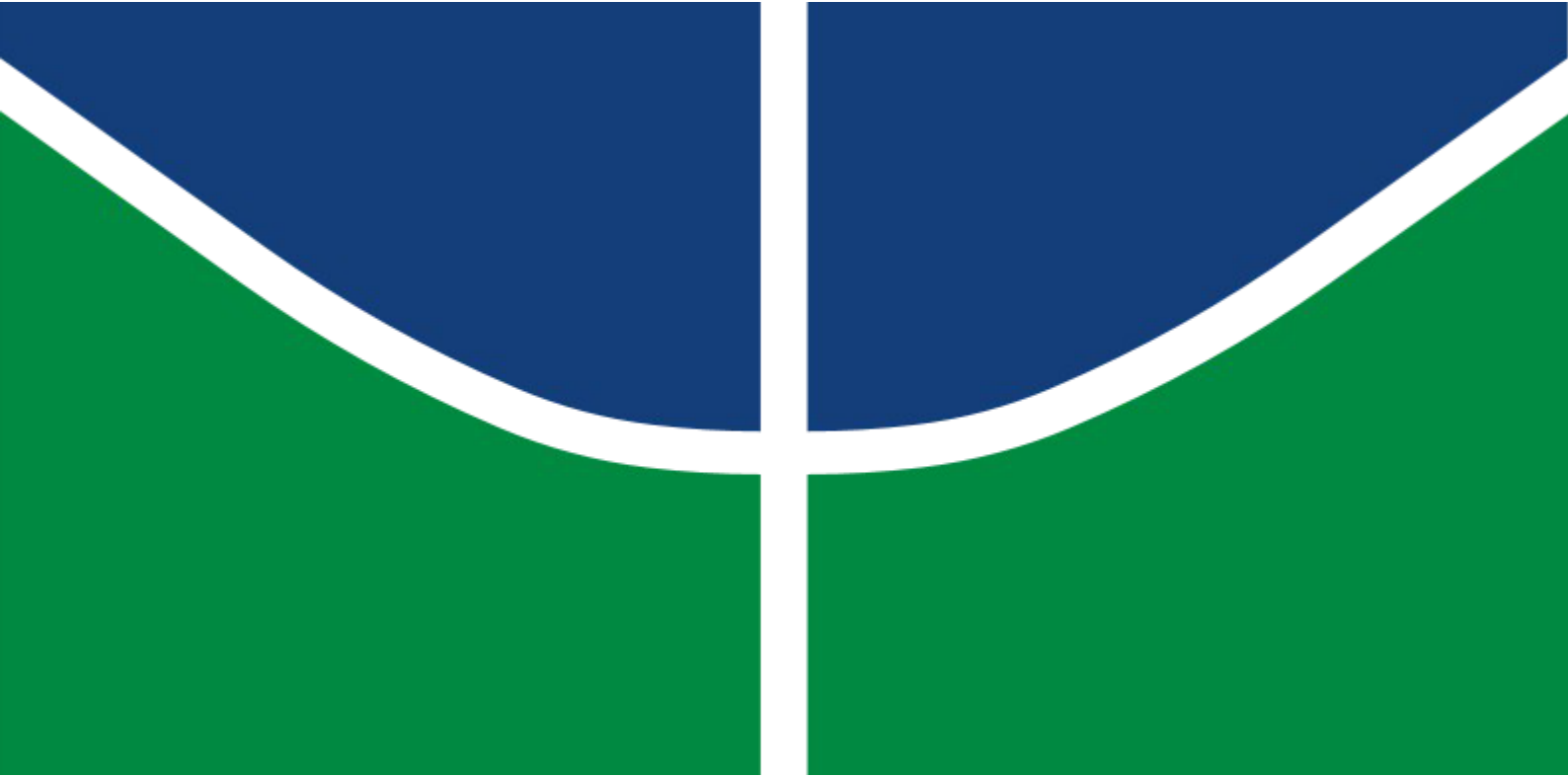




DISSERTAÇÃO

**ATRIBUTOS E MÉTRICAS FUNCIONAIS NA ESTIMATIVA DE BIOMASSA
AÉREA EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DO CERRADO**

RUAN FELIPE LIMA CALDEIRA

Brasília, maio de 2025

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

FACULDADE DE TECNOLOGIA



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE DE TECNOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL

**ATRIBUTOS E MÉTRICAS FUNCIONAIS NA ESTIMATIVA DE BIOMASSA AÉREA EM
DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DO CERRADO**

RUAN FELIPE LIMA CALDEIRA

ORIENTADOR: PROF. Dr. EDER PEREIRA MIGUEL

Brasília-DF, maio de 2025



Universidade de Brasília - UnB

Faculdade de Tecnologia - FT

Departamento de Engenharia Florestal – EFL

**ATRIBUTOS E MÉTRICAS FUNCIONAIS NA ESTIMATIVA DE BIOMASSA AÉREA EM
DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DO CERRADO**

Ruan Felipe Lima Caldeira

Trabalho de Dissertação de Mestrado
apresentado ao Departamento de Engenharia
Florestal da Universidade de Brasília como parte
das exigências para obtenção do título de Mestre
em Ciências Florestais.

APROVADO POR:

Dr. Eder Pereira Miguel (Departamento de Engenharia Florestal - UnB) (Orientador)

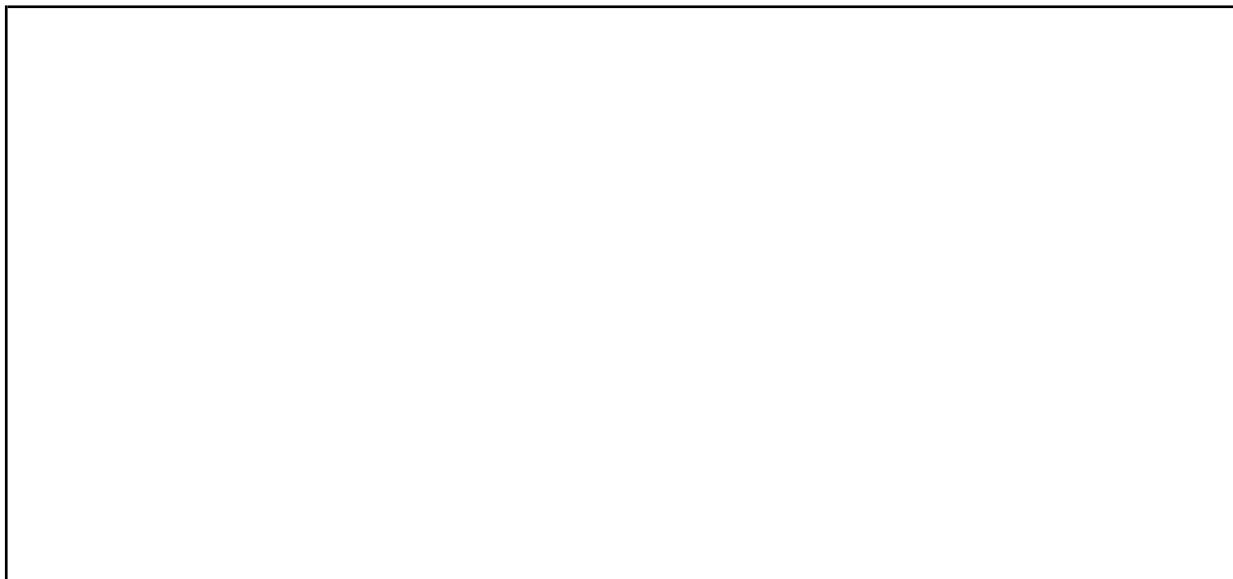
Dra. Juscelina Arcanjo dos Santos (Departamento de Engenharia Florestal - UnB)
(Examinador interno)

Dr. Mario Lima dos Santos (Serviço Florestal Brasileiro) (Examinador externo)

Dr. Gileno Brito de Azevedo (Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – UFMS)
(Examinador externo suplente)

Brasília, 30 de maio de 2025

FICHA CATALOGRÁFICA



REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

Ruan Felipe Lima Caldeira (CALDEIRA, R. F. L.) **Atributos e métricas funcionais na estimativa de biomassa aérea em diferentes fitofisionomias do Cerrado.** Dissertação (Mestrado em Ciências Florestal) – Universidade de Brasília, Brasília, DF.

CESSÃO DE DIREITOS

AUTOR: Ruan Felipe Lima Caldeira

TÍTULO: Atributos e métricas funcionais na estimativa de biomassa aérea em diferentes fitofisionomias do Cerrado

GRAU: Mestre

ANO: 2025

É concedida à Universidade de Brasília permissão para reproduzir cópias desta Dissertação de Mestrado e para emprestar ou vender tais cópias somente para propósitos acadêmicos e científicos. O autor reserva outros direitos de publicação e nenhuma parte desta Dissertação de Mestrado pode ser reproduzida sem autorização por escrito do autor.

Ruan Felipe Lima Caldeira

ruanflc1@gmail.com

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, a Deus, pois graças a Ele tenho capacidade, saúde e condições de alcançar meus objetivos e sonhos sem desistir diante de todas as adversidades.

Aos meus pais, pelo apoio e amor que me permitiram avançar. Agradeço também aos meus avós, minhas irmãs, meus tios e primos, e todos os demais familiares, amigos e irmãos em Cristo, que fazem parte da minha vida, por me incentivarem e inspirarem a avançar.

Aos meus colegas e professores e aos funcionários do departamento de Engenharia Florestal e da UnB, por todos os anos de convivência e aprendizado.

Ao meu professor e orientador, Eder, por toda a paciência, ensinamentos e cooperação ao longo da construção desse trabalho.

A todos os colegas de projeto: Martins, Jonas, Kennedy, Bia, Viviane, Wagner, Juarez, seu Nilton, Valdé, Evelyn, Aldicir; e todos os demais membros do Ecosipas e da CENARGEN.

A todos também que conheci durante o ASA: Kathrin, Sophia, Anastasiya, Stephanie, Maria.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro no desenvolvimento da pesquisa (Processo 423236/2021-0, Grupos Emergentes).

Agradeço também aos doutores Mario, Juscelina e Gileno, pelo aceite em participar da minha banca.

Em especial, dedico este trabalho à minha avó, Telma Silveira Lima (*in memoriam*), por todo amor e carinho.

RESUMO GERAL

Ruan Felipe Lima Caldeira (CALDEIRA, R. F. L.) **Atributos e métricas funcionais na estimativa de biomassa aérea em diferentes fitofisionomias do Cerrado.** Dissertação de mestrado (Pós-graduação em Ciências Florestais) – Universidade de Brasília, Brasília, DF.

As mudanças climáticas e a perda de biodiversidade na Terra emergiram como tópicos importantes e alarmantes no mundo moderno, trazendo impactos negativos para a humanidade. Esforços para a conservação de florestas e savanas se tornaram necessários, uma vez que esses tipos de vegetação são os principais responsáveis pela manutenção da vida biológica e armazenamento da biomassa terrestre. Um modo de avaliar funções ecossistêmicas é através da diversidade funcional, ou diversidade de traços funcionais. Traços funcionais são características morfo-, fisio- e fenológicas que definem a aptidão do organismo a seu habitat. Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivo avaliar o papel da diversidade funcional no acúmulo de biomassa no Cerrado, bioma brasileiro predominantemente savânico. Para tanto, dividimos a dissertação em dois capítulos. No primeiro, fizemos uma revisão de literatura, buscando abordar os seguintes tópicos: (1) diversidade funcional, fazendo uma breve descrição de seu histórico e de conceitos importantes usados na ecologia funcional, com destaque para (2) atributos e (3) métricas funcionais; (4) Cerrado, descrevendo suas principais características e sua classificação em tipos fitofisionômicos; (5) modelagem linear com efeitos fixos e mistos. No segundo capítulo investigamos como diferentes componentes da diversidade funcional, os atributos e as métricas funcionais, se relacionam com a biomassa aérea lenhosa em três diferentes fisionomias: o Cerrado Típico, o Cerrado Denso e o Cerradão. O estudo foi realizado na Bacia do Rio Pardo, em Minas Gerais, e no Parque Estadual do Lajeado, no Tocantins. Inicialmente, foram investigadas correlações entre os componentes da diversidade funcional e a biomassa. Em seguida, foram ajustados modelos específicos para cada fisionomia, considerando a biomassa como variável dependente. Também foram ajustados modelos lineares mistos para o conjunto das áreas estudadas, utilizando os tipos fisionômicos como efeito aleatório. As análises revelaram relações significativas entre biomassa e diversidade funcional, embora essas relações tenham variado conforme o tipo fisionômico: no Cerradão, a biomassa melhor se relacionou com atributos; no Cerrado Denso, com métricas; e no Cerrado Típico, com métricas, embora atributos tenham sido relevantes. O modelo geral mais acurado foi composto pelos dois componentes.

Palavras-chave: Diversidade funcional, Savana brasileira, Vegetação nativa, Produção florestal, Modelagem.

ABSTRACT

Ruan Felipe Lima Caldeira (CALDEIRA, R. F. L.) **Functional traits and metrics in aboveground biomass estimation in different physiognomies of Cerrado.** Master's thesis (Forestry Science Degree) – University of Brasília, Brasília, DF.

Climate change and biodiversity loss have emerged as major and alarming issues in the modern world, generating negative impacts on human society. Efforts to conserve forests and savannas have become essential, as these vegetation types are primarily responsible for sustaining biological life and storing terrestrial biomass. One way to assess these ecosystem functions is through functional diversity, or the diversity of functional traits. Functional traits are morphological, physiological, or phenological characteristics that determine an organism's fitness within its habitat. In this context, the present study aimed to evaluate the role of functional diversity in biomass accumulation in the Cerrado, a predominantly savanna biome located in Brazil. The thesis was organized into two chapters. In the first chapter, we conducted a literature review addressing the following topics: (1) functional diversity, with a brief overview of its historical development and the key concepts used in functional ecology, with emphasis on (2) functional traits and (3) metrics; (4) the Cerrado, describing its main features and classification into physiognomic types; and (5) linear modeling, including fixed- and mixed-effect models. In the second chapter, we investigated how different components of functional diversity, namely, functional traits and functional diversity metrics, relate to aboveground woody biomass across three physiognomies: *Cerrado Típico*, *Cerrado Denso*, and *Cerradão*. We carried out the study in the Rio Pardo Basin, in the state of Minas Gerais, and in Lajeado State Park, in Tocantins. First, we performed correlation analyses between biomass and components of functional diversity. Then, for each physiognomy, we fitted linear models with biomass as the dependent variable. We also built mixed linear models for all study areas using physiognomic type as a random effect. Significant relationships were found between biomass and functional diversity; however, these varied among physiognomic types: in *Cerradão*, biomass was best related to attributes; in *Cerrado Denso*, to metrics; and in *Cerrado Típico*, to metrics, although attributes were also relevant. The most accurate general model was composed of both components.

Keywords: Functional diversity, Brazilian savanna, Forested savanna, Ecosystem, Modeling.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Gráficos de distribuição de densidade do espaço funcional de pares de comunidades hipotéticas. Em que: A – Riqueza funcional; B – Equidade funcional; C – Divergência funcional. Fonte: o autor, baseado em Mason et al. (2005).....	12
Figura 2 – Principais tipos de fitofisionomias do bioma Cerrado (Fonte: Ribeiro e Walter, 2008).	14
Figura 1 - Localização dos municípios em que se encontram as áreas de estudo.	31
Figura 2 – Diagrama de Venn com as espécies em comum entre as fitofisionomias analisadas.....	37
Figura 3 – 10 espécies de maior IVI (A_i) e biomassa (B_i) por fitofisionomia. Em que i: 1 – Cerradão; 2 – Cerrado Denso; 3 – Cerrado Típico.	38
Figura 4 - Correlação de Spearman entre os atributos funcionais e a biomassa aérea das comunidades arbóreas amostradas. *: correlação significativa a 95% de probabilidade; ** ou ***: correlação significativa a pelo menos 99% da probabilidade. Em que: Biom = Biomassa Aérea (Mg.ha^{-1}); Htmax = Altura máxima (m); CA = Área de copa (m^2); Dmax = Diâmetro a 1,3 metros de altura do solo máximo (cm); SLA = Área folia específica (mm^2/mg); WD = Densidade da madeira (g/cm^3). Cores: azul (CT) = Cerrado Típico; verde (CD) = Cerrado Denso; rosa (Ca) = Cerradão.	40
Figura 5 - Correlação de Spearman entre as métricas funcionais e a biomassa aérea das comunidades arbóreas amostradas. *: correlação significativa a 95% de probabilidade; ** ou ***: correlação significativa a pelo menos 99% da probabilidade. Em que: Biom = Biomassa Aérea (Mg.ha^{-1}); Fric = Riqueza Funcional; FEve = Equitabilidade funcional; FDiv = Divergência funcional; FDis = Dispersão Funcional; RaoQ = Entropia Quadrática de Rao. Cores: azul (CT) = Cerrado Típico; verde (CD) = Cerrado Denso; rosa (Ca) = Cerradão.	41
Figura 6 - Relação entre observados x estimados (A_i), dispersão de resíduos (B_i) e distribuição de classes de resíduos (C_i) para equações de biomassa selecionadas por fitofisionomia estudada. Em que i: 1 = modelo 2; 2 = modelo 5; 3 = modelo 7.	43
Figura 7 - Relação entre observados x estimados (A_i), dispersão de resíduos (B_i) e distribuição de classes de resíduos (C_i) para a biomassa predita pelos modelos lineares mistos. Em que i: 1 = modelo 10; 2 = modelo 11; 3 = modelo 12; 4 = modelo 13.	45

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Classificação e descrição de serviços ecossistêmicos pela Millennium Ecosystem Assesment (2005).....	5
Tabela 2 – Classificação e descrição de traços funcionais por Pérez-Harguindeguy et al. (2013).	9
Tabela 1 - Densidade absoluta e biomassa por hectare nas fitofisionomias estudadas. .	32
Tabela 2 – Lista de atributos funcionais coletados.	33
Tabela 3 – Parâmetros fitossociológicos usados na estruturação da vegetação.	34
Tabela 4 – Modelos de biomassa aérea ajustados para as áreas de estudo.	35
Tabela 5 - Valores mínimos, máximos, médios e desvio padrão dos parâmetros de CWM de cada atributo e métricas funcionais para as áreas de estudo.	39
Tabela 7 – Resultados da validação-cruzada por k-fold para os modelos de biomassa selecionados.....	44
Tabela 8 – Estimativas dos efeitos aleatórios dos modelos lineares mistos.....	44

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1	1
CONTEXTUALIZAÇÃO E APRESENTAÇÃO	1
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1. Diversidade funcional	4
2.2. Traços funcionais	7
2.3. Métricas funcionais	10
2.4. Fisionomias do Cerrado	13
2.5. Modelos mistos	14
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	17
CAPÍTULO 2	25
ATRIBUTOS E MÉTRICAS FUNCIONAIS ESTÃO RELACIONADOS À BIOMASSA EM TRÊS FITOFISIONOMIAS NO BIOMA CERRADO	25
1. INTRODUÇÃO	27
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	31
2.1. Área de estudo	31
2.2. Coleta de dados	31
2.3. Atributos funcionais	32
2.4. Parâmetros fitossociológicos, modelagem e validação	33
3. RESULTADOS	37
3.1. Parâmetros fitossociológicos, atributos e métricas funcionais.....	37
3.2. Correlação e modelagem	39
4. DISCUSSÃO	46
5. CONCLUSÃO	51
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	52
ANEXO	59

CAPÍTULO 1

CONTEXTUALIZAÇÃO E APRESENTAÇÃO

1. INTRODUÇÃO

No último século e meio, desde a Revolução Industrial, a humanidade testemunhou uma era de grande crescimento, do ponto de vista populacional, da capacidade produtiva e da qualidade de vida. Porém, tal crescimento foi acompanhado de diversas questões e preocupações a nível global. Pesquisas recentes indicaram que, no século atual, seis dos nove limites planetários propostos por Rockström et al. (2009) foram rompidos (RICHARDSON et al., 2023), sendo eles: fluxos biogeoquímicos; mudanças na água fresca; mudanças no sistema da terra; introdução de novas entidades; mudanças climáticas; e integridade da biosfera. Os dois últimos estão diretamente ligados aos demais, sendo de grande interesse na comunidade científica o seu entendimento e encontrar formas de mitigá-los.

Segundo o relatório do IPCC de 2023, houve um aumento de 1,1 °C da temperatura superficial de 1850 até momento atual, sendo esse aumento especialmente influenciado por atividades humanas, através de Gases de Efeito Estufa. Os Gases de Efeito Estufa (GEEs) são componentes atmosféricos capazes de absorver e reemitir radiação infravermelha, contribuindo para o aquecimento da atmosfera terrestre. Os principais GEEs associados às atividades humanas são o dióxido de carbono (CO₂), resultante da queima de combustíveis fósseis e do desmatamento; o metano (CH₄), oriundo da agropecuária e decomposição de resíduos; e o óxido nitroso (N₂O), emitido principalmente por fertilizantes agrícolas (FRIEDLINGSTEIN et al., 2022; IPCC, 2023).

As emissões de GEEs são contra-balanceadas pela Produção Primária, isso é, a quantidade de carbono fixado por organismos através da fotossíntese em compostos orgânicos, que compõem a biomassa. Parte dessa Produção Primária ocorre em ecossistemas terrestres e outra parte em ecossistemas aquáticos (FIELD et al., 1998). O carbono que é capturado em ecossistemas oceânicos pode ser estimado por modelos biogeoquímicos, enquanto o que é capturado em ecossistemas terrestres é estimado por modelos vegetacionais (FRIEDLINGSTEIN et al., 2022). Estima-se que florestas e savanas tropicais sejam responsáveis por 60% da produção primária bruta terrestre no

mundo (BEER et al., 2010), embora ocupem apenas 45% da área florestal global (FAO, 2020).

Quanto ao comprometimento da integridade da biosfera, Richardson et al. (2023) indicam que ela é resultado dos elevados níveis de extinção, estimando uma perda de pelo menos 100 espécies por milhão de espécies ao ano, colocando-nos no sexto evento histórico de extinção em massa (CEBALLOS et al., 2015). Os autores separam o problema da integridade da biosfera em perda da diversidade genética e declínio da integridade funcional. A perda da diversidade funcional está associada à supressão de habitats e à fragmentação, principalmente a nível local (EXPOSITO-ALONSO et al., 2022). Já o declínio funcional reflete o funcionamento regulatório do sistema planetário, usando como proxy a produção primária líquida apropriada por humanos, que atingiu níveis acima dos adequados.

Nesse contexto, destaca-se o Brasil, país detentor da segundo maior reserva florestal do mundo, com 12% da área florestal total, estando atrás apenas da Rússia, com 20% (FAO, 2020). Contém em seu território a maior parte da Amazônia e do Cerrado, que são, respectivamente, a floresta e a savana tropicais mais biodiversas (FRANÇOSO et al., 2015). O Cerrado, que é o segundo maior bioma do país, ocupando cerca de 20% do território, está, no entanto, sob ameaça, devido à expansão das atividades humana em seus limites, o que vem reduzindo sua vegetação nativa (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018; MOREIRA DE ARAÚJO; FERREIRA; ARANTES, 2012). A mudança do uso da terra somada às mudanças climáticas deve provocar grande perda de diversidade no Cerrado, e reduzir o potencial de distribuição geográfica de plantas nos próximos anos (VELAZCO et al., 2019).

Outro fato importante que decorre da conversão da vegetação natural no Cerrado é a perda de biomassa, que resulta em emissão de carbono na atmosfera. Porém, estimar a perda de biomassa não é uma tarefa fácil, uma vez que se deve estimar a quantidade acumulada de biomassa e, para tanto, são requeridos modelos com esse propósito. Porém, mesmo modelos ajustados no local para biomassa tendem a cometer erros razoáveis (MIGUEL et al., 2017; OLIVEIRA et al., 2019). Uma forma de melhorar o poder preditivo de modelos é incluir neles componentes da diversidade funcional (ALI; YAN, 2017; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

A diversidade funcional é a diversidade de traços funcionais, definidos como características morfológicas, fisiológicas e fenológicas que definem a aptidão de organismos (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; VIOLLE et al., 2007). Estudos recentes sugerem que ela está diretamente relacionada à biomassa (ALI; LOHBECK; YAN, 2018; ALI; YAN, 2017; MARTINS et al., 2023). Ela pode ser usada também no entendimento de funções e serviços ecossistêmicos, permitindo avaliar a integridade de ecossistemas e como eles podem beneficiar a sociedade humana (MOUCHET et al., 2010). Ela também está associada à resiliência de ecossistemas a distúrbios (AQUILUÉ et al., 2020). Através da diversidade funcional, podemos também investigar qual o mecanismo ecológico melhor explica a função ecossistêmica em estudo, seja a proporção de massas (GRIME, 1988) ou a complementariedade de nichos (TILMAN, 1997).

Diante do que foi exposto, confrontamo-nos com a seguinte pergunta: A diversidade funcional pode explicar variações no acúmulo de biomassa no Cerrado e a gerar modelos mais acurados na sua estimativa? Assumimos como hipótese que a diversidade funcional explica significativamente a variação na biomassa aérea lenhosa entre diferentes fitofisionomias do Cerrado e melhora a acurácia dos modelos de estimativa de biomassa. Desse modo, trabalhamos com três fitofisionomias no bioma, sendo elas: o Cerrado Típico, o Cerrado Denso e o Cerradão. Construímos modelos para cada uma das fisionomias, assim como modelos globais que levaram em conta a fisionomia em sua construção. Assim, o trabalho foi dividido em dois capítulos:

Capítulo 1 – Revisão de literatura sobre diversidade funcional (traços e métricas funcionais), modelagem (modelos lineares mistos), Cerrado.

Capítulo 2 - Atributos e métricas funcionais na estimativa de biomassa aérea em diferentes fitofisionomias do Cerrado.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Diversidade funcional

A classificação funcional de plantas remonta aos gregos antigos, com Theophrastus as dividindo em árvores, arbustos e ervas com base na altura e densidade do tronco (LAURETO; CIANCIARUSO; SAMIA, 2015; WEIHER et al., 1999). Mas foi apenas nos séculos XIX e XX, com o advento de estudos sobre a adaptação e interação de espécies com o ambiente, com Darwin (1859), e a evolução do conceito de nicho na ecologia, com Grinnel (1917), Elton (1927) e Hutchison (1957), que o interesse pelo papel funcional de organismos nos ecossistemas reemergiu. Na década de 1970 foram desenvolvidas diferentes classificações de grupos funcionais, com destaques às proposições de Grime (1974), baseada em interações interespecíficas, e de Cummins (1974), baseada em processos ecossistêmicos.

A partir dos anos 1980 e 1990, a ecologia funcional consolidou-se como uma disciplina própria, impulsionada pelo avanço dos estudos sobre estratégias adaptativas e pela necessidade de compreender como a diversidade biológica influencia processos ecossistêmicos (DÍAZ; CABIDO, 2001; LAVOREL et al., 1997). Já no começo do século, Tilman (2001) definiu diversidade funcional como “valores e amplitudes de traços funcionais de organismos em dado ecossistema”, i.e., a diversidade de traços funcionais de espécies em dado local. Logo houve uma mudança de foco para uma abordagem que tentasse entender como a diversidade funcional se relacionaria com o funcionamento ecossistêmico (LAURETO; CIANCIARUSO; SAMIA, 2015). Com isso, a atenção se voltou para os atributos funcionais, permitindo uma avaliação mais refinada das interações entre organismos e do papel das espécies nos ecossistemas, superando abordagens puramente taxonômicas (VIOLLE et al., 2007). Esse enfoque possibilitou a formulação de métricas quantitativas para avaliar a diversidade funcional, incluindo riqueza, equitabilidade e divergência funcional (MASON et al., 2005).

O entendimento da diversidade funcional requer a compreensão de conceitos ecológicos fundamentais, em especial os relacionados ao nicho ecológico e à diversidade biológica. O conceito de nicho moderno foi formalmente estabelecido por Hutchinson (1957) como um hipervolume ou espaço funcional n-dimensional, onde cada dimensão representa uma variável ambiental ou um recurso necessário à sobrevivência e reprodução de uma espécie. Em plantas, por exemplo, o nicho pode ser definido pelo consumo de luz,

água, nutrientes e pelo espaço físico ocupado, sendo determinado por adaptações morfofuncionais que influenciam sua estratégia de sobrevivência (CHASE; LEIBOLD, 2003).

A ocupação dos nichos não está rigidamente ligada à proximidade filogenética. Espécies não aparentadas podem compartilhar estratégias funcionais semelhantes, ocupando nichos equivalentes em diferentes ecossistemas, um fenômeno conhecido como convergência funcional (AUBIN et al., 2016). Por outro lado, dentro de um mesmo grupo filogenético, variações nas estratégias ecológicas podem levar a diferentes ocupações de nicho. Um exemplo clássico são as figueiras hemiepífitas (*Ficus spp.*), que iniciam seu desenvolvimento como epífitas sobre outras árvores, mas posteriormente enviam raízes ao solo e envolvem seu hospedeiro, eventualmente tornando-se independentes e levando à morte da árvore de suporte (JANZEN, 1979). Essa plasticidade funcional evidencia a complexidade das interações entre atributos das espécies e o ambiente, o que reforça a importância de abordagens funcionais para compreender a estrutura e a dinâmica das comunidades.

Essa interação entre atributos funcionais e ambiente é de especial interesse nos estudos conduzidos nas últimas duas décadas, com interesse no seu impacto em funções e serviços ecossistêmicos (LAURETO; CIANCIARUSO; SAMIA, 2015; PAN et al., 2021). Função ou funcionamento ecossistêmico refere-se a processos que controlam o fluxo de energia, matéria e nutrientes em um ecossistema (CARDINALE et al., 2012; LAURETO; CIANCIARUSO; SAMIA, 2015). Já serviços ecossistêmicos referem-se aos benefícios obtidos pela humanidade providos por ecossistemas, que afetam diretamente nossa sobrevivência e bem-estar (CARDINALE et al., 2012; MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005).

A Millennium Ecosystem Assessment (2005) classifica os serviços ecossistêmicos em quatro categorias, de acordo com a Tabela 1.

Tabela 1 – Classificação e descrição de serviços ecossistêmicos pela Millennium Ecosystem Assessment (2005).

Serviço ecossistêmico	Descrição
Provisionantes (<i>Provisioning</i>)	Serviços ecossistêmicos que provém produtos, como comida, água, fibras (madeira) etc.
Regulantes (<i>Regulating</i>)	Serviços que modificam o ambiente, como a regulação climática e hídrica.

Serviço ecossistêmico	Descrição
Culturais (<i>Cultural</i>)	Ligados a culturas locais em aspectos espirituais, estéticos, recreativos, entre outros.
Auxiliares (<i>Supporting</i>)	Influenciam os demais serviços, a exemplo da formação de solos e a fotossíntese.

Os serviços ecossistêmicos mais considerados em estudos envolvendo biodiversidade e traços funcionais são os de provisão e regulação (CARDINALE et al., 2012; PAN et al., 2021). Diversos estudos apontam para correlações positivas ou negativas entre traços e serviços, como atributos foliares e fertilidade do solo, regulação climática, purificação de água (HANISCH et al., 2020), serviços reguladores e estrutura do dossel e do caule (PAN et al., 2021); atributos das raízes e o controle de erosão (BALVANERA et al., 2006). Hanisch *et al.* (2020) propuseram grupos de serviços com base nos traços funcionais que melhor os explicam: serviços relacionados a compostos químicos; serviços hídricos; serviços sobre- e subsolo; serviços culturais; e serviços multi-tróficos.

As funções ecossistêmicas, embora em muitos casos semelhantes aos serviços ecossistêmicos, restringem-se a processos naturais e independem dos benefícios à humanidade, como é o caso da produtividade primária ou da ciclagem de nutrientes em florestas. A decomposição da matéria orgânica, por exemplo, é regulada por traços funcionais como a relação carbono/nitrogênio das folhas e a lignina presente nos tecidos vegetais, que afetam a taxa de decomposição e a liberação de nutrientes no solo (CORNWELL et al., 2008). De maneira semelhante, a produtividade primária, é fortemente influenciada por traços foliares, como a concentração de clorofila (LI et al., 2018), o teor de nitrogênio e a área foliar específica (REICH, 2012), uma vez que esses traços afetam diretamente a atividade fotossintética e, conseqüentemente, a produção de biomassa (LIU et al., 2021).

A biomassa, em particular, representa um caso especial, pois pode ser tratada tanto como uma função ecossistêmica quanto como um traço funcional. Quando considerada uma função ecossistêmica, a biomassa está associada à sua capacidade de armazenar carbono e influenciar ciclos biogeoquímicos em escala global (MARTINS et al., 2023). Por outro lado, quando interpretada como um traço funcional, a biomassa pode ser utilizada para descrever estratégias adaptativas das plantas, como a alocação diferencial

de recursos entre folhas, caules e raízes, refletindo respostas ambientais e estratégias de sobrevivência (BALVANERA et al., 2006; COSTA et al., 2022). Esse duplo papel da biomassa tem implicações importantes para a modelagem ecológica e o manejo de ecossistemas, pois permite avaliar tanto o funcionamento dos ecossistemas quanto a diversidade funcional das espécies que os compõem.

A relação entre funções ecossistêmicas e atributos funcionais desempenha um papel fundamental na restauração ecológica. Estudos indicam que tanto os traços funcionais das espécies quanto as condições ambientais influenciam diretamente a trajetória da recuperação estrutural e funcional dos ecossistemas ao longo do tempo (ZIRBEL et al., 2017). A diversidade funcional, em particular, está associada à capacidade dos ecossistemas de resistir a distúrbios e restaurar processos essenciais, como a ciclagem de nutrientes e o sequestro de carbono (AUBIN et al., 2024; CARLUCCI et al., 2020). Além disso, pesquisas sugerem que a aplicação de frameworks baseados em traços funcionais pode otimizar a restauração ecológica, garantindo uma recuperação mais eficiente das funções ecossistêmicas (RAO et al., 2024; ZIRBEL et al., 2017). Dessa forma, compreender a relação entre diversidade funcional e funcionamento ecossistêmico permite prever melhor as respostas ecológicas às mudanças ambientais e orientar estratégias eficazes de manejo e conservação para aumentar a resiliência dos ecossistemas frente às mudanças climáticas e à degradação ambiental.

Compreender a diversidade funcional e sua relação com os processos ecossistêmicos é essencial para estudos ecológicos em florestas e savanas, sendo um aspecto comumente negligenciado em detrimento da diversidade de espécies. Para aprofundar essa análise, torna-se necessário explorar os atributos funcionais das plantas, os quais determinam suas respostas ambientais e influenciam o funcionamento dos ecossistemas. A próxima seção abordará esses atributos em detalhes, destacando como suas características morfológicas, fisiológicas e fenológicas contribuem para a estruturação das comunidades vegetais. Em seguida, serão discutidas as métricas funcionais, ferramentas quantitativas essenciais para avaliar a diversidade funcional e seus efeitos sobre os ecossistemas.

2.2. Traços funcionais

Traços funcionais de plantas são definidos como traços morfológicos (ex. = altura máxima), fisiológicos (ex. = taxa fotossintética) e fenológicos (ex. = traços florais) de

uma espécie que lhe conferem ou não vantagens competitivas, tomadas a nível de indivíduos (BASTOS-PEREIRA et al., 2022; VIOLLE et al., 2007). Os traços afetam a aptidão de organismos ao meio ambiente, são interdependentes entre si e possuem plasticidade em relação ao ambiente, estando desse modo diretamente ligados à sua biologia evolutiva (SOBRAL, 2021). Eles são úteis no entendimento de interações ecológicas, adaptações evolucionárias e compreensão de capacidade de respostas de organismos a mudanças locais e globais em condições bióticas e abióticas (ISLAM et al., 2024; WANG et al., 2022). Violle *et al.* (2007) definem atributos como os valores tomados de um traço em um dado ponto em um gradiente ambiental. Conceitualmente, há uma distinção entre traços e atributos, mas, neste trabalho, ambos serão tratados como sinônimos para fins de simplificação.

Há ainda uma distinção entre traços funcionais e traços de performance, sendo esses uma medida direta da aptidão ou adaptação de organismos, enquanto aqueles são medidas indiretas, com efeito no crescimento, reprodução e sobrevivência do organismo (VIOLLE et al., 2007). Os autores afirmam que há apenas três tipos de traços de performance em plantas, sendo eles a biomassa, o resultado reprodutivo e a sobrevivência da planta. Eles definem ainda a performance ecológica como a performance do organismo a um gradiente ambiental. Há uma relação entre traços funcionais e a performance do organismo, porém em muitos casos ela não é muito forte, uma vez que ela é mediada por condições ambientais (ADLER et al., 2014; LI et al., 2022; PAINE et al., 2015).

Traços funcionais podem ser categorizados em traços-efeitos e traços-respostas, de acordo com seu papel na ecologia e evolução das espécies (LIU et al., 2021; VIOLLE et al., 2007):

- Traços-efeitos referem-se às características das plantas que influenciam diretamente o ecossistema, a comunidade ou as condições ambientais ao seu redor. Eles determinam como uma espécie modifica fluxos de energia e matéria, interage com outras espécies ou impacta processos ecossistêmicos (SUDING et al., 2003; VIOLLE et al., 2007). Exemplos incluem a densidade da madeira, que afeta o ciclo do carbono ao influenciar a decomposição e a biomassa acumulada (CHAVE et al., 2009); a arquitetura da copa, que regula a disponibilidade de luz no sub-bosque e a temperatura do solo (VAN DER HEIJDEN et al., 2008); e a síndrome de dispersão de sementes, que determina a

distribuição espacial das espécies e a regeneração de comunidades vegetais (HOWE; MIRITI, 2004).

- Traços-respostas, por outro lado, são traços que variam conforme as mudanças no ambiente, refletindo a capacidade de uma planta de responder a estresses bióticos e abióticos (VIOLE et al., 2007). Eles indicam a plasticidade fenotípica ou as adaptações evolutivas que permitem a sobrevivência em diferentes condições ambientais (LAVOREL; GARNIER, 2002). Exemplos incluem a arquitetura foliar, que pode se alterar entre condições sombreadas e iluminadas para maximizar a captação de luz (WRIGHT et al., 2004; YANG et al., 2023); e a taxa de fotossíntese, que pode ser reduzida sob estresse hídrico para minimizar a perda de água (REICH, 2014).

Em muitos casos, um mesmo traço pode desempenhar ambos os papéis, dependendo do contexto (VIOLE et al., 2007). Por exemplo, a altura da planta pode ser um traço-efeito, ao influenciar a competição por luz dentro da comunidade (WESTOBY et al., 2002), e um traço-resposta, ao se modificar conforme os gradientes de recursos e distúrbios no ambiente, como ocorre com plantas mais baixas em ecossistemas sujeitos a ventos fortes ou herbivoria intensa (BARBERO-PALACIOS et al., 2024).

Para padronizar a coleta e análise de atributos funcionais, diversos manuais metodológicos foram desenvolvidos, como os handbooks de Cornelissen et al. (2003) e sua versão atualizada com Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Nesses trabalhos, os traços funcionais foram categorizados de acordo com as partes ou órgãos da planta avaliados, conforme a Tabela 2:

Tabela 2 – Classificação e descrição de traços funcionais por Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Traço	Descrição	Exemplos
Planta inteira (<i>Whole plant traits</i>)	Avaliam propriedades do corpo inteiro do planta, acima do solo.	Altura total, forma de crescimento, espinescência, inflamabilidade etc.
Traços foliares (<i>Leaf traits</i>)	Avaliam propriedades biométricas e químicas das folhas.	Espessura, área foliar, concentração de nutrientes.
Traços do caule (<i>Stem traits</i>)	Avaliam propriedades do caule.	Espessura de casca, densidade da madeira etc.
Traços subsolares (<i>Belowground traits</i>)	Medem as propriedades das raízes.	Comprimento específico e morfologia de raízes.

Traço	Descrição	Exemplos
Traços regenerativos (<i>Regenerative traits</i>)	Ligados a capacidade reprodutiva e de dispersão da planta.	Massa de sementes, capacidade de rebrotas, síndrome de dispersão.

Há outros sistemas de classificação alternativos para traços funcionais de plantas. Com base nos principais serviços ecossistêmicos, Pan *et al.* (2021) sugeriram a categorização dos traços funcionais de acordo com o grau de influência que exercem sobre esses serviços ecossistêmicos: traços relacionados à conservação do solo, relacionados ao ciclo da água, multifuncionais do ecossistema, relacionados à provisão de produtos e ciclagem de nutrientes e relacionados à polinização e ao controle biológico. Classificações dessa natureza permitem facilitar a escolha de traços a serem amostrados no planejamento, mantendo uma relação com a variável que se pretende explicar, reduzindo dificuldades com coletas que possam trazer pouco poder explicativo.

Para caracterizar a funcionalidade das comunidades vegetais, os traços funcionais das espécies presentes são ponderados pela densidade relativa de indivíduos, gerando o *Community Weighted Mean* (CWM), ou Média Ponderada da Comunidade. Essa métrica representa o valor médio dos traços funcionais na comunidade e permite fazer inferências sobre a dominância de estratégias ecológicas em diferentes ambientes (ALI; YAN, 2017; DÍAZ *et al.*, 2007; GARNIER *et al.*, 2004; GUO *et al.*, 2023). O CWM reflete o comportamento médio dos indivíduos no ambiente e espera-se assim que espécies cujos traços sejam próximos aos valores do CWM local sejam as mais bem adaptadas ao local (KANDLIKAR; KLEINHESELINK; KRAFT, 2022).

2.3. Métricas funcionais

A diversidade biológica pode ser quantificada por métricas que consideram tanto a composição quanto a distribuição das espécies dentro de um ecossistema. Tradicionalmente, a diversidade foi mensurada por índices baseados em riqueza específica (número de espécies) e equitabilidade (uniformidade da abundância entre espécies), como o índice de Shannon-Weaver e o índice de Simpson (MAGURRAN, 2004). A biodiversidade pode ainda ser mensurada no âmbito filogenético, através de métricas baseadas em “árvores sistemáticas” (PAVOINE; BONSALE, 2011). No entanto,

essas abordagens taxonômicas não captam variações no funcionamento ecológico das espécies, deixando de lado o aspecto funcional da diversidade. Em vez de focar apenas na identidade das espécies, as métricas de diversidade funcional avaliam o número e a distribuição dos nichos ocupados, permitindo inferências mais precisas sobre a resiliência do ecossistema e sua resposta a distúrbios ambientais (DÍAZ et al., 2007; CADOTTE et al., 2011).

As métricas funcionais são índices que determinam a distribuição de espécies em um espaço funcional ou nicho (MAMMOLA et al., 2021; MASON et al., 2005; MOUCHET et al., 2010). Os três principais índices são: Riqueza Funcional (Fric): o volume de espaço de nicho preenchido por espécies na comunidade, obtido através da soma de diferenças entre observações, i.e., a abundância de funções na comunidade; Equitabilidade ou Regularidade Funcional (FEve): equidade da distribuição em espaços de nicho preenchidos, indicando o quão regulares as diferenças entre observações são, i.e., indica o quão regulares são as funções na comunidade; e Divergência Funcional (FDiv): grau de distribuição que maximiza a divergência em características funcionais, dada por diferenças médias entre observações, i.e., indica o quão extremas as funções tendem a ser entre si (MASON et al., 2005; PAVOINE; BONSTALL, 2011; TUCKER et al., 2017). Os índices funcionais podem ser particionados em diversidade alfa, beta e gama (CHAO et al., 2019).

Essas três são necessariamente ortogonais entre si, i.e., são independentes, de modo que, a variação de um não implica obrigatoriamente na mudança de outro. A Figura 1 mostra como a variação dos índices podem afetar a distribuição funcional na comunidade em estudo. Nesse caso, a Fric é determinada pela amplitude total de traços encontrados, independentemente da distribuição dos traços sob a curva. Uma baixa Fric indica que parte dos recursos potencialmente disponíveis são não utilizados. A FEve, por outro lado, trata da regularidade da distribuição sob a curva, assim uma distribuição mais equânime dos traços terá uma curva com altura regular ao longo de seu comprimento. Uma baixa FEve indica que parte do espaço de nicho é subutilizado e há lacunas no uso dos recursos pelas espécies. Uma alta FDiv indica alto grau de diferenciação de nicho e baixa competição por recursos, assim a curva tenderá a se concentrar nos extremos, enquanto baixa FDiv terá maior concentração de organismos em torno da média.

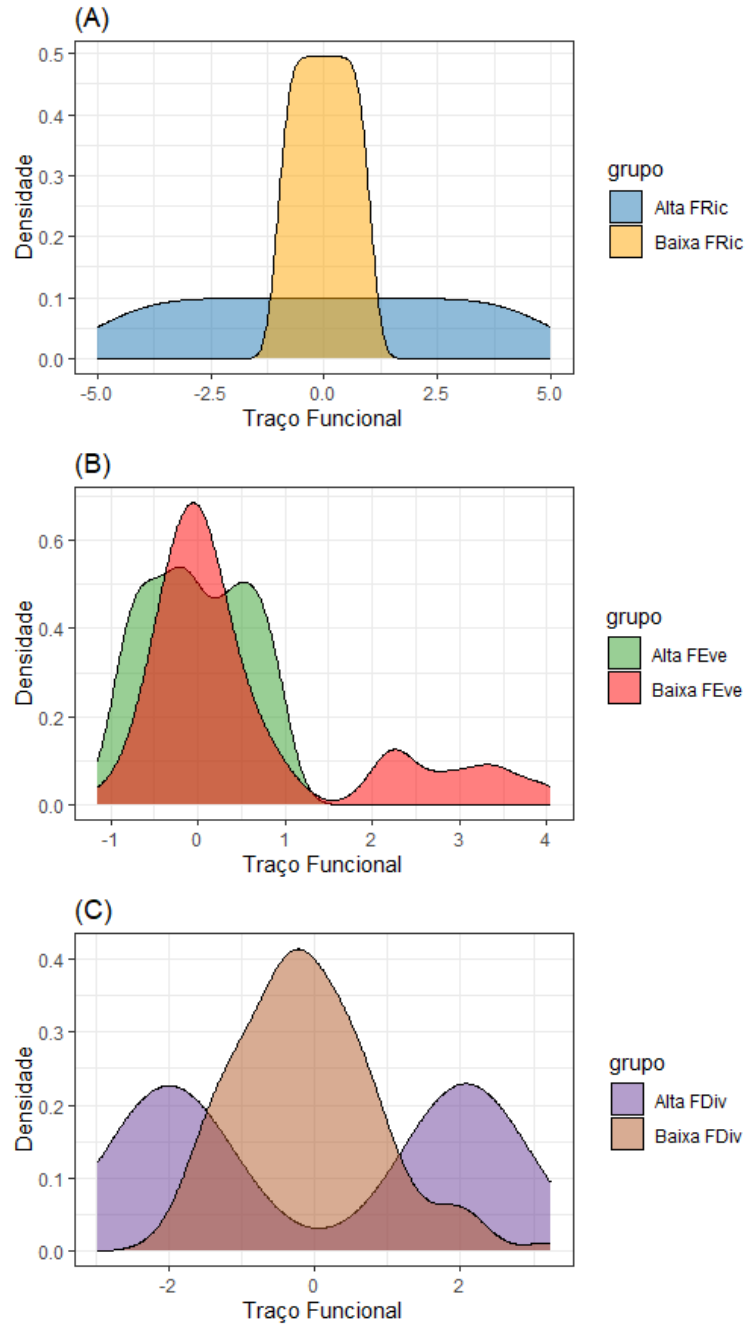


Figura 1 – Gráficos de distribuição de densidade do espaço funcional de pares de comunidades hipotéticas. Em que: A – Riqueza funcional; B – Equidade funcional; C – Divergência funcional. Fonte: o autor, baseado em Mason et al. (2005).

Para além dos índices citados, há ainda outros, como Dispersão Funcional (FDisp), que consiste na distância média ponderada das espécies ao centroide ponderado de todas as espécies da comunidade em uma matriz, buscando estimar sua dispersão no espaço funcional (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010). A entropia quadrática de Rao (RaoQ) visa, semelhantemente, estimar a dispersão de espécies no espaço de traços, mas

o faz de forma diferente, tomando a distância média entre indivíduos aleatoriamente selecionados (BOTTA-DUKÁT, 2005; LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010; RAO, 1982). Outros exemplos de índices funcionais são a originalidade, contribuição, redundância, entre outros (CARMONA et al., 2019; MAMMOLA; CARDOSO, 2020).

2.4. Fisionomias do Cerrado

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro, cobrindo uma área de cerca de 2 milhões de km², o equivalente a cerca de 25% do território do Brasil, estando presente em todas as Regiões brasileiras (ALENCAR, 2020). Ele é tido como a savana mais biodiversa e úmida do mundo, com mais de 11 mil espécies de plantas, além de uma fauna diversa, com uma alta taxa de endemismo (FRANÇOSO et al., 2015). Embora seja tido como um bioma savânico, possui uma ampla diversidade de fitofisionomias, variando entre formações campestres, savânicas e florestais, cujas propriedades estão sujeitas a condições edafoclimáticas e ao efeito de distúrbios, como o fogo (RIBEIRO; WALTER, 2008). Está também sujeito a grande pressão humana, com expansão da ocupação urbana em seu território e o avanço das áreas agrícolas (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018; MOREIRA DE ARAÚJO; FERREIRA; ARANTES, 2012).

Ribeiro e Walter (2008) descreveram 11 tipos de fitofisionomias enquadrados sob três tipos de formações. Primeiramente, as formações florestais são caracterizadas por terem um predomínio de espécies arbóreas e por terem um fechamento de dossel. Engloba a fisionomias do Cerradão, da Mata Seca, da Mata de Galeria e da Mata Ciliar. Já as formações savânicas são intermediárias às outras duas, tendo presença de árvores e herbáceas ou palmeiras, mas sem a formação de dossel. Divide-se em Cerrado sentido restrito, Parque Cerrado, Palmeiral e Vereda. Além disso, o Cerrado sentido restrito (CSR) pode ser subdividido em Cerrado Denso, Típico e Ralo, de acordo com a densidade de árvores, e em Cerrado Rupestre, caracterizado pela presença de afloramentos rochosos. E por fim, as formações campestres são caracterizadas pelo predomínio do extrato herbáceo ou arbustivo, sendo dividido em Campo Limpo, Campo Sujo e Campo Rupestre.



Figura 2 – Principais tipos de fitofisionomias do bioma Cerrado (Fonte: Ribeiro e Walter, 2008).

Embora Ribeiro e Walter (2008) façam distinção entre os tipos e subtipos fisionômicos por meio do grau de cobertura arbórea, altura média e características edáficas e florísticas, os autores não os separam de acordo com outros parâmetros dendrométricos ou ecológicos, como biomassa, área basal ou riqueza. Porém, diversos autores encontraram diferenças entre as fisionomias levando em conta tais parâmetros. Costa *et al.* (2020) avaliando Cerrado Ralo, Típico, Denso e Cerradão, observaram um crescimento consistente do primeiro ao último nos valores de área basal, densidade, volume e biomassa aérea lenhosa, sugerindo uma relação direta entre o porte da vegetação e o grau de arborização. Por outro lado, ao comparar CSR, Campo Cerrado e Cerradão, Batalha *et al.* (2001) observou maior riqueza no componente arbóreo na primeira fisionomia, comparada às demais, sugerindo que a diversidade de espécies não se comporta de forma tão linear no bioma.

2.5. Modelos mistos

Estudos sobre vegetações naturais, como é o caso do Cerrado, requerem uma amostragem metódica na coleta dos dados desejados. É comum em tais estudos haver um foco em parâmetros de difícil mensuração, a exemplo do volume e biomassa. Tal dificuldade decorre de dois fatores: a questão da mensuração a nível individual, de interesse da dendrometria; e a questão da mensuração ao nível local, de interesse da amostragem ou inventário. Mensurar uma única árvore é uma tarefa laboriosa, que requer muitas vezes seu abate e eventual cubagem, para coleta do volume, ou pesagem, para a biomassa (CAMPOS; LEITE, 2013). Repetir esse processo com várias árvores em uma grande área de estudo seria algo inviável, e até mesmo indesejável. Por isso lança-se mão de inventários florestais, que repartem a área total em parcelas amostrais, extraindo os dados de interesse, permitindo fazer extrapolações para as áreas não amostradas (DA

SILVA; NETO, 1979). Porém, mesmo com a partição da população, a medição direta do volume ou biomassa não é viável e assim outra ferramenta importante é utilizada: a modelagem.

Modelos são representações abstratas de sistemas ou processos, que podem ser representados de forma matemática, e são úteis no entendimento do funcionamento ecológico e biológico (TURNER; GARDNER; O'NEILL, 2001). Modelos obtidos por análise de regressão, sejam eles lineares ou não-lineares, são os mais comumente empregados na estimativa de biomassa em florestas (REZENDE et al., 2006; SOUZA, 2020; TURNER; GARDNER; O'NEILL, 2001). Modelos lineares são a forma de modelo mais simples, que buscam relacionar linearmente uma variável resposta com uma ou mais variáveis independentes, conforme a Eq. 1, e podem ser solucionados pelo Método dos Mínimos Quadrados Ordinários (MQO), que visa minimizar a soma dos quadrados dos resíduos, cuja solução é representada pela Eq. 2.

$$y = X\beta + \varepsilon \quad (\text{Eq. 1})$$

$$\beta = (X'X)^{-1}X'y \quad (\text{Eq. 2})$$

Em que: y = o vetor de respostas observadas; X = matriz contendo as variáveis explicativas; β = vetor de parâmetros constantes a serem estimados; ε = vetor de erros residuais.

Tais modelos são tradicionalmente usados nas Ciências Florestais, sendo compostos apenas por efeitos fixos (GAUI et al., 2024; MIGUEL et al., 2017; REZENDE et al., 2006). Uma alternativa são os modelos mistos, que incluem tanto efeitos fixos, quanto aleatórios. Efeitos fixos neles representam parâmetros específicos de uma população, mensuráveis diretamente. Já efeitos aleatórios são variáveis que não são observáveis diretamente, que assumem média zero e variância específica, e representam uma variabilidade entre grupos. Modelos lineares mistos são representados pela Eq. 3, levando em conta os parâmetros descritos.

$$y = X\beta + Zu + \varepsilon \quad (\text{Eq. 3})$$

Em que: y = o vetor de respostas observadas; X = matriz design dos efeitos fixos; β = vetor de parâmetros de efeitos fixos; Z = matriz design dos efeitos aleatórios; u = vetor de parâmetros de efeitos aleatórios; ε = vetor de erros residuais.

Uma vez que seus componentes de variância e covariâncias são desconhecidos, métodos especiais são requeridos para obter as estimativas dos parâmetros dos modelos. Dentre eles, pode-se destacar os métodos Henderson (1953), MINQUE e MIVQUE (RAO, 1972), ML (HARTLEY; RAO, 1967) e REML (PATTERSON; THOMPSON, 1971). Em especial, os dois últimos, que consistem na maximização da verossimilhança (ML) ou da verossimilhança restrita (REML). O método ML busca maximizar a função de verossimilhança para estimar os componentes de variância dos efeitos aleatórios. O método REML é uma versão mais robusta, mas que tende a gerar estimativas menos enviesadas, uma vez que leva em conta a perda de graus de liberdade ao estimar os efeitos fixos, algo que se torna problemático em modelos mais complexos.

Os modelos lineares mistos são mais comumente utilizados na experimentação agrícola e no melhoramento de plantas, porém, seu uso na estimativa de parâmetros florestais tem se tornado mais comum. Eles vêm sendo empregados tanto em povoamentos naturais, quanto em plantios, incorporando, por exemplo, efeitos aleatórios a modelos volumétricos, como Unidade de Conservação e espécie (CARDOSO et al., 2024), a modelos de afilamento, como a idade (DOS SANTOS et al., 2023), a modelos hipsométrico, como efeitos da parcela e da espécie (TIAN et al., 2022).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADLER, P. B. et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 2, p. 740–745, 14 jan. 2014.

ALENCAR, A. et al. Mapping Three Decades of Changes in the Brazilian Savanna Native Vegetation Using Landsat Data Processed in the Google Earth Engine Platform. **Remote Sensing**, v. 12, n. 6, p. 924, 13 mar. 2020.

ALI, A.; LOHBECK, M.; YAN, E.-R. Forest strata-dependent functional evenness explains whole-community aboveground biomass through opposing mechanisms. **Forest Ecology and Management**, v. 424, p. 439–447, 15 set. 2018.

ALI, A.; YAN, E.-R. Functional identity of overstorey tree height and understorey conservative traits drive aboveground biomass in a subtropical forest. **Ecological Indicators**, v. 83, p. 158–168, 1 dez. 2017.

AUBIN, I. et al. Restoring forest ecosystem services through trait-based ecology. **Environmental Reviews**, v. 32, n. 4, p. 498–524, 1 dez. 2024.

BALVANERA, P. et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. **Ecology Letters**, v. 9, n. 10, p. 1146–1156, out. 2006.

BARBERO-PALACIOS, L. et al. Herbivore diversity effects on Arctic tundra ecosystems: a systematic review. **Environmental Evidence**, v. 13, n. 1, p. 6, 25 mar. 2024.

BASTOS-PEREIRA, R. et al. Are the functional diversity terms functional? The hindrances of functional diversity understanding in the Brazilian scientific community. **Ecological Research**, v. 37, n. 4, p. 505–521, jul. 2022.

BATALHA, M. A.; MANTOVANI, W.; MESQUITA JÚNIOR, H. N. DE. Vegetation structure in cerrado physiognomies in South-eastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 61, p. 475–483, ago. 2001.

BOTTA-DUKÁT, Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 5, p. 533–540, 2005.

- CADOTTE, M. W.; CARSCADDEN, K.; MIROTECHNICK, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services: Functional diversity in ecology and conservation. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 5, p. 1079–1087, out. 2011.
- CAMPOS, J. C. C.; LEITE, H. G. **Mensuração florestal: perguntas e respostas**. 4. ed. Viçosa, MG: Ed. UFV, 2013.
- CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 59–67, 7 jun. 2012.
- CARDOSO, R. M. et al. Wood volume is overestimated in the Brazilian Amazon: Why not use generic volume prediction methods in tropical forest management? **Journal of Environmental Management**, v. 350, p. 119593, jan. 2024.
- CARMONA, C. P. et al. Trait probability density (TPD): measuring functional diversity across scales based on TPD with R. **Ecology**, v. 100, n. 12, p. e02876, dez. 2019.
- CEBALLOS, G. et al. Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. **Science Advances**, v. 1, n. 5, p. e1400253, 19 jun. 2015.
- CHAO, A. et al. An attribute-diversity approach to functional diversity, functional beta diversity, and related (dis)similarity measures. **Ecological Monographs**, v. 89, n. 2, p. e01343, maio 2019.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351–366, 2009.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335, 2003.
- CORNWELL, W. K. et al. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. **Ecology Letters**, v. 11, n. 10, p. 1065–1071, out. 2008.
- COSTA, A. N. et al. Linking the spatiotemporal variation of litterfall to standing vegetation biomass in Brazilian savannas. **Journal of Plant Ecology**, v. 13, n. 5, p. 517–524, 1 out. 2020.

- COSTA, J. P. et al. Traços funcionais de espécies arbóreas de cerrado *sensu stricto* e sua importância para a manutenção de comunidades nativas. **Ciência Florestal**, v. 32, n. 4, p. 1807–1829, 23 nov. 2022.
- CUMMINS, K. W. Structure and Function of Stream Ecosystems. **BioScience**, v. 24, n. 11, p. 631–641, 1 nov. 1974.
- DA SILVA, J. A. A.; NETO, F. P. Princípios básicos de dendrometria. **Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Ciência Florestal**, p. 198, 1979.
- DARWIN, C. **On the Origin of Species**. 1859.
- DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 52, p. 20684–20689, 26 dez. 2007.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646–655, nov. 2001.
- DOS SANTOS, M. L. D. et al. The Effect of Age on the Evolution of the Stem Profile and Heartwood Proportion of Teak Clonal Trees in the Brazilian Amazon. **Forests**, v. 14, n. 10, p. 1962, 28 set. 2023.
- ELTON, C. S. **Animal Ecology**. 1927.
- EXPOSITO-ALONSO, M. et al. Genetic diversity loss in the Anthropocene. **Science**, v. 377, n. 6613, p. 1431–1435, 23 set. 2022.
- FIELD, C. B. et al. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. **Science**, v. 281, n. 5374, p. 237–240, 10 jul. 1998.
- FRANÇOSO, R. D. et al. Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado Biodiversity Hotspot. **Natureza & Conservação**, v. 13, n. 1, p. 35–40, jan. 2015.
- FRIEDLINGSTEIN, P. et al. Global Carbon Budget 2022. **Earth System Science Data**, v. 14, n. 11, p. 4811–4900, 11 nov. 2022.
- GARNIER, E. et al. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2630–2637, 2004.

GAUI, T. D. et al. Biomass Equations and Carbon Stock Estimates for the Southeastern Brazilian Atlantic Forest. **Forests**, v. 15, n. 9, p. 1568, 6 set. 2024.

GOMES, L.; MIRANDA, H. S.; BUSTAMANTE, M. M. D. C. How can we advance the knowledge on the behavior and effects of fire in the Cerrado biome? **Forest Ecology and Management**, v. 417, p. 281–290, maio 2018.

GRIME, J. P. The C-S-R model of primary plant strategies — origins, implications and tests. Em: GOTTLIEB, L. D.; JAIN, S. K. (Eds.). **Plant Evolutionary Biology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1988. p. 371–393.

GRIME, J. P. Vegetation classification by reference to strategies. **Nature**, v. 250, n. 5461, p. 26–31, jul. 1974.

GRINNELL, J. The niche-relationships of the California Thrasher. **The Auk**, v. 34, n. 4, p. 427–433, 1917.

GUO, H. et al. More effect of ephemeral plant species diversity on aboveground biomass than functional diversity and functional composition. **Ecological Research**, v. 38, n. 6, p. 828–841, nov. 2023.

HANISCH, M. et al. Plant functional traits shape multiple ecosystem services, their trade-offs and synergies in grasslands. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, n. 8, p. 1535–1550, 2020.

HARTLEY, H. O.; RAO, J. N. Maximum-likelihood estimation for the mixed analysis of variance model. **Biometrika**, v. 54, n. 1–2, p. 93–108, 1967.

HENDERSON, C. R. Estimation of Variance and Covariance Components. **Biometrics**, v. 9, n. 2, p. 226–252, 1953.

HUTCHINSON, G. Population Studies - Animal Ecology and Demography - Concluding Remarks. **COLD SPRING HARBOR SYMPOSIA ON QUANTITATIVE BIOLOGY**, v. 22, p. 415–427, 1957.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). **Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. 1. ed. [s.l.] Cambridge University Press, 2023.

- ISLAM, T. et al. Leaf functional traits vary among growth forms and vegetation zones in the Himalaya. **Science of The Total Environment**, v. 906, p. 167274, 1 jan. 2024.
- KANDLIKAR, G. S.; KLEINHESSELINK, A. R.; KRAFT, N. J. B. Functional traits predict species responses to environmental variation in a California grassland annual plant community. **Journal of Ecology**, v. 110, n. 4, p. 833–844, 2022.
- LAURETO, L. M. O.; CIANCIARUSO, M. V.; SAMIA, D. S. M. Functional diversity: an overview of its history and applicability. **Natureza & Conservação**, v. 13, n. 2, p. 112–116, 1 jul. 2015.
- LAVOREL, S. et al. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 12, n. 12, p. 474–478, 1 dez. 1997.
- LI, Y. et al. Variation in leaf chlorophyll concentration from tropical to cold-temperate forests: Association with gross primary productivity. **Ecological Indicators**, v. 85, p. 383–389, fev. 2018.
- LIU, C. et al. How to Improve the Predictions of Plant Functional Traits on Ecosystem Functioning? **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 4 fev. 2021.
- MAMMOLA, S. et al. Concepts and applications in functional diversity. **Functional Ecology**, v. 35, n. 9, p. 1869–1885, 2021.
- MAMMOLA, S.; CARDOSO, P. Functional diversity metrics using kernel density n-dimensional hypervolumes. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 8, p. 986–995, ago. 2020.
- MARTINS, M. S. et al. Above-ground biomass accumulation in Cerradão managed by the mass ratio. **New Zealand Journal of Forestry Science**, v. 53, 20 ago. 2023.
- MASON, N. W. H. et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112–118, out. 2005.
- MIGUEL, E. P. et al. Modeling and prediction of volume and aerial biomass of the tree vegetation in a Cerradão area of central Brazil. **Interciencia**, v. 42, n. 1, p. 21–27, 2017.

MOREIRA DE ARAÚJO, F.; FERREIRA, L. G.; ARANTES, A. E. Distribution Patterns of Burned Areas in the Brazilian Biomes: An Analysis Based on Satellite Data for the 2002–2010 Period. **Remote Sensing**, v. 4, n. 7, p. 1929–1946, jul. 2012.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867–876, 15 mar. 2010.

OLIVEIRA, C. P. DE et al. Comparação de modelos estatísticos para estimativa da biomassa de árvores, e estimativa do estoque de carbono acima do solo em Cerrado. **Ciência Florestal**, v. 29, n. 1, p. 255–269, 4 abr. 2019.

PAINE, C. E. T. et al. Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 4, p. 978–989, 2015.

PAN Q. et al. Effects of plant functional traits on ecosystem services: a review. **Chinese Journal of Plant Ecology**, v. 45, n. 10, p. 1140–1153, 2021.

PATTERSON, H. D.; THOMPSON, R. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. **Biometrika**, v. 58, n. 3, p. 545–554, 1971.

PAVOINE, S.; BONSALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, v. 86, n. 4, p. 792–812, 2011.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167, 2013.

RAO, A. S. et al. Plant Functional Traits: A Key Framework for Understanding and Managing Ecosystem Responses to Global Environmental Challenges. Em: KUMAR, N.; SINGH, H. (Eds.). **Plant Functional Traits for Improving Productivity**. Singapore: Springer Nature, 2024. p. 287–299.

RAO, C. R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. **Theoretical population biology**, v. 21, n. 1, p. 24–43, 1982.

RAO, C. R. Estimation of Variance and Covariance Components in Linear Models. **Journal of the American Statistical Association**, v. 67, n. 337, p. 112–115, mar. 1972.

- REICH, P. B. Key canopy traits drive forest productivity. **Proceedings. Biological Sciences**, v. 279, n. 1736, p. 2128–2134, 7 jun. 2012.
- REZENDE, A. V. et al. Comparação de modelos matemáticos para estimativa do volume, biomassa e estoque de carbono da vegetação lenhosa de um cerrado sensu stricto em Brasília, DF. **Scientia Forestalis**, n. 71, 2006.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. **Cerrado: ecologia e flora**, v. 1, p. 151–212, 2008.
- RICHARDSON, K. et al. Earth beyond six of nine planetary boundaries. **Science Advances**, v. 9, n. 37, p. eadh2458, 13 set. 2023.
- ROCKSTRÖM, J. et al. Planetary Boundaries: Exploring the Safe Operating Space for Humanity. **Ecology and Society**, v. 14, n. 2, 18 nov. 2009.
- SOBRAL, M. All Traits Are Functional: An Evolutionary Viewpoint. **Trends in Plant Science**, v. 26, n. 7, p. 674–676, jul. 2021.
- SUDING, K. N.; GOLDBERG, D. E.; HARTMAN, K. M. Relationships among Species Traits: Separating Levels of Response and Identifying Linkages to Abundance. **Ecology**, v. 84, n. 1, p. 1–16, 2003.
- TIAN, D. et al. Climate-sensitive tree height-diameter models for mixed forests in Northeastern China. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 326, p. 109182, 15 nov. 2022.
- TILMAN, D. Community Invasibility, Recruitment Limitation, and Grassland Biodiversity. **Ecology**, v. 78, n. 1, p. 81–92, 1997.
- TILMAN, David. Functional Diversity. In: LEVIN, Simon A. (Org.). **Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)**. Waltham: Academic Press, 2001. p. 587–596.
- TUCKER, C. M. et al. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 698–715, 2017.
- TURNER, M. G.; GARDNER, R. H.; O'NEILL, R. V. **Landscape ecology in theory and practice**. [s.l.] Springer, 2001. v. 401

VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; BARDGETT, R. D.; VAN STRAALLEN, N. M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. **Ecology Letters**, v. 11, n. 3, p. 296–310, mar. 2008.

VELAZCO, S. J. E. et al. A dark scenario for Cerrado plant species: Effects of future climate, land use and protected areas ineffectiveness. **Diversity and Distributions**, v. 25, n. 4, p. 660–673, 2019.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, maio 2007.

WANG, W. et al. Using intraspecific variation of functional traits and environmental factors to understand the formation of nestedness patterns of a local forest community. **Journal of Plant Ecology**, v. 15, n. 6, p. 1185–1198, 1 dez. 2022.

WEIHER, E. et al. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. 5, p. 609–620, out. 1999.

WESTOBY, M. et al. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 33, n. Volume 33, 2002, p. 125–159, 1 nov. 2002.

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

YANG, K. et al. Divergent adaptations of leaf functional traits to light intensity across common urban plant species in Lanzhou, northwestern China. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, 25 jan. 2023.

ZIRBEL, C. R. et al. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 4, p. 1070–1079, 2017.

CAPÍTULO 2

ATRIBUTOS E MÉTRICAS FUNCIONAIS ESTÃO RELACIONADOS À BIOMASSA EM TRÊS FITOFISIONOMIAS NO BIOMA CERRADO

RESUMO

Diante da crescente preocupação com as mudanças climáticas e a perda de biodiversidade, estudos sobre a ecologia e o crescimento da vegetação tem sido de enorme importância, para ampliar o conhecimento sobre florestas e savanas. A diversidade funcional é um ramo desses estudos que vem se desenvolvendo nos últimos anos e busca explicar funções ecossistêmicas por meio de características funcionais dos organismos. O Cerrado, segundo maior bioma localizado na América do Sul, é tido como a savana mais biodiversa do mundo e desempenha um papel importante no acúmulo de biomassa. Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivos investigar o papel de características funcionais no acúmulo de biomassa pela vegetação lenhosa do Cerrado, verificando a relação entre média ponderada da comunidade (CWM) de atributos funcionais e métricas funcionais com a biomassa lenhosa aérea em três fitofisionomias diferentes (Cerrado Típico, Cerrado Denso e Cerradão). Assumimos que cada uma delas se comportaria de modo diferente e, para verificarmos suas relações, testamos correlações entre os CWMs de atributos e as métricas funcionais com a biomassa. Foram coletados cinco atributos de espécies dominantes para cada fisionomia: área foliar específica (SLA), densidade da madeira (WD), área de copa (CA), diâmetro máximo (Dmax) e altura máxima (Htmax). Com isso, foi possível calcular os respectivos CWMs e mais cinco métricas: Riqueza funcional (Fric), Equitabilidade funcional (FEve), Divergência funcional (FDiv), Dispersão funcional (FDis) e Entropia de Rao (RaoQ). Com os dados de inventário florestal das áreas, ajustamos modelos lineares para as três fisionomias e modelos mistos para o conjunto dos dados, utilizando o tipo fisionômico como efeito aleatório. As fisionomias diferiram em aspectos estruturais e taxonômicos, havendo um padrão de crescimento proporcional ao porte da vegetação. Elas também diferiram em aspectos funcionais: o Cerradão mostrou estar melhor relacionado com atributos funcionais; o Cerrado Denso e o Cerrado Típico com métricas funcionais. Os CWMs Dmax, Htmax e CA e as métricas Fric e FEve predominaram entre os modelos mais acurados. Ao compararmos os modelos gerais, os modelos compostos por ambos os componentes e apenas por CWM Dmax tiveram maior acurácia se comparados ao modelo composto apenas por Fric e ao modelo sem efeitos aleatórios.

Palavras-chave: Diversidade funcional, Savana brasileira, Equação de biomassa, Modelos mistos.

FUCNTIONAL METRICS AND TRAITS ARE RELATED TO BIOMASS IN THREE PHYSIOGNONIES FROM CERRADO

ABSTRACT

Due to growing concerns about climate change and biodiversity loss, research on vegetation ecology and growth has gained increasing importance, in order to further the knowledge about forests and savannas. Functional diversity is a field of study that has expanded in recent years, aiming to explain ecosystem functions based on the functional characteristics of organisms. The Cerrado, second largest biome in South America, is considered the most biodiverse savanna in the world and plays an important role in biomass accumulation. In this context, the present study aimed to investigate the role of functional traits in the accumulation of woody aboveground biomass in the Cerrado by examining the relationship between community-weighted means (CWM) of functional traits and functional metrics across three distinct physiognomies (Typical Cerrado, Dense Cerrado, and Cerradão). We hypothesized that each physiognomy would behave differently. To assess these relationships, we tested correlations between biomass and both CWMs and functional metrics. We measured five traits for dominant species in each physiognomy: specific leaf area (SLA), wood density (WD), crown area (CA), maximum diameter (Dmax), and maximum height (Htmax). As a result, it was possible to calculate the respective CWMs, along with five functional metrics: Functional Richness (Fric), Functional Evenness (FEve), Functional Divergence (FDiv), Functional Dispersion (FDis), and Rao's Quadratic Entropy (RaoQ). Based on forest inventory data from the study areas, we fitted linear models for each physiognomy and mixed-effect models for the complete dataset, using physiognomic type as a random effect. The physiognomies differed in structural and taxonomic aspects, with a growth pattern proportional to vegetation stature. They also differed functionally: Cerradão was strongly related to functional traits, whereas Dense and Typical Cerrado were better explained by functional metrics. The CWMs Dmax, Htmax and CA and the metrics Fric and FEve predominated among the most accurate models. In the general models, those composed of both CWMs and metrics, or only of CWM Dmax, were more accurate than models including only Fric or excluding random effects.

Keywords: Functional diversity; Brazilian savanna; Biomass equation; Mixed models.

1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas provocadas pelas crescentes emissões de Gases de Efeito Estufa (GEE) na atmosfera tornaram-se nos últimos anos uma das maiores preocupações na comunidade internacional. Atividades humanas, como desmatamento e uso de combustíveis fósseis, ao emitirem grandes quantias de GEE, provocaram um aumento na temperatura da superfície global de mais de 1°C em menos de dois séculos (IPCC, 2023). Florestas, que ocupam 30,8 % da área superficial global, são responsáveis pelo armazenamento de quase metade do carbono em ecossistemas terrestres (FAO, 2020; LUO et al., 2020; WANG et al., 2023), tendo papel fundamental no armazenamento do carbono atmosférico (CO₂), através da fotossíntese, convertendo-o em biomassa. Assim, a conservação e manutenção de florestas é uma das principais formas de contrabalancear as emissões de GEE e combater o aquecimento global.

As florestas tropicais são os ecossistemas mais biodiversos do mundo, contendo mais da metade das espécies terrestres estimadas de animais e plantas do planeta (LEWIS; EDWARDS; GALBRAITH, 2015; SCHEFFERS et al., 2012), incluindo 96 % das espécies arbóreas (ORDWAY et al., 2022; SLIK et al., 2015). Além disso, são responsáveis por cerca de um terço da produção primária bruta terrestre de carbono (HUBAU et al., 2020) e, junto com savanas tropicais, estima-se que esse valor chegue a 60% (BEER et al., 2010), embora juntas ocupem apenas 45% da área florestal global (FAO, 2020). O Brasil é o quinto país de maior área terrestre no mundo, contendo a maior reserva de florestas tropicais do mundo (FAO, 2020), além de possuir o Cerrado, tido como a savana tropical mais biodiversa (FRANÇOSO et al., 2015).

O Cerrado é uma savana sazonal, altamente heterogênea, característico por possuir um mosaico de vegetações, delimitadas sob um continuum de fisionomias campo-savana-floresta (COLLI; VIEIRA; DIANESE, 2020; DURIGAN; RATTER, 2016; ROITMAN et al., 2018). A classificação de Ribeiro e Walter (2008) separa esses três tipos de formações em 11 fitofisionomias, segundo critérios de porte e densidade de vegetação, formas de vida, entre outros, sendo elas: Campo Limpo, Campo Sujo e Campo Rupestre; Cerrado sentido restrito (Ralo, Típico e Denso), Parque Cerrado, Palmeiral e Vereda; Cerradão, Mata Seca, Mata de Galeria e Mata Ciliar. Embora seja o segundo maior bioma do país, ocupando cerca de 20% do território, o bioma encontra-se sob ameaça, devido à expansão das atividades humana em seus limites, o que vem reduzindo sua vegetação

nativa (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018; MOREIRA DE ARAÚJO; FERREIRA; ARANTES, 2012). A biomassa seca nesse bioma varia consideravelmente, podendo ser menor que 10 Mg.ha⁻¹ ou maior que 100 Mg.ha⁻¹, dependendo do tipo de vegetação ou de fatores edafoclimáticos (MARTINS et al., 2023; REZENDE et al., 2006).

Mensurar o estoque de biomassa e carbono na vegetação não é uma tarefa simples, se considerarmos as grandes extensões de florestas e as dificuldades de medi-lo mesmo em poucas árvores, sendo preferível sua estimativa por técnicas estatísticas. A forma mais comum de prever a biomassa é através do ajuste de equações alométricas ou pelo uso de fatores de expansão ou redução (MIGUEL et al., 2015). Em menor frequência são usadas Redes Neurais Artificiais (RNA) e outras ferramentas de Aprendizado de Máquina (MIGUEL et al., 2015; TAPPAYUTHPIJARN; VINDEVOGEL, 2022; VACCHIANO et al., 2018). Modelos de efeitos mistos são outras ferramentas promissoras, usadas nas estimativas de biomassa e outros parâmetros dendrométricos (DOS SANTOS et al., 2023; MARTINS SILVA et al., 2019).

Tipicamente, é feita a estimativa a nível de árvore individual (OLIVEIRA et al., 2019; REZENDE et al., 2006), depois por parcela e, com esses valores a estimativa por área. É comum o uso de imagens aéreas e geoprocessamento nessa etapa (BISPO et al., 2020; DEBASTIANI et al., 2019; ZIMBRES et al., 2021). Devido à ausência de estudos para diferentes fisionomias e áreas florestais, é comum empregar-se equações pantropicais para a estimativa individual, ajustadas para vários locais e espécies ao longo do planeta (AABEYIR et al., 2020; FAYOLLE et al., 2013), a exemplo da equação desenvolvida por Chave et al. (2014). Porém, cabe ressaltar que tais equações tendem a ser menos acuradas se comparadas às equações locais (AABEYIR et al., 2020; MAGNABOSCO MARRA et al., 2016).

Uma outra abordagem que vem permitindo uma melhor compreensão do acúmulo e armazenamento de biomassa, além de outros processos ecossistêmicos, utiliza a diversidade funcional na modelagem (ALI et al., 2017; BERNHARDT-RÖMERMAN et al., 2011; MARTINS et al., 2023; SCHMITT et al., 2020). Tais estudos indicam uma relação positiva entre valores de biomassa da vegetação e de componentes da diversidade funcional. Seu objeto de estudo na ecologia não se restringe a plantas, incluindo também animais, protistas, e até bactérias e vírus (MALATERRE et al., 2019). Os componentes da diversidade funcional podem ser divididos em atributos e métricas funcionais,

similarmente à diversidade filogenética, que muitos defendem que elas estejam relacionadas, embora essa relação não seja tão direta (CHAPMAN et al., 2018; MAZEL et al., 2018).

Atributos ou traços funcionais são definidos como traços morfológicos, fisiológicos e fenológicos de uma espécie que lhe conferem ou não vantagens competitivas (BASTOS-PEREIRA et al., 2022; VIOLLE et al., 2007). Exemplos de atributos são a área foliar específica, a altura máxima, a taxa de fotossíntese e a densidade da madeira de uma espécie, que a caracterizam e definem o nicho que ocupam no ecossistema (MARTINS et al., 2021; VIOLLE et al., 2007). Cada atributo é normalmente ponderado pela densidade demográfica, produzindo CWM (Community Weighted Mean), que permite extrapolar para a comunidade (ALI; YAN, 2017; DÍAZ et al., 2007; GARNIER et al., 2004; GUO et al., 2023).

Métricas funcionais são índices que determinam a distribuição de espécies em um espaço funcional ou nicho (MAMMOLA et al., 2021; MASON et al., 2005; MOUCHET et al., 2010). Os três principais índices são: Riqueza (Fric): define o espaço de nicho preenchido por espécies na comunidade; Equitabilidade ou regularidade (FEve), a equidade da distribuição em espaços de nicho preenchidos; e Divergência (FDiv), o grau de distribuição que maximiza a divergência em características funcionais (MASON et al., 2005; PAVOINE; BONSALL, 2011; TUCKER et al., 2017). Eles podem ser particionados em diversidade alfa, beta e gama (CHAO et al., 2019). Há ainda a Dispersão Funcional (FDisp), que consiste na distância média das espécies ao centroide de todas as espécies da comunidade em uma matriz (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010). Outros exemplos são a originalidade, contribuição, redundância, entre outros (CARMONA et al., 2019; MAMMOLA; CARDOSO, 2020).

A identificação desses componentes funcionais permite esclarecer qual o principal mecanismo por trás do processo ecossistêmico em estudo (VARGAS-LARRETA et al., 2021). Se métricas funcionais se relacionam melhor com o processo, o mecanismo atuante é a complementariedade de nichos (TILMAN, 1997), na qual há maximização do uso de recursos pelas espécies e menor sobreposição de nicho, implicando em menor competição interespecífica (LETTEN; KE; FUKAMI, 2017). Já quando atributos são significativos, o mecanismo é explicado pela proporção de massa (GRIME, 1988), na qual traços funcionais de espécies dominantes determinam a produtividade da comunidade, como,

por exemplo, a presença de árvores de grande porte aumenta os níveis da biomassa (ALI; YAN, 2017). As duas hipóteses não são mutualmente exclusivas, podendo ocorrerem em conjunto (ALI et al., 2017; ALI; LOHBECK; YAN, 2018). Outros mecanismos usados para explicar processos ecossistêmicos são as hipóteses *green soup* e da fertilidade do solo (PRADO-JUNIOR et al., 2016). Vários estudos encontraram relação significativa entre biomassa e atributos em florestas (FINEGAN et al., 2015; MARTINS et al., 2023), porém pouca relação com métricas, embora tenham um papel mais relevante em ambientes sob estresse, como em ecossistemas secos ou gélidos (PAQUETTE; MESSIER, 2011).

Diante do exposto, deparamo-nos com as seguintes perguntas: A inclusão de atributos e métricas da diversidade funcional melhora a capacidade preditiva de modelos de biomassa aérea lenhosa em diferentes fitofisionomias do Cerrado? Se sim, quais componentes funcionais possuem maior poder explicativo da variação na biomassa aérea entre as fitofisionomias analisadas? Para responder as perguntas, assumimos as seguintes hipóteses: (H1) Os componentes da diversidade funcional serão significativos com a biomassa e gerarão modelos acurados; (H2) Atributos de espécies dominantes terão maior importância no acúmulo de biomassa em fisionomias mais florestadas (Cerradão), e métricas funcionais serão mais importantes em savanas (Cerrado Típico e Denso). Com isso, este trabalho tem como objetivo investigar a relação entre atributos e métricas funcionais com a biomassa aérea de três fitofisionomias do Cerrado (Cerradão, Cerrado Denso e Típico), identificando quais componentes funcionais apresentam maior contribuição para a modelagem da biomassa e qual mecanismo melhor explica seu acúmulo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Os dados foram coletados em unidades amostrais distribuídas em duas localidades ao longo do país: no Parque Estadual Lajeado, em Palmas, Tocantins; e na Bacia do Rio Pardo, Minas Gerais (Figura 1). Palmas possui vegetação savânica típica do Cerrado, sendo a área de estudo composta por cerradão, com características que a colocariam como transição entre Cerrado e Amazônia (OLIVEIRA et al., 2024), e clima tropical de altitude (Aw), com estação seca bem definida, tendo chuvas anuais de 1.750 mm. A Bacia do Rio Pardo está localizada na transição entre os biomas Caatinga e Cerrado. Com predominância de Latossolos amarelo distróficos e precipitação média anual de 741 mm, o clima predominante da região na classificação de Köppen, é Aw (MAZER, 2016).

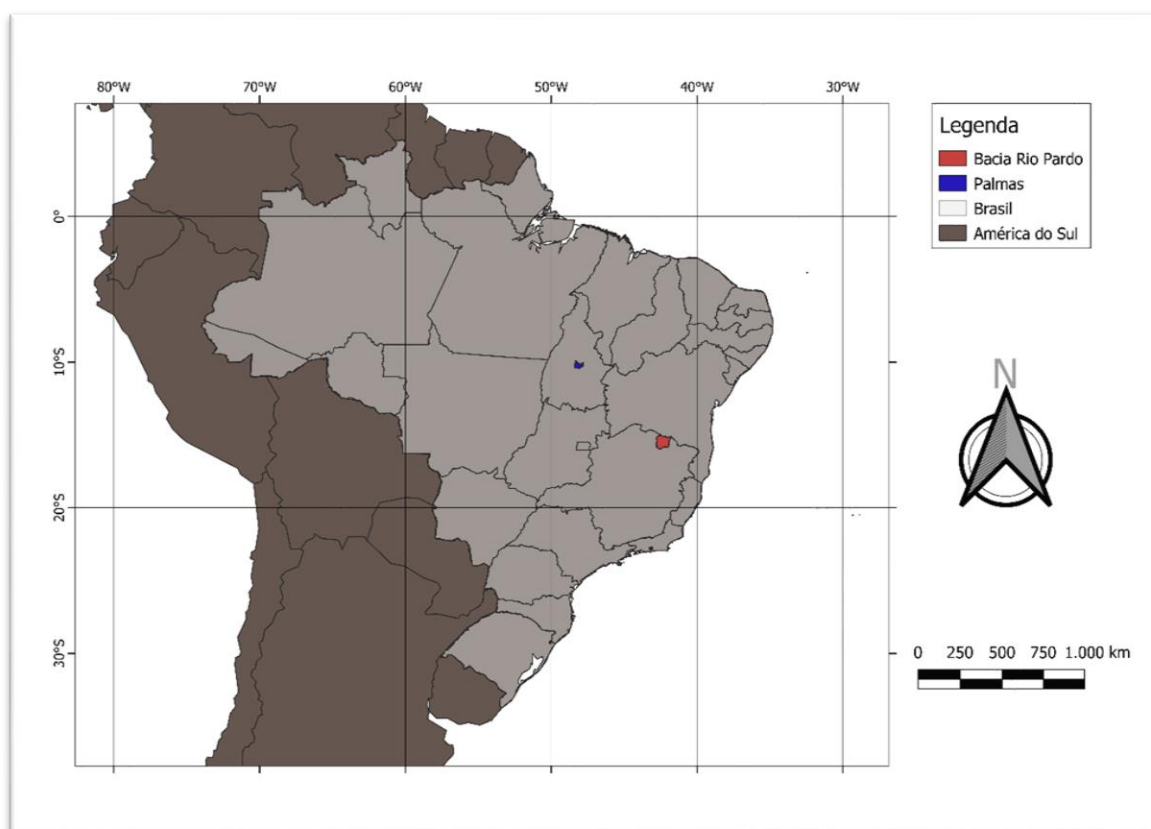


Figura 1 - Localização dos municípios em que se encontram as áreas de estudo.

2.2. Coleta de dados

Foram realizados inventários em cada área de estudo, com amostragem casual simples e parcelas de 20 x 50 m em Minas Gerais, e amostragem sistemática em transectos e parcelas de 20 x 20 m em Tocantins. Para as parcelas em Tocantins, foram coletados os seguintes dados: o diâmetro à altura do peito (DAP) de todas as árvores com suta, sendo

o diâmetro mínimo de inclusão igual a 5 cm; a altura total de todas as árvores com régua telescópica; e a identificação botânica de cada indivíduo. A identificação botânica foi feita *in loco*, de acordo com o sistema de classificação APG IV para famílias e com o Flora Brasil para espécies e gêneros, e o material botânico coletado foi enviado ao Herbário da Universidade de Brasília para depósito como exsicatas (UnB). Para as parcelas em MG, foi coletado o diâmetro à 30 cm (DA₃₀), de valor mínimo de 5 cm, com suta, e as alturas totais por estimação visual, além de sua identificação botânica, para posterior coleta e validação no herbário do CENARGEN.

Foram amostradas 82, com área total de 5.2 hectares (Tabela 1). A densidade absoluta de indivíduos variou de 160 a 1750 ind.ha⁻¹ dentre as 81 parcelas amostradas, com uma média de 847 ind.ha⁻¹. A biomassa variou de 9.67 a 278.08 Mg.ha⁻¹, com média de 77.28 Mg.ha⁻¹.

Tabela 1 - Densidade absoluta e biomassa por hectare nas fitofisionomias estudadas.

	Cerradão	Cerrado Típico	Cerrado Denso	Total
Parcelas amostradas	33	32	17	82
Área amostrada	1.32	3.2	0.68	5.2
DA mínima	675	240	1125	240
DA média	1198	612	1404	974
DA máxima	1750	1130	1775	1775
Biomassa mínima	48.865	9.659	47.878	9.659
Biomassa média	130.865	23.560	70.854	77.279
Biomassa máxima	278.085	54.456	107.309	278.085

Em que: DA = densidade absoluta de indivíduos por hectare; biomassa (Mg.ha⁻¹); Área em hectares.

2.3. Atributos funcionais

Os atributos funcionais avaliados (Tabela 2) foram os seguintes: Área Foliar Específica (SLA), Densidade da Madeira (WD), Área de Copa (CA), DAP ou DA₃₀ Máximo (Dmax), Altura Máxima (Htmax). Medimos uma quantidade de dez indivíduos para HT_{MÁX} e D_{MÁX}, e de cinco indivíduos para SLA e CA para cada espécie identificada na coleta, segundo o manual de coleta de atributos funcionais (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013). Para isso, foram coletados o diâmetro maior da copa e

o diâmetro perpendicular a esse, permitindo o cálculo da CA, conforme Eq. 1. Já a HT_{MÁX} e o D_{MÁX} foram calculados a partir dos dados obtidos no inventário.

Tabela 2 – Lista de atributos funcionais coletados.

Atributo	Sigla	Explicação
Altura Máxima (m)	Htmax	Atributos de crescimento da planta, indicam a estatura máxima que se pode atingir em dado habitat.
Diâmetro Máximo (cm)	Dmax	
Área de Copa (m ²)	CA	Indica o potencial de captura de luz.
Densidade da Madeira (g/cm ³)	WD	Influencia a relação crescimento-sobrevivência, sendo inversamente proporcional ao crescimento.
Área Foliar Específica (mm ² /mg)	SLA	Está relacionada ao potencial fotossintético e à taxa de crescimento relativo da planta.

$$CA = \frac{\pi(Dc_1 + Dc_2)^2}{4} \quad (\text{Eq. 1})$$

Em que: CA = área de copa (m²); Dc₁ = diâmetro maior (m); Dc₂ = diâmetro perpendicular ao Dc₁ (m).

Para medição do SLA coletamos, por indivíduos de cada espécie, cinco folhas maduras, expostas ao sol, sem sintomas evidentes de patógenos e herbivoria, que foram em seguida digitalizadas, juntamente com o pecíolo e a raque, tomando o cuidado com sobreposições entre folhas. Feito isso, calculamos a área foliar com software *imageJ* do pacote *LeafArea* no R (KATABUCHI, 2015). Após a digitalização, as folhas foram armazenadas em sacos de papel e colocadas em estufa 70°C até peso constante. Com isso obtivemos o peso das folhas secas, usado no cálculo de SLA (mm²/mg), obtido pela razão entre área foliar verde e peso seco (Eq. 2) (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013).

$$SLA = \frac{A_{FV}}{M_0} \quad (\text{Eq. 2})$$

Onde: SLA = Área foliar específica (mm²/mg); A_{FV} = Área foliar verde (mm²); M₀ = peso seco da folha (mg)

2.4. Parâmetros fitossociológicos, modelagem e validação

Para a estimativa individual de biomassa no Cerradão e no Cerrado Denso, utilizamos a equação pantropical desenvolvida por Chave *et al.* (2014) (Eq. 3), que leva

em conta o diâmetro, a altura total e a densidade de madeira da espécie, obtidas pela função “*getWoodDensity*” do pacote *BIOMASS* do software R, versão 4.4.2 (RÉJOU-MÉCHAIN *et al.*, 2023). Para o Cerrado Típico, foi usada equação para a biomassa desenvolvida por Moraes *et al.* (2014) (Eq. 4), tomando o diâmetro a 30 cm e a altura total.

$$Y = 0.0673(d \cdot DAP^2 \cdot HT)^{0.976} \quad (\text{Eq. 3})$$

$$\ln Y = -11.05056 + 2.59129 \ln D_{30} + 0.46218 \ln H \quad (\text{Eq. 4})$$

Em que: Y = biomassa (kg); d = densidade (g.cm-3); DAP = diâmetro à altura do peito (cm); D₃₀ = diâmetro a 30 cm; HT = altura total (m).

Na estruturação fitossociológica, foram usados os Índice de Valor de Importância (IVI) para cada espécie. Ele é obtido pela soma de densidade relativa (DR), dada pela quantidade de indivíduos, dominância relativa (DoR), dada pela área basal, e frequência relativa (FR), dada pelo número de parcelas em que ocorrem (Tabela 3).

Tabela 3 – Parâmetros fitossociológicos usados na estruturação da vegetação.

Variáveis fitossociológicas	Unidade	Equação
Densidade Absoluta da espécie i (DAi)	ind./ha	$DAi = \frac{Ni}{A}$
Densidade Relativa da espécie i (DRi)	%	$DRi = \frac{DAi}{\sum DAi} \cdot 100$
Dominância Absoluta da espécie i (DoAi)	m²/ha	$DoAi = \frac{Gi}{A}$
Dominância Relativa da espécie i (DoRi)	%	$DoRi = \frac{DoAi}{\sum DoAi} \cdot 100$
Frequência Absoluta da espécie i (FAi)	%	$FAi = \frac{Pi}{\sum Pi} \cdot 100$
Frequência Relativa da espécie i (FRi)	%	$FRi = \frac{FAi}{\sum FAi} \cdot 100$
Índice de Valor de Importância da espécie i (IVIi)	%	$IVIi = DRi + DoRi + FRi$

Em que: Ni = número de indivíduos da espécie i; Gi = Área basal da espécie i; Pi = Número de parcelas onde ocorreu a espécie i; A = Área total amostrada.

Foram calculadas as médias ponderadas da comunidade (CWM), que ponderam as médias de cada atributo funcional pela abundância de indivíduos de cada espécie coletada, resultando em uma CWM para cada atributo considerado. Foram também calculadas as métricas funcionais, descritas por Villéger, Mason e Mouillot (2008): Riqueza Funcional (Fric), Equitabilidade Funcional (FEve), Divergência Funcional

(FDiv) e Dispersão Funcional (FDis). Foi ainda calculada a métrica da Entropia Quadrática de Rao (RaoQ). O pacote *FD* (LALIBERTÉ; LEGENDRE; SHIPLEY, 2014) foi usado no cálculo das métricas funcionais e das médias ponderadas, na plataforma R.

Em seguida, foi feita uma matriz de correlação de Spearman, para verificar quais parâmetros melhor se correlacionam à biomassa. Para cada fitofisionomia, ajustou-se por *stepwise* modelos lineares com todas as métricas e atributos funcionais através da função *dredge* do pacote MuMin. Selecionou-se os três modelos com menores valores de critério de Akaike (AIC) para cada fisionomia, excluindo os modelos que tivessem parâmetros colineares, listados na Tabela 4. Foram também ajustados três modelos lineares mistos (Tabela 4), que tiveram como efeito aleatório as fitofisionomias usadas no estudo (Cerradão, Cerrado denso e Cerrado típico). Foi ajustado um quarto modelo geral, sem o intercepto aleatório. A função *lmer* do pacote *lme4* no RStudio (BATES *et al.*, 2015) foi usada no ajuste dos modelos, com o uso do algoritmo REML.

Tabela 4 – Modelos de biomassa aérea ajustados para as áreas de estudo.

Modelo	Fitofisionomia	Fórmula
1	Cerradão	$y = \beta_0 + \beta_1 D_{max} + \varepsilon$
2		$y = \beta_0 + \beta_1 D_{max} + \beta_2 FE_{ve} + \varepsilon$
3		$y = \beta_0 + \beta_1 CA + \varepsilon$
4	Cerrado Denso	$y = \beta_0 + \beta_1 FE_{ve} + \varepsilon$
5		$y = \beta_0 + \beta_1 FE_{ve} + \beta_2 WD + \varepsilon$
6		$y = \beta_0 + \beta_1 FDiv + \varepsilon$
7	Cerrado Típico	$y = \beta_0 + \beta_1 Fric + \beta_2 WD + \varepsilon$
8		$y = \beta_0 + \beta_1 CA + \beta_2 Fric + \beta_3 H_{tmax} + \varepsilon$
9		$y = \beta_0 + \beta_1 Fric + \varepsilon$
10	Geral	$y = \beta_0 + \beta_1 D_{max} + \beta_2 Fric + \gamma + \varepsilon$
11		$y = \beta_0 + \beta_1 D_{max} + \gamma + \varepsilon$
12		$y = \beta_0 + \beta_1 Fric + \gamma + \varepsilon$
13		$y = \beta_0 + \beta_1 D_{max} + \beta_2 Fric + \varepsilon$

Em que: y = Biomassa aérea ($Mg.ha^{-1}$); β_i = parâmetros estimados dos efeitos fixos; γ = parâmetros estimados dos efeitos aleatórios; ε = erro aleatório.

Tais modelos foram comparados e selecionados pela soma de três ranques, classificados do primeiro ao último pelos seguintes critérios: (1) menor raiz do erro quadrático médio em valores absolutos (RMSE) e relativos (RMSE%); (2) maior coeficiente de correlação de Spearman (r_{xy}); (3) menor critério de informação de Akaike (Akaike condicional para modelos mistos). Os modelos com menor soma de ranques foram selecionados. Além disso, foi feita a análise gráfica dos resíduos dos modelos

selecionados por fitofisionomia e de todos os modelos gerais testados. Em seguida, os modelos escolhidos por ranqueamento foram submetidos a validação-cruzada por k-fold, com 5 *folds* ($k = 5$), por meio da função *train* do pacote *caret*.

3. RESULTADOS

3.1. Parâmetros fitossociológicos, atributos e métricas funcionais

Ao todo, 137 espécies foram encontradas na amostragem, com 83 no Cerrado Típico, 50 no Cerrado Denso e 61 no Cerradão (Figura 2). Embora o Cerradão e o Cerrado Denso compartilhassem 43 espécies, ao se considerar as 10 espécies com maior IVI, apenas quatro foram comuns a ambos os ambientes (Figura 3). O Cerrado Típico compartilhou 14 espécies com o Cerrado Denso e 15 com o Cerradão. Entre as espécies de maior IVI, apenas duas coincidiram com o Cerrado Denso e nenhuma com o Cerradão.

As 10 espécies com maior biomassa no Cerradão estocaram em média 89 Mg.ha⁻¹, o que correspondeu a 68% da biomassa seca média (Figura 3). Nele, *Emmotum nitens* acumulou 25 Mg.ha⁻¹. No Cerrado Denso elas corresponderam a um valor de 58 Mg.ha⁻¹, o equivalente a 82% de sua biomassa. A espécie de maior destaque foi *Myrcia fenzliana*, que somou 17.7 Mg.ha⁻¹ de biomassa. Já no Cerrado Típico, o valor foi de 18 Mg.ha⁻¹, que equivaleu a cerca de 76% de sua biomassa. As espécies, *Eugenia dysenterica*, *Pouteria ramiflora*, *Qualea parviflora* e *Caryocar brasilienses* foram responsáveis por acumular 9 Mg.ha⁻¹. Os gêneros *Caryocar*, *Pouteria*, *Tachigale* foram os principais contribuintes para a biomassa em todas as fitofisionomias analisadas.

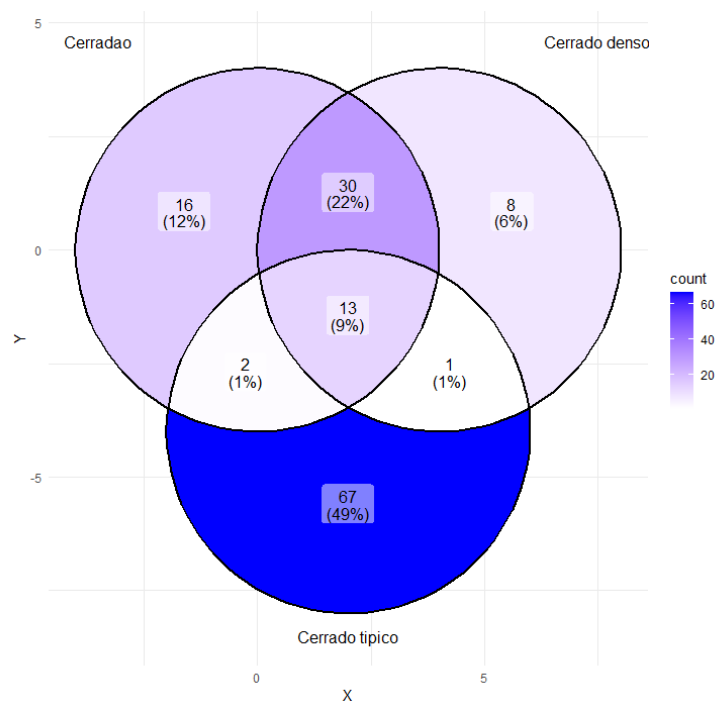


Figura 2 – Diagrama de Venn com as espécies em comum entre as fitofisionomias analisadas.

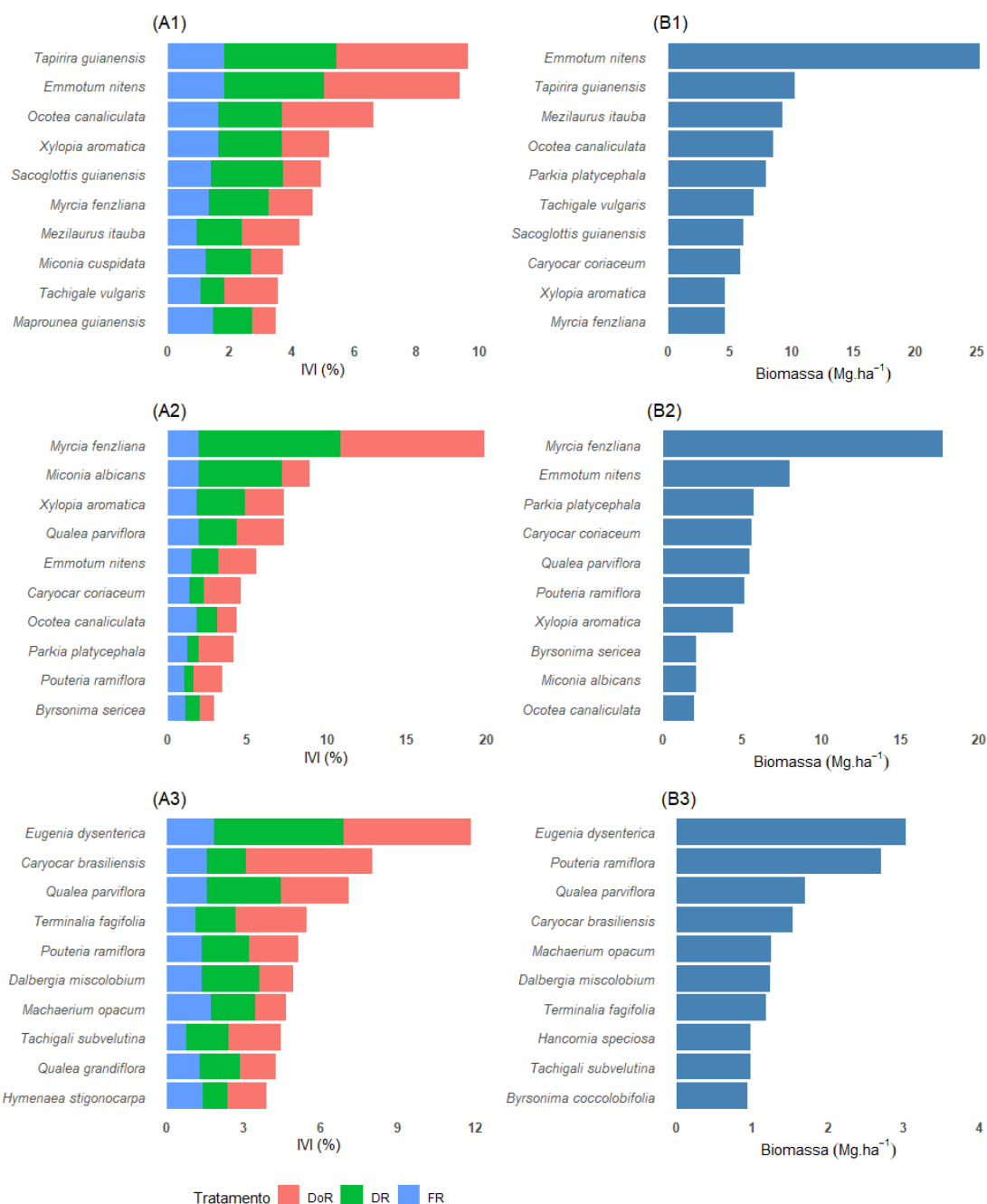


Figura 3 – 10 espécies de maior IVI (Ai) e biomassa (Bi) por fitofisionomia. Em que i: 1 – Cerradão; 2 – Cerrado Denso; 3 – Cerrado Típico.

Foram selecionadas para coleta de atributos 17 espécies para o Cerradão, 12 para o Cerrado Denso, e 16 para o Cerrado Típico (Anexo 1). Os atributos funcionais apresentaram ampla variação: Htmax variou de 4.97 a 19.10 m, com média 11 m; CA variou de 2.87 a 63.99 m², com média 24.2 m²; Dmax foi de 6.80 a 55.10 cm com média 29.61 cm; SLA variou de 36.72 a 164.34 mm²mg⁻¹, com média igual a 92.52 mm²mg⁻¹; e WD teve amplitude de 0.36 a 1.00 g.cm⁻³, com média 0.67 g.cm⁻³. Ao separar os valores

de atributos por fitofisionomia, houve maior discrepância entre os observados para Cerrado Típico e Cerradão, tendo Htmax média de 6.6 e 14.0 m, CA média de 15.5 e 30.6 m², e Dmax média de 20.2 e 35.5 cm, respectivamente. Em contraste, WD e SLA apresentaram pouca variação entre as fitofisionomias, com médias entre 0.64 e 0.68 g.cm⁻³ para WD e entre 85.8 e 96.3 mm²mg⁻¹ para SLA (Anexo 1).

Os valores médios dos CWM de Htmax, CA, Dmax, SLA e WD para as 82 parcelas foram 10.67 m, 22.51 m², 29.34 cm, 94.96 mm²mg⁻¹ e 0.69 g.cm⁻³, respectivamente (Tabela 5). As métricas funcionais foram estimadas para todas as parcelas, à exceção de uma, que possuía menos de três espécies funcionalmente singulares, e, portanto, não foi possível calcular seus Fric, FEve e FDiv. As médias de Fric, FEve, FDiv, FDis e RaoQ foram, respectivamente, 0.32, 0.68, 0.74, 1.73 e 3.72. As estimativas de CWM e métricas por parcela estão no Anexo 2.

Tabela 5 - Valores mínimos, máximos, médios e desvio padrão dos parâmetros de CWM de cada atributo e métricas funcionais para as áreas de estudo.

Parâmetro	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
CWM Htmax (m)	6.05	15.53	10.67	3.40
CWM CA (m ²)	9.38	38.05	22.51	7.91
CWM Dmax (cm)	15.22	44.53	29.34	7.93
CWM SLA (mm ² mg ⁻¹)	53.50	121.86	94.96	13.10
CWM WD	0.58	0.83	0.69	0.05
Fric	0.01	1.00	0.32	0.22
FEve	0.10	0.89	0.68	0.12
FDiv	0.51	0.92	0.74	0.09
FDis	0.66	2.48	1.73	0.37
RaoQ	0.86	6.63	3.72	1.27

Em que: Htmáx = Altura máxima em metros. DAPmáx: Diâmetro em centímetros; SLA = Área folia específica; WD = densidade da madeira, Fric = Riqueza funcional; FEve = Equitabilidade Funcional; FDiv = Divergência Funcional, FDis = Dispersão Funcional; RaoQ = Entropia Quadrática de Rao.

3.2. Correlação e modelagem

Foram observadas relações significativas entre a biomassa e os CWMs Htmax, CA e Dmax no Cerradão, assim como a nível geral, ao se levar em conta todas as parcelas amostradas (Figura 4). Nenhum dos CWMs tiveram correlação significativa com a biomassa no Cerrado Típico, nem no Cerrado Denso. Ao avaliar as métricas, apresentaram relações significativas com a biomassa, a nível geral, Fric, FDis, FDiv e

RaoQ. Ao segregar por fitofisionomias, as métricas Fric foi significativa no Cerrado Típico, e FEve no Cerrado denso.

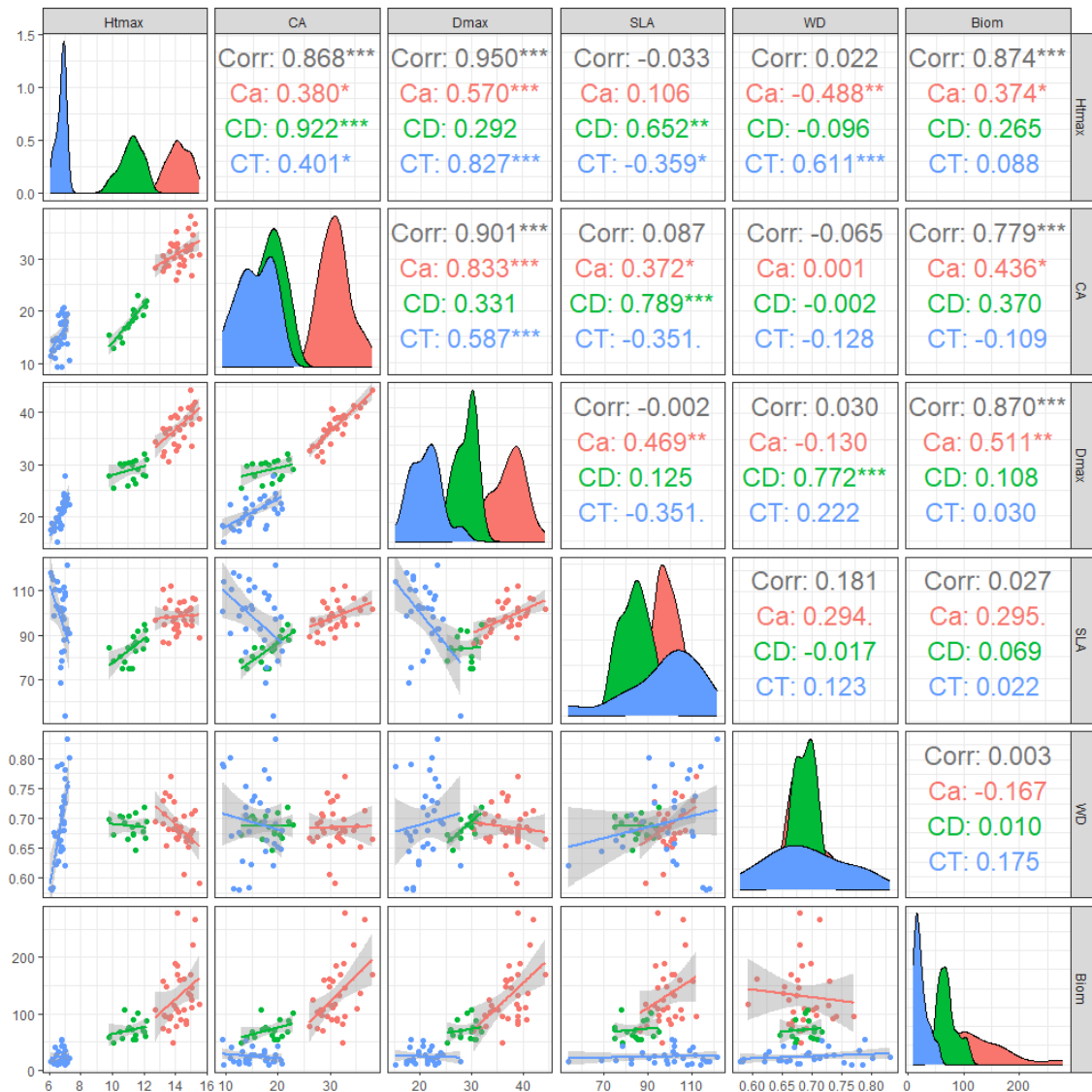


Figura 4 - Correlação de Spearman entre os atributos funcionais e a biomassa aérea das comunidades arbóreas amostradas. *: correlação significativa a 95% de probabilidade; ** ou ***: correlação significativa a pelo menos 99% da probabilidade. Em que: Biom = Biomassa Aérea (Mg.ha^{-1}); Htmax = Altura máxima (m); CA = Área de copa (m^2); Dmax = Diâmetro a 1,3 metros de altura do solo máximo (cm); SLA = Área folia específica (mm^2/mg); WD = Densidade da madeira (g/cm^3). Cores: azul (CT) = Cerrado Típico; verde (CD) = Cerrado Denso; rosa (Ca) = Cerradão.

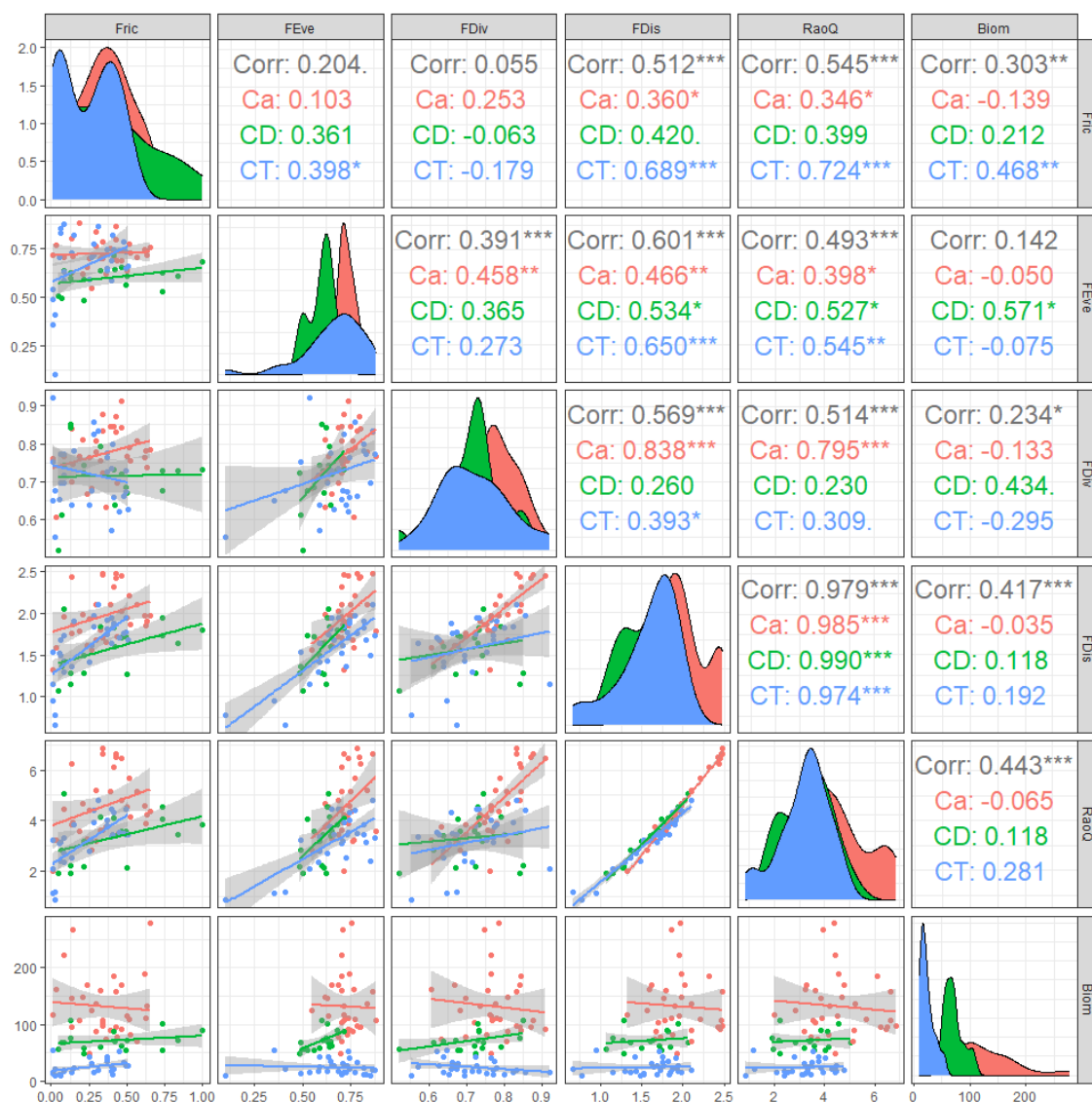


Figura 5 - Correlação de Spearman entre as métricas funcionais e a biomassa aérea das comunidades arbóreas amostradas. *: correlação significativa a 95% de probabilidade; ** ou ***: correlação significativa a pelo menos 99% da probabilidade. Em que: Biom = Biomassa Aérea (Mg.ha^{-1}); Fric = Riqueza Funcional; FEve = Equitabilidade funcional; FDiv = Divergência funcional; FDis = Dispersão Funcional; RaoQ = Entropia Quadrática de Rao. Cores: azul (CT) = Cerrado Típico; verde (CD) = Cerrado Denso; rosa (Ca) = Cerradão.

Houve considerável variação da precisão dos modelos, especialmente quando comparados os diferentes grupos de modelos (Tabela 6). O coeficiente de correlação de Spearman variou de 0,370 a 0,448 para os modelos específicos ao Cerradão, enquanto os modelos ajustados para Cerrado Denso obtiveram valores maiores, alcançando valores entre 0,434 e 0,647. Quanto aos valores de RMSPE, os modelos ajustados para Cerrado Denso tiveram os menores valores, entre 18,662 e 20,768%, enquanto os modelos de Cerrado Típico tiveram maior erro, todos com valores acima de 40%.

Tabela 6 – Parâmetros dos efeitos fixos e medidas de precisão dos modelos de biomassa ajustados para as áreas de estudo.

Fisionomia	Modelo	Parâmetros	Erro padrão	r_{xy}	RMSE	RMSPE	AIC
Cerradão	1	$\beta_0 = - 59.218$	70.204	0.402	30.747	25.463	288.0
		$\beta_1 = 4.864$	1.891				
	2	$\beta_0 = - 12.515$	82.094	0.448	30.070	24.903	289.4
		$\beta_1 = 5.335$	1.933				
		$\beta_2 = - 88.667$	81.527				
	3	$\beta_0 = - 34.520$	70.114	0.370	31.544	26.123	289.4
		$\beta_1 = 5.069$	2.281				
Cerrado Denso	4	$\beta_0 = - 12.73$	33.36	0.571	13.743	19.396	145.2
		$\beta_1 = 139.51$	55.37				
	5	$\beta_0 = - 167.26$	149.63	0.647	13.223	18.662	147.4
		$\beta_1 = 154.40$	56.91				
		$\beta_2 = 212.02$	200.18				
	6	$\beta_0 = 4.132$	35.273	0.434	14.715	20.768	147.5
		$\beta_1 = 93.347$	49.061				
Cerrado Típico	7	$\beta_0 = - 27.960$	25.500	0.549	10.887	44.108	222.9
		$\beta_1 = 31.010$	13.390				
		$\beta_2 = 64.280$	34.760				
	8	$\beta_0 = - 79.871$	50.065	0.628	10.402	42.144	223.3
		$\beta_1 = - 1.325$	0.715				
		$\beta_2 = 32.724$	13.009				
		$\beta_3 = 17.324$	7.858				
	9	$\beta_0 = 18.622$	4.137	0.388	11.608	47.027	223.8
		$\beta_1 = 23.359$	13.315				
Geral	10	$\beta_0 = - 52.586$	25.309	0.892	22.808	31.271	686.6
		$\beta_1 = 4.206$	0.810				
		$\beta_2 = 10.131$	13.627				
	11	$\beta_0 = - 46.268$	25.736	0.891	22.847	31.324	684.5
		$\beta_1 = 4.107$	0.832				
	12	$\beta_0 = 69.677$	28.030	0.857	24.051	32.974	690.7
		$\beta_1 = 7.115$	14.381				
	13	$\beta_0 = - 88.874$	11.194	0.892	23.571	32.317	685.7
		$\beta_1 = 5.468$	0.371				
		$\beta_2 = 10.886$	13.685				

Em que: β_i = coeficientes estimados dos efeitos fixos; r_{xy} = coeficiente de correlação de Spearman; RMSE = raiz do erro quadrático médio (Mg.ha^{-1}); RMSPE = raiz do erro quadrático médio percentual (%); AIC = critério de Akaike.

Todos os modelos múltiplos testados tiveram maior acurácia comparados aos modelos de simples entrada, embora o ganho não tenha sido elevado. Dentre os parâmetros mais utilizados, destacaram-se as métricas FEve e Fric, ambas utilizadas em 3 modelos cada, e os CWM Dmax, WD, CA e Htmax, usados 2 vezes cada. Fric concentrou-se nos modelos gerados para o Cerrado Típico. Já Dmax foi utilizado para os modelos gerados para Cerradão. Segundo o ranqueamento, os modelos 2, 5 e 8 foram selecionados para estimativas de biomassa seca no Cerradão, Cerrado Denso e Cerrado Típico, respectivamente.

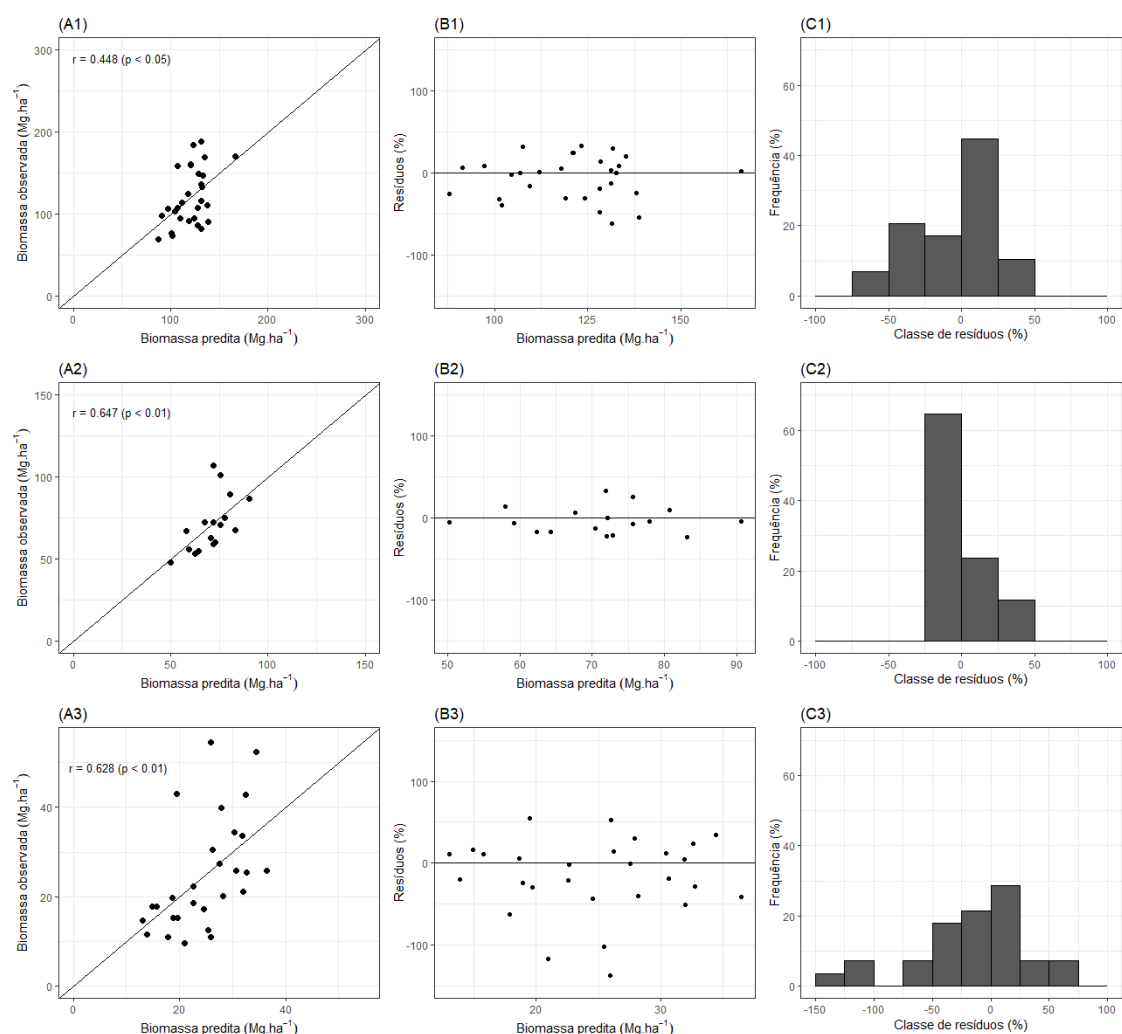


Figura 6 - Relação entre observados x estimados (Ai), dispersão de resíduos (Bi) e distribuição de classes de resíduos (Ci) para equações de biomassa selecionadas por fitofisionomia estudada. Em que i: 1 = modelo 2; 2 = modelo 5; 3 = modelo 7.

Conforme os gráficos de resíduos, o modelo 2 não apresentou tendências aparentes de super- ou subestimativas, tendo apenas dois resíduos menores que -50% (Figura 6B e 6C). O modelo 5 teve estimativas bem acuradas, próximas às observações

(Figura 6A2), e resíduos baixos, em sua maioria concentrados no intervalo de -25% a 25% (Figura 6B2), embora com maior preponderância de valores negativos (Figura 6C2). O modelo 8 teve a maior amplitude de resíduos, com valores inferiores a -100% (Figura 6B3 e 6C3). Os valores de RMSE e R2 obtidos por validação k-fold para os modelos 2, 5 e 8 estão registrados na Tabela 7.

Tabela 7 – Resultados da validação-cruzada por k-fold para os modelos de biomassa selecionados.

Modelo	RMSE	R2	MAE
2	31.606	0.291	26.237
5	12.686	0.525	11.171
8	10.049	0.365	7.733

Em que: RMSE = raiz do erro quadrático médio; R2 = coeficiente de determinação.

O modelo 10 apresentou valor maior de correlação ($r = 0.898$) e menor erro (RMSE = 30.656), sendo o mais acurado, seguido pelo modelo 11 ($r = 0.896$; RMSE = 30.705) e modelo 12 ($r = 0.857$; RMSE = 32.484). O modelo 13, sem os interceptos aleatórios, apresentou acurácia semelhante ($r = 0.898$; RMSE = 31.613). Os modelos 10 e 11 tiveram estimativas (Figura 7A1) e distribuição de resíduos semelhantes (Figura 7B1), não tendo nenhum deles tendências a super- ou subestimativas aparentes. O modelo 12, no entanto, apresentou estimativas mais agrupadas, de acordo com as fitofisionomias estimadas. Foi também o modelo com maior amplitude de estimativas dos parâmetros de efeitos aleatórios (Tabela 8), variando de - 46.193 a 48.043.

Tabela 8 – Estimativas dos efeitos aleatórios dos modelos lineares mistos.

Fitofisionomia	10	11	12
Cerradão	12.805	13.963	48.043
Cerrado Denso	- 2.059	- 1.547	- 1.650
Cerrado Típico	- 10.746	- 12.416	- 46.392

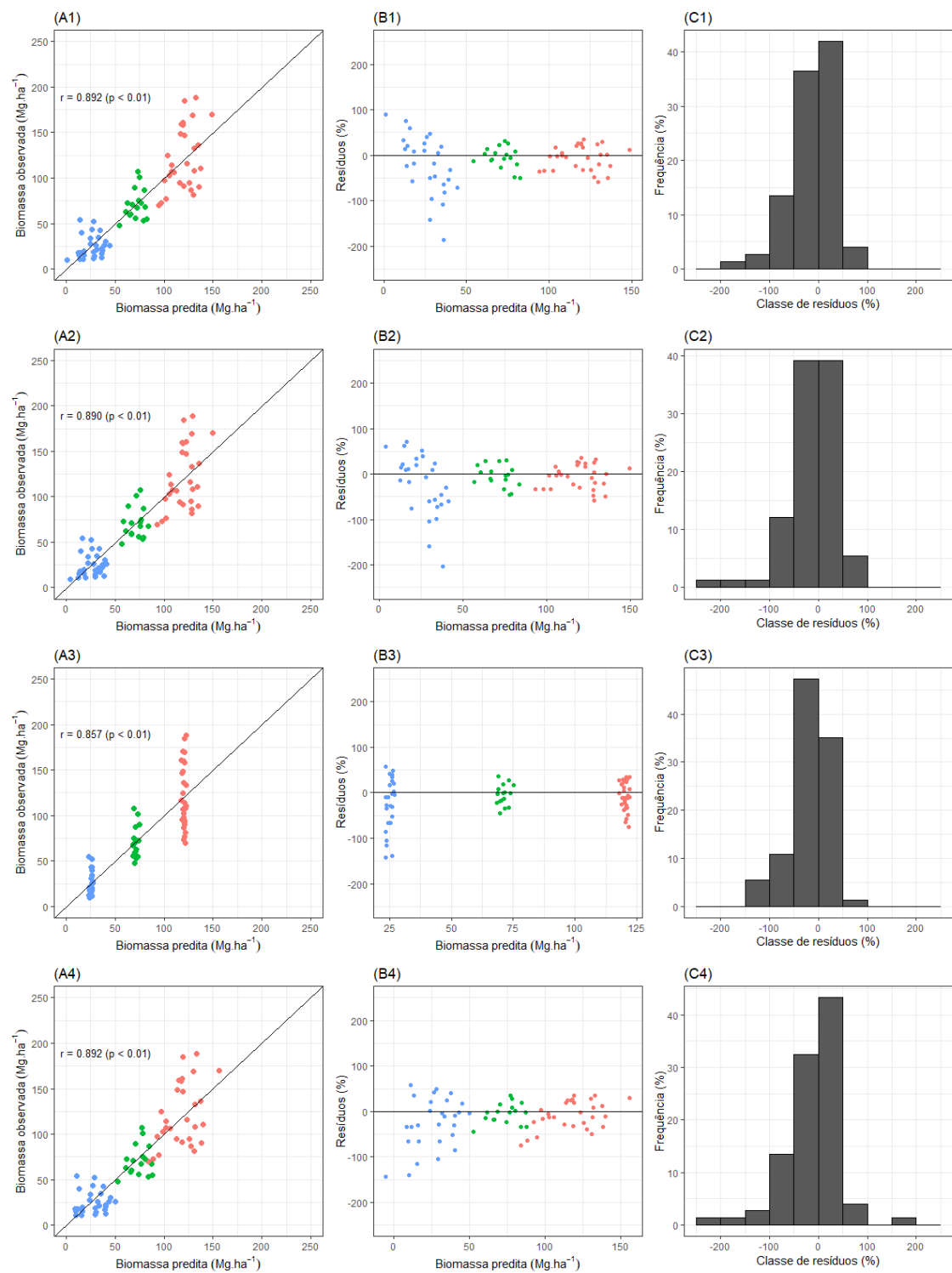


Figura 7 - Relação entre observados x estimados (Ai), dispersão de resíduos (Bi) e distribuição de classes de resíduos (Ci) para a biomassa predita pelos modelos lineares mistos. Em que i: 1 = modelo 10; 2 = modelo 11; 3 = modelo 12; 4 = modelo 13.

4. DISCUSSÃO

Os resultados evidenciaram diferenças marcantes entre as fitofisionomias analisadas, refletindo a heterogeneidade estrutural característica do Cerrado. Ao se considerarem os parâmetros biométricos, como a biomassa e a altura das espécies, observou-se um gradiente claro de incremento estrutural, indo da vegetação mais savânica, o Cerrado Típico, à mais florestada, o Cerradão, com o Cerrado Denso ocupando uma posição intermediária. Esses achados reforçam a noção de que os diferentes tipos de vegetação apresentam atributos estruturais e funcionais que os configuram como unidades ecológicas distintas (SOUZA et al., 2024).

Por outro lado, a densidade de indivíduos não acompanhou esse comportamento linear, tendo o Cerrado Denso, em média a maior densidade. Embora fosse esperado uma maior densidade no Cerradão (BUCCI et al., 2008), esse padrão de maior abundância de indivíduos em estágio intermediário foi encontrado em matas no Sul do Brasil, em função de um intercâmbio entre espécies intermediárias tardias ingressantes, e pioneiras presentes, que são removidas em estágios mais avançados, ocorrendo maior dominância de indivíduos tardios (RUSCHEL et al., 2009; SCHORN; GALVÃO, 2009). Espécies pioneiras, como *X. aromatica* e *M. albicans*, dividiram o pódio das espécies de maior IVI no Cerrado Denso com espécies climácicas, como *E. nitens* e *M. fenzliana*, demonstrando esse estado de transição (MIGUEL et al., 2016). Salientamos, no entanto, que todas as fisionomias apresentaram representantes de ambos os grupos sucessionais ecológicos, destacando que, em maior escala, ambas representam um estado intermediário da sucessão ecológica.

Outra distinção relevante entre as fitofisionomias foi a riqueza e composição de espécies. O Cerrado Típico teve uma riqueza de 83 espécies, contra 61 do Cerradão e 52 do Cerrado Denso. Essa maior abundância de espécies da fisionomia mais savânica pode estar associada à alta heterogeneidade da área de estudos, a Bacia do Rio Pardo, quando comparada ao Parque Lajeado. A variabilidade em fatores edafoclimáticos, como a topografia e o microclima, mesmo em pequenas escalas, ampliam a disponibilidade de nichos, favorecendo a coexistência de espécies e aumentando a riqueza florística (DEÁK et al., 2021; STEIN; GERSTNER; KREFT, 2014). Soma-se a esse fato a diversidade de usos de terra na Bacia, que impactam sua vegetação em diferentes níveis, levando a

diferentes estágios funcionais, os quais afetam a composição da flora local (QIANWEN et al., 2022).

As correlações entre a biomassa e os atributos e métricas funcionais também apontaram padrões distintos entre as fitofisionomias. A biomassa do Cerradão foi correlacionada com os atributos funcionais, sendo significativa com aqueles que representam o crescimento potencial de árvores (Dmax, Htmax e CA), todavia apresentou correlação negativa, mas não significativa com as métricas. O Cerrado Denso melhor se correlacionou com métricas, embora apenas FEve tenha sido significativa. Já a biomassa do Cerrado Típico teve melhores correlações com métricas, mas apenas Fric foi significativo. Logo, parte da primeira hipótese, que sugere haver relação significativa entre a biomassa e os componentes funcionais, é confirmada.

A altura máxima em si reflete as maiores alturas das espécies dominantes, sendo análoga à altura dominante, uma métrica usada para aferir o potencial de crescimento de árvores e a qualidade do local em que estão inseridas, refletindo-se em seu volume e biomassa (RAIGOSA-GARCÍA et al., 2024). Ela indica sua capacidade competitiva por luz, um recurso escasso sob o dossel de ambientes florestais, onde tende a ser maior comparada a vegetações mais ralas (MARACAHIPES et al., 2018). Não é de se surpreender, portanto, sua importância no Cerradão, uma vegetação mais densa e robusta, onde é determinante no sucesso competitivo de árvores, se refletindo, por consequência disso, em um maior crescimento em biomassa, especialmente em indivíduos dominantes (MARTINS et al., 2023).

A área de copa é outro fator que se revela mais importante em ambientes mais adensados, bem florestados. Espécies com valores elevados de CA, como *E. nitens* e *P. platycephala* acumulam grande biomassa e, ao dominarem os estratos superiores e se projetarem por sobre árvores menores, promovem uma eliminação competitiva através da captura de luz. A CA serve como uma proxy da biomassa da copa, uma variável que pode chegar a 57% do total da biomassa aérea em áreas de Cerradão, podendo superar a biomassa do fuste (MIGUEL et al., 2017). A relação entre a biomassa de copa e a biomassa total varia por espécie, podendo aumentar ou diminuir com o crescimento da árvore (MENÉNDEZ-MIGUÉLEZ et al., 2021). Logo, nota-se que Cerradão acumulou grande biomassa em sua porção superior.

O diâmetro máximo representa o potencial de ocupação basal das árvores dominantes e está, junto com a altura, diretamente relacionado ao volume de seus fustes, a sua biomassa e à quantidade de carbono (ALI; YAN, 2017; CAVANAUGH et al., 2014; CHAVE et al., 2009; PEREIRA et al., 2020; PRADO-JUNIOR et al., 2016). Assim como Htmax, teve valores bem segregados por fitofisionomias, representando o gradiente entre os tipos de vegetações. Dentre os modelos selecionados por stepwise, o CWM Dmax foi o atributo predominante dentre os parâmetros, principalmente nos modelos ajustados para o Cerradão. A soma desses fatos sugere que a teoria da proporção de massas melhor explica o acúmulo de biomassa no Cerradão estudado.

A biomassa no Cerrado Denso foi um caso único ao se avaliar as correlações, visto que várias métricas e atributos, como CA e CWM FDiv tiveram correlações positivas, mas apenas CWM FEve foi significativa. A sua relação com equidade funcional sugeriu que o uso otimizado de recursos pelos diferentes nichos promoveu um aumento da biomassa, indicando uma maior importância da complementariedade de nicho em seu acúmulo (ALI; LOHBECK; YAN, 2018; TILMAN, 1997). Porém, é importante salientar que a média da CWM FEve (0.63) foi menor que nas demais fitofisionomias. Maiores níveis de FEve estão relacionados a um melhor estado de conservação e menor nível de fragmentação da vegetação (YAMASHINA; HARA; FUJITA, 2021; ZAMBRANO et al., 2020), o que justificaria a maior média do Cerradão (0.71), mas não a do Cerrado Típico (0.66).

A biomassa do Cerrado Típico, semelhante ao Cerrado Denso, apresentou relações positivas tanto com atributos, quanto com métricas, porém apenas Fric teve significância, o que sugeriu maior atuação da complementariedade de nichos do que a proporção de massas em seu acúmulo. A correlação com Fric sugere que há um ganho de biomassa com a ocupação de nichos potenciais, apoiando uma maior especialização de nicho. A sua correlação com a CWM WD indica que a biomassa aumenta em comunidades com espécies dominantes de madeira densa. A CWM WD não necessariamente tem relação positiva com a biomassa, podendo ser neutra ou negativa, como no Cerradão (-0.167) (STEGEN et al., 2009).

Os modelos ajustados para o Cerrado Típico, por outro lado, apresentaram parâmetros diferentes, incluindo CA e Htmax, que não tiveram correlações significativas com a biomassa. Dois dos modelos contaram com combinações de atributos e métricas,

indicando a atuação conjunta da complementariedade e da proporção de massas no processo de estocagem de biomassa. Isso vai de encontro à segunda hipótese, que sugeria que métricas teriam maior contribuição que os atributos, os quais predominaram na modelagem, contra apenas uma métrica. Ainda assim, a métrica Fric esteve presente nos três modelos selecionados, sugerindo maior importância da complementariedade. Finegan *et al.* (2015) observaram que o efeito da biodiversidade foi significativo na floresta boreal, um bioma de climas mais extremos e ambientes com recursos mais escassos. Semelhantemente, no Cerrado estudado, o clima foi mais seco e ele estava mais sujeito a distúrbios antrópicos, se comparado às demais fisionomias, o que pode explicar uma maior atuação da riqueza no acúmulo de biomassa.

Quanto à acurácia dos modelos, os valores obtidos estão dentro da faixa relatada na literatura, com correlação variando de 0.370 a 0.898 e erro percentual variando de 18.662 a 47.027. Zimbres *et al.* (2021) utilizando algoritmos de *machine learning* para a estimativa de biomassa no Cerrado com imagens aéreas obtiveram valores de RMSPE acima de 55%. Bispo *et al.* (2020), por outro lado, obtiveram RMSPE de 13% com o modelo mais acurado, demonstrando a ampla variabilidade que se tem ao modelar essa variável em vegetações nativas. Soma-se a isso a incerteza que provém dos modelos a nível individual, que tendem a cometer erros variando de 20 a 60% (OLIVEIRA *et al.*, 2019; REZENDE *et al.*, 2006; SCOLFORO *et al.*, 2008). Martins *et al.* (2023) ajustando modelos com métricas e atributos, obtiveram r variando de 0.29 a 0.63 e erros acima de 30%. Logo, a adoção de componentes da diversidade funcional na modelagem permite produzir estimativas acuradas, corroborando com a primeira hipótese, de que sua inclusão geraria modelos acurados. Ressaltamos ainda que o uso desses modelos pode reduzir custos logísticos e de tempo, uma vez que exigiriam apenas inventários florísticos. Quanto à coleta desses atributos para ajuste de modelos, apenas a SLA mostrou-se laboriosa.

Ao considerarmos o conjunto de dados no total, o mesmo ocorrera, havendo tanto métricas, quanto atributos, significativamente correlacionados à biomassa aérea. Na modelagem, porém, não houve grande diferença na acurácia entre o modelo composto por atributo e o composto por ambos, o que dá a entender uma menor importância das métricas. Além disso, o modelo composto apenas por métrica teve um padrão de estimativas muito concentradas em torno das médias das biomassas por fitofisionomias, indicando uma maior importância do tipo de vegetação que das métricas em si. O modelo

sem efeitos aleatórios teve uma correlação idêntica ao modelo mais acurado ($r = 0.898$), porém cometeu um erro maior. Dos Santos *et al.* (2023) observaram uma melhora modesta na acurácia com modelo misto ($r = 0.981$; RMSPE = 8.055), comparado a um modelo fixo ($r = 0.978$; RMSPE = 8.634), em plantio de teca, tendo a idade como efeito aleatório, uma variável de fácil obtenção. A inclusão de variáveis indiretas, como a idade ou tipo fisionômico, pode ser uma forma de reduzir erros aleatórios na modelagem sem trazer maiores dificuldades durante a coleta de dados.

Portanto, nossos resultados apontam para claras distinções entre as fitofisionomias, tanto do ponto de vista estrutural e florístico, quanto do funcional, afetando diretamente a produção de biomassa. O Cerradão teve seu processo de acúmulo de biomassa melhor explicado pela proporção de massas, o Cerrado Denso e o Cerrado Típico pela complementariedade de nicho, embora o último seja também influenciado pela proporção de massas. Esses achados confirmam, ao menos, parcialmente a segunda hipótese, de que atributos seriam significativos no Cerradão e métricas no Cerrado Denso e Típico, sendo que o último teve contribuição de ambos. Os dados gerais sugeriram maior importância no processo devido à proporção de massas, mas a complementariedade teve uma contribuição significativa. O uso de modelos que incluam componentes da diversidade funcional e que tenham a variável fisionomia como efeito aleatório pode trazer ganhos de acurácia, sem grande penalização na coleta. Sugere-se em estudos posteriores uma maior abrangência de áreas e de tipos de vegetações para resultados mais conclusivos. Recomenda-se também que em trabalhos posteriores seja feito ajuste de modelos locais, que permitam corrigir vieses de modelos gerais e trazer estimativas mais acuradas.

5. CONCLUSÃO

As médias ponderadas da comunidade foram bons preditores da biomassa aérea no Cerradão, indicando que seu acúmulo é determinado pela proporção de massas. A equidade funcional foi a melhor preditora da biomassa no Cerrado Denso, indicando que seu acúmulo é determinado pela complementariedade de nicho. A riqueza funcional foi a melhor preditora da biomassa no Cerrado Típico, sugerindo maior importância da complementariedade de nicho, porém a proporção de massas também a influência, uma vez que os atributos funcionais foram importantes na sua modelagem. Os modelos ajustados tiveram nível de acurácia dentro de encontrado na literatura. Assim, primeira hipótese é confirmada e a segunda hipótese é parcialmente confirmada, visto que atributos foram importantes contribuintes para a modelagem no Cerrado Típico. Para o conjunto total de dados, o modelo misto composto por métricas e atributos foi o mais acurado. Há evidências de que o processo de acúmulo e estoque da biomassa no bioma Cerrado não se deve exclusivamente a proporção de massa ou a complementariedade de nicho, mas a uma combinação dos dois mecanismos.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALI, A. et al. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. **Science of The Total Environment**, v. 574, p. 654–662, jan. 2017.

ALI, A.; LOHBECK, M.; YAN, E.-R. Forest strata-dependent functional evenness explains whole-community aboveground biomass through opposing mechanisms. **Forest Ecology and Management**, v. 424, p. 439–447, 15 set. 2018.

ALI, A.; YAN, E.-R. Functional identity of overstorey tree height and understorey conservative traits drive aboveground biomass in a subtropical forest. **Ecological Indicators**, v. 83, p. 158–168, 1 dez. 2017.

BASTOS-PEREIRA, R. et al. Are the functional diversity terms functional? The hindrances of functional diversity understanding in the Brazilian scientific community. **Ecological Research**, v. 37, n. 4, p. 505–521, jul. 2022.

BATES, D. et al. **lme4: Linear Mixed-Effects Models using “Eigen” and S4**. , 3 jul. 2024. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>>. Acesso em: 18 dez. 2024

BERNHARDT-RÖMERMANN, M. et al. Explaining grassland biomass – the contribution of climate, species and functional diversity depends on fertilization and mowing frequency. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 5, p. 1088–1097, 2011.

BORDIN, K. M. et al. Climate and large-sized trees, but not diversity, drive above-ground biomass in subtropical forests. **Forest Ecology and Management**, v. 490, p. 1–12, 15 jun. 2021.

BUCCI, S. J. et al. Controls on stand transpiration and soil water utilization along a tree density gradient in a Neotropical savanna. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 148, n. 6–7, p. 839–849, jun. 2008.

CARMONA, C. P. et al. Trait probability density (TPD): measuring functional diversity across scales based on TPD with R. **Ecology**, v. 100, n. 12, p. e02876, dez. 2019.

- CAVANAUGH, K. C. et al. Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 5, p. 563–573, 2014.
- CHAO, A. et al. An attribute-diversity approach to functional diversity, functional beta diversity, and related (dis)similarity measures. **Ecological Monographs**, v. 89, n. 2, p. e01343, maio 2019.
- CHAPMAN, P. M. et al. Contrasting impacts of land-use change on phylogenetic and functional diversity of tropical forest birds. **Journal of Applied Ecology**, v. 55, n. 4, p. 1604–1614, jul. 2018.
- CHAVE, J. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v. 20, n. 10, p. 3177–3190, out. 2014.
- DEÁK, B. et al. Linking environmental heterogeneity and plant diversity: The ecological role of small natural features in homogeneous landscapes. **Science of The Total Environment**, v. 763, p. 144199, 1 abr. 2021.
- DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 52, p. 20684–20689, 26 dez. 2007.
- DOS SANTOS, M. L. D. et al. The Effect of Age on the Evolution of the Stem Profile and Heartwood Proportion of Teak Clonal Trees in the Brazilian Amazon. **Forests**, v. 14, n. 10, p. 1962, 28 set. 2023.
- FAO. **The State of the World's Forests 2020**. Rome, Italy: FAO and UNEP, 2020.
- FAYOLLE, A. et al. Tree allometry in Central Africa: Testing the validity of pantropical multi-species allometric equations for estimating biomass and carbon stocks. **Forest Ecology and Management**, v. 305, p. 29–37, out. 2013.
- FINEGAN, B. et al. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 191–201, jan. 2015.
- GARNIER, E. et al. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2630–2637, 2004.

GRIME, J. P. The C-S-R model of primary plant strategies — origins, implications and tests. Em: GOTTLIEB, L. D.; JAIN, S. K. (Eds.). **Plant Evolutionary Biology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1988. p. 371–393.

GUO, H. et al. More effect of ephemeral plant species diversity on aboveground biomass than functional diversity and functional composition. **Ecological Research**, v. 38, n. 6, p. 828–841, nov. 2023.

HUBAU, W. et al. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. **Nature**, v. 579, n. 7797, p. 80–87, 5 mar. 2020.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; SHIPLEY, B. FD: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. **R package version**, v. 1, p. 0–12, 1 jan. 2014.

LETTEN, A. D.; KE, P.; FUKAMI, T. Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. **Ecological Monographs**, v. 87, n. 2, p. 161–177, maio 2017.

LEWIS, S. L.; EDWARDS, D. P.; GALBRAITH, D. Increasing human dominance of tropical forests. **Science**, v. 349, n. 6250, p. 827–832, 21 ago. 2015.

LUO, Y. et al. A review of biomass equations for China's tree species. **Earth System Science Data**, v. 12, n. 1, p. 21–40, 3 jan. 2020.

MALATERRE, C. et al. Functional Diversity: An Epistemic Roadmap. **BioScience**, v. 69, n. 10, p. 800–811, 1 out. 2019.

MAMMOLA, S. et al. Concepts and applications in functional diversity. **Functional Ecology**, v. 35, n. 9, p. 1869–1885, 2021.

MAMMOLA, S.; CARDOSO, P. Functional diversity metrics using kernel density n-dimensional hypervolumes. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 8, p. 986–995, ago. 2020.

MARACAHIPES, L. et al. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 17–25, 1 out. 2018.

- MARTINS, M. S. et al. Above-ground biomass accumulation in Cerradão managed by the mass ratio. **New Zealand Journal of Forestry Science**, v. 53, 20 ago. 2023.
- MARTINS SILVA, Jeferson Pereira *et al.* Computational techniques applied to volume and biomass estimation of trees in Brazilian savanna. **Journal of Environmental Management**, v. 249, p. 109368, nov. 2019.
- MASON, N. W. H. et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112–118, out. 2005.
- MENÉNDEZ-MIGUÉLEZ, M. et al. Improving tree biomass models through crown ratio patterns and incomplete data sources. **European Journal of Forest Research**, v. 140, n. 3, p. 675–689, 1 jun. 2021.
- MIGUEL, E. P. et al. Floristic-structural characterization and successional group of tree species in the Cerrado biome of Tocantins state, Brazil. **Revista Caatinga**, v. 29, n. 02, p. 393–404, 2016.
- MIGUEL, E. P. et al. Modeling and prediction of volume and aerial biomass of the tree vegetation in a Cerradão Area of Central Brazil. v. 42, 2017.
- MORAIS, V. A. et al. Influence of diameter measuring height on the adjustment of volume and biomass equations of cerrado in Minas Gerais. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 38, p. 230–239, 2014.
- MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867–876, 15 mar. 2010.
- OLIVEIRA, C. P. D. et al. Comparação de modelos estatísticos para estimativa da biomassa de árvores, e estimativa do estoque de carbono acima do solo em Cerrado. **Ciência Florestal**, v. 29, n. 1, p. 255–269, 4 abr. 2019.
- ORDWAY, E. M. et al. Mapping tropical forest functional variation at satellite remote sensing resolutions depends on key traits. **Communications Earth & Environment**, v. 3, n. 1, p. 247, 20 out. 2022.

- PAQUETTE, A.; MESSIER, C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 1, p. 170–180, 2011.
- PAVOINE, S.; BONSALE, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, v. 86, n. 4, p. 792–812, 2011.
- PEREIRA, K. M. G. et al. Protection status as determinant of carbon stock drivers in Cerrado sensu stricto. **Journal of Plant Ecology**, v. 13, n. 3, p. 361–368, 2020.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167, 2013.
- PRADO-JUNIOR, J. A. et al. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. **Journal of Ecology**, p. 817–827, 2016.
- QIANWEN, G. et al. Plant species composition and diversity along successional gradients in arid and semi-arid regions of China. **Forest Ecology and Management**, v. 524, p. 120542, 15 nov. 2022.
- RAIGOSA-GARCÍA, I. et al. Rethinking Productivity Evaluation in Precision Forestry through Dominant Height and Site Index Measurements Using Aerial Laser Scanning LiDAR Data. **Forests**, v. 15, n. 6, p. 1002, jun. 2024.
- REZENDE, A. V. et al. Comparação de modelos matemáticos para estimativa do volume, biomassa e estoque de carbono da vegetação lenhosa de um cerrado sensu stricto em Brasília, DF. **Scientia Forestalis**, n. 71, 2006.
- RUSCHEL, A. R. et al. Caracterização e dinâmica de duas fases sucessionais em floresta secundária da mata atlântica. **Revista Árvore**, v. 33, p. 101–115, fev. 2009.
- SCHEFFERS, B. R. et al. What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, n. 9, p. 501–510, 1 set. 2012.
- SCHMITT, S. et al. Functional diversity improves tropical forest resilience: Insights from a long-term virtual experiment. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 3, p. 831–843, maio 2020.

- SCHORN, L. A.; GALVÃO, F. Dinâmica do estrato arbóreo em três estádios sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa em Blumenau, SC. **Cerne**, v. 15, n. 2, p. 221–235, 2009.
- SCOLFORO, J. R. et al. Equações para o peso de matéria seca das fisionomias, em Minas Gerais. **Inventário Florestal de Minas Gerais: Equações de Volume, Peso de Matéria Seca e Carbono para Diferentes Fitofisionomias da Flora Nativa**, 2008.
- SLIK, J. W. F. et al. An estimate of the number of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 24, p. 7472–7477, 16 jun. 2015.
- SOUZA, C. R. D. et al. Functional and structural attributes of Brazilian tropical and subtropical forests and savannas. **Forest Ecology and Management**, v. 558, p. 121811, abr. 2024.
- STEGEN, J. C. et al. Above-ground forest biomass is not consistently related to wood density in tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 18, n. 5, p. 617–625, 2009.
- STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 866–880, 1 jul. 2014.
- TILMAN, D. Community Invasibility, Recruitment Limitation, and Grassland Biodiversity. **Ecology**, v. 78, n. 1, p. 81–92, 1997.
- TUCKER, C. M. et al. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 698–715, 2017.
- VARGAS-LARRETA, B. et al. Assessing above-ground biomass-functional diversity relationships in temperate forests in northern Mexico. **Forest Ecosystems**, v. 8, n. 1, p. 8, dez. 2021.
- VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, maio 2007.
- WANG, Z. et al. Global patterns of allometric model parameters prediction. **Scientific Reports**, v. 13, n. 1, p. 1550, 27 jan. 2023.

YAMASHINA, C.; HARA, M.; FUJITA, T. The effects of human disturbance on the species composition, species diversity and functional diversity of a Miombo woodland in northern Malawi. **African Journal of Ecology**, v. 59, n. 1, p. 216–224, 2021.

ZAMBRANO, J. et al. Investigating the direct and indirect effects of forest fragmentation on plant functional diversity. **PLOS ONE**, v. 15, n. 7, p. e0235210, 2 jul. 2020.

ZIMBRES, B. et al. Mapping the stock and spatial distribution of aboveground woody biomass in the native vegetation of the Brazilian Cerrado biome. **Forest Ecology and Management**, v. 499, p. 119615, 1 nov. 2021.

ANEXO

Anexo 1 – Dados das espécies arbóreas cujos atributos funcionais foram coletados. Em que: DA = densidade absoluta de indivíduos; Bio = biomassa seca aérea; Htmax = altura máxima; CA = área de copa; Dmax = diâmetro máximo; SLA = área foliar específica; WD = densidade básica da madeira.

Fisionomia	Espécie	DA (ind.ha ⁻¹)	Bio. (Mg.ha ⁻¹)	Htmax (m)	CA (m ²)	Dmax (cm)	SLA (mm ² .mg ⁻¹)	WD (g.cm ⁻³)
Cerradão	<i>Bocageopsis multiflora</i>	48.5	2.664	16.00	10.74	26.80	107.71	0.61
	<i>Byrsonima sericea</i>	35.6	3.524	14.00	41.28	28.07	78.91	0.72
	<i>Emmotum nitens</i>	114	25.196	16.00	52.42	53.00	164.34	0.93
	<i>Erythroxylum squamatum</i>	31.8	0.404	8.00	17.82	12.84	120.95	0.71
	<i>Maprounea guianensis</i>	46.2	2.433	13.85	21.43	39.00	128.50	0.70
	<i>Mezilaurus itauba</i>	52.3	9.242	16.40	40.46	55.10	101.90	0.73
	<i>Miconia albicans</i>	53.8	0.480	7.00	6.83	12.30	100.78	0.69
	<i>Miconia cuspidata</i>	53.8	3.718	16.00	30.27	22.50	101.88	0.88

Fisionomia	Espécie	DA (ind.ha ⁻¹)	Bio. (Mg.ha ⁻¹)	Htmax (m)	CA (m ²)	Dmax (cm)	SLA (mm ² .mg ⁻¹)	WD (g.cm ⁻³)
	<i>Myrcia fenzliana</i>	65.9	4.549	9.95	10.03	28.27	66.47	0.73
	<i>Ocotea canaliculata</i>	73.5	8.531	15.50	36.69	45.40	80.98	0.48
	<i>Parkia platycephala</i>	19.7	7.870	14.75	63.99	51.94	103.79	0.69
	<i>Qualea parviflora</i>	34.8	2.364	11.45	15.43	40.00	67.40	0.73
	<i>Sacoglottis guianensis</i>	71.2	6.106	14.00	32.77	37.00	73.81	0.67
	<i>Simarouba versicolor</i>	27.3	2.404	16.60	25.55	39.40	60.81	0.44
	<i>Tachigale vulgaris</i>	28.8	6.909	19.10	58.93	40.50	63.19	0.74
	<i>Tapirira guianensis</i>	117	10.244	15.00	37.11	48.83	92.11	0.57
	<i>Xylopia aromatica</i>	73.5	4.598	14.65	18.75	22.01	78.50	0.59
Cerrado denso	<i>Byrsonima sericea</i>	36.8	2.108	14.00	41.28	28.07	78.91	0.72
	<i>Caryocar coriaceum</i>	36.8	5.583	15.40	32.99	51.00	88.10	0.69

Fisionomia	Espécie	DA (ind.ha ⁻¹)	Bio. (Mg.ha ⁻¹)	Htmax (m)	CA (m ²)	Dmax (cm)	SLA (mm ² .mg ⁻¹)	WD (g.cm ⁻³)
	<i>Emmotum nitens</i>	70.6	8.003	16.00	52.42	53.00	164.34	0.93
	<i>Miconia albicans</i>	211.8	2.088	7.00	6.83	12.30	100.78	0.69
	<i>Myrcia fenzliana</i>	364.7	17.711	9.95	10.03	28.27	66.47	0.73
	<i>Ocotea canaliculata</i>	51.5	2.006	15.50	36.69	45.40	80.98	0.48
	<i>Ouratea hexasperma</i>	25.0	0.447	6.45	6.07	19.33	81.73	0.63
	<i>Parkia platycephala</i>	27.9	5.728	14.75	63.99	51.94	103.79	0.69
	<i>Qualea parviflora</i>	102.9	5.183	11.45	15.43	40.00	67.40	0.73
	<i>Simarouba versicolor</i>	23.5	5.482	16.60	25.55	39.40	60.81	0.44
	<i>Vochysia gardneri</i>	27.9	0.521	9.55	10.66	14.80	58.01	0.38
	<i>Xylopia aromatica</i>	129.4	4.426	14.65	18.75	22.01	78.50	0.59
Cerrado típico	<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	28.44	0.386	5.88	4.72	14.43	139.68	0.62

Fisionomia	Espécie	DA (ind.ha ⁻¹)	Bio. (Mg.ha ⁻¹)	Htmax (m)	CA (m ²)	Dmax (cm)	SLA (mm ² .mg ⁻¹)	WD (g.cm ⁻³)
	<i>Caryocar brasiliensis</i>	27.5	3.543	7.60	29.16	39.25	65.32	0.65
	<i>Dalbergia miscolobium</i>	41.25	0.741	6.26	9.49	12.85	122.82	0.79
	<i>Eugenia dysenterica</i>	91.56	3.251	7.20	8.75	20.81	92.92	0.82
	<i>Hancornia speciosa</i>	17.19	0.667	5.88	21.43	18.50	147.93	0.36
	<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	17.19	1.656	7.30	13.56	26.94	88.24	0.90
	<i>Kielmeyera coriacea</i>	11.56	0.166	5.52	2.87	12.48	78.64	0.59
	<i>Leptolobium dasycarpum</i>	21.88	0.254	4.97	7.29	12.44	116.44	0.44
	<i>Machaerium opacum</i>	31.56	0.952	6.93	18.88	17.67	151.93	0.80
	<i>Pouteria ramiflora</i>	33.75	1.272	7.08	19.55	21.32	75.89	0.69
	<i>Qualea grandiflora</i>	28.44	0.926	7.30	12.00	21.68	85.51	0.65
	<i>Qualea parviflora</i>	52.19	1.521	6.47	23.02	24.38	86.31	0.65
	<i>Senna cana</i>	9.063	0.099	5.62	13.18	6.80	57.87	0.60

Fisionomia	Espécie	DA (ind.ha ⁻¹)	Bio. (Mg.ha ⁻¹)	Htmax (m)	CA (m ²)	Dmax (cm)	SLA (mm ² .mg ⁻¹)	WD (g.cm ⁻³)
	<i>Tachigali subvelutina</i>	30.31	1.097	6.81	16.37	16.23	43.49	0.58
	<i>Terminalia fagifolia</i>	28.75	2.739	7.75	26.30	27.53	151.66	1.00
	<i>Vochysia thyrsoidea</i>	16.56	1.080	7.05	21.35	30.61	36.72	0.58

Anexo 2 – Dados de estimativas de CWMs dos atributos e métricas funcionais por parcela. Em que: Parc = número da parcela; Htmax = altura máxima; CA = área de copa; Dmax = diâmetro máximo; SLA = área foliar específica; WD = densidade básica da madeira; FRic = Riqueza funcional; FEve = Equitabilidade Funcional; FDiv = Divergência Funcional, FDisp = Dispersão Funcional; RaoQ = Entropia Quadrática de Rao; Bio = biomassa seca aérea; Fisio = fitofisionomia.

Parc	Htmax	AC	Dmax	SLA	WD	Fric	FEve	FDiv	FDis	RaoQ	Bio	Fisio
1	14.70	32.46	40.32	101.64	0.63	0.03	0.72	0.63	1.70	3.87	160.87	Ca
2	15.53	31.07	39.19	89.06	0.59	0.01	0.71	0.75	1.30	1.94	116.13	Ca
3	13.37	30.05	36.93	98.59	0.65	0.21	0.60	0.82	1.94	4.49	148.55	Ca
4	13.18	30.43	36.83	110.63	0.73	0.43	0.86	0.83	2.48	6.61	158.29	Ca
5	13.66	32.40	38.92	110.59	0.76	0.14	0.81	0.84	2.42	6.19	94.95	Ca
6	14.11	31.91	39.11	101.27	0.66	0.46	0.69	0.84	2.02	4.78	169.31	Ca
7	15.00	32.72	37.73	93.19	0.68	0.13	0.60	0.67	1.70	3.66	146.84	Ca
8	14.36	28.37	34.64	105.45	0.70	0.19	0.89	0.77	1.81	3.66	106.39	Ca
9	15.05	31.18	41.06	99.50	0.71	0.62	0.73	0.77	1.85	3.89	110.76	Ca
10	14.27	28.94	36.91	104.25	0.67	0.32	0.70	0.75	1.78	3.59	159.57	Ca
11	14.64	31.10	39.02	95.63	0.67	0.29	0.79	0.81	1.67	3.17	86.45	Ca
12	14.99	31.76	39.10	102.06	0.68	0.63	0.72	0.74	1.90	4.22	133.05	Ca
13	13.35	29.37	36.06	102.43	0.74	0.43	0.79	0.87	2.42	6.49	94.46	Ca
14	14.14	32.74	38.87	93.70	0.68	0.65	0.73	0.75	1.91	4.19	278.08	Ca
15	14.30	30.64	40.39	98.55	0.69	0.39	0.80	0.82	2.06	4.98	89.99	Ca
16	13.98	32.79	39.71	97.38	0.69	0.62	0.69	0.75	1.91	4.34	188.47	Ca
17	13.94	32.65	36.73	96.18	0.67	0.25	0.68	0.77	1.89	4.25	48.86	Ca
18	14.10	25.93	32.58	88.72	0.66	0.43	0.67	0.68	1.68	3.34	76.67	Ca
19	14.96	38.05	44.53	101.47	0.66	0.24	0.64	0.66	1.57	3.13	170.21	Ca

Parc	Htmax	AC	Dmax	SLA	WD	Fric	FEve	FDiv	FDis	RaoQ	Bio	Fisio
20	14.69	32.36	39.09	100.64	0.66	0.52	0.73	0.76	1.87	4.14	81.49	Ca
21	15.23	36.98	42.17	106.95	0.72	0.14	0.70	0.75	1.89	4.04	267.37	Ca
22	13.62	31.34	36.99	105.71	0.74	0.46	0.74	0.91	2.46	6.45	91.44	Ca
23	14.08	35.58	39.63	96.13	0.70	0.51	0.78	0.79	2.24	5.76	107.99	Ca
24	13.14	27.28	31.90	86.04	0.68	0.36	0.57	0.65	1.67	3.77	73.03	Ca
25	13.95	30.15	33.96	92.40	0.73	0.50	0.63	0.76	1.93	4.46	113.96	Ca
26	14.14	28.10	34.00	89.00	0.67	0.34	0.65	0.68	1.57	3.27	102.81	Ca
27	15.00	27.80	34.06	96.48	0.66	0.27	0.56	0.68	1.58	2.90	124.50	Ca
28	15.13	34.50	41.30	106.83	0.68	0.09	0.71	0.77	1.96	4.44	222.48	Ca
29	12.73	27.55	33.57	95.90	0.69	0.34	0.68	0.87	2.42	6.46	107.34	Ca
30	14.79	35.78	41.25	99.64	0.65	0.30	0.78	0.73	1.98	4.78	136.14	Ca
31	11.29	19.21	30.36	86.30	0.71	0.70	0.58	0.68	1.69	3.93	54.90	CD
32	12.02	25.57	30.76	89.76	0.69	0.94	0.67	0.73	1.94	4.43	101.29	CD
33	10.94	16.79	26.06	83.49	0.67	1.00	0.66	0.75	1.60	3.35	72.62	CD
34	11.49	19.79	27.18	83.91	0.66	0.44	0.69	0.75	1.77	3.78	62.65	CD
35	13.00	26.91	32.12	93.39	0.71	0.34	0.77	0.83	2.41	6.63	97.71	Ca
36	14.05	31.40	37.32	93.18	0.69	0.42	0.72	0.85	2.31	6.05	184.67	Ca
37	10.49	15.35	29.85	81.96	0.70	0.07	0.51	0.64	1.42	2.92	67.22	CD
38	9.98	16.79	28.90	84.55	0.71	0.18	0.59	0.77	1.54	3.27	58.92	CD
39	10.16	14.88	26.86	79.09	0.70	0.23	0.56	0.71	1.34	2.45	47.88	CD
40	11.19	18.59	30.51	84.55	0.68	0.47	0.57	0.68	1.66	3.40	53.27	CD
41	12.24	23.92	33.63	96.73	0.74	0.20	0.65	0.78	2.13	5.19	67.76	CD
42	11.95	21.47	27.70	93.70	0.67	0.24	0.68	0.83	1.86	4.17	59.98	CD

Parc	Htmax	AC	Dmax	SLA	WD	Fric	FEve	FDiv	FDis	RaoQ	Bio	Fisio
43	10.98	19.21	26.10	90.27	0.68	0.79	0.68	0.74	1.74	3.62	89.73	CD
44	12.07	22.55	30.99	90.27	0.71	0.42	0.73	0.75	1.84	4.17	87.07	CD
45	11.88	19.31	27.86	84.04	0.69	0.40	0.59	0.64	1.57	3.32	70.71	CD
46	13.57	28.67	30.51	86.32	0.68	0.57	0.70	0.81	2.10	5.13	69.69	Ca
47	11.00	17.83	29.57	75.09	0.70	0.37	0.57	0.64	1.18	1.91	72.39	CD
48	10.79	16.66	30.11	77.91	0.69	0.12	0.68	0.86	1.27	2.14	107.31	CD
49	10.57	13.58	29.62	74.05	0.70	0.04	0.48	0.51	0.99	1.78	55.73	CD
50	11.09	17.73	30.62	74.56	0.71	0.18	0.76	0.89	1.13	1.84	75.10	CD
51	6.17	12.54	18.68	116.47	0.58	0.28	0.77	0.86	1.98	4.43	12.29	CT
52	7.13	19.55	23.33	121.86	0.83	0.15	0.82	0.78	1.90	3.83	28.21	CT
53	6.83	17.95	22.75	106.10	0.71	0.41	0.74	0.66	1.88	4.31	23.74	CT
54	7.24	10.76	22.37	90.58	0.80	0.02	0.41	0.68	0.66	1.21	27.84	CT
55	6.50	9.50	15.22	114.34	0.79	0.02	0.10	0.55	0.77	0.86	12.39	CT
56	6.81	9.38	18.24	100.89	0.79	0.01	0.36	0.65	0.95	1.15	42.65	CT
57	7.12	13.76	23.60	92.89	0.75	0.01	0.49	0.75	1.53	3.24	15.07	CT
58	6.85	20.57	22.62	98.44	0.65	0.40	0.69	0.73	1.94	4.47	21.29	CT
59	6.70	17.50	17.71	68.63	0.64	0.08	0.58	0.72	1.30	2.38	21.50	CT
60	7.01	16.47	23.35	92.92	0.73	0.40	0.59	0.57	1.64	3.35	32.22	CT
61	6.65	11.01	18.13	109.85	0.83				1.16	1.44	11.17	CT
62	6.30	12.49	17.31	98.85	0.68	0.41	0.82	0.80	1.83	3.47	13.79	CT
63	6.95	17.47	23.97	87.62	0.70	0.27	0.71	0.68	1.62	3.19	32.55	CT
64	7.00	18.25	23.03	107.92	0.77	0.06	0.85	0.70	1.49	2.39	11.98	CT
65	6.98	19.04	27.92	53.50	0.62	0.02	0.54	0.92	1.15	2.09	11.84	CT

Parc	Htmax	AC	Dmax	SLA	WD	Fric	FEve	FDiv	FDis	RaoQ	Bio	Fisio
66	6.78	19.84	20.64	78.59	0.65	0.25	0.59	0.64	1.42	2.79	31.16	CT
67	6.79	13.72	20.55	102.11	0.72	0.45	0.74	0.62	1.71	3.56	45.98	CT
68	6.58	19.31	21.55	102.18	0.66	0.14	0.73	0.64	1.36	2.52	13.26	CT
69	6.95	15.09	22.40	101.93	0.73	0.37	0.63	0.73	1.75	3.78	39.57	CT
70	6.57	13.24	19.75	101.73	0.63	0.48	0.78	0.66	1.76	3.49	36.89	CT
71	6.81	13.79	21.54	82.30	0.70	0.08	0.87	0.77	1.73	3.32	15.16	CT
72	7.00	17.40	21.98	109.19	0.78	0.37	0.65	0.78	1.82	3.76	32.85	CT
73	6.89	20.70	21.54	82.63	0.68	0.05	0.70	0.65	1.52	3.11	13.60	CT
74	6.40	14.84	19.68	103.30	0.62	0.50	0.73	0.67	1.77	3.44	24.56	CT
75	6.19	14.33	18.59	115.06	0.58	0.31	0.86	0.83	2.11	4.80	18.87	CT
76	6.93	15.45	21.06	111.79	0.74	0.51	0.66	0.63	1.69	3.45	27.26	CT
77	6.94	19.50	24.39	97.50	0.69	0.49	0.65	0.73	1.94	4.46	25.02	CT
78	6.98	19.04	27.92	53.50	0.62	0.02	0.54	0.92	1.15	2.09	12.36	CT
79	6.68	17.86	18.20	75.50	0.66	0.08	0.63	0.70	1.43	2.73	21.67	CT
80	6.63	14.41	18.99	110.19	0.68	0.06	0.83	0.77	1.68	3.17	12.72	CT
81	6.05	11.47	17.48	118.19	0.58	0.28	0.71	0.83	1.85	3.94	12.02	CT
82	6.37	11.10	17.95	110.76	0.67	0.37	0.74	0.76	1.92	4.03	46.23	CT