SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA

UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO

CAMPUS DE NOVA XAVANTINA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

GRADIENTES AMBIENTAIS E CLIMÁTICOS COMO MODULADORES DA ALTURA DAS FLORESTAS E DOS ESTOQUES DE BIOMASSA NA AMAZÔNIA

Lorrayne Aparecida Gonçalves Santos

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Divino Vicente Silvério

Coorientador: Dr. Eddie Lenza de Oliveira

Dr. Robson Borges de Lima

Nova Xavantina-MT

Julho, 2025

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA

UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO

CAMPUS DE NOVA XAVANTINA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

GRADIENTES AMBIENTAIS E CLIMÁTICOS COMO MODULADORES DA ALTURA DAS FLORESTAS E DOS ESTOQUES DE BIOMASSA NA AMAZÔNIA

Lorrayne Aparecida Gonçalves Santos

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Divino Vicente Silvério

Coorientador: Dr. Eddie Lenza de Oliveira

Dr. Robson Borges de Lima

Nova Xavantina-MT

Julho, 2025

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES – código financeiro 001).

This study was partially funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education (Finance code 001).

Ficha catalográfica elaborada pela Supervisão de Bibliotecas da UNEMATCatalogação de Publicação na Fonte. UNEMAT - Unidade padrão

G635g Gonçalves, Lorrayne Aparecida.
GRADIENTES AMBIENTAIS E CLIMÁTICOS COMO MODULADORES DA ALTURA DAS FLORESTAS E DOS ESTOQUES DE BIOMASSA NA AMAZÔNIA / Lorrayne Aparecida Gonçalves. - Nova Xavantina, 2025.
75f.: il.

Universidade do Estado de Mato Grosso "Carlos Alberto Reyes Maldonado", Ecologia e Conservação/NVX-PPGEC - Nova Xavantina - Doutorado Acadêmico, Campus Universitário De Nova Xavantina.
Orientador: Divino Vicente Silverio.
Coorientador: Eddie Lenza de Oliveira.
Coorientador: Robson Borges de Lima.

1. clima. 2. filtros ambientais. 3. sensoriamento remoto. 4. solos. 5. topografia. I. Silverio, Divino Vicente. II. Oliveira, Eddie Lenza de. III. Lima, Robson Borges de. IV. Título.

UNEMAT / MTSCB CDU 504.05

Universidade do Estado de Mato Grosso
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTO SENSU EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

Ata nº007/ 2025

ATA DE DEFESA DOUTORADO

1- Identificação da sessão
Aluno (a): Lorrayne Aparecida Gonçalves Santos
Ano de ingresso: 2022
Orientador (a): Dr. Divino Vicente Silvério
Curso: Doutorado em Ecologia e Conservação
Título: "Gradientes ambientais e climáticos como moduladores da estrutura das florestas e dos estoques de biomassa na Amazônia"

2- Banca Examinadora
Prof. Dr. Leandro Maracahipes – Yale – (titular)
Prof. Dra. Marina Corrêa Scalon– Universidade Federal do Paraná - (titular)
Prof. Dr Eric Bastos Gorgens – Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri – (titular)
Prof. Dr Fernando Elias da Silva– Universidade Federal Rural da Amazônia– (titular)
Prof. Dra. Nubia França da Silva Giehl– Universidade do Estado de Mato Grosso – (primeiro suplente)

3 – Resultado final
Após exame de Defesa Pública e arguição da candidata, a banca examinadora decidiu:
( ) Pela aprovação, sem modificações
(x) Pela aprovação, com pequenas modificações e entrega da tese
( ) Pela reprovação com restruturação da tese e nova defesa em _____ dias.
( ) Pela reprovação.

4- Comentários (anotações para correções)

5 – Conforme normas vigentes na Unemat, a candidata fará jus ao título de doutora desde que cumpra as seguintes exigências junto a Coordenação do PPGEC em até 60 dias após defesa:
- Entregar a versão original desta ata
- Comprovar aprovação de dois artigos, sendo pelo menos um resultante da pesquisa de tese em periódico científico (QUALIS/CAPES B2)
- Entregar relatório de titulado (via e-mail)
- Estar quite com as prestações de contas financeira de auxílio estudantil
- Estar quite com os relatórios de bolsa (quando exigido) e/ou qualquer informação necessária para atualização na Plataforma Sucupira da Capes

Nova Xavantina, 27 de maio de 2025.

Assinatura original OU Assinatura certificada (gov.br) - Obs.: Optar por apenas uma opção de assinatura

Assinatura do orientador: Dr. Divino Vicente Silvério ___ Documento assinado digitalmente gov.br DIVINO VICENTE SILVERIO Data: 27/05/2025 18:46:30-0300 Verifique em https://validar.iti.gov.br _____

Assinatura titular externo: Prof. Dr. Leandro Maracahipes Leandro Maracahipes

Documento assinado digitalmente gov.br MARINA CORREA SCALON Data: 27/05/2025 22:36:23-0300 Verifique em https://validar.iti.gov.br

Assinatura titular externo: Prof. Dra. Marina Corrêa Scalon_____

Universidade do Estado de Mato Grosso
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTO SENSU EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

Ata nº007/ 2025

Documento assinado digitalmente
gov.br
Eric Bastos Gorgens
Data: 28/05/2025 07:28:15-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Assinatura titular externo: Prof. Dr Eric Bastos Gorgens _____

Documento assinado digitalmente
gov.br
FERNANDO ELIAS DA SILVA
Data: 28/05/2025 13:58:22-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Assinatura titular externo: Dr Fernando Elias da Silva _____

Documento assinado digitalmente
gov.br
LORRAYNE APARECIDA GONCALVES SANTOS
Data: 29/05/2025 09:03:25-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Assinatura da discente: Lorrayne Aparecida Gonçalves Santos_____

DEDICATÓRIA

Dedico esta tese à todas as mulheres (principalmente mães) que acreditam na jornada acadêmica/científica e que conquistam espaço em ambientes tão hostis, injustos e machistas.

AGRADECIMENTOS

Minha caminhada vem sendo construída de forma colaborativa como um artesanato que ganha forma em comunidade, passando por diversas mãos e contando histórias lindas pelo caminho, porque a tese é uma pequena fração do que tenho vivenciado durante o doutorado, então pegue um café que lá vem história...

De forma mais ampla, venho agradecer às instituições públicas e de qualidade que fornecem oportunidades de crescimento profissional e pessoal e quero lembrar da importância dos órgãos de fomento, com ênfase na bolsa de demanda social, que foram e são fundamentais para o meu (e de muita gente ótima) acesso e permanência dentro da pós-graduação. Agradeço à Universidade do Estado de Mato Grosso e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação pelas oportunidades desde a graduação até o doutorado e ao Laboratório de Ecologia de Transições que foi minha morada durante boa parte dessa jornada. Agradeço à Universidade Federal Rural da Amazônia que me acolheu em Capitão Poço - PA, principalmente ao Laboratório de Geotecnologias e Produção de Softwares que me proporcionaram oportunidades incríveis de aprendizado e colaborações. Estendo esses agradecimentos às pessoas que fazem essas instituições serem o que são, desde os terceirizados que estão trabalhando duro na manutenção da infraestrutura, quanto os técnicos, os docentes e os discentes que compõem o esqueleto de cada uma delas com um carinho especial para a secretaria do nosso PPG que sempre resolve nossos perrengues com eficiência e um sorriso tranquilizador. Obrigada por cada sorriso, cada pausa para conversas aleatórias, por cada conhecimento construído e cada parceria estabelecida.

Outro componente muito importante nesta caminhada é formado por alguns mestres que tenho a honra de chamar de orientadores. Ao Dr. Divino Vicente Silvério que aceitou a missão de me orientar mesmo depois de eu ter falhado em nossa primeira tentativa de doutorado, que recebeu a mim e à minha família em sua casa como parte da família (obrigada Fabiane, Vicente e José, amo vocês), que me dá tantas oportunidades e responsabilidades, que tem paciência para desenhar tudo o que não entendo e que dá os *feedbacks* mais empáticos do mundo. Ao Dr. Eddie Lenza que me mostrou o quanto o meio acadêmico deve ser ético e respeitoso, que sempre encontrou tempo para tirar todas as dúvidas, corrigir qualquer frase mal redigida, falar de coisas aleatórias e que me impulsiona em busca de mais, sempre. Ao Dr. Robson Borges de Lima que aceitou o desafio de me coorientar totalmente no escuro sem saber a cilada que estava entrando, que encontrou tempo para as diversas reuniões iniciais, que me recebeu em seu laboratório para

ensinar análises modernas e superimportantes para a construção desta tese e sempre está disponível para as diversas correções que solicito. Ao Dr. Eduardo Queiroz que não coorienta no papel, mas faz isso na vida real e sempre com muita paciência e zelo, principalmente quando envolve sensoriamento remoto e *scripts* que ele tanto ama e sempre com um humor meio duvidoso que a gente entende. Agradeço muito a cada um de vocês que sempre enxergam o melhor em mim, principalmente quando eu mesma não enxergo. Infelizmente dentro da academia é difícil encontrar bons orientadores e eu tive a sorte e o privilégio de encontrar os melhores e agarrei cada um com toda a minha força para não deixar que eles fujam, obrigada por assumirem esse desafio de me orientar na tese e na vida.

Juntamente aos orientadores, quero agradecer à Dra. Ludmila Rattis, Dra. Márcia Macedo, Dra. Letícia Gomes, Dra. Marina Scalon, Dr. Leandro Maracahipes, Dr. Eric Gorgens e Dr. Fernando Elias que prontamente aceitaram compor a banca de qualificação e de defesa e a e arrumaram tempo para ler, ouvir e contribuir para deixar essa tese linda e resultar em artigos de alto impacto. Ter vocês comigo neste momento é muito significativo porque vocês são exemplos da trajetória que quero percorrer, obrigada por tanto.

Agradeço à minha família, principalmente minha mãezinha Isabel Gonçalves que mesmo sem condição financeira sempre incentivou e deu um jeito para me graduar. Ela, no interiorzinho de Mato Grosso, fica vibrando e morrendo de orgulho de cada etapa que consigo concluir com noção do quanto merecemos cada pedaço de conquista. Ser a primeira da família que conseguiu fazer uma graduação é muito significativo e pesado, foram muitas mãos envolvidas nesse projeto e chegar ao sonhado título de doutora parecia tão improvável, mas minha mãe nunca duvidou, mesmo diante de tantas pausas impostas em minha jornada. Amo vocês e sou grata.

Agradeço ao meu companheiro Jonatan Luiz e à nossa menina maravilha, Diana, por me acompanharem, incentivarem e suportarem nesses altos e baixos que é a jornada acadêmica. Jonatan está comigo desde as coletas do TCC, muitas vezes sem entender os motivos, mas sempre fazendo o possível para ajudar e Diana sempre preparou os melhores lanchinhos e teve os melhores abraços nos dias que eu chegava desesperada chorando em casa depois de tudo dar errado no trabalho. Mesmo no momento mais difícil, desde quando tomamos a decisão de ficar mais de 2.000 km de distância, eles mantiveram a força que eu mesma não tive. Aproveito e agradeço imensamente à nossa família, em nome da Jelma Alves, e às amigas Ruany, Ruana e

Gabrielle por assumirem a responsabilidade de cuidar da pequena durante os períodos mais difíceis, serei eternamente grata.

Por fim, agradeço ao compartimento responsável por manter minha sanidade mental e me tirar do fundo do Poço em diversas oportunidades e para vocês tenho um lugar muito especial no coração. Sempre digo que sou muito privilegiada por ter as melhores pessoas comigo e vocês, minhas AMIGAS (OS/ES), são corresponsáveis por cada pequena conquista que tenho. Às minhas pessoas que estão de longe, obrigada por acreditarem tanto em mim, por entenderem minhas ausências, por se manterem perto mesmo por mensagem de vez em quando, pelos memes compartilhados e pelos abraços demorados quando finalmente nos encontramos. Às minhas pessoas que estão perto, obrigada pelas noites de futebol, pelas tardes de vôlei, pelos rolezinhos aleatórios em igarapés de origem duvidosa, pelos cafés com fofocas e desabafos, pelo suporte e amor com Diana e seu salão (a maternidade na academia ainda é muito pesada, mas vocês dividiram o peso da forma que conseguiram e sou muito grata) e pelos abraços quando tudo fica muito pesado e eu desabo. Impossível citar nomes aqui para não ser injusta e nem prolongar demais, mas cada companheira (o/e) de laboratório, amiga (o/e) de corredor, colega de projetos, senhorinha das calçadas, parceira (o/e) de rolê insalubre, amiga (o/e) digital, vocês sabem quem são e sou eternamente grata por tanto amor.

Sumário

RESUMO 10

ABSTRACT 11

INTRODUÇÃO GERAL 12

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 13

CAPÍTULO 1. O ambiente e os distúrbios naturais modulam a altura da vegetação e o estoque de biomassa das florestas na região Pan-Amazônica 16

RESUMO 16

ABSTRACT 16

INTRODUÇÃO 17

MATERIAL E MÉTODOS 19

RESULTADOS 25

DISCUSSÃO 31

CONCLUSÃO 34

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 34

APÊNDICES 43

CAPÍTULO 2. Grandes árvores da Amazônia: determinantes ambientais e climáticos da estrutura vertical e da biomassa acima do solo 46

RESUMO 46

ABSTRACT 46

INTRODUÇÃO 47

MATERIAL E MÉTODOS 49

RESULTADOS 53

DISCUSSÃO 58

CONCLUSÃO 60

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 61

APÊNDICES 68

CONCLUSÃO GERAL 73

RESUMO

A Floresta Amazônica, a maior floresta tropical do mundo, é essencial para a conservação da biodiversidade e a regulação do clima global. Sua estrutura heterogênea desempenha papel central no armazenamento de carbono e na ciclagem hidrológica, sendo modulada por fatores ambientais e por eventos climáticos extremos, como ventos fortes e descargas elétricas. Esta tese investigou como variáveis climáticas, topográficas, edáficas e a frequência de ventos e raios influenciam a altura da floresta e os estoques de biomassa acima do solo na Pan-Amazônia, com foco nas grandes árvores. A tese está organizada em dois capítulos principais. No primeiro, utilizamos dados de sensoriamento remoto, reanálises climáticas e algoritmos de aprendizado de máquina para analisar como fatores ambientais e distúrbios naturais influenciam a altura e a biomassa florestal em escala pan-amazônica. No segundo capítulo, utilizamos dados de inventários florestais da porção Norte e Sul da Amazônia para avaliar os principais preditores ambientais da altura, densidade de indivíduos e biomassa acima do solo das grandes árvores. Em escala de Pan-Amazônia, os preditores ambientais explicaram 54% da variabilidade em altura e 58% em biomassa, sendo o déficit hídrico máximo acumulado, a elevação e a declividade do terreno foram os preditores mais importantes para ambas as variáveis respostas, porém os distúrbios naturais também exerceram forte influência. Os resultados revelaram que a sazonalidade climática e a incidência de ventos e raios afetam negativamente a altura da floresta e os estoques de biomassa em escala continental. Já em escala regional, os preditores selecionados no modelo linear mais parcimonioso explicaram 51% da variabilidade em altura e 58% em biomassa. A disponibilidade hídrica foi identificada como principal fator explicativo da estrutura das grandes árvores, especialmente na região Sul da Amazônia, onde também se evidenciou maior sensibilidade da vegetação às variações ambientais. A incidência de raios teve efeito negativo consistente sobre a estrutura florestal nas duas regiões analisadas. Concluímos que os atributos estruturais da vegetação amazônica resultam de uma interação complexa entre múltiplos fatores ambientais, cuja importância relativa varia conforme a escala espacial analisada. A maior vulnerabilidade observada nas florestas do sul da Amazônia, frente a sua maior sensibilidade aos fatores ambientais e climáticos aliado ao aumento do desmatamento e à intensificação da estação seca, destaca a urgência de políticas públicas que incorporem abordagens espaciais refinadas e considerem os múltiplos fatores que estruturam este ecossistema chave da região tropical.

Palavras-chave: clima; filtros ambientais; sensoriamento remoto; solos; topografia.

ABSTRACT

The Amazon Rainforest, the largest tropical forest in the world, is essential for biodiversity conservation and global climate regulation. Its heterogeneous structure plays a central role in carbon storage and hydrological cycling and is shaped by environmental factors and extreme climatic events such as strong winds and lightning strikes. This thesis investigated how climatic, topographic, edaphic variables, and the frequency of wind and lightning influence forest height and aboveground biomass stocks across the Pan-Amazon, with a focus on large trees. The thesis is organized into two main chapters. In the first, we used remote sensing data, climate reanalyses, and machine learning algorithms to analyze how environmental drivers and natural disturbances affect forest height and biomass at a pan-Amazonian scale. In the second chapter, we used forest inventory data from the northern and southern portions of the Amazon to assess the main environmental predictors of large tree height, individual density, and aboveground biomass. On a Pan-Amazon scale, environmental predictors explained 54% of the variability in height and 58% in biomass, with maximum accumulated water deficit, elevation and terrain slope being the most important predictors for both response variables, but natural disturbances also exerted a strong influence. The results revealed that climatic seasonality and the incidence of wind and lightning negatively affect forest height and biomass stocks on a continental scale. On a regional scale, the predictors selected in the most parsimonious linear model explained 51% of the variability in height and 58% in biomass. Water availability emerged as the main predictor of large tree structure, particularly in the southern Amazon, where vegetation also showed greater sensitivity to environmental variability. Lightning incidence had a consistently negative effect on forest structure in both regions. We conclude that the structural attributes of Amazonian vegetation result from a complex interaction of multiple environmental factors, whose relative importance varies with spatial scale. The greater vulnerability observed in southern Amazon forests—due to their heightened sensitivity to environmental and climatic drivers, combined with ongoing deforestation and the intensification of the dry season—highlights the urgent need for public policies that adopt spatially refined approaches and consider the multiple factors that shape this key tropical ecosystem.

Keywords: climate; environmental filters; remote sensing; soils; topography.

INTRODUÇÃO GERAL

A floresta amazônica é a maior floresta tropical do mundo e desempenha um papel crucial na manutenção da biodiversidade e na estabilidade do clima global. A Pan-Amazônia é a escala mais ampla do bioma, possui uma extensão de aproximadamente 6,7 milhões de km², abrange nove países da América do Sul e pode abrigar até 17 mil espécies arbóreas, o que corresponde a 23% de todas as espécies de árvores do planeta (Gatti et al., 2022; ter Steege et al., 2020). Este bioma é vital para a provisão de diversos serviços ecossistêmicos, incluindo o armazenamento de carbono em sua biomassa (Berenguer et al., 2014; Fearnside, 1985; Malhi et al., 2008) e a ciclagem de água (Arraut et al., 2012; Salati et al., 1979; Staal et al., 2018).

Além da extensa área de ocupação, a Amazônia é caracterizada por uma grande heterogeneidade biológica e ambiental, com várias ecorregiões distintas em termos de clima, relevo e flora (Olson et al., 2001). Essa diversidade se reflete na altura da vegetação e nos estoques de biomassa, variando desde florestas mais baixas nas regiões de transição com o Cerrado até florestas mais altas na Amazônia central (Gorgens et al., 2021). A altura das árvores influencia diretamente a fotossíntese da floresta e sua resposta às variações de precipitação, afetando a conversão de carbono atmosférico em biomassa florestal e a manutenção das taxas de precipitação interanual (Giardina et al., 2018; Meakem et al., 2018). Portanto entender a relação entre altura da floresta e disponibilidade hídrica é uma das principais questões para entender os estoques de biomassa na Amazônia, porém há uma complexa interação desses atributos da vegetação com outros fatores ambientais e climáticos.

Fatores ambientais como solo, topografia e condições climáticas são determinantes na estrutura e diversidade da vegetação amazônica (de Castilho et al., 2006). Além desses fatores, estudos recentes indicam que fenômenos climáticos extremos tendem a aumentar a frequência de distúrbios naturais como ventos intensos e incidência de raios, também desempenham um papel significativo na modulação da altura das florestas e nos estoques de biomassa (de Lima et al., 2022; Gora et al., 2020; Gorgens et al., 2021). Nas florestas tropicais, as árvores mais altas são mais suscetíveis a serem atingidas por raios e a sofrer danos com ventos fortes, resultando em alterações na estrutura da floresta e na sua capacidade de armazenamento de carbono (Marra et al., 2018). Em contrapartida, a incidência de ventos e raios pode atuar como filtro ambiental selecionando espécies com maior resistência da madeira e diminuindo a competição por recursos em algumas populações de árvores (Gora et al., 2025; Jackson et al., 2024). Logo, a influência desses fatores sobre a dinâmica estrutural das comunidades de árvores na Amazônia ainda não está clara.

Neste contexto, o presente trabalho de tese tem como objetivo investigar como fatores climáticos, topográficos e edáficos, bem como a frequência de ventos fortes e raios, influenciam a altura e a biomassa acima do solo na Pan-Amazônia. Também buscamos entender como alguns desses fatores estão relacionados com altura do fuste, densidade de indivíduos e biomassa acima do solo das grandes árvores das regiões Norte e Sul da Amazônia.

Para atingir esses objetivos, estruturamos este trabalho de tese em dois capítulos. Para o primeiro capítulo, analisamos como os fatores ambientais, climáticos, topográficos, edáficos e de distúrbios determinam a altura e os estoques de biomassa acima do solo da Pan-Amazônia, usando exaustiva coleta e triagem de dados que foram obtidos por diferentes produtos de sensoriamento remoto e reanálises. Analisamos as interações entre variáveis preditoras e respostas por meio de algoritmos de aprendizagem de máquina e discutimos o efeito dos conjuntos de preditores e como os distúrbios devem alterar a estrutura das florestas tropicais. Para o segundo capítulo, analisamos como os fatores ambientais, climáticos, topográficos, edáficos e de distúrbios modulam a altura, a densidade de indivíduos e a biomassa das grandes árvores na Amazônia. Para isso, usamos um conjunto de dados de grandes árvores da Amazônia (diâmetro à altura do peito maior ou igual a 50 cm) obtidos por inventário florestal, extraímos os preditores obtidos por produto de sensoriamento remoto e reanálises e aplicamos modelos lineares para avaliar cada relação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Arraut, J. M., Nobre, C., Barbosa, H. J., Obregon, G., Marengo, J. (2012). Aerial Rivers and Lakes: Looking at Large-Scale Moisture Transport and Its Relation to Amazonia and to Subtropical Rainfall in South America. *American Meteorological Society*, 543–556. https://doi.org/10.1175/2011JCLI4189.1

Berenguer, E., Ferreira, J., Gardner, T. A., Aragão, L. E. O. C., De Camargo, P. B., Cerri, C. E., Durigan, M., De Oliveira, R. C., Vieira, I. C. G., & Barlow, J. (2014). A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. Global Change Biology, 20(12), 3713–3726. https://doi.org/10.1111/gcb.12627

de Castilho, C. V., Magnusson, W. E., de Araújo, R. N. O., Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Lima, A. P., & Higuchi, N. (2006). Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234(1–3), 85–96. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.024

de Lima, R. B., Görgens, E. B., Batista, A. P. B., da Silva, D. A. S., de Oliveira, C. P., & de Sousa, C. S. C. (2022). Diversity and Big Trees Patterns in the Brazilian Amazon. *Diversity*, 14(7), 503. https://doi.org/10.3390/d14070503

Fearnside, P. M. (1985). BRAZIL'S AMAZON FOREST AND THE GLOBAL CARBON PROBLEM. *Interciencia*, 10(4), 179–186.

Gatti, R. C., Reich, P. B., Gamarra, J. G. P., Crowther, T., Hui, C., Morera, A., Bastin, J.-F., de-Miguel, S., Nabuurs, G.-J., Svenning, J.-C., Serra-Diaz, J. M., Merow, C., Enquist, B., Kamenetsky, M., Lee, J., Zhu, J., Fang, J., Jacobs, D. F., Pijanowski, B., … Liang, J. (2022). The number of tree species on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(6). https://doi.org/10.1073/pnas.2115329119

Giardina, F., Konings, A. G., Kennedy, D., Alemohammad, S. H., Oliveira, R. S., Uriarte, M., & Gentine, P. (2018). Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. *Nature Geoscience*, 11(6), 405–409. https://doi.org/10.1038/s41561-018-0133-5

Gora, E. M., Burchfield, J. C., Muller-Landau, H. C., Bitzer, P. M., & Yanoviak, S. P. (2020). Pantropical geography of lightning-caused disturbance and its implications for tropical forests. *Global Change Biology*, 26(9), 5017–5026. https://doi.org/10.1111/gcb.15227

Gorgens, E. B., Nunes, M. H., Jackson, T., Coomes, D., Keller, M., Reis, C. R., Valbuena, R., Rosette, J., de Almeida, D. R. A., Gimenez, B., Cantinho, R., Motta, A. Z., Assis, M., de Souza Pereira, F. R., Spanner, G., Higuchi, N., & Ometto, J. P. (2021). Resource availability and disturbance shape maximum tree height across the Amazon. *Global Change Biology*, *27*(1), 177–189. https://doi.org/10.1111/gcb.15423

Jackson, T.D., Bittencourt, P., Poffley, J., Anderson, J., Muller-Landau, H.C., Ramos, P.A., Rowland, L. and Coomes, D., (2024). Wind shapes the growth strategies of trees in a tropical forest. Ecology Letters, 27(9), p.e14527. https://doi.org/10.1111/ele.14527

Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W., & Nobre, C. A. (2008). Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. *Science*, *319*(5860), 169–172. https://doi.org/10.1126/science.1146961

Marra, D. M., Trumbore, S. E., Higuchi, N., Ribeiro, G. H. P. M., Negrón-Juárez, R. I., Holzwarth, F., Rifai, S. W., dos Santos, J., Lima, A. J. N., Kinupp, V. F., Chambers, J. Q., & Wirth, C. (2018). Windthrows control biomass patterns and functional composition of Amazon forests. *Global Change Biology*, *24*(12), 5867–5881. https://doi.org/10.1111/gcb.14457

Meakem, V., Tepley, A. J., Gonzalez-Akre, E. B., Herrmann, V., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Hubbell, S. P., Condit, R., & Anderson-Teixeira, K. J. (2018). Role of tree size in moist tropical forest carbon cycling and water deficit responses. *New Phytologist*, *219*(3), 947–958. https://doi.org/10.1111/nph.14633

Olson, D. M., Dinerstein, E., WIKRAMANAYAKE, E., BURGESS, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., & Kassen, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, *51*(11), 1–6. https://doi.org/10.1641/0006-3568

Salati, E., Dall 'Ollio, A., Matsui, E., Gat, J. R. (1979). Recycling of Water in the Amazon, Brazil: an isotopic study. *Water Resources Research*, 15, 1250–1258. https://doi.org/10.1029/WR015i005p01250

Staal, A., Tuinenburg, O. A., Bosmans, J. H. C., Holmgreen, M., van Nes, E. H., Scheffer, M., Zemp, D. C., Dekker, S. C. (2018). Forest-rainfall cascades buffer gainst drought across the Amazon. *Nature Climate Change*, 8, 539–543. https://doi.org/10.1038/s41558-018-0177-y

ter Steege, H., Prado, P. I., Lima, R. A. F. de, Pos, E., de Souza Coelho, L., de Andrade Lima Filho, D., Salomão, R. P., Amaral, I. L., de Almeida Matos, F. D., Castilho, C. V., Phillips, O. L., Guevara, J. E., de Jesus Veiga Carim, M., Cárdenas López, D., Magnusson, W. E., Wittmann, F., Martins, M. P., Sabatier, D., Irume, M. V., … Pickavance, G. (2020). Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Scientific Reports*, 10(1), 1–13. https://doi.org/10.1038/s41598-020-66686-3

CAPÍTULO 1. O ambiente e os distúrbios naturais modulam a altura da vegetação e o estoque de biomassa das florestas na região Pan-Amazônica

RESUMO

O bioma Amazônia apresenta grande heterogeneidade na estrutura da floresta, que está associada às variações climáticas e às caraterísticas do solo. No entanto, a importância desses preditores, juntamente com a frequência de distúrbios naturais, sobre a altura da floresta e o estoque de biomassa ainda é pouco estudada. Neste estudo, avaliamos como os fatores climáticos, edáficos e topográficos influenciam a altura e a biomassa acima do solo da vegetação na Amazônia. Utilizamos 16 produtos de sensoriamento remoto e reanálises para 4.000 unidades amostrais e empregamos o algoritmo *Randon Forest* (RF) para testar duas hipóteses relacionadas à sazonalidade climática e aos distúrbios naturais. Os preditores ambientais explicaram 54% da variabilidade em altura e 58% da variação em biomassa, sendo o déficit hídrico máximo acumulado (MCWD), a elevação, a declividade do terreno, e a frequência de ventos extremos foram os preditores mais importantes para ambas as variáveis respostas. O MCWD mostrou uma relação negativa e o declive e a elevação uma relação positiva com a altura e a biomassa. Ventos fortes (> 6,8 m/s), com frequência acima de 70 eventos acumulados, tendem a reduzir a altura e os estoques de biomassa. A precipitação anual acumulada mostrou uma associação positiva, a frequência de relâmpagos mostrou uma relação negativa com ambas as variáveis. As estimativas de altura e biomassa preditas pelo modelo final do RF mostraram forte congruência com o padrão regional, identificando as maiores densidades no noroeste da Amazônia e as menores no sul e leste. Este trabalho melhora nossa compreensão sobre os processos associados a heterogeneidade da estrutura das florestas na Amazônia e contribui para estudos sobre a resiliência da floresta frente às mudanças climáticas.

Palavras-chave: clima; filtros ambientais; sensoriamento remoto; solos; topografia.

ABSTRACT

The Amazon biome shows great heterogeneity in forest structure, which is associated with climatic variations and soil characteristics. However, the importance of these predictors, together with the frequency of natural disturbances, on forest height and biomass stock is still poorly studied. In this study, we evaluated how climatic, edaphic and topographic factors influence the height and above-ground biomass of vegetation in the Amazon. We used 16 remote sensing products and reanalyses for 4,000 sampling units and employed the Randon

Forest (RF) algorithm to test two hypotheses related to climate seasonality and natural disturbances. Environmental predictors explained 54% of the variability in height and 58% of the variation in biomass, with maximum cumulative water deficit (MCWD), elevation, terrain slope and frequency of extreme winds being the most important predictors for both response variables. MCWD showed a negative relationship and slope and elevation a positive relationship with height and biomass. Strong winds (> 6.8 m/s), with a frequency above 70 cumulative events, tended to reduce height and biomass stocks. Accumulated annual rainfall showed a positive association, and lightning frequency showed a negative relationship with both variables. The estimates of height and biomass predicted by the final RF model showed strong congruence with the regional pattern, identifying the highest densities in the northwest of the Amazon and the lowest in the south and east. This work improves our understanding of the processes associated with the heterogeneity of forest structure in the Amazon and contributes to studies on forest resilience in the face of climate change.

Keywords: climate; remote sensing; soils; topography

INTRODUÇÃO

O bioma Pan-Amazônico, com suas caraterísticas superlativas, é um dos biomas mais importantes para a manutenção da biodiversidade e a estabilidade do clima global. Com cerca de 6,7 milhões de km², contribui extensivamente para os ciclos biogeoquímicos e fornece inúmeros serviços ecossistêmicos, incluindo o controle e distribuição das chuvas e o abastecimento de água através da evapotranspiração da floresta (Nobre, 2014). A região é também um importante reservatório de carbono, com estoques de cerca de 100 Pg de carbono armazenados na biomassa acima do solo (Fearnside, 1985; Malhi et al., 2008; Berenguer et al., 2014). A diversidade de espécies é grande, com aproximadamente 17.000 espécies de árvores, abrigando cerca de 23% de todas as espécies de plantas do planeta (ter Steege et al., 2020; Gatti et al., 2022).

Dada a sua ampla distribuição geográfica nos trópicos, a Pan-Amazônia forma um mosaico ecológico heterogêneo, com diversas ecorregiões caracterizadas por variações de clima, relevo e flora peculiares (Olson et al., 2001; Morrone et al., 2022). Especificamente no Brasil, há um gradiente regional que revela padrões de altura do dossel e estoques de biomassa ao longo da bacia amazônica, desde florestas mais baixas na região de transição com o Cerrado ou florestas inundadas menores (nas porções mais baixas do terreno) até florestas maiores em regiões não inundadas, na porção nordeste da Amazônia (Gorgens et al., 2021; Ometto et al.,

2023). Embora esses gradientes forneçam informações mecanicistas sobre o conjunto de fatores ambientais subjacentes que impulsionam esses padrões na escala do bioma restrito no Brasil, ainda há pouca informação na escala da Pan-Amazônia, especialmente sobre fatores associados a distúrbios como velocidade do vento e incidência de raios.

Sabe-se que a altura e a biomassa da vegetação na floresta amazônica são atributos importantes para entender como o clima e as caraterísticas ambientais locais afetam a sobrevivência (Gora & Esquivel-Muelbert, 2021), o crescimento (Fagua et al., 2021; Gorgens et al., 2021; Slik et al., 2009; Venter et al., 2017) e a taxa fotossintética das florestas (Green et al., 2020). Isto deve-se ao fato de as florestas mais altas serem mais sensíveis a secura do ar devido diferentes processos como a cavitação (Brando 2018), o que, por exemplo, reduz a sua capacidade de capturar carbono atmosférico durante fenômenos de seca extrema (Giardina et al., 2018; Meakem et al., 2018), mas são geralmente capazes de acessar água em lençóis freáticos profundos e aumentam a sua capacidade de sobreviver a períodos prolongados de seca extrema (Chen et al., 2024; Nepstad et al., 1994). Fatores climáticos, como a precipitação e a temperatura, atuam sinergicamente com as propriedades dos solos e do relevo na determinação da estrutura e do funcionamento das florestas tropicais e têm sido reconhecidos como cruciais para explicar a diversidade, o tamanho e a longevidade das árvores na Amazônia (de Castilho et al., 2006; Körner, 2007; Quesada et al., 2012; Gorgens et al., 2021; Ometto et al., 2023, Chen et al., 2024). Assim, tanto o clima quanto os fatores edáficos locais são importantes preditores da heterogeneidade da estrutura da vegetação florestal na Amazônia, mas há uma necessidade urgente de entender melhor o papel de cada processo para a estrutura, biomassa e funcionamento da vegetação em todo o bioma amazônico, tendo em vista o atual cenário de crise climática.

Além disso, estudos têm demonstrado que a altura da floresta e o estoque total de biomassa da floresta amazônica são diretamente afetados por ventos extremos e raios (Marra et al., 2018; Gora et al., 2020a; Yanoviak et al., 2020; Gorgens et al., 2021). Estes fatores podem danificar parcialmente as árvores, causando declínio e perda de copa, ou levar à mortalidade total em casos de danos mais graves (Marra et al., 2014; Silvério et al., 2019). No entanto, pouco se sabe sobre a forma como estes fatores interagem com o clima local, o relevo e os fatores edáficos para determinar a estrutura da floresta. Uma melhor compreensão do papel destas perturbações naturais é importante para avaliar a resiliência das florestas no futuro, dado que se espera que as alterações climáticas em curso aumentem a frequência de raios e ventos extremos (Emanuel, 2005; Price, 2009; Negrón-Juárez et al., 2018; Walsh et al., 2019).

Em nosso estudo avaliamos como o clima, o solo, a topografia e a frequência de ventos e de raios afetam a altura e a biomassa acima do solo da vegetação na Amazônia. Especificamente, testamos duas hipóteses: i) quanto maior a sazonalidade da precipitação e da temperatura, menor será a altura da floresta e o estoque de biomassa, considerando a premissa de que em ambientes com menor disponibilidade de água e maiores temperaturas, o crescimento (Bennett et al., 2015) e a densidade das árvores tendem a ser menores (Slik et al., 2013) e que essas duas propriedades climáticas estão correlacionadas (Trenberth & Shea, 2005); e ii) quanto maior a frequência de ventos extremos e raios, menor será a altura da floresta e o estoque total de biomassa acima do solo. Essa hipótese se baseia na premissa de que árvores maiores são mais suscetíveis a esses fatores de perturbação (Rifai et al., 2016) e são as primeiras a serem atingidas por raios (Gora et al., 2020b; Yanoviak et al., 2020), tornando a floresta mais dinâmica e reduzindo sua altura e estoque de biomassa. Discutimos nossos resultados considerando os cenários atuais e futuros de mudanças climáticas (IPCC, 2023) e como a estrutura da floresta amazônica e seus serviços ecossistêmicos associados podem mudar em resposta.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado na região Pan-Amazônica, que é considerada toda a região de floresta tropical no norte da América do Sul e ocorre na Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela (Fig. 1). Esta região compreende três zonas climáticas tropicais diferentes de acordo com a classificação de Köppen-Geiger: clima de floresta tropical (Af) no Noroeste, clima de monção com uma curta estação seca (Am) na região central e clima tropical com inverno seco (Aw) no Sudeste (Beck et al., 2018). A temperatura média anual da região é de aproximadamente 25 °C, variando entre 8 °C e 28 °C, e a precipitação média anual varia entre 1800 mm e 3000 mm (Carvalho et al., 2020).

Amostragem de dados

Para reduzir problemas com autocorrelação espacial e assegurar a exclusão de áreas com evidências de degradação antrópica, utilizamos um desenho amostral com amostragem a cada 50 km. Primeiro, criamos uma grade de pontos equidistantes de 50 km e criamos *buffers* de 100 hectares ao redor dos pontos criados nessas áreas na Pan-Amazônia (Figura 1). Em seguida, utilizamos a classificação de cobertura florestal de Hansen et al. (2013) versão 1.10, com resolução espacial de 30 m, considerando os dados de cobertura florestal para o ano de 2023, para excluir *buffers* com evidência de desmatamento, mantendo apenas buffers com

porcentagem de cobertura de dossel arbóreo maior ou igual a 85% (Figura 1). Por fim, calculamos a porcentagem de área queimada dentro dos *buffers* entre 2000 e 2022 usando dados no MODIS MCD64A1 (Giglio et al., 2015). Usando esses métodos de filtragem, evitamos usar áreas onde a vegetação foi removida para diferentes usos da terra, ou áreas com florestas previamente degradadas. Todas as variáveis respostas e preditoras, descritas abaixo, foram agregadas a essas unidades amostrais.

Descrição dos dados utilizados

Altura da vegetação e estoque de biomassa acima do solo

Utilizamos os dados de altura máxima (height) e biomassa média acima do solo (biomass) da floresta na Pan-Amazônia disponibilizados por Burns et al. (2024) com resolução espacial de 1 km e temporal entre 2019 e 2023 que foram gerados com base nos produtos do GEDI L2A (Dubayah et al., 2021) e GEDI L4A versão 2.1 (Dubayah et al., 2024). Para acessar esses dados, utilizamos a plataforma Google Earth Engine (Gorelick et al., 2017).

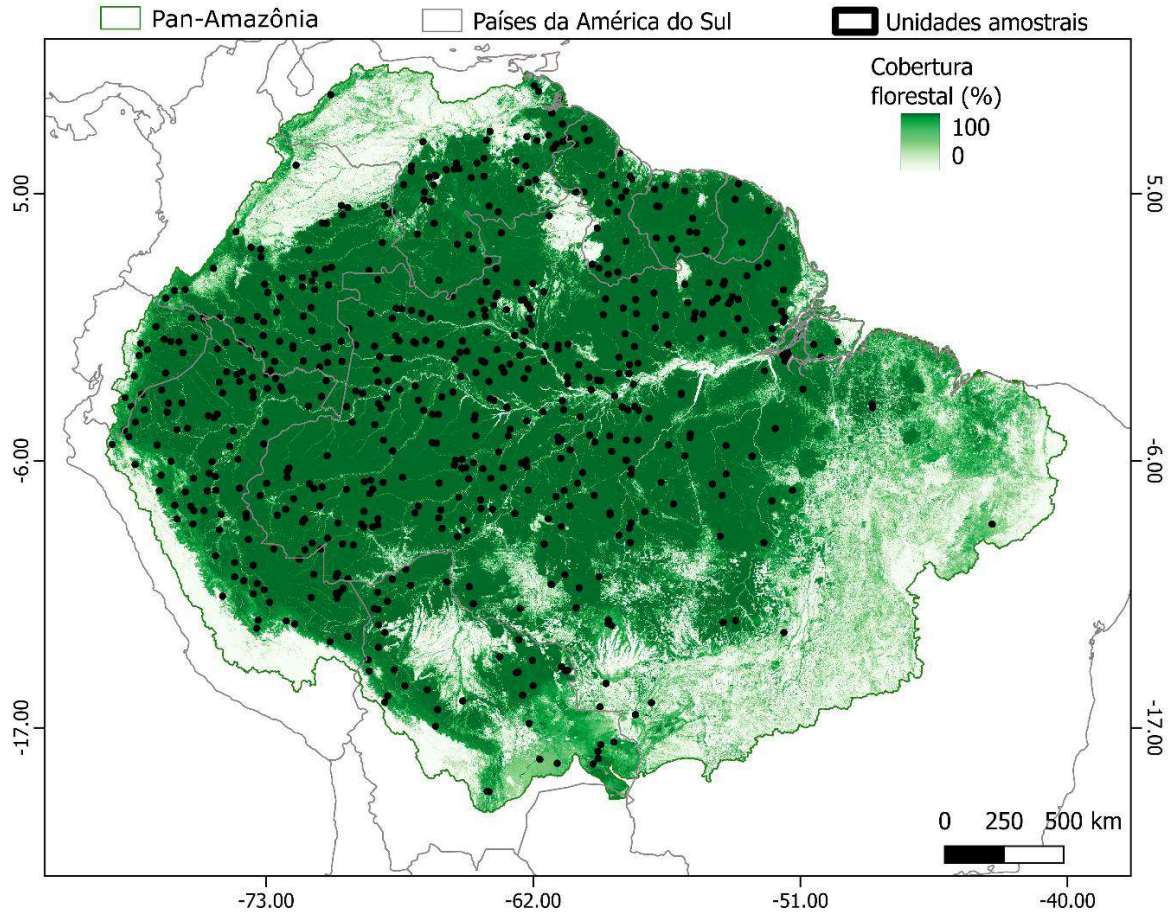


Figura 1. Localização das unidades amostrais dentro da Pan-Amazônia na América do Sul,

com destaque para a proporção de cobertura vegetal baseada na classificação de Hansen et al. (2013) versão 1.10.

Preditores ambientais

Utilizamos 14 variáveis ambientais obtidas de seis diferentes produtos de satélites e estações meteorológicas terrestres (Tabela 1). A resolução temporal variou entre 1905 e 2023 e a resolução espacial varia entre 250 m e 11132 m. Os dados foram recortados considerando os limites Pan-Amazônia e reamostrados para uma resolução espacial de 1 km quando necessário. Algumas variáveis podem ser consideradas como recurso de crescimento das árvores e geralmente tem associação positiva com a altura e biomassa (e.g. precipitação anual e teor de fósforo no solo). No entanto, outras variáveis podem sugerir distúrbios ou perturbações na vegetação (e.g. incidência de raios e velocidade do vento).

A elevação acima do nível do mar (elevation) foi obtida a partir do produto NASADEM, uma imagem *raster* com valores em metros e resolução espacial de 30 x 30 m, atualizada pelo *Digital Elevation Model* (DEM) e produtos associados aos dados da *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM) (NASA, 2020). O declive do terreno, em graus, foi calculado a partir dessas informações de elevação acima do nível do mar, usando os quatro *pixels* vizinhos conectados de cada *pixel*.

A precipitação anual acumulada (ppt_year) é disponibilizada pelo *Climate Hazards Group InfraRed Precipitation with Station data* (CHIRPS) versão 2.0 (Funk et al., 2015). Para obter essa variável, usamos imagens para a série temporal de 1982 a 2020 e resolução espacial de 5.566 metros, extraímos os valores diários e calculamos a média histórica acumulada por ano. Usando esse mesmo conjunto de dados e incorporando os valores de evapotranspiração disponibilizado pelo *TerraClimate* (Abatzoglou et al., 2018) calculamos o Déficit Hídrico Máximo Acumulado (MCWD), que é uma métrica usada como medida da severidade da seca e indicador do estresse hídrico em plantas gerado por condições meteorológicas, onde quanto mais próximo o valor for de zero menor é a afiliação à seca (Aragão et al., 2007).

Para a temperatura máxima do ar (temp_max) e a variação anual de temperatura (var_temp) utilizamos produtos disponibilizados pelo *WorldClim*, com média histórica entre os anos 1960 e 1991 e com resolução espacial de 927,67 m (Hijmans et al., 2005).

A radiação solar da superfície (surf_rad) é uma métrica que quantifica a radiação térmica emitida pela atmosfera e pelas nuvens que atingem a superfície do planeta. Está disponibilizada

como uma coleção de imagens com dados de reanálises agrupadas por mês e disponibilizada pelo ERA5-Land, com resolução espacial de 11.132 metros (Muñoz Sabater, 2023). Para obter essa variável, calculamos a média histórica entre os anos de 1982 e 2020.

As variáveis edáficas de densidade aparente do solo (bulk_dens), os teores de argila (clay) e areia (sand), e o potencial hidrogeniônico (pH_soil) foram determinadas pelo banco de dados do *Soil Grid - ISRIC World Soil Information* (Batjes & Oostrum, 2023). Aqui extraímos os dados referentes à profundidade de 5 a 15 cm e com resolução espacial de 250 m. Para a variável fósforo extraímos o fósforo total (phosphorus) do mapa de referência de fósforo no solo disponibilizado por (Darela-Filho et al., 2024), cujos valores são obtidos pela somatória dos componentes disponível, orgânico, inorgânico e ocluído.

Coletamos os dados de incidência de raios a partir do produto LIS/OTD 0,5 *Degree High Resolution Full Climatology* (HRFC) V2.3.2015, no formato *raster* (Cecil et al., 2014). Obtivemos a taxa média anual (lightning) pelo sensor de detecção de relâmpagos *Optical Transient Detector* (OTD), alocado no satélite *Tropical Rainfall Measuring Mission* (TRMM), com resolução espacial de 0,5 graus e temporal entre 1995 e 2000.

Obtivemos os dados de rajada de ventos pelo produto ERA5 a partir de reanalises do *European Centre for Medium-Range Weather Forecasts* (ECMWF), com resolução espacial de 0,25 graus (Hersbach et al., 2023). Baixamos a coleção de imagens com informações horárias de rajadas de vento a 10 metros acima da superfície terrestre no período entre 1982 e 2020, extraímos a máxima diária, calculamos o percentil 90 máximos para cada ano (com valores de rajada de vento maior a 6,8 m/s) e quantificamos a frequência de rajada de ventos extremos histórica acumulada (freq_wg).

Tabela 1. Descrição dos produtos utilizados como variáveis ambientais preditoras da altura máxima e biomassa acima do solo média das florestas na Pan-Amazônia.

Variáveis	Acrônimo	Resolução espacial	Resolução temporal	Fonte
Respostas				
Altura máxima (m)	height	1 km	2019 - 2023	Burns et al. 2024

Biomassa média acima do solo (Mg/ha)	biomass	1 km	2019 - 2023	Burns et al. 2024
Preditoras				
Elevação acima do nível do mar (m)	elevation	30 m	2000	NASADEM
Declive do terreno (º)	slope	30 m	2000	NASADEM
Precipitação anual (mm)	ppt_year	5.566 m	1982 - 2020	CHIRPS
Déficit Hídrico Máximo Acumulado (mm)	MCWD	4500 m	1981 - 2018	CHIRPS
Temperatura máxima (ºC)	max_temp	927,67 m	1960 - 1991	Worldclim
Variação anual de temperatura (ºC)	var_temp	927,67 m	1960 - 1991	Worldclim
Radiação solar da superfície (J/m^2)	surf_rad	11.132 m	1982 - 2020	ERA5
Densidade aparente do solo (cg/cm^3)	bulk_dens	250 m	1905 - 2016	ISRIC
Argila (g/100g)	clay	250 m	1905 - 2016	ISRIC
Areia (g/100g)	sand	250 m	1905 - 2016	ISRIC
Potencial hidrogeniônico do solo	pH_soil	250 m	1905 - 2016	ISRIC
Fósforo total (mg/kg)	phosphorus	1 km		Darela-Filho et al. 2024
Taxa média de relâmpagos (flashes/km^2/yr)	lightning	0,5º x 0,5º	1995 - 2000	NASA LIS/OTD
Frequência de rajada de ventos extremos (#)	freq_wg	0,25º x 0,25º	1982 - 2020	ERA5

Processamento de dados

A preparação dos dados para as análises estatísticas envolveu cinco passos: 1) Criamos 4000 pontos distribuídos na Pan Amazônia e criamos *buffers* de 100 ha ao redor de cada ponto em áreas de florestas; 2) Para cada *buffer* calculamos as médias das duas variáveis respostas e 14 preditores ambientais; 3) Organizamos os dados em uma planilha final, aplicamos filtros removendo valores extremos de elevação acima de 2000 metros e retiramos dados ausentes para análise estatística, restando 2141 *buffers* com dados para a altura da vegetação e 1628 *buffers* para biomassa acima do solo; 4) Realizamos as análises estatísticas (descritas a seguir) e uma matriz de correlação (Apêndice 1); e 5) Extraímos e empilhamos imagens *raster* para todas as 14 variáveis ambientais e climáticas utilizadas com recorte para a Pan-Amazônia e as usamos para predizer altura e biomassa acima do solo.

Modelagem espacial

A escolha do algoritmo *Random Forest* (RF) para criar os modelos espaciais para altura e biomassa a partir de preditores ambientais, apresenta robustez metodológica e vantagens analíticas consideráveis. Em primeiro lugar, O RF é um método de aprendizado de máquina que pode capturar relações não-lineares complexas entre variáveis preditoras e a variável resposta. Isso é particularmente importante na modelagem de processos ecológicos, onde as interações entre clima, solo e relevo podem ser altamente não-lineares (Breiman, 2001). Em segundo lugar, devido à sua abordagem de *ensemble*, onde múltiplas árvores de decisão são construídas e suas previsões são combinadas, o RF tende a ser menos suscetível ao *overfitting* em comparação com modelos de árvore única. Isso significa que o modelo pode generalizar melhor para dados não observados (Cutler et al., 2007). Em terceiro lugar, o RF fornece uma medida de importância das variáveis, permitindo a identificação dos preditores ambientais mais influentes na determinação da altura e biomassa da vegetação. Isso é crucial para entender os fatores que mais afetam a vegetação amazônica (Prasad et al., 2006). Como último ponto, o algoritmo RF pode ser facilmente paralelizado, o que permite a análise eficiente de grandes conjuntos de dados ambientais. Isso é particularmente relevante para estudos que envolvem dados de sensoriamento remoto e outras fontes de grande volume (Liaw & Wiener, 2002).

Treinamos um modelo de aprendizado de máquina do tipo *Random Forest* (RF) com 1000 árvores para avaliar a influência dos preditores ambientais sobre altura da vegetação e biomassa acima do solo, usando validação cruzada *k*-fold (k = 30). Avaliamos a acurácia do modelo usando o erro padrão da estimativa (RMSE) e o coeficiente de determinação (R^2). O

algoritmo RF estimou a importância de cada variável (IncMSE), com base no quanto o erro de previsão (MSE) e o erro absoluto médio (MAE) aumentou quando os valores dessa variável foram permutados mantendo inalterados os valores de todas as outras variáveis. Fizemos isso para cada árvore que construiu a nossa floresta aleatória (*randon forest*) (Liaw & Wiener, 2002). Por fim, aplicamos as camadas ambientais para calcular valores preditos pelo modelo para cada variável resposta. Em seguida, nós fizemos um mapa com os valores preditos e calculamos valores médios, mínimos e máximos usando os mesmos *buffers* descritos anteriormente. A modelagem foi realizada usando o pacote "*randomForest*" (Breiman et al., 2024) e o "*caret*" (Kuhn, 2008) no *software* R versão 4.4.3 (R Core Team, 2025).

RESULTADOS

A altura e a biomassa da floresta, assim como os preditores ambientais aqui estudados, apresentaram grande variação ao longo da Pan-Amazônia. A altura da floresta variou entre 3 e 47 metros, com média de 22 ± 8 m, e coeficiente de variação de 37%. A biomassa acima do solo variou entre 3 e 472 Mg/ha e com média de 160 ± 88 Mg/ha, coeficiente de variação de 55% (Apêndice 2). A altitude do terreno das unidades amostrais consideradas variou entre 0 e 2000 m acima do nível do mar com média de 245 metros e com declive do terreno médio de 6 º (Apêndice 2). Os solos apresentaram em média 39 g/100g de areia, 30 g/100g de argila, 276 mg/cm³ de fósforo, pH próximo a 5 e densidade aparente de 1 (cg/cm³) (Apêndice 2). A precipitação anual média dos ambientes estudados foi de 2.395 mm, o déficit hídrico máximo acumulado de -134 mm, a temperatura máxima média foi de 32 ºC e a variação média de temperatura próximo a 13,2 ºC (Apêndice 2). Olhando para os distúrbios naturais, a frequência média histórica de rajadas de ventos extremos foi de 25 vezes e a incidência de raios foi de 16 flashes/km²/yr (Apêndice 2).

Em conjunto, os preditores ambientais explicaram 54% da variabilidade na altura da floresta (R^2 = 0,54; RMSE = 4,14 m; MAE = 3,04 m) e 58% da variação nos estoques de biomassa acima do solo (R^2 = 0,58; RMSE = 48,71 Mg/ha; MAE = 37,44 Mg/ha). A altura e a biomassa da vegetação responderam de forma semelhante aos fatores de previsão ambiental, com algumas exceções (Figura 2). Os três preditores mais importantes foram os mesmos para a altura e a biomassa (MCWD, elevação e declive), com algumas alterações na ordem de importância dos outros. O MCWD foi o melhor preditor tanto para a altura da vegetação quanto para os estoques de biomassa na região Pan-Amazônica (Figura 2). Florestas com clima mais

seco, em baixas altitudes e em terrenos mais planos tiveram as menores alturas e menores estoques de biomassa (Figuras 3 e 4).

O MCWD foi a variável mais importante tanto para altura (IncMSE% = 88) quanto para a biomassa acima do solo (IncMSE% = 111). Tanto a altura quanto a biomassa reduzem drasticamente em regiões mais secas (MCWD menor que -150 mm; Figuras 3 e 4). A elevação acima do nível do mar teve um valor de importância de 72% para a altura da floresta e 73% para a biomassa acima do solo. Valores mais baixos de altura e biomassa foram associados a uma menor elevação acima do nível do mar, apresentando um aumento abrupto até 200 m, com estabilidade após este limiar. A inclinação do terreno teve um valor de importância de 67% para a altura da vegetação e 91% para a biomassa acima do solo; estas variáveis aumentaram abruptamente em inclinações entre 2 º e 5 º com um aumento mais suave até à inclinação máxima de cerca de 40 º (Figuras 3 e 4).

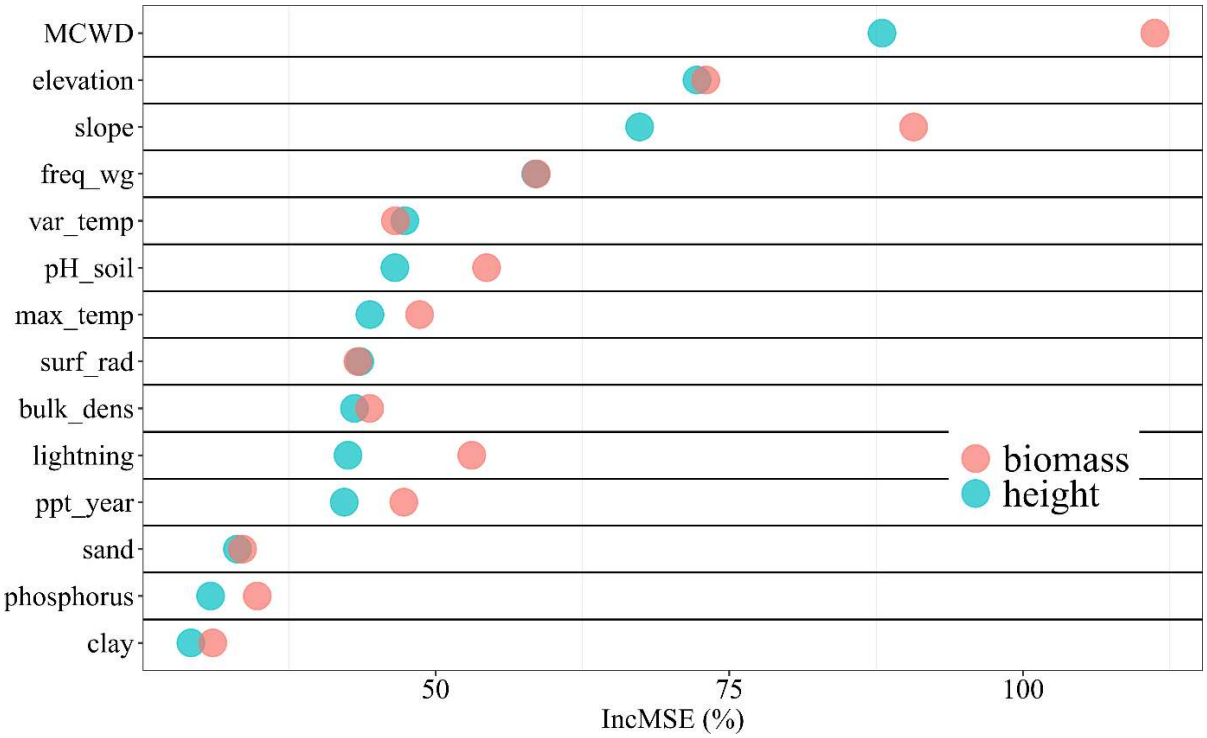


Figura 2. Redução na acurácia do modelo (IncMSE%) quando cada preditor é removido do modelo *Random Forest* para predizer altura máxima da floresta (height) e a biomassa média acima do solo (biomass) na Pan-Amazônia, onde MCWD = déficit hídrico máximo acumulado (mm), elevation = elevação acima do nível do mar (m), slope = declividade do terreno (º), freq_wg = frequência de rajada de ventos extremos (#), var_temp = variação de temperatura (ºC), pH_soil = potencial hidrogeniônico do solo, max_temp = temperatura máxima (ºC), surf_rad = radiação solar da superfície (J/m^2), bulk_dens = densidade aparente do solo (cg/cm^3),

lightning = taxa média de relâmpagos (Flashes/km^2/yr), ppt_year = precipitação anual (mm), sand = quantidade de areia no solo (g/100g), phosphorus = fósforo total no solo (mg/kg), clay = quantidade de argila no solo (g/100g).

A importância da temperatura máxima para altura da floresta foi de 44% e para biomassa foi de 49%, a altura e a biomassa da floresta apresentaram tendência de aumento para temperaturas até 32ºC e contínua de redução conforme a temperatura aumenta a partir desse limiar. A importância da variação anual de temperatura foi de 47% para ambas as variáveis respostas, com associação entre valores intermediários de variação de temperatura com maiores alturas da floresta e maiores valores de biomassa (Figura 3, 4). A maior incidência de radiação solar da superfície está associada negativamente com altura e biomassa da vegetação (%IncMSE 44 e 43 respectivamente) enquanto a precipitação acumulada anual tem padrão de associação positiva com as duas respostas (42% de importância para altura máxima e 47% para biomassa). Ambas as variáveis respostas da floresta (altura e biomassa), apresentaram aumento progressivo para precipitação entre 1200 mm e 2300 mm, com estabilidade para regiões com maiores valores de precipitação.

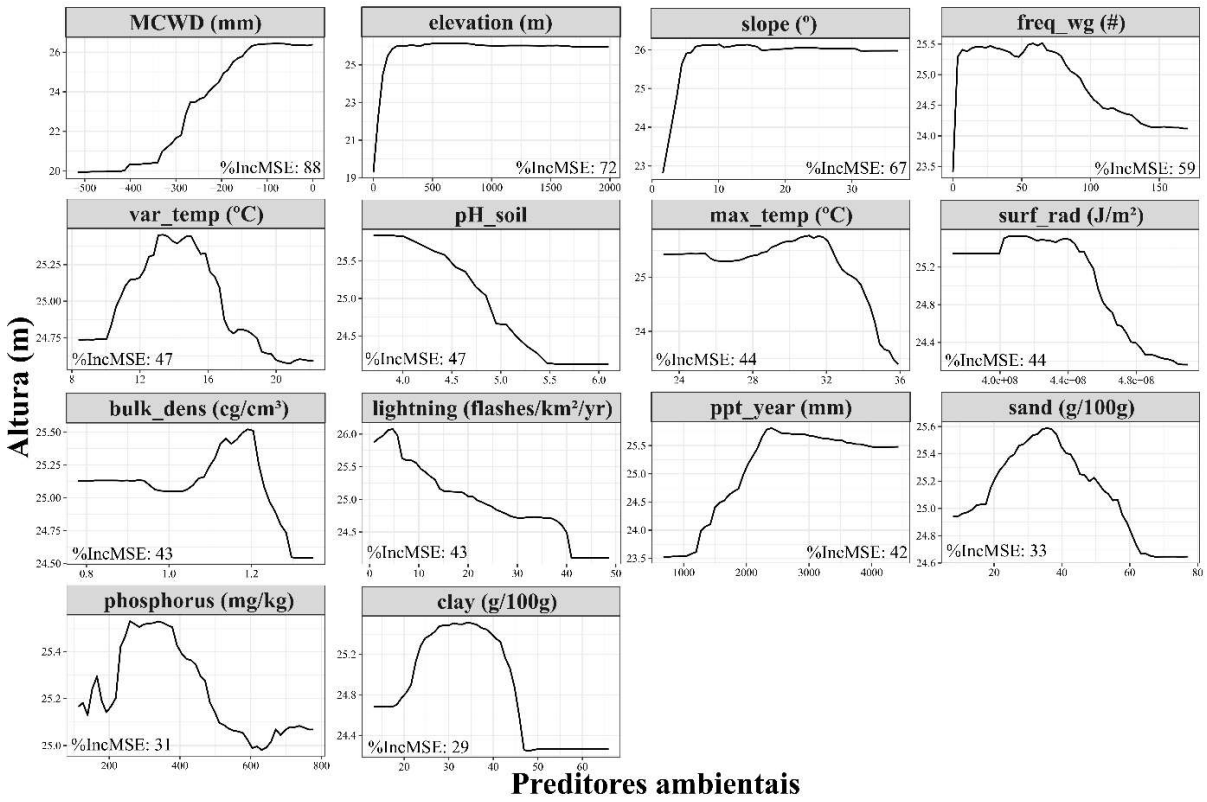
Os padrões do efeito do pH do solo na altura e na biomassa da floresta foram semelhantes, com importância de 47% e 54%, respetivamente (Figuras 3 e 4). Ambas as variáveis de resposta diminuíram gradualmente à medida que os valores de pH do solo aumentaram, e as áreas com solos mais básicos tiveram florestas mais baixas e com menores estoques de biomassa acima do solo. A proporção de areia e argila e a densidade aparente do solo variaram com a altura e a biomassa (altura: 33%, 39% e 43%; biomassa: 34%, 31% e 44%). Florestas mais altas e com maiores densidades de biomassa tendem a ocorrer em ambientes com solos com textura média representados por valores intermediários de argila e areia e valores de densidade aparente próximos a 1,2 (cg/cm^3). A relação com a concentração de fósforo no solo seguiu o mesmo padrão da textura, com incremento na altura e na biomassa da floresta com valores entre 200 e 400 mg/kg de fósforo total no solo (%IncMSE = 31 e 35, respectivamente).

A incidência de ventos extremos foi negativamente relacionada com a altura, e apresentou uma relação positiva com a biomassa até valores próximos a 70 eventos de ventos fortes e a partir disso a relação fica negativa. A incidência de raios apresentou importância de 43% para a altura da floresta e 53% para a biomassa (Figura 3 e 4), com padrões bem definidos e similares, onde as áreas com maior frequência de raios estão as florestas mais baixas e

menores densidades de biomassa. Os valores de importância para a frequência de ventos extremos foram de 59% tanto para a altura da vegetação, quanto para a biomassa (Figura 3 e 4).

As estimativas de biomassa e altura da vegetação obtidas por meio do algoritmo *Random Forest* foram próximas dos valores observados, porém apresentaram uma tendência de subestimação. A altura máxima estimada (21 ± 4 metros) foi 5% menor do que a altura observada foi de (22 ± 8 metros), enquanto a biomassa média estimada (141 ± 41 Mg/ha) foi 13% menor que a biomassa observada (160 ± 88 Mg/ha). Os maiores valores preditos de altura e biomassa da vegetação estão localizados nas porções nordeste da Amazônia (província biogeográfica do Escudo das Guianas e a porção oriental da província biogeográfica de Roraima, cerca de -54 a -51 de longitude). Houve um padrão não esperado, com valores altos de biomassa e altura preditos para florestas de montanas próximo à cordilheira dos Andes (Figura 5).

Notamos forte congruência espacial para altura e biomassa preditas. De modo geral, os maiores valores dessas duas variáveis foram preditos para o oeste, que coincide com a encosta leste do Andes, para o extremo norte e com uma larga faixa central, localizada ao sul do Rio Amazonas. Por outro lado, os menores valores foram preditos para as regiões sul e leste da Amazônia (Figura 5). A distribuição espacial da altura e biomassa preditas pelo algoritmo é bem representada pelo padrão dos preditores ambientais inseridos nos modelos (Apêndice 3).

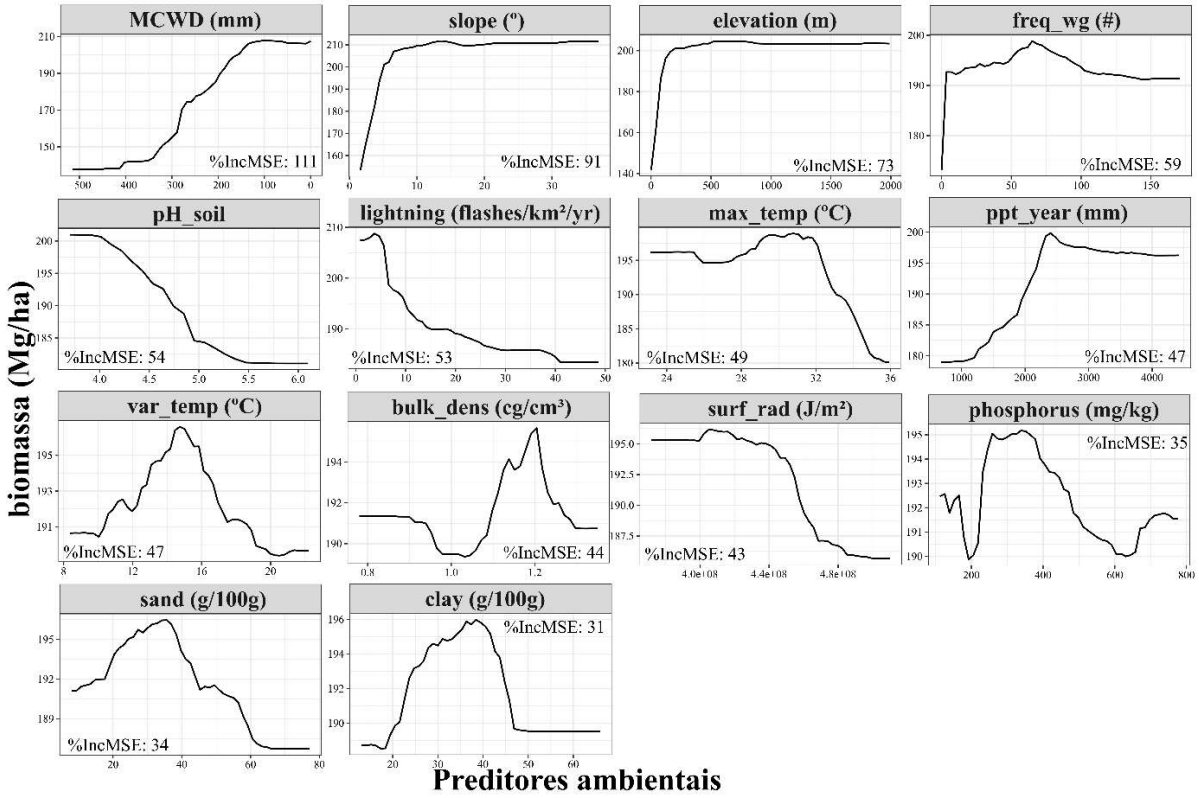


520

521 **Figura 3.** Gráfico do efeito marginal de cada preditor ambiental sobre a altura máxima da
522 floresta na Pan-Amazônia com aplicação da modelagem *Random Forest*. As variáveis
523 preditoras são apresentadas seguindo a ordem de importância, onde MCWD = déficit hídrico
524 máximo acumulado (mm), elevation = elevação acima do nível do mar (m), slope = declividade
525 do terreno (º), freq_wg = frequência de rajada de ventos extremos (#), var_temp = variação de
526 temperatura (ºC), pH_soil = potencial hidrogeniônico do solo, max_temp = temperatura
527 máxima (ºC), surf_rad = radiação solar da superfície (J/m^2), bulk_dens = densidade aparente do
528 solo (cg/cm³), lightning = taxa média de relâmpagos (Flashes/km^2/yr), ppt_year = precipitação
529 anual (mm), sand = quantidade de areia no solo (g/100g), phosphorus = fósforo total no solo
530 (mg/kg), clay = quantidade de argila no solo (g/100g).

531

532



533

534 **Figura 4.** Gráfico do efeito marginal de cada preditor ambiental sobre a biomassa média acima
535 do solo da floresta na Pan-Amazônia com aplicação da modelagem *Random Forest*. As
536 variáveis preditoras são apresentadas seguindo a ordem de importância, onde MCWD = déficit
537 hídrico máximo acumulado (mm), slope = declividade do terreno (º), elevation = elevação
538 acima do nível do mar (m), freq_wg = frequência de rajada de ventos extremos (#), pH_soil =
539 potencial hidrogeniônico do solo, lightning = taxa média de relâmpagos (Flashes/km^2/yr),
540 max_temp = temperatura máxima (ºC), ppt_year = precipitação anual (mm), var_temp =
541 variação de temperatura (ºC), bulk_dens = densidade aparente do solo (cg/cm^3), surf_rad =
542 radiação solar da superfície (J/m^2), phosphorus = fósforo total no solo (mg/kg), sand =
543 quantidade de areia no solo (g/100g), clay = quantidade de argila no solo (g/100g).

544

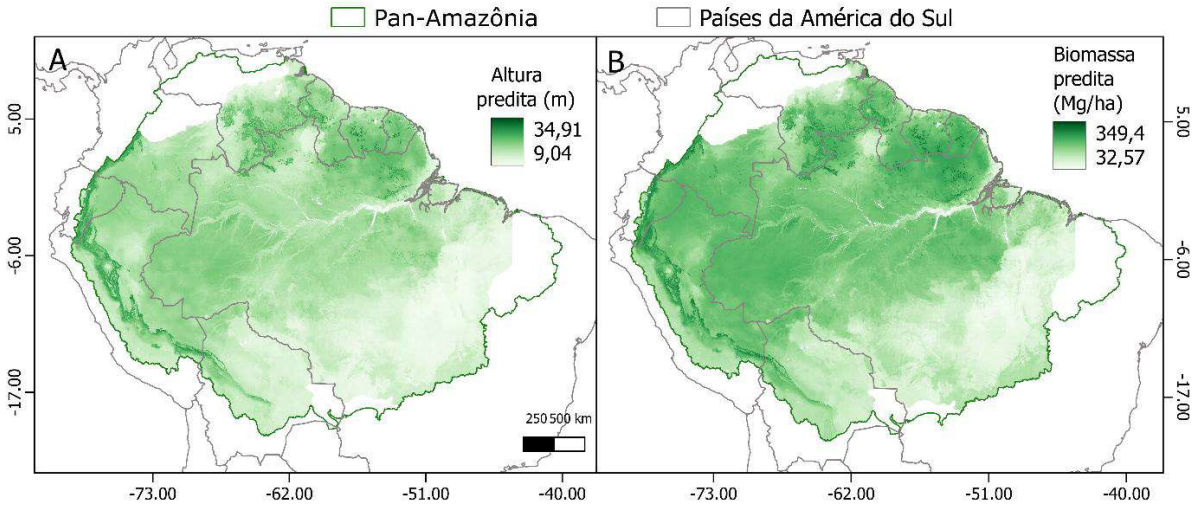


Figura 5. Valores preditos pelo algoritmo *Random Forest* para a altura máxima (A) e biomassa acima do solo média (B) da floresta na Pan-Amazônia usando preditores ambientais.

DISCUSSÃO

Neste estudo, investigamos como fatores ambientais, incluindo condições, recursos e distúrbios naturais, influenciam os padrões de altura da vegetação e os estoques de biomassa na região Pan-Amazônica. Apesar da diversidade de elementos envolvidos e da heterogeneidade da paisagem, nossos modelos conseguiram explicar a maior parte da variabilidade na altura e biomassa da vegetação arbórea na área de estudo. Primeiro, mostramos uma forte congruência nos padrões espaciais de altura e distribuição de biomassa; segundo, notamos que as três variáveis preditoras mais importantes de altura e biomassa da vegetação eram semelhantes, mas havia diferenças no grau de importância de cada uma; terceiro, poucas variáveis climáticas (MCWD) e geofísicas (altitude e declive) podem ser usadas para explicar os padrões espaciais de altura e distribuição de biomassa da vegetação; quarto, os modelos apresentaram estimativas mais precisas para altura das árvores do que para biomassa; quinto, apesar da menor importância relativa das perturbações naturais (frequência de ventos e incidência de raios), ambas são relevantes para explicar variações na altura e biomassa da vegetação.

Nossa pesquisa destaca a complexidade das interações entre fatores ambientais e vegetação na região da Pan-Amazônia, sugerindo a necessidade de uma abordagem integrada que considere tanto variáveis climáticas e geofísicas quanto perturbações ecológicas. Nossa primeira hipótese, de que florestas em ambientes com maior sazonalidade da precipitação e da temperatura apresentam menor altura e estoques de biomassa, foi corroborada por uma relação positiva entre a altura ou biomassa com a sazonalidade da precipitação (estimada pelo MCWD)

e maior precipitação acumulado ao ano, enquanto a relação com a sazonalidade da temperatura e temperaturas máximas foi claramente negativa. Estes resultados reforçam resultados anteriores que apontam que regiões com estação seca mais intensa tendem a apresentar maiores taxa de mortalidade para as grandes árvores (Bennett et al., 2015), e que menores estoques de biomassa são observados em ambientes com maiores temperatura máximas no mês mais quente (Slik et al., 2013). Adicionalmente, algumas evidências apontam que as temperaturas máximas estão aumentando durante a estação seca na Amazônia (Marengo et al., 2022), o que por sua vez, deve aumentar o estresse das florestas os danos aos tecidos foliares e, assim, reduzir a produtividade total das florestas (Flores et al., 2024). Essas relações ilustram os potenciais impactos das mudanças climáticas em curso sobre as trajetórias das florestas na região.

Nossa segunda hipótese, que sugere uma relação inversa entre a frequência de ventos extremos ou raios com o estoque total de biomassa ou altura foi corroborada. Observamos uma correlação negativa entre a frequência de raios tanto para a altura da floresta quanto para os estoques de biomassa, conforme esperado. No caso da biomassa, no entanto, a relação negativa com a frequência de ventos extremos foi mais evidente apenas para frequências superiores a 70 eventos de ventos extremos. Estudos anteriores indicam que árvores mais altas são geralmente mais vulneráveis a esses dois distúrbios naturais (Rifai et al., 2016; Gora et al., 2020a; Yanoviak et al., 2020), pois a maior incidência de raios e rajadas de vento tende a derrubar árvores maiores e reduzir a biomassa acima do solo (Silvério et al., 2019; Gora et al., 2020b; Yanoviak et al., 2020; Gorgens et al., 2021). Esses achados sugerem um papel importante da frequência de ventos fortes e incidência de raios sobre a altura e biomassa florestal, apontando para uma vulnerabilidade dos estoques de carbono em um cenário de instabilidade climática aumentando a frequência destes distúrbios e seus impactos sobre a floresta (Calvin et al 2023; Feng et al., 2023; Negrón-Juárez et al 2018; Pinto, 2013; Pinto Neto et al., 2023).

Este estudo ressalta a importância de se considerar múltiplos preditores para compreender a complexidade dos fatores que moldam a estrutura da floresta amazônica. O déficit hídrico se destacou como o principal determinante da altura das árvores e dos estoques de biomassa, refletindo sua influência central sobre a vegetação. No entanto, variáveis topográficas (como elevação e declividade) e edáficas (como o pH) também exerceram influência significativa sobre a estrutura florestal, evidenciando a complexa interação entre relevo, solo e clima (Körner, 2007; Negrón-Juarez et al., 2023; Sanjeewani et al., 2024). A topografia, em especial, demonstrou papel crucial, já que áreas mais elevadas e inclinadas tendem a apresentar solos mais drenados e pobres em nutrientes, o que pode restringir o

crescimento das árvores e, consequentemente, afetar a altura e os estoques de biomassa. Diante do cenário atual de intensificação do desmatamento e da degradação florestal na Amazônia, compreender esses mecanismos é essencial para antecipar os impactos das mudanças no uso da terra sobre a integridade estrutural e funcional das florestas da região.

Nossas análises sugerem que alterações nos regimes de precipitação, temperatura, ventos e incidência de raios podem impactar significativamente a altura e a biomassa da floresta Amazônica, com esses efeitos se tornando ainda mais preocupantes diante das projeções de mudanças climáticas (Negrón-Juárez et al., 2018) com alertas para aumentos de temperatura, da estação seca, dos eventos extremos de vento, e na incidência de raios (IPCC, 2023). Estas alterações podem levar à redução da altura e da biomassa da floresta, com consequências para estoques de carbono e para a biodiversidade (Gorgens et al., 2021; de Lima et al., 2023). Além disso, as mudanças associadas ao aumento global da temperatura podem reduzir a capacidade das florestas de absorver carbono, intensificando os processos de degradação, e aumentar as emissões de CO_2. Por fim, essas alterações impactam negativamente os serviços ecossistêmicos essenciais que a Amazônia desempenha na absorção de carbono e ciclagem de água.

Estimativas precisas da altura e biomassa da vegetação, bem como dos fatores que determinam essas variáveis, podem fornecer informações fundamentais para estratégias de conservação e manejo florestal na Amazônia. A estrutura florestal é essencial para manter os serviços ecossistêmicos críticos fornecidos pelas florestas tropicais, incluindo a conservação da biodiversidade (Pillay et al. 2022). Entender os fatores ambientais que influenciam a biomassa é vital para monitorar e prever os impactos das mudanças climáticas, permitindo que modelos precisos prevejam como as florestas tropicais podem responder às variações de temperatura e precipitação (Prasad et al., 2006). Assim, ao entender como a biomassa varia no bioma e onde mudanças futuras provavelmente aumentarão o risco de perda de biomassa, os resultados deste estudo podem orientar políticas públicas voltadas para o manejo sustentável da Amazônia, incluindo iniciativas de REDD+ e outras estratégias de mitigação de carbono (Hastie et al., 2009). Além disso, o uso do Random Forest em estudos ecológicos tem o potencial de promover novas tecnologias e melhorar o sensoriamento remoto e a coleta de dados ambientais, aumentando assim a precisão e a eficiência dos esforços de monitoramento florestal (Liaw & Wiener, 2002). A aplicação dessas ferramentas pode contribuir significativamente para a preservação das florestas tropicais e enfrentar os desafios impostos pelas mudanças climáticas.

CONCLUSÃO

Com base nos resultados obtidos, este estudo demonstra que a estrutura das florestas na região Pan-Amazônica é fortemente modulada por uma combinação de fatores ambientais e distúrbios naturais, com destaque para o déficit hídrico, a topografia e a frequência de eventos extremos como ventos fortes e relâmpagos. A boa capacidade dos modelos de captar padrões regionais de altura e biomassa demonstra a robustez da abordagem adotada e demonstra a relevância desses preditores na definição da estrutura vertical da floresta e sua capacidade para estocar carbono. Em um cenário de intensificação do desmatamento e da degradação florestal na Amazônia, compreender os fatores que sustentam ou limitam a integridade estrutural das florestas é essencial para prever sua resiliência e orientar ações de mitigação frente às mudanças climáticas. Assim, este trabalho oferece subsídios valiosos para iniciativas de monitoramento, modelagem e conservação.

Compreender como os fatores ambientais interferem nos padrões estruturais de altura e biomassa na região Pan-Amazônica é uma tarefa difícil devido à significante heterogeneidade nos fatores ambientais e distúrbios naturais de elementos subjacentes e à diversidade da paisagem em diferentes escalas. Os resultados desta pesquisa mostraram uma variedade de relações entre fatores ambientais ligados à altura e biomassa das florestas e que desses fatores, a intensidade da estação seca é um dos principais preditores. Também podemos afirmar que ventos fortes e raios são importantes preditores ecológicos e históricos para explicar a altura e biomassa das florestas em escala regional, porém com importância menor que o MCWD.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abatzoglou, J. T., Dobrowski, S. Z., Parks, S. A., Hegewisch, K. C. (2018). TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Scientific Data*, 5(1), 1–12. https://doi.org/10.1038/sdata.2017.191

Aragão, L. E. O. C., Malhi, Y., Roman-Cuesta, R. M., Saatchi, S., Anderson, L. O., Shimabukuro, Y. E. (2007). Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Geophys. Res. Lett*, 34, 7701. https://doi.org/10.1029/2006GL028946

Batjes, N. H., & Oostrum, A. J. M. (2023). *World Soil Information Service (WoSIS)− Procedures for standardizing soil analytical method descriptions*. ISRIC-World Soil Information. https://doi.org/10.17027/isric-1dq0-1m83

Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., Wood, E. F. (2018). Present and future köppen-geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data*, 5, 180021. https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214

Bennett, A. C., Mcdowell, N. G., Allen, C. D., Anderson-Teixeira, K. J. (2015). Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nature Plants*, 1, 15139. https://doi.org/10.1038/nplants.2015.139

Berenguer, E., Ferreira, J., Gardner, T. A., Aragão, L. E. O. C., De Camargo, P. B., Cerri, C. E., Durigan, M., De Oliveira, R. C., Vieira, I. C. G., Barlow, J. (2014). A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology*, *20*(12), 3713–3726. https://doi.org/10.1111/gcb.12627

Brando P. (2018). Tree height matters. *Nature Geoscience*, 11, 384-391. https://doi.org/10.1038/s41561-018-0147-z

Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, 45(1), 5-32. https://doi.org/10.1023/A:1010933404324

Breiman, L., Cutler, A., Liaw, A., Wiener, M. (2024). *randomForest: Breiman and Cutler's Random Forests for Classification and Regression* (pp. 1–29). CRAN. https://www.stat.berkeley.edu/~breiman/RandomForests/

Burns, P., Hakkenberg, C.R., Goetz, S.J. (2024). Multi-resolution gridded maps of vegetation structure from GEDI. *Scientific data,* 11, 881. https://doi.org/10.1038/s41597-024-03668-4

Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P. W., Trisos, C., Romero, J., Aldunce, P., Barrett, K., Blanco, G., Cheung, W. W. L., Connors, S., Denton, F., Diongue-

Carvalho, S., Oliveira, A., Pedersen, J. S., Manhice, H., Lisboa, F., Norguet, J., de Wit, F., Santos, F. D. (2020). A changing Amazon rainforest: Historical trends and future projections under post-Paris climate scenarios. *Global and Planetary Change*, 195, 103328. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103328

Cecil, D. J., Buechler, D. E., Blakeslee, R. J. (2014). Gridded lightning climatology from TRMM-LIS and OTD: Dataset description. *Atmospheric Research*, 135–136, 404–414. https://doi.org/10.1016/J.ATMOSRES.2012.06.028

Chen, S., Stark, S.C., Nobre, A.D., Cuartas, L. A., Amore, D. de J., Retrepo-Coupe, N., Smith, M. N., Chitra-Tarak, R., Ko, H., Nelson, B. W., Saleska, S. R. (2024). Amazon forest biogeography predicts resilience and vulnerability to drought. *Nature*, 631, 111–117. https://doi.org/10.1038/s41586-024-07568-w

Cutler, D. R., Edwards Jr, T. C., Beard, K. H., Cutler, A., Hess, K. T., Gibson, J., Lawler, J. J. (2007). Random forests for classification in ecology. *Ecology*, 88(11), 2783–2792. https://doi.org/10.1890/07-0539.1

Darela-Filho, J. P., Rammig, A., Fleischer, K., Reichert, T., Lugli, L. F., Quesada, C. A., Hurtarte, L. C. C., de Paula, M. D., Lapola, D. M. (2024). Reference maps of soil phosphorus for the pan-Amazon region. *Earth System Science Data*, 16(1), 715–729. https://doi.org/10.5194/essd-16-715-2024

de Castilho, C. V., Magnusson, W. E., de Araújo, R. N. O., Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Lima, A. P., Higuchi, N. (2006). Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234(1–3), 85–96. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.024

de Lima, R. B., Görgens, E. B., Batista, A. P. B., da Silva, D. A. S., de Oliveira, C. P., Phillips, O. L. (2023). Giants of the Amazon: How does environmental variation drive the diversity patterns of large trees?. *Global Change Biology,* 29 (17), 4861-4879. https://doi.org/10.1111/gcb.16821

Dubayah, R., Hofton, M., Blair, J., Armston, J., Tang, H. (2021). *GEDI L2A Elevation and Height Metrics Data Global Footprint Level V002 [Data set]*. NASA EOSDIS Land Processes Distributed Active Archive Center. https://doi.org/10.5067/GEDI/GEDI02_A.002

Dubayah, R. O., Armston, J., Kellner, J. R., Duncanson, L., Healey, S. P., Patterson, P. L., Hancock, S., Tang, H., Bruening, J., Hofton, M. A., Blair, J. B., Luthcke, S. B. (2024). *GEDI L4A Footprint Level Aboveground Biomass Density, Version 2.1*. ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee, USA. https://doi.org/10.3334/ORNLDAAC/2056

Emanuel, K. (2005). Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature*, 436(7051), 686–688. https://doi.org/10.1038/nature03906

718 Fagua, J. C., Jantz, P., Burns, P., Massey, R., Buitrago, J. Y., Saatchi, S., Hakkenberg, C.,
719 Goetz, S. J. (2021). Mapping tree diversity in the tropical forest region of Chocó-Colombia.
720 *Environmental Research Letters*, 16(5), 054024. https://doi.org/10.1088/1748-9326/abf58a

721 Fearnside, P. M. (1985). Brazil's Amazon forest and the global carbon problem. *Interciencia*,
722 10(4), 179–186.

723 Feng, Y., Negrón-Juárez, R. I., Romps, D. M., Chambers, J. Q. (2023). Amazon windthrow
724 disturbances are likely to increase with storm frequency under global warming. *Nature*
725 *Communications*, 14(101), 1–8. https://doi.org/10.1038/s41467-022-35570-1

726 Flores, B. M., Montoya, E., Sakschewski, B., ... & Hirota, M. (2024). Critical transitions in
727 the Amazon forest system. *Nature,* 626(7999), 555–564. https://doi.org/10.1038/s41586-023-
728 06970-0

729 Funk, C., Peterson, P., Landsfeld, M., Pedreros, D., Verdin, J., Shukla, S., Husak, G.,
730 Rowland, J., Harrison, L., Hoell, A., Michaelsen, J. (2015). The climate hazards infrared
731 precipitation with stations—a new environmental record for monitoring extremes. *Scientific*
732 *Data*, *2*(1), 150066. https://doi.org/10.1038/sdata.2015.66

733 Gatti, R. C., Reich, P. B., Gamarra, J. G. P., … Liang, J. (2022). The number of tree species
734 on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(6), e2115329119.
735 https://doi.org/10.1073/pnas.2115329119

736 Giardina, F., Konings, A. G., Kennedy, D., Alemohammad, S. H., Oliveira, R. S., Uriarte, M.,
737 Gentine, P. (2018). Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability.
738 *Nature Geoscience*, 11(6), 405–409. https://doi.org/10.1038/s41561-018-0133-5

739 Giglio, L., Justice, C., Boschetti, L., Roy, D. (2015). MCD64A1 MODIS/Terra+Aqua Burned
740 Area Monthly L3 Global 500m SIN Grid V006 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes
741 Distributed Active Archive Center. Accessed 2025-04-03 from
742 https://doi.org/10.5067/MODIS/MCD64A1.006

743 Gora, E. M., Burchfield, J. C., Muller-Landau, H. C., Bitzer, P. M., Yanoviak, S. P. (2020a).
744 Pantropical geography of lightning-caused disturbance and its implications for tropical
745 forests. *Global Change Biology*, 26(9), 5017–5026. https://doi.org/10.1111/gcb.15227

Gora, E. M., & Esquivel-Muelbert, A. (2021). Implications of sizedependent tree mortality for tropical forest carbon dynamics. *Nature Plants*, 7(4), 384–391. https://doi.org/10.1038/s41477-021-00879-0

Gora, E. M., Muller-Landau, H. C., Burchfield, J. C., Bitzer, P. M., Hubbell, S. P., Yanoviak, S. P. (2020b). A mechanistic and empirically supported lightning risk model for forest trees. *Journal of Ecology*, 108(5), 1956–1966. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13404

Gorelick, N., Hancher, M., Dixon, M., Ilyushchenko, S., Thau, D., Moore, R. (2017). Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote Sensing of Environment*, 202, 18–27. https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.06.031

Gorgens, E. B., Nunes, M. H., Jackson, T., Coomes, D., Keller, M., Reis, C. R., Valbuena, R., Rosette, J., de Almeida, D. R. A., Gimenez, B., Cantinho, R., Motta, A. Z., Assis, M., de Souza Pereira, F. R., Spanner, G., Higuchi, N., Ometto, J. P. (2021). Resource availability and disturbance shape maximum tree height across the Amazon. *Global Change Biology*, 27(1), 177–189. https://doi.org/10.1111/gcb.15423

Green, J., Gentine, P., Berry, J., Zhang, Y., Ciais, P. (2020). Amazon rainforest photosynthesis increases in response to atmospheric dryness. *Science Advances*, 6(47), eabb7232. https://doi.org/10.1126/sciadv.abb7232

Hansen, M. C., Potapov, P. V, Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V, Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini L, Justice, C. O., Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342(6160), 846–850. https://doi.org/0.1126/science.1244693

Hastie, T., Tibshirani, R., Friedman, J. (2009). The elements of statistical learning: Data mining, inference, and prediction. 2 nd ed., Springer, New York.

Hersbach, H., Bell, B., Berrisford, P., Biavati, G., Horányi, A., Muñoz Sabater, J., Nicolas, J., Peubey, C., Radu, R., Rozum, I., Schepers, D., Simmons, A., Soci, C., Dee, D., Thépaut, J.-N. (2023). *ERA5 hourly data on single levels from 1940 to present*. Copernicus Climate Change Service (C3S) Climate Data Store (CDS). https://doi.org/10.24381/cds.bd0915c6

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978. https://doi.org/10.1002/joc.1276

IPCC. (2023). Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, pp. 35-115. 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647

Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 22(1), 569–574. https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006

Kuhn, M. (2008). Building Predictive Models in *R* Using the **caret** Package. *Journal of Statistical Software*, 28(5), 1–26. https://doi.org/10.18637/jss.v028.i05

Liaw, A., & Wiener, M. (2002). Classification and regression by randomForest. *R News*, 2(3), 18–22. ISSN 1609-3631

Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W., Nobre, C. A. (2008). Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. *Science*, 319(5860), 169–172. https://doi.org/10.1126/science.1146961

Marengo, J. A., Jimenez, J. C., Espinoza, J. C., Cunha, A. P., Aragão, L. E. O. (2022). Increased climate pressure on the agricultural frontier in the Eastern Amazonia–Cerrado transition zone. *Scientific Reports*, 12, 457. https://doi.org/10.1038/s41598-021-04241-4

Marra, D.M., Chambers, J.Q., Higuchi, N., Trumbore, S.E., Ribeiro, G.H.P.M., Dos Santos, J., Negrón-Juárez, R.I., Reu, B., Wirth, C. (2014). Large-scale wind disturbances promote tree diversity in a Central Amazon forest. *PLoS ONE*, 9(8): e103711. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103711

Marra, D. M., Trumbore, S. E., Higuchi, N., Ribeiro, G. H. P. M., Negrón-Juárez, R. I., Holzwarth, F., Rifai, S. W., dos Santos, J., Lima, A. J. N., Kinupp, V. F., Chambers, J. Q., Wirth, C. (2018). Windthrows control biomass patterns and functional composition of Amazon forests. *Global Change Biology*, 24(12), 5867–5881. https://doi.org/10.1111/gcb.14457

Meakem, V., Tepley, A. J., Gonzalez-Akre, E. B., Herrmann, V., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Hubbell, S. P., Condit, R., Anderson-Teixeira, K. J. (2018). Role of tree size in moist tropical forest carbon cycling and water deficit responses. *New Phytologist*, 219(3), 947–958. https://doi.org/10.1111/nph.14633

Morrone, J.J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M., Mercado-Gómez, J.D. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 94(1): e20211167. https://doi.org/10.1590/0001-3765202220211167

Muñoz Sabater, J. (2023). *ERA5-Land monthly averaged data from 1981 to present*. Copernicus Climate Change Service (C3S) Climate Data Store (CDS). https://doi.org/https://doi.org/10.24381/cds.68d2bb30

NASA, J. (2020). *NASADEM Merged DEM Global 1 arc second V001 [Data set]*. NASA EOSDIS Land Processes DAAC. https://doi.org/10.5067/MEaSUREs/NASADEM/NASADEM_HGT.001

Negrón-Juarez, R., Magnabosco-Marra, D., Feng, Y., Urquiza-Muñoz, J.D., Riley, W.J., Chambers, J.Q. (2023). Windthrow characteristics and their regional association with rainfall, soil, and surface elevation in the Amazon. *Environmental Research Letters*, 18, 014030. https://doi.org/10.1088/1748-9326/acaf10

Negrón-Juárez, R.I., Holm, J.A., Marra, D.M., Rifai, S.W., Riley, W.J., Chambers, J.Q., Koven, C.D., Knox, R.G., McGroddy, M.E., Di Vittorio, A. V., Urquiza-Muñoz, J., Tello-Espinoza, R., Muñoz, W.A., Ribeiro, G.H.P.M., Higuchi, N. (2018). Vulnerability of Amazon forests to storm-driven tree mortality. *Environmental Research Letters*, 13, 054021. https://doi.org/10.1088/1748-9326/aabe9f

Nobre, A D. (2014). The future climate of Amazonia, scientific assessment report. Sponsored by CCST-INPE, INPA and ARA, São José dos Campos Brazil

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., Kassen, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 1–6. https://doi.org/10.1641/0006-3568

Ometto, J. P., Gorgens, E. B., de Souza Pereira, F. R., Sato, L., de Assis, M. L. R., Cantinho, R., Longo, M., Jacon, A. D., & Keller, M. (2023). A biomass map of the Brazilian Amazon from multisource remote sensing. *Scientific Data*, 10(1), 668. https://doi.org/10.1038/s41597-023-02575-4

Pillay, R., Watson, J.E., Hansen, A.J., Jantz, P.A., Aragon-Osejo, J., Armenteras, D., Atkinson, S.C., Burns, P., Ervin, J., Goetz, S.J. and González-del-Pliego, P., 2022. Humid tropical vertebrates are at lower risk of extinction and population decline in forests with higher structural integrity. *Nature Ecology & Evolution*, 6(12), 1840-1849. https://doi.org/10.1038/s41559-022-01915-8

Pinto Neto, O., Pinto, I. R. C. A., Pinto Junior, O., Williams, E. R. (2023). Evidence of a link between Amazon fires and lightning. *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*, 249, 106095. https://doi.org/10.1016/j.jastp.2023.106095

Pinto, O. (2013). Lightning and climate: a review. *International Symposium on Lightning Protection*, 978-1-4799-1344-2. https://doi.org/10.1109/SIPDA.2013.6729250

Prasad, A. M., Iverson, L. R., Liaw, A. (2006). Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems*, 9(2), 181-199. https://doi.org/10.1007/s10021-005-0054-1

Price, C. (2009). Thunderstorms, Lightning and Climate Change. In *Lightning: Principles, Instruments and Applications: Review of Modern Lightning Research* (pp. 1–641). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9079-0

Quesada, C. A., Phillips, O. L., Schwarz, M., Lloyd, J. (2012). Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9(6), 2203–2246. https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012

R Core Team (2025). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/"

Rifai, S. W., Urquiza Muñoz, J. D., Negrón-Juárez, R. I., Ramírez Arévalo, F. R., Tello-Espinoza, R., Vanderwel, M. C., Lichstein, J. W., Chambers, J. Q., Bohlman, S. A. (2016). Landscape-scale consequences of differential tree mortality from catastrophic wind disturbance in the Amazon. *Ecological Applications*, 26(7), 2225–2237. https://doi.org/10.1002/eap.1368

Sanjeewani, H. K. N., Samarasinghe, D. P., Janendra, W. A., De Costa, M. (2024). Influence of elevation and the associated variation of climate and vegetation on selected soil properties of tropical rainforests across a wide elevational gradient. *Catena*, 237, 107823. https://doi.org/10.1016/j.catena.2024.107823

865 Silvério, D. V., Brando, P. M., Bustamante, M. M. C., Putz, F. E., Marra, D. M., Levick, S.
866 R., Trumbore, S. E. (2019). Fire, fragmentation, and windstorms: A recipe for tropical forest
867 degradation. *Journal of Ecology*, 107(2), 656–667. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13076

868 Slik, J. W. F., Paoli, G., Mcguire, K., … Zweifel, N. (2013). Large trees drive forest
869 aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology*
870 *and Biogeography*, 22(12), 1261–1271. https://doi.org/10.1111/geb.12092

871 Slik, J. W. F., Raes, N., Aiba, S.-I., Brearley, F. Q., Cannon, C. H., Meijaard, E., Nagamasu,
872 H., Nilus, R., Paoli, G., Poulsen, A. D., Sheil, D., Suzuki, E., Van Valkenburg, J. L. C. H.,
873 Webb, C. O., Wilkie, P., Wulffraat, S. (2009). Environmental correlates for tropical tree
874 diversity and distribution patterns in Borneo. Diversity and Distributions, 15(3), 523–532.
875 https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00557.x

876 ter Steege, H., Prado, P., Lima, R., …, Pickavance, G. (2020). Biased-corrected richness
877 estimates for the Amazonian tree flora. *Scientific Reports*, 10,1–13.
878 https://doi.org/10.1038/s41598-020-66686-3

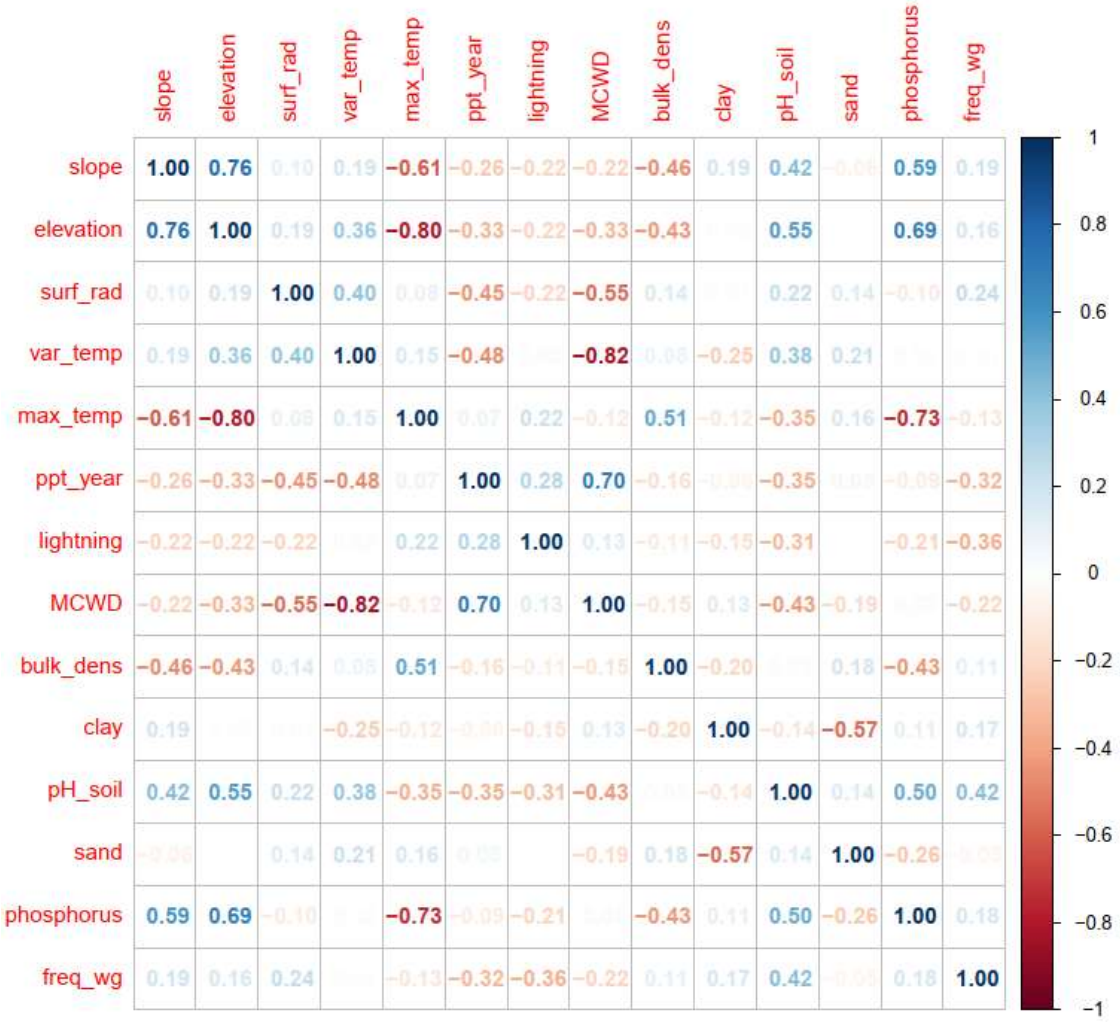
879 Trenberth, K. E., & Shea, D. J. (2005). Relationships between precipitation and surface
880 temperature. *Geophysical Research Letters*, 32(14). https://doi.org/10.1029/2005GL022760

881 Venter, M., Dwyer, J., Dieleman, W., Ramachandra, A., Gillieson, D., Laurance, S.,
882 Cernusak, L. A., Beehler, B., Jensen, R., Bird, M. I. (2017). Optimal climate for large trees at
883 high elevations drives patterns of biomass in remote forests of Papua New Guinea. *Global*
884 *Change Biology,* 23(11), 4873–4883. https://doi.org/10.1111/ gcb.13741

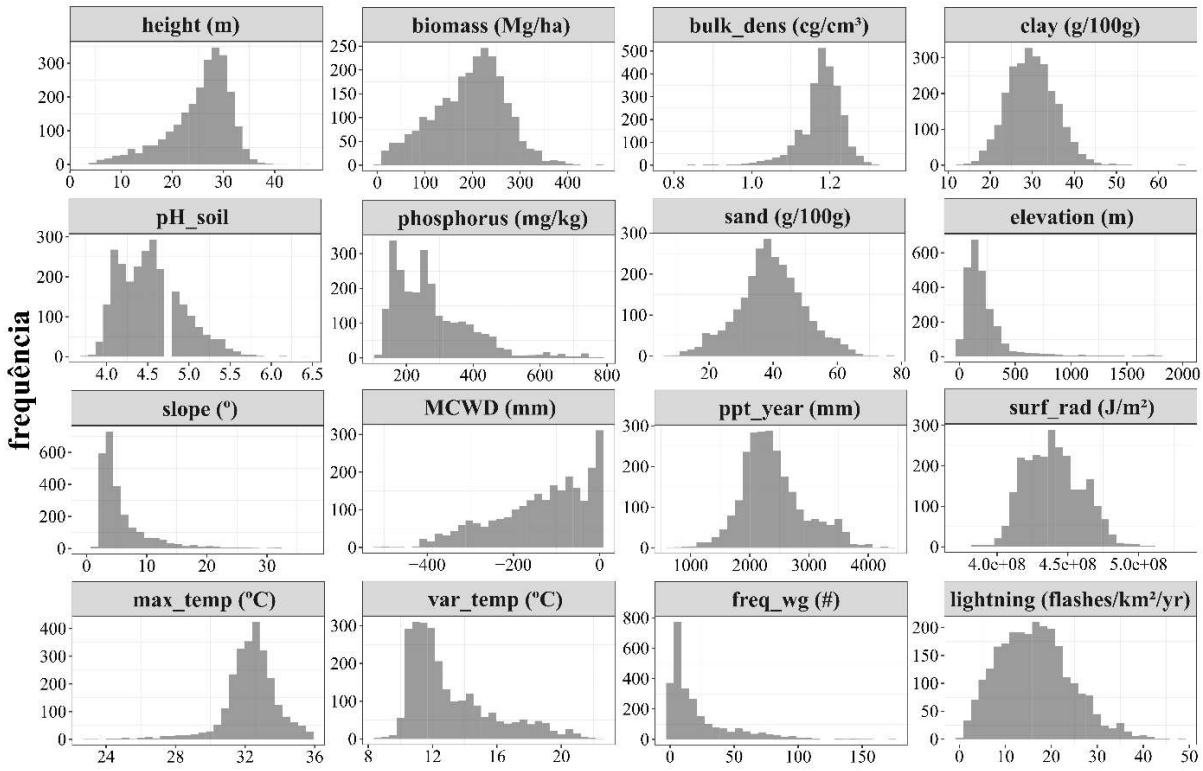
885 Walsh, K. J. E., Camargo, S. J., Knutson, T. R., Kossin, J., Lee, T.-C., Patricola, C. (2019).
886 Tropical cyclones and climate change. *Tropical Cyclone Research and Review*, 8(4), 240–
887 250. https://doi.org/10.6057/2019TCRR04.04

888 Yanoviak, S. P., Gora, E. M., Bitzer, P. M., Burchfield, J. C., Muller-Landau, H. C., Detto,
889 M., Paton, S., & Hubbell, S. P. (2020). Lightning is a major cause of large tree mortality in a
890 lowland neotropical forest. *New Phytologist*, 225(5), 1936–1944.
891 https://doi.org/10.1111/nph.16260

APÊNDICES

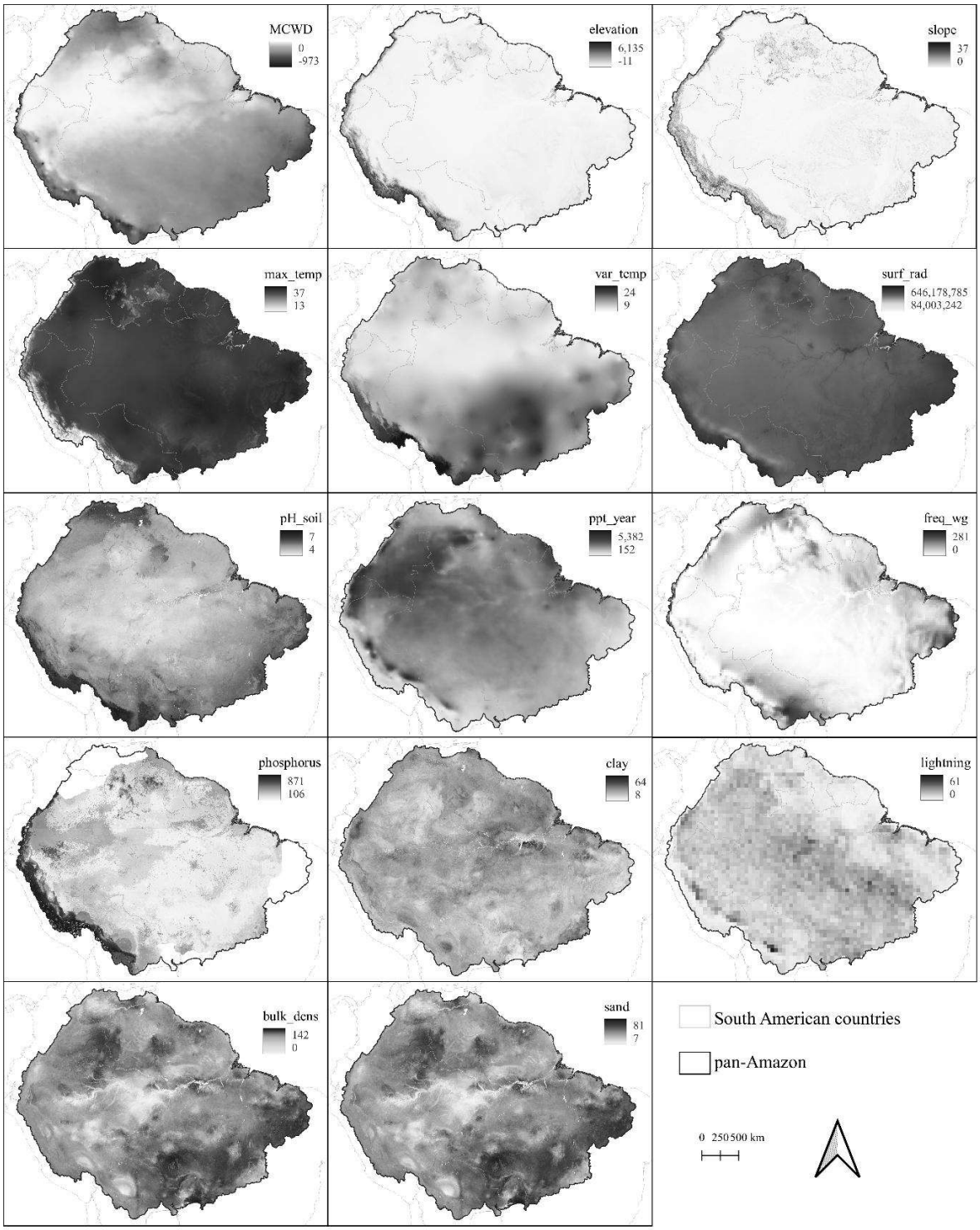


Apêndice 1. Matriz de correlação entre variáveis ambientais na Pan-Amazônia.



895

896 **Apêndice 2.** Histogramas com distribuição dos dados nas unidades amostrais de todas as
897 variáveis incluídas nas análises, onde height = altura máxima da vegetação (m), biomass =
898 biomassa acima do solo (Mg/ha), bulk_dens = densidade aparente do solo (cg/cm³), clay =
899 quantidade de argila no solo (g/100g), pH_soil = potencial hidrogeniônico do solo, phosphorus
900 = fósforo total no solo (mg/kg), sand = quantidade de areia no solo (g/100g), elevation =
901 elevação acima do nível do mar (m), slope = declividade do terreno (º), MCWD = déficit hídrico
902 máximo acumulado (mm), ppt_year = precipitação anual (mm), surf_rad = radiação solar da
903 superfície (J/m^2), max_temp = temperatura máxima (ºC), var_temp = variação de temperatura
904 (ºC),.freq_wg = frequência histórica de rajada de ventos extremos (#), lightning = taxa média
905 de relâmpagos ao ano (Flashes/km^2/yr).



906

907 **Apêndice 3.** Distribuição espacial dos dados climáticos, edáficos e topográficos incluídos como
908 preditores da altura e biomassa acima do solo da floresta na Pan-Amazônia.

909

CAPÍTULO 2. Grandes árvores da Amazônia: determinantes ambientais e climáticos da estrutura vertical e da biomassa acima do solo

RESUMO

As grandes árvores da Amazônia funcionam como reguladores dos recursos disponíveis na floresta, como nutrientes, luz e água, além de estocar a maior parte do carbono. Existe grande variabilidade natural na densidade de indivíduos, altura, e diâmetro das grandes árvores nas florestas, o que se deve as variações locais e regionais de características ambientais e climáticas. Apesar disso, ainda sabemos pouco sobre os atributos ambientais que modulam o padrão de distribuição das grandes árvores nas florestas da Amazônia. Nosso objetivo foi entender como fatores climáticos, topográficos e edáficos modulam a densidade de indivíduos, a altura e a biomassa acima do solo das grandes árvores amazônicas (DAP>50 cm). Utilizamos dados de inventário florestal de 39 sítios com Plano de Manejo Florestal Sustentável distribuídos nos estados do Pará e Mato Grosso, e que juntos que totalizaram 1311 ha de área amostrada. Utilizamos um modelo linear (LM) para avaliar a importância de 12 diferentes preditores ambientais para explicar variações na densidade, altura e estoques de biomassa. A altura média do fuste foi de 15 ± 2 m, a densidade média de indivíduos foi 10 ± 5 ind/ha, e a média de biomassa acima do solo foi 141 ± Mg/ha. O modelo linear mais adequado explicou 51% da variação observada na densidade, 65% da altura média, e 62% da biomassa média das grandes árvores. A precipitação no trimestre mais seco do ano, a precipitação anual, a frequência de raios e a frequência ventos extremos foram os principais preditores para a altura média, a altura máxima, a densidade de indivíduos e a biomassa média e máxima, respectivamente. Estes resultados contribuem para o melhor entendimento dos determinantes ambientais da densidade de grandes árvores na Amazônia e sobre como os estoques de carbono serão afetados pelas mudanças climáticas em curso.

Palavras-chave: preditores climáticos; variáveis edáficas; topografia; árvores gigantes

ABSTRACT

The large trees of the Amazon function as regulators of the resources available in the forest, such as nutrients, light and water, as well as storing most of the carbon. There is great natural variability in the density, height and diameter of large trees in forests, which is due to local and regional variations in environmental and climatic characteristics. Despite this, we still know little about which environmental attributes modulate the distribution pattern of large trees

in Amazonian forests. Our aim was to understand how climatic, topographic and edaphic factors modulate the density of individuals, height and above-ground biomass of large Amazonian trees (DBH>50 cm). We used forest inventory data from 39 sites with a Sustainable Forest Management Plan distributed in the states of Pará and Mato Grosso, which together totaled 1311 ha of sampled area. We used a linear model (LM) to assess the importance of 12 different environmental predictors in explaining variations in density, height and biomass stocks. The average stem height was 15 ± 2 m, the average density of individuals was 10 ± 5 ind/ha, and the average above-ground biomass was 141 ± Mg/ha. The best-fitting linear model explained 51% of the observed variation in density, 65% of the average height, and 62% of the average biomass of the large trees. Precipitation in the driest quarter of the year, annual precipitation, lightning frequency and extreme wind frequency were the main predictors for average height, maximum height, density of individuals and average and maximum biomass, respectively. These results contribute to a better understanding of the environmental determinants of large tree density in the Amazon and how carbon stocks will be affected by ongoing climate change.

Keywords: climate predictors; soil variables; topography; giant trees

INTRODUÇÃO

A floresta amazônica é um bioma de enorme importância global, pois é essencial para a manutenção da biodiversidade, o funcionamento dos ciclos biogeoquímicos, a mitigação dos efeitos das mudanças climáticas e o fornecimento de diversos serviços ecossistêmicos (Fearnside, 1985; Malhi et al., 2008; Berenguer et al., 2014). Além disso, atua como um dos principais sumidouros de carbono do planeta, armazenando grandes quantidades de carbono na forma de biomassa (Gatti et al., 2021; Ometto et al., 2023). Nas últimas décadas, no entanto, a intensificação do desmatamento e das queimadas tem aumentado a preocupação internacional quanto à estabilidade desse ecossistema (INPE, 2022). Soma-se a isso o risco de que, diante do agravamento das mudanças climáticas, a floresta amazônica deixe de funcionar como sumidouro para se tornar uma fonte líquida de carbono, exacerbando o aquecimento global (Brienen et al., 2015; Gatti et al., 2021). Há inclusive estudos que afirmam que a Amazônia pode estar se aproximando do ponto de não retorno (Armstrong McKay et al., 2022; Flores et al., 2024; Nobre et al., 2016; Xu et al., 2022) e se isto ocorrer todos os serviços prestados pelas florestas podem ser perdidos definitivamente, mesmo que os fatores e distúrbios determinantes das mudanças sejam controlados.

Um componente chave para a manutenção da estrutura e do funcionamento da floresta Amazônica é formado pelas grandes árvores, que podem levar séculos para crescer até atingir o dossel. Estas árvores atuam na regulação das condições e dos recursos disponíveis, como nutrientes, luz e água, limitando o desenvolvimento de indivíduos de menor porte (Ali et al., 2020; Poorter et al., 2021). Além disso, são fundamentais para a determinação da diversidade, da estrutura florestal e do estoque de biomassa, contribuindo de forma significativa para o armazenamento de carbono em escala global (Ali et al., 2020; Gatti et al., 2021; de Lima et al., 2022). As grandes árvores, ou seja, aquelas com diâmetro à altura do peito (DAP) maior ou igual a 50 cm, por exemplo, representam mais de 50% da biomassa acima do solo nas florestas tropicais (Meakem et al., 2018). Assim, a conservação das grandes árvores é crucial para a manutenção da integridade ecológica e dos serviços ecossistêmicos da floresta.

Entretanto, as grandes árvores amazônicas vêm enfrentando diversas ameaças no contexto das mudanças climáticas e da intensificação das atividades humanas. Por exemplo, o aumento da frequência e intensidade de secas, o corte seletivo de árvores, fragmentação florestal, efeitos de borda, e incêndios florestais são fatores que têm impactado diretamente a sobrevivência e, consequentemente, a capacidade que as grandes árvores têm de atuarem no sequestro de carbono (Silvério et al., 2019; Ali et al., 2020; Matricardi et al., 2020). A perda ou a redução da densidade dessas árvores nas florestas amazônicas pode comprometer de maneira irreversível a estrutura e a resiliência desse ecossistema (Brienen et al., 2015; Hubau et al., 2020; Gatti et al., 2021).

Distúrbios naturais, como ventos fortes e incidência de raios, também exercem influência significativa sobre a dinâmica das grandes árvores na Amazônia. Esses eventos tendem a afetar principalmente os indivíduos de maior porte, causando danos físicos diretos, como a quebra de galhos e troncos, ou mesmo a mortalidade completa do indivíduo (Gora et al., 2020; Negrón-Juárez et al., 2018; Silvério et al., 2019). A longo prazo, esses fatores podem atuar como distúrbios naturais, alterando a dinâmica florestal, gerando mudanças na composição de espécies e na estrutura de florestas tropicais (Sinton et al., 2000; Yanoviak et al., 2020), sendo a frequência e intensidade destes eventos fatores chave para se entender seus impactos em modular esses ecossistemas e antecipar cenários futuros de mudanças climáticas e aumento na frequência de eventos extremos. Por esse motivo, o interesse científico sobre os fatores naturais e antrópicos que determinam a presença e a densidade de grandes árvores tem crescido nas últimas décadas (ver Ali & Wang 2021).

Nosso objetivo é entender como fatores climáticos, edáficos, topográficos e os distúrbios naturais modulam a estrutura das grandes árvores amazônicas. Nós testamos as

seguintes hipóteses: i. A altura, a densidade de indivíduos e a biomassa das grandes árvores são menores em áreas com maior incidência de ventos fortes e raios, baseada na premissa de que tais fatores causam danos e mortalidade principalmente nas árvores de grande porte (Rifai et al., 2016; Gora et al., 2020; Sinton et al., 2020; Yanoviak et al., 2020); ii. A altura, a densidade de indivíduos e a biomassa das grandes árvores são menores em ambientes caracterizados por menor precipitação anual, maior sazonalidade climática, temperaturas mais elevadas e maior declividade do terreno, considerando a premissa de que esses fatores afetam negativamente o crescimento das árvores (Bennett et al., 2015; Slik et al., 2013), além de estarem associados à drenagem, disponibilidade de nutrientes e incidência de ventos extremos (Sinton et al., 2020; Sanjeewani et al., 2024).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos nosso estudo em duas regiões da Amazônia, a região Sul localizada no estado de Mato Grosso (MT) e região Norte localizada no estado do Pará (PA) no Brasil (Figura 1). Mais especificamente, conduzimos esse estudo em locais nos quais foram instalados Planos de Manejo Florestal Sustentável (PMFS), sendo 17 sítios amostrais no estado do Mato Grosso, totalizando 18563 hectares e 22 sítios amostrais no estado Pará, totalizando 22868 ha. O clima de ambas as regiõe é do tipo Am de acordo com a classificação climática de Köppen com média de precipitação anual próxima a 2.500 mm e temperatura média de 26ºC (Alvares et al., 2013).

Informações dos inventários florestais

Os 39 sítios amostrais foram licenciados nos PMFS da Secretaria de Estado de Meio Ambiente do estado de Mato Grosso (SEMA-MT) e da Secretária de Estado de Meio Ambiente e Sustentabilidade do estado do Pará (SEMAS-PA) e somam uma área amostral de 41431 ha. Em cada sítio foram amostradas todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 50 cm, com informação de diâmetro, altura do fuste e coordenada geográfica de cada indivíduo.

Dados utilizados

Para a coleta de dados climáticos, edáficos, topográficos e de distúrbios e calcular as métricas de resposta da floresta, criamos grades entre 15 e 50 ha em cada um dos 39 sítios amostrais e extraímos valores médios de 12 variáveis preditoras e cinco respostas (Tabela 1).

Obtivemos a elevação acima do nível do mar (elevation) usando imagem raster, com valores em metros e resolução espacial de 30 x 30 m, atualizada pelo Digital Elevation Model

(DEM) e produtos associados aos dados da *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM) (NASA, 2020). Calculamos o declive do terreno (slope), em graus, a partir dessas informações de elevação acima do nível do mar e usamos os quatro pixels vizinhos conectados de cada pixel.

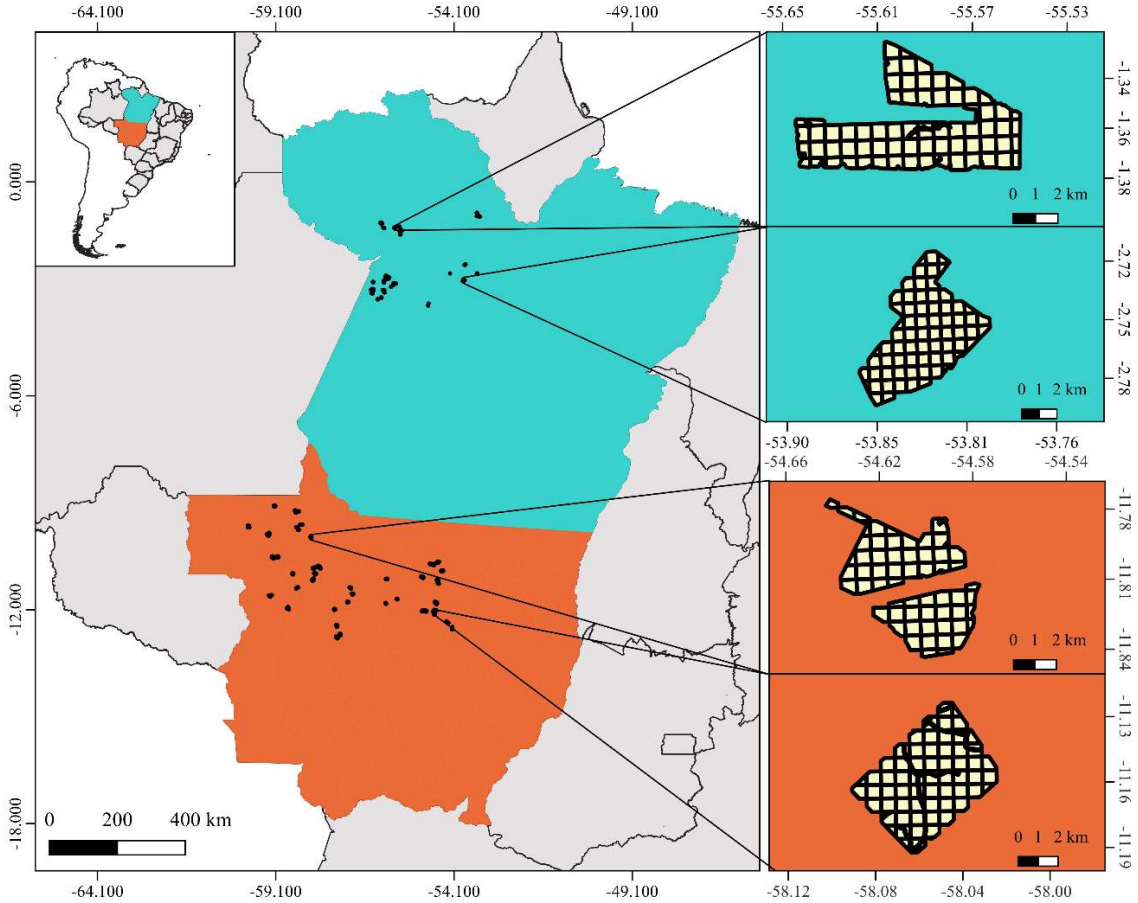


Figura 1. Localização dos sítios amostrais na região Sul (Estado de Mato Grosso) e Norte (Estado do Pará) da Amazônia brasileira.

Obtivemos a precipitação anual acumulada (ppt_year) da base de dados *Climate Hazards Group InfraRed Precipitation with Station data* (Version 2.0 Final) (CHIRPS) (Funk et al., 2015). Para isso, usamos imagens empilhadas para a série temporal de 1982 a 2020 e resolução espacial de 5.566 metros, extraímos os valores diários e calculamos a média histórica anual acumulada. Obtivemos a precipitação do trimestre mais seco (ppt_dry) e a temperatura máxima do ar (max_temp) da base de dados do WorldClim, com média história entre os anos 1960 e 1991 e com resolução espacial de 927,67 m (Hijmans et al., 2005).

Extraímos as informações da Radiação solar da superfície (surf_rad) da coleção de imagens com dados de reanalises agrupados por mês disponibilizada pelo ERA5-Land, com resolução espacial de 11132 metros (Muñoz Sabater, 2023) e calculamos a média histórica entre

os anos de 1982 e 2020. Essa é uma é uma métrica que quantifica a radiação térmica emitida pela atmosfera e pelas nuvens que atingem a superfície do planeta.

Obtivemos os dados da densidade aparente do solo (bulk_dens), argila (clay) e o potencial hidrogeniônico (pH_soil) da base de dados do Soil Grid - ISRIC World Soil Information (Batjes & Oostrum, 2023). Usamos os dados referentes à profundidade de 5 a 15 cm e com resolução espacial de 250 m. Extraímos os dados de fósforo total (phosphorus) do mapa de referência de fósforo no solo disponibilizado por Darela-Filho et al. (2024), cujos valores são obtidos pela somatória dos componentes disponível, orgânico, inorgânico e ocluído.

Coletamos os dados de incidência de raios a partir do produto LIS/OTD 0,5 *Degree High Resolution Full Climatology* (HRFC) V2.3.2015, no formato *raster* (Cecil et al., 2014). Obtivemos a frequência histórica (lightning) pelo sensor de detecção de relâmpagos *Optical Transient Detector* (OTD), alocado no satélite *Tropical Rainfall Measuring Mission* (TRMM), com resolução espacial de 0,5 graus e temporal de 1995 e 2000.

Obtivemos os dados de rajada de ventos pelo produto ERA5 a partir de reanalises do *European Centre for Medium-Range Weather Forecasts* (ECMWF), com resolução espacial de 0,25 graus (Hersbach et al., 2023). Baixamos a coleção de imagens com informações horárias de rajadas de vento a 10 metros acima da superfície terrestre no período entre 1982 e 2020, extraímos a máxima diária, calculamos o percentil 90 máximo para cada ano (com valores de rajada de vento maior a 6,8 m/s) e quantificamos a frequência de rajada de ventos extremos histórica acumulada (freq_wg).

Para calcular a biomassa acima do solo de cada árvore aplicamos uma equação adaptada de Higuchi et al. (1998) (Equação 1).

Equação 1: $ABG = \exp(-1{,}497 + 2{,}548 * \ln(DAP))/1000$

onde *ABG* = biomassa acima do solo em mega gramas por hectare; *exp* = função exponencial; *ln* = logaritmo natural; e *DAP* = diâmetro à altura do peito em centímetros.

Por fim, calculamos valores médios de cada variável preditora por sítio amostral, assim como densidade média de indivíduos e altura do fuste e biomassa acima do solo médias e máximas.

Análise de dados

Realizamos análise descritiva das variáveis respostas e comparamos entre as regiões Sul e Norte da Amazônia brasileira por meio do teste não paramétrico Wilcoxon (Morettin & Bussab, 2017).

Para avaliar a influência das variáveis ambientais preditoras sobre e a estrutura das grandes árvores nas regiões Norte e Sul da Amazônia, nós usamos cinco Modelos Lineares (LM) independentes usando a região como fator. Primeiro elaboramos um modelo global para cada uma das variáveis respostas (altura média e máxima do fuste, densidade de indivíduos e biomassa média e máxima acima do solo) em função de 12 preditores: argila, pH, fósforo e densidade aparente do solo, elevação acima do nível do mar, declive do terreno, precipitação acumulada ao ano, precipitação do trimestre mais seco, radiação solar e temperatura máxima da superfície e frequência de ventos extremos e incidência de raios e testamos a interação dos preditores com a região. Segundo, para avaliar a contribuição de cada variável em diversos arranjos de modelos fizemos uma seleção de modelos por meio da função *dredge* do pacote *MuMin* (Bartón, 2023) usando o Critério de Informação de Akaike (AIC) (Zuur et al., 2009). Terceiro, executamos o modelo final com preditores que apresentaram o melhor ajuste para cada variável resposta analisada.

Realizamos o processamento dos dados na plataforma *Google Earth Engine* (Gorelick et al., 2017) e todas as análises estatísticas no *software* R versão 4.4.3 (R Core Team, 2025), usando intervalo de confiança de 95%.

Tabela 1. Descrição dos principais produtos utilizados para as variáveis respostas da vegetação e preditores ambientais. *não se aplica.

Nome	Acrônimo	Resolução espacial	Resolução temporal	Fonte
Variáveis respostas				
Altura média do fuste (m)		15 – 50 ha	*	SEMA-MT SEMAS-PA
Altura máxima do fuste (m)		15 – 50 ha	*	SEMA-MT SEMAS-PA
Densidade de indivíduos (ind/ha)		15 – 50 ha	*	SEMA-MT SEMAS-PA
Biomassa média acima do solo (Mg/ha)		15 – 50 ha	*	SEMA-MT SEMAS-PA
Biomassa máxima acima do solo (Mg/ha)		15 – 50 ha	*	SEMA-MT SEMAS-PA
Variáveis preditoras				
Argila (g/100g)	clay	250 m	1905 - 2016	ISRIC

Elevação acima do nível do mar (m)	elevation	30 m	2000	NASADEM
Densidade aparente do solo (cg/cm3)	bulk_dens	250 m	1905 - 2016	ISRIC
Fósforo total no solo (mg/kg)	phosphorus	1 km		Darela-Filho et al. 2024
Potencial hidrogeniônico do solo	pH_soil	11.132 m	1982 - 2020	ERA5
Precipitação do trimestre mais seco (mm)	ppt_dry	927,67 m	1960 - 1991	Worldclim
Precipitação acumulado ao ano (mm)	ppt_year	5.566 m	1982 - 2020	CHIRPS
Declive do terreno (º)	slope	30 m	2000	SRTM
Radiação solar da superfície (J/m^2)	surf_rad	11.132 m	1982 - 2020	ERA5
Temperatura máxima (ºC)	max_temp	927,67 m	1960 - 1991	Worldclim
Frequência de rajada de ventos extremos (#)	freq_wg	0,25º x 0,25º	1982 - 2020	ERA5
Frequência histórica de relâmpagos (#)	lightning	0,5º x 0,5º	1995 - 2000	NASA LIS/OTD

RESULTADOS

Ao todo, nós trabalhamos com 414505 grandes árvores. A altura média do fuste foi 14,74 ± 1,73 m, a densidade média indivíduos foi de 10 ± 6 ind/hectare e a biomassa média acima do solo foi de 131,79 ± 80,56 Mg/ha. De modo geral, as árvores dos sítios da região Sul, foram 1,3% mais baixas, 33% com menores densidades e estocaram 37,4% menos biomassa do que as árvores da região Norte, no estado do Pará. (Tabela 2; Apêndice 1 e 2). As variáveis preditoras também apresentaram padrões diferentes de distribuição entre as regiões, como exemplo, menores valores de precipitação anual, menor frequência de ventos fortes e de raios na região Sul da Amazônia (Apêndice 3).

Os melhores modelos para explicar a variação na altura e nos estoques de biomassa das grandes árvores revelaram uma complexa interação entre fatores climáticos, edáficos e de distúrbios naturais (Figura 2). Em ambas as regiões, a altura do fuste diminuiu com o aumento do pH do solo. A biomassa acima do solo foi maior em áreas com maior teor de fósforo e maior frequência de ventos fortes, e menor em áreas com maior incidência de raios (Figura 2). No entanto, a influência da precipitação, da radiação solar e da densidade do solo sobre a altura e a densidade das árvores variou significativamente entre as regiões, evidenciando que as respostas ecológicas são fortemente contextuais.

Tabela 2. Resumo das variáveis respostas das grandes árvores no Sul (Mato Grosso) e Norte (Pará) da Amazônia brasileira.

Estado	altura do fuste (m)		biomassa (Mg/ha)		densidade (ind/ha)
	máxima	média ± sd	máxima	média ± sd	média ± sd
Mato Grosso	20,7	14,6 ± 1,9	109,5	100,1 ± 46,9	8 ± 3
Pará	22,0	14,8 ± 1,6	136,3	159,5 ± 92,8	12 ± 7

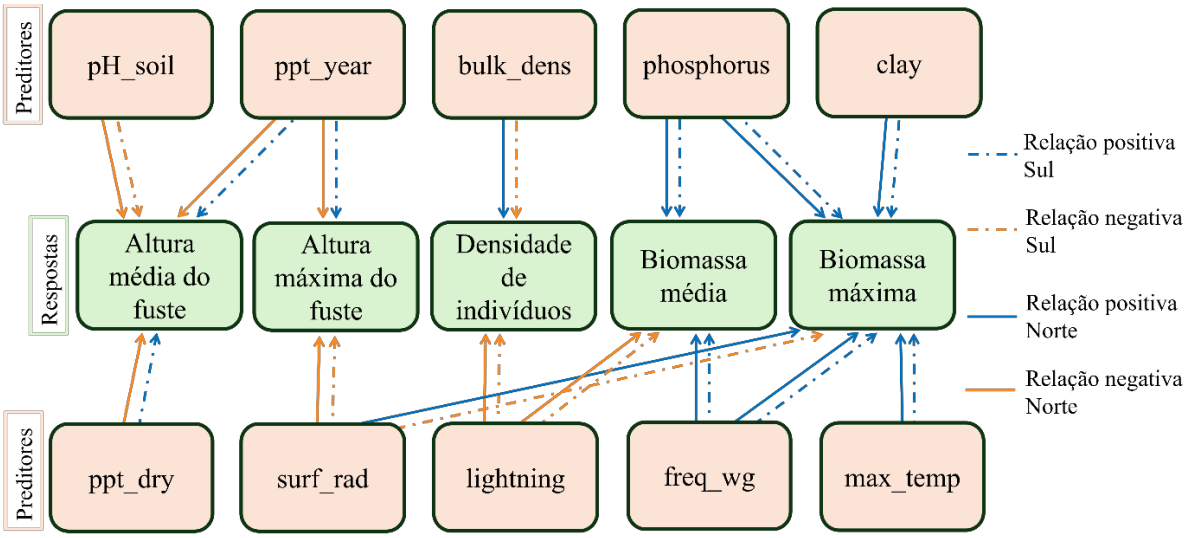


Figura 2. Resumo dos resultados dos modelos lineares de respostas da vegetação em função de variáveis climáticas, edáficas e topográficas nas regiões Norte e Sul da Amazônia brasileira. As setas representam relações significativas ($p < 0,05$).

O modelo com melhor ajuste para explicar a variação em altura média do fuste das grandes árvores selecionou variáveis climatológicas relacionadas à precipitação (ppt_year e ppt_dry) e edáfica (pH_soil) e adicionou a região e a interação entre região e precipitação anual (Apêndice 4). Esse conjunto de variáveis explicou 65% ($R^2 = 0,65$) da variação encontrada na altura do fuste (Tabela 3) e o preditor mais forte foi a precipitação no trimestre mais seco (Apêndice 5). Na região de Mato Grosso, a altura média das grandes árvores responde de forma negativa ao pH do solo e de forma positiva com precipitação anual e precipitação no trimestre mais seco, e na região do Pará esse atributo da vegetação também responde de forma negativa ao pH do solo, mas segue o padrão de relação negativa também com a precipitação anual e a precipitação no trimestre mais seco do ano (Figura 3; Tabela 3).

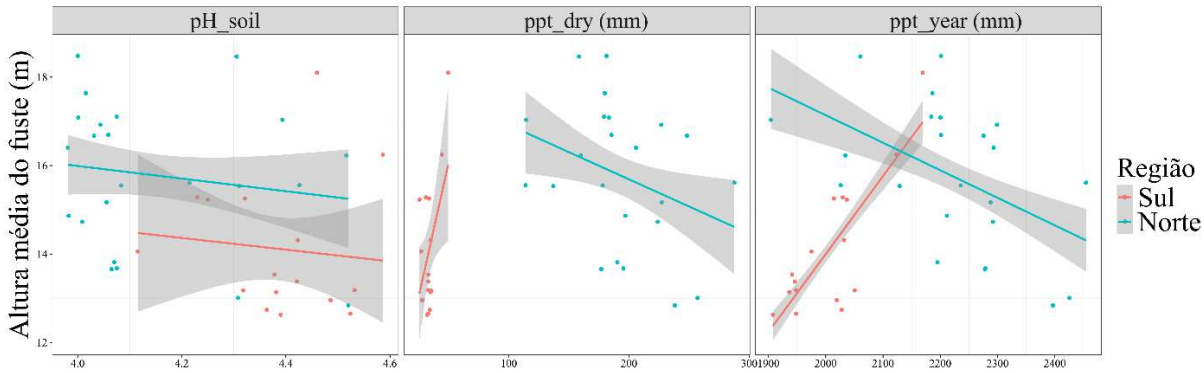


Figura 3. Resultados do modelo linear mais parcimonioso selecionado por critério de seleção de Akaike (AIC = 130,7) mostrando os efeitos das variáveis ambientais sobre a altura média do fuste de grandes árvores na Amazônia com explicação de 65% (R^2 = 0,65).

O modelo com melhor ajuste para explicar a variação em altura máxima do fuste das grandes árvores selecionou como melhor preditor a variável precipitação acumulada ao ano (ppt_year), seguido por radiação solar da superfície (surf_rad) (Apêndice 5) e adicionou o estado e a interação entre estado e precipitação acumulada ao ano (Apêndice 4) explicando 63% da variação observada. Na região de Mato Grosso a altura máxima do fuste tem relação negativa com a radiação solar da superfície e relação positiva com a precipitação anual e na região do Pará relaciona de forma negativa com precipitação ao ano e radiação solar da superfície (Figura 4; Tabela 3).

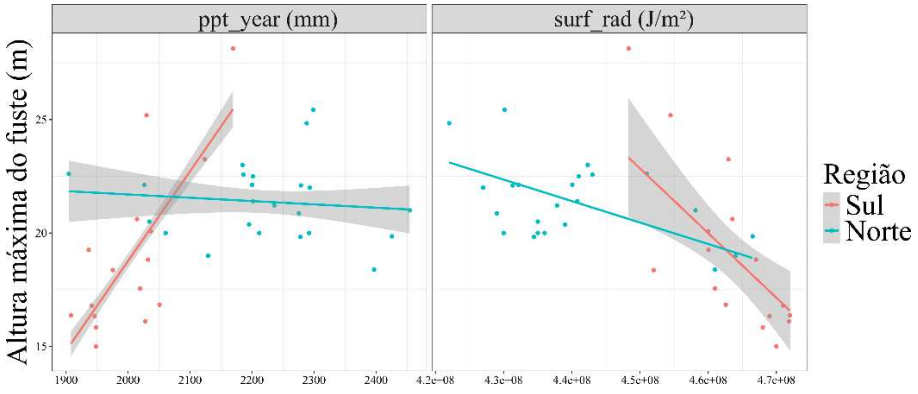


Figura 4. Resultados do modelo linear mais parcimonioso selecionado por critério de seleção de Akaike (AIC = 168,2) mostrando os efeitos das variáveis ambientais sobre a altura máxima do fuste de grandes árvores na Amazônia com explicação de 63% (R^2 = 0,63).

A densidade de indivíduos foi predita pelo LM que incluiu uma variável de distúrbio natural (lightning) como melhor preditor (Apêndice 5) e variáveis edáficas (bulk_dens e clay, mas a relação com clay não foi significativa) e adicionou o fator estado ao modelo (Apêndice

4), explicando 51% da variação encontrada. No Mato Grosso, a densidade de indivíduos está relacionada negativamente com incidência de raios e densidade aparente do solo e no Pará responde de forma negativa à incidência de raios e positiva com a densidade aparente do solo (Figura 5; Tabela 3).

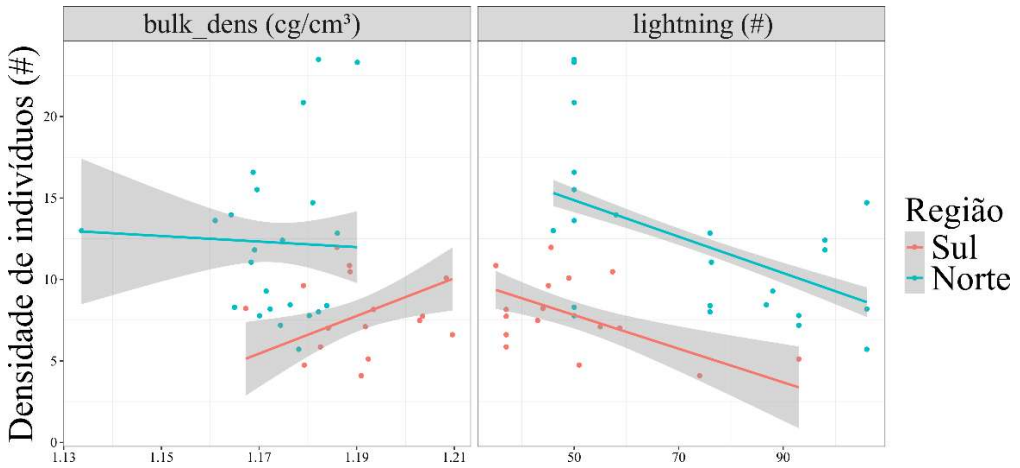


Figura 4. Resultados do modelo linear mais parcimonioso selecionado por critério de seleção de Akaike (AIC = 216,6) mostrando os efeitos significativos das variáveis ambientais sobre a densidade de indivíduos de grandes árvores na Amazônia com explicação de 51% (R^2 = 0,51).

O modelo linear mais adequado para biomassa média acima do solo das grandes árvores selecionou variáveis de distúrbio natural (freq_wg e lightning) e uma edáfica (phosphorus), também adicionou o fator estado (Apêndice 4) e explicou 62% da variação observada. A biomassa média acima do solo em ambas as regiões responde de forma similar aos preditores selecionada, com relação positiva com o teor de fósforo no solo e incidência de ventos fortes e relação negativa com incidência de raios (Figura 5; Tabela 2). A incidência de ventos fortes foi a melhor preditora de biomassa média, seguida por incidência de raios (Apêndice 5).

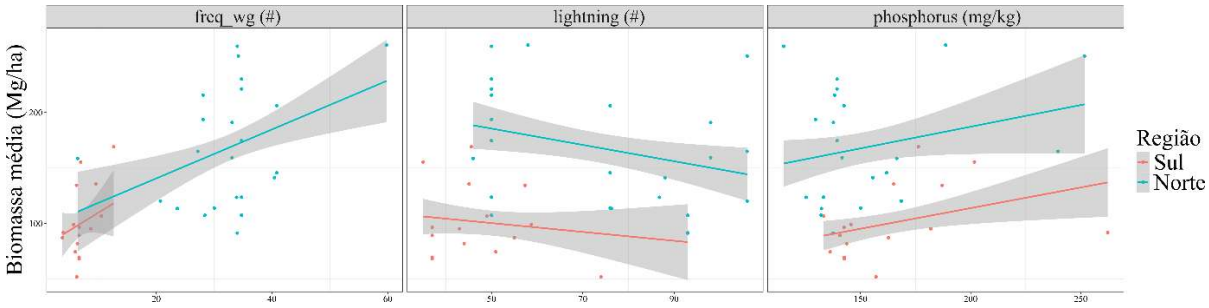


Figura 5. Resultados do modelo linear mais parcimonioso selecionado por critério de seleção

de Akaike (AIC = 401,1) mostrando os efeitos das variáveis ambientais sobre a biomassa média de grandes árvores na Amazônia com explicação de 62% (R^2 = 0,62).

O modelo linear mais adequado para explicar a biomassa máxima acima do solo das grandes árvores selecionou uma variável relacionada à distúrbios naturais (freq_wg), variáveis edáficas (clay e phosphorus) e variáveis climáticas (surf_rad e max_temp) (Apêndice 4) e explicou 68% da variação da biomassa máxima. Em Mato Grosso, a biomassa máxima está relacionada positivamente com teor de fósforo e argila no solo, incidência de vento forte e temperatura máxima e relacionada negativamente com a radiação solar da superfície, já no Pará está positivamente relacionada ao teor de fósforo e argila no solo, frequência de vento, temperatura máxima e radiação solar da superfície (Figura 6; Tabela 3). Frequência de ventos fortes foi o melhor preditor para explicar a variação na biomassa máxima, seguido por teor de fósforo no solo (Apêndice 5).

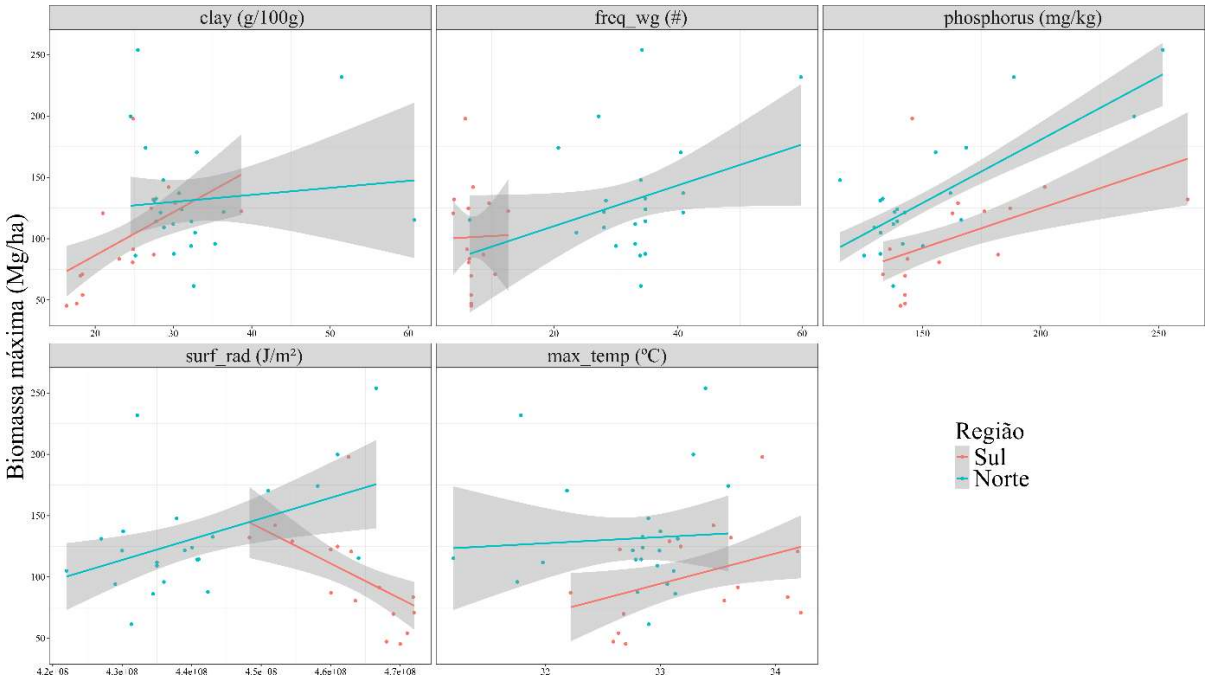


Figura 6. Resultados do modelo linear mais parcimonioso selecionado por critério de seleção de Akaike (AIC = 383,0) mostrando os efeitos das variáveis ambientais sobre a biomassa máxima acima do solo de grandes árvores na Amazônia com explicação de 68% (R^2 = 0,68).

Tabela 3. Estimativas dos modelos lineares usando as variáveis ambientais com preditores da estrutura das grandes árvores na Amazônia.

Variável	Estimado	Erro padrão	Valor de t	Valor de p

Altura média do fuste (m); R^2 = 0.65; R^2ajustado = 0.60				
(Intercept)	-5.90	9.63	-0.61	0.54
ppt_year	0.02	0.00	4.02	0.00
ppt_dry	0.03	0.01	2.30	0.03
pH_soil	-3.32	1.22	-2.71	0.01
RegiãoPA	67.31	10.85	6.20	0.00
ppt_year:regiãoPA	-0.03	0.01	-5.91	0.00
Altura máxima do fuste (m); R^2 = 0.63; R^2ajustado = 0.60				
(Intercept)	-5.55	22.36	-0.25	0.81
ppt_year	0.03	0.01	4.87	0.00
surf_rad	0.00	0.00	-3.09	0.00
RegiãoPA	68.70	16.09	4.27	0.00
ppt_year:regiãoPA	-0.03	0.01	-4.40	0.00
Densidade de indivíduos (ind/ha); R^2 0.51; R^2ajustado = 0.45				
(Intercept)	-152.48	74.63	-2.04	0.05
bulk_dens	135.95	61.64	2.21	0.03
clay	0.16	0.10	1.72	0.09
lightning	-0.11	0.03	-3.76	0.00
RegiãoPA	8.09	1.67	4.85	0.00
Biomassa média (Mg/ha); R^2 = 0.62; R^2ajustado = 0.58				
(Intercept)	26.51	31.46	0.84	0.41
freq_wg	1.99	0.81	2.45	0.02
lightning	-1.21	0.35	-3.44	0.00
phosphorus	0.73	0.21	3.54	0.00
RegiãoPA	53.89	26.51	2.03	0.05
Biomassa máxima (Mg/ha); R^2 = 0.68; R^2ajustado = 0.63				
(Intercept)	-1539.00	431.30	-3.57	0.00
freq_wg	2.34	0.50	4.68	0.00
clay	2.23	0.78	2.84	0.01
phosphorus	0.68	0.15	4.46	0.00
surf_rad	0.00	0.00	2.11	0.04
max_temp	29.34	9.54	3.08	0.00

DISCUSSÃO

Neste estudo, investigamos como fatores climáticos, edáficos, topográficos e de distúrbios naturais modulam a estrutura das grandes árvores na Amazônia. Nossos resultados indicam que a altura, a densidade de indivíduos e a biomassa das grandes árvores são fortemente relacionadas com variáveis climáticas, características do solo e eventos de distúrbios naturais. A incidência de raios tem relação negativa com a estrutura da comunidade de grandes árvores e a sazonalidade climática e características edáficas são importantes preditores da variação

estrutural, com diferenças nas relações observadas entre os estados de Mato Grosso e Pará. Constatamos que a altura média do fuste diminuiu em solos com pH mais elevado, enquanto a altura máxima do fuste foi menor em áreas com maior radiação solar. A densidade de indivíduos e a biomassa média foram reduzidas em locais com maior incidência de raios, enquanto a biomassa acima do solo (média e máxima) foi maior em solos mais argilosos, ricos em fósforo, em regiões com temperaturas máximas mais altas e maior frequência de ventos fortes. A intensidade da estação seca e a precipitação anual também se destacaram como fatores importantes para a altura das árvores, com relação positiva no Mato Grosso e negativa no Pará. Além disso, a frequência de distúrbios naturais — com efeitos negativos da incidência de raios e positivos da ocorrência de ventos fortes em ambos os estados — foi relevante para a densidade de indivíduos e os estoques de biomassa. A seguir, discutiremos em maior detalhe esses resultados e suas implicações para a compreensão dos fatores que determinam a estrutura da vegetação na Amazônia.

Os resultados das análises corroboram parcialmente a nossa primeira hipótese. A incidência de raios sobre a floresta está inversamente relacionada à densidade de indivíduos de grandes árvores e à biomassa acima do solo. Isso corrobora os resultados de estudos anteriores que demonstraram que as árvores de maior porte são as que mais sofrem com a incidência de raios, uma vez que são as primeiras a serem atingidas, sofrendo danos severos ou mortalidade total, o que reduz a biomassa total da floresta (Rifai et al. 2016; Yanoviak et al. 2020; Gorgens et al., 2021). No entanto, a relação positiva entre a frequência de eventos extremos de vento e a biomassa acima do solo diverge da nossa hipótese inicial de que ventos fortes causariam danos significativos às grandes árvores, reduzindo a altura e a biomassa da floresta (Negrón-Juarez et al., 2018; Liu et al., 2025). Neste caso, o vento pode estar atuando como um fator de seleção de árvores com maior resistência estrutural, como maior densidade de madeira e troncos mais grossos (Jackson et al. 2024). Dado que as mudanças climáticas atuais e futuras devem aumentar a incidência de raios e a frequência de eventos extremos de vento (Emanuel 2005; Oochi et al. 2006; Price 2009; Pinto 2013; Calvin et al. 2023), compreender como esses fatores interagem com a dinâmica da floresta é crucial para estratégias de manejo e conservação da Amazônia.

Dois dos principais preditores da altura das grandes árvores estão relacionados à disponibilidade hídrica. A precipitação no trimestre mais seco do ano e a precipitação anual apresentaram relações positivas com a altura das árvores no Sul e negativa no Norte da Amazônia. Esses resultados indicam que a disponibilidade hídrica é um fator crucial para a estrutura da floresta, mas com respostas diferentes das florestas dessas regiões em relação à

disponibilidade hídrica. No Sul da Amazônia há grande diminuição na duração da estação chuvosa, aumento na duração e intensidade da estação seca (Fu et al. 2013; Debortoli et al. 2015) e recebe mais eventos extremos de seca (Lapola et al. 2023) e essa sazonalidade maior afeta negativamente a fotossíntese, a produtividade florestal e a sobrevivência das árvores (Phillips et al. 2009; Yang et al. 2018; Flores et al. 2024). O efeito positivo da temperatura máxima do ar sobre a biomassa máxima das grandes árvores em ambas as regiões e o impacto positivo da radiação solar da superfície sobre esse mesmo atributo para a região Norte não corrobora com a nossa segunda hipótese, mostrando que a sazonalidade de precipitação e de temperatura podem sofrer interação de outros fatores para restringir o crescimento e estabelecimentos de árvores grandes, impactando nos estoques de biomassa da Amazônia.

Nossos resultados reforçam resultados anteriores que indicam que características do solo exercem um papel fundamental na estrutura e diversidade das florestas tropicais. Estudos como o de ter Steege et al. (2023) demonstram que o pH influencia a riqueza de espécies, enquanto a densidade de indivíduos está relacionada à riqueza. A fertilidade do solo, especialmente os níveis de fósforo, tem sido associada positivamente à biomassa e área basal das árvores (Quesada et al. 2012; Slik et al. 2013). No entanto, a relação entre fertilidade e crescimento das árvores pode mascarar a importância da variação climática para a vegetação amazônica, pois esses fatores são correlacionados (Quesada et al., 2012) e isso pode favorecer o crescimento rápido das árvores.

Ao compararmos nossos resultados com outros estudos sobre florestas tropicais, constatamos que a complexidade dos fatores que determinam a estrutura e diversidade da vegetação é significativa. Diversos estudos, como os de ter Steege et al. (2023), Lebrija-Trejos et al. (2023), Bennett et al. (2015) e Giardina et al. (2018), enfatizam a relevância de fatores como o tipo de solo, a disponibilidade de umidade e a sazonalidade das temperaturas. Apesar de nossos resultados revelarem diferenças significativas em alguns casos, a relevância de filtros espaciais, como os utilizados em estudos de Quesada et al. (2012) e Slik et al. (2013), reforça a necessidade de considerar a diversidade espacial das florestas tropicais ao analisar seus padrões de distribuição.

CONCLUSÃO

Os resultados desta pesquisa apresentam implicações relevantes para o manejo e conservação das florestas amazônidas, especialmente em cenários de mudanças climáticas. A região Sul da Amazônia já enfrenta extremos de condições climáticas e nossos resultados mostraram que as grandes árvores precisam de condições climáticas mais favoráveis, como uma

menor sazonalidade de precipitação e uma maior precipitação anual, enquanto na região Norte, que ainda possui condições climáticas mais amenas, as pequenas variações climáticas não resultam em relações evidentes entre as grandes árvores e a sazonalidade climática. A forte relação positiva entre precipitação anual e precipitação no trimestre mais seco com a altura das grandes árvores ao Sul da Amazônia é um resultado importante, já que essa região enfrenta uma redução significativa na estação chuvosa e aumento da estação seca nas últimas décadas. Isso sugere que essa região pode desempenhar um papel crucial na manutenção do estoque de carbono da Amazônia à medida que a estação seca se estende devido às alterações climáticas.

Os distúrbios naturais também desempenham papel importante na determinação da estrutura da comunidade de grandes árvores em ambas as regiões. A quantidade de raios que a floresta recebe exerce forte papel na determinação de quantas árvores grandes tem na floresta impactando a quantidade de carbono que essa floresta estoca em forma de biomassa. A relação negativa entre incidência de raios e a estrutura da comunidade de grandes árvores destaca a vulnerabilidade deste componente florestal diante das mudanças climáticas e previsões de aumento na incidência desse fator de distúrbio natural.

Além disso, a estrutura das árvores deve ser considerada em estratégias de conservação, uma vez que alterações nesses fatores podem afetar significativamente a dinâmica das florestas. Em termos de gestão de recursos naturais, identificar áreas que favorecem o crescimento de grandes árvores pode ser crucial para políticas de uso da terra com o objetivo de garantir a manutenção dos serviços ecossistêmicos, aumentar a retenção de carbono e proteger a biodiversidade em longo prazo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abatzoglou, J. T., Dobrowski, S. Z., Parks, S. A., Hegewisch, K. C. (2018). TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Scientific Data*, 5(1), 1–12. https://doi.org/10.1038/sdata.2017.191

Aragão, L. E. O. C., Malhi, Y., Roman-Cuesta, R. M., Saatchi, S., Anderson, L. O., Shimabukuro, Y. E. (2007). Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Geophysical Research Letters*, 34, 7701. https://doi.org/10.1029/2006GL028946

Ali, A., Sanaei, A., Li, M., Asadi Nalivan, O., Pour, M. J., Valipour, A., Karami, J., Aminpour, M., Kaboli, H., Askari, Y. (2020). Big-trees – Energy mechanism underlies forest

1304 diversity and aboveground biomass. *Forest Ecology and Management*, 461, 117968.
1305 https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117968

1306 Ali, A., & Wang, L. Q. (2021). Big-sized trees and forest functioning: Current knowledge and
1307 future perspectives. *Ecological Indicators*, 127, 107760.
1308 https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107760

1309 Alvares C. A., Stape J. L., Sentelhas P. C., de Moraes Goncalves J. L. Sparovek G. (2013)
1310 Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22, 711–28.
1311 https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507

1312 Armstrong McKay, D., Staal, A., Abrams, J. F., Winkelmann, R., Sakschewski, B., Loriani,
1313 S., Fetzer, I., Cornell, S. E., Rockström, J., Lenton, T. M. (2022). Exceeding 1.5 °C global
1314 warming could trigger multiple climate tipping points. *Science* 377, abn7950.
1315 https://doi.org/10.1126/science.abn7950

1316 Bartón, K. (2023). *Package "MuMIn" Title Multi-Model Inference* (pp. 1–79). https://cran.r-
1317 project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf

1318 Batjes, N. H., & Oostrum, A. J. M. (2023). *World Soil Information Service (WoSIS)−*
1319 *Procedures for standardizing soil analytical method descriptions*. ISRIC-World Soil
1320 Information. https://doi.org/10.17027/isric-1dq0-1m83

1321 Bennett, A. C., Mcdowell, N. G., Allen, C. D., & Anderson-Teixeira, K. J. (2015). Larger
1322 trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nature Plants*, 1, 15139.
1323 https://doi.org/10.1038/nplants.2015.139

1324 Berenguer, E., Ferreira, J., Gardner, T. A., Aragão, L. E. O. C., De Camargo, P. B., Cerri, C.
1325 E., Durigan, M., De Oliveira, R. C., Vieira, I. C. G., Barlow, J. (2014). A large-scale field
1326 assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology*,
1327 20(12), 3713–3726. https://doi.org/10.1111/gcb.12627

1328 Brienen, R. J. W., Phillips, O. L., Feldpausch, … Zagt, R. J. (2015). Long-term decline of the
1329 Amazon carbon sink. *Nature*, 519(7543), 344–348. https://doi.org/10.1038/nature14283

1330 Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P. W., Trisos, C., Romero, J.,
1331 Aldunce, P., Barrett, K., Blanco, G., Cheung, W. W. L., Connors, S., Denton, F., Diongue-

Carvalho, S., Oliveira, A., Pedersen, J. S., Manhice, H., Lisboa, F., Norguet, J., de Wit, F., Santos, F. D. (2020). A changing Amazon rainforest: Historical trends and future projections under post-Paris climate scenarios. Global and Planetary Change, 195, 103328. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103328

Cecil, D. J., Buechler, D. E., Blakeslee, R. J. (2014). Gridded lightning climatology from TRMM-LIS and OTD: Dataset description. Atmospheric Research, 135–136, 404–414. https://doi.org/10.1016/J.ATMOSRES.2012.06.028

Darela-Filho, J. P., Rammig, A., Fleischer, K., Reichert, T., Lugli, L. F., Quesada, C. A., Hurtarte, L. C. C., de Paula, M. D., Lapola, D. M. (2024). Reference maps of soil phosphorus for the pan-Amazon region. *Earth System Science Data*, 16(1), 715–729. https://doi.org/10.5194/essd-16-715-2024

de Lima, R. B., Görgens, E. B., Batista, A. P. B., da Silva, D. A. S., de Oliveira, C. P., & de Sousa, C. S. C. (2022). Diversity and Big Trees Patterns in the Brazilian Amazon. *Diversity*, 14(7), 503. https://doi.org/10.3390/d14070503

Debortoli, S., Dubreuil N., Funatsu V., B., Delahaye, F., de Oliveira, C. H., Rodrigues-Filho, S., Saito, C. H., Fetter, R. (2015). Rainfall patterns in the Southern Amazon: a chronological perspective (1971–2010). *Climatic Change*, 132, 251–264. https://doi.org/10.1007/s10584-015-1415-1

Emanuel, K. (2005). Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. Nature, 436(7051), 686–688. https://doi.org/10.1038/nature03906

Fearnside, P. M. (1985). Brazil's Amazon Forest and the Global Carbon Problem. *Interciencia*, 10(4), 179–186.

Flores, B. M., Montoya, E., Sakschewski, B., ... & Hirota, M. (2024). Critical transitions in the Amazon forest system. *Nature,* 626(7999), 555–564. https://doi.org/10.1038/s41586-023-06970-0

Fu, R., Wenhong, L. Y., Arias, P. A., Dickinson R. E., Huang, L., Chakraborty, S., Fernandes, K., Liebmann, B., Fisher, R., Myneni, R. B. (2013). Increased dry-season length over southern Amazonia in recent decades and its implication for future climate projection. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110, 18110–18115. https://doi.org/10.1073/pnas.1302584110

Funk, C., Peterson, P., Landsfeld, M., Pedreros, D., Verdin, J., Shukla, S., Husak, G., Rowland, J., Harrison, L., Hoell, A., Michaelsen, J. (2015). The climate hazards infrared precipitation with stations—a new environmental record for monitoring extremes. *Scientific Data*, 2(1), 150066. https://doi.org/10.1038/sdata.2015.66

Gatti, L. V., Basso, L. S., Miller, J. B., Gloor, M., Gatti Domingues, L., Cassol, H. L. G., Tejada, G., Aragão, L. E. O. C., Nobre, C., Peters, W., Marani, L., Arai, E., Sanches, A. H., Corrêa, S. M., Anderson, L., Von Randow, C., Correia, C. S. C., Crispim, S. P., Neves, R. A. L. (2021). Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change. *Nature*, 595(7867), 388–393. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03629-6

Giardina, F., Konings, A. G., Kennedy, D., Alemohammad, S. H., Oliveira, R. S., Uriarte, M., Gentine, P. (2018). Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. *Nature Geoscience*, 11(6), 405–409. https://doi.org/10.1038/s41561-018-0133-5

Gora. E. M., Burchfield, J. C., Muller-Landau, H., Bitzer, P. M., Yanoviak, S. P. (2020). Pantropical geography of lightning-caused disturbance and its implications for tropical forests. *Global Change Biology*, 26, 5017-5026. https://doi.org/10.1111/gcb.15227

Gorelick, N., Hancher, M., Dixon, M., Ilyushchenko, S., Thau, D., Moore, R. (2017). Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote Sensing of Environment*, 202, 18–27. https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.06.031

Gorgens, E. B., Nunes, M. H., Jackson, T., Coomes, D., Keller, M., Reis, C. R., Valbuena, R., Rosette, J., de Almeida, D. R. A., Gimenez, B., Cantinho, R., Motta, A. Z., Assis, M., de Souza Pereira, F. R., Spanner, G., Higuchi, N., Ometto, J. P. (2021). Resource availability and disturbance shape maximum tree height across the Amazon. *Global Change Biology*, 27(1), 177–189. https://doi.org/10.1111/gcb.15423

Hersbach, H., Bell, B., Berrisford, P., Biavati, G., Horányi, A., Muñoz Sabater, J., Nicolas, J., Peubey, C., Radu, R., Rozum, I., Schepers, D., Simmons, A., Soci, C., Dee, D., Thépaut, J.-N. (2023). ERA5 hourly data on single levels from 1940 to present. Copernicus Climate Change Service (C3S) Climate Data Store (CDS). https://doi.org/10.24381/cds.bd0915c6

Higuchi, N., Santos, J., Ribeiro, R. J., Minette, L., & Biot, Y. (1998). Biomassa da parte aérea da vegetação da floresta tropical úmida de terra-firme da Amazônia brasileira. Acta Amazonica, 28(2), 153–166. https://doi.org/10.1590/1809-43921998282166

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978. https://doi.org/10.1002/joc.1276

Hubau, W., Lewis, S. L., Phillips, O. L., … Zemagho, L. (2020). Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature*, 579(7797), 80–87. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2035-0

INPE - Instituto Nacional De Pesquisas Espaciais (2024). Coordenação Geral De Observação Da Terra. Programa De Monitoramento Da Amazônia E Demais Biomas. Desmatamento – Amazônia Legal – in: https://terrabrasilis.dpi.inpe.br/downloads/. Accessed in: 05 jan. 2024.

Jackson, T.D., Bittencourt, P., Poffley, J., Anderson, J., Muller-Landau, H.C., Ramos, P.A., Rowland, L. and Coomes, D., (2024). Wind shapes the growth strategies of trees in a tropical forest. *Ecology Letters*, 27(9), p.e14527. https://doi.org/10.1111/ele.14527

Lapola, D. M., Pinho, P., Barlow, J., et al. (2023). The drivers and impacts of Amazon forest degradation. *Science,* 379, eabp8622. https://doi.org/10.1126/science.abp8622

Lebrija-Trejos, E., Hernández, A., Wright, J. (2023). Effects of moisture and density-dependent interactions on tropical tree diversity. *Nature*, 615, 100-104. https://doi.org/10.1038/s41586-023-05717-1

Liu, S., Csillik, O., Ordway, E. M., Chang, L., Longo, M., Keller, M., Moorcroft, P. R. (2025). Environmental drivers of spatial variation in tropical forest canopy height: Insights from NASA's GEDI spaceborne LiDAR. The Proceedings of the National Academy of Sciences, 122 (10), e2401755122. https://doi.org/10.1073/pnas.2401755122

Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W., Nobre, C. A. (2008). Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. *Science*, 319(5860), 169–172. https://doi.org/10.1126/science.1146961

Matricardi, E. A. T., Lewis Skole, D., Bueno Costa, O., Antonio Pedlowski, M., Howard Samek, J., Pereira Miguel, E. (2020). Long-term forest degradation surpasses deforestation in the Brazilian Amazon. *Science*, 369, 1378–1382. https://www.science.org

Meakem, V., Tepley, A. J., Gonzalez-Akre, E. B., Herrmann, V., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Hubbell, S. P., Condit, R., Anderson-Teixeira, K. J. (2018). Role of tree size in

moist tropical forest carbon cycling and water deficit responses. *New Phytologist*, 219(3), 947–958. https://doi.org/10.1111/nph.14633

Morettin, P. A., & Bussab, W. D. O. (2017). Estatística básica (9a). Saraiva.

Muñoz Sabater, J. (2023). *ERA5-Land monthly averaged data from 1981 to present*. Copernicus Climate Change Service (C3S) Climate Data Store (CDS). https://doi.org/https://doi.org/10.24381/cds.68d2bb30

NASA, J. (2020). *NASADEM Merged DEM Global 1 arc second V001 [Data set]*. NASA EOSDIS Land Processes DAAC. doi:10.5067/MEaSUREs/NASADEM/NASADEM_HGT.001

Negrón-Juárez, R.I., Holm, J.A., Marra, D.M., Rifai, S.W., Riley, W.J., Chambers, J.Q., Koven, C.D., Knox, R.G., McGroddy, M.E., Di Vittorio, A. V., Urquiza-Muñoz, J., Tello-Espinoza, R., Muñoz, W.A., Ribeiro, G.H.P.M., Higuchi, N. (2018). Vulnerability of Amazon forests to storm-driven tree mortality. Environmental Research Letters, 13, 054021. https://doi.org/10.1088/1748-9326/aabe9f

Nobre, C.A., Sampaio, G., Borma, L.S., Castilla-Rubio, J.C., Silva, J.S., Cardoso, M. (2016). Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*113 (39) 10759-10768. https://doi.org/10.1073/pnas.1605516113

Ometto, J. P., Gorgens, E. B., de Souza Pereira, F. R., Sato, L., de Assis, M. L. R., Cantinho, R., Longo, M., Jacon, A. D., & Keller, M. (2023). A biomass map of the Brazilian Amazon from multisource remote sensing. *Scientific Data*, 10(1), 668. https://doi.org/10.1038/s41597-023-02575-4

Oochi, K., Yoshimura, J., Yoshimura, H., Mizuta, R., Kusonoki, S., Noda, A. (2006). Tropical Cyclone Climatology in a Global-Warming Climate as Simulated in a 20 km-Mesh Global Atmospheric Model: Frequency and Wind Intensity Analyses. *Journal of the Meteorological Society of Japan*, 84, 259-276.

Phillips, O. L., Aragão, L. E., Lewis, S. L. Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G., et al. (2009). Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 323(5919): 1344-1347. https://doi.org/10.1126/science.1164033

1450 Pinto, O. (2013). Lightning and climate: a review. International Symposium on Lightning
1451 Protection, 978-1-4799-1344-2. https://doi.org/10.1109/SIPDA.2013.6729250

1452 Poorter, L., Craven, D., Jakovac, C. C., … Hérault, B. (2021). Multidimensional tropical
1453 forest recovery. *Forest Ecology*, 374, 1370–1376. https://doi.org/10.1126/science.abh3629

1454 Price, C. (2009). Thunderstorms, Lightning and Climate Change. In Lightning: Principles,
1455 Instruments and Applications: Review of Modern Lightning Research (pp. 1–641). Springer
1456 Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9079-0

1457 Quesada, C. A., Phillips, O. L., Schwarz, M., Lloyd, J. (2012). Basin-wide variations in
1458 Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. Biogeosciences,
1459 9(6), 2203–2246. https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012

1460 R Core Team (2025). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R
1461 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/"

1462 Rifai, S. W., Urquiza Muñoz, J. D., Negrón-Juárez, R. I., Ramírez Arévalo, F. R., Tello-
1463 Espinoza, R., Vanderwel, M. C., Lichstein, J. W., Chambers, J. Q., Bohlman, S. A. (2016).
1464 Landscape-scale consequences of differential tree mortality from catastrophic wind
1465 disturbance in the Amazon. *Ecological Applications*, 26(7), 2225–2237.
1466 https://doi.org/10.1002/eap.1368

1467 Sanjeewani, H. K. N., Samarasinghe, D. P., Janendra, W. A., de Costa, M. (2024). Influence
1468 of elevation and the associated variation of climate and vegetation on selected soil properties
1469 of tropical rainforests across a wide elevational gradient. *Catena*, 237, 107823.
1470 https://doi.org/10.1016/j.catena.2024.107823

1471 Silvério, D. V., Brando, P. M., Bustamante, M. M. C., Putz, F. E., Marra, D. M., Levick, S.
1472 R., Trumbore, S. E. (2019). Fire, fragmentation, and windstorms: A recipe for tropical forest
1473 degradation. *Journal of Ecology*, 107(2), 656–667. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13076

1474 Sinton, D. S., Jones, J. A., Ohmann, J. L., & Swanson, F. J. (2000). Windthrow disturbance,
1475 forest composition, and structure in the Bull Run basin, Oregon. In *Ecology* (Vol. 81, Issue 9).

1476 Slik, J. W. F., Paoli, G., Mcguire, K., … Zweifel, N. (2013). Large trees drive forest
1477 aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology*
1478 *and Biogeography*, 22(12), 1261–1271. https://doi.org/10.1111/geb.12092

ter Steege, H., Pitman, N.C.A., do Amaral, I.L. et al. (2023). Mapping density, diversity and species-richness of the Amazon tree flora. *Communications Bioly*, 6, 1130. https://doi.org/10.1038/s42003-023-05514-6

Xu, X., Zhang, X., Riley, W. J., Xue, Y., Nobre, C. A., Lovejoy, T. E., Jia, G. (2022). Deforestation triggering irreversible transition in Amazon hydrological cycle. *Environmental Research Letters,* 17, 034037. https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac4c1d

Yang, J.; Tian, H.; Pan, S.; Chen, G.; Zhang, B.; Dangal, S. (2018). Amazon drought and forest response: Largely reduced forest photosynthesis but slightly increased canopy greenness during the extreme drought of 2015/2016. *Global change biology*, 24(5), 1919–1934. https://doi.org/10.1111/gcb.14056

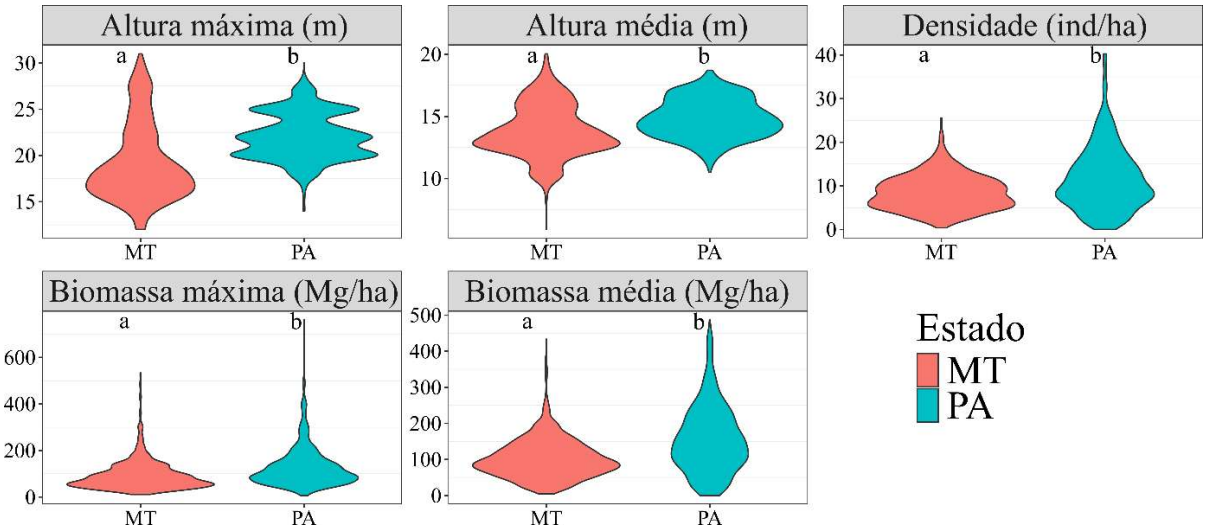
Yanoviak, S. P., Gora, E. M., Bitzer, P. M., Burchfield, J. C., Muller-Landau, H. C., Detto, M., Paton, S., & Hubbell, S. P. (2020). Lightning is a major cause of large tree mortality in a lowland neotropical forest. *New Phytologist*, 225(5), 1936–1944. https://doi.org/10.1111/nph.16260

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6

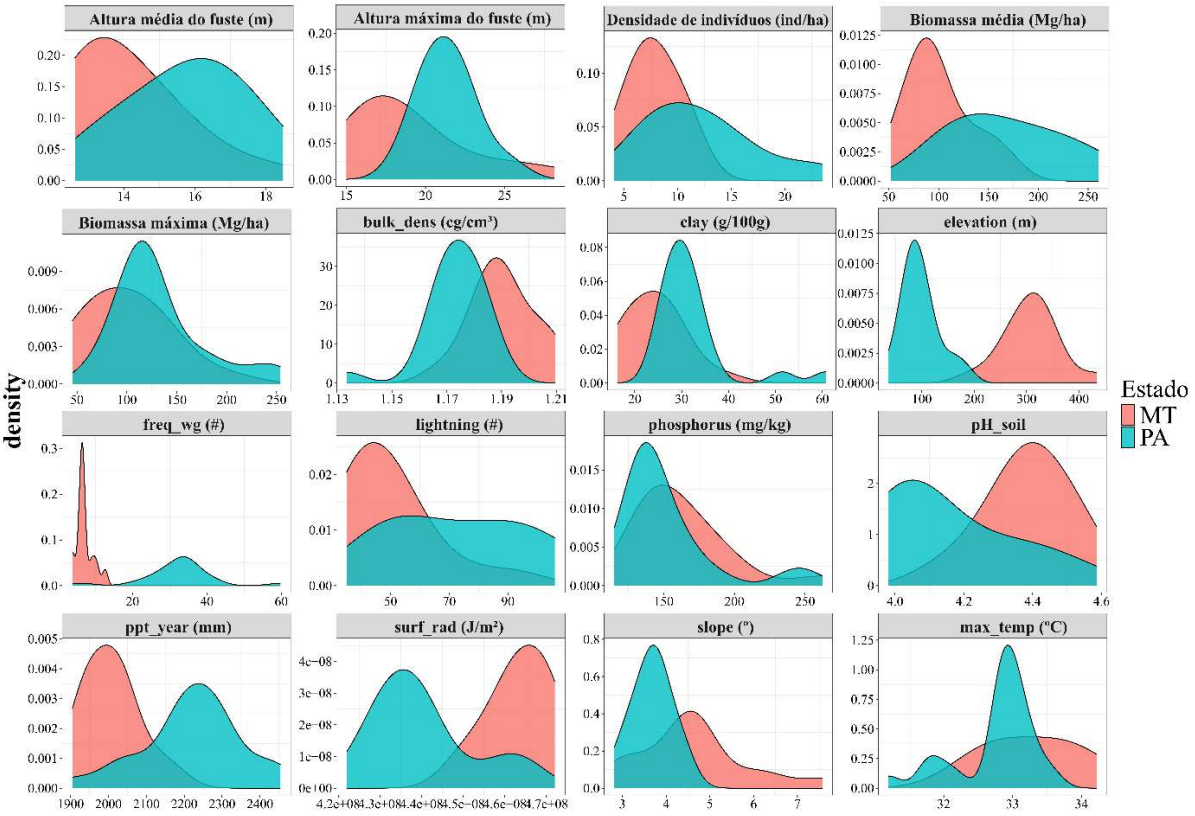
APÊNDICES

Apêndice 1. Resultado do teste não paramétrico Wilcoxon comparando as respostas da floresta entre as regiões Sul e Norte da Amazônia brasileira.

Variável	valor de W	Valor de p
Altura média	37	<0.01
Altura máxima	28	<0.01
Densidade de indivíduos	41	<0.01
Biomassa média	39	<0.01
Biomassa máxima	35	<0.01



Apêndice 2. Gráfico violino com informações das variáveis respostas das florestas na região Sul (MT) e região Norte (PA) na Amazônia brasileira. Letras diferentes representam diferenças significativas calculadas pelo teste Wilcoxon com nível de significância de 95%.



Apêndice 3. Densiograma com distribuição dos dados nas unidades amostrais de todas as variáveis incluídas nas análises, onde bulk_dens = densidade aparente do solo (cg/cm³), clay = quantidade de argila no solo (g/100g), elevation = elevação acima do nível do mar (m), freq_wg = frequência de rajada de ventos extremos (#), lightning = frequência de relâmpagos (#),

phosphorus = fósforo total no solo (mg/kg), pH_soil = potencial hidrogeniônico do solo, ppt_year = precipitação anual (mm), surf_rad = radiação solar da superfície (J/m^2), slope = declividade do terreno (º) e max_temp = temperatura máxima (ºC).

Apêndice 4. Seleção de modelos para altura média, densidade de indiv
preditores ambientais, apresentando os três melhores modelos baseados n

(Int)	bulk_dens	clay	elevation	estado	freq_wg	lightning	phosphorus	pH_soil	ppt_dry
Altura média do fuste (m)									
-5.90				+				-3.32	0.0
11.78				+				-3.76	0.0
-10.81			0.00	+				-3.42	0.0
-3.41				+			0.00	-3.63	0.0
Altura máxima do fuste (m)									
-5.55				+					
8.72				+			0.02		
10.09				+			0.02	-3.51	
-7.99				+					
Densidade de indivíduos (ind/ha)									
-152.50	136.00	0.16		+		-0.11			
13.29				+		-0.11			
18.10				+		-0.11		-1.07	
-96.34	89.16			+		-0.15	0.03		
Biomassa média (Mg/ha)									
26.51				+	1.99	-1.21	0.73		
27.90					3.35	-0.91	0.61		
-30.04			0.16	+	1.90	-1.11	0.76		

víduos, área basal e biomassa acima do solo da floresta em função dos no critério de seleção de Akaike (AIC).

dr	ppt_year	slope	surf_rad	max_temp	estado:ppt_year	df	logLik	AICc	delta	weight
03	0.02				+	7.00	-56.54	130.70	0.00	0.35
04	0.02			-0.63	+	8.00	-55.24	131.30	0.59	0.26
04	0.02				+	8.00	-56.08	133.00	2.27	0.11
03	0.02				+	8.00	-56.42	133.60	2.94	0.08
	0.03		-9.46E-08		+	6.00	-76.80	168.20	0.00	0.33
	0.03		-1.09E-07		+	7.00	-75.62	168.90	0.64	0.24
	0.03		-8.38E-08		+	8.00	-74.57	169.90	1.71	0.14
	0.04	-0.30	-9.20E-08		+	7.00	-76.41	170.40	2.21	0.11
						6.00	-101.00	216.60	0.00	0.19
						4.00	-103.77	216.70	0.09	0.18
						5.00	-102.45	216.70	0.11	0.18
						6.00	-101.14	216.90	0.28	0.17
						6.00	-193.22	401.10	0.00	0.35
						5.00	-195.45	402.70	1.67	0.15
						7.00	-192.58	402.80	1.72	0.15

5.84	1.22		2.99	-0.81	0.54	
Biomassa máxima (Mg/ha)						
-1539.00	2.23		2.34		0.68	
28.79	1.93	+	2.74			64.83
-925.00	1.74		1.59		0.78	
311.90	1.82	+	2.96			

1514

1515 **Apêndice 5.** Intercepto estimado (β) em cada modelo linear considerando
1516 cada um dos atributos estruturais da vegetação. Em destaque estão as varáv

variável	altura média	altura máxima
Argila		
Densidade aparente do solo		
Fósforo total no solo		
Frequência de ventos extremos		
pH do solo	-0.64	
Precipitação anual	2.53	**5**
Precipitação no trimestre mais seco	**2.66**	
Radiação solar da superfície		-1
Raios		

1517

				6.00	-194.25	403.10	2.06	0.13
	1.04E-06	29.34		7.00	-182.70	383.00	0.00	0.34
	-3.23E-06	36.58		9.00	-180.07	384.40	1.34	0.17
		25.36		6.00	-185.18	385.00	1.96	0.13
	-2.85E-06	31.38		8.00	-182.10	385.00	1.98	0.13

lo as escalas padronizadas de cada preditor para modelos individuais com
ráveis preditores que tem relação mais forte com cada variável resposta.

densidade	**biomassa média**	**biomassa máxima**
1.36		18.51
1.93		
	24.62	22.72
	29.29	**34.39**
5.17		
1.46		16.06
-2.52	-27.51	

CONCLUSÃO GERAL

Esta tese investigou os principais fatores ambientais e climáticos que moldam a estrutura das florestas amazônicas, com ênfase na altura das árvores e nos estoques de biomassa acima do solo, especialmente das grandes árvores. A pergunta central foi compreender como variáveis como disponibilidade hídrica, características topográficas e edáficas, e a ocorrência de distúrbios naturais, como ventos fortes e raios, influenciam variáveis estruturais da floresta em diferentes escalas espaciais. Os resultados indicam que a altura das florestas e os estoques de biomassa são explicados principalmente pelos padrões de precipitação associado com características do relevo, sendo que os distúrbios naturais como ventos e raios são também relevantes, mas desempenham um papel mais secundário.

Em escala de Pan-Amazônia, a altura e biomassa da floresta responde a uma combinação de fatores ambientais e de distúrbios naturais. Locais com menor déficit hídrico e menor incidência de ventos e raios suportam árvores maiores e com maiores estoques de biomassa acima do solo. Também encontramos forte relação da topografia com essas características da vegetação, em terreno mais baixos e com maior declividade as árvores tendem a ser mais baixas e estocam menores valores de biomassa acima do solo.

Em menor escala, nossos resultados sugerem que a altura, a densidade de indivíduos e a biomassa das grandes árvores na região Sul da Amazônia precisam de condições climáticas mais amenas, com maior precipitação tanto anual quanto no trimestre mais seco do ano. Em ambas as regiões, Norte e Sul da Amazônia, esses atributos das grandes árvores estão relacionados negativamente com incidência de raios e positivamente com incidência de ventos.

Em ambas as escalas, características de textura e nutrição do solo também foram importantes preditores para altura e biomassa, isso evidência a complexidade de fatores que atuam em sinergia modulando a dinâmica espacial e temporal da floresta amazônica. Entender essas relações é fundamental para políticas que visem a manutenção da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos que essa floresta desempenha, principalmente pensando em mitigação dos efeitos das mudanças climáticas.