas ocorridas no tempo simulado. As séries temporais foram integradas anualmente, já que nos interessa uma tendência de algumas décadas, a eliminação da variabilidade interanual simplifica a análise dos dados. A partir dos dados diários de entrada utilizados (WEEDON et al., 2014), para o período simulado calculei a Temperatura Média Mensal Máxima anual (TMMM) e a precipitação acumulada anual,

apresentadas na figura (42). De maneira evidente, o aumento da  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  foi acompanhado de alterações marcantes na precipitação e na temperatura, ambas com marcantes padrões de heterogeneidade espacial. O mapa de viés da TMMM na figura 42 marca, no *hotspot* da região leste da área de estudo, os grãos espaciais em que menos de 5 EV, das mil iniciais, obtiveram sucesso. O número mínimo de EV foi de 2 e ocorreu nesta área.

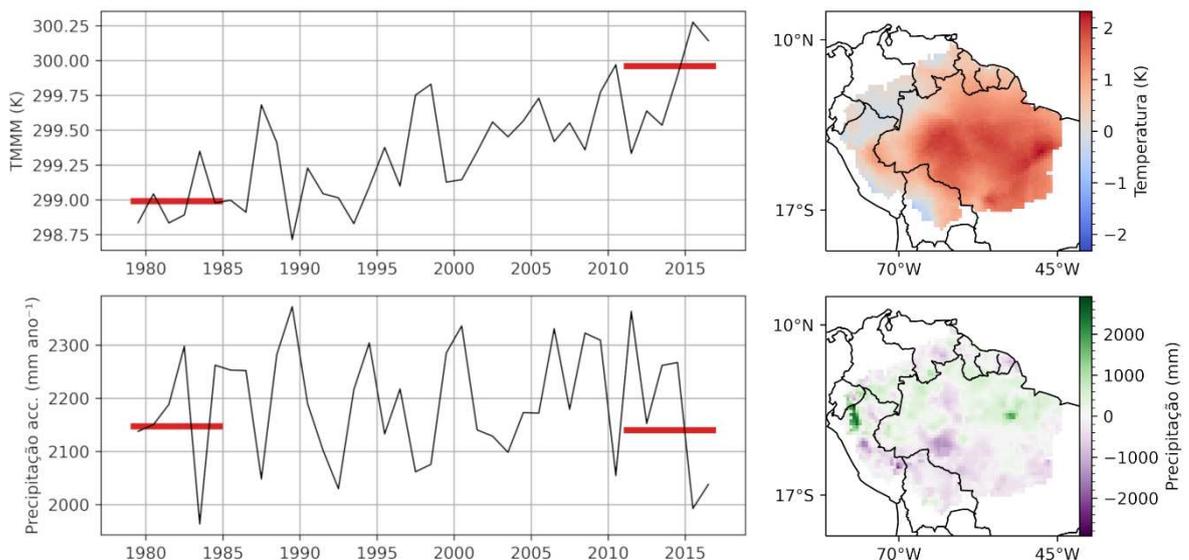


Figura 42 Acima: Série temporal com a integração espacial da Temperatura Média Mensal Máxima anual (TMMM) e mapa com as diferenças entre a integração temporal nos 5 anos iniciais e finais da série (retas vermelhas marcam o valor médio na área de estudo). Abaixo: A mesma apresentação para a Precipitação Acumulada anual. FONTE: WEEDON et al 2011, dados da pesquisa.

O MCWD é uma métrica anual que incorpora diretamente a PR e indiretamente a T, por meio da ET (Evapotranspiração) em seu cálculo. Essa métrica capta com precisão a intensidade do ciclo sazonal de stress hídrico observado entre as estações seca e chuvosa, identificando a variação do stress hídrico numa base anual, e é comumente utilizada em estudos de modelagem (ARAGÃO et al., 2007; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2019; SAKSCHEWSKI et al., 2021). O mapa da figura 43 apresenta o valor médio de MCWD anual no período simulado. Observamos que o padrão espacial do MCWD se assemelha ao padrão de riqueza funcional simulada (Figura 38) onde as áreas de maior stress hídrico se sobrepõem as áreas com menor riqueza funcional. É oportuno identificar a variabilidade temporal do MCWD, considerando esta variabilidade sob um ponto de vista espacial. A série temporal com os valores integrados espacialmente para a área de estudo apresenta uma

tendência linear de  $-0.62 \text{ kg m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  (IC 95%  $-1.18, -0.06$ ) indicando que as condições de stress hídrico se intensificaram ao longo dos anos (Figura 43). As áreas sombreadas pelas séries temporais de cada grão espacial e a análise visual do mapa indicam grande heterogeneidade espacial nos padrões de MCWD na área de estudo. A fim de aumentar o entendimento da tendência negativa de MCWD histórica em escala regional realizamos uma subdivisão da área de estudo em 5 polígonos de maneira a focalizar a análise nas zonas centrais, separando-as das zonas marginais que são dominadas por vegetação não florestal. Adicionalmente estimamos modelos de regressão linear (OLS - *Ordinary Least Squares*) para a série temporal de MCWD para cada uma das 2749 células de grade, mapeando as tendências lineares e os intervalos de confiança a fim de capturar espacialmente as alterações do MCWD em resposta às alterações climáticas durante o período simulado (FS 34).

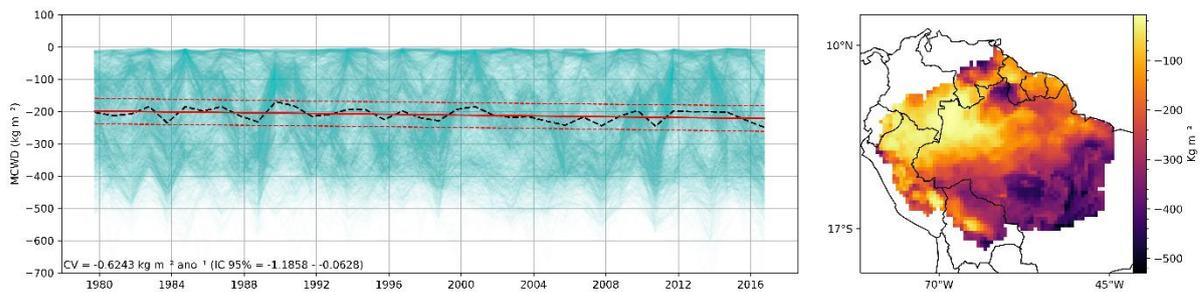


Figura 43. Esquerda: Série temporal com a integração espacial do MCWD na área de estudo (Linha preta tracejada). Reto do modelo de regressão linear (OLS) e Intervalos de Confiança de 95% (linha contínua vermelha e linhas vermelhas tracejadas, respectivamente). A área sombreada azul é criada pela sobreposição das séries temporais das 2749 células de grade utilizadas no cálculo da série temporal integrada. Direita: Mapa de MCWD anual médio no período de 1979 a 2016. FONTE: Dados da pesquisa.

A dominância das cores verde e amarela no mapa do coeficiente de variação (CV) da FS 34 indica as áreas onde o stress hídrico aumentou durante o período simulado – *i.e.*, onde os valores de MCWD foram mais negativos. O quadrante norte apresentou um coeficiente de variação linear (CV) maior que zero (0.28, IC 95%  $-0.84, 1.41$ ) indicando que possivelmente, durante o período, o stress hídrico foi amenizado na região. Este quadrante comporta algumas áreas de valores extremos negativos de MCWD. Ao mesmo tempo, esta região observou um aumento notável na precipitação (Figura 42) e aumento intermediários na TMMM. A série do MCWD integrada espacialmente quadrante central apresentou uma tendência linear negativa ( $-1.32 \text{ kg m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ , IC 95%  $-2.14, -0.49$ ). Assim como no quadrante sul onde o CV foi de  $-1.21$  (IC 95%  $-1.94, -0.47$ ). Nos quadrantes central e sul é

observado o aumento da TMMM associado a diminuição na precipitação. Os valores de CV e IC para o MCWD integrado nos quadrantes leste e oeste são apresentados na FS 34.

Dividi as células de grade em 5 percentis com base no MCWD médio no período 1979-2016. A comparação entre as distribuições da RF nestes percentis confirma a relação entre a RF e o stress hídrico (Figura 44, à direita). A mudança do MCWD está associada a diminuição da RF de maneira aproximadamente uniforme por todo o gradiente de stress hídrico (FS 35). Mais uma vez, a dominância das cores verde e amarela indica que a intensificação do stress hídrico (i.e. a diminuição histórica do MCWD) está associada a exclusão de EV dos grãos espaciais (FIGURA 44, à esquerda).

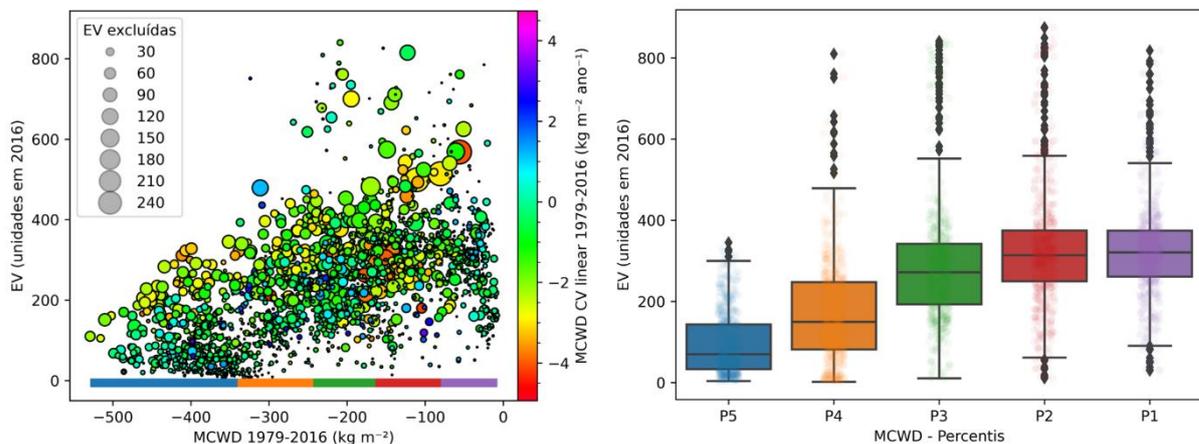


Figura 44. Esquerda: distribuição dos grãos espaciais no sistema cartesiano formado pelo MCWD médio no período 1979-2016 (Eixo x) e pelo número de Estratégias de vida (EV, eixo y). O diâmetro do círculo é proporcional ao número de EV excluídas no período histórico. A cor dos círculos indica a tendência linear do MCWD no período histórico. A barra abaixo da nuvem de círculos indica os 5 percentis. Direita: Distribuições da Riqueza Funcional (número de EV) nos 5 percentis de MCWD médio. Apenas as médias de P1 e P2 não foram significativamente distintas (ANOVA, com teste t de pares e  $\alpha$  igual a 0.005). FONTE: Dados da pesquisa

Por outro lado, muitos grãos espaciais que perderam um número considerável de EV no tempo simulado apresentam valores neutros e positivos para o CV entre 1979-2016. O MCWD é modulado pela temperatura e pela precipitação. Ambas têm fortes efeitos negativos sobre a RF e efeitos diferentes sobre a biomassa. Deste modo, por exemplo, um aumento simultâneo de PR e T mantém um valor constante de MCWD e acarreta os efeitos deletérios do aumento de T sobre as comunidades de EV simuladas e sobre a biomassa. De maneira similar, mas não idêntica, uma alteração simultânea negativa na T e PR tenderia a manter constante o MCWD e aumentar a perda de EV causada pela diminuição de PR, porém, tendo efeitos

positivos sobre a biomassa, como observado no teste de sensibilidade. Destarte, é esperado que as relações entre as alterações ambientais, os ciclos biogeoquímicos e a diversidade funcional sejam múltiplas e apresentem grande heterogeneidade espacial.

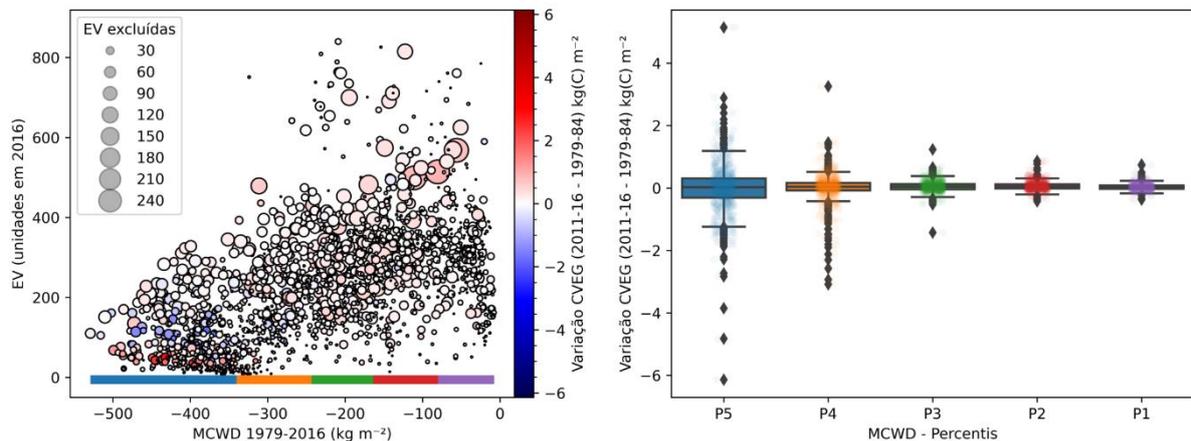


Figura 45. Esquerda: distribuição dos grãos espaciais no sistema cartesiano formado pelo MCWD médio no período 1979-2016 (Eixo x) e pelo número de Estratégias de vida (EV, eixo y). O diâmetro do círculo é proporcional a variação de biomassa vegetal no período histórico. A cor dos círculos indica a tendência linear da biomassa na vegetação no período histórico. A barra abaixo da nuvem de círculos indica os 5 percentis. Direita: Distribuições da variação a biomassa da vegetação nos 5 percentis de MCWD médio. FONTE: Dados da pesquisa

Na simulação histórica, biomassa aumentou na área de estudo, inclusive em áreas que perderam muitas EV. O *boxplot* da figura 45 mostra como a variação na biomassa foi maior nas áreas com maior stress hídrico e menor RF, indicando o papel RF das comunidades simuladas para a estabilidade do ciclo de C frente as alterações ambientais. A perda de EV no período histórico foi mais uniforme entre os percentis de MCWD (FS 35). O coeficiente de variação linear do MCWD é negativo e uniforme sobre os percentis de 2 a 5, sendo que o percentil 1 apresenta uma média significativamente maior (FS 36). No período histórico, a acumulação de C na vegetação foi de 0.23 Pg C (FS 37), que é apenas 17.4% da quantidade esperada, se o esperado fosse a diferença entre as médias do período histórico e do tratamento nCO<sub>2</sub>. Em algumas regiões, com destaque para o sul e leste da área de estudo, há uma tendência negativa de biomassa indicando que o efeito positivo da fertilização por CO<sub>2</sub> está sendo sobreposto por um ou mais efeitos de contrapartida. O mesmo pode ser observado numa vasta região na parte central da área de estudo que também apresenta uma acumulação negativa de C. Nas figuras FS 38, 39, 40 e 41 a biomassa vegetal aparece dividida em seus reservatórios.

Uma vez que os efeitos da diminuição da PR e aumento da T, sobre a composição e riqueza funcionais e sobre a biomassa, foram identificados nos testes de sensibilidade, posso utilizar estas informações para interpretar a correlação temporal entre as tendências regionais de TMMM, MCWD, T e PR com relação a biomassa, em seus 4 reservatórios, e a RF. Para isso, inicialmente realizei testes de Mann-Kendall sobre as séries temporais a fim de estabelecer a significância, direção e intensidade das tendências pixel a pixel, ou seja, em cada um dos grãos espaciais simulados. Finalmente, após identificar as tendências por variável, apliquei o teste de correlação para séries temporais Kendall- $\tau$ , a fim de calcular as correlações temporais entre as variáveis de interesse. Discutiremos inicialmente os resultados dos testes de Mann-Kendall, para depois então analisar a correlação entre as variáveis de interesse.

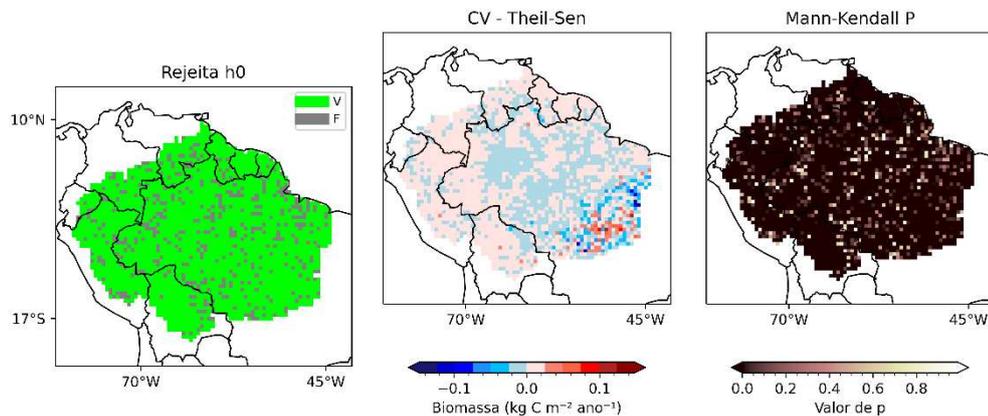


Figura 46. Resultados do teste de Mann-Kendall para as séries temporais (médias anuais) de biomassa na vegetação na área de estudo. Esquerda: Mapa apresentando o teste de  $h_0$  de Mann-Kendall. As áreas verdes indicam a rejeição da hipótese nula com  $\alpha=0.05$ . Centro: coeficiente de variação linear Theil-Sen. Direita: valores de p (significância estatística) para o teste de Mann-Kendall. FONTE: Dados da pesquisa.

O teste de Mann-Kendall utilizado aqui foi uma versão modificada do teste original, onde os efeitos da autocorrelação temporal e a tendência sobre o teste de hipóteses são minimizados (YUE; WANG, 2004). A hipótese nula ( $h_0$ ) é de que a série temporal não possui tendência. Para estimar os coeficientes de variação anual usei o método Theil-Sen, que é um estimador robusto da tendência linear (THEIL, 1992). Esta análise inicial permite identificar e quantificar as tendências significativas regionalmente. A figura 46 apresenta os resultados deste teste para a biomassa na vegetação no período histórico. A figura 47 apresenta os resultados para a RF.

Os resultados do teste para cada um dos reservatórios de C na vegetação, e para MCWD, PR, ET e TMMM encontram-se no Apêndice (FS 42 a 49). A biomassa apresentou tendências significativas na grande maioria dos grãos espaciais. Parte das áreas mais afetadas por stress hídrico e uma grande faixa na região central e sul apresentaram tendência negativa entre 1979 e 2016. Assim como a biomassa na vegetação, a RF, apresentou tendências significativas pervasivas na área de estudo, porém, no caso da RF as tendências são estritamente negativas. Pelo lado das variáveis ambientais, TMMM, PR, ET e MCWD os resultados do teste de Mann-Kendall foram os seguintes: A PR apresentou (FS 46) um padrão de tendências contrastantes entre a porção norte e a porção sul da área de estudo. Na parte norte ocorrem algumas regiões com tendência positiva significativa, com destaque para a região Norte do Peru, para uma ampla faixa territorial na área central do estado do Pará e algumas porções territoriais ao sul da Guiana Francesa. Na parte sul, ocorrem com maior intensidade tendências negativas de PR. Com destaque para a área que se estende do sul do estado do Amazonas, passando por Rondônia, até a Amazônia boliviana. Evidências recentes indicam que a diminuição de PR observada nestas regiões e em outras áreas ao sul do bioma amazônico é resultante da conversão de áreas florestais em áreas de pastoreio e cultivo (LEITE-FILHO et al., 2021).

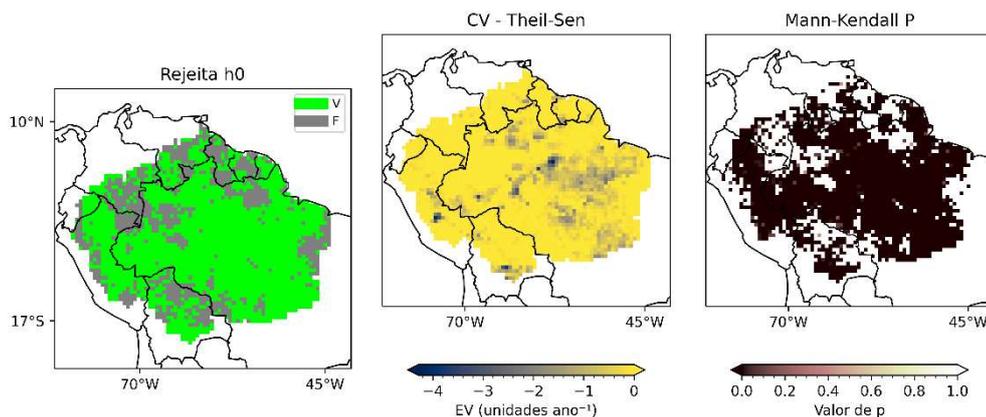


Figura 47. Resultados do teste de Mann-Kendall para as séries temporais (médias anuais) de Riqueza Funcional na área de estudo. Esquerda: Mapa apresentando o teste de  $h_0$  de Mann-Kendall. As áreas verdes indicam a rejeição da hipótese nula com  $\alpha=0.05$ . Centro: coeficiente de variação linear Theil-Sen. Direita: valores de p (significância estatística) para o teste de Mann-Kendall. Note que grande parte das áreas onde não se rejeita  $h_0$  o número de EV permaneceu constante durante o período simulado. Nestas áreas o teste não foi realizado. FONTE: Dados da pesquisa.

A TMMM apresentou tendência positiva significativa na maior parte da área de estudo, cobrindo praticamente toda a fração pertencente ao Brasil, as Guianas e

Suriname, Sul da Venezuela e Sul do Peru (FS 47). No caso da TMMM as tendências significantes foram estritamente positivas e apresentaram maior intensidade na área central, sobre os estados do Amazonas e Pará, e ao sudeste da área de estudo, que é a região de transição entre o bioma Amazônico e os biomas Cerrado e Caatinga. A ET (FS 48) é um processo ecossistêmico mediado pela comunidade vegetal e sensível aos efeitos diretos e indiretos do aumento da  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$ . Entre 1979 e 2016, a ET simulada pelo CAETÊ-CNP apresentou tendências positivas significantes numa faixa que se estende do litoral Norte, nos estados do Amapá e Maranhão e percorre toda a área central da AE, se estendendo até o sul do Peru. Neste perímetro e em algumas outras áreas menores o aumento de ET é esperado devido ao aumento da T. No extremo oeste da área de estudo uma faixa marginal sob a influência da Cordilheira dos Andes apresenta forte tendência negativa de ET, esta região apresenta tendências positivas de PR. O sudeste da AE, apesar de afetado por um aumento significativo de TMMM, também apresentou tendências negativas para ET, nesta região, por outro lado, a PR apresentou tendências negativas, em contraste com a região do extremo oeste da AE. É presumível que estas tendências negativas de ET sejam em parte resultantes do efeito de fertilização por  $\text{CO}_2$ , ou seja, A maior disponibilidade de  $\text{CO}_2$  na atmosfera favorece o balanço hídrico da condução estomática para a planta. Evitando a perda de água para a atmosfera e afetando negativamente a ET. O MCWD, calculado a partir da PR e da ET simulada, já analisado, apresentou tendências negativas significantes nas áreas central e sul da AE, indicando a intensificação do stress hídrico nestas áreas. Uma faixa que se estende pela face noroeste da AE até o Norte do Pará (FS 49) apresentou tendências positivas de MCWD.

A biomassa apresentada na figura 46 e na FS 37, é a soma dos reservatórios estruturais (folhas, raízes finas e tecidos lenhosos) e do compartimento não estrutural de reserva. Apliquei o teste de Mann-Kendall a cada um dos componentes. O reservatório de folhas (FS 38 e 42), apresentou tendências negativas na maior parte das zonas central e leste da AE. Por outro lado, no extremo sul, extremo norte e extremo oeste da AE apresentaram tendências positivas para o reservatório de C nas folhas. Em valores integrados espacialmente (FS 38), a diferença entre médias dos 5 anos iniciais e dos 5 anos finais foi de 0.13 Pg C, ou seja, reservatório de folhas decresceu 0.13 Pg C no período simulado histórico (hist).

No tratamento nCO<sub>2</sub>, na mesma comparação, a perda foi de 0.43 Pg C. Utilizarei a mesma métrica de comparação para valores integrados espacialmente para os demais componentes. O reservatório de raízes finas apresentou tendências negativas de C acumulado na região leste e central da AE (FS 39 e 43). Neste *hotspot* de perda de biomassa das raízes finas uma área central, pertencente à transição com o bioma Cerrado apresentou tendências positivas significativas. Uma faixa que se estende do extremo sul, margeando as faces sudoeste e noroeste e norte da AE até o Suriname apresentou tendências positivas. Em valores integrados para AE a biomassa nas raízes finas teve um aumento de 0.05 Pg C (FS 39). Na mesma comparação, no tratamento nCO<sub>2</sub> o reservatório perdeu 0.3 Pg C no período simulado. O reservatório de tecidos lenhosos apresentou tendências significativas de modo pervasivo na AE (FS 40 e FS 44). Houve tendência positiva em todas as regiões com exceção da região leste, no Cerrado, e de uma faixa na zona central da AE, onde uma parcela considerável dos grãos espaciais apresentou tendências negativas significativas. Em valores integrados para a AE o reservatório de tecidos lenhosos acumulou 0.31 Pg C no período histórico (FS 40). Na mesma comparação no tratamento nCO<sub>2</sub> o reservatório de tecidos lenhosos perdeu 0.33 Pg C no período simulado.

O compartimento não estrutural de reserva representa uma fração menor da biomassa total na AE, mas é um importante indicador de processos que controlam a NPP e a GPP. O valor de C neste reservatório indica a intensidade com que a alocação do C assimilado é limitada pela falta de nutrientes (N e P), especialmente o P no caso da AE. Espera-se que em condições normais da região, a baixa disponibilidade de P favoreça a manutenção da reserva de C. Em condições em que há a supressão da GPP, seja em razão de altas temperaturas ou baixa disponibilidade de água, os valores da reserva tendem a ser menores, já que nestas condições a limitação a alocação por nutrientes tende a ser aliviada. No tratamento hist, a reserva de C teve tendências positivas principalmente nas regiões sul, oeste e norte da AE (FS 41). Na região sudeste da AE observa-se as tendências mais intensas, sejam negativas ou positivas. Dadas as relações entre o compartimento de reserva e a produtividade primária, é seguro afirmar que nas áreas em azul, na FS 41, a GPP é possivelmente o agente limitante da biomassa vegetal, indicando a ação das variáveis relacionadas aos efeitos indiretos do aumento da [CO<sub>2</sub>]<sup>ATM</sup>. Por outro lado, as áreas onde houve tendência positiva, em vermelho, a alocação de C

assimilado para os reservatórios estruturais é limitada pela disponibilidade de nutrientes e indica o efeito positivo do aumento da  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  sobre a biomassa na vegetação (fertilização por  $\text{CO}_2$ ). Em comparação com o experimento nCO2, a reserva de C foi 278% maior no tratamento hist.

No início desta seção, relembramos que a diferença, ou viés, da biomassa entre os tratamentos hist e nCO2 foi de 1.38 Pg C, e que este valor poderia ser entendido como o efeito potencial de fertilização por  $\text{CO}_2$  no período simulado. Este valor foi obtido a partir da integração espacial do mapa de diferenças entre os anos de 1979 e 2016. Aproveito este momento para recalcular esta diferença a partir da métrica utilizada no parágrafo anterior, comparando as médias dos 5 anos iniciais e finais. Nestes termos, entre 1979 e 2016, a biomassa na vegetação cresceu 0.23 Pg C. No tratamento nCO2 a biomassa decresceu 1.07 Pg C. O intervalo entre os dois valores contém 1.3 Pg C, um valor retificado para o efeito de fertilização por  $\text{CO}_2$  potencial no período simulado. Estes resultados indicam que o efeito de fertilização por  $\text{CO}_2$ , além de poder ser limitado pela disponibilidade de P em algum tempo no futuro, vem sendo contrabalanceado pelas alterações observadas na precipitação e na temperatura. A figura 48 apresenta a perda de biomassa (em Pg C) em cada um dos reservatórios de C na vegetação (CVEG) no período histórico e no tratamento nCO2.

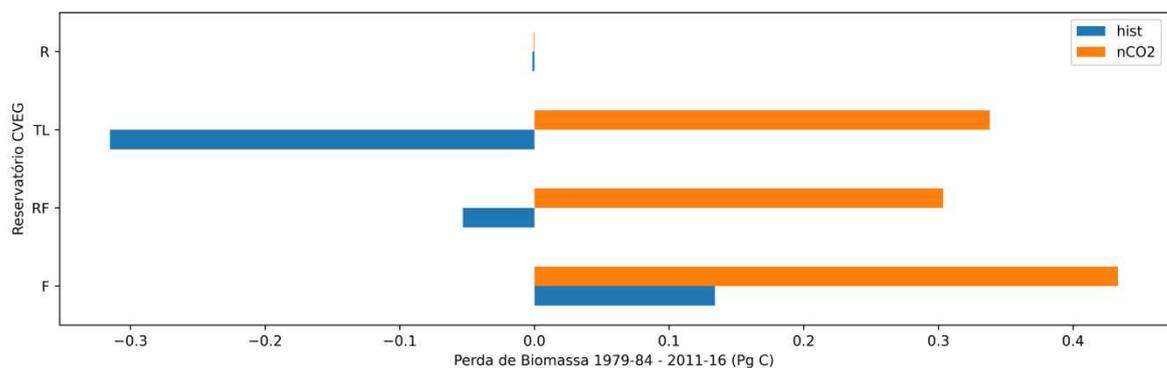


Figura 48. Perda de biomassa durante o período histórico no tratamento hist e no tratamento nCO2. As diferenças são entre as médias dos 5 anos iniciais e finais. Valores negativos indicam ganho de biomassa. F, RF, TS e R são folhas, raízes finas, tecidos lenhosos e reserva. FONTE: Dados da pesquisa

Resta agora, para finalizar a análise da simulação histórica, verificar as correlações temporais entre as variáveis relacionadas aos efeitos indiretos do aumento da  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$  (TMMM, ET, PR e MCWD) e a biomassa e RF da AE. A estatística Kendall- $\tau$  é utilizada para calcular a correspondência entre dois rankings. Aplicada em séries temporais, esta estatística quantifica a concordância entre duas séries. Valores positivos próximos de 1 indicam forte concordância entre as séries, valores negativos, próximos de -1 indicam forte discordância entre as séries. Assim, a interpretação desta estatística de correlação deve ser orientada pelos resultados observados na análise da estatística Mann-Kendall, que indica onde as séries temporais possuem tendência. As correlações não implicam em causalidade, mas os efeitos conhecidos a partir dos testes de sensibilidade podem fornecer informações que permitem induzir possíveis relações de causa e efeito. A figura 49 apresenta os resultados da correlação Kendall- $\tau$  entre a RF, na forma de séries anuais com a contagem do número de EV coexistentes em cada grão espacial e as variáveis climáticas, também em séries anuais. Para cada série temporal/grão espacial, o valor de N (número de anos observados) é 38. A RF apresenta tendências estritamente negativas, simplificando a interpretação da figura.

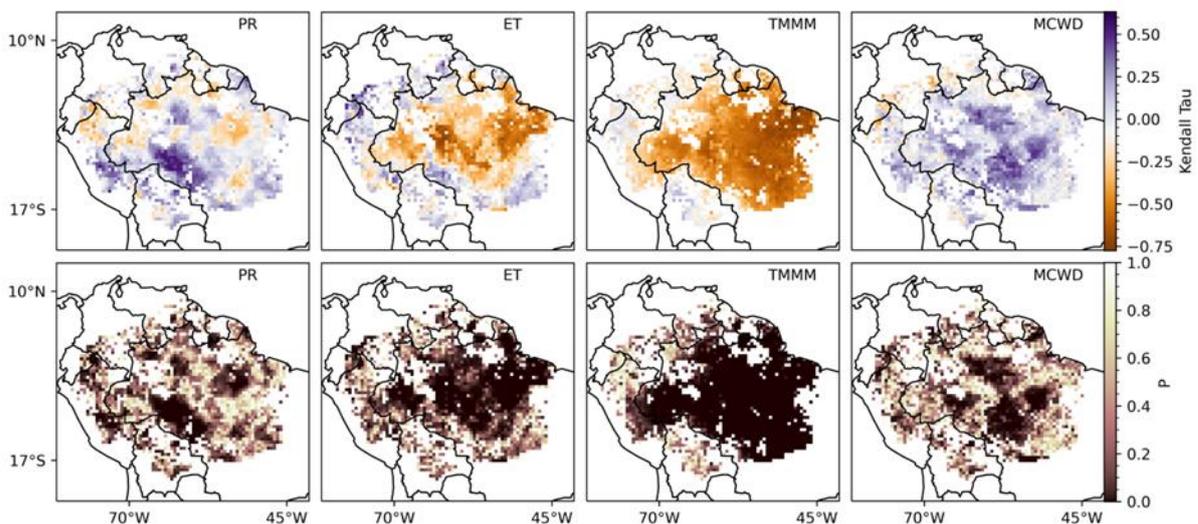


Figura 49. Resultados da Correlação Kendall- $\tau$  entre a Riqueza Funcional (RF) e as variáveis PR (precipitação acumulada anual), ET (evapotranspiração acumulada anual), TMMM (Temperatura Média Mensal Máxima) e MCWD (*Maximum Cumulative Water Deficit*). A linha superior de mapas apresenta a estatística Kendall- $\tau$ . A linha inferior apresenta os valores de P para o teste de hipóteses. Nota-se em alguns mapas a presença de vazios. Estas são áreas onde a RF não se alterou no período simulado. FONTE: Dados da pesquisa.

O MCWD foi concordante com as tendências negativas de RF em algumas áreas da região central da AE (Figura 49). De fato, as diferentes tendências e

interdependências regionais de PR, T e ET expõe uma situação de ambiguidade, onde variações sincronizadas entre a T e a PR não alteram o status de stress hídrico (o MCWD), mas tem importantes efeitos diretos sobre a comunidade de plantas. A TMMM foi altamente discordante da RF no tempo simulado, indicando a alta sensibilidade das EV à T. Os mapas da ET acumulada e da PR acumulada expõe as diferentes tendências regionais destas variáveis. O resultado indica que o MCWD deve ser usado com cautela em estudos de modelagem. O mapa de PR acumulada apresenta alta concordância com a perda de EV na região de Rondônia, indicando que nestas áreas, se floresta ainda houvesse, os efeitos da diminuição de PR e aumento da T estariam hipoteticamente solapando, em conjunto, a Riqueza Funcional das florestas lá outrora existentes.

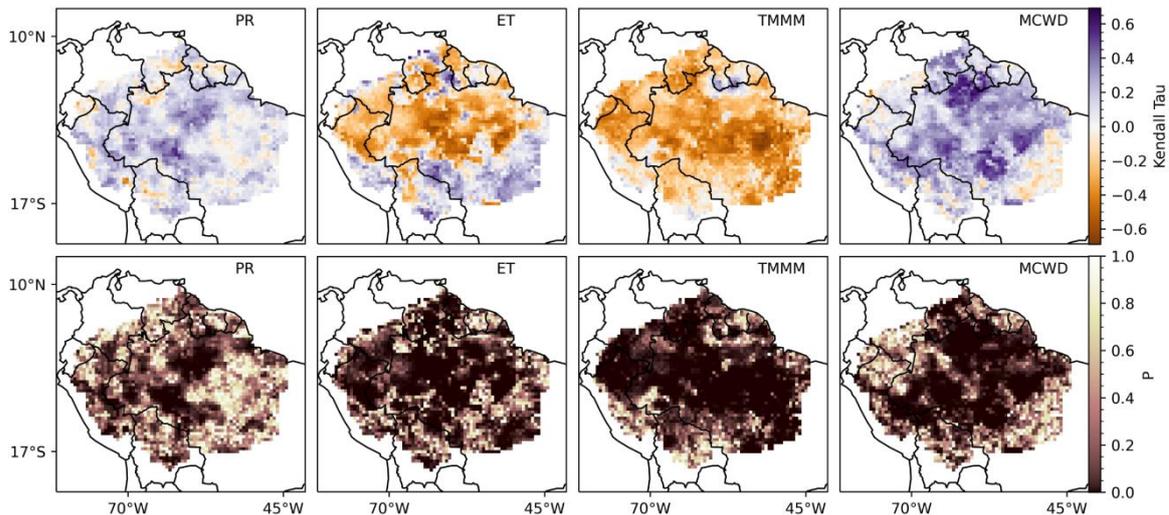


Figura 50. Resultados da Correlação Kendall- $\tau$  entre a biomassa na vegetação e as variáveis PR (precipitação acumulada anual), ET (evapotranspiração acumulada anual), TMMM (Temperatura Média Mensal Máxima) e MCWD (*Maximum Cumulative Water Deficit*). A linha superior de mapas apresenta a estatística Kendall- $\tau$ . A linha inferior apresenta os valores de P para o teste de hipóteses. FONTE: Dados da pesquisa.

A figura 50 apresenta os resultados da estatística Kendall- $\tau$  para a biomassa na vegetação (CVEG). A análise visual da figura traz a cena a diversidade de relações entre as tendências da biomassa vegetal e das variáveis climáticas. Nesta figura, se destacam as correlações negativas com a TMMM e com a ET na região central da AE. É sabido que nestas regiões as duas variáveis climáticas apresentaram forte tendência positiva e a suas correlações negativas com a biomassa demarcam áreas onde a T já afeta negativamente a biomassa na vegetação, suplantando o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub>. Por outro lado, no mapa da TMMM observamos regiões onde o seu aumento foi acompanhado pelo aumento da

biomassa, indicando que nestas áreas o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> ainda se sobrepõe aos efeitos negativos do aumento de T. Os baixos valores de correlação entre a biomassa vegetal e PR e MCWD não indicam que as tendências observadas nestas variáveis foram menos influentes sobre a biomassa na vegetação. Para compreender melhor o papel da PR e demais variáveis climáticas, é necessário detalhar a análise.

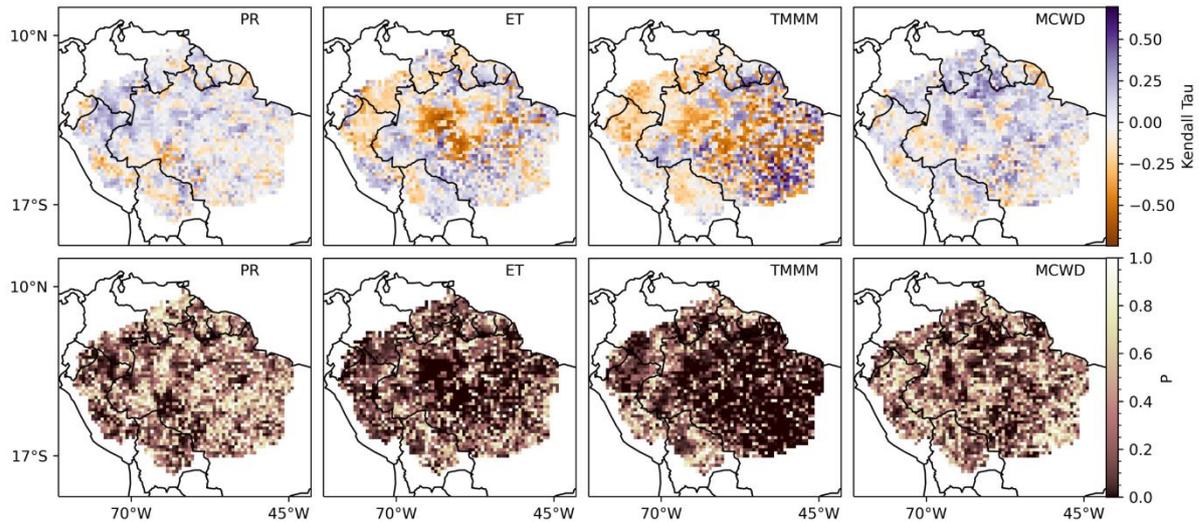


Figura 51. Resultados da Correlação Kendall- $\tau$  entre a biomassa no reservatório de folhas e as variáveis PR (precipitação acumulada anual), ET (evapotranspiração acumulada anual), TMMM (Temperatura Média Mensal Máxima) e MCWD (*Maximum Cumulative Water Deficit*). A linha superior de mapas apresenta a estatística Kendall- $\tau$ . A linha inferior apresenta os valores de P para o teste de hipóteses. FONTE: Dados da pesquisa.

Aplicuei o teste Kendall- $\tau$  para quantificar também as correlações entre as variáveis climáticas e os quatro componentes da biomassa vegetal. A figura 51 apresenta os resultados da análise para o compartimento de folhas. Nesta figura, no mapa PR acumulada, identificamos duas regiões de destaque na zona central da AE apresentando correlações positivas, indicando a diminuição sincronizada da PR acumulada e da biomassa nas folhas. Os mapas de ET e TMMM indicam as áreas, na região central da AE onde o aumento de ET/TMMM está negativamente correlacionado a biomassa nas folhas. Em conjunto com a análise de Mann-Kendall para o reservatório de folhas, estes resultados indicam a ação das variáveis climáticas sobre este compartimento da biomassa na vegetação (FS 38 e 42). No mapa da TMMM, na figura 51, é notável a intensidade e significância da correlação negativa com a biomassa nas folhas, nas porções leste, sudeste e central da AE.

A figura 52 apresenta os resultados do teste Kendall- $\tau$  para o compartimento de raízes finas. Este compartimento apresentou tendências negativas nas regiões

centrais e positivas nas regiões marginais da AE (FS 39 e 43). O padrão de correlações, assim como no caso do reservatório de folhas, permite identificar a ação das variáveis climáticas, especialmente a T sobre a biomassa nas raízes finas. Ou seja, as áreas que apresentam tendências negativas de biomassa neste compartimento são resultantes da sobreposição dos efeitos negativos das mudanças climáticas sobre o efeito positivo da fertilização por CO<sub>2</sub>. Na região sudeste da AE uma área de tendência positiva de biomassa nas raízes finas não apresenta correlações com as variáveis climáticas (FS), indicando a sobreposição do efeito de fertilização por CO<sub>2</sub> sobre os efeitos das mudanças climáticas, assim como nas outras áreas de tendência positiva para este reservatório.

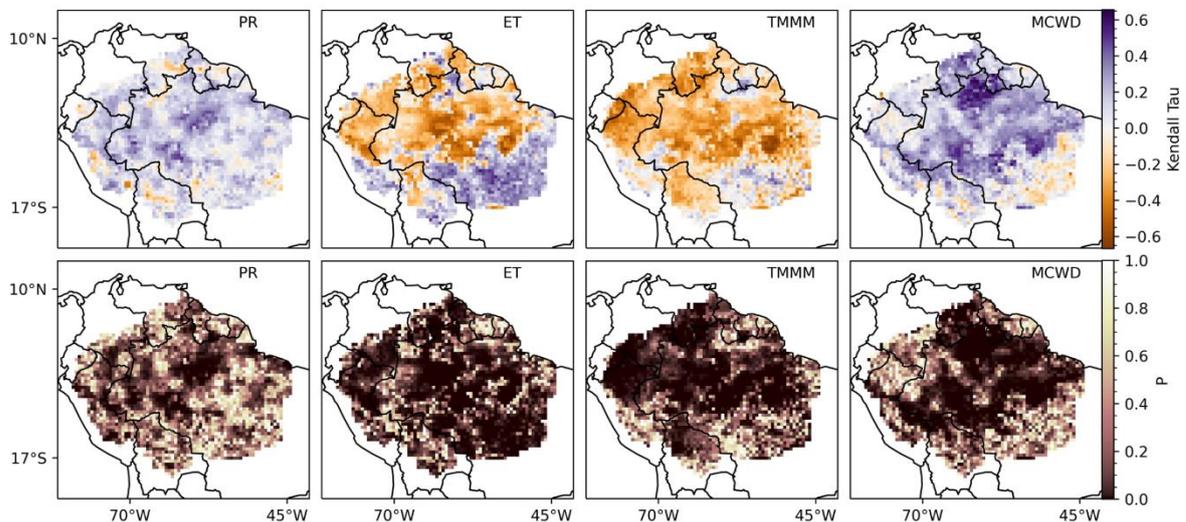


Figura 52. Resultados da Correlação Kendall- $\tau$  entre a biomassa no reservatório de raízes finas e as variáveis PR (precipitação acumulada anual), ET (evapotranspiração acumulada anual), TMMM (Temperatura Média Mensal Máxima) e MCWD (*Maximum Cumulative Water Deficit*). A linha superior de mapas apresenta a estatística Kendall- $\tau$ . A linha inferior apresenta os valores de P para o teste de hipóteses. FONTE: Dados da pesquisa.

É importante lembrar que o experimento hpr, de diminuição da PR, o reservatório de raízes finas e o reservatório de tecidos lenhosos aumentaram, o primeiro teve uma diminuição inicial, seguida de um aumento contínuo. O segundo respondeu rapidamente aos cortes de PR. Assim é esperado que o efeito de diminuição da PR seja aditivo ao efeito de fertilização por CO<sub>2</sub>. No grande *hotspot* de diminuição da PR sobre os estados de Rondônia e Sul do Amazonas, o compartimento de raízes finas teve tendência negativa significativa, indicando que o efeito da T é mais intenso que a hipotética sinergia entre diminuição de PR e o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub>.

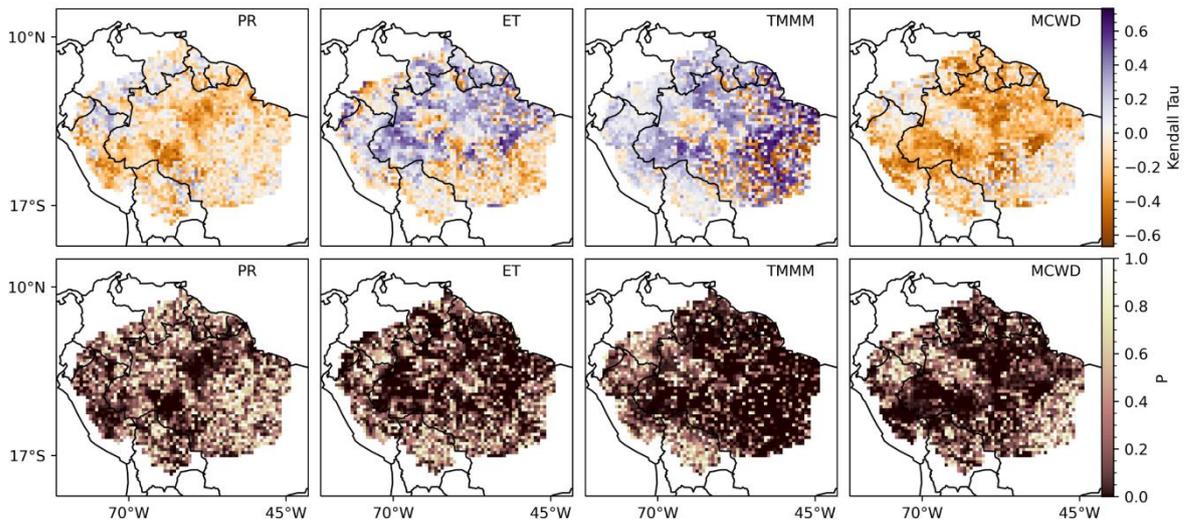


Figura 53. Resultados da Correlação Kendall- $\tau$  entre a biomassa no reservatório de tecidos lenhosos e as variáveis PR (precipitação acumulada anual), ET (evapotranspiração acumulada anual), TMMM (Temperatura Média Mensal Máxima) e MCWD (*Maximum Cumulative Water Deficit*). A linha superior de mapas apresenta a estatística Kendall- $\tau$ . A linha inferior apresenta os valores de P para o teste de hipóteses. FONTE: Dados da pesquisa.

A figura 53 apresenta os resultados do teste de Kendall- $\tau$  para o compartimento de tecidos lenhosos. No mapa as PR, as áreas de correlação negativa com baixos valores de p (Kendall- $\tau$ ) indicam áreas onde a diminuição da precipitação coincide com o aumento de biomassa. Nestas áreas a TMMM apresenta tendências positivas significativas. No tratamento p4 do teste de sensibilidade, observamos que o reservatório de tecidos lenhosos responde vigorosamente, em termos de biomassa, quando a temperatura média é aumentada em 4 °C. Vimos que possivelmente, essa resposta se deve a um favorecimento inicial de EV que apresentam limitação por nutrientes neste reservatório. Os nutrientes responsáveis por esse relaxamento da limitação a alocação são originados pela supressão da aquisição de N e P pelos tecidos foliares e raízes finas. Assim, as áreas de alta correlação positiva entre TMMM e biomassa nos tecidos lenhosos podem indicar áreas onde os efeitos da T crescente já são bastante intensos, como no experimento p4. De maneira geral, o aumento de biomassa nos tecidos lenhosos foi o maior responsável pela tendência positiva geral e acumulação de C na vegetação da área de estudo.

Como já mencionei, o compartimento não estrutural de reserva de C, apesar de compor apenas uma pequena fração do C total da vegetação (C<sub>VEG</sub>), é um indicador dos processos que limitam a produtividade primária bruta e a alocação de C para os compartimentos estruturais. A tendência positiva neste reservatório indica

que o controle da biomassa vegetal é exercido pela disponibilidade de nutrientes. Já a tendência negativa, indica que o controle da biomassa é exercido pela NPP, ou seja, os agentes de limitação devem ser outros, que não a disponibilidade de nutrientes. No cenário controlado do modelo podemos inferir que, dada baixa disponibilidade de nutrientes, especialmente o P, na área de estudo, este agente seja o aumento de T observado. A figura 54 apresenta os resultados do teste Kendall- $\tau$  para o compartimento não estrutural de reserva de C. De maneira geral, este compartimento apresentou menores correlações com as variáveis climáticas. Finalizo aqui a análise da riqueza funcional e da biomassa vegetal no período histórico simulado.

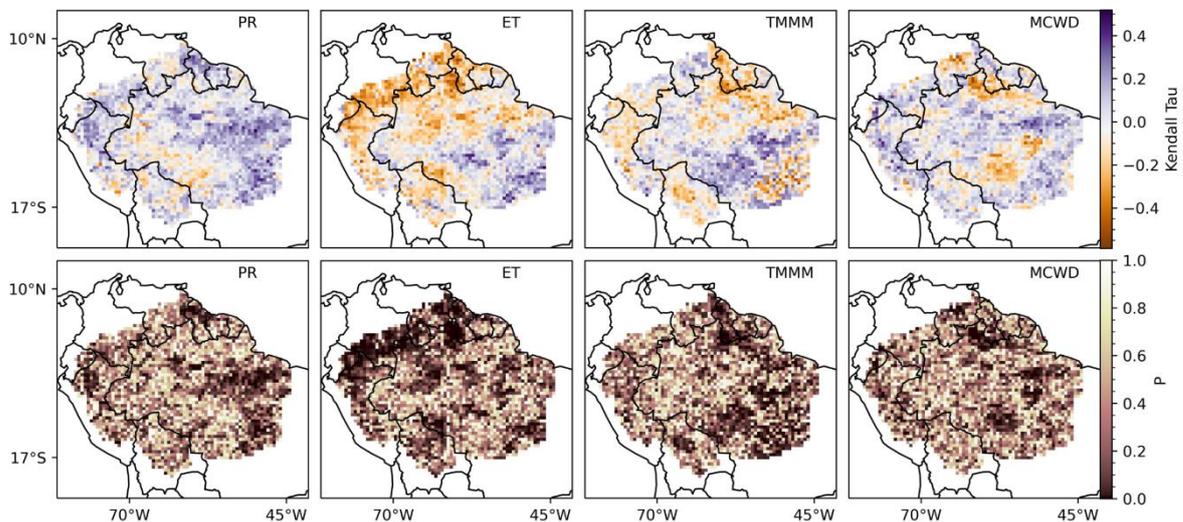


Figura 54. Resultados da Correlação Kendall- $\tau$  entre a biomassa no compartimento não estrutural de reserva e as variáveis PR (precipitação acumulada anual), ET (evapotranspiração acumulada anual), TMMM (Temperatura Média Mensal Máxima) e MCWD (*Maximum Cumulative Water Deficit*). A linha superior de mapas apresenta a estatística Kendall- $\tau$ . A linha inferior apresenta os valores de P para o teste de hipóteses. FONTE: Dados da pesquisa.

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

### 5.1. Limitações deste estudo

Como já mencionado, a construção de um modelo dinâmico de vegetação é uma tarefa não trivial. O modelo criado e aplicado aqui não escapa do velho bordão atribuído a George P Box, de que todos os modelos incorretos, mas alguns são úteis. Eu demonstrei aqui que o CAETÊ-CNP tem grande potencial para o estudo da dinâmica das comunidades vegetais hiperdiversas da Pan-amazônia frente as mudanças climáticas. A limitação mais importante encontrada neste estudo é a inexistência de um modelo acurado para a respiração autotrófica (AR) que considere as concentrações de P, de maneira conjunta ao N, nos tecidos vegetais. O modelo de AR utilizado aqui considera apenas a concentração de N. Este fato impediu a consideração da concentração de P nos tecidos foliares sobre o processo de assimilação de C, um processo já reconhecido. Os processos de assimilação e de AR são antagônicos e são os principais processos que determinam a biomassa vegetal. Deste modo, importantes *tradeoffs* relacionados a estratégias nutricionais e de crescimento não puderam ser consideradas aqui. Os processos de migração, plasticidade fenotípica e evolução não foram implementados no CAETÊ-CNP. Considero que no tempo de simulação empregado neste estudo estas não são limitações importantes, mas podem ser decisivas em estudos que utilizem o CAETÊ-CNP para simulações em períodos mais longos. A comunicação entre células de grade vizinhas pode ser implementada com facilidade, possibilitando a simulação de migração de EV entre os grãos espaciais vizinhos. Os processos de plasticidade fenotípica e evolução, por sua vez podem ser implementados por meio de algoritmos genéticos ou técnicas similares de aprendizado de máquina. Outra limitação é representada pela ausência da simulação da estrutura demográfica da vegetação, o que compromete de maneira decisiva os efeitos da competição por luz e recursos pela vegetação simulada. Todas estas limitações devem ser trabalhadas durante os futuros desenvolvimentos do CAETÊ. Finalmente, maior atenção deve ser dedicada a modelo de cálculo dos custos de aquisição de nutrientes, que acredito deve ser revisitado em busca de possíveis e prováveis erros de implementação causados pelas limitações do autor que vos escreve e que foram exacerbadas pelo tempo limitado para o desenvolvimento deste estudo.

## 5.2. Conclusões

Analizamos aqui uma área geográfica de extrema importância ecológica global sob uma perspectiva baseada na Ecologia de Ecossistemas e de Comunidades. Observamos a ligação entre os processos que ocorrem nestes dois níveis de organização biológica por meio dos recentes avanços na Ecologia Funcional aplicados a um esquema de modelagem baseada em processos, considerando a estequiometria ecológica do C e dos macronutrientes N e P. As hipóteses listadas na seção de objetivos foram confirmadas, pelo menos parcialmente. A primeira hipótese buscava relacionar as variáveis ambientais, e as mudanças esperadas nestas variáveis, a composição funcional das comunidades e aos processos ecossistêmicos, mais especificamente a fatores relacionados a disponibilidade de nutrientes no solo e a aquisição de nutrientes pela vegetação. Os experimentos do teste de sensibilidade evidenciaram que o modelo CAETÊ-CNP é capaz de simular esse encadeamento de processos. Estas relações ficaram evidentes, não só nos experimentos de aumento da concentração de CO<sub>2</sub> e nutrientes, mas também nos experimentos de manipulação da T e da PR. Demonstrando a importância das estratégias nutricionais sobre o balanço de C em cenários de mudança climática. A hipótese segunda foi confirmada parcialmente e é transcrita a seguir: *‘As alterações na abundância das estratégias de vida serão o fundamento para uma dinâmica compensatória da biomassa viva da floresta amazônica frente aos distúrbios. Ou seja, alterações na abundância de estratégias de vida possibilitarão a manutenção da biomassa florestal frente a mudanças ambientais de precipitação e temperatura’*. Como vimos, os efeitos do aumento da temperatura são negativos sobre a riqueza funcional, e sobre a produtividade primária líquida. No entanto, a hipótese se confirma para um cenário de diminuição da precipitação, onde foi observado um efeito compensatório entre a composição funcional e a biomassa vegetal. Alterações na estequiometria dos tecidos vegetais resultaram em um novo balanço entre a assimilação de C e a AR, possibilitando a manutenção da biomassa vegetal em um cenário de precipitação reduzida. A terceira hipótese estabeleceu que o efeito de fertilização por CO<sub>2</sub>, em escala de comunidade, seria limitado pela disponibilidade de P e não de N. A análise da simulação histórica e dos experimentos do teste de sensibilidade foram concordantes com a hipótese terceira nas áreas de floresta amazônica. No

experimento de aumento da  $[\text{CO}_2]^{\text{ATM}}$ , no teste de sensibilidade, observamos evidências claras de limitação progressiva por P, que não foi observada na simulação histórica, indicando que o efeito de fertilização por  $\text{CO}_2$  ainda é ativo na região. As comunidades vegetais simuladas nas regiões de vegetação de Cerrado apresentaram evidências de limitação ao crescimento e a fertilização por  $\text{CO}_2$  por N e P, simultaneamente.

A partir dos resultados e análise apresentados, estabeleço as seguintes hipóteses, que poderão ser testadas em estudos experimentais e observacionais, em andamento e futuros, na área de estudo:

- 1. A diminuição de precipitação leva a alterações na composição funcional, onde as estratégias de vida com menores taxas respiratórias (Com menores concentrações de N) são favorecidas.*
- 2. As novas estratégias dominantes são similares em termos de biomassa vegetal, assim, a reorganização das comunidades vegetais age como um buffer, mantendo a biomassa da vegetação com valores similares.*
- 3. A adição de N/P resultará em aumento das taxas de turnover de C na vegetação, mas não em aumento de biomassa.*
- 4. A adição de N/P acompanhada de aumento de T poderá acelerar a perda de biomassa na vegetação, especialmente de tecidos lenhosos.*
- 5. O efeito de fertilização por  $\text{CO}_2$  sobre a biomassa vegetal já é contrabalanceado pelos efeitos negativos do aumento de T, sendo suplantado em algumas áreas.*

## LISTA DE REFERÊNCIAS

AERTS, R.; CHAPIN, F. S. The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *In: Advances in Ecological Research*. [s.l.] : Academic Press, 1999. v. 30p. 1–67. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60016-1. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250408600161>. Acesso em: 14 jun. 2021.

AERTS, Rien. Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns? **The Journal of Ecology**, [S. l.], v. 84, n. 4, p. 597, 1996. DOI: 10.2307/2261481. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/2261481?origin=crossref>.

ALLEN, Kara; FISHER, Joshua B.; PHILLIPS, Richard P.; POWERS, Jennifer S.; BRZOSTEK, Edward R. Modeling the Carbon Cost of Plant Nitrogen and Phosphorus Uptake Across Temperate and Tropical Forests. **Frontiers in Forests and Global Change**, [S. l.], v. 3, n. May, p. 1–12, 2020. DOI: 10.3389/ffgc.2020.00043.

ARAGÃO, Luiz Eduardo O. C.; MALHI, Yadvinder; ROMAN-CUESTA, Rosa Maria; SAATCHI, Sassan; ANDERSON, Liana O.; SHIMABUKURO, Yosio Edemir. Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. **Geophysical Research Letters**, [S. l.], v. 34, n. 7, p. L07701, 2007. DOI: 10.1029/2006GL028946. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1029/2006GL028946>. Acesso em: 11 out. 2021.

ARCHER, David et al. Atmospheric Lifetime of Fossil Fuel Carbon Dioxide. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, [S. l.], v. 37, n. 1, p. 117–134, 2009. DOI: 10.1146/annurev.earth.031208.100206. Disponível em: <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.earth.031208.100206>.

AVITABILE, Valerio et al. An integrated pan-tropical biomass map using multiple reference datasets. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 22, n. 4, p. 1406–1420, 2016. DOI: 10.1111/gcb.13139. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/gcb.13139>. Acesso em: 20 fev. 2021.

BACCINI, A.; WALKER, W.; CARVALHO, L.; FARINA, M.; SULLA-MENASHE, D.; HOUGHTON, R. A. Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. **Science**, [S. l.], v. 358, n. 6360, p. 230–234, 2017. DOI: 10.1126/science.aam5962. Disponível em: <http://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.aam5962>.

BEER, Christian et al. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. **Science**, [S. l.], v. 329, n. 5993, p. 834–838, 2010. DOI: 10.1126/science.1184984. Disponível em: [www.sciencemag.org/cgi/content/full/329/5993/830/DC1](http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/329/5993/830/DC1). Acesso em: 19 maio. 2021.

BERZAGHI, Fabio; WRIGHT, Ian J.; KRAMER, Koen; ODDOU-MURATORIO, Sylvie; BOHN, Friedrich J.; REYER, Christopher P. O.; SABATÉ, Santiago; SANDERS, Tanja G. M.; HARTIG, Florian. Towards a New Generation of Trait-

Flexible Vegetation Models. **Trends in Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 35, n. 3, p. 191–205, 2020. DOI: 10.1016/j.tree.2019.11.006. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534719303404>.

BIANCHI, Silmara R.; MIYAZAWA, Mario; OLIVEIRA, Edson L. De; PAVAN, Marcos Antonio. Relationship between the mass of organic matter and carbon in soil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, [S. l.], v. 51, n. 2, p. 263–269, 2008. DOI: 10.1590/S1516-89132008000200005. Disponível em: <http://www.scielo.br/j/babt/a/3JTNbpp4yn8Sn6bnPB4NrZQ/?lang=en>. Acesso em: 14 out. 2021.

BINDOFF, NI L. et al. Detection and Attribution of Climate Change: from Global to Regional. *In*: INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (org.). **Climate Change 2013 - The Physical Science Basis**. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. p. 867–952. DOI: 10.1017/CBO9781107415324.022. Disponível em: [https://www.cambridge.org/core/product/identifier/CBO9781107415324A030/type/book\\_part](https://www.cambridge.org/core/product/identifier/CBO9781107415324A030/type/book_part).

BLANCO, Carolina Casagrande; SCHEITER, Simon; SOSINSKI, Enio; FIDELIS, Alessandra; ANAND, Madhur; PILLAR, Valério D. Feedbacks between vegetation and disturbance processes promote long-term persistence of forest-grassland mosaics in south Brazil. **Ecological Modelling**, [S. l.], v. 291, p. 224–232, 2014. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2014.07.024. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.07.024>.

BLONDER, Benjamin. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. **Ecography**, [S. l.], v. 41, n. 9, p. 1441–1455, 2018. DOI: 10.1111/ecog.03187. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ecog.03187>.

BLONDER, Benjamin. **hypervolume: High Dimensional Geometry and Set Operations Using Kernel Density Estimation, Support Vector Machines, and Convex Hulls. R Package Version 2.0.12**, 2019. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=hypervolume>.

BOULTON, Chris A.; GOOD, Peter; LENTON, Timothy M. Early warning signals of simulated Amazon rainforest dieback. **Theoretical Ecology**, [S. l.], v. 6, n. 3, p. 373–384, 2013. DOI: 10.1007/s12080-013-0191-7. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s12080-013-0191-7>.

BREIMAN, Leo. Random Forests. **Machine Learning**, [S. l.], v. 45, p. 5–32, 2001. DOI: 10.3390/rs10060911.

BRIENEN, R. J. W. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, [S. l.], v. 519, n. 7543, p. 344–348, 2015. DOI: 10.1038/nature14283. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/nature14283>.

BRZOSTEK, Edward R.; FISHER, Joshua B.; PHILLIPS, Richard P. Modeling the carbon cost of plant nitrogen acquisition: Mycorrhizal trade-offs and multipath resistance uptake improve predictions of retranslocation. **Journal of Geophysical**

**Research: Biogeosciences**, [S. l.], v. 119, n. 8, p. 1684–1697, 2014. DOI: 10.1002/2014JG002660. Disponível em: <https://dl.acm.org/citation.cfm?id=1937058>.

BUCK, Arden L. **New Equations for Computing Vapor Pressure and Enhancement Factor** *Journal of Applied Meteorology*, 1981. DOI: 10.1175/1520-0450(1981)020<1527:NEFCVP>2.0.CO;2. Disponível em: <http://journals.ametsoc.org/doi/abs/10.1175/1520-0450%281981%29020%3C1527%3ANEFCVP%3E2.0.CO%3B2>.

BUTLER, Ethan E. et al. Mapping local and global variability in plant trait distributions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [S. l.], v. 114, n. 51, p. E10937–E10946, 2017. DOI: 10.1073/pnas.1708984114. Disponível em: <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1708984114>.

CASTANHO, A. D. A.; COE, M. T.; COSTA, M. H.; MALHI, Y.; GALBRAITH, D.; QUESADA, C. A. Improving simulated Amazon forest biomass and productivity by including spatial variation in biophysical parameters. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 10, n. 4, p. 2255–2272, 2013. DOI: 10.5194/bg-10-2255-2013.

CERNUSAK, Lucas A. et al. Tropical forest responses to increasing atmospheric CO<sub>2</sub>: current knowledge and opportunities for future research. **Functional Plant Biology**, [S. l.], v. 40, n. 6, p. 531, 2013. DOI: 10.1071/FP12309. Disponível em: <http://www.publish.csiro.au/?paper=FP12309>.

CHAPIN, F. S. et al. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, [S. l.], v. 405, n. May, p. 234–242, 2000.

CHAPIN III, F. Stuart; MATSON, Pamela A.; MOONEY, Harold A. **Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology**. New York, NY: Springer, 2002. DOI: 10.1007/978-1-4419-9504-9. Disponível em: <http://www.springerlink.com/index/10.1007/978-1-4419-9504-9>.

CHEN, De Xing; COUGHENOUR, M. B.; KNAPP, A. K.; OWENSBY, C. E. Mathematical Simulation of C<sub>4</sub> Grass Photosynthesis in Ambient and Elevated Co<sub>2</sub>. **Ecological Modelling**, [S. l.], v. 73, n. 1–2, p. 63–80, 1994. DOI: Doi 10.1016/0304-3800(94)90098-1.

CIAIS, Philippe et al. Carbon and other biogeochemical cycles. In: INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (org.). **Climate Change 2013 the Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013. v. 9781107057p. 465–570. DOI: 10.1017/CBO9781107415324.015. Disponível em: [http://www.ipcc.ch/report/ar5/wg1/docs/review/WG1AR5\\_SOD\\_Ch06\\_All\\_Final.pdf%5Cnhttp://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9781107415324A023](http://www.ipcc.ch/report/ar5/wg1/docs/review/WG1AR5_SOD_Ch06_All_Final.pdf%5Cnhttp://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9781107415324A023).

CLARK, Christopher M.; FLYNN, Dan F. B.; BUTTERFIELD, Bradley J.; REICH, Peter B. Testing the Link between Functional Diversity and Ecosystem Functioning in a Minnesota Grassland Experiment. **PLoS ONE**, [S. l.], v. 7, n. 12, 2012. DOI: 10.1371/journal.pone.0052821.

CLEVELAND, Cory C.; WIEDER, William R.; REED, Sasha C.; TOWNSEND, Alan R. Experimental drought in a tropical rain forest increases soil carbon dioxide losses to the atmosphere. **Ecology**, [S. l.], v. 91, n. 8, p. 2313–2323, 2010. DOI: 10.1890/09-1582.1. Disponível em: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1890/09-1582.1>. Acesso em: 20 ago. 2021.

COLLIER, Nathan; HOFFMAN, Forrest M.; LAWRENCE, David M.; KEPPEL-ALEKS, Gretchen; KOVEN, Charles D.; RILEY, William J.; MU, Mingquan; RANDERSON, James T. The International Land Model Benchmarking (ILAMB) System: Design, Theory, and Implementation. **Journal of Advances in Modeling Earth Systems**, [S. l.], v. 10, n. 11, p. 2731–2754, 2018. DOI: 10.1029/2018MS001354. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2018MS001354>.

CORNWELL, William K. et al. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 11, n. 10, p. 1065–1071, 2008. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x.

COX, P. M.; BETTS, R. a; JONES, C. D.; SPALL, S. a; TOTTERDELL, I. J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. **Nature**, [S. l.], v. 408, n. 6809, p. 184–187, 2000. DOI: 10.1038/35041539.

COX, Peter M.; BETTS, R. A.; COLLINS, M.; HARRIS, P. P.; HUNTINGFORD, C.; JONES, C. D. Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. **Theoretical and Applied Climatology**, [S. l.], v. 78, n. 1–3, p. 137–156, 2004. DOI: 10.1007/s00704-004-0049-4.

COX, Peter M.; PEARSON, David; BOOTH, Ben B.; FRIEDLINGSTEIN, Pierre; HUNTINGFORD, Chris; JONES, Chris D.; LUKE, Catherine M. Sensitivity of tropical carbon to climate change constrained by carbon dioxide variability. **Nature**, [S. l.], v. 494, n. 7437, p. 341–344, 2013. DOI: 10.1038/nature11882. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/nature11882>.

CRAMER, W. Using plant functional types in a global vegetation model. In: SMITH, T.; SHUGART, H.; WOODWARD, FI (org.). **Plant functional types their relevance to ecosystem properties and global change**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997. v. 3p. 271–288.

DA COSTA, Antonio C. L. et al. Ecosystem respiration and net primary productivity after 8-10 years of experimental through-fall reduction in an eastern Amazon forest. **Plant Ecology and Diversity**, [S. l.], v. 7, n. 1–2, p. 7–24, 2014. DOI: 10.1080/17550874.2013.798366.

DA COSTA, Antonio Carlos Lola et al. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. **New Phytologist**, [S. l.], v. 187, n. 3, p. 579–591, 2010. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03309.x. Disponível em: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2010.03309.x>. Acesso em: 17 ago. 2021.

DE BELLO, Francesco et al. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. **Ecology**, [S. l.], v. 93, n. 10, p. 2263–2273, 2012. DOI: 10.1890/11-1394.1.

DE BELLO, Francesco et al. Functional trait effects on ecosystem stability: assembling the jigsaw puzzle. **Trends in Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 36, n. 9, p. 822–836, 2021. DOI: 10.1016/j.tree.2021.05.001.

DE GRAAFF, MARIE-ANNE; VAN GROENIGEN, KEES-JAN; SIX, JOHAN; HUNGATE, BRUCE; VAN KESSEL, CHRIS. Interactions between plant growth and soil nutrient cycling under elevated CO<sub>2</sub>: a meta-analysis. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 12, n. 11, p. 2077–2091, 2006. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01240.x. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-2486.2006.01240.x>. Acesso em: 29 maio. 2021.

DE KAUWE, M. G.; DISNEY, M. I.; QUAIFFE, T.; LEWIS, P.; WILLIAMS, M. An assessment of the MODIS collection 5 leaf area index product for a region of mixed coniferous forest. **Remote Sensing of Environment**, [S. l.], v. 115, n. 2, p. 767–780, 2011. DOI: 10.1016/j.rse.2010.11.004. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0034425710003238>. Acesso em: 19 maio. 2021.

DE PURY, D. G. G. G.; FARQUHAR, Graham D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. **Plant, Cell and Environment**, [S. l.], v. 20, n. 5, p. 537–557, 1997. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x%5Cnpapers2://publication/doi/10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x>.

DÍAZ, Sandra et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, [S. l.], v. 529, n. 7585, p. 167–171, 2016. DOI: 10.1038/nature16489. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/nature16489>.

DÍAZ, Sandra; CABIDO, Marcelo; DÍAZ, Sandra; CABIDO, Marcelo. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 16, n. 11, p. 646–655, 2001. DOI: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534701022832>.

DIJKSHOORN, Koos; HUTING, Jan; TEMPEL, Piet. **Update of the 1 : 5 million Soil and Terrain Database for Latin America and the Caribbean (SOTERLAC) ISRIC Report 2005/01**. Wageningen. Disponível em: [www.isric.org](http://www.isric.org).

DIXON, Philip. VEGAN, a package of R functions for community ecology. **Journal of Vegetation Science**, [S. l.], v. 14, n. 6, p. 927–930, 2003. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02228.x. Disponível em: <http://cran.r-project.org>. Acesso em: 24 maio. 2021.

DOMINGUES, TOMAS FERREIRA et al. Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa woodlands. **Plant, Cell and Environment**, [S. l.], v. 33, n. 6, p. 959–980, 2010. DOI: 10.1111/j.1365-

3040.2010.02119.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.2010.02119.x>.

DONOHUE, Randall J.; RODERICK, Michael L.; MCVICAR, Tim R.; FARQUHAR, Graham D. Impact of CO<sub>2</sub> fertilization on maximum foliage cover across the globe's warm, arid environments. **Geophysical Research Letters**, [S. l.], v. 40, n. 12, p. 3031–3035, 2013. DOI: 10.1002/grl.50563.

DRAKE, John E.; MACDONALD, Catriona A.; TJOELKER, Mark G.; REICH, Peter B.; SINGH, Brajesh K.; ANDERSON, Ian C.; ELLSWORTH, David S. Three years of soil respiration in a mature eucalypt woodland exposed to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. **Biogeochemistry**, [S. l.], v. 139, n. 1, p. 85–101, 2018. DOI: 10.1007/s10533-018-0457-7. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10533-018-0457-7>. Acesso em: 29 maio. 2021.

EAMUS, D.; JARVIS, P. G. The direct effects of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial temperature trees and forests. **Adv Ecol Res**, [S. l.], v. 19, p. 1–55, 1989.

ELLSWORTH, David S. et al. Elevated CO<sub>2</sub> does not increase eucalypt forest productivity on a low-phosphorus soil. **Nature Climate Change**, [S. l.], v. 7, n. 4, p. 279–282, 2017. DOI: 10.1038/nclimate3235. Disponível em: <http://www.nature.com/doi/10.1038/nclimate3235>.

ELSER, J. J.; FAGAN, W. F.; KERKHOFF, A. J.; SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Biological stoichiometry of plant production: Metabolism, scaling and ecological response to global change. **New Phytologist**, [S. l.], v. 186, n. 3, p. 593–608, 2010. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03214.x.

ESQUIVEL-MUELBERT, Adriane et al. Compositional response of Amazon forests to climate change. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 25, n. 1, p. 39–56, 2019. DOI: 10.1111/gcb.14413. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcb.14413>.

FAO ONU. **Knowledge reference for national forest assessments - modeling for estimation and monitoring**. 2004. Disponível em: <https://www.fao.org/forestry/17111/en/>. Acesso em: 14 out. 2021.

FARQUHAR, G. D. Carbon Dioxide and Vegetation. **Science**, [S. l.], v. 278, n. 5342, p. 1411, 1997. DOI: 10.1126/science.278.5342.1411. Disponível em: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.278.5342.1411>.

FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. **Planta**, [S. l.], v. 149, n. 1, p. 78–90, 1980. DOI: 10.1007/BF00386231.

FAUSET, Sophie et al. Individual-Based Modeling of Amazon Forests Suggests That Climate Controls Productivity While Traits Control Demography. **Frontiers in Earth Science**, [S. l.], v. 7, n. April, 2019. DOI: 10.3389/feart.2019.00083. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/feart.2019.00083/full>.

FICK, Stephen E.; HIJMANS, Robert J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, [S. l.], v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 2017. DOI: 10.1002/joc.5086.

FINZI, Adrien C.; ABRAMOFF, Rose Z.; SPILLER, Kimberly S.; BRZOSTEK, Edward R.; DARBY, Bridget A.; KRAMER, Mark A.; PHILLIPS, Richard P. Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 21, n. 5, p. 2082–2094, 2015. DOI: 10.1111/gcb.12816. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/gcb.12816>. Acesso em: 29 maio. 2021.

FINZI, Adrien C.; AUSTIN, Amy T.; CLELAND, Elsa E.; FREY, Serita D.; HOULTON, Benjamin Z.; WALLENSTEIN, Matthew D. Responses and feedbacks of coupled biogeochemical cycles to climate change: examples from terrestrial ecosystems. **Frontiers in Ecology and the Environment**, [S. l.], v. 9, n. 1, p. 61–67, 2011. DOI: 10.1890/100001. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/100001>. Acesso em: 1 jun. 2021.

FISHER, J. B.; SITCH, S.; MALHI, Y.; FISHER, R. A.; HUNTINGFORD, C.; TAN, S. Y. Carbon cost of plant nitrogen acquisition: A mechanistic, globally applicable model of plant nitrogen uptake, retranslocation, and fixation. **Global Biogeochemical Cycles**, [S. l.], v. 24, n. 1, p. n/a-n/a, 2010. DOI: 10.1029/2009GB003621. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1029/2009GB003621>.

FISHER, Rosie A.; WILLIAMS, M.; DA COSTA, A. Lola; MALHI, Y.; DA COSTA, R. F.; ALMEIDA, S.; MEIR, P. The response of an Eastern Amazonian rain forest to drought stress: Results and modelling analyses from a throughfall exclusion experiment. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 13, n. 11, p. 2361–2378, 2007. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01417.x. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-2486.2007.01417.x>. Acesso em: 17 ago. 2021.

FLEISCHER, Katrin et al. Amazon forest response to CO<sub>2</sub> fertilization dependent on plant phosphorus acquisition. **Nature Geoscience**, [S. l.], v. 12, n. 9, p. 736–741, 2019. DOI: 10.1038/s41561-019-0404-9. Disponível em: <http://www.nature.com/articles/s41561-019-0404-9>. Acesso em: 14 maio. 2021.

FORTUNEL, Claire; PAINE, C. E. Timothy; FINE, Paul V. A.; KRAFT, Nathan J. B.; BARALOTO, Christopher. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. **Journal of Ecology**, [S. l.], v. 102, n. 1, p. 145–155, 2014. DOI: 10.1111/1365-2745.12160. Disponível em: [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org). Acesso em: 7 jun. 2021.

FRIEDLINGSTEIN, Pierre et al. Global Carbon Budget 2020. **Earth System Science Data**, [S. l.], v. 12, n. 4, p. 3269–3340, 2020. DOI: 10.5194/essd-12-3269-2020. Disponível em: <https://essd.copernicus.org/articles/12/3269/2020/>. Acesso em: 13 maio. 2021.

FYLLAS, N. M. et al. Analysing Amazonian forest productivity using a new individual and trait-based model (TFS v.1). **Geoscientific Model Development**, [S. l.], v. 14, n. 1, p. 1–15, 2021. DOI: 10.5194/gmd-14-1-2021. Disponível em: <https://www.geoscientificmodeldevelopment.net/>. Acesso em: 13 maio. 2021.

*I.*, v. 7, n. 4, p. 1251–1269, 2014. DOI: 10.5194/gmd-7-1251-2014. Disponível em: <https://www.geosci-model-dev.net/7/1251/2014/>.

GALBRAITH, David; LEVY, Peter E.; SITCH, Stephen; HUNTINGFORD, Chris; COX, Peter; WILLIAMS, Mathew; MEIR, Patrick. Multiple mechanisms of Amazonian forest biomass losses in three dynamic global vegetation models under climate change. *[S. l.]*, p. 647–665, 2010.

GAMA-RODRIGUES, A. C.; SALES, M. V. S.; SILVA, P. S. D.; COMERFORD, N. B.; CROPPER, W. P.; GAMA-RODRIGUES, E. F. An exploratory analysis of phosphorus transformations in tropical soils using structural equation modeling. **Biogeochemistry**, *[S. l.]*, v. 118, n. 1–3, p. 453–469, 2014. DOI: 10.1007/s10533-013-9946-x. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s10533-013-9946-x>.

GARNIER, Eric et al. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. **Ecology**, *[S. l.]*, v. 85, n. 9, p. 2630–2637, 2004. DOI: 10.1890/03-0799. Disponível em: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1890/03-0799>. Acesso em: 7 jun. 2021.

GEHRING, Christoph; DENICH, Manfred; KANASHIRO, Milton; VLEK, Paul L. G. Response of secondary vegetation in Eastern Amazonia to relaxed nutrient availability constraints. **Biogeochemistry**, *[S. l.]*, v. 45, n. 3, p. 223–241, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1006138815453>. Disponível em: <https://doi.org/10.1023/A:1006138815453>.

GLOBAL SOIL DATA TASK. **Global Gridded Surfaces of Selected Soil Characteristics (IGBP-DIS)**. ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee, USA: <https://doi.org/10.3334/ORNLDAAC/569>, 2000. DOI: 10.3334/ORNLDAAC/569. Disponível em: [http://daac.ornl.gov/cgi-bin/dsviewer.pl?ds\\_id=569](http://daac.ornl.gov/cgi-bin/dsviewer.pl?ds_id=569). Acesso em: 6 jun. 2019.

GOLL, D. S. et al. Nutrient limitation reduces land carbon uptake in simulations with a model of combined carbon, nitrogen and phosphorus cycling. **Biogeosciences**, *[S. l.]*, v. 9, n. 4, p. 3547–3569, 2013. DOI: 10.5194/bg-9-3547-2012. Disponível em: <http://www.biogeosciences.net/10/2525/2013/>.

GONZALEZ, Andrew; LOREAU, Michel. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, *[S. l.]*, v. 40, n. 1, p. 393–414, 2009. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173349. Disponível em: <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173349>.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, *[S. l.]*, v. 86, n. 6, p. 902–910, 1998. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>.

HARRIS, Charles R. et al. Array programming with NumPy. **Nature**, *[S. l.]*, v. 585, n. 7825, p. 357–362, 2020. DOI: 10.1038/s41586-020-2649-2. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41586-020-2649-2>. Acesso em: 12 out. 2021.

HARTMANN, Dennis L. **Global Physical Climatology**. [s.l.] : Elsevier, 2016. DOI: 10.1016/C2009-0-00030-0. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/C20090000300>. Acesso em: 4 out. 2021.

HASEGAWA, Shun; PIÑEIRO, Juan; OCHOA-HUESO, Raúl; HAIGH, Anthony M.; RYMER, Paul D.; BARNETT, Kirk L.; POWER, Sally A. Elevated CO<sub>2</sub> concentrations reduce C<sub>4</sub> cover and decrease diversity of understorey plant community in a Eucalyptus woodland. **Journal of Ecology**, [S. l.], v. 106, n. 4, p. 1483–1494, 2018. DOI: 10.1111/1365-2745.12943. Disponível em: <http://www.bom.gov.au/>. Acesso em: 29 maio. 2021.

HE, Xianjin et al. Global patterns and drivers of soil total phosphorus concentration. **Earth System Science Data**, [S. l.], v. 14583375, n. July, 2021. DOI: 10.5194/essd-2021-166. Disponível em: <https://doi.org/10.5194/essd-2021-166>.

HEDLEY, M. J.; STEWART, J. W. B.; CHAUHAN, B. S. Changes in Inorganic and Organic Soil Phosphorus Fractions Induced by Cultivation Practices and by Laboratory Incubations<sup>1</sup>. **Soil Science Society of America Journal**, [S. l.], v. 46, n. 5, p. 970–976, 1982. DOI: 10.2136/sssaj1982.03615995004600050017x.

HIGGINS, S. I.; LANGAN, L.; SCHEITER, S. Progress in DGVMs: A comment on “Impacts of trait variation through observed trait-climate relationships on performance of an Earth system model: A conceptual analysis” by Verheijen et al. (2013). **Biogeosciences**, [S. l.], v. 11, n. 16, p. 4357–4360, 2014. DOI: 10.5194/bg-11-4357-2014.

HIJMANS, R. J.; VAN ET TEN, J. **raster: Geographic data analysis and modeling**. 2014. DOI: 10.1016/j.indcrop.2009.04.001. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=raster>.

HOBEICHI, Sanaa; ABRAMOWITZ, Gab; EVANS, Jason; BECK, Hylke E. Linear Optimal Runoff Aggregate (LORA): a global gridded synthesis runoff product. **Hydrology and Earth System Sciences**, [S. l.], v. 23, n. 2, p. 851–870, 2019. DOI: 10.5194/hess-23-851-2019. Disponível em: <https://hess.copernicus.org/articles/23/851/2019/>.

HOFFMAN, Forrest M. et al. **2016 International Land Model Benchmarking (ILAMB) Workshop Report Technical Report DOE/SC-0186**. [s.l.: s.n.]. DOI: 10.2172/1330803. Disponível em: [https://www.pnnl.gov/main/publications/external/technical\\_reports/PNNL-26550.pdf](https://www.pnnl.gov/main/publications/external/technical_reports/PNNL-26550.pdf).

HOFFMAN, Forrest M.; RANDERSON, James T.; FUNG, Inez Y.; THORNTON, Peter E.; LEE, Yen Huei; COVEY, Curtis C.; BONAN, Gordon B.; RUNNING, Steven W. The Carbon-Land Model Intercomparison Project (C-LAMP): A protocol and evaluation metrics for global terrestrial biogeochemistry models. In: PROC. IEMSS 4TH BIENNIAL MEETING - INT. CONGRESS ON ENVIRONMENTAL MODELLING AND SOFTWARE: INTEGRATING SCIENCES AND INFORMATION TECHNOLOGY FOR ENVIRONMENTAL ASSESSMENT AND DECISION MAKING, IEMSS 2008 2008, **Anais [...]**. [s.l.: s.n.] p. 1039–1046.

HOFHANSL, Florian; ANDERSEN, Kelly M.; FLEISCHER, Katrin;

FUCHSLUEGER, Lucia; RAMMIG, Anja; SCHAAP, Karst J.; VALVERDE-BARRANTES, Oscar J.; LAPOLA, David M. Amazon Forest Ecosystem Responses to Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub> and Alterations in Nutrient Availability: Filling the Gaps with Model-Experiment Integration. **Frontiers in Earth Science**, [S. l.], v. 4, n. February, p. 1–9, 2016. DOI: 10.3389/feart.2016.00019. Disponível em: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/feart.2016.00019>.

HOOPER, D. U. et al. Species diversity , functional diversity and ecosystem functioning. *In: Biodiversity and Ecosystem function*. [s.l: s.n.].

HOU, Enqing. **Soil phosphorus fractions in global natural terrestrial ecosystems**. South China Botanical Garden, PANGAEA: <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.883611>, 2017. DOI: 10.1594/PANGAEA.883611. Disponível em: <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.883611>. Acesso em: 9 abr. 2019.

HOU, Enqing; TAN, Xiang; HEENAN, Marijke; WEN, Dazhi. A global dataset of plant available and unavailable phosphorus in natural soils derived by Hedley method. **Scientific Data**, [S. l.], v. 5, p. 166–180, 2018. DOI: 10.1038/sdata.2018.166. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/sdata.2018.166>.

HOULTON, Benjamin Z.; WANG, Ying-Ping; VITOUSEK, Peter M.; FIELD, Christopher B. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. **Nature**, [S. l.], v. 454, n. 7202, p. 327–330, 2008. DOI: 10.1038/nature07028. Disponível em: <http://www.nature.com/articles/nature07028>.

HUBAU, Wannes et al. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. **Nature**, [S. l.], v. 579, n. 7797, p. 80–87, 2020. DOI: 10.1038/s41586-020-2035-0.

HUNTER, John; DALE, Darren; FIRING, Eric; DROETTBOOM, Michael. Matplotlib. [S. l.], 2016.

HUNTINGFORD, Chris et al. Simulated resilience of tropical rainforests to CO<sub>2</sub>-induced climate change. **Nature Geoscience**, [S. l.], v. 6, n. 4, p. 268–273, 2013. DOI: 10.1038/ngeo1741. Disponível em: <http://www.nature.com/doi/10.1038/ngeo1741>.

HUSSAIN, Md.; MAHMUD, Ishtiaq. pyMannKendall: a python package for non parametric Mann Kendall family of trend tests. **Journal of Open Source Software**, [S. l.], v. 4, n. 39, p. 1556, 2019. DOI: 10.21105/joss.01556. Disponível em: <https://joss.theoj.org/papers/10.21105/joss.01556>. Acesso em: 12 out. 2021.

IDSO, S. B.; KIMBALL, B. A.; ANDERSON, M. G.; MAUNEY, J. R. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on plant growth: the interactive role of air temperature. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, [S. l.], v. 20, n. 1, p. 1–10, 1987. DOI: 10.1016/0167-8809(87)90023-5. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0167880987900235>. Acesso em: 14 maio. 2021.

INC., Plotly Technologies. **Collaborative data science** Montreal, QCPlotly Technologies Inc., , 2015. Disponível em: <https://plot.ly>.

IPCC; PRENTICE, Ic; FARQUHAR, Gd; FASHAM, Mjr; IPCC; PRENTICE, Ic; FARQUHAR, Gd; FASHAM, Mjr. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. **Climate Change 2001: The Scientific Basis**, [S. l.], p. 183–237, 2001. DOI: 10.1256/004316502320517344. Disponível em: [http://eprints.ifm-geomar.de/3422/%5Cnhttp://www.grida.no/climate/ipcc\\_tar/wg1/pdf/tar-03.pdf%5Cnhttp://www.grida.no/climate/ipcc\\_tar/wg1/095.htm%5Cnhttp://www.grida.no/publications/other/ipcc\\_tar/?src=/climate/ipcc\\_tar/wg1/index.htm](http://eprints.ifm-geomar.de/3422/%5Cnhttp://www.grida.no/climate/ipcc_tar/wg1/pdf/tar-03.pdf%5Cnhttp://www.grida.no/climate/ipcc_tar/wg1/095.htm%5Cnhttp://www.grida.no/publications/other/ipcc_tar/?src=/climate/ipcc_tar/wg1/index.htm).

JIANG, Mingkai et al. The fate of carbon in a mature forest under carbon dioxide enrichment. **Nature**, [S. l.], v. 580, n. 7802, p. 227–231, 2020. DOI: 10.1038/s41586-020-2128-9. Disponível em: <http://www.nature.com/articles/s41586-020-2128-9>.

JOHN PASTOR. **Mathematical Ecology of Populations and Ecosystems**. [s.l.] : Wiley-Blackwell, 2008.

JUNG, M.; REICHSTEIN, M.; BONDEAU, A. Towards global empirical upscaling of FLUXNET eddy covariance observations: validation of a model tree ensemble approach using a biosphere model. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 6, n. 10, p. 2001–2013, 2009. DOI: 10.5194/bg-6-2001-2009. Disponível em: <https://bg.copernicus.org/articles/6/2001/2009/>.

JUNG, Martin et al. Recent decline in the global land evapotranspiration trend due to limited moisture supply. **Nature**, [S. l.], v. 467, n. 7318, p. 951–954, 2010. DOI: 10.1038/nature09396. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nature09396>. Acesso em: 19 maio. 2021.

JUNG, Martin et al. Global patterns of land-atmosphere fluxes of carbon dioxide, latent heat, and sensible heat derived from eddy covariance, satellite, and meteorological observations. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, [S. l.], v. 116, n. 3, p. 1–16, 2011. DOI: 10.1029/2010JG001566. Disponível em: <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1029/2010JG001566>. Acesso em: 19 maio. 2021.

JUNG, Martin et al. Compensatory water effects link yearly global land CO<sub>2</sub> sink changes to temperature. **Nature**, [S. l.], v. 541, n. 7638, p. 516–520, 2017. DOI: 10.1038/nature20780. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nature20780>. Acesso em: 19 maio. 2021.

KATTGE, J. et al. TRY - a global database of plant traits. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 17, n. 9, p. 2905–2935, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x.

KATTGE, Jens; KNORR, Wolfgang; RADDATZ, Thomas; WIRTH, Christian. Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 15, n. 4, p. 976–991, 2009. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01744.x.

KENDALL, M. G. A New Measure of Rank Correlation. **Biometrika**, [S. l.], v. 30, n. 1–2, p. 81–93, 1938. DOI: 10.1093/biomet/30.1-2.81. Disponível em: <https://academic.oup.com/biomet/article/30/1-2/81/176907>. Acesso em: 11 out. 2021.

KENDALL, M. G. **Rank correlation methods**. Oxford, England: Griffin, 1948.

KIMBALL, B. A.; IDSO, S. B. Increasing atmospheric CO<sub>2</sub>: effects on crop yield, water use and climate. **Agricultural Water Management**, [S. l.], v. 7, n. 1–3, p. 55–72, 1983. DOI: 10.1016/0378-3774(83)90075-6. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0378377483900756>. Acesso em: 14 maio. 2021.

KLEIDON, Axel; MOONEY, Harold A. A global distribution of biodiversity inferred from climatic constraints: results from a process-based modelling study. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 6, n. 5, p. 507–523, 2000. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2000.00332.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2486.2000.00332.x>.

KNEITEL, Jamie M.; CHASE, Jonathan M. Trade-offs in community ecology: Linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 7, n. 1, p. 69–80, 2004. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00551.x.

KOSTAKI, Kalliopi-Ioanna et al. Guard Cells Integrate Light and Temperature Signals to Control Stomatal Aperture. **Plant Physiology**, [S. l.], v. 182, n. 3, p. 1404–1419, 2020. DOI: 10.1104/pp.19.01528. Disponível em: [www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.19.01528](http://www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.19.01528). Acesso em: 6 out. 2021.

KRAMER, Paul J. Carbon Dioxide Concentration, Photosynthesis, and Dry Matter Production. **BioScience**, [S. l.], v. 31, n. 1, p. 29–33, 1981. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/pdfplus/1308175.pdf>.

KUNSTLER, Georges et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, Boca Raton, FL, v. 529, n. 7585, p. 204–207, 2016. DOI: 10.1038/nature16476. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/nature16476>.

LAMBERS, Hans; RAVEN, John A.; SHAVER, Gaius R.; SMITH, Sally E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. **Trends in Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 23, n. 2, p. 95–103, 2008. DOI: 10.1016/j.tree.2007.10.008.

LANG, Birgit; GEIGER, Anna; OYUNBILEG, Munkhzuul; AHLBORN, Julian; VON WEHRDEN, Henrik; WESCHE, Karsten; OYUNTSETSEG, Batlai; RÖMERMANN, Christine. Intraspecific trait variation patterns along a precipitation gradient in Mongolian rangelands. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, [S. l.], v. 254, n. November 2018, p. 135–146, 2019. DOI: 10.1016/j.flora.2018.11.008. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.11.008>.

LANG, F. et al. Soil phosphorus supply controls P nutrition strategies of beech forest ecosystems in Central Europe. **Biogeochemistry**, [S. l.], v. 136, n. 1, p. 5–29, 2017. DOI: 10.1007/s10533-017-0375-0. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s10533-017-0375-0>.

LANGAN, Liam; HIGGINS, Steven I.; SCHEITER, Simon. Climate-biomes, pedo-biomes or pyro-biomes: which world view explains the tropical forest–savanna boundary in South America? **Journal of Biogeography**, [S. l.], v. 44, n. 10, p. 2319–2330, 2017. DOI: 10.1111/jbi.13018.

LAPOLA, David M. Bytes and boots to understand the future of the Amazon forest. **New Phytologist**, [S. l.], v. 219, n. 3, p. 845–847, 2018. DOI: 10.1111/nph.15342. Disponível em: <https://tes.science.energy.gov/workshops/>. Acesso em: 14 maio. 2021.

LAPOLA, David M. et al. Limiting the high impacts of Amazon forest dieback with no-regrets science and policy action. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [S. l.], v. 115, n. 46, p. 11671–11679, 2018. DOI: 10.1073/pnas.1721770115.

LAPOLA, David M.; OYAMA, Marcos D.; NOBRE, Carlos A. Exploring the range of climate biome projections for tropical South America: The role of CO<sub>2</sub> fertilization and seasonality. **Global Biogeochemical Cycles**, [S. l.], v. 23, n. 3, p. 1–16, 2009. DOI: 10.1029/2008GB003357.

LASSLOP, GITTA; REICHSTEIN, MARKUS; PAPALE, DARIO; RICHARDSON, ANDREW D.; ARNETH, ALMUT; BARR, ALAN; STOY, PAUL; WOHLFAHRT, GEORG. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: critical issues and global evaluation. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 16, n. 1, p. 187–208, 2010. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.02041.x. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-2486.2009.02041.x>. Acesso em: 20 maio. 2021.

LAUGHLIN, Daniel C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. **Journal of Ecology**, [S. l.], v. 102, n. 1, p. 186–193, 2014. DOI: 10.1111/1365-2745.12187.

LAUGHLIN, Daniel C.; LAUGHLIN, David E. Advances in modeling trait-based plant community assembly. **Trends in Plant Science**, [S. l.], v. 18, n. 10, p. 584–593, 2013. DOI: 10.1016/j.tplants.2013.04.012. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2013.04.012>.

LE QUÉRÉ, C. et al. Global Carbon Budget 2015. **Earth System Science Data**, [S. l.], v. 7, n. 2, p. 349–396, 2015. DOI: 10.5194/essd-7-349-2015.

LEITE-FILHO, Argemiro Teixeira; SOARES-FILHO, Britaldo Silveira; DAVIS, Juliana Leroy; ABRAHÃO, Gabriel Medeiros; BÖRNER, Jan. Deforestation reduces rainfall and agricultural revenues in the Brazilian Amazon. **Nature Communications**, [S. l.], v. 12, n. 1, p. 1–7, 2021. DOI: 10.1038/s41467-021-22840-7. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-021-22840-7>.

LINDEMAN, Raymond L. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. **Ecology**, [S. l.], v. 23, n. 4, p. 399–417, 1942. DOI: 10.2307/1930126. Disponível em: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.2307/1930126>. Acesso em: 2 jun. 2021.

LLOYD, J. et al. Edaphic, structural and physiological contrasts across Amazon Basin forest-savanna ecotones suggest a role for potassium as a key modulator of tropical woody vegetation structure and function. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 12, n. 22, p. 6529–6571, 2015. DOI: 10.5194/bg-12-6529-2015.

LLOYD, Jon; FARQUHAR, Graham D. Effects of rising temperatures and [CO<sub>2</sub>] on the physiology of tropical forest trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 363, n. 1498, p. 1811–1817, 2008. DOI: 10.1098/rstb.2007.0032. Disponível em: <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/363/1498/1811>.

LUCHT, Wolfgang; PRENTICE, I. Colin; MYNENI, Ranga B. R. B.; SITCH, Stephen; FRIEDLINGSTEIN, Pierre; CRAMER, Wolfgang; BOUSQUET, Philippe; BUERMANN, Wolfgang; SMITH, Benjamin. Climatic Control of the High-Latitude Vegetation Greening Trend and Pinatubo Effect. **Science**, [S. l.], v. 296, n. 5573, p. 1687–1689, 2002. DOI: 10.1126/science.1071828. Disponível em: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1071828>.

LUCHT, Wolfgang; SCHAPHOFF, Sibyll; ERBRECHT, Tim; HEYDER, Ursula; CRAMER, Wolfgang. Terrestrial vegetation redistribution and carbon balance under climate change. **Carbon balance and management**, [S. l.], v. 1, n. 1, p. 6, 2006. DOI: 10.1186/1750-0680-1-6. Disponível em: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1570345&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>.

LUGLI, Laynara F.; ANDERSEN, Kelly M.; ARAGÃO, Luiz E. O. C.; CORDEIRO, Amanda L.; HARTLEY, Iain P. Multiple phosphorus acquisition strategies adopted by fine roots in low-fertility soils in Central Amazonia. **Plant and Soil**, [S. l.], 2019. DOI: 10.1007/s11104-019-03963-9.

LUO, Yiqi et al. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. **BioScience**, [S. l.], v. 54, n. 8, p. 731–739, 2004. DOI: 10.1641/0006-3568(2004)054[0731:PNLOER]2.0.CO;2.

MADANI, Nima; KIMBALL, John S.; RUNNING, Steven W. Improving Global Gross Primary Productivity Estimates by Computing Optimum Light Use Efficiencies Using Flux Tower Data. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, [S. l.], v. 122, n. 11, p. 2939–2951, 2017. DOI: 10.1002/2017JG004142. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/>. Acesso em: 19 maio. 2021.

MAPBIOMAS. **MapBiomass Brazil - Collection 5 of Brazilian Land Cover & Use Map Series**. 2021. Disponível em: <https://mapbiomas.org/>. Acesso em: 15 maio. 2021.

MARTENS, Brecht; MIRALLES, Diego G.; LIEVENS, Hans; VAN DER SCHALIE, Robin; DE JEU, Richard A. M.; FERNÁNDEZ-PRIETO, Diego; BECK, Hylke E.; DORIGO, Wouter A.; VERHOEST, Niko E. C. GLEAM v3: satellite-based land evaporation and root-zone soil moisture. **Geoscientific Model Development**, [S. l.], v. 10, n. 5, p. 1903–1925, 2017. DOI: 10.5194/gmd-10-1903-2017. Disponível em: <https://gmd.copernicus.org/articles/10/1903/2017/>.

MAU, Alida C.; REED, Sasha C.; WOOD, Tana E.; CAVALERI, Molly A. Temperate and tropical forest canopies are already functioning beyond their thermal thresholds for photosynthesis. **Forests**, [S. l.], v. 9, n. 1, p. 47, 2018. DOI: 10.3390/F9010047. Disponível em: <https://www.mdpi.com/1999-4907/9/1/47/htm>. Acesso em: 2 set. 2021.

MCDOWELL, Nate G.; XU, Chonggang. Using traits to uncover tropical forest function. **New Phytologist**, [S. l.], v. 214, n. 3, p. 903–904, 2017. DOI: 10.1111/nph.14576. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.14576>.

MCKINNEY, Wes. Data Structures for Statistical Computing in Python. In: PROCEEDINGS OF THE 9TH PYTHON IN SCIENCE CONFERENCE 2010, **Anais** [...]. : SciPy, 2010. p. 56–61. DOI: 10.25080/Majora-92bf1922-00a. Disponível em: <https://conference.scipy.org/proceedings/scipy2010/mckinney.html>. Acesso em: 12 out. 2021.

MEDLYN, Belinda E. et al. Using models to guide field experiments: a priori predictions for the CO<sub>2</sub> response of a nutrient- and water-limited native Eucalypt woodland. **Global change biology**, [S. l.], v. 22, n. 8, p. 2834–2851, 2016. DOI: 10.1111/gcb.13268. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/gcb.13268>. Acesso em: 29 maio. 2021.

MEDLYN, BELINDA E. et al. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 17, n. 6, p. 2134–2144, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2010.02375.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2010.02375.x>.

MEIR, Patrik et al. The Effects of Drought on Amazonian Rain Forests. In: **Amazonia and Global Change**. [s.l.: s.n.]. p. 429–449. DOI: 10.1029/2008GM000718. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2008GM000718>.

MET OFFICE. **Cartopy: a cartographic python library with a matplotlib interface** Exeter, Devon, 2021. Disponível em: <http://scitools.org.uk/cartopy>.

MIRALLES, D. G.; HOLMES, T. R. H.; DE JEU, R. A. M.; GASH, J. H.; MEESTERS, A. G. C. A.; DOLMAN, A. J. Global land-surface evaporation estimated from satellite-based observations. **Hydrology and Earth System Sciences**, [S. l.], v. 15, n. 2, p. 453–469, 2011. DOI: 10.5194/hess-15-453-2011. Disponível em: <https://hess.copernicus.org/articles/15/453/2011/>.

MOKANY, Karel; ASH, Julian; ROXBURGH, Stephen. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. **Journal of Ecology**, [S. l.], v. 96, n. 5, p. 884–893, 2008. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01395.x. Disponível em: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-2745.2008.01395.x>. Acesso em: 7 jun. 2021.

MOLES, Angela T. Being John Harper: Using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits. **Journal of Ecology**, [S. l.], v. 106, n. 1, p. 1–18, 2018. DOI: 10.1111/1365-2745.12887. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12887>.

MOUILLOT, David; GRAHAM, Nicholas A. J.; VILLÉGER, Sébastien; MASON, Norman W. H.; BELLWOOD, David R. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 28, n. 3, p. 167–177, 2013. DOI: 10.1016/j.tree.2012.10.004.

MOYANO, Fernando E.; MANZONI, Stefano; CHENU, Claire. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models. **Soil Biology and Biochemistry**, [S. l.], v. 59, n. January 2014, p. 72–85, 2013. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.01.002. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.01.002>.

MU, Qiaozhen; ZHAO, Maosheng; RUNNING, Steven W. Improvements to a MODIS global terrestrial evapotranspiration algorithm. **Remote Sensing of Environment**, [S. l.], v. 115, n. 8, p. 1781–1800, 2011. DOI: 10.1016/j.rse.2011.02.019. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0034425711000691>. Acesso em: 19 maio. 2021.

MYNENI, R. B.; RAMAKRISHNA, R.; NEMANI, R.; RUNNING, S. W. Estimation of global leaf area index and absorbed par using radiative transfer models. **IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing**, [S. l.], v. 35, n. 6, p. 1380–1393, 1997. DOI: 10.1109/36.649788. Disponível em: <http://ieeexplore.ieee.org/document/649788/>.

NAEEM, S.; DUFFY, J. E.; ZAVALITA, E. The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. **Science**, [S. l.], v. 336, n. 6087, p. 1401–1406, 2012. DOI: 10.1126/science.1215855. Disponível em: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1215855>.

NAEEM, Shahid et al. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. **Issues in Ecology**, [S. l.], n. 4, p. 1–13, 1999. DOI: 10.1890/0012-9623.

NASTO, Megan K.; WINTER, Klaus; TURNER, Benjamin L.; CLEVELAND, Cory C. Nutrient acquisition strategies augment growth in tropical N<sub>2</sub>-fixing trees in nutrient-poor soil and under elevated CO<sub>2</sub>. **Ecology**, [S. l.], v. 100, n. 4, p. 1–12, 2019. DOI: 10.1002/ecy.2646. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecy.2646>.

NOBILE, C.; HOUBEN, D.; MICHEL, E.; FIRMIN, S.; LAMBERS, H.; KANDELER, E.; FAUCON, M. P. Phosphorus-acquisition strategies of canola, wheat and barley in soil amended with sewage sludges. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 9, n. 1, p. 1–11, 2019. DOI: 10.1038/s41598-019-51204-x.

NORBY, Richard J. et al. Forest response to elevated CO<sub>2</sub> is conserved across a broad range of productivity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [S. l.], v. 102, n. 50, p. 18052–6, 2005. DOI: 10.1073/pnas.0509478102. Disponível em: <http://www.pnas.org/content/102/50/18052.full>.

NORBY, Richard J. et al. Model-data synthesis for the next generation of forest free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) experiments. **New Phytologist**, [S. l.], v. 209, n. 1, p. 17–28, 2016. DOI: 10.1111/nph.13593. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.13593>.

NORBY, Richard J.; GUNDERSON, Carla A.; WULLSCHLEGER, S. D.;

ONEILL, E. G.; MCCRACKEN, M. K.; WULLSSCHLEGER, Stan D.; O'NEILL, E. G.; MCKRAKEN, Mary K. Productivity and compensatory responses of yellow-poplar trees in elevated CO<sub>2</sub>. **Nature**, [S. l.], v. 357, n. 28 may, p. 322–324, 1992. DOI: Doi 10.1038/357322a0.

NORBY, Richard J.; O'NEILL, Elizabeth G.; LUXMOORE, R. J. Effects of Atmospheric CO<sub>2</sub> Enrichment on the Growth and Mineral Nutrition of *Quercus alba* Seedlings in Nutrient-Poor Soil. **Plant Physiology**, [S. l.], v. 82, n. 1, p. 83–89, 1986. DOI: 10.1104/pp.82.1.83. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/lookup/doi/10.1104/pp.82.1.83>.

NORBY, Richard J.; WARREN, Jeffrey M.; IVERSEN, Colleen M.; MEDLYN, Belinda E.; MCMURTRIE, Ross E. CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [S. l.], v. 107, n. 45, p. 19368–19373, 2010. DOI: 10.1073/pnas.1006463107.

NUMERICAL TERRADYNAMIC SIMULATION GROUP. **MODIS GPP/NPP Project (MOD17)**. 2021. Disponível em: <https://www.ntsug.umt.edu/project/modis/mod17.php>. Acesso em: 20 out. 2021.

OCHOA-HUESO, Raúl; HUGHES, John; DELGADO-BAQUERIZO, Manuel; DRAKE, John E.; TJOELKER, Mark G.; PIÑEIRO, Juan; POWER, Sally A. Rhizosphere-driven increase in nitrogen and phosphorus availability under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> in a mature *Eucalyptus* woodland. **Plant and Soil**, [S. l.], v. 416, n. 1–2, p. 283–295, 2017. DOI: 10.1007/s11104-017-3212-2. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-017-3212-2>. Acesso em: 29 maio. 2021.

OCHOA-HUESO, Raúl; PIÑEIRO, Juan; POWER, Sally A. Decoupling of nutrient cycles in a *Eucalyptus* woodland under elevated CO<sub>2</sub>. **Journal of Ecology**, [S. l.], n. January, p. 1–9, 2019. DOI: 10.1111/1365-2745.13219. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.13219>.

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

PAN, Yude et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science**, [S. l.], v. 333, n. 6045, p. 988–993, 2011. DOI: 10.1126/science.1201609. Disponível em: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1201609>.

PAN, Yude; BIRDSEY, Richard A.; PHILLIPS, Oliver L.; JACKSON, Robert B. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [S. l.], v. 44, n. 1, p. 593–622, 2013. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914. Disponível em: <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>.

PARK WILLIAMS, A. et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. **Nature Climate Change**, [S. l.], v. 3, n. 3, p. 292–297, 2013. DOI: 10.1038/nclimate1693. Disponível em:

<http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1693>.

PAUL, A.; KEDDY, Paul A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, [S. l.], v. 3, n. 2, p. 157–164, 1992. DOI: 10.2307/3235676. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.2307/3235676>.

PAVLICK, R.; DREWRY, D. T.; BOHN, K.; REU, B.; KLEIDON, A. 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**, [S. l.], v. 10, p. 4137–4177, 2013.

PEDREGOSA, F. et al. Scikit-learn: Machine Learning in {P}ython. **Journal of Machine Learning Research**, [S. l.], v. 12, n. 1, p. 2825–2830, 2011. DOI: 10.1145/2786984.2786995.

PÉREZ, Fernando; GRANGER, Brian E. IPython: A system for interactive scientific computing. **Computing in Science and Engineering**, [S. l.], v. 9, n. 3, p. 21–29, 2007. DOI: 10.1109/MCSE.2007.53.

PETERSON, Pearu. F2PY: A tool for connecting Fortran and Python programs. **International Journal of Computational Science and Engineering**, [S. l.], v. 4, n. 4, p. 296–305, 2009. DOI: 10.1504/IJCSE.2009.029165.

PHILLIPS, Oliver L. et al. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. **Science**, [S. l.], v. 323, n. 5919, p. 1344–1347, 2009. DOI: 10.1126/science.1164033. Disponível em: <http://chave.ups-tlse.fr/chave/phillips-science09.pdf%5Cnhttp://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19265020>.

PILLAR, Valério D.; BLANCO, Carolina C.; MÜLLER, Sandra C.; SOSINSKI, Enio E.; JONER, Fernando; DUARTE, Leandro D. S. Functional redundancy and stability in plant communities. **Journal of Vegetation Science**, [S. l.], v. 24, n. 5, p. 963–974, 2013. DOI: 10.1111/jvs.12047. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/jvs.12047>.

PRADO, Helena Alves Do. **Produtividade Primária, uso da água e diversidade funcional a partir de um novo modelo vegetacional: primeira aplicação sob CO2 elevado**. 2017. Universidade Estadual Paulista (Unesp) - Instituto de Biociências, Rio Claro-SP, [S. l.], 2017. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/152267>.

PRENTICE, I. Colin; BONDEAU, Alberte; CRAMER, Wolfgang; HARRISON, Sandy P.; HICKLER, Thomas; LUCHT, Wolfgang; SITCH, Stephen; SMITH, Ben; SYKES, Martin T. Dynamic Global Vegetation Modeling: Quantifying Terrestrial Ecosystem Responses to Large-Scale Environmental Change. *In: Terrestrial ecosystems in a changing world*. [s.l: s.n.]. p. 175–192. DOI: 10.1007/978-3-540-32730-1\_15.

PYTHON SOFTWARE FOUNDATION. **Python programming language**, 2021. Disponível em: <https://www.python.org/>.

QGIS DEVELOPMENT TEAM. **QGIS Geographic Information System**,

2021. Disponível em: <http://qgis.osgeo.org>.

QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 9, n. 6, p. 2203–2246, 2012. DOI: 10.5194/bg-9-2203-2012.

QUESADA, C. A.; LLOYD, J.; ANDERSON, L. O.; FYLLAS, N. M.; SCHWARZ, M.; CZIMCZIK, C. I. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 8, n. 6, p. 1415–1440, 2011. DOI: 10.5194/bg-8-1415-2011. Disponível em: <https://www.biogeosciences.net/8/1415/2011/>.

R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing** R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria, 2021. Disponível em: <http://www.r-project.org>.

RADDATZ, Thomas J.; REICK, C. H.; KNORR, W.; KATTGE, J.; ROECKNER, E.; SCHNUR, R.; SCHNITZLER, K. G.; WETZEL, P.; JUNGCLAUS, J. Will the tropical land biosphere dominate the climate–carbon cycle feedback during the twenty-first century? **Climate Dynamics**, [S. l.], v. 29, n. 6, p. 565–574, 2007. DOI: 10.1007/s00382-007-0247-8. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s00382-007-0247-8>.

RAISG. **RAISG - Rede Amazônica de Informação Socioambiental Georreferenciada**. 2021. Disponível em: <https://www.amazoniasocioambiental.org/pt-br/sobre/>.

RAMMIG, Anja; JUPP, Tim; THONICKE, Kirsten; TIETJEN, Britta; HEINKE, Jens; LUCHT, Wolfgang; CRAMER, Wolfgang; COX, Peter; JUPP, Tim. Estimating the risk of Amazonian forest dieback. **New Phytologist**, [S. l.], v. 187, n. 3, p. 694–706, 2010. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03318.x.

RAVEN, John A.; LAMBERS, Hans; SMITH, Sally E.; WESTOBY, Mark. Costs of acquiring phosphorus by vascular land plants: patterns and implications for plant coexistence. **New Phytologist**, [S. l.], v. 217, n. 4, p. 1420–1427, 2018. DOI: 10.1111/nph.14967.

REED, Sasha C.; YANG, Xiaojuan; THORNTON, Peter E. Incorporating phosphorus cycling into global modeling efforts: A worthwhile, tractable endeavor. **New Phytologist**, [S. l.], v. 208, n. 2, p. 324–329, 2015. DOI: 10.1111/nph.13521.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [S. l.], v. 94, n. 25, p. 13730–13734, 1997. DOI: 10.1073/pnas.94.25.13730. Disponível em: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.94.25.13730>.

REICH, Peter B.; HOBBIIE, Sarah E.; LEE, Tali; ELLSWORTH, David S.; WEST, Jason B.; TILMAN, David; KNOPS, Johannes M. H.; NAEEM, Shahid; TROST, Jared. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO<sub>2</sub>. **Nature**, [S. l.], v. 440, n. 7086, p. 922–925, 2006. DOI: 10.1038/nature04486.

REICH, Peter B.; HUNGATE, Bruce A.; LUO, Yiqi. Carbon-Nitrogen Interactions in Terrestrial Ecosystems in Response to Rising Atmospheric Carbon-Nitrogen Interactions in Terrestrial Ecosystems in Response to Rising Atmospheric Carbon Dioxide. **Source: Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [S. l.], v. 37, n. 2006, p. 611–636, 2006. DOI: 10.2307/annurev.ecolsys.37.091305.30000023. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/30033845>?seq=1&cid=pdf-reference#references\_tab\_contents%5Cnhttp://about.jstor.org/terms%5Cnhttp://ecolsys.annualreviews.org%5Cnhttp://www.jstor.org/stable/30033845%5Cnhttp://www.jstor.or

REICH, Peter B.; OLEKSYN, Jacek. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [S. l.], v. 101, n. 30, p. 11001–11006, 2004. DOI: 10.1073/pnas.0403588101. Disponível em: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0403588101>.

REU, B.; ZAEHLE, S.; PROULX, R.; BOHN, K.; KLEIDON, A.; PAVLICK, R.; SCHMIDTLEIN, S. The role of plant functional trade-offs for biodiversity changes and biome shifts under scenarios of global climatic change. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 8, n. 5, p. 1255–1266, 2011. a. DOI: 10.5194/bg-8-1255-2011. Disponível em: [www.biogeosciences.net/8/1255/2011/](http://www.biogeosciences.net/8/1255/2011/). Acesso em: 4 out. 2019.

REU, Björn; PROULX, Raphaël; BOHN, Kristin; DYKE, James G.; KLEIDON, Axel; PAVLICK, Ryan; SCHMIDTLEIN, Sebastian. The role of climate and plant functional trade-offs in shaping global biome and biodiversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, [S. l.], v. 20, n. 4, p. 570–581, 2011. b. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00621.x.

RIUS, Bianca Fazio. **Modelagem da alocação, tempo de residência do carbono e diversidade funcional em florestas tropicais: uma abordagem “trait-based” e os efeitos do CO2 elevado**. 2017. Universidade Estadual Paulista (Unesp) - Instituto de Biociências, Rio Claro-SP, [S. l.], 2017. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/183453>.

RODELL, Matthew et al. The Global Land Data Assimilation System. **Bulletin of the American Meteorological Society**, [S. l.], v. 85, n. 3, p. 381–394, 2004. DOI: 10.1175/BAMS-85-3-381.

ROSCHER, Christiane; SCHUMACHER, Jens; GUBSCH, Marlén; LIPOWSKY, Annett; WEIGELT, Alexandra; BUCHMANN, Nina; SCHMID, Bernhard; SCHULZE, Ernst-Detlef. Using Plant Functional Traits to Explain Diversity–Productivity Relationships. **PLoS ONE**, [S. l.], v. 7, n. 5, p. e36760, 2012. DOI: 10.1371/journal.pone.0036760. Disponível em: [www.plosone.org](http://www.plosone.org). Acesso em: 7 jun. 2021.

RÜGER, Nadja; CONDIT, Richard; DENT, Daisy H.; DEWALT, Saara J.; HUBBELL, Stephen P.; LICHSTEIN, Jeremy W.; LOPEZ, Omar R.; WIRTH, Christian; FARRIOR, Caroline E. Demographic trade-offs predict tropical forest dynamics. **Science**, [S. l.], v. 368, n. 6487, p. 165 LP – 168, 2020. DOI:

10.1126/science.aaz4797. Disponível em:  
<http://science.sciencemag.org/content/368/6487/165.abstract>.

RYAN, Michael G. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems. **Tree Physiology**, [S. l.], v. 9, n. 1–2, p. 255–266, 1991. DOI: 10.1093/treephys/9.1-2.255. Disponível em:  
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14972868>.

SAATCHI, Sassan. **LBA-ECO LC-15 SRTM30 Digital Elevation Model Data, Amazon Basin: 2000**. <https://doi.org/10.3334/ORNLDAAC/1181>, 2013. DOI:  
<https://doi.org/10.3334/ORNLDAAC/1181>. Disponível em: [http://daac.ornl.gov/cgi-bin/dsviewer.pl?ds\\_id=1181](http://daac.ornl.gov/cgi-bin/dsviewer.pl?ds_id=1181). Acesso em: 6 jun. 2019.

SAATCHI, Sassan S. et al. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [S. l.], v. 108, n. 24, p. 9899–9904, 2011. DOI: 10.1073/pnas.1019576108. Disponível em:  
<http://www.pnas.org/content/early/2011/05/24/1019576108>. Acesso em: 20 fev. 2021.

SAKSCHIEWSKI, Boris et al. Variable tree rooting strategies are key for modelling the distribution, productivity and evapotranspiration of tropical evergreen forests. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 18, n. 13, p. 4091–4116, 2021. DOI: 10.5194/bg-18-4091-2021. Disponível em: <https://bg.copernicus.org/articles/18/4091/2021/>. Acesso em: 22 ago. 2021.

SAKSCHIEWSKI, Boris; VON BLOH, Werner; BOIT, Alice; POORTER, Lourens; PEÑA-CLAROS, Marielos; HEINKE, Jens; JOSHI, Jasmin; THONICKE, Kirsten. Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. **Nature Climate Change**, [S. l.], v. 6, n. 11, p. 1032–1036, 2016. DOI: 10.1038/nclimate3109. Disponível em:  
<http://www.nature.com/doi/10.1038/nclimate3109>.

SAKSCHIEWSKI, Boris; VON BLOH, Werner; BOIT, Alice; RAMMIG, Anja; KATTGE, Jens; POORTER, Lourens; PEÑUELAS, Josep; THONICKE, Kirsten. Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 21, n. 7, p. 2711–2725, 2015. DOI: 10.1111/gcb.12870. Disponível em:  
<http://doi.wiley.com/10.1111/gcb.12870>.

SALOMÓN, Roberto L.; STEPPE, Kathy; CROUS, Kristine Y.; NOH, Nam Jin; ELLSWORTH, David S. Elevated CO<sub>2</sub> does not affect stem CO<sub>2</sub> efflux nor stem respiration in a dry Eucalyptus woodland, but it shifts the vertical gradient in xylem [CO<sub>2</sub>]. **Plant, Cell & Environment**, [S. l.], v. 42, n. 7, p. 2151–2164, 2019. DOI: 10.1111/pce.13550. Disponível em:  
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.13550>. Acesso em: 29 maio. 2021.

SAMPAIO, Gilvan et al. CO<sub>2</sub> physiological effect can cause rainfall decrease as strong as large-scale deforestation in the Amazon. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 18, n. 8, p. 2511–2525, 2021. DOI: 10.5194/bg-18-2511-2021. Disponível em:

<https://bg.copernicus.org/articles/18/2511/2021/>.

SAXTON, K. E.; RAWLS, W. J. Soil Water Characteristic Estimates by Texture and Organic Matter for Hydrologic Solutions. **Soil Science Society of America Journal**, [S. l.], v. 70, n. 5, p. 1569–1578, 2006. DOI: 10.2136/sssaj2005.0117. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.2136/sssaj2005.0117>.

SCHEITER, Simon; LANGAN, Liam; HIGGINS, Steven I. Next-generation dynamic global vegetation models: learning from community ecology. **New Phytologist**, [S. l.], v. 198, n. 3, p. 957–969, 2013. DOI: 10.1111/nph.12210. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23496172>.

SCHIMEL, David; STEPHENS, Britton B.; FISHER, Joshua B. Effect of increasing CO<sub>2</sub> on the terrestrial carbon cycle. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [S. l.], v. 112, n. 2, p. 436–441, 2015. DOI: 10.1073/pnas.1407302112. Disponível em: <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1407302112>.

SCHLESINGER, William H.; BERNHARDT, Emily S. **Biogeochemistry: An Analysis of Global Change**. 3rd. ed. Oxford: Elsevier, 2013. v. 84 DOI: 10.1016/C2010-0-66291-2.

SCHULZWEIDA, Uwe. **CDO User Guide (Version 1.9.8)**, 2019. DOI: <http://doi.org/10.5281/zenodo.3539275>. Disponível em: <https://zenodo.org/record/3539275>. Acesso em: 12 out. 2021.

SCIPY COMMUNITY. SciPy Reference Guide 0.7. [S. l.], p. 1229, 2013. Disponível em: <https://www.scipy.org/>.

SEN, Pranab Kumar. Estimates of the Regression Coefficient Based on Kendall's Tau. **Journal of the American Statistical Association**, [S. l.], v. 63, n. 324, p. 1379–1389, 1968. DOI: 10.1080/01621459.1968.10480934. Disponível em: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/01621459.1968.10480934>. Acesso em: 11 out. 2021.

SHIPLEY, Bill; VILE, Denis; GARNIER, E. From Plant Traits to Plant Communities: A Statistical Mechanistic Approach to Biodiversity. **Science**, [S. l.], v. 314, n. 5800, p. 812–814, 2006. DOI: 10.1126/science.1131344. Disponível em: [www.sciencemag.org/cgi/content/full/1132595/DC1](http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/1132595/DC1). Acesso em: 9 jun. 2021.

SIERRA, C. A.; MÜLLER, M.; TRUMBORE, S. E. Models of soil organic matter decomposition: the SoilR package, version 1.0. **Geoscientific Model Development**, [S. l.], v. 5, n. 4, p. 1045–1060, 2012. DOI: 10.5194/gmd-5-1045-2012. Disponível em: <https://www.geosci-model-dev.net/5/1045/2012/>.

SITCH, Stephan et al. Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs). **Global Change Biology**, [S. l.], v. 14, n. 9, p. 2015–2039, 2008. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01626.x.

SMECK, Neil E. Phosphorus dynamics in soils and landscapes. **Geoderma**, [S. l.], v. 36, n. 3–4, p. 185–199, 1985. DOI: 10.1016/0016-7061(85)90001-1.

Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0016706185900011>.

SMITH, B.; WÄRLIND, D.; ARNETH, A.; HICKLER, T.; LEADLEY, P.; SILTBERG, J.; ZAEHLE, S. Implications of incorporating N cycling and N limitations on primary production in an individual-based dynamic vegetation model. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 11, n. 7, p. 2027–2054, 2014. DOI: 10.5194/bg-11-2027-2014. Disponível em: <https://www.biogeosciences.net/11/2027/2014/>.

SOUZILOVSKAIA, Nadejda A. et al. Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. **Global Ecology and Biogeography**, [S. l.], v. 24, n. 3, p. 371–382, 2015. DOI: 10.1111/geb.12272.

SOUZILOVSKAIA, Nadejda A. et al. Global mycorrhizal plant distribution linked to terrestrial carbon stocks. **Nature Communications**, [S. l.], v. 10, n. 1, p. 5077, 2019. DOI: 10.1038/s41467-019-13019-2. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-019-13019-2>.

STEARNS, S. C. Trade-Offs in Life-History Evolution. **Functional Ecology**, [S. l.], v. 3, n. 3, p. 259–268, 1989. DOI: 10.2307/2389364. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/2389364?origin=crossref>.

STEIDINGER, B. S. et al. Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses. **Nature**, [S. l.], v. 569, n. 7756, p. 404–408, 2019. DOI: 10.1038/s41586-019-1128-0. Disponível em: <http://www.nature.com/articles/s41586-019-1128-0>.

STERNER, Robert W.; ELSER, James J. **Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere**. [s.l.] : Princeton University Press, 2002.

THEIL, Henri. A Rank-Invariant Method of Linear and Polynomial Regression Analysis. In: **Henri Theil's Contributions to Economics and Econometrics**. [s.l.] : Springer, Dordrecht, 1992. p. 345–381. DOI: 10.1007/978-94-011-2546-8\_20. Disponível em: [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-011-2546-8\\_20](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-011-2546-8_20). Acesso em: 11 out. 2021.

THUM, T. et al. Soil carbon model alternatives for ECHAM5/JSBACH climate model: Evaluation and impacts on global carbon cycle estimates. **Journal of Geophysical Research**, [S. l.], v. 116, n. G2, p. G02028, 2011. DOI: 10.1029/2010JG001612. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1029/2010JG001612>.

TIESSEN, H.; MOIR, J. O. Total and organic carbon. In: CARTER, M. R. (org.). **Soil Sampling and Methods of Analysis**. Boca Raton, FL: Canadian Society of Soil Science, Leis Publ., 1993. p. 187–1999.

TILMAN, David. Functional Diversity. In: **Encyclopedia of Biodiversity**. [s.l.] : Elsevier, 2001. a. v. 3p. 109–120. DOI: 10.1016/B0-12-226865-2/00132-2. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B0122268652001322>.

TILMAN, David. Diversity and productivity in a long-term grassland

experiment. **Science**, [S. l.], v. 294, n. 5543, p. 843–845, 2001. b. DOI: 10.1126/science.1060391. Disponível em: <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1060391>.

TRAMONTANA, Gianluca et al. Predicting carbon dioxide and energy fluxes across global FLUXNET sites with regression algorithms. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 13, n. 14, p. 4291–4313, 2016. DOI: 10.5194/bg-13-4291-2016. Disponível em: <https://bg.copernicus.org/articles/13/4291/2016/>.

TURNER, Benjamin L.; BRENES-ARGUEDAS, Tania; CONDIT, Richard. Pervasive phosphorus limitation of tree species but not communities in tropical forests. **Nature**, [S. l.], v. 555, n. 7696, p. 367–370, 2018. DOI: 10.1038/nature25789. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1038/nature25789>.

VAN BODEGOM, P. M.; DOUMA, Jacob C.; VERHEIJEN, Lieneke M. A fully traits-based approach to modeling global vegetation distribution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [S. l.], v. 111, n. 38, p. 13733–13738, 2014. DOI: 10.1073/pnas.1304551110. Disponível em: <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1304551110>.

VAN BODEGOM, P. M. P. M.; DOUMA, J. C. J. C.; WITTE, J. P. M. J. P. M.; ORDOÑEZ, J. C. J. C.; BARTHOLOMEUS, R. P. R. P.; AERTS, R. Going beyond limitations of plant functional types when predicting global ecosystem-atmosphere fluxes: exploring the merits of traits-based approaches. **Global Ecology and Biogeography**, [S. l.], v. 21, n. 6, p. 625–636, 2012. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00717.x.

VERHEIJEN, L. M.; BROVKIN, V.; AERTS, R.; BÖNISCH, G.; CORNELISSEN, J. H. C.; KATTGE, J.; REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; VAN BODEGOM, P. M. Impacts of trait variation through observed trait–climate relationships on performance of an Earth system model: a conceptual analysis. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 10, n. 8, p. 5497–5515, 2013. DOI: 10.5194/bg-10-5497-2013. Disponível em: <https://www.biogeosciences.net/10/5497/2013/>.

VERHEIJEN, Lieneke M.; AERTS, Rien; BROVKIN, Victor; CAVENDER-BARES, Jeannine; CORNELISSEN, Johannes H. C.; KATTGE, Jens; VAN BODEGOM, Peter M. Inclusion of ecologically based trait variation in plant functional types reduces the projected land carbon sink in an earth system model. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 21, n. 8, p. 3074–3086, 2015. DOI: 10.1111/gcb.12871. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/gcb.12871>.

VERMOTE, Eric. **NOAA Climate Data Record (CDR) of AVHRR Leaf Area Index (LAI) and Fraction of Absorbed Photosynthetically Active Radiation (FAPAR) Version 5**. 2019. DOI: <https://doi.org/10.7289/V5TT4P69>.

VIOLLE, Cyrille; NAVAS, Marie-Laure; VILE, Denis; KAZAKOU, Elena; FORTUNEL, Claire; HUMMEL, Irène; GARNIER, Eric. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, [S. l.], v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007. DOI: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>.

VITOUSEK, Peter M.; PORDER, Stephen; HOULTON, Benjamin Z.; CHADWICK, Oliver A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. **Ecological Applications**, [S. l.], v. 20, n. 1, p. 5–15, 2010. DOI: 10.1890/08-0127.1. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1890/08-0127.1>.

WALKER, Anthony P. et al. Comprehensive ecosystem model-data synthesis using multiple data sets at two temperate forest free-air CO<sub>2</sub> enrichment experiments: Model performance at ambient CO<sub>2</sub> concentration. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, [S. l.], v. 119, n. 5, p. 937–964, 2014. a. DOI: 10.1002/2013JG002553. Disponível em: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/2013JG002553/full>.

WALKER, Anthony P. et al. The relationship of leaf photosynthetic traits - V<sub>cmax</sub> and J<sub>max</sub> - to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 4, n. 16, p. 3218–3235, 2014. b. DOI: 10.1002/ece3.1173. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1002/ece3.1173>.

WALKER, Anthony P. et al. Predicting long-term carbon sequestration in response to CO<sub>2</sub> enrichment: How and why do current ecosystem models differ? **Global Biogeochemical Cycles**, [S. l.], v. 29, n. 4, p. 476–495, 2015. DOI: 10.1002/2014GB004995. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/2014GB004995>.

WALKER, Anthony P.; MCCORMACK, M. Luke; MESSIER, Julie; MYERS-SMITH, Isla H.; WULLSCHLEGER, Stan D. Trait covariance: the functional warp of plant diversity? **New Phytologist**, [S. l.], v. 216, n. 4, p. 976–980, 2017. DOI: 10.1111/nph.14853. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.14853>.

WALKER, Brian; KINZIG, Ann; LANGRIDGE, Jenny. Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. **Ecosystems**, [S. l.], v. 2, n. 2, p. 95–113, 1999. DOI: 10.1007/s100219900062. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/s100219900062>.

WALKER, T. W.; SYERS, J. K. The fate of phosphorus during pedogenesis. **Geoderma**, [S. l.], v. 15, n. 1, p. 1–19, 1976. DOI: 10.1016/0016-7061(76)90066-5. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0016706176900665>.

WANG, Y. P.; LAW, R. M.; PAK, B. A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 7, n. 7, p. 2261–2282, 2010. DOI: 10.5194/bg-7-2261-2010. Disponível em: <https://www.biogeosciences.net/7/2261/2010/>.

WANG, Y. P.; LU, X. J.; WRIGHT, I. J.; DAI, Y. J.; RAYNER, P. J.; REICH, P. B. Correlations among leaf traits provide a significant constraint on the estimate of global gross primary production. **Geophysical Research Letters**, [S. l.], v. 39, n. 19, p. 1–7, 2012. DOI: 10.1029/2012GL053461.

WASKOM, Michael. seaborn: statistical data visualization. **Journal of Open**

**Source Software**, [S. I.], v. 6, n. 60, p. 3021, 2021. DOI: 10.21105/joss.03021. Disponível em: <https://doi.org/10.21105/joss.03021>.

WEEDON, Graham P.; BALSAMO, Gianpaolo; BELLOUIN, Nicolas; GOMES, Sandra; BEST, Martin J.; VITERBO, Pedro. The WFDEI meteorological forcing data set: WATCH Forcing Data methodology applied to ERA-Interim reanalysis data. **Water Resources Research**, [S. I.], v. 50, n. 9, p. 7505–7514, 2014. DOI: 10.1002/2014WR015638. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1002/2014WR015638>.

WEIHER, Evan; KEDDY, Paul A. Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. **Oikos**, [S. I.], v. 74, n. 1, p. 159, 1995. DOI: 10.2307/3545686. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/3545686>.

WESTOBY, Mark; WRIGHT, Ian J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, [S. I.], v. 21, n. 5, p. 261–26, 2006. DOI: 10.1016/j.tree.2006.02.004. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534706000565>.

WHITE, A.; CANNELL, M.; FRIEND, A. Climate change impacts on ecosystems and the terrestrial carbon sink: a new assessment. **Global Environmental Change**, [S. I.], v. 9, p. S21–S30, 1999. DOI: 10.1016/S0959-3780(99)00016-3. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0959378099000163>.

WIEDER, William R. W. R. et al. **Regridded Harmonized World Soil Database v1.2**. ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee, USA: <https://doi.org/10.3334/ORNLDAAC/1247>, 2014. v. 4. DOI: 10.3334/ORNLDAAC/1247. Disponível em: [http://daac.ornl.gov/cgi-bin/dsviewer.pl?ds\\_id=1247](http://daac.ornl.gov/cgi-bin/dsviewer.pl?ds_id=1247). Acesso em: 6 set. 2019.

WOLKOVICH, E. M.; COOK, B. I.; MCLAUCHLAN, K. K.; DAVIES, T. J. Temporal ecology in the Anthropocene. **Ecology Letters**, [S. I.], v. 17, n. 11, p. 1365–1379, 2014. DOI: 10.1111/ele.12353. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12353>.

WOLLAST, Roland; MACKENZIE, Fred T.; CHOU, Lei (ORG.). **Interactions of C, N, P and S Biogeochemical Cycles and Global Change**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1993. DOI: 10.1007/978-3-642-76064-8. Disponível em: [https://www.cambridge.org/core/product/identifier/CBO9781107415324A009/type/book\\_part](https://www.cambridge.org/core/product/identifier/CBO9781107415324A009/type/book_part).

WONG, S. C.; COWAN, I. R.; FARQUHAR, G. D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. **Nature**, [S. I.], v. 282, n. 5737, p. 424–426, 1979. DOI: 10.1038/282424a0. Disponível em: <http://www.nature.com/articles/282424a0>.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. **Functional Ecology**, [S. I.], v. 17, n. 1, p. 10–19, 2003. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2003.00694.x. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2435.2003.00694.x>.

WRIGHT, S. Joseph et al. Plant responses to fertilization experiments in lowland, species-rich, tropical forests. **Ecology**, [S. l.], v. 99, n. 5, p. 1129–1138, 2018. DOI: 10.1002/ecy.2193. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecy.2193>.

WRIGHT, S. Joseph. Plant responses to nutrient addition experiments conducted in tropical forests. **Ecological Monographs**, [S. l.], v. 89, n. 4, p. 1–18, 2019. DOI: 10.1002/ecm.1382. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecm.1382>.

WU, Ting et al. Warming effects on leaf nutrients and plant growth in tropical forests. **Plant Ecology**, [S. l.], v. 220, n. 7–8, p. 663–674, 2019. DOI: 10.1007/s11258-019-00943-y. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11258-019-00943-y>. Acesso em: 2 set. 2021.

WULLSCHLEGER, Stan D. et al. Plant functional types in Earth system models: past experiences and future directions for application of dynamic vegetation models in high-latitude ecosystems. **Annals of Botany**, [S. l.], v. 114, n. 1, p. 1–16, 2014. DOI: 10.1093/aob/mcu077. Disponível em: <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcu077>.

XU, Xiangtao; MEDVIGY, David; POWERS, Jennifer S.; BECKNELL, Justin M.; GUAN, Kaiyu. Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. **New Phytologist**, [S. l.], v. 212, n. 1, p. 80–95, 2016. DOI: 10.1111/nph.14009. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.14009>.

YANG, X.; POST, W. M.; THORNTON, P. E.; JAIN, A. The distribution of soil phosphorus for global biogeochemical modeling. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 10, n. 4, p. 2525–2537, 2013. DOI: 10.5194/bg-10-2525-2013. Disponível em: <http://www.biogeosciences.net/10/2525/2013/>.

YANG, X.; POST, W. M.; THORNTON, P. E.; JAIN, A. **Global gridded soil phosphorus distribution maps at 0.5-degree resolution**. 2014. DOI: 10.3334/ORNLDAAAC/1223. Disponível em: [https://daac.ornl.gov/SOILS/guides/Global\\_Phosphorus\\_Dist\\_Map.html](https://daac.ornl.gov/SOILS/guides/Global_Phosphorus_Dist_Map.html). Acesso em: 12 out. 2019.

YANG, Xiaojuan; THORNTON, Peter E.; RICCIUTO, Daniel M.; HOFFMAN, Forrest M. Phosphorus feedbacks constraining tropical ecosystem responses to changes in atmospheric CO<sub>2</sub> and climate. **Geophysical Research Letters**, [S. l.], v. 43, n. 13, p. 7205–7214, 2016. DOI: 10.1002/2016GL069241. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1002/2016GL069241>.

YUE, Sheng; WANG, ChunYuan. The Mann-Kendall Test Modified by Effective Sample Size to Detect Trend in Serially Correlated Hydrological Series. **Water Resources Management**, [S. l.], v. 18, n. 3, p. 201–218, 2004. DOI: 10.1023/B:WARM.0000043140.61082.60. Disponível em: [http://repository.tudelft.nl/assets/uuid:f53620b8-3ce5-4f4b-9b48-a27d8c0496d5/2014\\_UNESCO-IHE\\_PHD\\_Thesis\\_YURONG\\_HU.pdf](http://repository.tudelft.nl/assets/uuid:f53620b8-3ce5-4f4b-9b48-a27d8c0496d5/2014_UNESCO-IHE_PHD_Thesis_YURONG_HU.pdf).

ZAEHLE, Sönke et al. Evaluation of 11 terrestrial carbon-nitrogen cycle models against observations from two temperate Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment studies. **New Phytologist**, [S. l.], v. 202, n. 3, p. 803–822, 2014. DOI: 10.1111/nph.12697. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.12697>.

ZENDER, Charles S. Bit Grooming: statistically accurate precision-preserving quantization with compression, evaluated in the netCDF Operators (NCO, v4.4.8+). **Geoscientific Model Development**, [S. l.], v. 9, n. 9, p. 3199–3211, 2016. DOI: 10.5194/gmd-9-3199-2016. Disponível em: <https://gmd.copernicus.org/articles/9/3199/2016/>. Acesso em: 12 out. 2021.

ZHAO, Maosheng; HEINSCH, Faith Ann; NEMANI, Ramakrishna R.; RUNNING, Steven W. Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. **Remote Sensing of Environment**, [S. l.], v. 95, n. 2, p. 164–176, 2005. DOI: 10.1016/j.rse.2004.12.011. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0034425705000106>. Acesso em: 19 maio. 2021.

ZHAO, Maosheng; RUNNING, Steven W. Sensitivity of Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) terrestrial primary production to the accuracy of meteorological reanalyses. **Journal of Geophysical Research**, [S. l.], v. 111, n. G1, p. G01002, 2006. DOI: 10.1029/2004JG000004. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1029/2004JG000004>.

ZHAO, Maosheng; RUNNING, Steven W. Drought-Induced Reduction in Global Terrestrial Net Primary Production from 2000 Through 2009. **Science**, [S. l.], v. 329, n. 5994, p. 940–943, 2010. DOI: 10.1126/science.1192666. Disponível em: [www.sciencemag.org/cgi/content/full/329/5994/936/DC1](http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/329/5994/936/DC1). Acesso em: 19 maio. 2021.

ZHU, Zaichun et al. Greening of the Earth and its drivers. **Nature Climate Change**, [S. l.], n. April, p. 1–6, 2016. DOI: 10.1038/nclimate3004.

ZIEHN, T.; KATTGE, J.; KNORR, W.; SCHOLZE, M. Improving the predictability of global CO<sub>2</sub> assimilation rates under climate change. **Geophysical Research Letters**, [S. l.], v. 38, n. 10, 2011. DOI: 10.1029/2011GL047182.

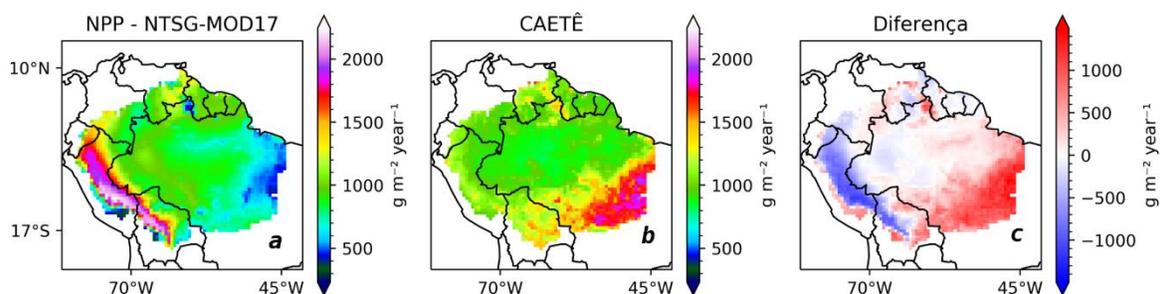
## **APÊNDICE**

*Contém uma lista de abreviaturas e figuras auxiliares ao texto principal.*

QS 1. Principais abreviaturas e siglas utilizadas neste manuscrito. FONTE: Dados da pesquisa

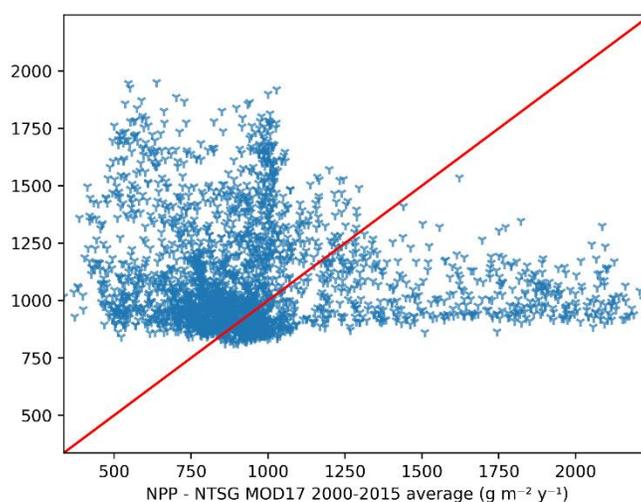
Sigla/Abreviatura	Referência/Significado
[CO <sub>2</sub> ] <sup>ATM</sup>	Concentração atmosférica de dióxido de carbono
DGVM	Acrônimo do Inglês: <i>Dynamic Global Vegetation Model</i>
GCM	Acrônimo do Inglês: <i>General Circulation Model</i>
PFT	Acrônimo do Inglês: <i>Plant Funcional Type</i>
N:C	Razão de massa (g g <sup>-1</sup> ) de N em relação ao C nos compartimentos vegetais
P:C	Razão de massa (g g <sup>-1</sup> ) de P em relação ao C nos compartimentos vegetais
RSP	Taxa de reabsorção de N e P dos tecidos foliares
PDIA	Taxa da NPP diária destinada a organismos fixadores de N no solo
AMP	Taxa de associação com micorrizas arbusculares
EV	Estratégia de Vida. Equivalente a uma identidade funcional, em oposição a um PFT
C, N e P	Carbono, nitrogênio e fósforo
°C	Graus Celsius
CWM	Acrônimo do Inglês: <i>Community Weighted Mean</i> . Métrica para estimativa da composição funcional de comunidades bióticas
hist	Experimento de simulação histórica (1979-2016)
nCO <sub>2</sub>	Tratamento do teste de sensibilidade. Não considera o crescimento observado da [CO <sub>2</sub> ] <sup>ATM</sup> durante o período histórico
eCO <sub>2</sub>	Tratamento do teste de sensibilidade. Elevação de 200 ppmv na [CO <sub>2</sub> ] <sup>ATM</sup>
p4	Tratamento do teste de sensibilidade. Aumento de 4 °C na temperatura média diária
hpr	Tratamento do teste de sensibilidade. Diminuição de metade da precipitação diária
afexN	Tratamento do teste de sensibilidade. Acréscimo de N no solo
afexP	Tratamento do teste de sensibilidade. Acréscimo de P no solo
afexNP	Tratamento do teste de sensibilidade. Acréscimo de N e P no solo
UPGMA	Acrônimo do Inglês: <i>Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean</i> . Método de agrupamento hierárquico
PCA	Acrônimo do Inglês: <i>Principal Component Analysis</i> . Método de ordenação
MCWD	Acrônimo do Inglês: <i>Maximum Cumulative Water Deficit</i> . Método de estimação de déficit hídrico
OLS	Acrônimo do Inglês: <i>Ordinary Least Squares</i> . Método de estimação de tendência linear
T/TAS	Temperatura do ar a 2 m do solo (°C)
TMMM	Temperatura Média Mensal Máxima (°C)
PR	Precipitação (kg m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
ET	Evapotranspiração (kg m <sup>-2</sup> dia <sup>-1</sup> )
E	Transpiração (kg m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
RF	Riqueza Funcional (unidades de EV)
CVEG	C na vegetação
CSOLO	C no solo
AE	Área de estudo
CV	Coeficiente de Variação
IC	Intervalo de Confiança

FS 1. Comparação entre a NPP média simulada e de referência (NTSG).



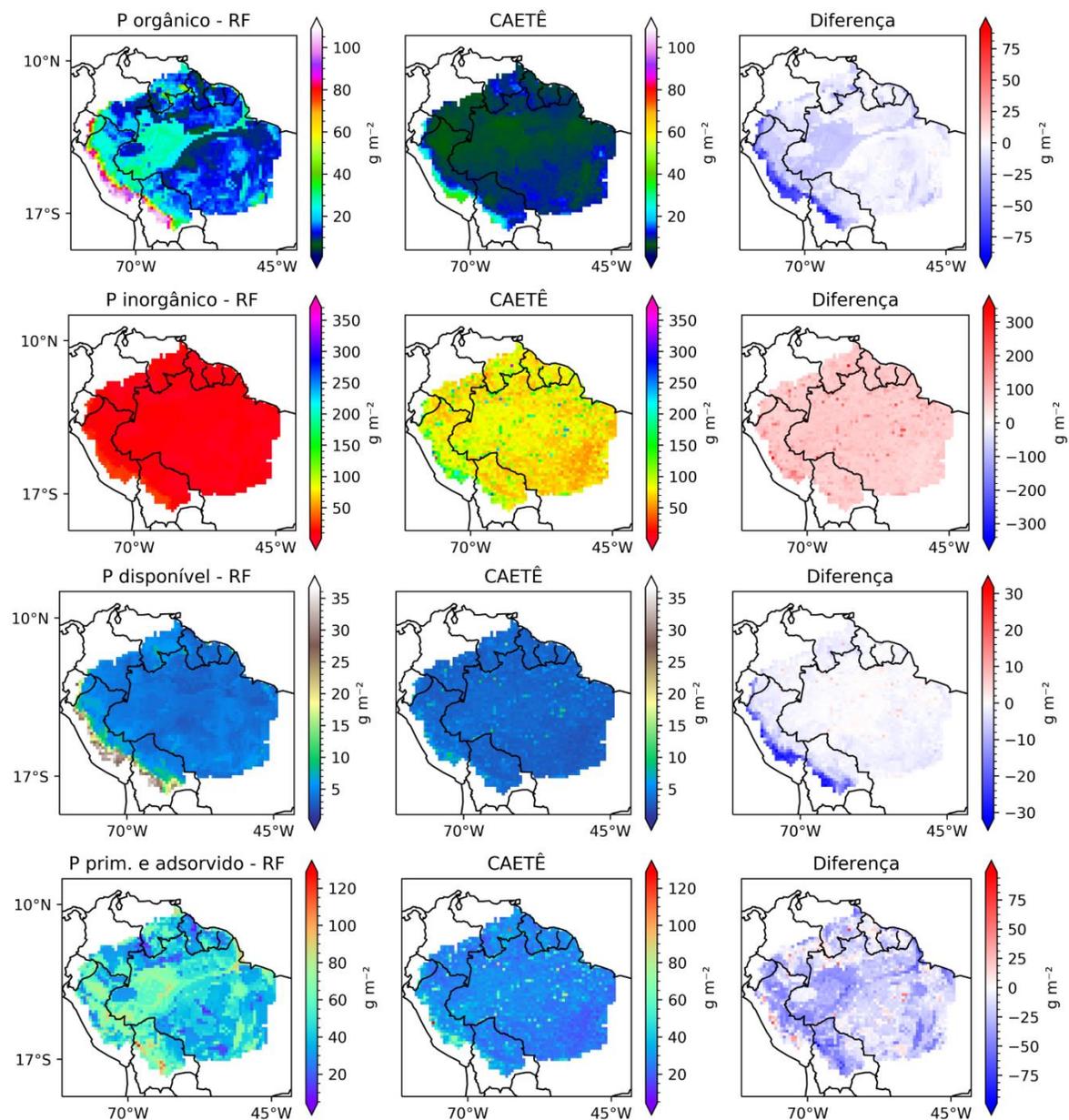
FS 1. (a) NPP média anual entre 2000 e 2015 calculada pelo NTSG (Quadro 4). (b) NPP média anual entre 2000 e 2015 simulada pelo CAETÊ-CNP. (c) Diferença entre as médias. Valores positivos (negativos) indicam áreas onde o modelo superestimou(subestimou) o dado de referência. FONTE: Dados da pesquisa

FS 2. Gráfico de dispersão comparando os grãos espaciais quanto a NPP média simulada e de referência (NTSG).



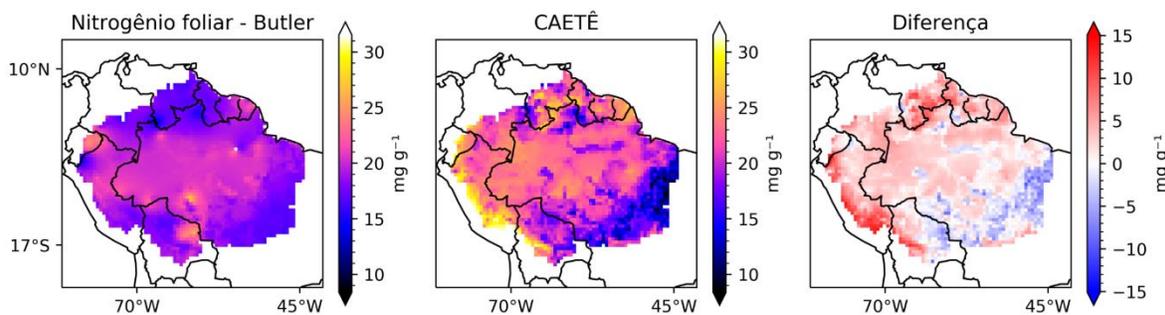
FS 2. Gráfico de dispersão comparando os valores simulados (eixo x) e de referência (NTSG) para a NPP. Unidade:  $\text{g m}^{-2} \text{ano}^{-1}$ . FONTE: Dados da pesquisa

FS 3. Comparação entre as frações de P simuladas e as frações de P mapeadas pelo método de regressão *Random Forests*.

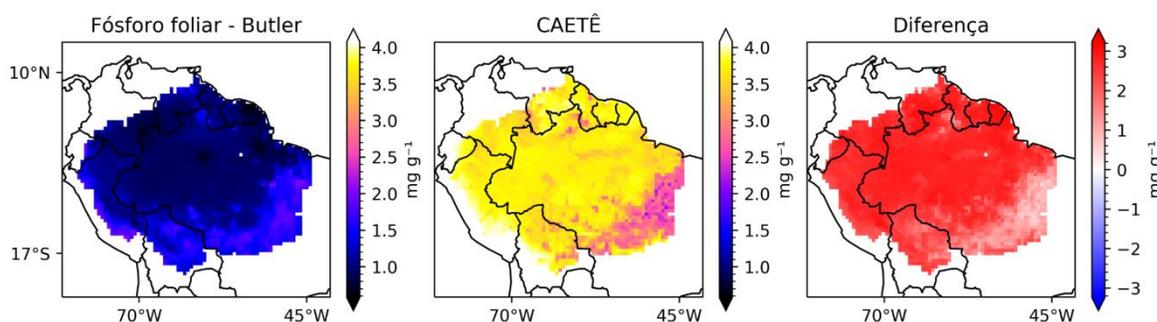


FS 3. Comparação entre as frações de P geradas no estudo de mapeamento apresentado aqui e as frações de P simuladas pelo CAETÊ-CNP. A coluna de mapas da esquerda apresenta os valores observados (modelos RF), a coluna central apresenta os resultados simulados pelo CAETÊ-CNP. A coluna da direita apresenta o viés para cada comparação. Valores positivos (negativos) indicam áreas onde o modelo superestimou(subestimou) o dado de referência. FONTE: Dados da pesquisa.

#### FS 4 - 5. Comparação N e P foliar com mapa de referência de Butler et al. (2017).

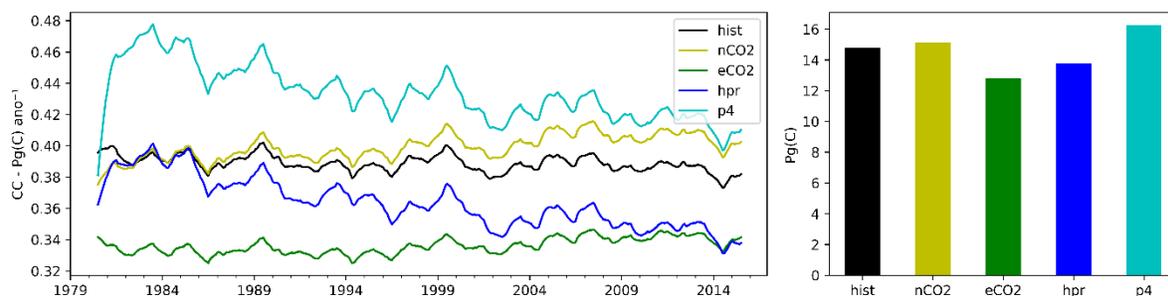


FS 4. Da direita para a esquerda: Mapa de estimativa de N foliar (BUTLER et al. 2017); Mapa de N foliar simulado; Diferença entre estimativa e simulado. Unidade mg (N) por g (C). FONTE: Valores positivos (negativos) indicam áreas onde o modelo superestimou(subestimou) o dado de referência. Dados da pesquisa



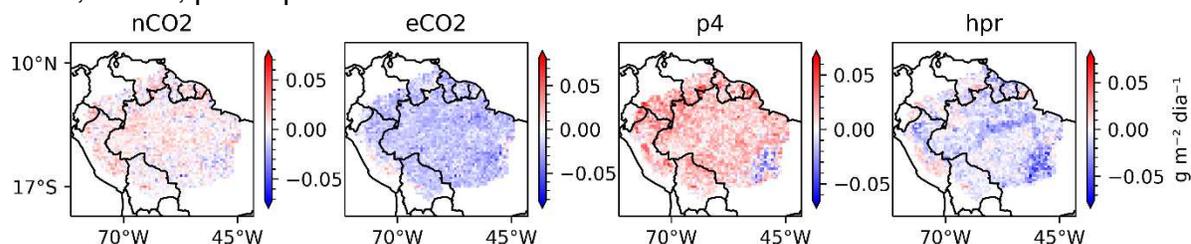
FS 5. . Da direita para a esquerda: Mapa de estimativa de P foliar (BUTLER et al. 2017); Mapa de P foliar simulado; Diferença entre estimativa e simulado. Unidade mg (P) por g (C). Valores positivos (negativos) indicam áreas onde o modelo superestimou(subestimou) o dado de referência. FONTE: Dados da pesquisa.

#### FS 6. Série temporal dos custos de C para a aquisição de nutrientes.



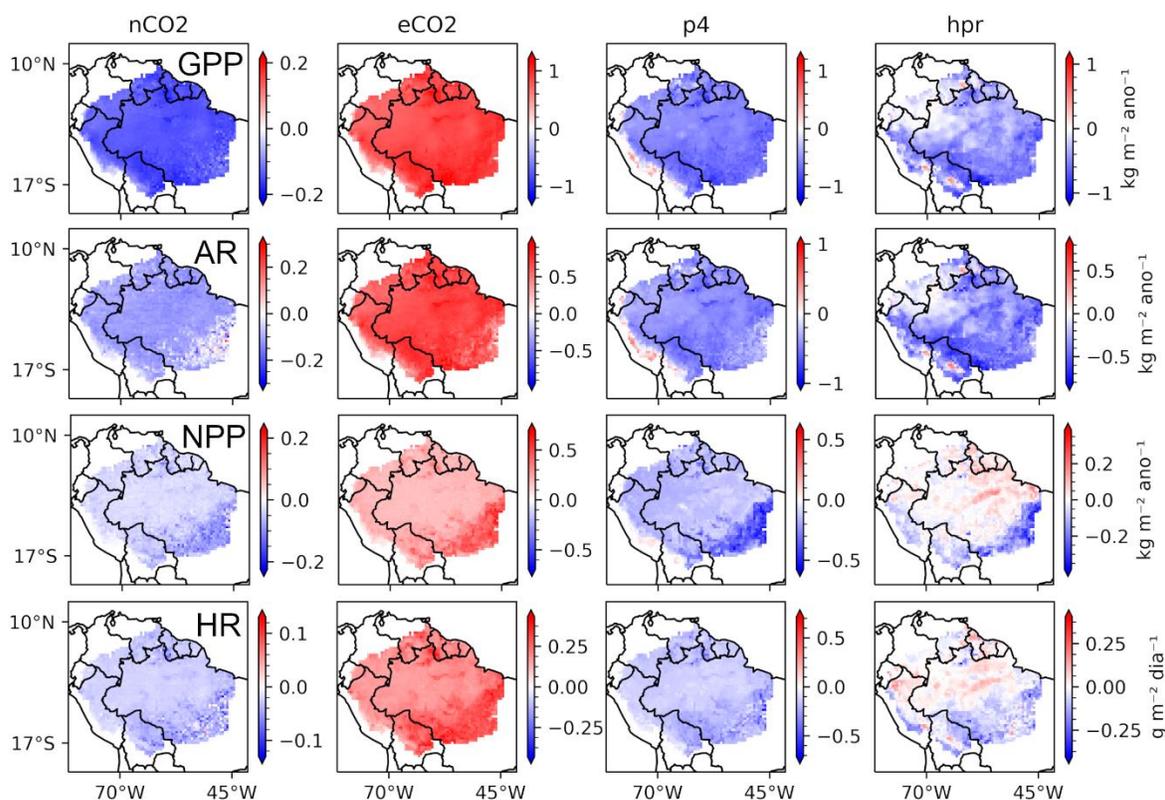
FS 6. Série temporal dos custos de C para a aquisição de nutrientes integrados espacialmente na AE. Tratamentos nCO<sub>2</sub>, eCO<sub>2</sub>, hpr e p4 em comparação a simulação histórica. A variável CC é complementar a AR.

FS 7. Viés dos custos de C para aquisição de nutrientes entre hist e tratamentos nCO2, eCO2, p4 e hpr.



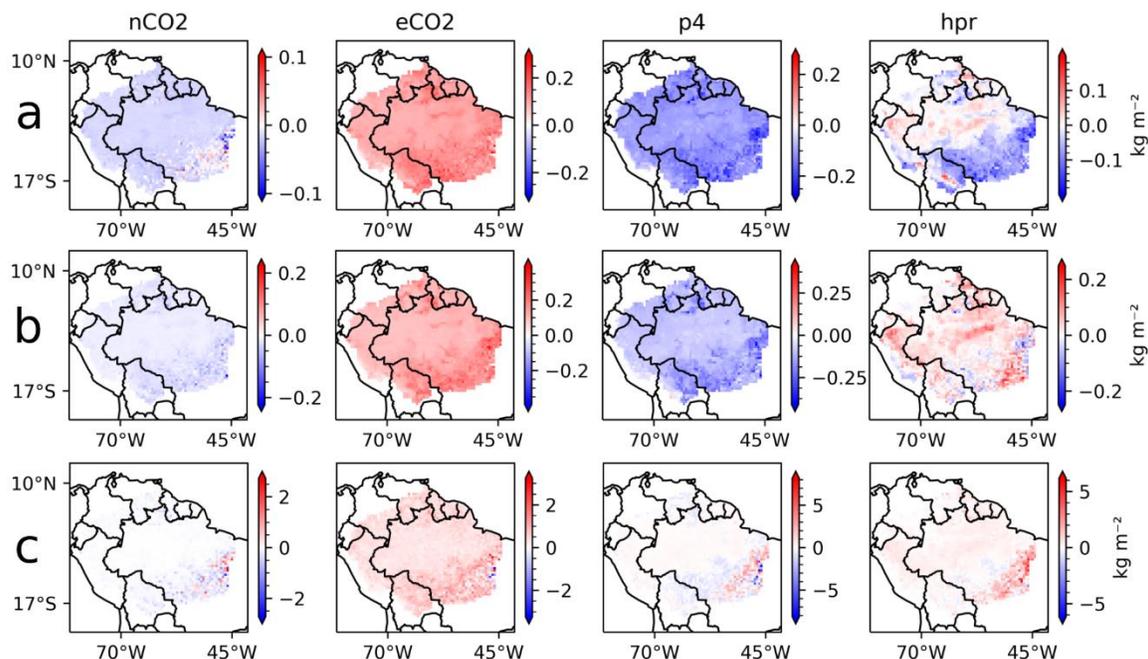
FS 7. Viés entre os Custos de C para a aquisição de nutrientes (CC) nos tratamentos do teste de sensibilidade e a CC na simulação histórica. Valores positivos (negativos) indicam áreas onde tratamento foi maior (menor) que o dado da simulação histórica. FONTE: Dados da pesquisa

FS 8. Viés entre os tratamentos do teste de sensibilidade e a simulação histórica para os fluxos biogeoquímicos.



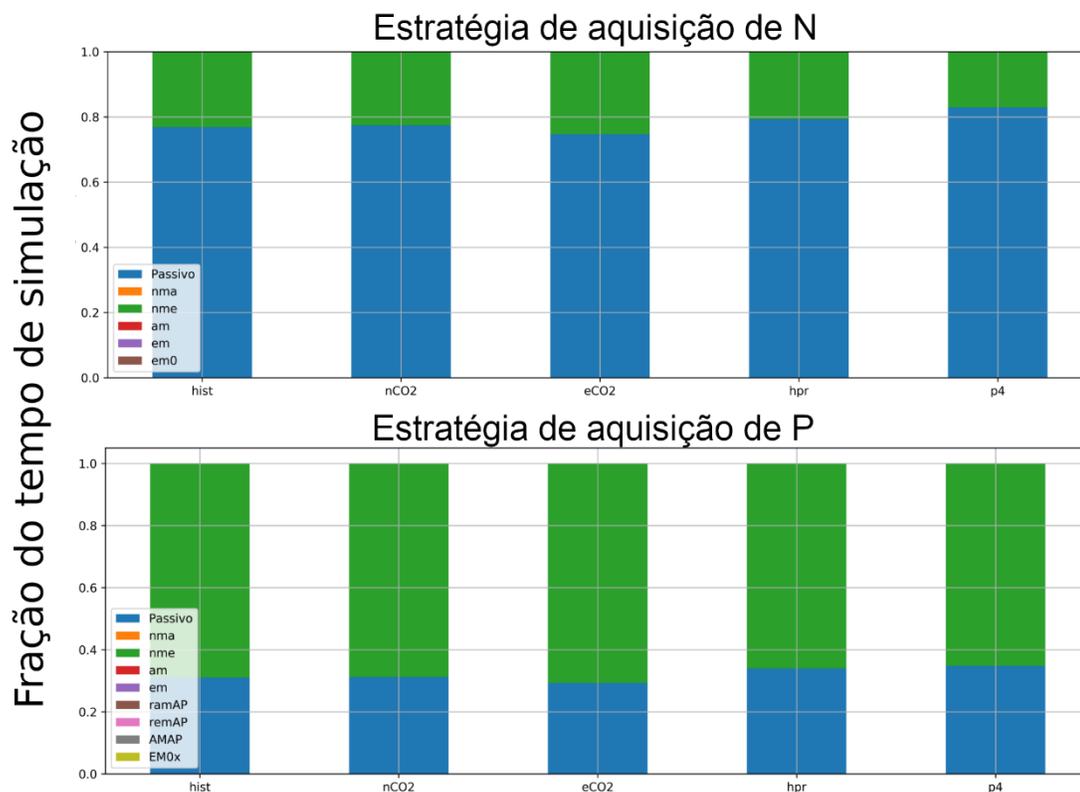
FS 8. Viés, ou diferença entre as médias dos fluxos GPP, AR, NPP e HR entre a simulação histórica e os tratamentos do teste de sensibilidade. Valores negativos indicam que o tratamento foi menor que a simulação histórica e valores positivos indicam o contrário. Valores positivos (negativos) indicam áreas onde tratamento foi maior (menor) que o dado da simulação histórica. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 9. Viés da massa de C nos reservatórios estruturais entre a simulação histórica e os tratamentos do teste de sensibilidade.



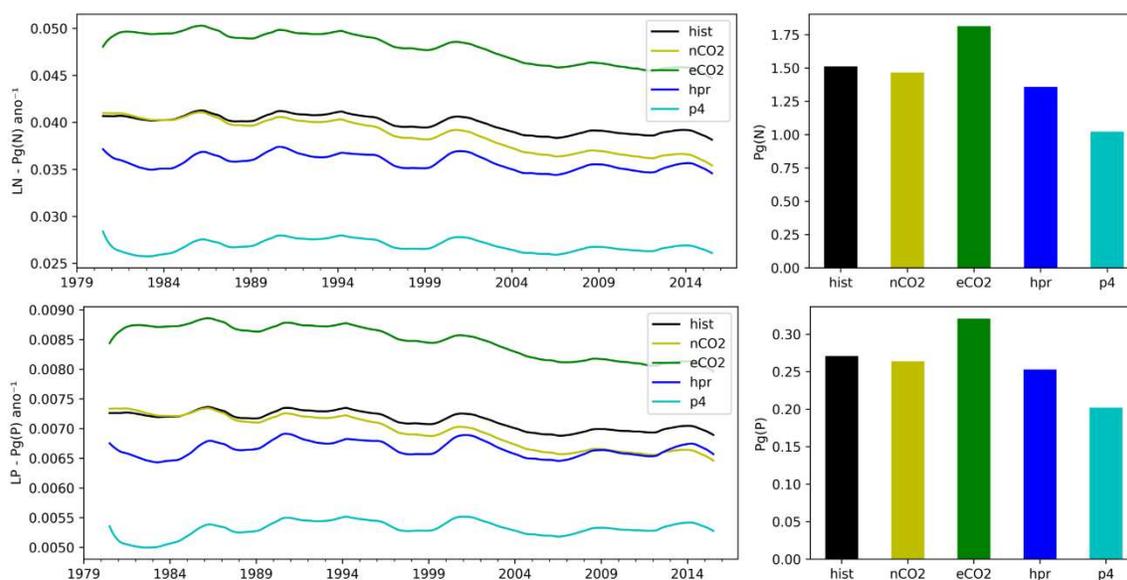
FS 9. Viés da massa de C nos reservatórios estruturais entre a simulação histórica e os tratamentos do teste de sensibilidade. Valores negativos indicam que o tratamento foi menor que a simulação histórica e valores positivos indicam o contrário. Valores positivos (negativos) indicam áreas onde tratamento foi maior (menor) que o dado da simulação histórica. (a) Reservatório de folhas; (b) reservatório de raízes finas e (c), reservatório de tecidos lenhosos. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 10. Estratégias de aquisição de N e P prevalentes nos grãos espaciais durante o período simulado (1979-2016) nos experimentos nCO2, eCO2, p4 e hpr e na simulação histórica.



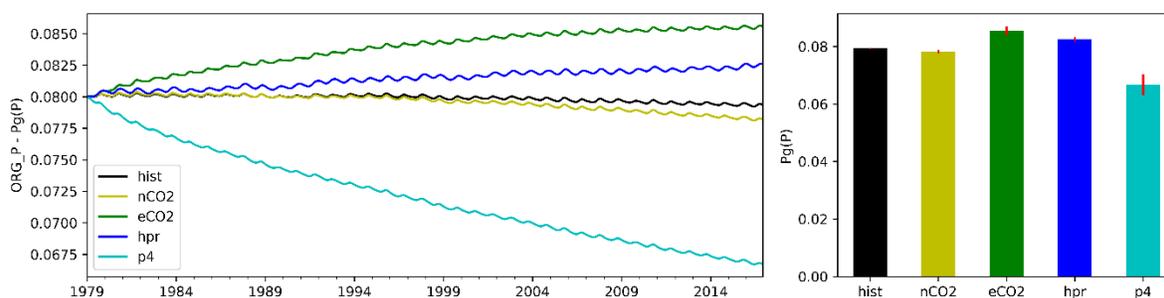
FS 10 Estratégias de aquisição de nitrogênio (em cima) e fósforo (em baixo) utilizadas pela vegetação, as barras (eixo y) denotam o tempo total de simulação (1979-2016). O tamanho das barras coloridas corresponde a fração de dias em que a estratégia foi utilizada. As siglas nas legendas representam diferentes estratégias de aquisição do Quadro 3. FONTE: Dados da Pesquisa.

FS 11. Fluxos de N e P da vegetação para o solo sob os tratamentos nCO<sub>2</sub>, eCO<sub>2</sub>, p4 e hpr e na simulação histórica.



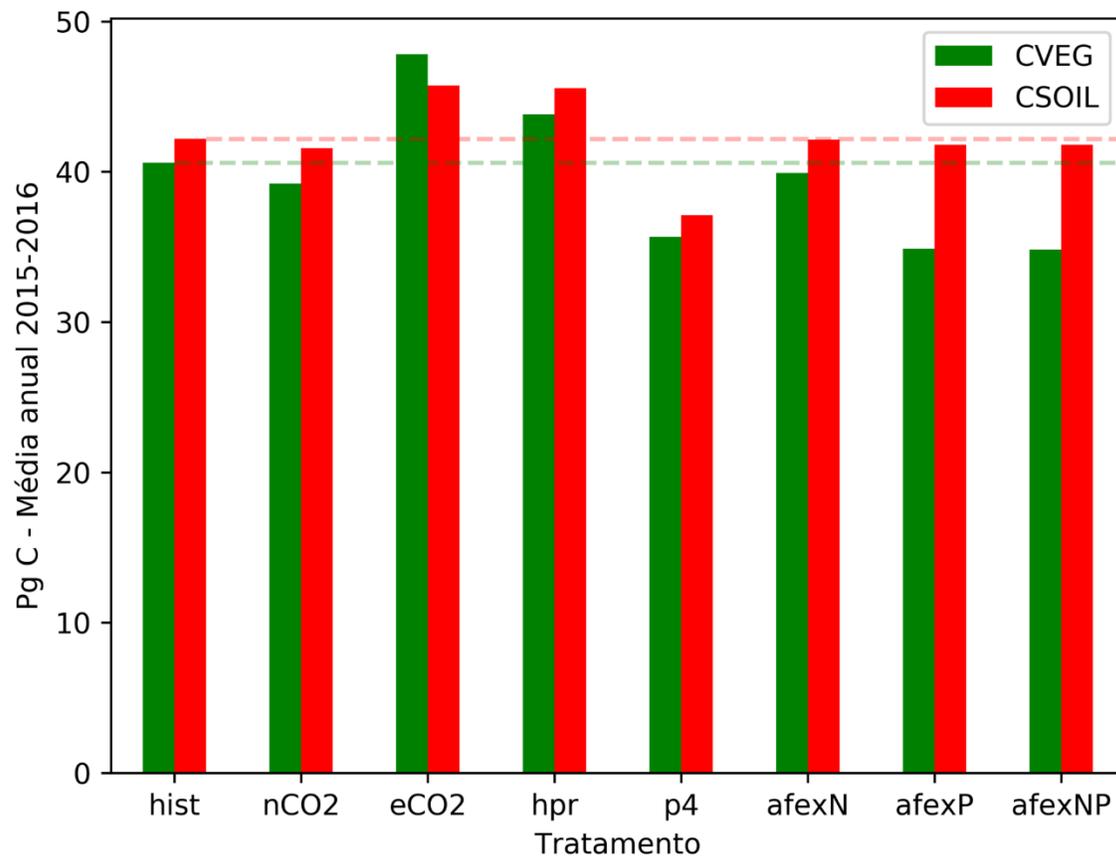
FS 11. Acima: séries temporais com o fluxo de Nitrogênio (N) da vegetação para os reservatórios de Serapilheira 1 e 2 - LN (Figura 2), O gráfico de barras indica a massa de N acumulada no período simulado. Abaixo: O mesmo para o fluxo de P (Fósforo). As séries foram suavizadas por uma média rolante central com janela de 12 meses para facilitar a visualização. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 12. Séries temporais descrevendo o estado integrado do reservatório de P orgânico no solo na simulação histórica e nos tratamentos do teste de sensibilidade.



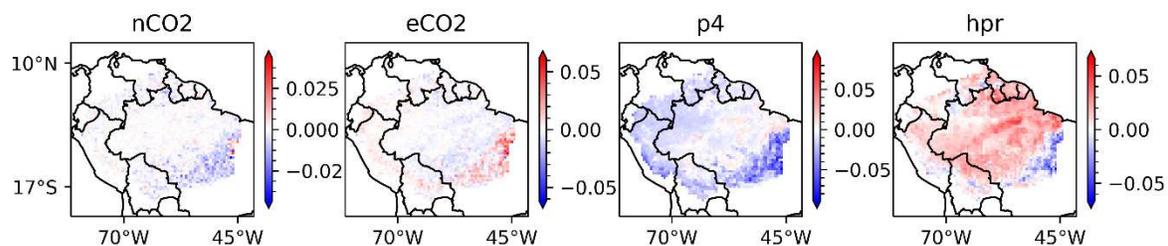
FS 12. Séries temporais do P orgânico (ORG\_P) no solo sob diferentes tratamentos do teste de sensibilidade de na simulação histórica. As séries foram suavizadas or uma média rolante central com janela de 2 meses. As barras indicam a massa de P no reservatório orgânico no dia final da simulação. As barras vermelhas indicam o desvio padrão da série temporal. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 13. Comparação da massa de C na vegetação (CVEG) e no solo (CSOIL) em todos os tratamentos do teste de sensibilidade.



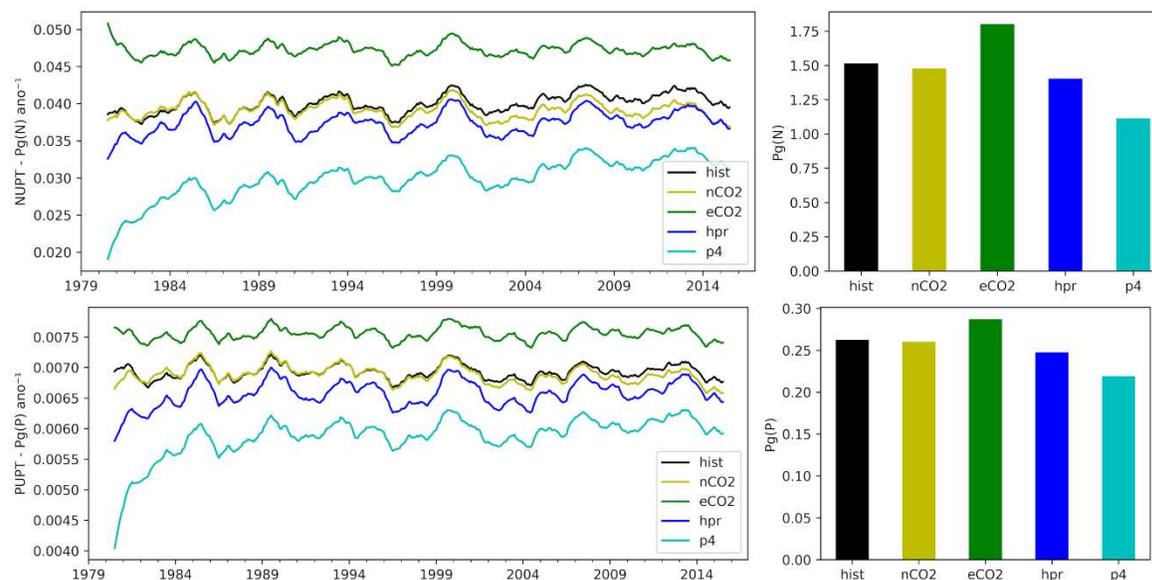
FS 13. Média anual (2016) dos reservatórios de C no solo (CSOIL) e na vegetação (CVEG) integrados espacialmente na área de estudo para cada um dos tratamentos do teste de sensibilidade. Valores em Pg de C. FONTE: Dados da pesquisa.

FS14. Diferenças entre os valores médios de Eficiência no Uso do C (CUE) entre os tratamentos e a simulação histórica.



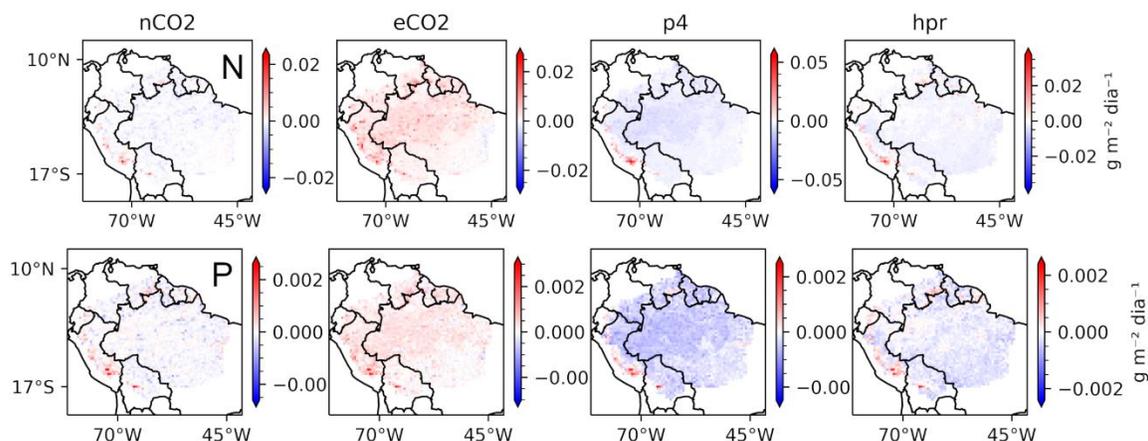
FS 14. Viés entre os tratamentos e a simulação histórica para a CUE. Valores positivos (negativos) indicam regiões onde a eficiência no uso de C foi maior (menor) no tratamento em comparação aos valores da simulação histórica. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 15. Aquisição de nutrientes na simulação histórica e nos tratamentos do teste de sensibilidade.



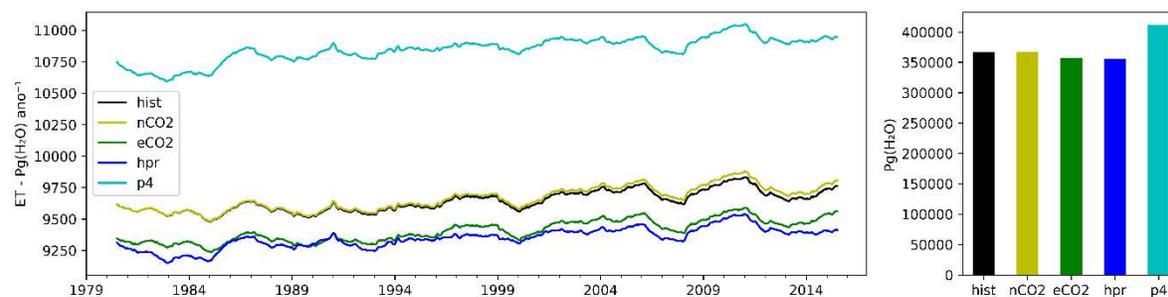
FS 15. Acima: Aquisição de Nitrogênio (NUPT); abaixo: Aquisição de Fósforo (PUPT) integradas para a área de estudo. As séries temporais foram suavizadas por uma média rolante com janela de 12 meses. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 16. Diferença entre a média histórica e os tratamentos do teste de sensibilidade para a Aquisição de nutrientes.



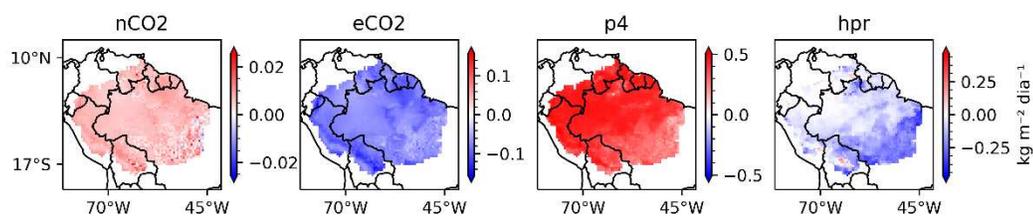
FS 16 Viés entre os tratamentos e a simulação histórica para a aquisição de N (acima) e P (abaixo). Valores positivos (negativos) indicam regiões onde a aquisição de N/P foi maior (menor) no tratamento em comparação aos valores da simulação histórica. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 17. Séries temporais da Evapotranspiração integrada para a AE na simulação histórica e nos tratamentos do teste de sensibilidade.



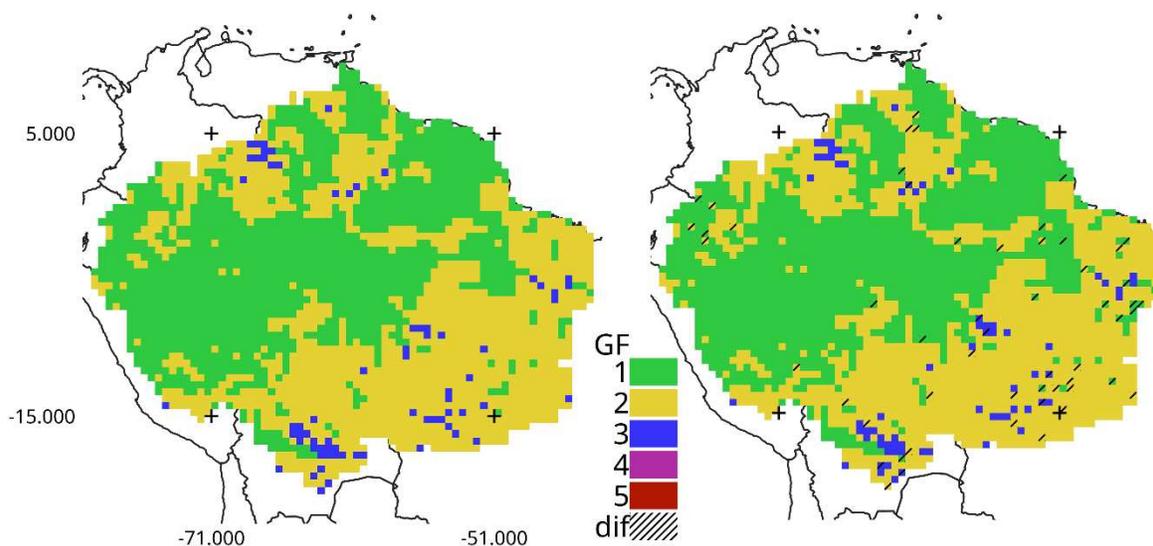
FS 17. Séries temporais com a ET integrada para a AE nos tratamentos e na simulação histórica. O gráfico de barras indica a acumulação gerada nos 38 anos de simulação. As séries foram suavizadas por meio de média rolante com janela de 12 meses. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 18. Diferenças na ET entre a simulação histórica e os tratamentos do teste de sensibilidade.



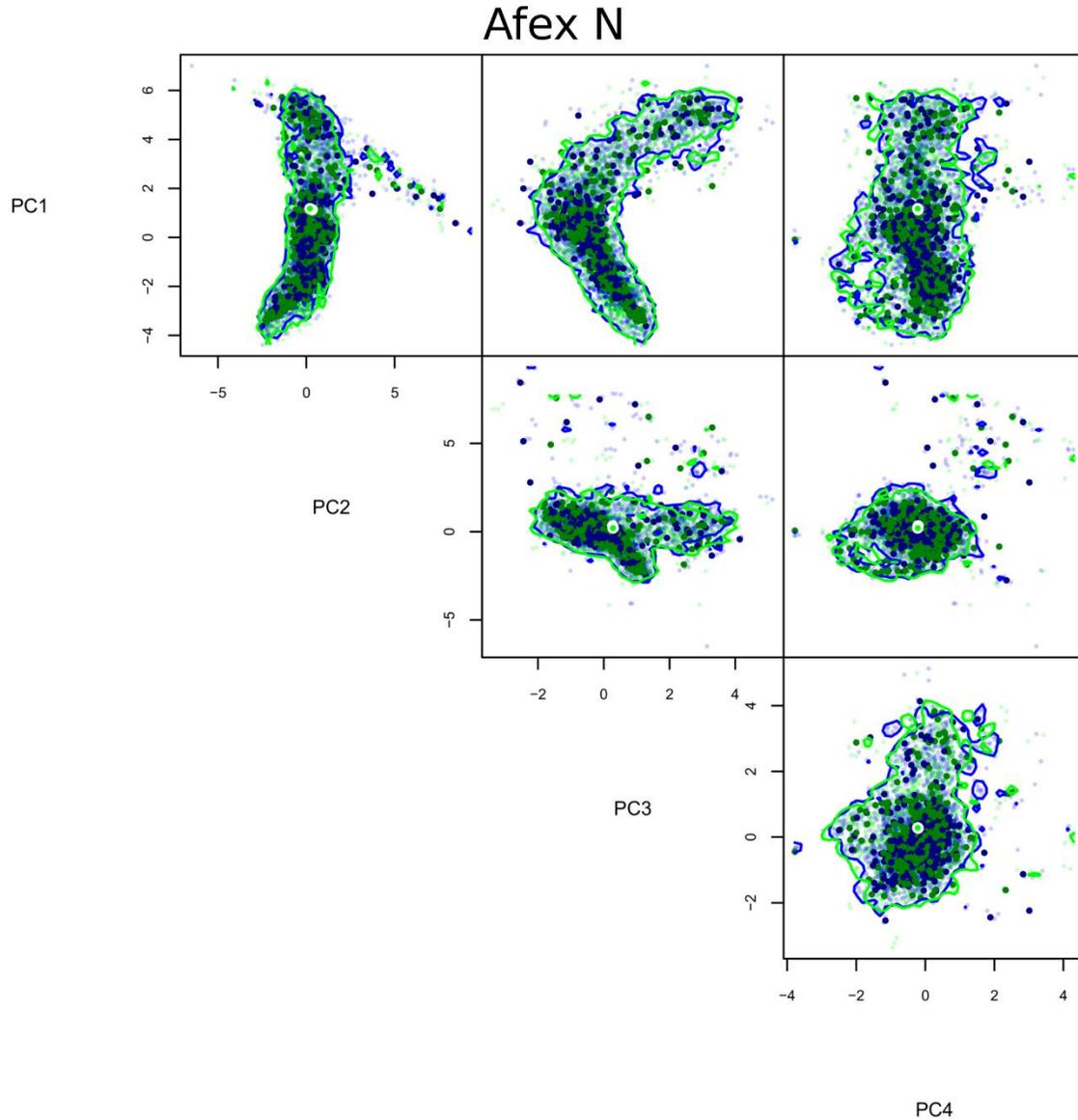
FS 18. Viés, ou diferença entre a ET média de cada um dos tratamentos do teste de sensibilidade em relação a simulação histórica. Valores positivos (negativos) indicam regiões onde a ET foi maior (menor) no tratamento em comparação aos valores da simulação histórica. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 19. Alterações na distribuição geográfica dos grupos funcionais sob o tratamento AfexN.



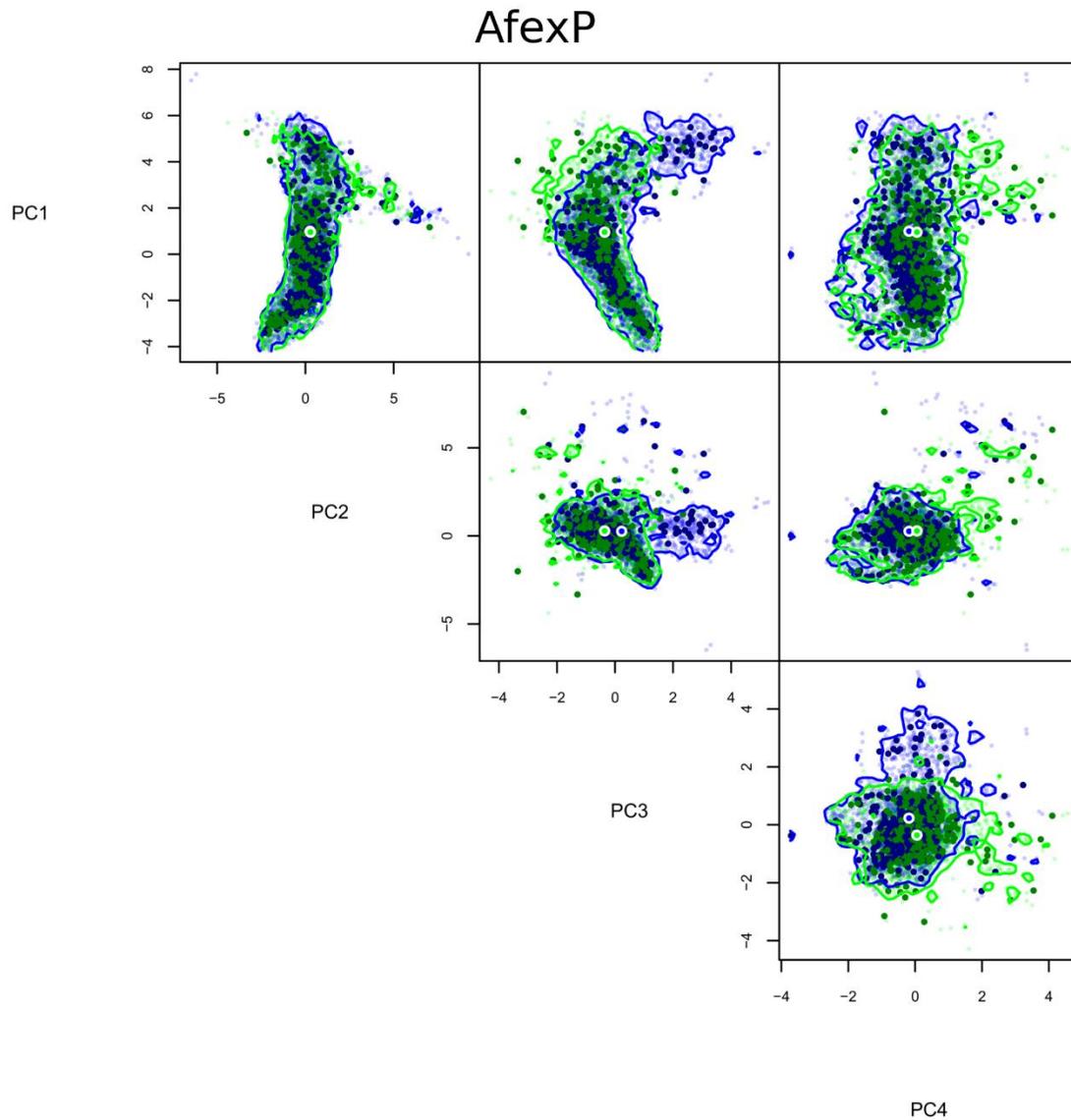
FS 19. Comparação entre os mapas de distribuição de grupos funcionais e grãos espaciais (de 1 a 5) entre a rodada histórica (hist) à esquerda, e do tratamento AfexN à direita, ao final do período simulado. Células de grade hachuradas marcam àquelas que são diferentes entre os tratamentos. As cores de cada grupo remetem as cores da Figura 25, que descreve a identidade e composição funcional de cada grupo. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 20. Comparação entre os hipervolumes hist e AfexN.



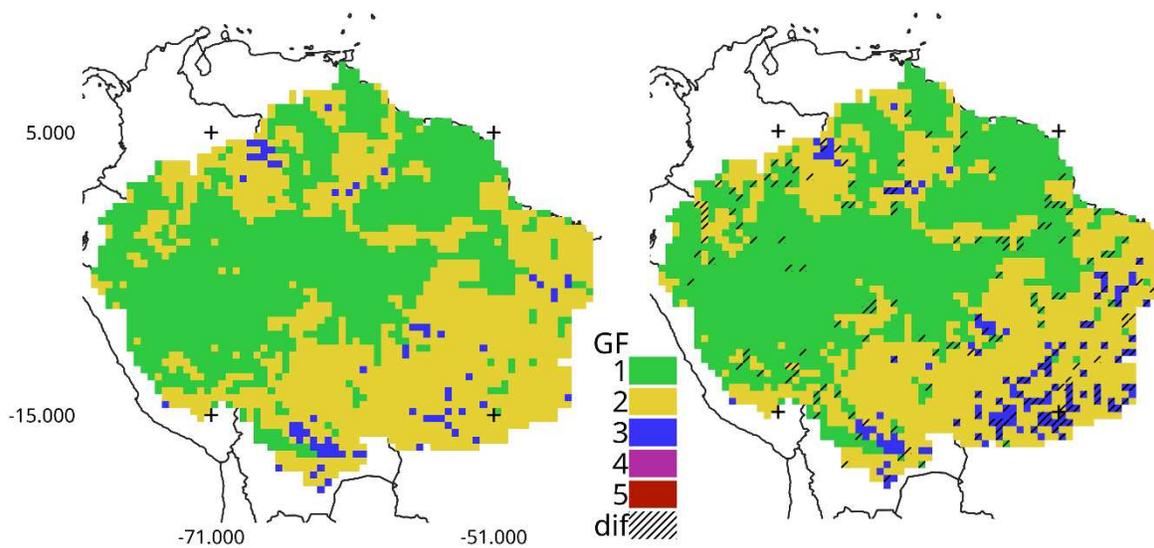
FS 20. Comparação entre os hipervolumes dos tratamentos hist (azul) e AfexN (verde). As diferenças entre os centroides e a nuvem de pontos são interpretadas como modificações na composição funcional de grãos espaciais em cada tratamento. A direção dessas diferenças, com relação aos eixos PC1, 2, 3 e 4 fornece a informação que pode ser decodificada através do uso da Tabela 3. FONTE: Dados da pesquisa.

## FS 21. Comparação entre os hipervolumes hist e AfexP



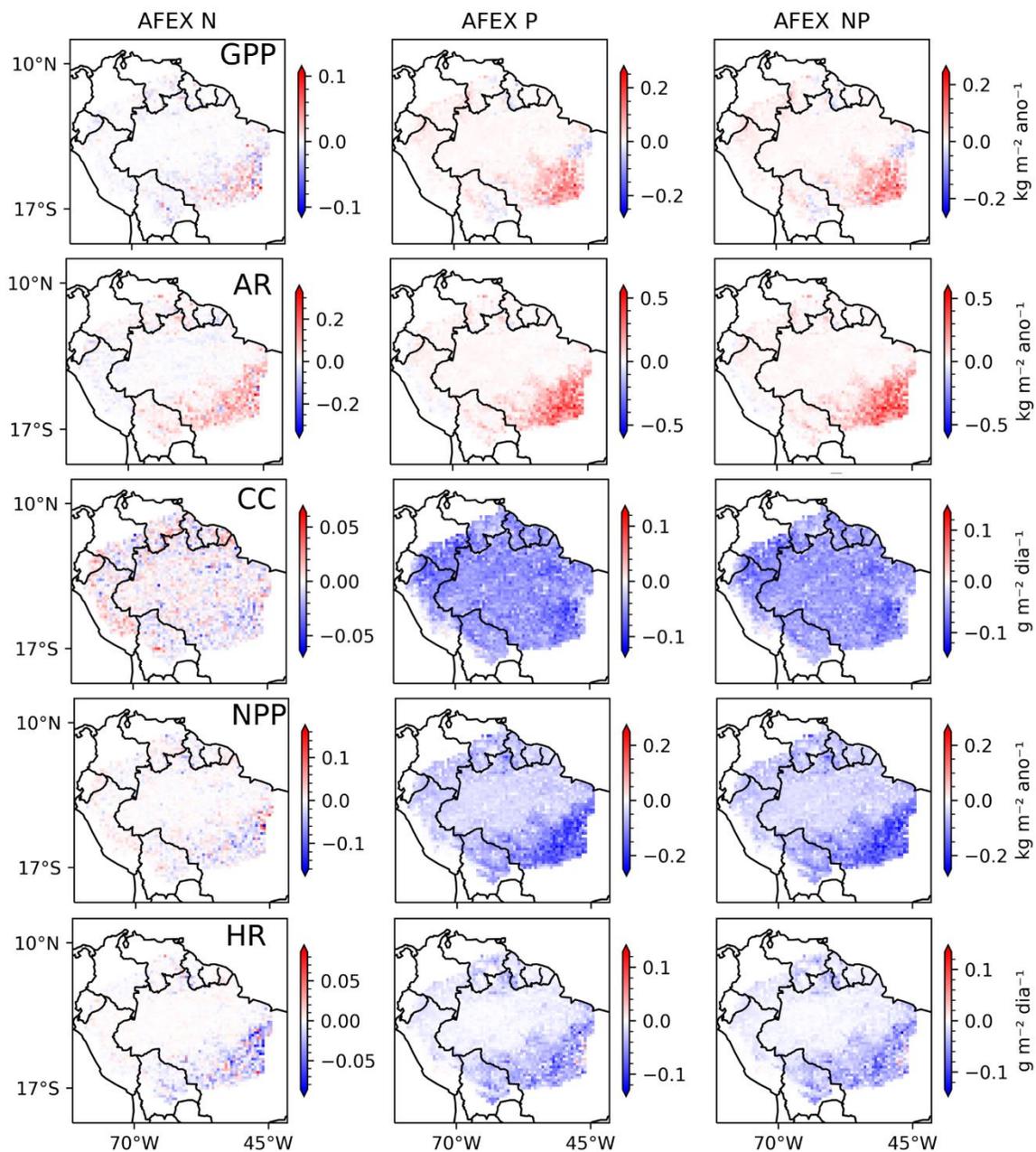
FS 21. Comparação entre os hipervolumes dos tratamentos hist (azul) e AfexP (verde). As diferenças entre os centroides e a nuvem de pontos são interpretadas como modificações na composição funcional de grãos espaciais em cada tratamento. A direção dessas diferenças, com relação aos eixos PC1, 2, 3 e 4 fornece a informação que pode ser decodificada através do uso da Tabela 3. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 22. Alterações na distribuição geográfica dos grupos funcionais sob o tratamento AfexP.



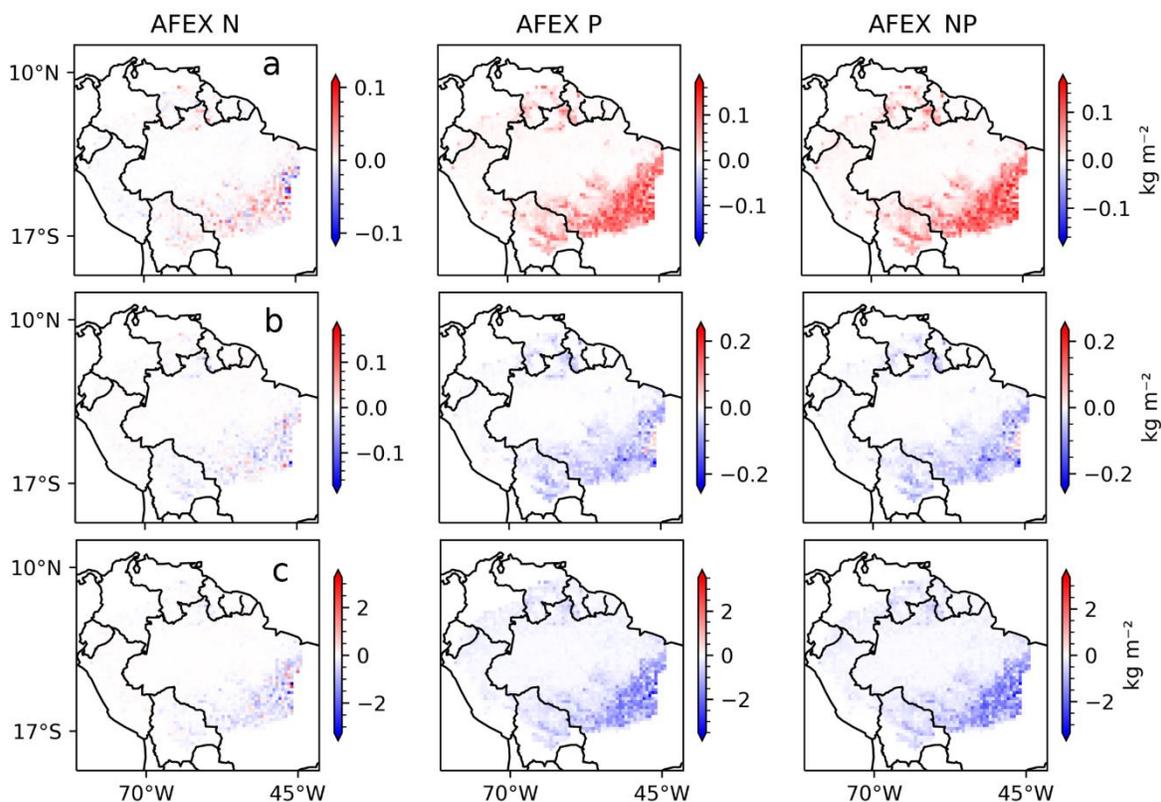
FS 22. Comparação entre os mapas de distribuição de grupos funcionais (de 1 a 5) entre a rodada histórica (hist) à esquerda, e do tratamento AfexP à direita, ao final do período simulado. Células de grade hachuradas marcam àquelas que são diferentes entre os tratamentos. As cores de cada grupo remetem as cores da Figura 25, que descreve a identidade e composição funcional de cada grupo. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 23. Diferença entre as médias dos fluxos de C dos testes de fertilização com nutrientes e da simulação histórica.



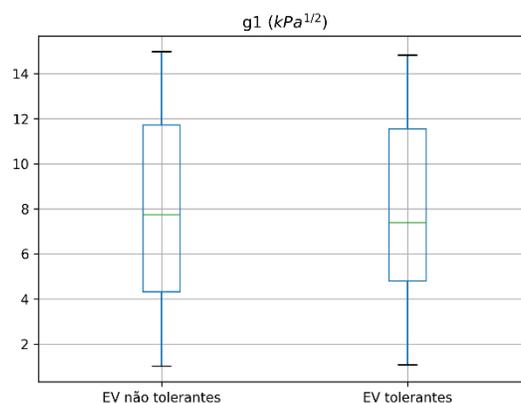
FS 23. Diferença entre as médias de GPP (produtividade primária bruta), AR (Respiração autotrófica), CC (Custos de C para a aquisição de nutrientes), NPP (produtividade primária líquida), e HR (respiração heterotrófica) entre tratamentos de adição de nutrientes (afexN, afexP e afexNP) e o tratamento hist. Valores positivos (negativos) indicam áreas onde os valores do teste de sensibilidade foram maiores (menores) que os valores da simulação histórica. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 24. Diferença entre as médias dos reservatórios de C dos testes de fertilização com nutrientes e da simulação histórica.



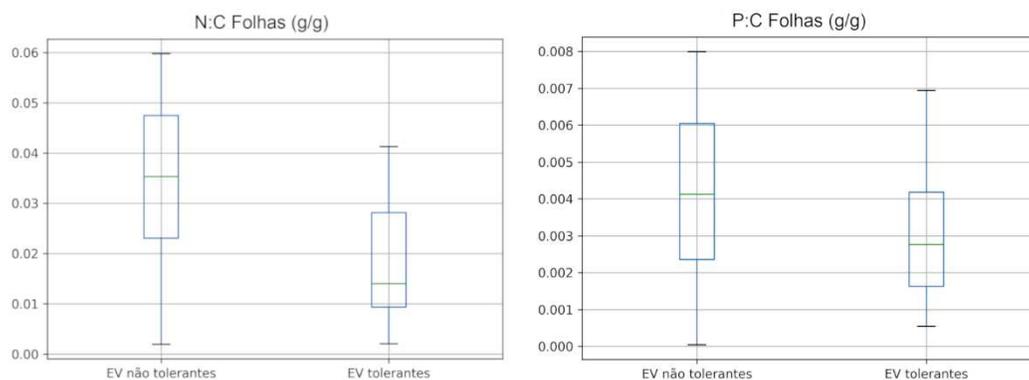
FS 24. Diferença entre os valores médios para a densidade de C nos reservatórios da vegetação (a: folhas, b: raízes finas e c: tecidos lenhosos) entre os experimentos de adição de nutrientes (afexN, afexP e afexNP) e os experimento hist. Valores positivos (negativos) indicam áreas onde os valores do teste de sensibilidade foram maiores (menores) que os valores da simulação histórica. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 25. Comparação da distribuição do atributo variante  $g1$  entre as estratégias tolerantes e não tolerantes ao stress hídrico



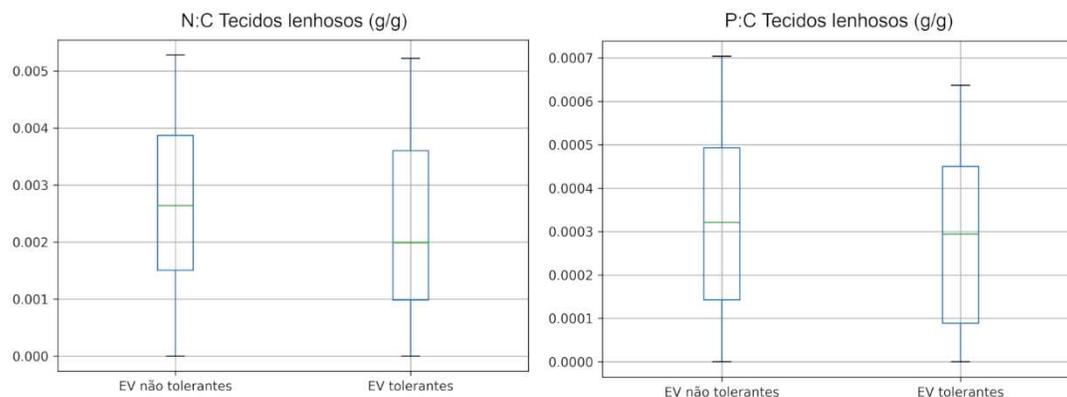
FS 25. Comparação da distribuição do atributo variante  $g1$  entre as estratégias tolerantes e não tolerantes ao stress hídrico. Os valores de  $g1$  são extraídos da tabela inicial de EV utilizada na simulação histórica e nos testes de sensibilidade. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 26. Status nutricional das folhas entre EV tolerantes e não tolerantes a seca.



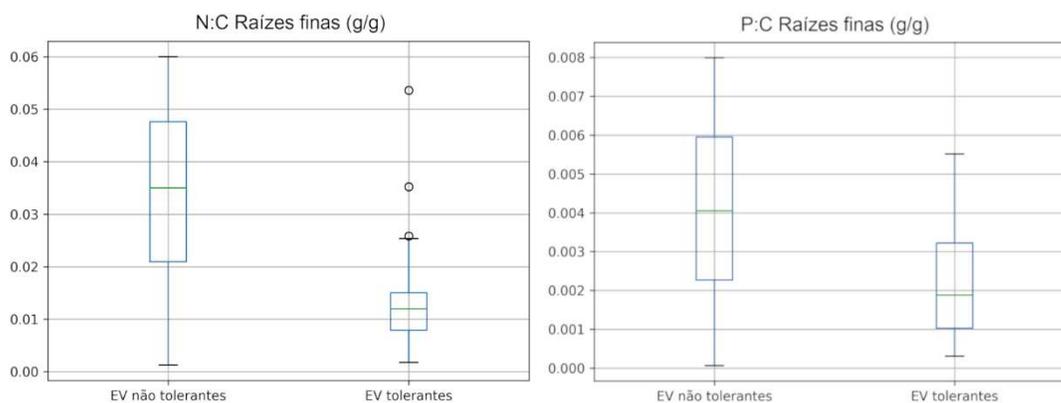
FS 26. Razões de massa de N e P por C foliar entre os as EV tolerantes e não tolerantes a seca. Os valores dos atributos funcionais são extraídos da tabela inicial de EV utilizada na simulação histórica e nos testes de sensibilidade. FONTE: Dados da pesquisa.

**FS 27. Status nutricional dos tecidos lenhosos entre EV tolerantes e não tolerantes a seca.**



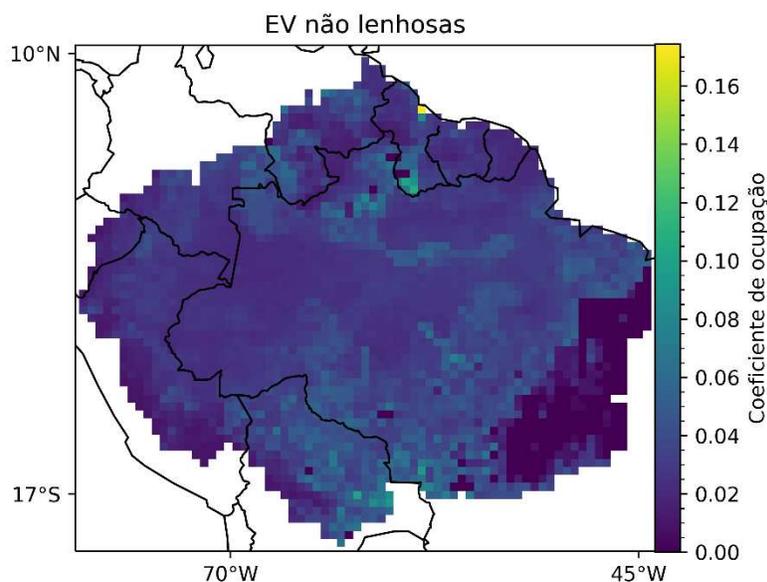
FS 27. Razões de massa de N e P por C nos tecidos lenhosos entre os as EV tolerantes e não tolerantes a seca. Os valores dos atributos funcionais são extraídos da tabela inicial de EV utilizada na simulação histórica e nos testes de sensibilidade. FONTE: Dados da pesquisa.

**FS 28. Status nutricional das raízes finas entre EV tolerantes e não tolerantes a seca.**



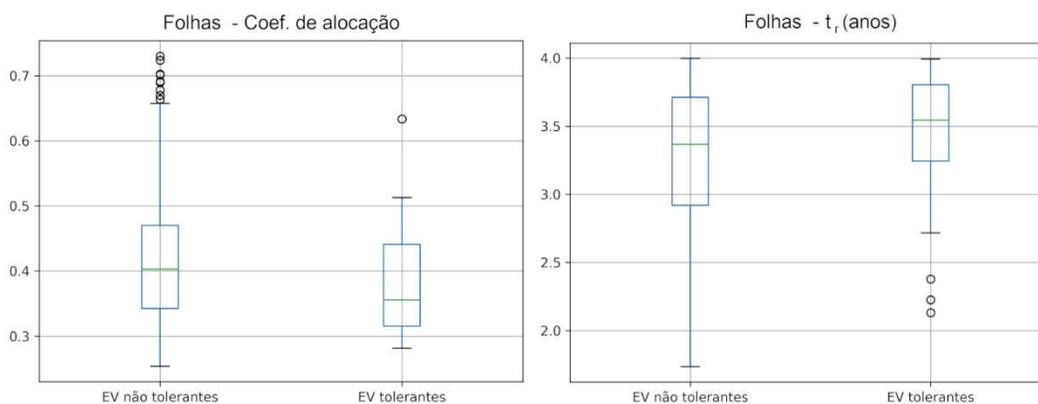
FS 28. Razões de massa de N e P por C nas raízes finas entre os as EV tolerantes e não tolerantes a seca. Os valores dos atributos funcionais são extraídos da tabela inicial de EV utilizada na simulação histórica e nos testes de sensibilidade. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 29. As cinco EV não lenhosas que pertencem ao grupo das 38 EV tolerantes a seca.



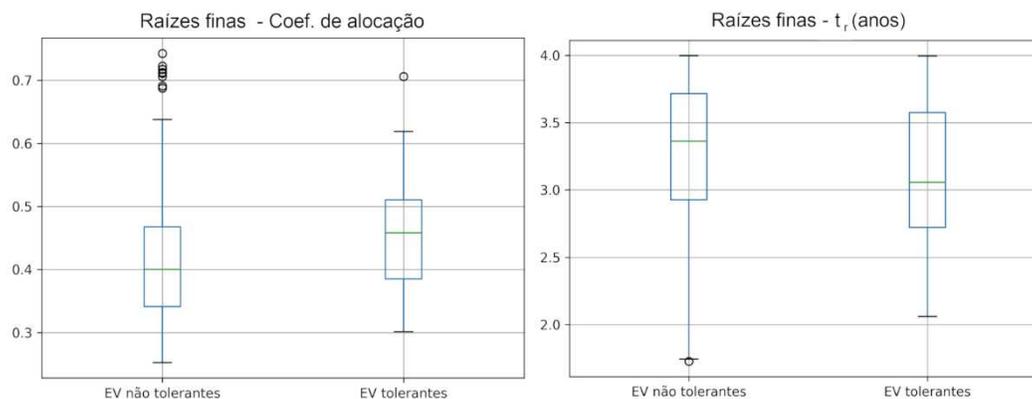
FS 29. Grupo das 5 EV não lenhosas tolerantes a seca. A região mais escura do mapa marca a área de ausência de EV gramíneas. Este grupo de 5 EV é composto por 4 EV com ciclo fotossintético C3 e uma EV com C4. . FONTE: Dados da pesquisa.

FS 30. Turnover do reservatório foliar entre as estratégias tolerantes e não tolerantes a seca.



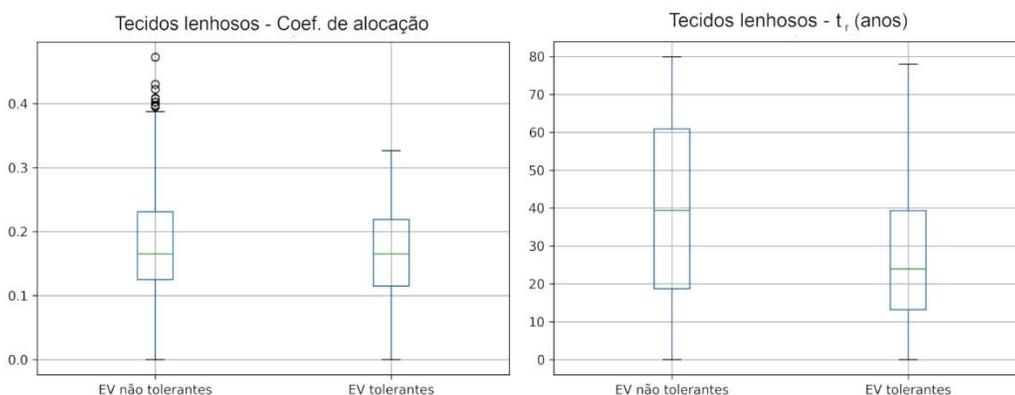
FS 30. Comparação dos coeficientes de alocação nas folhas entre as estratégias tolerantes e não tolerante a seca. Os valores dos atributos funcionais são extraídos da tabela inicial de EV utilizada na simulação histórica e nos testes de sensibilidade. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 31. Turnover do reservatório de raízes finas entre as estratégias tolerantes e não tolerantes a seca.



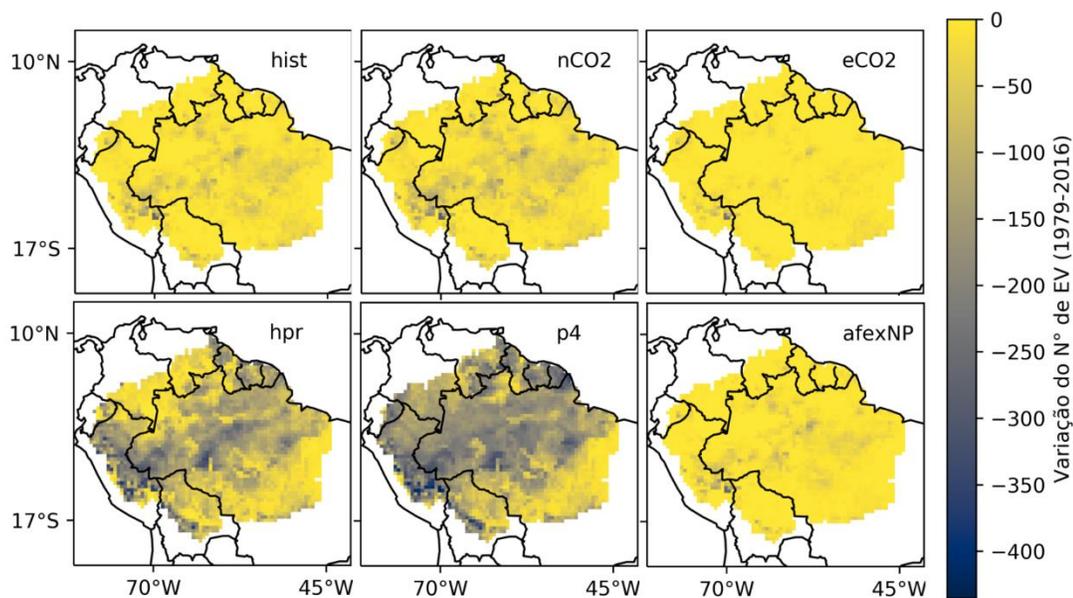
FS 31. Comparação dos coeficientes de alocação nas raízes finas entre as estratégias tolerantes e não tolerante a seca. Os valores dos atributos funcionais são extraídos da tabela inicial de EV utilizada na simulação histórica e nos testes de sensibilidade. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 32. Turnover do reservatório de tecidos lenhosos entre as estratégias tolerantes e não tolerantes a seca.



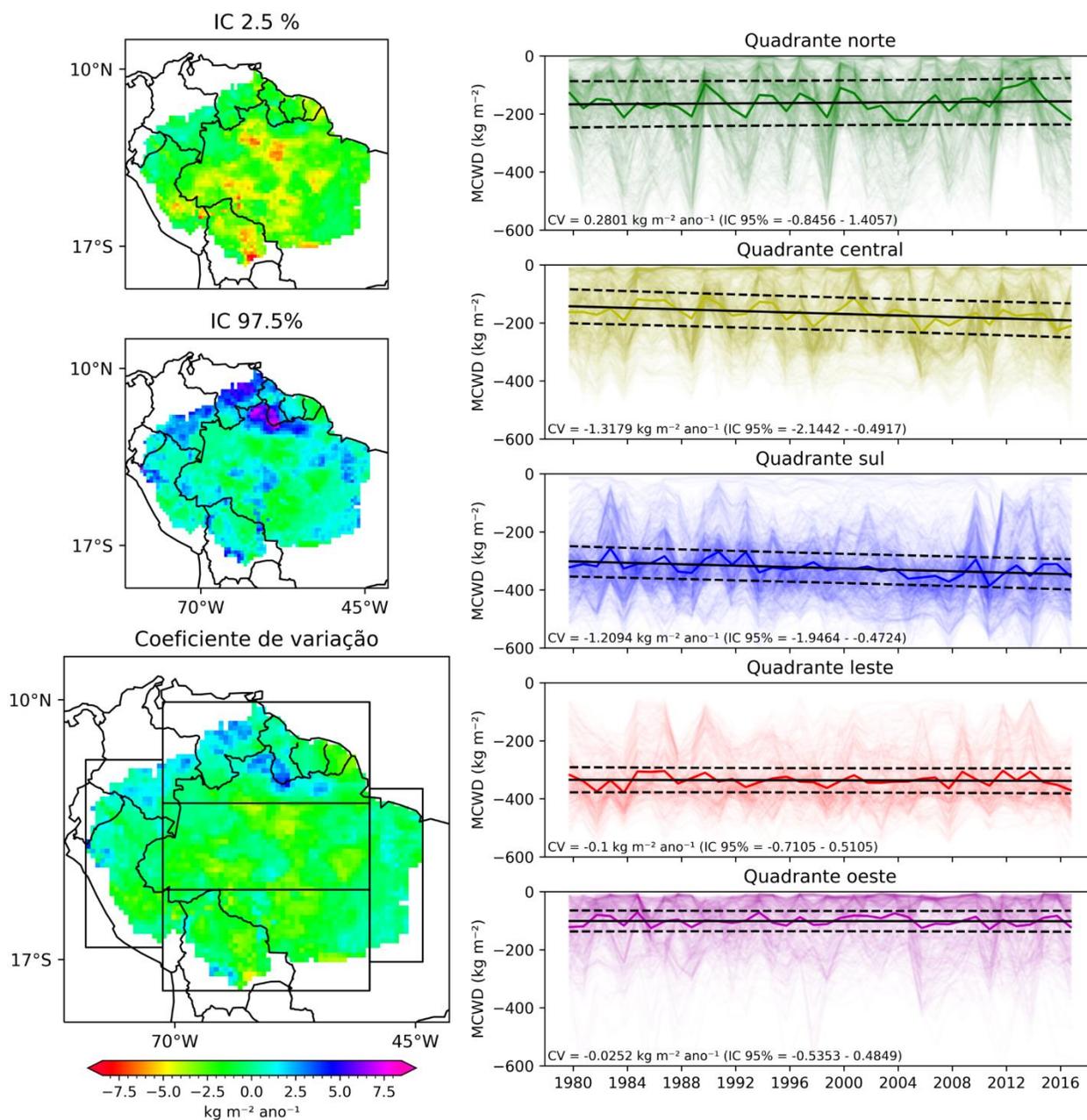
FS 32. Comparação dos coeficientes de alocação nos tecidos lenhosos entre as estratégias tolerantes e não tolerante a seca. Os valores dos atributos funcionais são extraídos da tabela inicial de EV utilizada na simulação histórica e nos testes de sensibilidade. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 33. Diferença entre a Riqueza Funcional (i.e., número de EV coexistentes) entre o início e o final da simulação histórica e dos tratamentos do teste de sensibilidade.



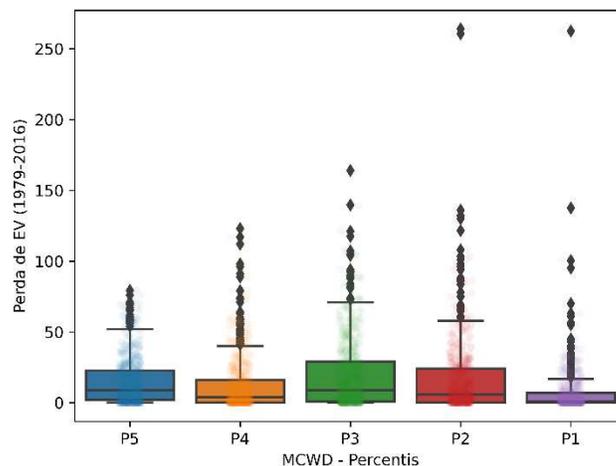
FS 33. Número de Estratégias de vida que foram excluídas das comunidades dos grãos espaciais entre 1979 e 2016 na simulação histórica (hist) e nos tratamentos apresentados na figura 46. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 34. Uma visão espacial da variação temporal do MCWD no período simulado.



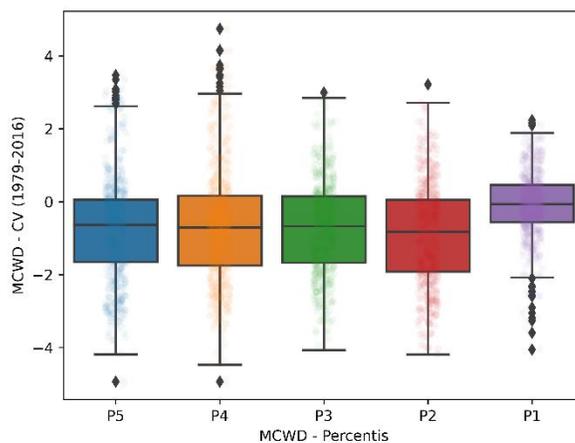
FS 34. Coluna da esquerda: Mapas apresentando o Coeficiente de variação linear (CV) que representa a tendência linear das séries temporais de MCWD (1979-2016) para os grãos espaciais. Intervalos de Confiança (IC) superior (IC 97.5%) e inferior (IC 2.5%). Os retângulos delimitam os quadrantes utilizados para a integração espacial do MCWD sub-regional. Coluna da direita: Séries temporais integradas para os quadrantes. Para cada quadrante a linha contínua da cor dominante é a série temporal integrada. Modelos de regressão linear (OLS) para a série temporal integrada espacialmente e IC em preto. Em cada série temporal todas as células de grade aparecem parcialmente transparentes na cor correspondente. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 35. Perda de EV na simulação histórica, nos grãos espaciais, de acordo com os percentis de MCWD médio 1979-2016



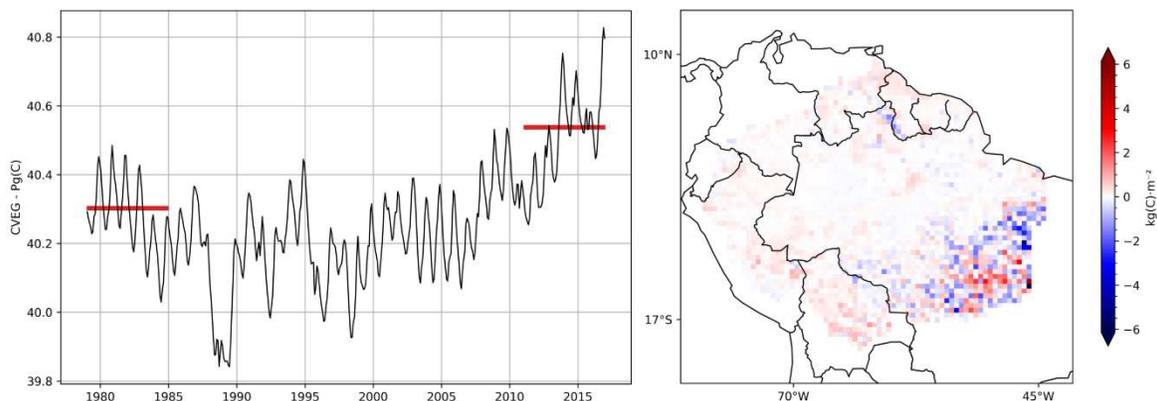
FS 35. Distribuições de perda de EV, na simulação histórica, nos 5 percentis de MCWD médio. Apenas as médias de P3 e P2, P5 e P2 e P5 e P4 não foram significativamente distintas (ANOVA, com teste t de pares e  $\alpha$  igual a 0.05). FONTE: Dados da pesquisa

FS 36. Variação do MCWD na simulação histórica.



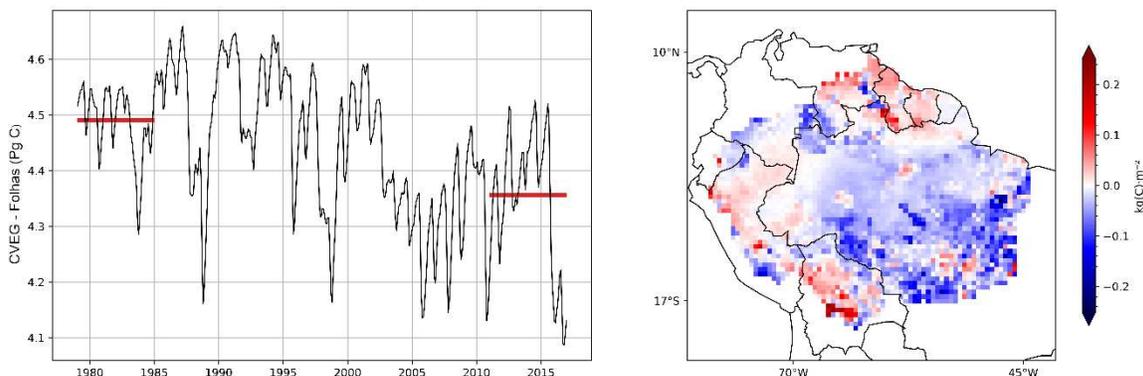
FS 36. Distribuições do coeficiente de variação do MCWD ( $\text{Kg/m}^2/\text{ano}$ ) na simulação histórica, nos 5 percentis de MCWD médio. A média de P1 foi estatisticamente significante maior que os outros percentis. As médias da dupla P4-P2 também foram diferentes (ANOVA, com teste t de pares e  $\alpha$  igual a 0.05). FONTE: Dados da pesquisa

### FS 37. Biomassa na vegetação (em Pg C) na simulação histórica.



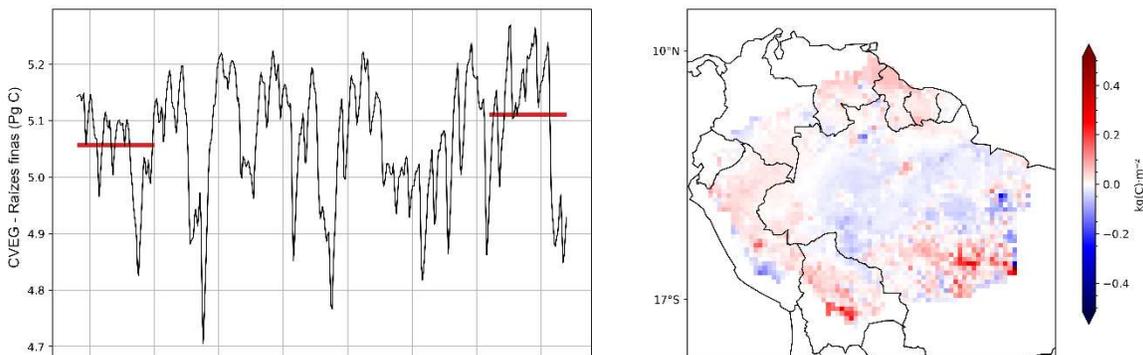
FS 37. Esquerda: Serie temporal com a biomassa mensal média integrada espacialmente na área de estudo. As linhas vermelhas demarcam os valores médios de biomassa dos 5 anos iniciais e finais (0.23 Pg C) (1979-1984 e 2012-2016). Direita: Mapa apresentando a diferença entre os períodos (inicial – final). FONTE: Dados da pesquisa.

### FS 38. Reservatório de Folhas – Simulação histórica.



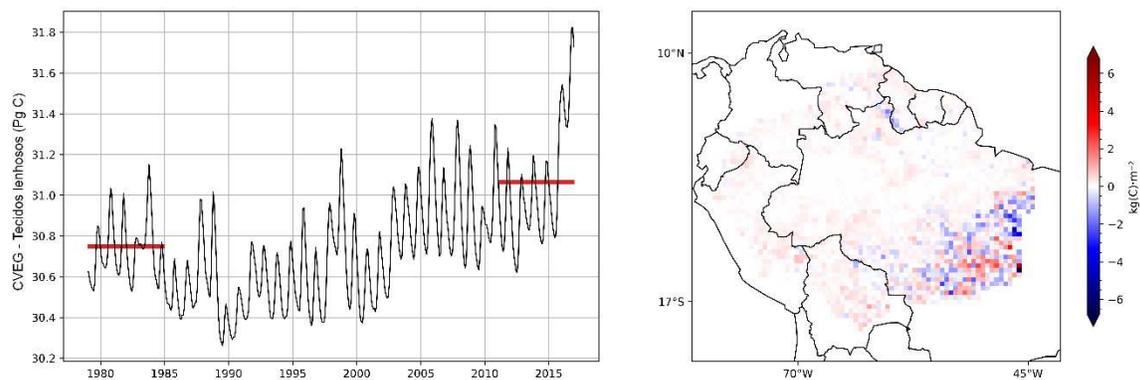
FS 38. Visualização da figura 37 aplicada ao reservatório estrutural de folhas. FONTE: Dados da pesquisa.

### FS 39. Reservatório de Raízes finas – Simulação histórica



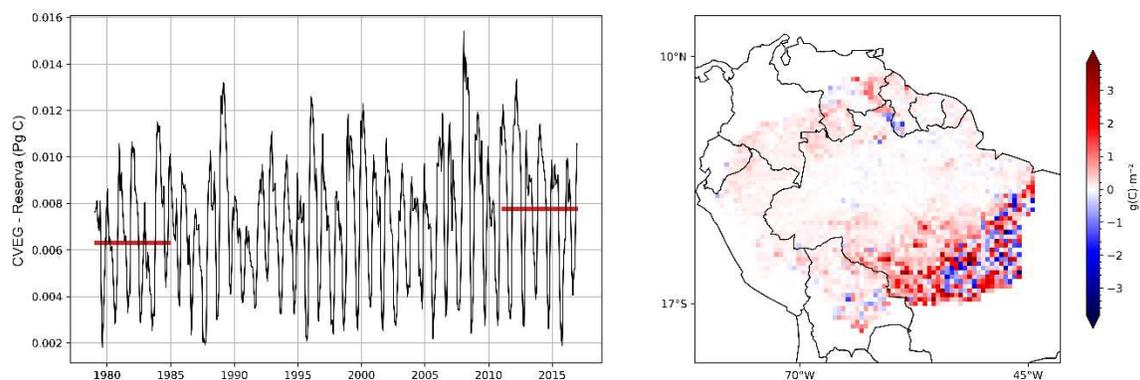
FS 39. Visualização da figura 37 aplicada ao reservatório estrutural de raízes finas. FONTE: Dados da pesquisa.

### FS 40. Reservatório de Tecidos lenhosos – Simulação histórica.



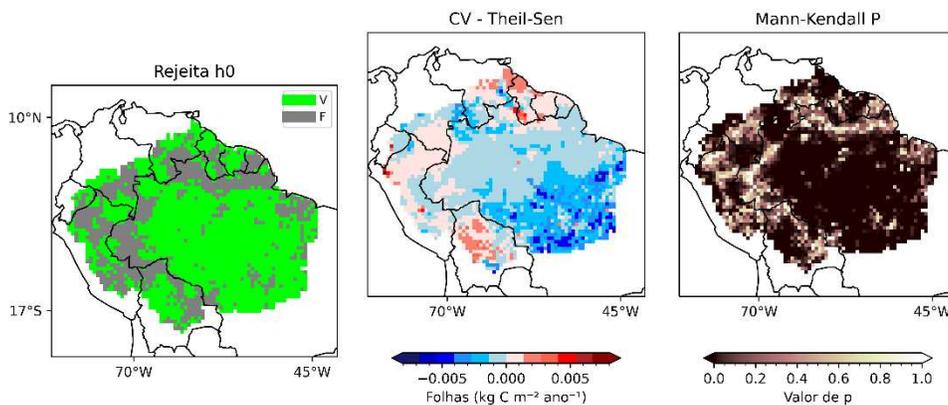
FS 40. Visualização da figura 37 aplicada ao reservatório estrutural de tecidos lenhosos. FONTE: Dados da pesquisa.

### FS 41. Compartimento de Reserva – Simulação histórica.



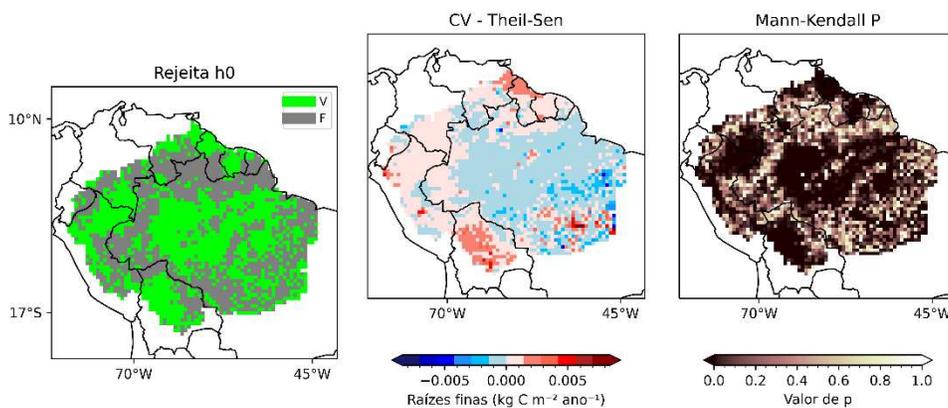
FS 41. Visualização da figura 37 aplicada ao reservatório não estrutural. FONTE: Dados da pesquisa.

### FS 42. Teste de Mann-Kendall para o compartimento de folhas.



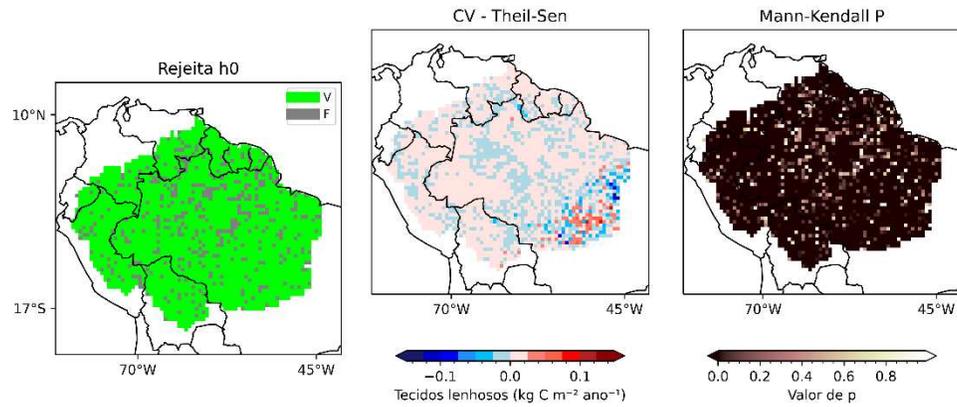
FS 42. Resultados do teste de Mann-Kendall para as séries temporais (médias anuais) de biomassa na vegetação (reservatório de folhas) na área de estudo. Esquerda: Mapa apresentando o teste de  $h_0$  de Mann-Kendall. As áreas verdes indicam a rejeição da hipótese nula com  $\alpha=0.05$ . Centro: coeficiente de variação linear Theil-Sen. Direita: valores de p (significância estatística) para o teste de Mann-Kendall. FONTE: Dados da pesquisa.

### FS 43. Teste de Mann-Kendall para o compartimento de raízes finas.



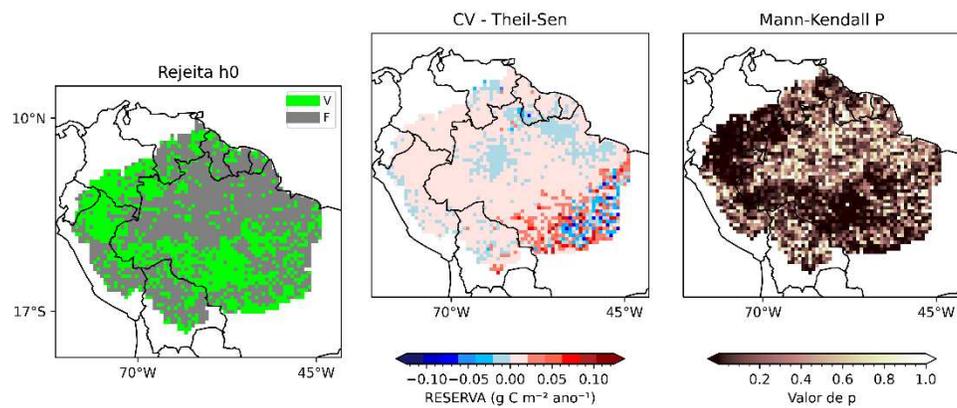
FS 43. Veja a legenda da FS 42. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 44 Teste de Mann-Kendall para o compartimento de tecidos lenhosos.



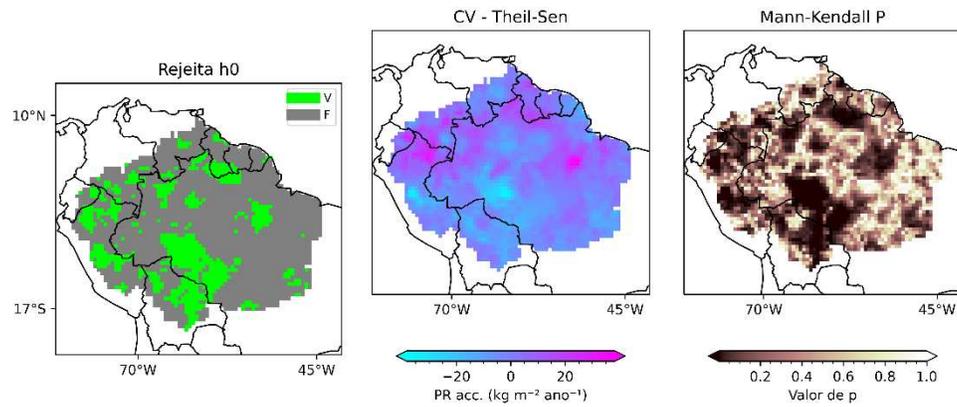
FS 44. Veja a legenda da FS 42. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 45. Teste de Mann-Kendall para o compartimento de reserva.



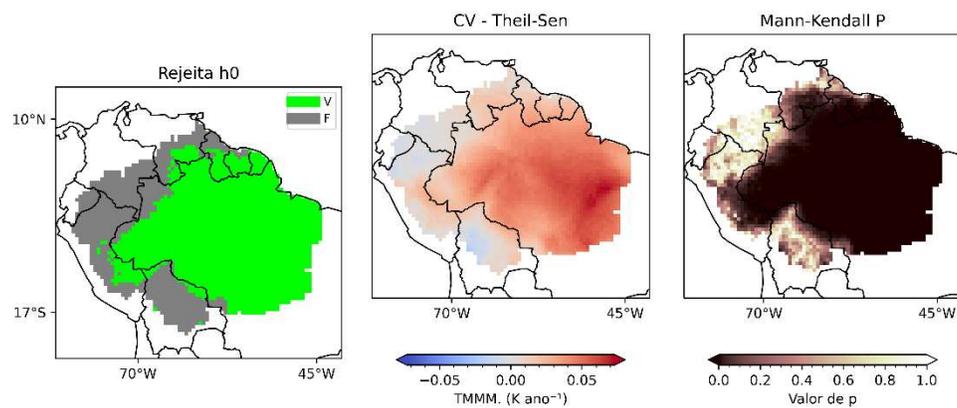
FS 45. Veja a legenda da FS 42. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 46. Teste de Mann-Kendall para a PR acumulada anual.



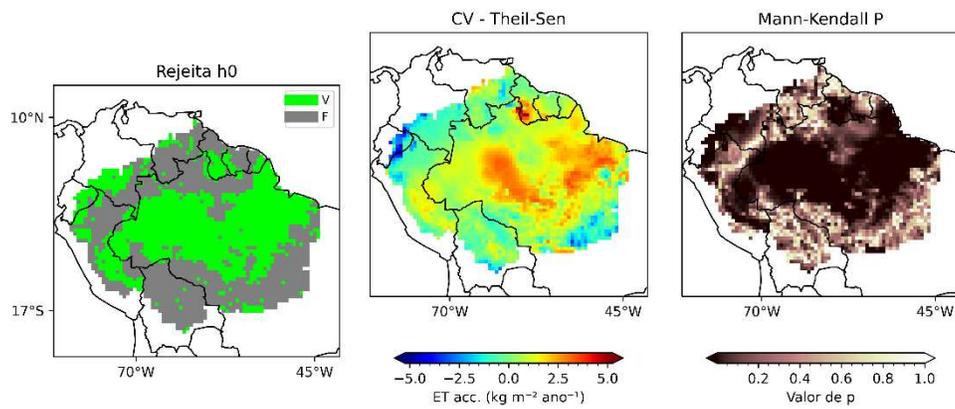
FS 46. Veja a legenda da FS 42. FONTE: Dados da pesquisa.

FS 47. Teste de Mann-Kendall para a TMMM.



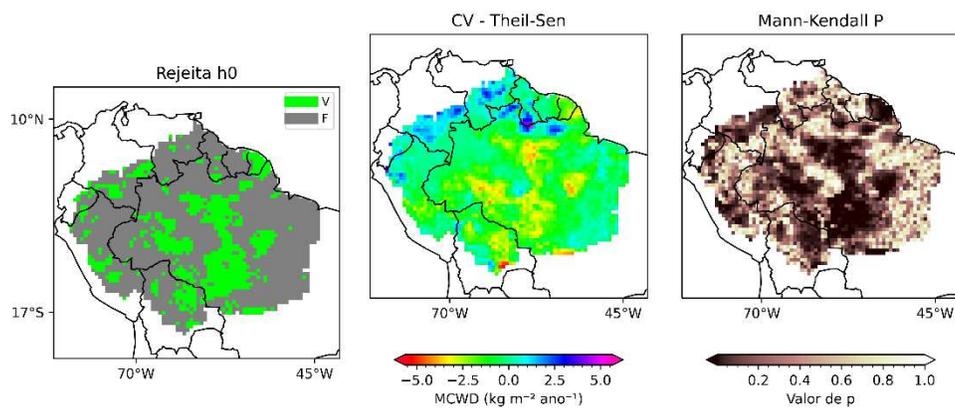
FS 47. Veja a legenda da FS 42. FONTE: Dados da pesquisa.

### FS 48. Teste de Mann-Kendall para a ET.



FS 48. Veja a legenda da FS 42. FONTE: Dados da pesquisa.

### FS 49. Teste de Mann-Kendall para o MCWD.



FS 49. Veja a legenda da FS 42. FONTE: Dados da pesquisa.