

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**Espectroscopia do Infravermelho Próximo (FT-NIR) como
um atalho para estudos funcionais e taxonômicos em larga
escala na Amazônia**

Carla Lang

Manaus, Amazonas

Dezembro de 2019

Carla Lang

**Espectroscopia do Infravermelho Próximo (FT-NIR)
como um atalho para estudos funcionais e taxonômicos
em larga escala na Amazônia**

Orientadora:

Dra. Flávia R. C. Costa

Tese de doutorado, apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Botânica

Manaus, Amazonas

Dezembro de 2019

L269e Lang, Carla

Espectroscopia do Infravermelho Próximo (FT-NIR) como um atalho para estudos funcionais e taxonômicos em larga escala na Amazônia / Carla Lang; orientadora Flávia R. C. Costa. -- Manaus:[s.l], 2019.

135 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós Graduação em Botânica) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2019.

1. FT-NIR. 2. Discriminação taxonômica. 3. Características Funcionais. I. Costa, Flávia R. C., orient. II. Título.

CDD: 580

Sinopse:

Este estudo avaliou a eficácia da técnica da espectroscopia no infravermelho próximo (FT-NIR) como ferramenta para estudos taxonômicos e funcionais.

Palavras chave: FT-NIR, discriminação taxonômica, características funcionais

Keywords: FT-NIR, taxonomic discrimination, functional traits

*Dedico esta tese aos meus queridos pais
e irmãs que sempre me apoiaram nesta trajetória.*

Agradecimentos

Agradeço ao INPA e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PG-BOT) por todo apoio oferecido durante 8 dos meus 11 anos de Manaus – Amazonas.

A FAPEAM pela concessão da minha bolsa e ao CNPq/UNIVERSAL (2016) pelos recursos para o desenvolvimento do projeto de Doutorado.

A minha querida orientadora, Flávia Costa, por ter me orientado e apoiado, e principalmente por ter compartilhado seu conhecimento comigo.

A minha família pelo apoio em todos estes anos.

Aos meus amigos queridos afrontosas (Patrícia, Daia, Vivi, Camis, Lari, Igor e Dan) por todo apoio, conversas, festas, funk e muita afronta.

A todos os amigos que passaram por Manaus e já rumaram para outros destinos.

A todos queridos amigos da Família Vegetal, novos e antigos, pela amizade e trocas de ideias científicas, cafés, desabafos e diversão (principalmente Pri, Thaiane, Danda, Lorena, Luiza, Cibelle, Naty, Alessandra, Erick, Edher, ...).

Ao Marcos Silveira, Domingos Rodrigues e equipes, por fornecer prontamente os dados dos sítios PPBIO e ajudar na logística dos campos do Acre e Mato Grosso.

A Carlos Villacorta, Berê e Pantro por toda a ajuda logística e de campo em Iquitos, Peru.

A Mariazinha por toda ajuda, apoio no campo da BR 319 e toda a equipe que participou da excursão de out/nov de 2016.

A Andresa Mello e Giselle Viana, por ajudar a lidar com as questões administrativas do INPA, projetos e doutorado. E principalmente Giselle Viana pela ajuda dada no corte dos raminhos e fabricação dos envelopes.

A Natália, Maju, Carlos e Lorena pela ajuda nas leituras das amostras no NIR.

Enfim, a todas as pessoas que contribuíram, diretamente ou indiretamente, para que este trabalho chegasse até aqui. Sou profundamente grata!

E muito obrigada Floresta Amazônica, siga firme e forte!

Resumo

O objetivo desta tese foi avaliar a eficácia da Espectroscopia do Infravermelho Próximo (FT-NIR) como um atalho para estudos botânicos e ecológicos em larga escala na Amazônia. **No primeiro capítulo**, nos perguntamos se amostras de ramos poderiam servir para discriminar espécies, bem como níveis taxonômicos mais elevados, mais precisamente que folhas, já que folhas são geralmente mais variáveis e plásticas que a madeira. Utilizamos as amostras de ramos e folhas coletadas na Reserva Ducke, AM, e encontramos resultados superiores a 90% de acerto nas identificações de espécies, gêneros e família. Os resultados alcançados com a utilização das amostras de ramos foram equiparados aos obtidos pelas amostras de folhas. Concluímos que a Espectroscopia de Infravermelho Próximo (FT-NIR) tem grande potencial para discriminar espécies com base em amostras de ramos e é adequada para discriminar uma gama diversificada de gêneros e famílias de árvores da Amazônia. Isso abre possibilidades para uma variedade de estudos botânicos e ecológicos em áreas de alta diversidade de plantas. **No segundo capítulo**, avaliamos se um modelo regional baseado em dados de espectroscopia FT-NIR seria eficiente para estimar 9 características essenciais para o equilíbrio de carbono, água e nutrientes das plantas coletadas em diferentes sítios, os quais foram selecionados para cobrir o gradiente de variação de solos e clima da bacia Amazônica. Encontramos que as características foliares e da madeira podem ser estimadas com precisão ao utilizarmos um modelo regional baseado em dados FT-NIR. Demostramos que características chave, como SLA, LDMC e WD foram preditas com acurácia pelo modelo regional. No entanto, o modelo regional não apresentou resultados satisfatórios nas estimativas dos valores de características para sítios externos, sendo a maioria das características preditas abaixo do esperado. Conclui-se que a FT-NIR é uma promissora para estimar características funcionais de plantas em larga escala na Amazônia, mas modelos regionais precisam ainda incorporar melhor a variabilidade regional para serem transferíveis. **No terceiro capítulo**, usamos os dados preditos pelo modelo gerado no segundo capítulo para testar a capacidade das características preditas pela FT-NIR em

recuperar o padrão da composição funcional ao longo de dois gradientes ambientais, fertilidade do solo e distância vertical mais próxima do lençol freático (HAND). Para isso, comparamos os padrões obtidos com dados preditos pela FT-NIR aos padrões obtidos pelos dados convencionais, ou seja, dados coletados diretamente em campo. Os resultados mostram que para ambos os conjuntos de dados, a composição funcional das comunidades tende a convergir para o que é esperado pela teoria clássica de custo-benefício das estratégias funcionais ao longo de gradientes de recursos: habitats com maior disponibilidade de recursos (nutrientes) selecionam traços funcionais indicadores de estratégias de crescimento rápido e ciclo de vida curta. A composição funcional das comunidades não variou fortemente ao longo do gradiente hidrológico. Isso demonstra que dados funcionais preditos pela FT-NIR podem ser utilizados como um atalho para estudos ecológicos em larga escala.

Abstract

The aim of this research was to evaluate the Near Infrared Spectroscopy (FT-NIR) as a shortcut to large-scale ecological and botanical studies in the Amazon. **In the first chapter**, I asked if branch samples could be used to discriminate species better than leaves, as well as higher taxonomic levels, since leaves are generally more variable and plastic than wood. I used branch and leaf samples from Reserva Ducke, Manaus, and found results greater than 90% accuracy in the discrimination of species, genera and family. The results achieved with the use of branch samples were equated to leaf values. I conclude that Near Infrared Spectroscopy (FT-NIR) has great potential for discriminating species based on branch samples and is suitable for discriminating a diverse range of Amazonian tree genera and families. This opens possibilities for a variety of botanical and ecological studies in areas of high plant diversity. **In the second chapter**, I evaluated whether a regional model based on FT-NIR spectroscopy data would be efficient for estimating 9 essential traits for the carbon, water and nutrient balance of plants collected at different sites, which were selected to cover the gradient of soil and climate variation of the Amazon basin. Results showed that leaf and wood traits can be accurately estimated using a regional model based on FT-NIR data. Key features such as SLA, LDMC and WD were accurately predicted by the regional model. However, the regional model did not present good results in the estimation of traits values for external sites. I conclude that FT-NIR is a promising tool for large-scale estimation of plant functional traits in the Amazon, but still a better coverage of the Amazon basin variability is necessary to produce transferable models. **In the third chapter**, I used the data predicted by the model generated in the second chapter to test the ability of FT-NIR predicted features to recover the pattern of functional composition across two environmental gradients, soil fertility and height above nearest drainage (HAND). I compared the patterns obtained from the data predicted by FT-NIR with the patterns obtained from conventional data, i.e., data collected directly in the field. Both datasets recovered the same pattern: the functional composition of communities tended to converge

to what is expected by the classical cost-benefit theory of functional strategies along resource gradients: habitats with higher resource availability selected functional traits that indicate rapid growth strategies and short life cycles. The functional composition of communities did not vary strongly along the hydrologic gradient. This demonstrates that functional data predicted by FT-NIR can be used as a shortcut for large-scale ecological studies.

Sumário

| | |
|---|-----------|
| Introdução Geral | 9 |
| Objetivos | 14 |
| Capítulo 1 - Discrimination of taxonomic identity at species, genus and family levels using Fourier Transformed Near-Infrared Spectroscopy (FT-NIR) | 15 |
| <i>Abstract</i> | 16 |
| <i>Introdução</i> | 16 |
| <i>Materiais e Métodos</i> | 19 |
| <i>Resultados</i> | 22 |
| <i>Discussão</i> | 33 |
| <i>Conclusão</i> | 36 |
| <i>Referências Bibliográficas</i> | 37 |
| Capítulo 2 - Espectroscopia do Infravermelho Próximo (FT- NIR) para estimar características funcionais foliares e da madeira em larga escala na Bacia Amazônia | 44 |
| <i>Resumo</i> | 45 |
| <i>Introdução</i> | 46 |
| <i>Materiais e Métodos</i> | 50 |
| <i>Resultados</i> | 57 |
| <i>Discussão</i> | 74 |
| <i>Conclusão</i> | 79 |
| <i>Referências Bibliográficas</i> | 79 |

| | |
|--|------------|
| Capítulo 3 - Espectroscopia do infravermelho próximo (FT-NIR) como um atalho para estudos funcionais de grande abrangência na Amazônia..... | 89 |
| <i>Resumo.....</i> | 90 |
| <i>Introdução.....</i> | 91 |
| <i>Materiais e Métodos.....</i> | 95 |
| <i>Resultados.....</i> | 102 |
| <i>Discussão.....</i> | 104 |
| <i>Conclusão.....</i> | 108 |
| <i>Tabelas</i> | 109 |
| <i>Figuras.....</i> | 114 |
| <i>Referências Bibliográficas.....</i> | 118 |
| Considerações Finais | 126 |
| Referências Bibliográficas..... | 129 |

Introdução Geral

As florestas tropicais são conhecidas por possuírem as comunidades arbóreas mais ricas em espécies do planeta (Sterck et al. 2011) e estas desempenham um importante papel na regulação climática e manutenção dos serviços ecossistêmicos. Entretanto, essa biodiversidade vem sendo ameaçada constantemente pelo avanço da fronteira agrícola, do desmatamento, pela instalação de grandes hidrelétricas e pelas mudanças climáticas (Nepstad et al. 2002; Fearnside 2006; Nobre 2014), fatores estes que podem afetar a complexa rede de interações ecológicas, responsáveis pelo funcionamento do sistema, assim como afetar a capacidade de gerar processos vitais e serviços ecossistêmicos que vão além dos seus limites geográficos (Lewis et al. 2011; Nobre 2014). Assim, se faz veemente necessária a compreensão de quais os fatores afetam a distribuição da diversidade funcional ao longo dos gradientes ambientais, assim como o aprimoramento do conhecimento botânico para oferecermos uma nova janela para o entendimento da biodiversidade de plantas. No entanto, ainda faltam informações criticamente importantes e necessárias para ações de gestão e conservação em larga escala.

Recentemente, a pesquisa ecológica foi impulsionada pela necessidade de aprimorar a capacidade preditiva para entender como os ecossistemas responderão aos crescentes impactos antrópicos. Prever mudanças na composição das comunidades e na dinâmica dos ecossistemas requer uma melhor compreensão da importância ecológica das características estruturais, fisiológicas e fenológicas da vegetação atual (Chapin et al. 1997). A compreensão de como as características funcionais estão distribuídas espacialmente ou nas assembleias de plantas se faz necessária para entendermos o funcionamento atual e para prevermos o futuro do ecossistema, e é especialmente premente para florestas tropicais úmidas (Chadwick & Asner, 2016). As características funcionais são definidas como traços morfo-fisio-fenológicos que afetam a aptidão das plantas, através dos seus efeitos no crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle et al., 2007), e estão sendo cada vez mais utilizadas em estudos ecológicos (Cornelissen et al., 2003;

Kattge et al., 2011; Homolová et al., 2013) por permitirem a generalização de princípios de organização de comunidades entre diferentes áreas do globo e o escalonamento das respostas dos indivíduos para o ecossistema.

Diversos estudos utilizaram características funcionais para avaliar a importância dos filtros ambientais na caracterização da estrutura de florestas tropicais altamente diversas (Steege et al. 2006, Kraft et al. 2008, Katabuchi et al. 2012). No entanto, o entendimento de quais processos conduzem a estrutura funcional das comunidades ecológicas continua sendo um grande desafio (Verdier et al. 2012), pois a análise da composição de espécies mostrou-se limitada para a compreensão desse tema.

A combinação de características de uma planta torna cada espécie única e é o reflexo do resultado de processos de evolutivos e de montagem de comunidades que respondem a restrições ambientais abióticas e bióticas (Valladares et al. 2007, Buitrago et al. 2018), fatores que tornam a identificação acurada das espécies uma tarefa complexa. A correta identificação das espécies requer um alto nível de conhecimento taxonômico, confirmação de especialistas (Mori e Cunha, 1995) e a maioria dos inventários desconsidera a plasticidade, a presença de táxons crípticos (Gomes et al. 2013) e coleta principalmente amostras estéreis, o que dificulta a acurácia da identificação em larga escala de plantas em áreas hiper diversas, como nos trópicos (Hopkins, 2005). Assim, o melhor caminho para o estudo de ecologia de comunidades envolve a obtenção direta das características funcionais das espécies e/ou indivíduos que compõe as comunidades (McGill et al. 2006).

Apesar da sua importância para os estudos envolvendo processos ecológicos e evolutivos, o conhecimento sobre as características funcionais e diversidade florística das plantas ainda é carente, o que limita a nossa compreensão de como as comunidades de plantas e ecossistemas estão mudando. Este problema atinge em maior intensidade as regiões tropicais remotas, onde as características funcionais de plantas são difíceis de determinar, dada a inacessibilidade, alta

diversidade estrutural de espécies e paisagens extensas que desafiam os estudos (Chadwick & Asner, 2016, Martin et al. 2018, Costa et al. 2018).

A obtenção de dados de características funcionais ainda é muito laboriosa, onerosa e poucos estudos coletam esses dados para todos os indivíduos e/ou espécies de um sítio ou para diferentes sítios. Na maioria dos estudos a coleta dos dados funcionais ainda é limitada, contemplando somente uma pequena área e poucas espécies (Homolová et al., 2013). Sendo assim, uma solução alternativa para permitir estudos abrangentes seria encontrar proxies para estas características, sendo os proxies fáceis, rápidos e precisos o suficiente para os fins da maioria dos estudos. Um potencial proxy seria a espectroscopia, como a técnica FT-NIR, que é aplicada em diferentes campos de conhecimento para determinação química e de propriedades físicas de objetos (Workmann & Weyer, 2008). O FT-NIR realiza análise com alta precisão em qualquer molécula que apresente, principalmente, ligações de C-H, O-H, N-H, S-H e C=O (Li et al. 2012; Pasquini 2003). A técnica está relacionada com a natureza das ligações moleculares, que por sua vez são definidas pelas ligações entre os átomos e/ou grupo de átomos (grupos funcionais) que formam a amostra. As informações sobre esses grupos funcionais podem ser expressas de diferentes formas na espectroscopia. Quando uma amostra orgânica é irradiada, as ligações químicas vibram continuamente provocando um alongamento e flexão das moléculas que, por sua vez, provoca um tipo de movimento de onda que é característico do grupo funcional que a compõe (Foley et al. 1998). O contato da luz incidente FT NIR no tecido da amostra gera uma resposta espectral que é uma função da composição química e da estrutura das células e morfologia interna da amostra (Ponzoni 2002), que possivelmente seja característica da espécie. A utilização de métodos espectroscópicos rápidos para caracterizar características foliares confere uma economia de tempo considerável, permitindo executar um maior número de medições e cobrir regiões geográficas mais amplas (Serbin et al. 2014).

A detecção remota, através de técnicas espectroscópicas, tem desempenhado um papel cada vez mais importante no estudo químico das plantas (Asner & Martin 2009, Ustin et al. 2009). A espectroscopia de folhas tem mostrado bons resultados para a ligação das propriedades ópticas com uma gama de características químicas foliares (Cartão et al. 1988, Petisco et al. 2006; Asner et al. 2014, Chadwick and Asner, 2016) e de madeira (Tsuchikawa & Kobori, 2015). Além disso, estudos prévios mostraram que propriedades espectrais das folhas podem prever uma ampla gama de atributos foliares em ecossistemas tropicais e temperados (Doughty et al. 2017, Asner et al. 2014, Serbin et al. 2014;), bem como espécies (Krajsek et al. 2008; Castillo et al. 2008; Fan et al. 2010; Durgante et al. 2013, Lang et al. 2015). No entanto, grande parte dos estudos até hoje realizados foram através de sensoriamento remoto, poucos utilizaram material seco coletado previamente para estimar as características (Costa et al. 2018, Serbin et al. 2014).

Este estudo pretende acelerar a obtenção de informações funcionais e de identificação taxonômica através do uso da promissora técnica espectroscópica FT-NIR como proxy para as medidas diretas. Medidas espectroscópicas podem ser obtidas em material seco, o que permite que grandes quantidades de amostras já coletadas e depositadas em herbário sejam analisadas e que portanto, a real diversidade da Amazônia seja conhecida, mesmo que os locais onde estas amostras foram obtidas no passado não possam ser visitados atualmente ou não possuam condições de infraestrutura para as medidas funcionais. **No primeiro capítulo**, utilizamos as amostras de ramos e folhas da Reserva Ducke, AM, para identificação taxonômica baseada em espectroscopia FT-NIR. Analisamos o potencial da espectroscopia FT-NIR para discriminar espécies, gêneros e famílias de um grupo diversificado de árvores amazônicas usando amostras de ramos e testamos se os espectros dos ramos fornecem discriminação mais precisa do que aqueles baseados em folhas. Utilizar amostras de ramos para análise taxonômica no FT-NIR pode oferecer algumas vantagens em relação às folhas, pois as folhas são geralmente mais variáveis e plásticas que a madeira, p.ex.

folhas em diferentes estágios de desenvolvimento podem diferir na espessura da parede celular e na composição química (Raven et al. 2001; Dhugga, 2001), e isso pode alterar a resposta espectral (Lang et al. 2015; Wu et al. 2016). **No segundo capítulo** desta tese, verificamos a capacidade de um modelo baseado em dados espectrais FT-NIR para estimar características foliares e de madeira de indivíduos arbóreos amazônicos. No mais, testamos se este modelo seria eficaz para prever características de um grupo externo cuja região geográfica não compôs o modelo e se a acurácia das estimativas aumentaria quando há representantes da região geográfica no modelo. As características funcionais foram coletadas em 5 sítios diferentes da região amazônica, sendo 4 na Amazônia brasileira e 1 sítio na Amazônia peruana. Os sítios foram escolhidos para cobrir o gradiente de variação de solos e clima da bacia Amazônica. Coletamos em torno de 2000 indivíduos e todos esses tiveram leituras espectrais obtidas para a construção do modelo generalizado. **No terceiro capítulo**, testamos a capacidade das características estimadas pelo modelo gerado no primeiro capítulo em recuperar os padrões de composição funcional associados aos gradientes ambientais. Para isso, avaliamos se solo e topografia afetam os padrões de distribuição funcional dos indivíduos coletados nos cinco sítios ao longo das florestas da Amazônia brasileira e peruana. Comparamos os resultados encontrados pelos modelos baseados em características funcionais estimadas por FT-NIR com os resultados obtidos em modelos baseados em dados coletados em campo.

Objetivos

O principal objetivo desta tese foi avaliar a eficácia da Espectroscopia do Infravermelho Próximo (FT-NIR) como um atalho para estudos ecológicos e botânicos em larga escala na Amazônia.

Capítulo 1: Analisar o potencial da espectroscopia FT-NIR para discriminar espécies, gêneros e famílias de um grupo diversificado de árvores amazônica usando amostras de ramos e testar se os espectros de amostras de ramos fornecem discriminação mais precisa do que aqueles baseados em folhas.

Capítulo 2: Construir um modelo generalizado para estimar as características funcionais de folhas e ramos de indivíduos arbóreos amazônicos em uma escala regional.

Capítulo 3: Testar a capacidade das características estimadas por espectroscopia em recuperar os padrões de composição funcional associados aos gradientes ambientais.

CAPÍTULO 1

Discrimination of taxonomic identity at species, genus and family levels using Fourier Transformed Near-Infrared Spectroscopy (FT-NIR)

Carla Lang, Danilo R. A. Almeida e Flávia R. C. Costa

Manuscrito publicado na **Forest Ecology and Management** 406 (2017) 219–227.

Abstract

Fourier Transformed Near-infrared spectroscopy (FT-NIR) has previously been shown to be effective in species discrimination of plant species, this prompted us to ask if higher taxonomic levels could also be discriminated, and if discrimination based on branch pieces would be equally efficient or better than based on leaves. We tested this with a sample of 384 branches and 349 leaves of 40 Amazonian species. We obtained spectral readings of dry branch and leaf material, and compared the rate of correct predictions of species, genera and family with a classifier based on Linear Discriminant Analysis (LDA). Discrimination of species, genus and family with Fourier Transformed Near- Infrared Spectroscopy (FT-NIR) was good using either branches or leaves. We obtained an average of 90.8% correct species identifications over all species based on branch FT-NIR profiles, and 94.1% based on leaves. Also, we obtained more than 95% correct genus and family identifications. Most of the identification errors occurred among species, genera and families of distinct clades. Near-infrared spectroscopy has great potential for discriminating species from branch samples and is suitable to discriminate a diverse range of genera and families of Amazonian trees.

Key words: Discrimination, species, Fourier Transformed Near-Infrared Spectroscopy, branch, leaf

Introduction

Conservation of tropical forests and trees, as much as sustainable management (Sarmiento et al. 2011) require accurate species identification (Hopkins, 2005). However, correct species identification requires a high level of taxonomic expertise, confirmation by specialists and the presence of reproductive material (Mori & Cunha, 1995), which hinder large scale accurate identification of plants in hyper-diverse areas such as the tropics (Hopkins, 2005). Most plant collections from plot-based inventories are sterile specimens, what increases the probability of misclassification (Gomes et al. 2013). According to Ferreira & Hopkins (2004), it is common that in

inventories many different species are grouped under a single name due to high morphological similarity.

The classic use of morphological traits for species identification is limited since it does not consider either phenotypic plasticity or the existence of cryptic taxa (Gomes et al. 2013). Therefore, it is necessary to develop new research tools to improve identification. One such tool is Fourier Transformed Near-Infrared Spectroscopy (FT-NIR) (Pastore et al. 2011; Lang et al. 2015), a highly cost-effective non-destructive technique, that is fast and requires no pre-treatment of samples (Pastore et al. 2011; Fernandez et al. 2011).

Applications of Fourier Transformed Near-Infrared Spectroscopy (FT-NIR) can be found in all areas of science. In forestry science, FT-NIR has been used to predict the chemical, physical, and mechanical properties of wood (Schimleck et al. 2003; Tsuchikawa & Kobori, 2015). The technique has also been successfully used to determine plant geographical provenance (Sandak et al. 2011; Li et al. 2012). Recently, FT-NIR has been revealed as a promising tool in the discrimination and identification of species in many biological groups. Close animal species (red and fallow deer – Tollenson et al. 2005; amur and snow leopards – Johnson et al. 2013) can be discriminated by NIR spectroscopy of their faeces. FT-NIR spectroscopy of plant leaves has been shown to be very accurate for discrimination of plant species (Krajsek et al. 2008; Castillo et al. 2008; Fan et al. 2010; Durgante et al. 2013), even at different developmental stages (Lang et al. 2015). The method also has also been demonstrated as a tool to assist discrimination of woods (Muñiz et al. 2012), even within complex and highly similar groups such as mahogany (Pastore et al. 2011; Braga et al. 2011). Furthermore, other spectroscopic techniques based on spectral data have been used to identify species (Asner & Vitousek, 2005; Feret & Asner, 2011) or their chemical properties (Asner et al. 2014).

The previous successes in the use of FT-NIR spectroscopy for species discrimination prompted us to ask if higher taxonomic levels could also be discriminated. Some studies indicate that this is possible for classes or clades in angiosperms (Carballo-Meilan 2016; Cavender-Bares et

al. 2016), and a small demonstration (only three genera) of the possibility of separating genera (Gorgulu et al. 2007). Still open is the question of how much consistency there is in the signal of genera and families so these can also be predicted by FT-NIR spectroscopy. These previous studies also have examined few clades, and therefore a generalization of the discrimination capacity of FT-NIR spectra for higher levels of phylogeny is still lacking.

Most analyses of plants for discrimination have been based on leaves. The use of branch samples for taxonomic analysis in FT-NIR may provide some advantages compared to leaves, as leaves are generally more variable and plastic than wood. It is well known that leaves at different developmental stages may differ in cell wall thickness, and chemical composition (Raven, 2001; Dhugga, 2001), and these could change the spectral response (Lang et al. 2015; Wu et al. 2016). Beyond variability, it is well known that throughout development leaves are cumulatively contaminated by fungi and bacteria, both internally and externally (Eigenbrode & Espelie 1995; Flaishman et al. 1995; Bringe et al. 2006), and this contamination can affect the structure and chemical composition, thus modifying leaf spectral properties (Ashourloo et al. 2014). Branches on the other hand are expected to have lower incidence of contamination, since their inner tissues are protected by bark, what would result in a cleaner spectral response compared to leaves.

As for the leaves, spectral FT-NIR measurements of branches can be obtained from dry material, which allows larger number samples already collected and deposited in herbarium collections to be analyzed or reanalyzed, as only a small branch piece (~0.5cm in length and ~ 0.35 cm in diameter) is needed, which will not cause damage to voucher specimens. The advantage of branch samples for spectral readings of herbarium samples is that a piece can be obtained from samples that have been glued or tightly sewn, what is difficult or impossible for leaves.

Considering the importance of correct identification for conservation, sustainability and for knowledge about biodiversity, this study aims to analyze the potential of FT-NIR spectroscopy to discriminate species, genera and families of a diverse group of Amazon trees using branch samples,

and to test if FT-NIR spectra of branch samples provide more accurate discrimination than those based on leaves.

Materials and Methods

Branch and leaf samples were collected at Ducke Forest Reserve (2°55'S, 59°59'W), which covers 10.000 ha of terra-firme tropical rain forest. Mean annual temperature is around 26°C and mean annual rainfall 2400-2700 mm (Marques-Filho et al.1981). Vegetation is dense terra-firme forest, with a closed canopy 30-37 m high and emergent trees up to 40-45 m (Ribeiro et al. 1999).

Sampling collection

Samples were collected from trees in 15 permanent plots chosen to cover a gradient of topographic conditions. We included only species that had at least 4 individuals. We collected a branch at least 40 cm long from each individual, from the most illuminated side of the canopy. Branches with visible signals of sickness and epiphylls were avoided, as much as possible.

In the laboratory, we took a piece with 0.5 cm in length and with an average of approximately 0.35 cm in diameter at the base of the branch. The branch piece for FT-NIR, with the bark included, was stored in a paper envelope with silica, until silica completely changed color, around one week after. New silica was added to keep the sample dry. We took the best three leaves of the branch for FT-NIR readings, these were oven-dried (60°C) for 1 or 2 days until completely dry, taking the care of keeping them flat as if it was a herbarium voucher.

The 40 species used in the study belong to 26 genera and to 18 botanical families from central Amazonia (Table 1). Some of these species are known for being difficult to identify based solely on morphological characters, such as the species-rich genera *Protium* (Burseraceae), *Eschweilera* (Lecythidaceae), and *Licania* (Chrysobalanaceae). A total of 384 branch and 349 leaf samples were used, some leaf samples were lost or damaged during transportation.

Species identifications were provided by the curator of The Biological Dynamical of Forest Fragments Project botanical collections and by parataxonomists, the later were experienced professionals trained by taxonomists during the production of the Guide to the Flora of Reserva Ducke (Ribeiro et al. 1999).

FT-NIR spectroscopy measurements

One branch piece and three leaves were scanned per specimen. Two readings were obtained from the branch, one in each of the transversal sides of the branch piece, including all tissues from pith to bark. Six readings were obtained for leaves of each specimen, two per leaf, one from each side (adaxial and abaxial surfaces). Leaf readings were taken mostly from the median portion and avoiding major veins and any signals of injury or disease. Branch and leaf spectra were collected with a Thermo Nicolet spectrophotometer: Fourier Transform Near-Infrared (FT-NIR) Spectroscopy Analyser from Thermo Fisher Scientific, Waltham (Massachusetts), United States, model Antaris FT-NIR II Method Development System (MDS), controlled by Result™ Software.

The spectral readings are expressed as absorbance values between the wavenumbers 4.000 to 10.000 cm^{-1} in the near-infrared and each spectrum consists of 1557 absorbance values. Each reading produced by the instrument was the average of 16 scans with a resolution of 8cm^{-1} . This resolution was chosen after visual examination of the spectra of several samples in resolutions from 4 to 16 cm^{-1} for detection of noise, and also based on literature (Braga et al. 2011, Pastore et al. 2011, Durgante et al. 2013). These indicated that 8cm^{-1} provides a good signal-to-noise response and minimizes the time required for processing. An opaque black body was placed over the point where the spectral readings were collected to avoid light scattering. A background calibration, performed automatically by the equipment, was performed before each reading was taken.

Analyses

Linear Discriminant Analysis (LDA) was generated to assess the capacity of the FT- NIR spectra to distinguish species, genera and families. LDA has been successfully used to discrimination of species (e.g. Feret & Asner 2011; Carballo-Meilan et al. 2014; Lang et al. 2015) because of its capacity to extract the discriminant traits to classify the information. LDA reduces the high dimensionality of absorbance data, selecting the linear combination of traits (in this cases wavelengths) that best discriminates among categories (in this case species). For LDA discrimination, the pooled within-class covariance matrix and predictor variables from training samples are used to generate discriminant functions for each category (Tabachnick and Fidell 1989, Clark et al. 2005). The category is selected based on the highest posterior probability of the functions. LDA demands attention to avoid misclassification (Féret and Asner, 2011). One of the potential problems is the multicollinearity among the variables used in the models, but this affects mainly the determination of the importance of individual predictors (Tormod Næs and Bjørn-Helge Mevik 2001), which was not the intention here. Another potential limitation is sample size, i.e. the data set should contain more samples than variables (Morgan and Bartick 2007). This is difficult for spectral data, which contain several variables. A possible solution would be to do a reduction based on screening and excluding the features less informative regarding the prediction problem (Neto et al. 2016), but this procedure could eliminate significant features from the data affecting the performance of the classification models (Dauwels et al. 2010). We therefore used all the spectral variables in our analyses.

Discriminant analyses were conducted using absorbance values at all wavenumbers of the FT-NIR (4000 to 10.000 cm^{-1}) spectrum. The functions were generated from two different sets of data readings: 1) average of 2 readings of the branches (hereafter Branch model), and 2) average of 6 readings of the leaves (hereafter Leaf model). Functions were generated with 2/3 of the samples of each species, and the remaining 1/3 was used for validation. These models were repeated 100

times with randomization of the subassemblies and the average of the 100 iterations were compared. For each of the tests described, we obtained the percentage of correct identifications.

To determine the phylogenetic relationships between species, a phylogenetic tree was generated with the Phylomatic software (<http://www.phylodiversity.net/phylomatic>), an online phylogenetic query tool which returns a phylogenetic hypothesis for the relationships among taxa selected. To do this, we used the `read.newick` function and the R package Picante (Kembel et al. 2010).

All analyses were performed in R version 3.1.0 environment (R Core Team 2014).

Results

Are branch samples better than leaf samples for predicting species using FT-NIR?

The results of the test series are shown in Table 1 and Figure 1 and 2. The model built with spectroscopic readings from branches was able to predict species with 90.8 % accuracy, averaged over all species. The model built with leaf samples, was able to predict species identity with 94.1 % accuracy.

Table 1. Results of discriminant analysis for the species level. The third and fourth columns are the number of specimens used to obtain FT-NIR spectra. Accuracy of predictions shows the percentage of correct identifications for each species, based on leaf or branch models that used all wavelengths of the NIR spectrum. The average accuracy over all species is shown in last line of the table.

Linear Discriminant Analyses (LDAs) Model: Function generated with 2/3 of the total sample, branches or leaves. Validation: the remaining 1/3 of the total sample.

| Family | Species | #specimens | | Prediction accuracy | |
|------------------|--|------------|------|---------------------|------------|
| | | Branch | Leaf | Branch model | Leaf model |
| Annonaceae | <i>Duguetia flagellaris</i> Huber | 24 | 23 | 96.43 | 95.5 |
| Burseraceae | <i>Protium grandifolium</i> Engl. | 5 | 5 | 100 | 97 |
| | <i>Protium hebetatum</i> D.C. Daly | 35 | 33 | 94.2 | 93.33 |
| | <i>Protium pilosissimum</i> Engl. | 7 | 7 | 99 | 100 |
| | <i>Protium pilosum</i> (Cuatrec.) Daly | 7 | 4 | 60.5 | 100 |
| | <i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze | 6 | 7 | 84 | 100 |
| Chrysobalanaceae | <i>Licania caudata</i> Prance | 5 | 5 | 34 | 100 |
| | <i>Licania hirsuta</i> Prance | 6 | 6 | 29 | 84 |
| | <i>Licania micrantha</i> Miq. | 13 | 13 | 92.33 | 96.67 |
| | <i>Licania occultans</i> Prance | 8 | 8 | 71 | 74.5 |
| Euphorbiaceae | <i>Senefeldera macrophylla</i> Ducke | 16 | 4 | 100 | 100 |
| Fabaceae | <i>Inga obidensis</i> Ducke | 10 | 10 | 93 | 83 |
| | <i>Zygia ramiflora</i> (F. Muell.) Kosterm. | 6 | 5 | 88.67 | 100 |
| Lecythidaceae | <i>Corythophora alta</i> R. Knuth | 7 | 6 | 83 | 89.33 |
| | <i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A. Mori | 7 | 7 | 75 | 88 |
| | <i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.) S.A. Mori | 5 | 5 | 68.5 | 72.75 |
| | <i>Eschweilera tessmannii</i> R. Knuth | 8 | 7 | 97 | 100 |
| | <i>Eschweilera truncata</i> A.C. Sm. | 16 | 16 | 94 | 100 |
| | <i>Eschweilera wachenheimii</i> (Benoist) Sandwith | 9 | 11 | 89 | 84.5 |
| Malvaceae | <i>Theobroma silvestre</i> Spruce ex K. Schum. | 10 | 10 | 89.67 | 100 |

| | | | | | |
|--|---|------------|------------|-------------|-------------|
| Melastomataceae | <i>Henriettella caudata</i> Gleason | 11 | 11 | 100 | 100 |
| Moraceae | <i>Brosimum rubescens</i> Taub. | 10 | 10 | 88.67 | 91.33 |
| | <i>Helianthostylis sprucei</i> Baill. | 12 | 12 | 98.33 | 98.33 |
| | <i>Naucleopsis caloneura</i> (Huber) Duce | 7 | 7 | 99 | 100 |
| Myristicaceae | <i>Iryanthera coriacea</i> Duce | 7 | 7 | 100 | 97 |
| | <i>Virola calophylla</i> (Spruce) Warb. | 6 | 6 | 99 | 100 |
| | <i>Virola sebifera</i> Aubl. | 10 | 9 | 81 | 59 |
| Myrtaceae | <i>Eugenia sp.nov.floraducke</i> | 10 | 10 | 100 | 100 |
| Rubiaceae | <i>Psychotria astrellantha</i> Wernham | 7 | 7 | 100 | 99.5 |
| Rutaceae | <i>Adiscanthus fusciflorus</i> Duce | 16 | 14 | 95.25 | 93.25 |
| Salicaceae | <i>Ryania pyrifera</i> (Rich.) Uittien & Sleumer | 5 | 5 | 97.5 | 100 |
| | <i>Ryania speciosa</i> Vahl | 8 | 8 | 95 | 100 |
| Sapotaceae | <i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni | 14 | 6 | 97 | 100 |
| | <i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre | 10 | 8 | 94.67 | 99.5 |
| Siparunaceae | <i>Siparuna cristata</i> (Poepp. & Endl.) A. DC. | 7 | 6 | 100 | 100 |
| | <i>Siparuna decipiens</i> (Tul.) A. DC. | 4 | 4 | 100 | 95 |
| | <i>Siparuna poeppigii</i> (Tul.) A. DC. | 4 | 4 | 100 | 100 |
| Urticaceae | <i>Pourouma ovata</i> Trécul | 9 | 8 | 98 | 100 |
| Violaceae | <i>Paypayrola grandiflora</i> Tul. | 7 | 7 | 83 | 100 |
| | <i>Rinorea racemosa</i> (Mart.) Kuntze | 10 | 8 | 85.67 | 100 |
| Total of specimens | | 384 | 349 | | |
| Percentage of correct identification over all species | | | | 90.8 | 94.1 |

achieved this accuracy level with the leaf model. Five species were consistently predicted correctly with both models (*Eugenia sp. nova*, *Senefeldera macrophylla*, *Henriettella caudata*, *Siparuna cristata* and *Siparuna poeppigii*). There were cases where the species was well or reasonably predicted in a model and poorly predicted in the other (e.g. *Protium pilosum*, *Licania caudata*, *L. hirsuta*, *Virola sebifera*, *Paypayrola grandiflora*, *Rinorea racemosa* and *Tetragastris panamenis*).

Is it possible to predict the identity of genus and family using FT-NIR spectroscopy?

The capacity to predict genus and families with FT-NIR spectra was very good using either branches or leaves. The results of the test series are shown in Tables 2 and 3 and Figure 3 and 4. For the Branch model, discriminant analysis had an average accuracy, over all genera, of 94.9%, and for the Leaf model mean accuracy was 96.9%. Four genera were not so well predicted by the Branch model, *Corythophora* (67.5%), *Paypayrola* (81.5%), *Rinorea* (81.6%) and *Tetragastris* (83%) but they were better predicted, 88%, 99.5%, 100 % and 100% respectively, by the Leaf model. Fourteen, out of 26 genera, had some mismatch between predictions based on leaf or branch models, and for most of these a better prediction was obtained from leaves. For most genera, the percentage of correct responses was greater than 90% accuracy for the two models, which shows that the FT-NIR is able to predict genera with reliability.

Table 2. Results of discriminant analysis for the genus level. The second column is the number of species per genus used to obtain FT-NIR spectra. Accuracy of predictions shows the percentage of correct identifications for each genus, based on leaf or branch models that used all wavelengths of the NIR spectrum. The average accuracy over all genus is shown in last line of the table.

Linear Discriminant Analyses (LDAs) Model: Function generated with 2/3 of the total sample, branches or leaves. Validation: the remaining 1/3 of the total sample

| Genus | # species/genus | Branch Model | Leaf Model |
|------------------------|------------------------|----------------------------|----------------------------|
| | | Prediction Accuracy | Prediction Accuracy |
| <i>Adiscanthus</i> | 1 | 93.75 | 94 |
| <i>Brosimum</i> | 1 | 87 | 89.67 |
| <i>Chrysophyllum</i> | 1 | 99.5 | 100 |
| <i>Corythophora</i> | 1 | 67.5 | 88 |
| <i>Duguetia</i> | 1 | 95.14 | 95.67 |
| <i>Eschweilera</i> | 4 | 96.83 | 100 |
| <i>Eugenia</i> | 1 | 97.67 | 99.67 |
| <i>Helianthostylis</i> | 1 | 99 | 98 |
| <i>Henriettella</i> | 1 | 100 | 100 |
| <i>Inga</i> | 1 | 88 | 79 |
| <i>Iryanthera</i> | 1 | 100 | 97 |
| <i>Licania</i> | 4 | 91.44 | 96.22 |
| <i>Micropholis</i> | 1 | 94 | 100 |
| <i>Naucleopsis</i> | 1 | 99 | 100 |
| <i>Paypayrola</i> | 1 | 81.5 | 99.5 |
| <i>Pourouma</i> | 1 | 94.5 | 98.5 |
| <i>Protium</i> | 4 | 97.44 | 97.64 |
| <i>Psychotria</i> | 1 | 100 | 95.5 |
| <i>Rinorea</i> | 1 | 81.67 | 100 |
| <i>Ryania</i> | 2 | 99 | 100 |
| <i>Senefeldera</i> | 1 | 100 | 100 |
| <i>Siparuna</i> | 3 | 100 | 99.75 |
| <i>Tetragastris</i> | 1 | 83 | 100 |
| <i>Theobroma</i> | 1 | 89.33 | 100 |

| | | | |
|---|---|-------------|-------------|
| <i>Virola</i> | 2 | 99.67 | 80.67 |
| <i>Zygia</i> | 1 | 93.67 | 100 |
| Average percentage of correct identifications over all genus | | 94.9 | 96.9 |

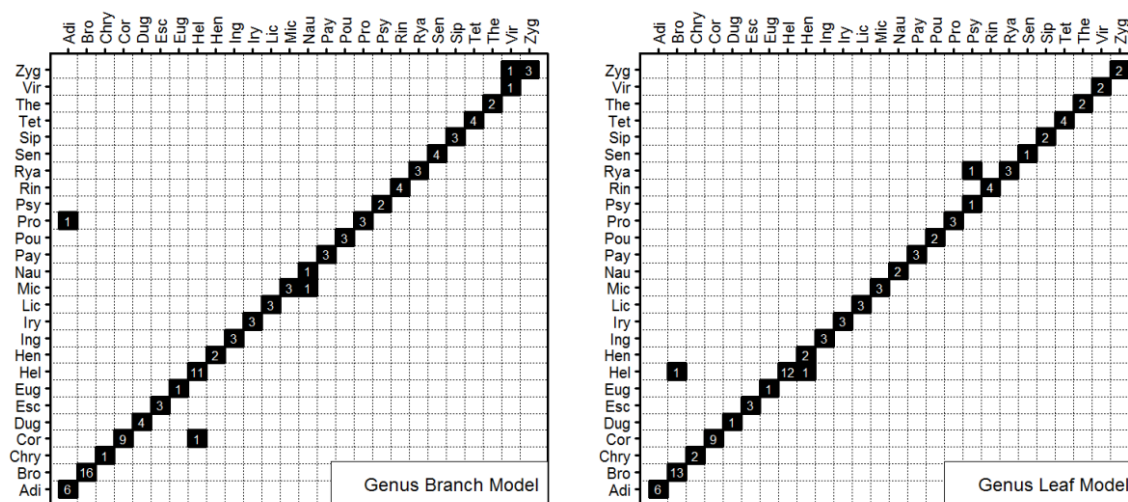


Fig 3. Matrices with the results of LDA for the Branch and Leaf Model. The observed genera names are given in columns, while predicted names are given in rows. Therefore, the values on the diagonal are correct predictions, and off-diagonal values are wrong predictions. Abbreviations: Adi= *Adiscanthus*, Bro= *Brosimum*, Chr= *Chrysophyllum*, Cor = *Corythophora*, Dug= *Duguetia*, Esc = *Eschweilera*, Eug = *Eugenia*, Hel = *Helianthostylis*, Hen = *Henrietella*, Ing= *Inga*, Iry = *Iryanthera*, Lic = *Licania*, Mic = *Micropholis*, Nau = *Naucleopsis*, Pay = *Paypayrola*, Pou= *Pouroma*, Pro= *Protium*, Psy = *Psychotria*, Rin = *Rinorea*, Rya = *Ryania*, Sen = *Senefeldera*, Sip = *Siparuna*, Tet = *Tetragastris*, The = *Theobroma*, Vir = *Virola*, Zyg = *Zygia*.

Most of the 18 families were predicted accurately in both models, indicating that near infrared spectroscopy is efficient also for discriminating botanical families. Discriminant analysis had an average accuracy of 96.1% for the Branch model, and 97.3% for Leaf model. Only two

families, Violaceae (86%) and Malvaceae (88%) did not get hit percentage above 90% in Branch model. Only one family, Melastomataceae, was consistently predicted correctly by both models.

Table 3. Results of discriminant analysis for the family level. The second column is the number of species per family used to obtain FT-NIR spectra. Accuracy of predictions shows the percentage of correct identifications for each family, based on leaf or branch models that used all wavelengths of the NIR spectrum. The average accuracy over all family is shown in last line of the table.

Linear Discriminant Analyses (LDAs) Model: Function generated with 2/3 of the total sample, branches or leaves. Validation: the remaining 1/3 of the total sample

| Family | #species/family | Branch Model | Leaf Model |
|------------------|-----------------|---------------------|---------------------|
| | | Prediction Accuracy | Prediction Accuracy |
| Annonaceae | 1 | 96.14 | 96.67 |
| Burseraceae | 5 | 97.33 | 97.62 |
| Chrysobalanaceae | 4 | 90.89 | 96.67 |
| Euphorbiaceae | 1 | 99.25 | 100 |
| Fabaceae | 2 | 99.75 | 92.5 |
| Lecythidaceae | 6 | 97.4 | 98.6 |
| Malvaceae | 1 | 88.33 | 99.67 |
| Melastomataceae | 1 | 100 | 100 |
| Moraceae | 3 | 99.75 | 97 |
| Myristicaceae | 3 | 99.5 | 97 |
| Myrtaceae | 1 | 97 | 98.67 |
| Rubiaceae | 1 | 100 | 94.5 |
| Rutaceae | 1 | 93.75 | 92.75 |
| Salicaceae | 2 | 98.33 | 100 |
| Sapotaceae | 2 | 93.71 | 98.5 |
| Siparunaceae | 3 | 99.75 | 100 |

| | | | |
|--|---|-------------|-------------|
| Urticaceae | 1 | 90.5 | 90 |
| Violaceae | 2 | 86.2 | 98.75 |
| Average percentage of correct identifications over all family | | 96.1 | 97.3 |

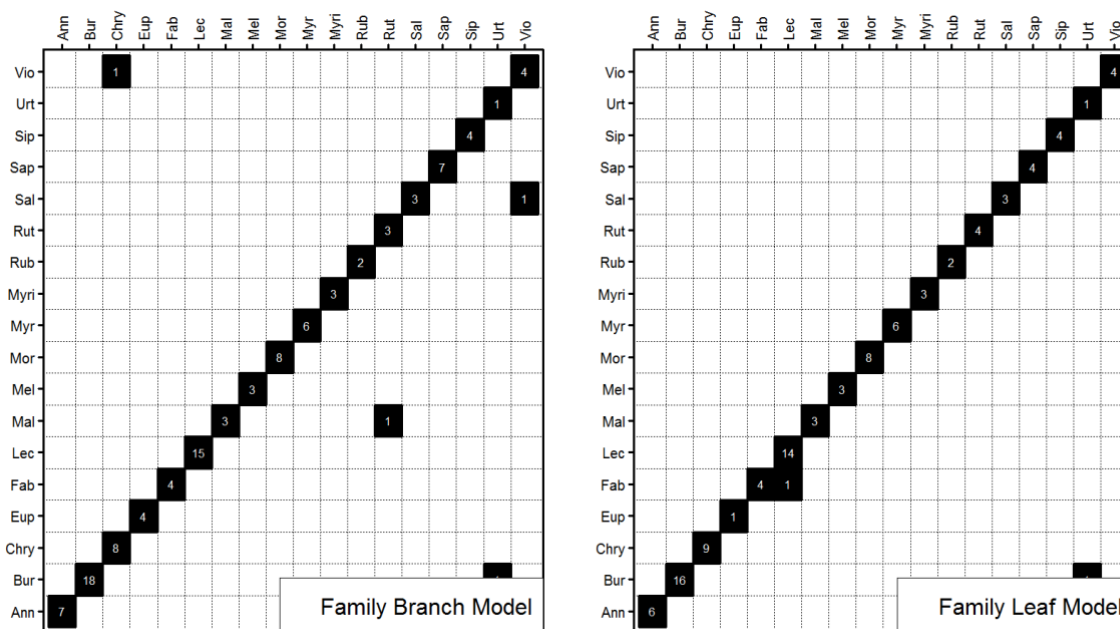


Fig 4. Confusion matrices for results of LDA with the Branch model and Leaf model. The observed families' names are given in columns, while predicted names are given in rows. Therefore, the values on the diagonal are correct predictions, and off-diagonal values are wrong predictions. Abbreviations: Ann = Annonaceae, Bur = Burseraceae, Chry = Chrysobalanaceae, Eup = Euphorbiaceae, Fab = Fabaceae, Lec = Lecythidaceae, Mal = Malvaceae, Mel = Melastomataceae, Mor = Moraceae, Myr = Myrtaceae, Myri = Myristicaceae, Rub = Rubiaceae, Rut = Rutaceae, Sal = Salicaceae, Sap = Sapotaceae, Sip = Siparunaceae, Urt = Urticaceae, Vio = Violaceae.

Comparing the results of confusion matrices for species, genus and family, both for branches and leaves (Fig. 1, 2, 3 and 4) with the hypothetical phylogenetic tree (Fig. 5), we observe that, in most cases, identification errors occurred between different clades. Using the branch model at the species level, 60% of the samples which had the FT-NIR identification different from the

original assigned name were classified as species belonging to same genus and/or family of the original identification. But when using leaves, 60% of the errors were among species belonging to a different genus. At the genus level, more than 50% of identification errors based on the branch model occurred between different families, however for leaves, 100% of identification errors occurred within same family. At the family level, 50% of errors of the branch model were between families belonging to the same order, but for leaves, all errors were between families of different orders.

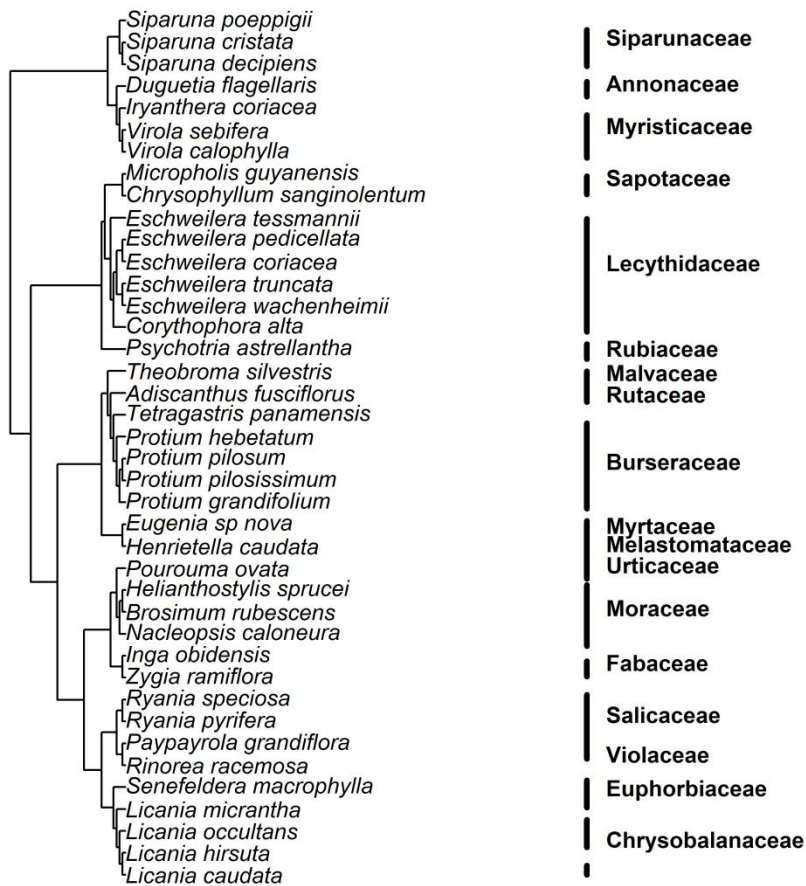


Fig 5. Representation of the phylogenetic relationships of the species used at the study. On the right side are the families and order that each species belong.

Discussion

Our results indicated that Fourier Transformed Near-Infrared Spectroscopy (FT-NIR) is an effective tool for discriminating trees species, genus and family using branches as well as leaves. In our study, we obtained an average, over all species, of 90.8% correct species identifications for plants when we used all NIR wavelengths to construct the discriminant functions based on branch FT-NIR profiles. Our study indicated that discriminations based on the Branch model differed little (~ 3.5%) from those based on the Leaf model. We have also demonstrated that it is possible to identify genus and family using branch or leaf samples with high accuracy. Moreover, most of the identification errors occurred among species, genera and families of distinct clades.

Branch samples are not better than leaves for FT-NIR based taxonomic discrimination

We hypothesized that discriminations based on branches would provide more accurate predictions, given the chance that leaves could contain more contamination by micro-organisms, that might spoil the spectral pattern of a species. The presence of micro-organisms infecting the leaf tissue affects its structure and chemistry, changing its spectral properties (Ashourloo et al. 2014). The infection by fungi, bacteria, lichens, and algae on surfaces of the leaves can lead to significant changes in optical properties of the leaves (Smith 1982; Roberts et al. 1998). Branch samples were expected to be less infected than leaves since the inner tissues are protected by bark, and bark represents only a very small part of the sample that was read. However, the level of accuracy obtained with branches was slightly lower than that obtained with leaves, and therefore contamination by microorganisms may not be a big source of variation of leaf spectra affecting discriminations.

Leaves have large internal variation of physical properties, given by the distribution of venation, and this may be represented differently in each sub-sample (1 cm²) that is read by the spectrometer, while the whole transversal surface of the branch samples are read. Leaf age is

another source of variation in spectral signal (Wu et al. 2016), and although we can assure that we did not use young leaves, we do not know how much variation in leaf age was included in our samples. Age and internal physical variation can be the causes of some of the mismatches in identifications based on leaves, instead of microbial contamination.

Besides that, sample size is not large and much probably, it did not include all-natural spectral variation that could affect results. Beyond sample size, it is possible that there is just less spectral variation in wood, caused by less biochemical variation compared to leaves, what could reduce the potential of species discrimination based on wood as observed here. However, this possible difference in biochemical variation does not seem to be a major limitation for the use of branches for discriminating taxonomic levels with FT-NIR spectroscopy, since the difference between leaf and branch models was small (3.5% on average).

Other potential sources of variation in wood spectra that could reduce its quality are surface roughness (Cooper et al. 2011), sample form and granulometry (Nisgoski et al. 2015). In this study, we used branch samples that were cut with knife or garden scissors, which may have produced surface irregularities in some samples. This led us to review our branch samples and we found that some of *Paypayrola grandiflora* and *Rinorea racemosa* were irregularly cut. These irregular cuts could explain why these species were not so well predicted by the branch model, but well predicted by the leaf model. Furthermore, variation in the age of samples imply some variation in the proportion of early to latewood present in the branch piece, affecting wood density, and this property does affect the FT-NIR spectra of wood (Cooper et al. 2011). This variation in wood density within species may have also been the source of some errors in identifications with FT-NIR spectra.

Our results expand the previous studies demonstrating that species can be discriminated by FT- NIR of wood samples but were restricted to comparisons of few species (Pastore et al. 2011; Braga et al. 2011; Cooper et al. 2011). We conclude that discriminant function models to identify

species derived from leaf FT-NIR spectra can better capture the spectral variability in most cases than models based on branch samples. However, even in the absence of leaf samples, it is still possible to predict plant identity based on branch spectra with a good degree of reliability. This can be of help in situations where herbarium samples are glued to cardboard and leaves could not be read, but still a small piece of branch could be cut, and also when leaf collections are in too bad health conditions to provide accurate results. Our results also suggest that small pieces of wood collected from trunks of trees that are too high for leaf collection can be used for identification, given that a FT-NIR spectral model is developed. However, the FT-NIR method for wood identification is still in an early stage of development, requiring further study of the variables that influence the branch or wood spectrum.

Near Infrared Spectroscopy is efficient for discrimination of tree genus and family

Our study revealed that it is possible to identify tree genus and family using spectral data with accuracy, using either branch or leaves. We obtained, on average, more than 95% correct genus and family identifications. Previous work has demonstrated that it is possible to discriminate the higher taxonomical levels using spectral data, but mostly these studies examined a limited range of clades. Carballo-Meilan et al. (2014, 2016), for example obtained successful discrimination of 2 orders and 2 families, while here we expanded this type of evaluation to the successful discrimination of 18 families and 26 genus spread on the Angiosperm phylogeny. These levels up the potential of FT-NIR derived models to speed herbarium and inventory plots routines of identification.

There is considerable variation in leaf and wood composition at many levels, (Martin 2006; Carballo-Meilan et al. 2014), in terms of lipids, proteins, carbohydrates such as cellulose, lignin and polysaccharides (Zimmermann & Kohler 2014; Luz 2006), mostly compounds that are associated with the structure of the plant cell wall (Gorshkova et al. 2010). This variation has been associated

with the most informative regions of the NIR spectrum for species (Durgante et al. 2013, Lang et al. 2015) and genus discrimination (Gorgulu et al. (2007). The same factors can be expected to affect higher taxonomic levels, because differences in cell-wall composition and structure seem to be the basis for FT-NIR discrimination of flowering plants based on wood (Carballo-Meilan et al. 2014).

Phylogenetic relationships in spectral response

Most of the identification errors occurred among species, genera and families of distinct clades (Fig 1, 2, 3 and 4). We expected that errors would occur more frequently within the same clades, i.e within the same genus, family or order, given that members of the same clade tend to present similar chemical and physical properties that may cause spectral confusion. However, as discussed above, ontogenetic and within-leaf or branch variation may be the cause of a large part of the identification failures. Given that no strong phylogenetic pattern associated to the mismatches was detected, we suggest that the quality of identification provided by models derived from FT-NIR spectroscopy only depends on the quality and homogeneity of the plant material used, and the quality of the identifications of samples used to build the models, regardless of the phylogenetic clades included.

Conclusion

We conclude that Fourier Transformed Near-Infrared Spectroscopy has great potential for discriminating species based on branch samples and is suitable to discriminate a diverse range of genera and families of Amazonian trees. This opens possibilities for a variety of ecological studies in areas of high plant diversity. Spectroscopic readings can be obtained from dry material, allowing large amounts of samples already collected and deposited in herbarium collections to be identified. Careful selection of leaves and wood samples of similar ages and careful reading of specific regions

of leaves to decrease heterogeneity will provide good material for development of powerful models to speed plant identification.

Acknowledgements

This contribution is part of a PhD's thesis at the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). We thank Ana C.S. Andrade the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP) and Paulo A.C.L. Assunção for identifying and reviewing the identification of specimens, Maria Águida Lopes and Célio Correa for support on field collections, and INPA Reserves department for logistical support. Danilo Almeida acknowledges support from São Paulo Research Foundation (FAPESP) (grant 2016/05219-9). This work was supported by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM), CAPES Science Without Borders grant #078-2013 and CNPq PELD grant # 403764/2012-2 to FRCC.

References

Antaris FT-NIR II Method Development System (MDS), Fourier Transform Near Infrared (FT-NIR) Spectroscopy Analyser from Thermo Fisher Scientific, Waltham (Massachusetts), United States.

Ashourloo, D., Mobasheri, M.R., Huete, A. 2014. Developing Two Spectral Disease Indices for Detection of Wheat Leaf Rust (*Puccinia triticina*). *Rem. Sens.* 6. 4723-4740.

Braga JWB, Pastore TCM, Coradin VTR, Camargos JAA and da Silva AR. 2011. The use of near infrared spectroscopy to identify solid wood specimens of *Swietenia macrophylla* (CITES Appendix II). *IAWA J.* 32, 285–296.

Asner, G.P., Martin, R.E., Carranza-Jimenez, L., Sinca F., Tupayachi. R., Anderson, C.B., et al. Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytol.* 2014, 204: 127–139.

Asner, G. P., & Vitousek, P. M. (2005). Remote analysis of biological invasion and biogeochemical change. *PNAS*, 102, 4383–4386.

Bringe, K., Schumacher, C.F.A., Eiberger, M., Steiner, U., Oerke, E.C. 2006. Ontogenetic variation in chemical and physical characteristics of adaxial apple leaf surfaces. *Phytochem.* 67, 161–170.

Carballo –Meilan, A., Goodman, A., Baron, M. & Gonzalez Rodriguez, J. 2014. An specific case in the classification of woods by FTIR and chemometrics: Discrimination of Fagales from Malphigiales. *Cellulose.* 21(1), 261 – 273.

Carballo – Meilan, A., Goodman, A., Baron, M. & Gonzalez-Rodriguez, J. 2016. Application of chemometric analysis to infrared spectroscopy for the identification of wood origin. *Cellulose.* 23, 901 – 913.

Castillo, R., Contreras, D., Freer, J., Ruiz, J., Valenzuela, S. 2008. Supervised pattern recognition techniques for classification of *Eucalyptus* species from leaves NIR spectra. *J. Chil. Chem. Soc.* 53(4), 1709 - 1713.

Cavender – Bares, J., Meireles, J.E., Couture, J.J., Kaproth, M.A., Kingdon, C. C., Singh, A., Serbin, S.P., Center, A., Zuniga, E., Pilz, G. & Townsend, P.A. 2016. Associations of leaves spectra with genetic and phylogenetic variations in Oaks: Prospects of remote detection of diversity. *Rem. Sens.* 8, 221; doi: 10.3390 /rs8030221.

Clark, M. L., Roberts, D. A., & Clark, D. B. 2005. Hyperspectral discrimination of tropical rainforest tree species at leaf to crown scales. *Remote Sens. Environ.* 96, 375–398

Cooper, P.A., Jeremic, D., Radivojevic, S., Ung, Y.T. & Leblon, B. 2011. Potential of near infrared spectroscopy to characterize wood products. *Can. J. For. Res.* 41, 2150 – 2157.

Costa, F.R.C., Lang, C., Almeida, D.A., Castilho, C. V., Poorter, L. (2018). Near-infrared spectrometry allows fast and extensive predictions of functional traits from dry leaves and branches. *Ecological Applications*, 0(0), 1–11.

Dauwels, J., Vialatte, F., and Cichocki, A. 2010. Diagnosis of Alzheimer’s disease from EEG signals: where are we standing? *Curr. Alzheimer Res.* 7, 487–505. 14 - Dhugga, K.S. 2001. Building the wall: genes and enzyme complexes for polysaccharide synthases. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 488–493. Pmid: 11641063

Durgante, F.M., Higuchi, N., Almeida, A., Vicentini, A. 2013. Species Spectral Signature: Discriminating closely related plant species in the Amazon with Near-Infrared Leaf-Spectroscopy. *For. Ecol. Manag.* 209, 240-248.

Eigenbrode, S.D. & Espelie, K.E. 1995. Effects of plant epicuticular lipids on Insect Herbivores. *Annu. Rev. Entomol.* 40, 171-194.

Fan, Q., Wang, Y., Sun, P., Liu, S., Li, Y. 2010. Discrimination of *Ephedra* plants with diffuse reflectance FT-NIRS and multivariate analysis. *Talanta.* 80,1245- 1250.

Fernández, J.I.R., Carvalho, C.J.B., Pasquini, C., Lima, K.M.G., Moura, M.O., Arízaga, G.G.C. 2011. Barcoding without DNA? Species identification using near infrared spectroscopy. *Zootaxa.* 2933, 46–54.

Ferreira, G.C. & Hopkins, M.J.G. 2004. *Manual de identificação botânica e anatômica - angelim*. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 101 p.

Féret Jean Baptiste & Gregory Asner. 2011. Spectroscopic classification of tropical forest species using radiative transfer modeling. *Remote Sens Environ.* 115, 2415–2422.

Flaishman, M.A., Hwang, C.H., Kolattukudy, P.E. 1995. Involvement of protein phosphorylation in the induction of appressorium formation in *Colletotrichum gloeosporioides* by its host surface wax and ethylene. *Physiol. Mol. Plant. Pathol.* 47, 103–117.

Gomes, A.C.S., Andrade, A., Barreto-Silva, J.S., Brenes-Arguedas, T., López, D.C., Freitas, C.C. de, Lang, C., Oliveira, A.A. de, Pérez, A.J., Perez, R., Silva, J.B. da, Silveira, A.M.F., Vaz, M.C., Vendrami, J., Vicentini, A. 2013. Local plant species delimitation in a highly diverse Amazonian forest: do we all see the same species? *J. Veg. Sci.* Doi: 10.1111/j. 1654-1103.2012.01441.x

Gorgulu, S.T., Musa, D., Servecan, F. 2007. The characterization and differentiation of higher plants by Fourier Transform Infrared Spectroscopy. *Appl. Spectrosc.* 61(3), 300 – 308.

Gorshkova, T.A., Mikshina, P.V., Gurjanov, O.P., Chemikosova, S.B. 2010. Formation of plant cell wall supramolecular structure. *Biochem.* 75, 159–172. Pmid: 20367603

Hopkins, M.J.G. 2005. Flora da Reserva Ducke. *Rodriguésia.* 56,9–25.

Johnson, L., Vante, C.K., Kouba, A.J. & Willard, S.T. 2003. Fecal near infrared reflectance FNIR spectroscopy for discrimination of species and gender of Amur leopards and snow leopards. NIR2003 Proceedings, La Grande Motte, France.

Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatic.* 26, 1463 – 1464.

- Krajsek, S.S., Buh, P., Zega, A., Kreft, S. 2008. Identification of herbarium whole-leaf samples of *Epilobium* species by ATR-IR spectroscopy. *Chem. Biodivers.* 5, 310–317.
- Lang, C., Costa, F.R.C., Camargo, J.L.C., Durgante, F.M. & Vicentini, A. 2015. Near Infrared Spectroscopy Facilitates Rapid Identification of Both Young and Mature Amazonian Tree. *PLoS ONE.* 10(8): e0134521. doi: 10.1371/journal.pone.0134521
- Li, B., Wei, Y., Duan, H., Xi, L., Wu., X. 2012. Discrimination of the geographical origin of *Codonopsis pilosula* using near infrared diffuse reflection spectroscopy coupled with random forests and k-nearest neighbor methods. *Vib. Spectrosc.* doi: 10.1016/j.vibspec.2012.05.001
- Luz, B. R. 2006. Attenuated total reflectance spectroscopy of plant leaves: a tool for ecological and botanical studies. *New Phytol.* 172: 305–318. pmid:1699591827
- Marques-Filho, A.O., Ribeiro, M.N.G. & Santos, J.M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. IV – Precipitacao. *Acta Amaz.* 4: 759–768.
- Martin, J.W. 2006. Concise encyclopedia of the structure of materials. 20: 512.
- Morgan, S. and Bartick, E.G. 2007. Forensic on the cutting edge: New Methods for Trace Evidence Analysis. In Blackedge Wiley, New York,
- Mori, S.A. & Cunha, N.L. 1995. *The Lecythydaceae of a Central Amazonian Moist Forest.* The New York Botanical Garden, Bronx, New York, 60 p.
- Muñiz, G.I.B., Magalhães, W.L.E., Carniero, M.E., Viana, L.C. 2012. Background and state of the art of near infrared spectroscopy in the Forest sector base. *Ciência Florestal, Santa Maria.* 22(4), 865 – 875.37 - Neto, E., Biessmann, F., Aurlien, H., Nordby, H. and Eichele, T. Regularized Linear Discriminant Analysis of EEG Features in Dementia Patients. *Front. Aging Neurosci.* doi.org/10.3389/fnagi.2016.00273.

Nisgoski, S., Carneiro, M.E., Lengowski, E.C., Schardosin, F.Z. & Muñiz, G.I.B. 2015. Potential use of visible and near infrared spectroscopy for pine species discrimination by examination of needles. *Southern Forest: a Journal of Forest Science* 1 - 5.

Pastore, T.C.M., Braga, J.W.B., Coradin, V.T.R., Magalhães, W.E., Okino, E.Y.A., Camargos, J.A.A., Muñiz, G.I.B., Bressan, O.A., Davrieux, F. 2011. Near infrared spectroscopy (NIRS) as a potencial tool of monitoring trade of similar woods: Discrimination of true mahogany, cedar, andiroba and curupixá. *Holzforschung*. 65, 73 – 80.

R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 2001. *Biologia Vegetal*, 6ªed. Coord. Trad. J.E.Kraus. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A.D. et al. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificacao das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia central*. INPA/DFID, Manaus. 816 pp

Roberts, D.A., Nelson, B.W., Adams, J.B. & Palmer, F. 1998. Spectral changes with leaf aging in Amazon caatinga. *Trees*. 12, 315–325.

Sandak, A., Sandak, J. & Negri, M. 2011. Relationship between near-infrared (NIR) spectra and the geographical provenance of timber. *Wood Sci. Technol.* 45, 35-48.

Sarmiento, C., Patiño, S., Timothy, Paine, C.E., Beauchêne, J., Thibaut, A., Baraloto, C. 2011. Within-individual variation of trunk and branch xylem density in tropical trees. *Am. J. Bot.* 98(1), 140 – 149.

Schimelck, L.R., Doran, J.C. & Rimbawanto, A. 2003. Near infrared spectroscopy for cost effective screening of foliar oil characteristics in a *Melaleuca cajuputi* breeding population. *J. Agr. Food. Chem.* 51(9), 2433-7.

Smith, A.J.E. 1982. Leaf age effects on photosynthetic rate, transpiration rate and nitrogen content in a tropical dry forest. 90, 210–215.

Tabachnick, B. G., & Fidell, L. S. 1989. *Using multivariate statistics*, (Second Edition). New York, USA. Harper Collins Publishers, Inc.

Tolleson, D.R., Randel, R.D., Stuth, J.W. & Neuendorff, D.A. 2005. Determination of sex and species in red and fallow deer by near infrared reflectance spectroscopy of the faeces. *Small Rumin. Res.* 57, 141 – 150.

Tormod, N. and Bjørn-Helge, M. 2001. Understanding the collinearity problem in regression and discriminant analysis. *J. Chemometr.* 15, 413–426.

Tsuchikawa, S. & Kobori, H. 2015. A review of recent application of near infrared spectroscopy to wood science and technology. *J. Wood Sci.* 61,213–220.

Zimmernann, B. & Kohler, A. 2014. Infrared spectroscopy of pollen identifies plant species and genus as well environmental conditions. *PLoS ONE* 9(4), e95417.

Wu, J., Chavana-Bryant, C., Prohaska, N., Serbin, S.P., Guan, K., Albert, L.P., Yang, X. et al. 2016. Convergence in relationships between leaf traits, spectra and age across diverse canopy environments and two contrasting tropical forests. *New Phytol.* <http://doi.org/10.1111/nph.14051>

Espectroscopia do Infravermelho Próximo (FT- NIR) para estimar características funcionais foliares e da madeira em larga escala na Bacia Amazônia
Carla Lang e Flávia R. C. Costa

Resumo

A compreensão de como as características funcionais estão distribuídas espacialmente se faz necessário para entendermos o funcionamento atual e para prevermos o futuro do ecossistema, e é especialmente premente para florestas tropicais úmidas. Apesar da sua importância, o conhecimento sobre a diversidade funcional das plantas ainda é escasso, devido a coleta limitada, tendo em vista a exaustiva e relativamente custosa obtenção de medidas funcionais. Uma solução alternativa para permitir estudos abrangentes seria encontrar proxies para estas características, um proxy rápido e acurado pode ser a técnica Espectroscopia de Infravermelho Próximo (FT-NIR). Para permitir o mapeamento extensivo de características, avaliamos o potencial da FT-NIR para descrever adequadamente 9 características essenciais para o equilíbrio de carbono, água e nutrientes das plantas. Os espectros FT-NIR (1.000–2.500 nm) foram obtidos de folhas e ramos secos de 2.002 árvores coletada em 5 sítios diferentes da região amazônica, sendo 4 na Amazônia brasileira e 1 sítio na Amazônia peruana. Os espectros de FT-NIR foram relacionados com às características medidas em campo para as mesmas plantas usando regressões PLSR. Testamos também o poder de predição de um modelo baseado em dados FT-NIR em prever características de grupos externos. Nossos resultados mostram que as características foliares e da madeira podem ser estimadas com precisão ao utilizarmos um modelo regional, construído com dados de indivíduos de sítios com diferentes condições ambientais. Demostramos que características chave, como SLA, LDMC e WD foram preditas com acurácia pelo modelo regional. No entanto, nosso modelo regional não apresentou bons resultados nas estimativas dos valores de características individuais para sítios externos, sendo a maioria das características analisadas preditas abaixo do esperado. Apesar das limitações, a tecnologia NIR possui muitas vantagens e é importante ressaltar que os modelos podem ser aprimorados a fim de torná-los mais robustos e transferíveis. Concluimos que a FT-NIR é uma técnica rápida e barata para estimar em larga escala características individuais de plantas. A capacidade de utilizarmos material seco possibilita que

material já coletado possa ser analisado, impulsionando o nosso conhecimento sobre o funcionamento da comunidade e do ecossistema em escalas geograficamente mais amplas.

Introdução

Recentemente, a pesquisa ecológica foi impulsionada pela necessidade de aprimorar a capacidade preditiva para entender como os ecossistemas responderão aos crescentes impactos antrópicos. Prever mudanças na composição da comunidade e na dinâmica dos ecossistemas requer uma melhor compreensão da importância ecológica das características estruturais, fisiológicas e fenológicas da vegetação atual (Chapin et al. 1997). Alterações nessas propriedades chave afetam a produtividade e os ciclos biogeoquímicos locais, e podem acarretar um efeito cascata nas comunidades e ecossistemas, geralmente com consequências imprevisíveis (Ustin and Gamon, 2010). A compreensão de como as características funcionais estão distribuídas espacialmente ou nas assembleias de plantas se faz necessário para entendermos o funcionamento atual e para prevermos o futuro do ecossistema, e é especialmente premente para florestas tropicais úmidas (Chadwick & Asner, 2016).

As características funcionais são definidas como traços morfo-fisio-fenológicos que afetam a aptidão das plantas, através dos seus efeitos no crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle et al., 2007), e estão sendo cada vez mais utilizadas, em estudos ecológicos (Cornelissen et al., 2003; Kattge et al., 2011; Homolová et al., 2013) por permitirem a generalização de princípios de organização de comunidades entre diferentes áreas do globo e o escalonamento das respostas dos indivíduos para o ecossistema. A combinação de características de uma planta torna cada espécie única e é o reflexo do resultado de processos de evolutivos e de montagem de comunidades que respondem a restrições ambientais abióticas e bióticas (Valladares et al. 2007, Buitrago et al. 2018). Essas características determinam como as plantas respondem a pressões ambientais (De Bello et al., 2006; Garnier et al., 2007), como influenciam a funcionalidade do ecossistema (Kattge et al 2011), além de promover processos e

serviços ecossistêmicos (Diaz & Cabido, 1997; Lavorel & Garnier, 2002). Ademais, são utilizadas para prever a performance das plantas (Wright et al., 2004; Poorter et al., 2008), potencial de invasão de plantas (Kurokawa et al., 2010; van Kleunen et al., 2010), capacidade fotossintética e ciclos biogeoquímicos (Aber and Melillo 1982, Green et al. 2003, Wright et al. 2004, Shipley et al. 2005, Cornwell et al. 2008) e em estudos envolvendo ecologia de comunidades (Kraft et al., 2008).

Estimativas acuradas de características são essenciais para a conservação dos ecossistemas naturais, uma vez que os esforços para a conservação da biodiversidade vegetal dependem da identificação de características para a detecção precisa de espécies (e.g. Chiarucci, et al. 2011; Nagendra 2001; Skidmore et al. 2015; Buitrago et al. 2018). Várias características funcionais têm importância para o desempenho das plantas e têm mostrado desempenhar um papel fundamental para a regeneração e para a ecologia funcional (Poorter et al. 2008). Por exemplo, área foliar específica (SLA) e conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) estão relacionadas a processos fisiológicos como captura de luz e taxa fotossintética e podem fornecer indicações de estratégias funcionais de plantas de diferentes condições ambientais (Li et al. 2018). Já a densidade da madeira (WD) representa a biomassa investida por unidade de volume de madeira (Chave et al. 2009). Dessa maneira, a capacidade de caracterizar a variação nas principais características funcionais das espécies ou nos ecossistemas é fundamental para melhorar a nossa compreensão sobre o ciclo de nutrientes das florestas e suas respostas frente às mudanças ambientais.

Apesar da sua importância para os estudos envolvendo processos ecológicos e evolutivos, o conhecimento sobre a diversidade funcional das plantas ainda é limitado, o que limita a nossa compreensão de como as comunidades de plantas e ecossistemas estão mudando. Este problema atinge em maior intensidade as regiões tropicais remotas, onde informações sobre as características funcionais de plantas são difíceis de determinar (Asner et al. 2015). A

necessidade de uma compreensão da distribuição espacial das características funcionais das plantas é, particularmente premente para as florestas tropicais úmidas, onde estes ecossistemas são notoriamente difíceis de estudar devido a sua elevada biodiversidade, a sua baixa acessibilidade e a sua grande extensão espacial (Chadwick & Asner, 2016, Costa et al. 2018) . No entanto, para a compreensão dessa diversidade funcional regional e dos processos ecossistêmicos, precisamos superar os desafios de medir os traços funcionais em resoluções espaciais finas na escala da paisagem (Chadwick and Asner, 2016). A aquisição dos dados de características funcionais ainda é muito laboriosa (Paine et al. 2011), e poucos estudos coletam esses dados para todos os indivíduos e/ou espécies de um sítio ou para diferentes sítios.

Na maioria dos estudos a coleta dos dados funcionais ainda é limitada, contemplando somente uma pequena área e poucas espécies (Homolová et al. 2013). Sendo assim, tendo em vista a exaustiva e relativamente custosa obtenção de medidas funcionais abundantes, uma solução alternativa para permitir estudos abrangentes seria encontrar proxies para estas características, sendo os proxies fáceis, rápidos e precisos o suficiente para os fins da maioria dos estudos. Um proxy rápido e acurado pode ser a espectroscopia, como a técnica FT-NIR, que é aplicada em diferentes campos de conhecimento para determinação química e de propriedades físicas de objetos (Asner et al. 2011, 2014; Acuna & Murphy, 2006; Tsuchikawa & Kobori, 2015, Costa et al. 2018). A técnica espectral permite que dados de características sejam inferidos, uma vez que a refletância, transmitância e absorvância da luz dependem do tamanho, densidade e forma dos tecidos vegetais e do conteúdo dos componentes químicos. A utilização de métodos espectroscópicos rápidos para determinar características foliares confere uma economia de tempo considerável, permitindo executar um maior número de medições, cobrir regiões geográficas mais amplas (Serbin et al. 2014), assim como também testar a variabilidade espacial das características funcionais em relação a fatores ambientais.

A detecção remota, através de técnicas espectroscópicas, tem desempenhado um papel cada vez mais importante no estudo químico das plantas (Asner & Martin 2009, Ustin et al. 2009). A espectroscopia de folhas tem mostrado bons resultados para a ligação das propriedades ópticas com uma gama de características químicas foliares (Petisco et al. 2006; Asner et al. 2014, Chadwick and Asner, 2016) e de madeira (Acuna e Murph, 2006; Hauksson et al. 2001; Schwanninger et al. 2004; Tsuchikawa & Kobori, 2015) . Além disso, estudos prévios mostraram que propriedades espectrais das folhas podem prever uma ampla gama de atributos foliares em ecossistemas tropicais (Doughty et al. 2017, Asner et al. 2014, Yu et al. 2017) e tipos funcionais da vegetação (Schweiger et al. 2016) baseados em dados de sensoriamento remoto. Já recentes trabalhos demonstram que é possível estimar com acurácia características foliares de amostras secas de espécies arbóreas de florestas temperadas e tropicais (Serbin et al. 2014; Costa et al. 2018) e frescas (Buitrago et al. 2018) utilizando dados espectroscópicos.

Com isso, o refinamento de algoritmos generalizados para medir características funcionais através de espectroscopia pode catalisar pesquisas ecológicas espacialmente extensivas, provendo um meio rápido e relativamente barato para medir a variação das características de diversas espécies e de distintas áreas geográficas (Serbin et al. 2014). No mais, a ligação entre dados funcionais e espectrais da vegetação poderia ser usada para estudos ecológicos ao nível da comunidade (Schweiger et al. 2016) e do funcionamento do ecossistema em escalas locais a globais (Costa et al. 2018). O estudo de Serbin et al. 2014, demonstrou que é possível estimar com precisão uma ampla variedade de características foliares de amostras secas entre espécies e tipos funcionais, bem como dentro de um amplo gradiente ecológico para as espécies arbóreas de florestas temperadas e boreais, utilizando dados espectroscópicos e análise PLSR (Partial Least-Squares Regression). No entanto, não sabemos se o mesmo se aplica, em larga escala, para as florestas tropicais, como a floresta amazônica, devido a sua elevada biodiversidade e sua heterogeneidade ambiental.

Dentro deste contexto, o estudo visa construir uma abordagem generalizada para estimar características funcionais de material seco de folhas e ramos de um gradiente de condições ecológicas de diferentes regiões de floresta tropical amazônica. Para isso, foram enfocadas 3 questões principais: (1) um modelo generalizado para previsões das características foliares e do ramo para diferentes localizações geográficas, baseado em espectroscopia NIR, é capaz de estimar características de folhas e ramos de indivíduos arbóreos amazônicos com precisão? Quais características são mais bem preditas? (2) Este modelo generalizado é eficaz para prever características de um grupo externo cuja região geográfica não compõe o modelo? e (3) A eficácia das estimativas aumenta quando há alguns representantes da região geográfica no modelo?

Materiais e Métodos

Locais de Estudo

As características funcionais foram coletadas em 5 sítios diferentes da região amazônica, sendo 4 na Amazônia brasileira e 1 sítio na Amazônia peruana (Fig. 1). Em cada sítio de amostragem, em torno de 200 a 300 indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (dap) < 10 cm foram coletados. Os sítios foram escolhidos para cobrir o gradiente de variação de solos e clima da bacia Amazônica, e, portanto, seu gradiente de variação funcional.



Figura 1. Localização dos sítios de coleta.

A Reserva Florestal Ducke, localizada a 26 km ao noroeste de Manaus (02° 55'S/59° 59'W) e cobre 10.000 ha de floresta tropical de terra firme. A temperatura média anual é de cerca de 26 ° C, e a precipitação média anual é de 2.400 a 2.700 mm (Marques-Filho et al. 1981). Altitude varia de 30 a 120 m. Os solos são derivados de sedimentos marinhos terciários da formação Alterdo-Chão. Há um continuum de mudança de solo dos platôs para os vales ao redor dos cursos d'água (Chauvel et al. 1987). Vegetação é floresta densa de terra-firme (Ribeiro et al. 1999). Coletamos também no interflúvio Purus-Madeira ao longo de 600 km da rodovia federal BR 319. O clima é predominantemente quente e úmido com temperaturas superiores a 18° C e média de precipitação variando entre 2000 a 2700 mm. A topografia é geralmente plana, e os acidentes geográficos mais comuns são planaltos com solos pobremente drenados que podem se estender por dezenas de quilômetros (mega-platôs), encostas com solos bem drenados (mega-encostas) e terraços ribeirinhos próximos a rios primários (Brasil 1978). Os principais tipos de solo são plintossolos nos mega-platôs e mega-encostas e fluvisolos em terraços (Quesada et al. 2011). Já a vegetação é floresta tropical densa na parte norte da área de estudo e com florestas mais abertas com predomínio de babaçu (*Orbygina martiana*) e patauas (*Oneocarpus bataua*) na parte sul.

Outra área explorada no estudo foi a Fazenda Experimental Catuaba (10°04'S e 67°37'W), uma floresta pública pertencente à Universidade Federal do Acre (UFAC), localizada no município de Senador Guiomard, Acre. A área é de 2111 ha com altitude média de 214 m (Silveira, 2005). Os solos são do tipo latossolo com predominância de relevo ondulado e argissolo de relevo suave a ondulado (Bardales et al. 2010). A precipitação anual média é de 1956 mm (Duarte, 2006). A vegetação é constituída principalmente por floresta tropical de terra firme densa e floresta aberta com bambus e palmeiras (Silveira, 2005).

Realizamos também coletas em parcelas localizadas no município de Cotriguaçu, no noroeste do Mato Grosso, de propriedade da ONF-Brasil - Fazenda São Nicolau (9°51'25" S e 58°14'55" W) na Amazônia meridional. O clima é tropical chuvoso, sendo as temperaturas médias entorno de 23°C a 25°C e a precipitação anual atinge 2500 a 2750 mm. Altitude média entorno de 219 m. O solo é do tipo latossolo Vermelho-Amarelo, distrófico e alumínico, com textura argilosa, sendo que em locais com relevo movimentado tem-se a predominância do neossolo litólico e nas margens do rio Juruena, a predominância dos gleissolos melânicos (Soares, 2009). A vegetação é do tipo floresta ombrófila aberta submontana segundo a classificação proposta pelo IBGE (2012).

Por último, coletamos em uma área inserida dentro da Reserva Allpahuayo-Mishana (3° 57'S, 73° 26'W) na Amazônia peruana. A reserva localiza-se a sudoeste de Iquitos, na região do rio Nanay. O clima é úmido e quente (com a precipitação média anual de 3000 mm e temperatura média anual de 26°C). A altitude fica entre 110m e 180m acima do nível do mar. As condições edáficas são bem variáveis, representando um mosaico de manchas que variam da textura argilosa à textura que beira a areia pura, com vales pouco drenados à platôs bem drenados. A vegetação é floresta madura e antiga, embora encontrem-se algumas palmeiras (Martinez & Phillips, 2000).

Coleta dos Dados Funcionais

Coletamos dados funcionais de 2.121 indivíduos arbóreos distribuídos nos 5 sítios cobrindo o gradiente condições edáficas e diferentes tipos de vegetação. Coletamos indivíduos com dap entre 1 cm a 10 cm de diâmetro. De cada indivíduo coletamos um ramo com pelo menos 40cm de comprimento. Priorizamos a retirada dos ramos da parte mais iluminada do dossel quando possível. Ramos com sinais de doença e presença de epífitas foram evitados. Em laboratório, selecionamos as três folhas mais saudáveis para medirmos os pesos fresco/seco e a área foliar. Selecionamos um pedaço terminal do ramo com 4-5cm para obtermos os pesos fresco/seco e o volume e outro pedaço de 0,5 cm para as leituras espectrais FT-NIR. Medimos a espessura das folhas com um micrômetro, evitando sempre as nervuras, e as folhas foram escaneadas utilizando um scanner portátil modelo CI – 202, CID – Bio Science para o cálculo da área foliar. O peso fresco e seco foram medidos em uma balança de precisão (4 casas decimais). Para a área foliar e para o peso fresco e seco foi usado somente a lâmina foliar. As folhas foram secas 72hs em estufa a 60°C e ramos 72hs a 105°C.

O volume dos ramos foi determinado através do método de deslocamento da água. Foi medido o volume com e sem a casca. A densidade e o teor de matéria seca de madeira, casca e ramo foram calculados com base em uma pequena amostra ramo (5cm de comprimento). A densidade da madeira foi calculada através da razão entre peso seco da madeira sobre o volume do ramo (WD, g/cm^3), a densidade da casca foi calculada pelo peso seco da casca sobre o volume de casca (BarkD, g/cm^3), já a densidade do ramo (BranchD) foi a razão entre o peso seco total do ramo (incluindo madeira e casca) pelo volume do ramo (g/cm^3), e o conteúdo de matéria seca de madeira (WDMC, mg/g^{-1}) e o conteúdo de matéria seca da casca (BarkDMC mg/g^{-1}) foram calculadas como sendo o peso seco dividido pelo peso úmido destes.

A área foliar específica (SLA, cm/g^{-1}) expressa a razão entre área foliar e massa seca da folha. Ela foi calculada, conjuntamente para as três folhas, no caso de folha composta somente uma folha foi utilizada com todos os seus folíolos, que foram coletadas por ramo, pela divisão da

sua área foliar sobre a sua massa seca. Os pecíolos não foram incluídos no cálculo da SLA. Para as folhas compostas, a SLA foi baseada em todos os folíolos da folha, a raque não foi incluída no cálculo da SLA. O conteúdo de matéria seca da folha (LDMC, mg.g^{-1}) foi calculado como sendo a razão entre peso seco sobre o peso úmido. Já a densidade da folha (LD, g.cm^{-3}) é a razão entre o peso seco das folhas pela unidade de volume da folha, e foi calculada através da equação $1/(\text{SLA} \times \text{espessura da folha})$. E por último, a espessura foliar (LT,mm) foi calculada através da média da espessura das 3 folhas por indivíduo. Para as folhas compostas, a média da espessura de três folíolos.

Coleta dos Dados Espectrais

Todas as amostras coletadas para o trabalho tiveram leituras espectrais no infravermelho próximo (NIR). Um pedaço do ramo e duas folhas foram escaneadas por indivíduo. Duas leituras foram obtidas para o ramo, uma em cada lado transversal, incluindo todos os tecidos da medula a casca. Quatro leituras foram obtidas para as folhas de cada indivíduo, duas leituras por folha, uma leitura na superfície abaxial e outra na adaxial. As leituras foram realizadas principalmente na porção mediana da folha, evitando sempre as nervuras principais e quaisquer sinais de injúria ou doença.

As leituras espectrais das folhas e ramos foram coletadas com o espectrofotômetro da Termo Nicolet, sistema FT-NIR Antaris II Method Development System (MDS), controlado pelo Result™ Software no laboratório NIR no INPA. As leituras espectrais foram expressas pelos valores de absorbância entre os comprimentos de onda de 4.000 a 10.000 (cm^{-1}) no infravermelho próximo e cada espectro consiste de valores de absorbância em 1557 comprimentos de onda. Cada leitura realizada é resultado da média de 16 varreduras com resolução de 8 cm^{-1} . A resolução foi escolhida com base em teste visual de espectros de várias amostras com resolução entre 4 to 16 cm^{-1} para a detecção de ruídos e também baseada em literatura prévia (Braga et al. 2011, Pastore et al. 2011). Os testes indicaram que a

resolução 8 cm⁻¹ proveu bons resultados e minimizou o tempo de processamento das amostras (Lang et al. 2017).

Análises dos Dados

Para prever as características funcionais de folhas e ramos, desenvolvemos modelos quantitativos, baseados em seus dados espectrais. Para relacionar os dados espectrais NIR com os dados funcionais coletados em campo utilizamos regressões Partial Least Square (PLSR). A eficácia de modelos preditivos baseados em PLSR foi previamente demonstrada para prever traits dentro e entre tipos de vegetação e ecossistemas (Serbin et al. 2014, Asner et al. 2014, Doughty et al. 2017, Costa et al. 2018, Schweiger et al. 2018). Além disso, é um método amplamente utilizado para analisar os dados espectrais de materiais biológicos, e é muito adequado para a alta multicolinearidade presente em dados espectrais (Nicolai et al. 2007, Serbin et al. 2014, Couture et al. 2016).

A abordagem PLS é frequentemente utilizada em análises quimiométricas, onde há colinearidade entre as variáveis. Ou seja, quando as variáveis preditoras estão altamente correlacionadas, como no caso de dados espectrais, métodos de regressões clássicas podem produzir coeficientes não confiáveis (Couture et al. 2016). Por outro lado, a técnica PLS reduz o número de variáveis preditoras colineares em poucas variáveis latentes não correlacionadas (Serbin et al. 2014, Couture et al. 2016). PLS é particularmente útil para a análise de dados de espectroscopia (Martin et al. 2018), pois incorpora a informação do espectro completo dentro de cada medida espectral de folha ou ramo ao invés da análise banda a banda (Kokaly et al. 2009). O emprego do espectro completo é importante para quantificar o sinal combinado derivado da vibração, flexão e alongamento dos constituintes moleculares dos traços foliares e dos ramos que produzem sinais em todo o espectro (Martin et al. 2018).

Para evitar um super-ajuste do número pela seleção de muitos componentes que utilizamos para cada análise gerada, o número ideal de componentes foi selecionado pela soma residual dos

quadrados da previsão (PRESS) para cada modelo. O PRESS foi calculado para modelos sucessivamente mais complexos (incluindo um número maior de componentes), através de uma validação cruzada de 10 vezes. Cada uma das validações cruzadas usou 90% dos dados para construção do modelo e 10% para validação, selecionados aleatoriamente. Os modelos para os quais o PRESS foi mínimo foram selecionados como os melhores para cada característica e, para esses, o erro quadrático médio (RMSE) e R^2 foram relatados, onde estes são as médias resultantes da validação cruzada. Ademais, relatamos o erro relativo (% RMSE (ver em Serbin et al. 2014; Costa et al. 2018)).

Utilizamos 3 abordagens diferentes para avaliar a qualidade das estimativas das características foliares e da madeira baseadas em dados espectrais FT-NIR. Na primeira abordagem, avaliamos o potencial de um modelo regional, isto é, um modelo generalizado construído com os todos os dados dos diferentes sítios do estudo (Amazonas – RD e BR319, Acre, Mato Grosso e Peru), para estimar as características foliares e de madeira destes locais.

A segunda abordagem visou determinar o potencial de um modelo regional em estimar com acurácia dados externos. Para isso, separamos 5 diferentes grupos teste (Amazonas – RD e BR319, Acre, Mato Grosso e Peru) para serem usados como conjunto de dados de externo. Foram realizadas 5 rodadas de análises, e cada rodada, um modelo regional incluindo 4 sítios foi criado, e o sítio deixado de fora foi usado como grupo externo na validação. As estimativas dos valores das características foram derivadas para as amostras externas a partir das equações PLSR baseadas em FT-NIR dos dados que compunham o modelo regional.

Como uma abordagem adicional do potencial do modelo regional, uma validação cruzada aleatória foi conduzida. Esta validação foi realizada usando uma divisão aleatória de 70/30% dos dados para calibração e teste do modelo feita pela função `createDataPartition` do pacote `caret`. Os 30% dos dados separados foram separados em 5 diferentes grupos segundo o sítio de coleta (Amazonas - BR319 e RD, Acre, Mato Grosso e Peru) para utilizarmos esses grupos como

amostras externas ao modelo. Para cada grupo, geramos novas estimativas PLSR das observações deixadas de fora de cada interação. O objetivo desta abordagem foi testar se o poder de predição das características aumentaria caso houvesse representantes do sítio no modelo. Por fim, avaliamos a precisão e acurácia de todos os modelos gerados para cada característica utilizando dois parâmetros métricos, o coeficiente de determinação (R^2) e o erro quadrático médio (RMSE). Todas as análises estatísticas foram feitas usando R package (R Development Core Team, 2009).

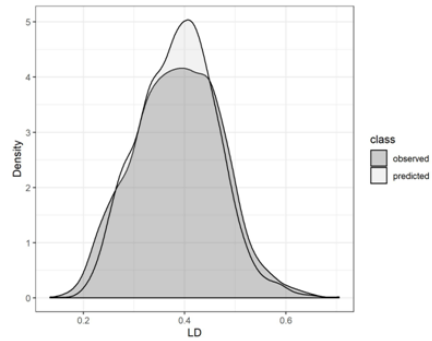
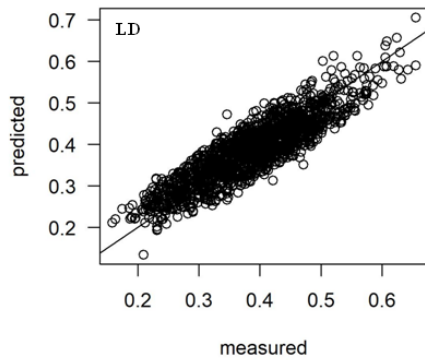
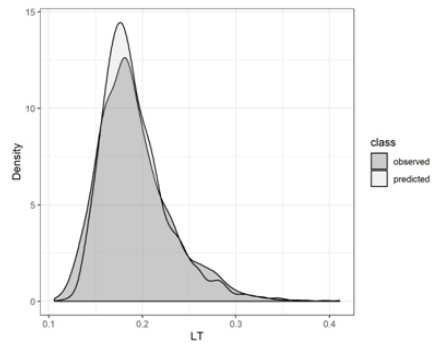
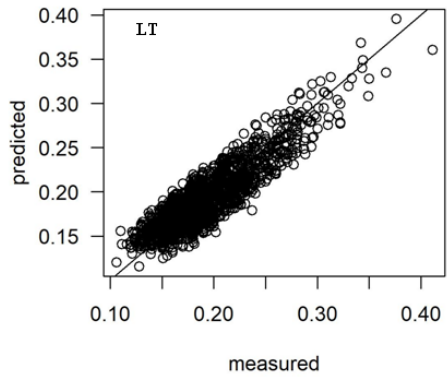
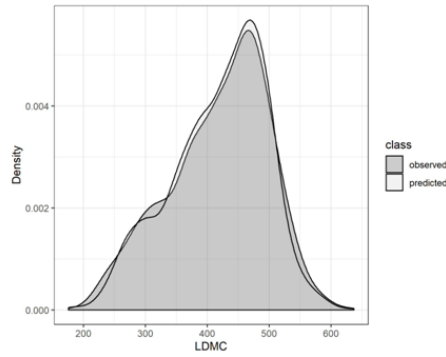
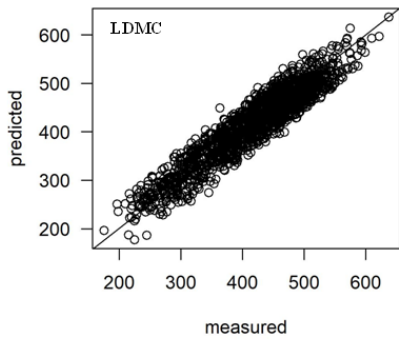
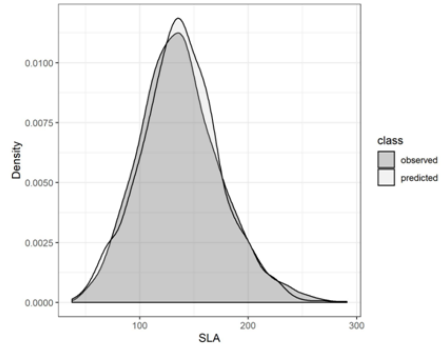
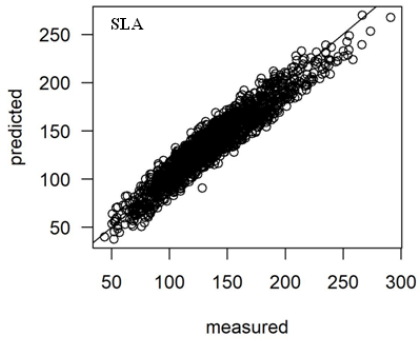
Resultados

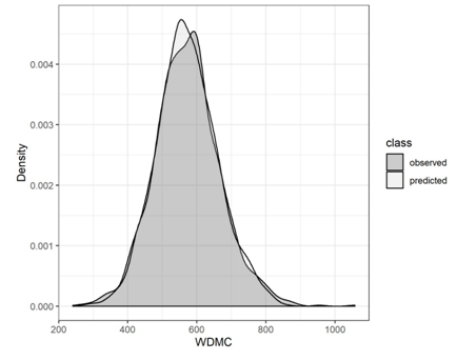
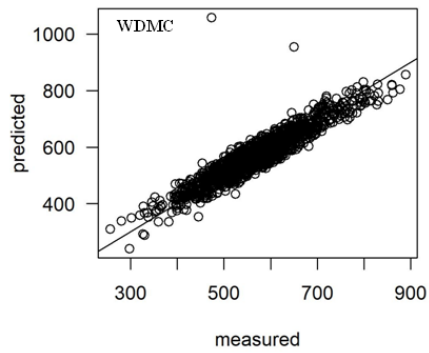
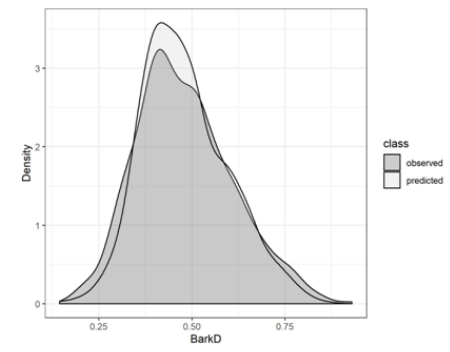
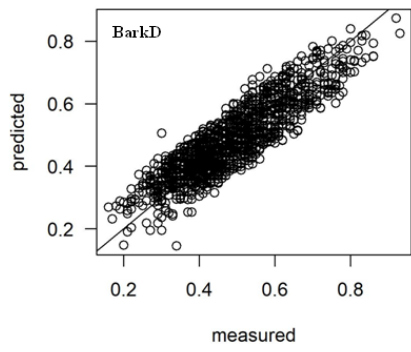
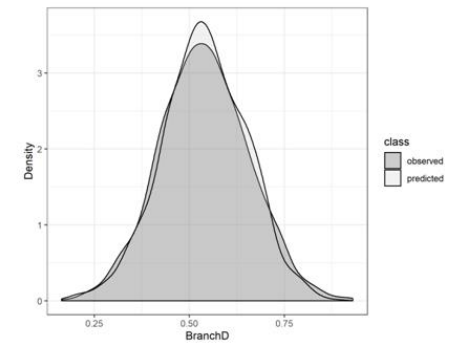
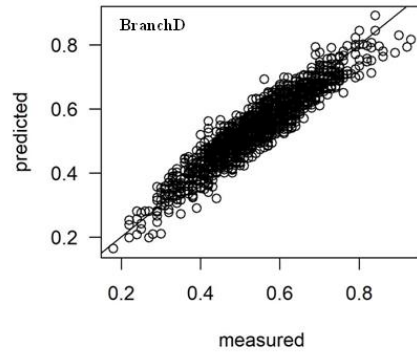
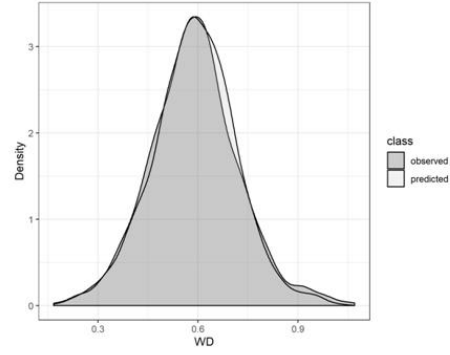
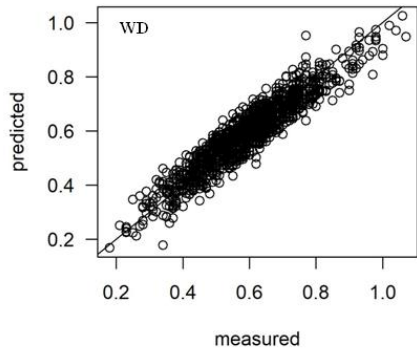
1 - Um modelo regional é eficaz para prever características funcionais e quais características foram melhores preditas?

Obtivemos bons resultados ($R^2 > 0.7$, erro $< 15\%$) para todas as características medidas no modelo regional (Tabela 1, figura 2). Tanto as características dos ramos como as foliares apresentaram altos coeficientes de determinação e erros relativamente baixos. As características chave para estudos de ecologia funcional (SLA, LDMC, WD e WDMC) foram bem preditas ($R^2 = 0.86 - 0.90$, $RMSrel = 6 - 8\%$) usando uma abordagem simples, ou seja, sem pré-tratamento das amostras, baseada em leituras espectrais NIR de material seco (Fig. 1). Uma estimativa relativamente boa pode ser obtida, com 10% de erro para a densidade foliar (LD, $R^2 = 0.79$) e espessura foliar (LT, $R^2 = 0.78$). O mesmo ocorreu para a densidade do ramo (BranchD, $R^2 = 0.88$), densidade da casca (BarkD, $R^2 = 0.77$) e conteúdo de matéria seca da casca (BarkDMC, $R^2 = 0.90$), com erros relativos (RMSrel) de 7,12 e 12%, respectivamente.

Tabela 1. Desempenho do modelo regional para determinar características funcionais com base nos espectros de infravermelho próximo (FT-NIR), dados pelo coeficiente de determinação (R^2) e erros médios quadráticos das predições (RMSE). RMSErel fornece a porcentagem do intervalo do valor da característica representada pelo erro da estimativa e o Ncomp fornece o número de componentes retidos no melhor modelo.

| Órgão e Característica | Unidade | N | Intervalo | Validação Interna - Modelo Regional | | | |
|---|--------------------|------|-----------------|-------------------------------------|-------|------|----------|
| | | | | Ncomp p | R^2 | RMSE | %RMSErel |
| Folhas | | | | | | | |
| Área Foliar Específica (SLA) | cm.g ⁻¹ | 1595 | 43.89 - 290.93 | 34 | 0.90 | 11.5 | 0.08 |
| Conteúdo da Matéria Seca da Folha (LDMC) | mg/g | 1596 | 175.67 - 637.02 | 34 | 0.88 | 27.2 | 0.06 |
| Densidade Foliar (LD) | g/cm ³ | 1609 | 0.158 - 0.655 | 26 | 0.79 | 0.04 | 0.10 |
| Espessura Foliar (LT) | mm | 1598 | 0.106 - 0.411 | 26 | 0.78 | 0.02 | 0.10 |
| Madeira | | | | | | | |
| Densidade da Madeira (WD) | g/cm ³ | 1316 | 0.18 - 1.07 | 35 | 0.87 | 0.05 | 0.08 |
| Densidade da Casca (BarkD) | g/cm ³ | 1313 | 0.16 - 0.93 | 23 | 0.77 | 0.06 | 0.12 |
| Densidade do Ramo (BranchD) | g/cm ³ | 1315 | 0.18 - 0.93 | 36 | 0.88 | 0.04 | 0.07 |
| Conteúdo da Matéria Seca da Madeira (WDMC) | mg/g | 1324 | 256.66 - 888.89 | 30 | 0.86 | 34.9 | 0.06 |
| Conteúdo da Matéria Seca da Casca (BarkDMC) | mg/g | 1322 | 24.9 - 689.66 | 36 | 0.90 | 43.1 | 0.12 |





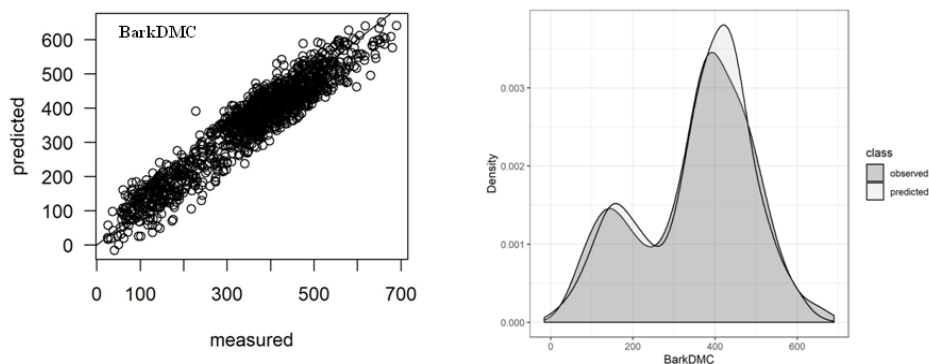


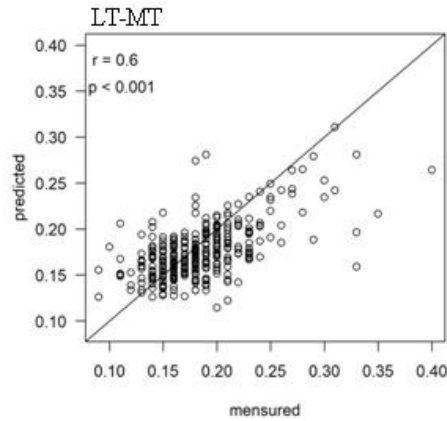
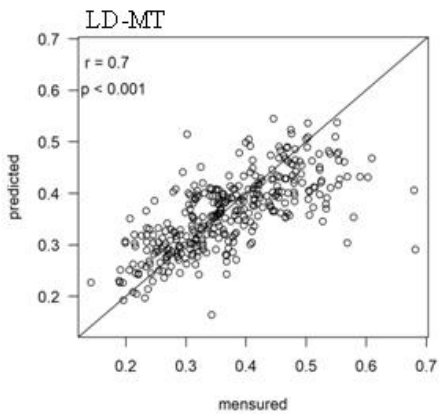
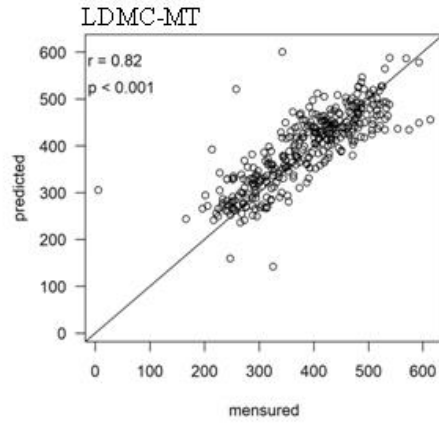
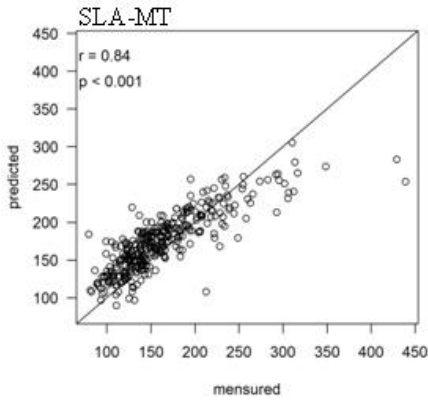
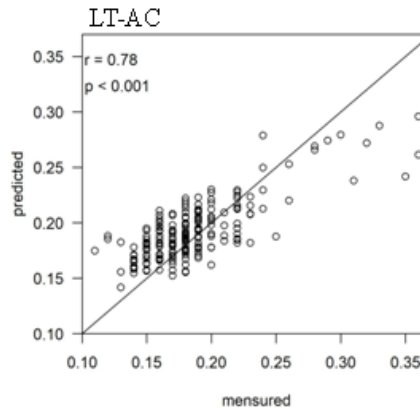
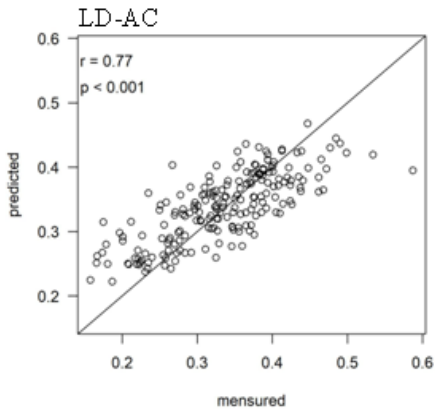
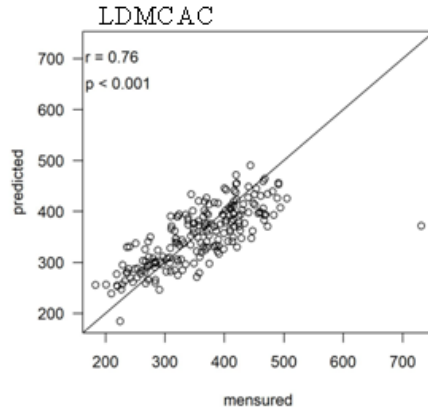
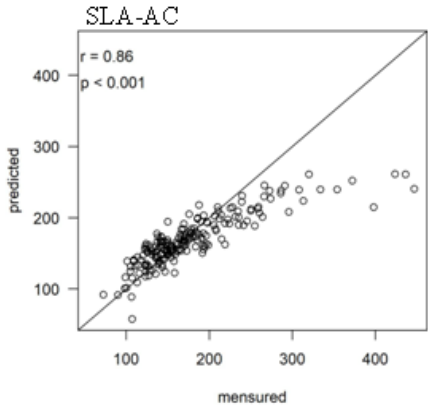
Figura 2. Avaliação do desempenho do Modelo Regional derivado do NIR para previsão de valores de características para indivíduos internamente (coluna da esquerda) e distribuição de características da comunidade (coluna da direita). A coluna da esquerda mostra as relações entre os valores das características observadas e estimadas com o modelo PLS-NIR desenvolvido para as amostras dos 5 sítios utilizados no estudo. As linhas mostram a relação 1: 1 esperada entre os valores medidos e estimados. A coluna da direita mostra a distribuição dos valores das características observadas e estimadas pelo modelo NIR-PLS para os 5 sítios. Para abreviações e unidades de características, consulte a Tabela 1.

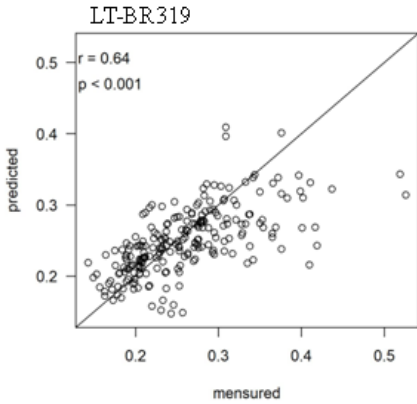
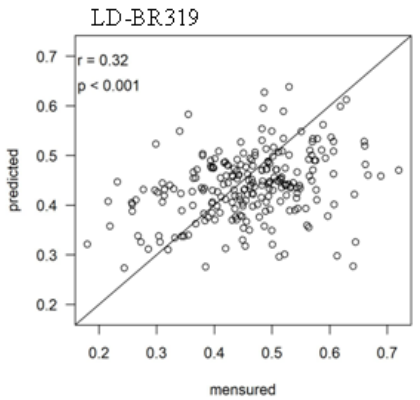
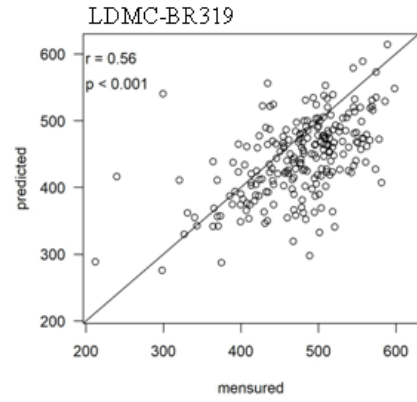
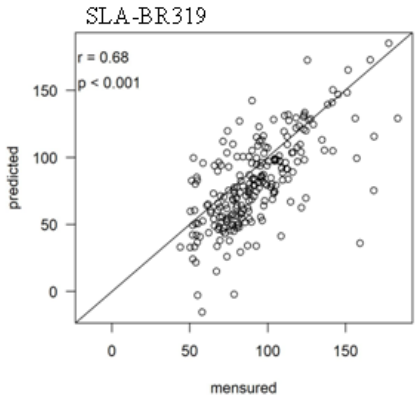
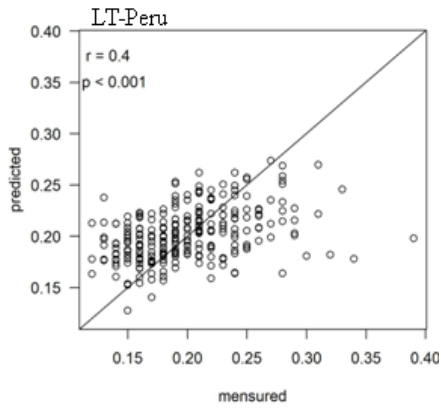
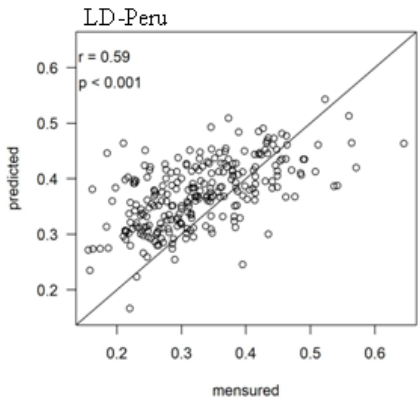
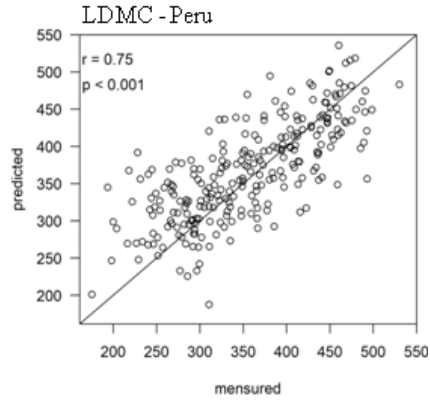
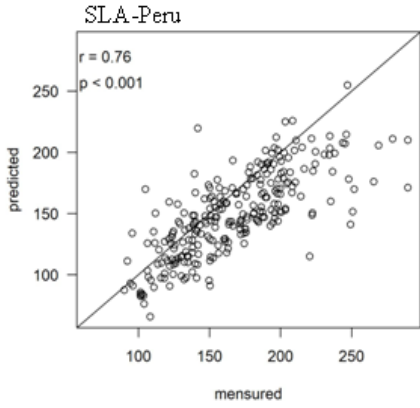
2 – Um modelo regional é eficaz para prever características de um grupo externo cuja região geográfica não compõe o modelo?

Examinamos o potencial de um modelo regional para prever com acurácia dados externos ao modelo. Para isso, 5 diferentes grupos externos (Amazonas – RD e BR319, Acre, Mato Grosso e Peru) foram analisados (Tabela 2).

No geral, as predições mais razoáveis foram alcançadas para a SLA ($R^2 = 0.69$ e 0.74 , $RMSrel = 21\%$ e 19%) para as amostras externas do Acre e Mato Grosso, respectivamente. Já para os grupos externos do Peru, BR319 e Reserva Ducke, o R^2 da predição da SLA ficou entre 0.46 e

0.57, e erros superiores 19%. No geral, para todos os grupos externos, as características foliares melhores preditas foram SLA e LDMC, as demais foram pobremente preditas (Tabela 2, Figura 3). Quando analisamos as características do ramo, todas as características foram pobremente preditas e apresentaram erros grandes, muitas vezes superiores a 50%, para todos os sítios externos (Tabela 2, Figura 4). Somente a densidade da madeira (WD) para o sítio externo do Peru apresentou uma predição mais razoável ($R^2 = 0.53$ e $RMSrel = 20\%$).





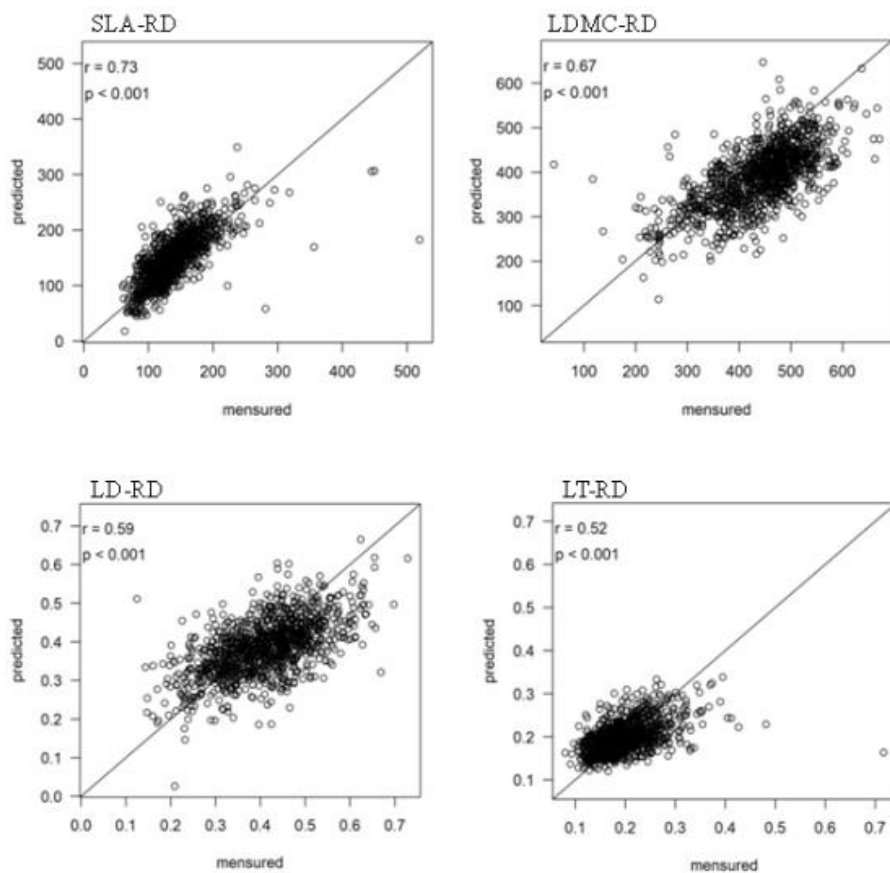
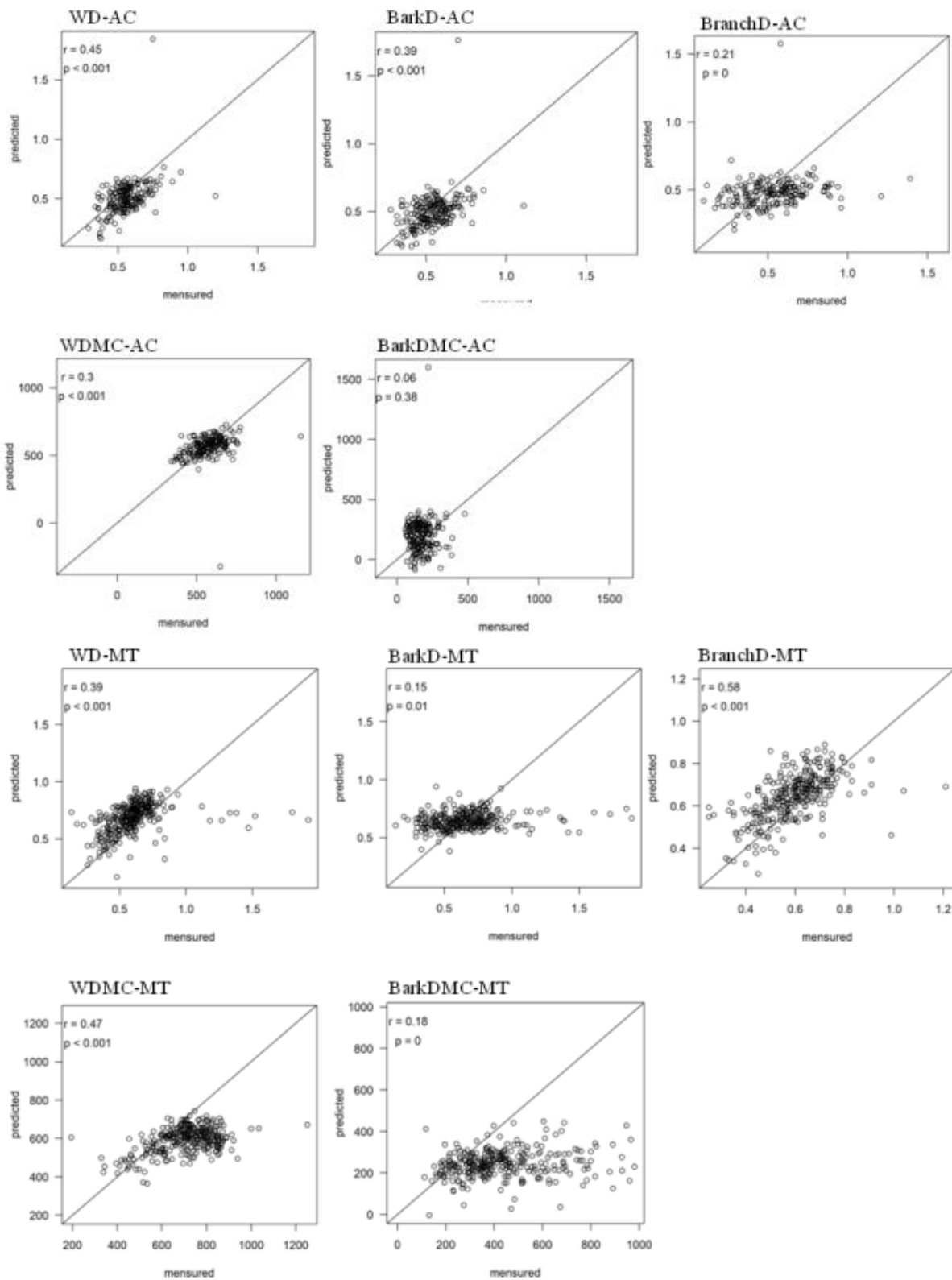
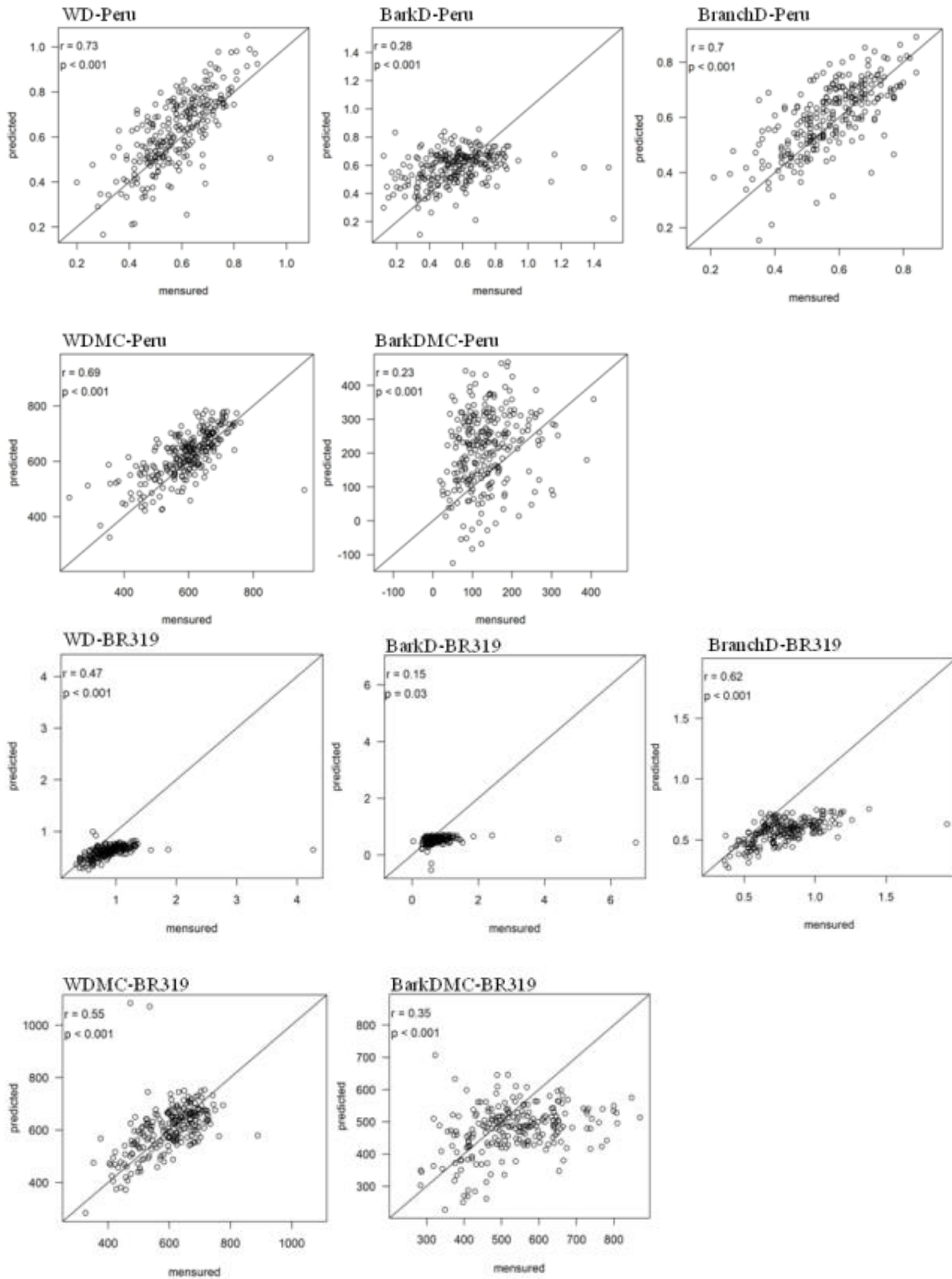


Figura 3. Avaliação do desempenho dos modelos derivados do FT-NIR na previsão de valores de características foliares para indivíduos de locais diferentes. Os diferentes gráficos mostram as relações entre os valores das características foliares observadas para os 5 sítios e os valores das características estimados com o modelo PLS-NIR desenvolvido para cada grupo de amostras utilizados. As linhas mostram a relação 1: 1 esperada entre os valores medidos e estimados. Para abreviações e unidades de características, consulte a Tabela 2.





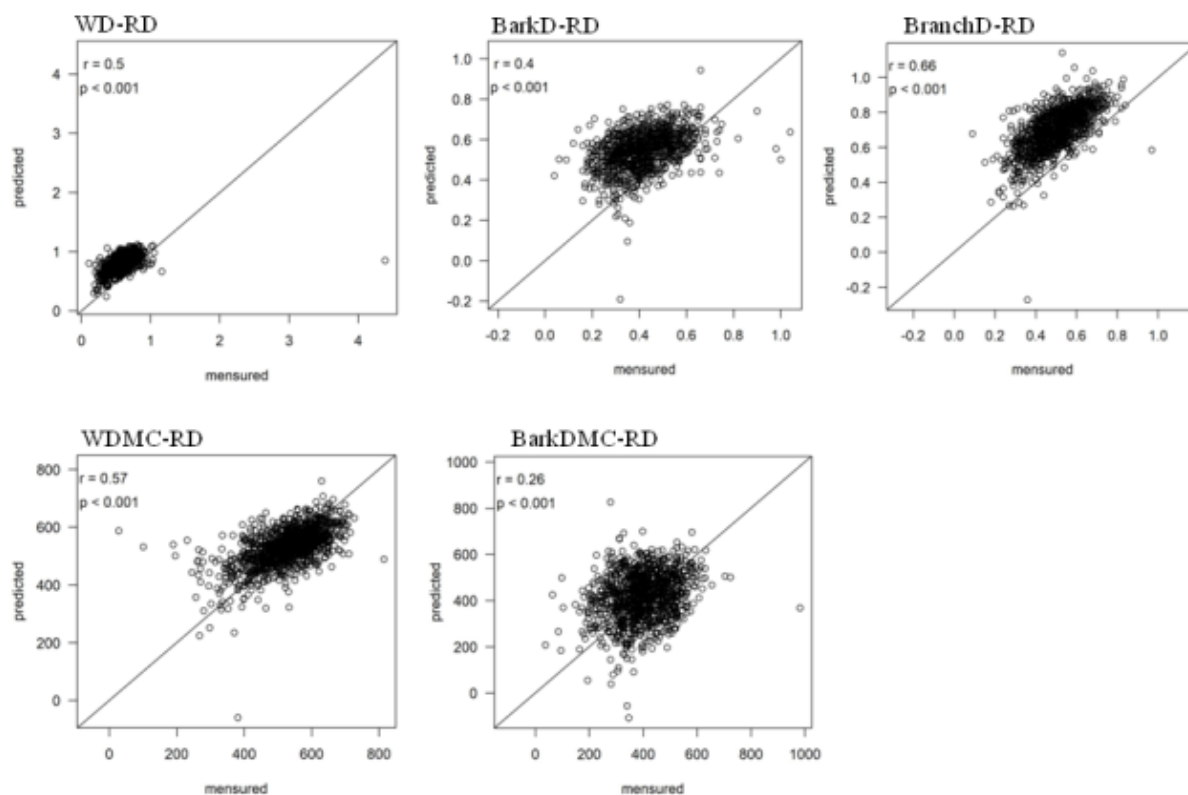


Figura 4. Avaliação do desempenho dos modelos derivados do FT-NIR na previsão de valores de características dos ramos para indivíduos de locais diferentes. Os diferentes gráficos mostram as relações entre os valores das características dos ramos observadas para os 5 sítios e os valores das características estimados com o modelo PLS-NIR desenvolvido para cada grupo de amostras utilizados. As linhas mostram a relação 1: 1 esperada entre os valores medidos e estimados. Para abreviações e unidades de características, consulte a Tabela 2.

Tabela 2. Desempenho do modelo regional para prever características dos grupos externos, dado por coeficiente de determinação (R2) e erros médios quadráticos das predições (RMSE). RMSErel fornece a porcentagem do intervalo do valor da característica representada pelo erro da estimativa e o Ncomp fornece o número de componentes retidos no melhor modelo.

| Órgão e Característica | Validação Externa - Acre | | | Validação Externa - Mato Grosso | | | Validação Externa - Amazonas-BR319 | | | Validação Externa - Amazonas-RD | | | Validação Externa - Peru | | |
|------------------------|--------------------------|--------|----------|---------------------------------|--------|----------|------------------------------------|--------|----------|---------------------------------|--------|----------|--------------------------|--------|----------|
| | R2 | RMSE | %RMSErel | R2 | RMSE | %RMSErel | R2 | RMSE | %RMSErel | R2 | RMSE | %RMSErel | R2 | RMSE | %RMSErel |
| Folhas | | | | | | | | | | | | | | | |
| SLA | 0.74 | 38.72 | 0.21 | 0.69 | 31.97 | 0.19 | 0.46 | 27.05 | 0.29 | 0.52 | 32.22 | 0.23 | 0.57 | 32.04 | 0.19 |
| LDMC | 0.57 | 51.31 | 0.14 | 0.67 | 53.68 | 0.13 | 0.30 | 66.27 | 0.13 | 0.44 | 79.31 | 0.18 | 0.56 | 52.44 | 0.14 |
| LD | 0.58 | 0.05 | 0.14 | 0.49 | 0.07 | 0.18 | 0.10 | 0.1 | 0.21 | 0.34 | 0.08 | 0.19 | 0.34 | 0.08 | 0.24 |
| LT | 0.61 | 0.03 | 0.16 | 0.36 | 0.03 | 0.16 | 0.41 | 0.05 | 0.19 | 0.26 | 0.05 | 0.25 | 0.16 | 0.04 | 0.20 |
| Madeira | | | | | | | | | | | | | | | |
| WD | 0.20 | 0.15 | 0.26 | 0.14 | 0.21 | 0.34 | 0.22 | 0.41 | 0.45 | 0.24 | 0.27 | 0.46 | 0.53 | 0.12 | 0.20 |
| BarkD | 0.04 | 0.21 | 0.39 | 0.02 | 0.25 | 0.37 | 0.02 | 0.6 | 0.78 | 0.16 | 0.17 | 0.40 | 0.07 | 0.21 | 0.37 |
| BranchD | 0.14 | 0.14 | 0.25 | 0.33 | 0.12 | 0.20 | 0.38 | 0.27 | 0.34 | 0.43 | 0.22 | 0.43 | 0.48 | 0.1 | 0.17 |
| WDMC | 0.09 | 111.38 | 0.19 | 0.22 | 162.05 | 0.22 | 0.29 | 88.54 | 0.14 | 0.32 | 75.51 | 0.14 | 0.47 | 75.57 | 0.12 |
| BarkDMC | 0.003 | 162.32 | 0.93 | 0.03 | 260.77 | 0.60 | 0.12 | 128.05 | 0.24 | 0.06 | 123.18 | 0.30 | 0.05 | 138.53 | 1.02 |

3 - A eficácia das estimativas aumenta quando há representantes do sítio no modelo de calibração?

A análise de validação cruzada adicional mostrou que o modelo regional com 70% dos dados incluindo amostras de todos os sítios obteve bom desempenho para as características foliares e dos ramos, com $R^2 > 0.75$ e erro menor a 15% (Tabela 3). A validação com os grupos externos formados com os 30% dos dados mostrou que para algumas características, os resultados foram levemente superiores aos encontrados quando não há representantes do sítio no modelo regional (Tabela 3).

Ao analisarmos os sítios separadamente como grupos externos, encontramos bons resultados para os traços foliares do Acre e Mato Grosso. SLA e LDMC tiveram uma boa predição ($R^2 > 0.70$ e $RMSrel < 20\%$) para ambos os sítios. Para a Amazonas - RD e BR319, a SLA foi moderadamente predita ($R^2 = 0.67$ e 0.54 e $RMSrel \leq 20\%$). Os demais traços, LD e LT, apresentaram resultados variados dependendo do grupo externo analisado. O sítio externo Peru, foi o que obteve os resultados mais pobres para os todos traços foliares ($R^2 < 0.40$ e $RMSrel > 18\%$) (Tabela 4).

Em relação aos atributos de madeira, os traços foram pobremente preditos no geral (Tabela 4). Somente os sítios externos Peru e Amazonas - RD obtiveram resultados moderados para WD ($R^2 = 0.59$ e 0.50 e $RMSrel = 16\%$ e 17%). Acre, Mato Grosso e Amazonas - BR319 obtiveram resultados inferiores em relação a densidade da madeira. No geral, o sítio que apresentou as precisões mais razoáveis foi o Peru frente aos outros sítios externos utilizados (Tabela 4).

Tabela 3. Desempenho do modelo regional com 70% dos dados para prever características dado por coeficiente de determinação (R2) e erros médios quadráticos das predições (RMSE).

| Validação Interna – Modelo 70% | | | | | | | |
|---|---------|-----|---------------|-------|------|-------|----------|
| Órgão e Característica | Unidade | N | Intervalo | Ncomp | R2 | RMSE | %RMSErel |
| Folhas | | | | | | | |
| Área Foliar Específica (SLA) | cm2/g | 945 | 52.12-290.93 | 35 | 0.91 | 10.49 | 0.07 |
| Conteúdo da Matéria Seca da Folha (LDMC) | mg/g | 953 | 196.42-609.72 | 35 | 0.91 | 22.66 | 0.05 |
| Densidade Foliar (LD) | g/cm3 | 948 | 0.189-0.655 | 26 | 0.84 | 0.03 | 0.07 |
| Espessura Foliar (LT) | mm | 946 | 0.116-0.411 | 25 | 0.84 | 0.02 | 0.10 |
| Madeira | | | | | | | |
| Densidade da Madeira (WD) | g/cm3 | 953 | 0.18-1.07 | 25 | 0.87 | 0.05 | 0.08 |
| Densidade da Casca (BarkD) | g/cm3 | 943 | 0.17-0.93 | 23 | 0.77 | 0.06 | 0.12 |
| Densidade do Ramo (BranchD) | g/cm3 | 969 | 0.18-0.96 | 26 | 0.86 | 0.04 | 0.07 |
| Conteúdo da Matéria Seca da Madeira (WDMC) | mg/g | 956 | 256.66-888.89 | 31 | 0.90 | 29.88 | 0.05 |
| Conteúdo da Matéria Seca da Casca (BarkDMC) | mg/g | 953 | 0.18-1.07 | 25 | 0.87 | 0.05 | 0.08 |

Tabela 4. Desempenho do modelo adicional de validação cruzada com 70% dos dados selecionados aleatoriamente para construir o modelo de calibração e testado com os 30% restante, separados por sítio, para prever características dos grupos externos, dado por coeficiente de determinação (R^2) e erros médios quadráticos das predições (RMSE).

| | Validação Externa - Grupo Acre | | | Validação Externa - Grupo Mato Grosso | | | Validação Externa - Grupo Amazonas - BR319 | | | Validação Externa - Grupo Amazonas-RD | | | Validação Externa - Grupo Peru | | |
|------------------------|--------------------------------|------|----------|---------------------------------------|------|----------|--|------|----------|---------------------------------------|------|----------|--------------------------------|------|----------|
| Órgão e Característica | R2 | RMSE | %RMSErel | R2 | RMSE | %RMSErel | R2 | RMSE | %RMSErel | R2 | RMSE | %RMSErel | R2 | RMSE | %RMSErel |

Folhas

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| SLA | 0.80 | 27.8 | 0.16 | 0.71 | 32.6 | 0.19 | 0.67 | 17.6 | 0.19 | 0.54 | 28.8 | 0.20 | 0.19 | 51.8 | 0.28 |
| LDMC | 0.71 | 39.3 | 0.11 | 0.69 | 52.4 | 0.13 | 0.37 | 58.7 | 0.12 | 0.47 | 57.4 | 0.12 | 0.41 | 63.7 | 0.18 |
| LD | 0.66 | 0.05 | 0.14 | 0.53 | 0.07 | 0.18 | 0.22 | 0.09 | 0.18 | 0.41 | 0.07 | 0.17 | 0.30 | 0.08 | 0.25 |
| LT | 0.67 | 0.02 | 0.10 | 0.41 | 0.03 | 0.16 | 0.43 | 0.05 | 0.20 | 0.30 | 0.04 | 0.20 | 0.12 | 0.05 | 0.25 |

Madeira

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------|------|-------|------|------|--------|------|------|--------|------|------|-------|------|------|-------|------|
| WD | 0.33 | 0.1 | 0.17 | 0.41 | 0.12 | 0.21 | 0.30 | 0.18 | 0.22 | 0.50 | 0.1 | 0.17 | 0.59 | 0.1 | 0.16 |
| BarkD | 0.16 | 0.17 | 0.30 | 0.05 | 0.24 | 0.34 | 0.07 | 0.31 | 0.43 | 0.21 | 0.11 | 0.26 | 0.12 | 0.16 | 0.28 |
| BranchD | 0.38 | 0.09 | 0.16 | 0.41 | 0.1 | 0.17 | 0.27 | 0.17 | 0.22 | 0.51 | 0.08 | 0.15 | 0.60 | 0.09 | 0.15 |
| WDMC | 0.44 | 74.37 | 0.12 | 0.36 | 106.89 | 0.15 | 0.45 | 66.31 | 0.11 | 0.40 | 73.41 | 0.13 | 0.58 | 64.29 | 0.10 |
| BarkDMC | 0.15 | 86.24 | 0.46 | 0.10 | 206.69 | 0.44 | 0.15 | 120.12 | 0.23 | 0.28 | 83.87 | 0.21 | 0.08 | 93.89 | 0.64 |

Discussão

Neste estudo, questionamos se um mesmo modelo regional baseado em espectroscopia NIR poderia ser eficaz para estimar valores de características foliares e de madeira de indivíduos coletados em diferentes sítios com distintas condições ambientais. Nossos resultados indicam que a espectroscopia FT-NIR tem um bom potencial como ferramenta para estimar valores de características funcionais dos sítios e para prever valores das 9 características avaliadas. Entretanto, quando usamos modelos que não incluem todos os sítios, os resultados não são tão bons. Encontramos que para algumas características é possível estimá-las razoavelmente utilizando um modelo geral, mesmo que seu sítio não conste na equação de validação, mas para a maioria das características o resultado não foi satisfatório. Nosso estudo indicou que o melhor modelo para prever características foliares e de madeira é aquele que contenha dados espectrais de plantas de todas as localidades e que inclua a maior variação ambiental possível.

Nossos resultados abrem a possibilidade, até então inimaginável, para a criação bancos de dados de características em escala regional, especialmente para localidades remotas, onde a coleta de atributos seria logisticamente desafiadora. No mais, seria possível acessar material botânico já coletado de diversos locais e que já foram depositados em herbários e/ou coleções.

Um modelo regional é eficaz para prever características funcionais

Nossos resultados mostram que as características foliares e da madeira podem ser estimadas com precisão no nível individual ao utilizarmos um modelo regional, construído com dados de indivíduos de sítios com diferentes condições ambientais. Demostramos que características chave, como SLA, LDMC e WD, utilizadas em estudos funcionais por refletirem as estratégias de economia de recursos adotadas pelas plantas frente às condições ambientais (Wright et al. 2004; Chave et al. 2009), foram preditas com acurácia pelo modelo regional completo.

Segundo nossos resultados, os coeficientes de PLSR podem servir como proxies para características funcionais de plantas, vinculando as respostas funcionais e espectrais da vegetação.

Trabalhos prévios mostraram que a refletância foliar pode ser utilizada para prever uma série de características bioquímicas e estruturais das folhas nos trópicos, como LMA (Curran, 1989; Martin, et al., 2003; Kokaly et al. 2009; Homolova et al. 2013; Asner et al. 2014; Schaepman et al. 2015), que é comumente usada para determinar a diversidade funcional. No entanto, até então, a maioria dos estudos foram realizados utilizando sensoriamento remoto. Já em nosso estudo, apresentamos pela primeira vez que dados espectrais FT-NIR coletados de material seco, podem ser utilizados para estimar características funcionais de folhas e de madeira em escala regional para uma floresta altamente diversa como a floresta Amazônica.

Nossos resultados apontam que os dados de espectroscopia FT-NIR podem ser usados com sucesso para modelar e estimar características funcionais, uma vez que os coeficientes PLSR servem como proxies para as características foliares e da madeira das plantas. As estimativas em larga escala possibilitadas pela espectroscopia FT-NIR, podem melhorar o uso de características em estudos espacialmente amplos (Costa et al. 2018), visto que estes dados são generalizáveis, ou seja, podem ser usados em amplas escalas espaciais e no nível da comunidade (Schweiger et al. 2017). A avaliação da biodiversidade de maneira concisa e escalonável se faz cada vez mais necessária, principalmente nesta era de mudanças globais aceleradas, já que mais de um quinto de todas as espécies de plantas vasculares estão ameaçadas (Schweiger et al. 2017).

Apesar dos dados espectrais serem considerados dados generalizáveis, quando desenvolvemos nosso modelo regional, este não apresentou bons resultados nas estimativas dos valores de características individuais para um sítio externo, ou seja, que não tinha representantes no modelo. Neste caso, a maioria das características analisadas foi predita abaixo do esperado. Métodos empíricos, como o PLSR, geralmente variam de local para local e, portanto, não são

diretamente transferíveis, entretanto podem ser aplicados, desde que as variáveis incluídas no modelo abranjam toda a variabilidade esperada (Martens, 2001). A baixa estimativa das características para o grupo externo pode estar associada a baixa representatividade local do modelo, uma vez que os espectros expressam muitas características das plantas que são importantes para a captura de recursos e tolerância ao estresse, incluindo o conteúdo de pigmentos, nutrientes, água (Schweiger et al. 2016), fatores que variam localmente. É sabido também que os solos desempenham um papel central na formação das comunidades vegetais e podem restringir a distribuição de espécies através de escalas (Phillips et al. 2003, Baldeck et al. 2013, Tuomisto et al. 2016; Zuquim et al 2019). Isso aponta para a necessidade de incluir uma representação geográfica e ambiental mais ampla para produzir um modelo potencialmente transferível, ou seja, um modelo que cubra toda a variação espectral, uma vez que o conjunto de amostras utilizadas para calibração do modelo deve cobrir toda a faixa de variação espectral de toda a população para a qual a calibração está sendo realizada (Chodak 2008).

O estudo prévio de Murguzur et al. (2019) demonstrou que modelos específicos de uma região tiveram melhor desempenho com amostras da mesma região para estimativas de conteúdo de C, P e N foliar, apoiando a suposição de que os modelos locais são bons para prever amostras locais e apresentam perda no poder de precisão ao preverem amostras externas da população de amostras original. Já o estudo de Estopa et al. (2017), ao utilizarem um grupo externo de validação, que não estava incluído no modelo de calibração, para estimar densidade da madeira encontrou um coeficiente de determinação baixo ($R^2 = 0.13$). Segundo o trabalho, o modelo PLS-R para densidade de madeira mostrou-se inadequado para estimar os valores de amostras desconhecidas. Em nosso estudo, no geral, para todos os grupos externos testados, as previsões razoáveis foram alcançadas para as características foliares, como SLA e LDMC. Já os resultados para as características da madeira foram muito fracos, resultado contrário ao encontrado por Costa

et al. (2018), onde as características da madeira foram melhores preditas frente as foliares quando utilizaram um grupo externo para validação do modelo.

O modelo de validação adicional, na qual os dados foram divididos aleatoriamente em dados de treinamento (70%) e dados teste (30%) os quais foram separados em diferentes sítios, mostrou que para algumas características, os resultados foram suavemente superiores aos encontrados quando não há representantes do sítio no modelo regional de calibração. Os traços foliares, como SLA e LDMC, apresentação boas estimativas ($R^2 > 0.70$) e moderadas ($R^2 = 0.67$ e 0.54), para 4 dos 5 sítios analisados. Já para as características da madeira, 2 sítios apresentaram estimativas razoáveis (WD, $R^2 = 0.59$ e 0.50). Nossos resultados apontam que os melhores modelos para a obtenção de estimativas de características utilizando validação externa mais confiáveis, são os modelos que contenham alguns representantes do grupo externo no modelo. Resultados semelhantes foram encontrados no estudo de Lang et al. (2015) para a discriminação de espécies arbóreas de indivíduos jovens baseadas em leituras espectrais NIR. No estudo em questão, os melhores resultados foram obtidos quando o modelo continha dados de jovens e adultos, possivelmente por conter maior variabilidade espectral.

Um dos grandes desafios da tecnologia NIR é que sua aplicação é limitada a populações fechadas de amostras, isto é, que as características espectrais dos tipos de amostra não incluídas no modelo de calibração podem interferir nas previsões do modelo e causar resultados alterados ou insatisfatórios. (Chodak 2008). Ou seja, qualquer imprecisão da técnica analítica poderia reduzir o ajuste entre os valores reais da amostra e os espectros NIR. O estudo prévio de Chodak (2008), apontou que uma das principais limitações do NIRS é a necessidade de definir ou fechar um conjunto de amostras, isto é, equações de calibração são válidas apenas para a área ou conjunto de amostras para a qual os modelos foram construídos e não poderiam ser usados para prever constituintes e/ou características de amostras externas a área ou ao conjunto. Outra desvantagem da técnica é a necessidade de realizar calibrações com métodos clássicos. Como os espectros do

NIR são calibrados com métodos clássicos, a qualidade das previsões do NIRS depende diretamente da qualidade das medidas usadas para desenvolver o modelo estatístico. Assim, o uso de medidas de referência errôneas poderia propagar erros e gerar modelos preditivos instáveis (Faber et al. 2004). No entanto, a magnitude da imprecisão poderia ser reduzida ao utilizarmos grandes tamanhos de amostra e, assim, reduzir a dependência de medições imprecisas em potencial (Murguzur et al. 2019). As limitações em relação a aplicabilidade de modelos globais baseados em NIR, poderiam restringir o potencial de aplicação da técnica para estudos ecológicos, porque a variedade de múltiplos contextos ecológicos não é considerada no desenvolvimento de modelos de calibração específicos de uma população (Murguzur et al. 2019). A dependência da escala espectral e espacial das associações entre a diversidade espectral e o funcionamento do ecossistema deve ser melhor entendida para podermos projetar métodos mais apurados para a detecção da biodiversidade baseada na diversidade de características das plantas (Schweiger et al. 2018). Contudo, uma solução possível para estes problemas seria a construção de grandes e diversas bibliotecas espectrais (Shepherd e Walsh, 2002).

Apesar das limitações, a tecnologia NIR possui muitas vantagens, principalmente, quando os modelos são bem desenvolvidos, no entanto, o processo de construção de bons modelos pode ser considerado uma tarefa complexa (Chodak, 2008). É importante ressaltar que os modelos podem ser aprimorados com a adição de novas amostras aumentando a variabilidade espectral, tornando os modelos mais independentes da origem das amostras. Além disso, os dados espectrais brutos, ou seja, aqueles que não passaram por pré-tratamento, nos quais nossos modelos de calibração são baseados podem ser recuperados e remodelados com novos métodos estatísticos, podendo resultar em modelos mais robustos e transferíveis.

Conclusão

Nosso estudo indicou que os dados de espectroscopia FT-NIR podem ser usados com sucesso para modelar e estimar características funcionais, servindo como proxies para as características foliares e da madeira das plantas. Nossos resultados mostram que essa abordagem apresentou bom desempenho para diferentes florestas que evoluíram ao longo de caminhos distintos, sugerindo que pode ser generalizada para outras florestas tropicais úmidas. Nossos resultados também indicaram que os modelos baseados em espectroscopia FT-NIR ainda precisam passar por ajustes para superar as limitações da técnica e das análises para prever características de grupos externos. Serão necessários testes adicionais antes que esta abordagem possa ser aplicada em larga escala em estudos. Entretanto, a recuperação bem-sucedida de várias características funcionais neste trabalho apoia o uso desse método para analisar a diversidade funcional florestas expandindo assim nosso conhecimento do funcionamento da comunidade e do ecossistema da escala local para a global.

Referências Bibliográficas

- Aber, J.D. & Melillo, J.M. 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Canadian Journal of Botany*. 60: 2261–2269.
- Acuna, M.A. & Murphy, G.E. 2006. Use of near infrared spectroscopy and multivariate analysis to predict wood density of Douglas-fir from chain saw chips. *Forest Prod J*. 56:67–72.
- Asner, G. P. & Martin, R. E. 2008. Spectral and chemical analysis of tropical forests: Scaling from leaf to canopy levels. *Remote Sensing of Environment*, 112(10), 3958–3970. doi.org/10.1016/j.rse.2008.07.003

Asner, G. P., Martin, R. E., Carranza-Jimenez, L., Sinca, F., Tupayachi, R., Anderson, C. B., & Martinez, P. 2014. Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *The New Phytologist*, 204(1), 127–139. doi.org/ 10.1111/nph.12895.

Asner, G.P., Anderson, C.B., Martin, R.E., Tupayachi, R., Knapp, D.E., Sinca, F. 2015. Landscape biogeochemistry reflected in shifting distributions of chemical traits in the Amazon forest canopy. *Nat. Geosci.* 8: 567–573.

Baldeck, C. A., Harms, K. E., Yavitt, J. B., John, R., Turner, B. L., Valencia, R., Dalling, J. W. 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1753), 1–7. doi:10.1098/rspb.2012.2532

Bardales, N.G.; Rodrigues, T.E.; Oliveira, H.; Amaral, E.F.; Araújo, E.A.; Lani, J.L.; Melo, A.W.F.; Amaral, E.F. 2010. Formação, classificação e distribuição geográfica dos solos do Acre. In: ACRE. Secretaria de Estado de Meio Ambiente. Recursos Naturais: geologia, geomorfologia e solos do Acre. ZEE/AC, fase II, escala 1:250.000. Programa Estadual de Zoneamento Ecológico-Econômico do Acre. Rio Branco: SEMA, p.64-91.

Braga, J.W.B., Pastore, T.C.M., Coradin, V.T.R., Camargos, J.A.A., da Silva, A.R. 2011. The use of near infrared spectroscopy to identify solid wood specimens of *Swietenia macrophylla* (CITES Appendix II). *IAWA J.* 32, 285–296.

Buitrago, M.F., Skidmore, A. K., Groenc, T. A, Heckerd, C. A. 2018. Connecting infrared spectra with plant traits to identify species. *Journal of Photogrammetry and RemoteSensing*.

Chadwick, K.D. & Asner, G.P. 2016. Organismic-Scale Remote Sensing of Canopy Foliar Traits in Lowland Tropical Forests. *Remote Sense.* 8(87). doi:10.3390/rs8020087

- Chapin FS III, Walker BH, Hobbs RJ, Hooper DU, Lawton JH, Sala OE, Tilman D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500–504.
- Chauvel, A., Y. Lucas, and R. Boulet. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43:234–241.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, and A. E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351–366.
- Chiarucci, A., Bacaro, G., & Scheiner, S.M. 2011. Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366, 2426-2437.
- Chodak, M. 2008. Application of Near Infrared Spectroscopy for Analysis of Soils, Litter and Plant Materials. *Polish Journal of Environmental Studies*, 17.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cornwell, W. K. et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*. 11: 1065–1071.
- Costa, F.R.C., Lang, C., Almeida, D.A., Castilho, C. V., Poorter, L. 2018. Near-infrared spectrometry allows fast and extensive predictions of functional traits from dry leaves and branches. *Ecological Applications*, 0(0), 1–11.
- Couture, J.J., Singh, A., Rubert-Nason, K. F., Serbin, S.P., Lindroth, R. L., Townsend, P. A. 2016. Spectroscopic determination of ecologically relevant plant secondary metabolites. *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1402–1412.

Curran PJ. 1989. Remote sensing of foliar chemistry. *Remote Sensing of Environment* 30: 271–278.

de Bello, F., Lepš, J., Sebastiá, M.T. 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*. 29: 801-810

Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*. 8: 463-474.

Doughty, C. E., Santos-Andrade, P. E., Goldsmith, G.R., Blonder, B., Shenkin, A., Bentley, L.P., Chavana-Bryant. C., Huaraca-Huasco, W., Díaz, S., Salinas, N., Enquist, B.J., Martin, R., Asner, G.P., Malhi, Y. 2017. Can Leaf Spectroscopy Predict Leaf and Forest Traits Along a Peruvian Tropical Forest Elevation Gradient? *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 10.1002/2017JG003883.

Duarte, A.F. 2006. Aspectos da climatologia do Acre, Brasil, com base no intervalo 1971-2000. *Revista Brasileira de Meteorologia*, v.21, n.3b, p.96-15.

Estopa, R.A., Milagres, F. R., Oliveira, R. A., Gherardi Hein, P. R. NIR spectroscopy models for phenotyping wood traits in breeding programs of *Eucalyptus benthamii*. 2017. *CERNE*, 22(3). 67-375.

Faber, N.M., Schreutelkamp, F.H., Vedder, H.W. 2004. Estimation of prediction uncertainty for a multivariate calibration model. *Spectrosc. Europe*.

Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Doležal, J., et al. 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany*. 99: 967-985.

- Green, D. S., Erickson, J.E., Kruger, E.L. 2003. Foliar morphology and canopy nitrogen as predictors of light-use efficiency in terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*. 115: 165–173.
- Hauksson, J.B., Bergqvist, G., Bergsten, U., Sjöström, M., Edlund, U. 2001. Prediction of basic wood properties of Norway spruce. Interpretation of Near Infrared Spectroscopy data using partial least squares regression. *Wood Sci Technol*. 35:475–485. 20.
- Homolová, L., Malenovsky, Z., Clevers, J. G. P. W., Garcia-Santos, G., Schaepman, M. E. 2013. Review of optical-based remote sensing for plant trait mapping. *Ecological Complexity*. 15: 1-16.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., et al. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*. 17: 2905-2935.
- Kokaly, R. F. & Clark, R. N. Spectroscopic determination of leaf biochemistry using band-depth analysis of absorption features and stepwise multiple linear regression. 2009. *Remote Sens. Environ*. 67, 267–287.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R., Ackerly, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*. 322: 580-582.
- Kurokawa, H., Peltzer, D.A., Wardle, D.A. 2010. Plant traits, leaf palatability and litter decomposability for co-occurring woody species differing in invasion status and nitrogen fixation ability. *Functional Ecology*. 24: 513-523.
- Lang, C, Costa, F.R.C., Camargo, J.L.C., Durgante, F. M. e Vicentini, A. 2015. Near Infrared Spectroscopy Facilitates Rapid Identification of Both Young and Mature Amazonian Tree. *PloS ONE* 10(8): e0134521. doi:10.1371/journal.pone.013452

- Lang, C., Almeida, D. A., Costa, F. R. C. 2017. Discrimination of taxonomic identity at species, genus and family levels using Fourier Transformed Near-Infrared Spectroscopy (FT-NIR). *Forest Ecology and Management*, 406: 219–227.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Li, C., Wulf, H., Schmid, B., He, J., Schaepman, M.E. 2018. Estimating Plant Traits of Alpine Grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau Using Remote Sensing. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sense*.
- Marques-Filho, A. O., M. N. G. Ribeiro, H. M. Santos, and J. M. Santos. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke. *Acta Amazonica* 11:759–768.
- Martens, H. 2001. Reliable and relevant modeling of real-world data: a personal account of the development of PLS regression. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 58, 85–95.
- Martin, R. E, K. Chadwick, D., Brodrick, P.G., Carranza-Jimenez, L., Vaughn N.R., and Asner, G. P., 2018. An Approach for Foliar Trait Retrieval from Airborne Imaging Spectroscopy of Tropical Forests *Remote Sense*, 10, 199; doi:10.3390/rs10020199
- Martinez, P. V. & Phillips, O. L. 2000. Allpahuayo: Floristics, Structure, and Dynamics of a High-Diversity Forest in Amazonian Peru. *Annals Missouri Botanical Garden*. 87: 499-527.
- Murguzur, F. J. A., Bison, M., Smis, A., Böhner, H., Struyf, E., Meire, P., Bråthen, K. 2019. Towards a global arctic-alpine model for Near-infrared reflectance spectroscopy (NIRs) predictions of foliar nitrogen, phosphorus and carbon content. *Scientific Reports* (doi.org/10.1038/s41598-019-44558-9)

Nagendra, H. 2001. Using remote sensing to assess biodiversity. *International Journal of Remote Sensing*, 22, 2377-2400.

Nicolai, B. M., Beullens, K., Bobelyn, E., Peirs, A., Saeys, W., Theron, K. I., Lammertyn J. 2007. Nondestructive measurement of fruit and vegetable quality by means of NIR spectroscopy: A review. *Postharvest Biology and Technology* 46: 99–118.

Paine, C. E. T., Baraloto, C., Chave, J., Herault, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120:720–727.

Pastore, T.C.M., Braga, J.W.B., Coradin, V.T.R., Magalhães, W.E., Okino, E.Y.A., Camargos, J.A.A., Muñiz, G.I.B., Bressan, O.A., Davrieux, F. 2011. Near infrared spectroscopy (NIRS) as a potential tool of monitoring trade of similar woods: discrimination of true mahogany, cedar, andiroba and curupixá. *Holzforschung* 65, 73–80.

Petisco, C. et al. 2005. Use of near-infrared reflectance spectroscopy in predicting nitrogen, phosphorus and calcium contents in heterogeneous woody plant species. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* 382, 458–465, <https://doi.org/10.1007/s00216-0043046-7>.

Phillips, O.L., Vargas, P.N., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.-E.C., Sanchez, W.G. et al. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *J. Ecol.*, 91, 757–775. *Phytologist*, 176, 749-763

Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., et al. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical Forests. *Ecology*. 89: 1908–1920.

Quesada, C. A., Lloyd, J., Anderson, L. O., Fyllas, N. M., Schwarz, M., & Czimczik, C. I. 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences*, 8(6), 1415–1440. doi:10.5194/bg-8-1415-2011

Ribeiro, J. E. L., et al. 1999. *Flora da Reserva Ducke*. INPA/DFID, Manaus, Brazil.

- Schaepman, M.E., Jehle, M., Hueni, A., D'Odorico, P., Damm, A., Weyerhann, J. et al. 2015. Advanced radiometry measurements and Earth science applications with the Airborne Prism Experiment (APEX). *Remote Sensing of Environment*, 158, 207–219.
- Schwanninger, M., Hinterstoisser, B., Gierlinger, N., Wimmer, R., Hanger, J. 2004. Application of Fourier Transform Near Infrared Spectroscopy (FT-NIR) to thermally modified wood. *HolzRohWerkst.* 62:483–485.
- Schweiger, A. K., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., Hobbie, S. E., Michael D. Madritch, M.D., Wang, R., David Tilman, D., Gamon, J. A. 2018. *Nature Ecology & Evolution*. 976–982.
- Schweiger, A. K., MartinSchutz, M., Risch, A., Kneubuhler, M., Haller, R., Schaepman, M.E. 2017. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 86–95. doi: 10.1111/2041-210X.12642
- Serbin, S.P., Singh, A., McNeil, B. E., Kingdon, C.C., Townsend, P.A. 2014. Spectroscopic determination of leaf morphological and biochemical traits for northern temperate and boreal tree species. *Ecological Applications*. 24: 1651–1669.
- Shepherd, K. D.; Walsh, M.G. 2002. Development of reflectance spectral libraries for characterization of soil properties. *Soil Science Society American Journal*. 66, 988
- Shipley, B., Vile, D., Garnier, E., Wright, I.J., Poorter, H. 2005. Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. *Functional Ecology*. 19: 602–615.
- Silveria, M. 2005. A floresta Aberta com Bambu no Sudoeste da Amazônia. Padrões e Processos em Múltiplas Escalas. Rio Branco: EDUFAC, 157p.
- Skidmore, A. K., Pettorelli, N. C. Coops, G. N. Geller, M. Hansen, R. Lucas, C. A. Múcher et al. 2015. Environmental Science: Agree on Biodiversity Metrics to Track from Space. *Nature* 523 (7561): 403–405. doi:10.1038/523403a.

Soares, P. 2009. Levantamento fitossociológico de regeneração natural em reflorestamento misto no noroeste de Mato Grosso. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais e Ambientais), Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá.

Tsuchikawa, S. & H. Kobori. 2015. A review of recent application of near infrared spectroscopy to wood science and technology. *Journal of Wood Science* 61:213–220.

Tuomisto, H., Moulatlet, G. M., Balslev, H., Emilio, T., Figueiredo, F. O. G., Pedersen, D., & Ruokolainen, K. 2016. A compositional turnover zone of biogeographical magnitude within lowland Amazonia. *Journal of Biogeography*, 43(12), 2400–2411. doi:10.1111/jbi.1286

Ustin SL, Gitelson AA, Jacquemoud S, Schaepman M, Asner GP, Gamon JA, Zarco-Tejada P. 2009. Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution spectroscopy. *Remote Sensing of Environment* 113: S67–S77.

Ustin, S.I & Gamon, J. A. 2010. Remote sensing of plant functional types. *New Phytologist*. 186: 795–816

Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J.M. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*. 176: 764

van Kleunen, M., Weber, E., Fischer, M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*. 13: 235-245.

Violle, C., Navas, L.M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. 116: 882-892.

Wright I.J., Reich, P.B; Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F.; Cavender-Bares, J., et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*. 428: 821-827.

Zuquim,G., Stropp, J., Moulatlet, G.M., Van doninck, J., Quesada C.A., Figueiredo, F. O.G., Costa, F.R.C., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. 2019. Making the most of scarce data: Mapping soil gradients in data-poor areas using species occurrence records. *Methods in Ecology and Evolution*. doi: 10.1111/2041-210X.13178.

Espectroscopia do infravermelho próximo (FT-NIR) como um atalho para estudos funcionais de grande abrangência na Amazônia

Carla Lang e Flávia R. C. Costa

Resumo

Forças externas, como solo e topografia, tendem a promover mudanças na composição funcional entre as comunidades, no entanto essas mudanças raramente são abordadas em escalas regionais, o que diminui nossa capacidade de prever a resposta funcional das comunidades frente às mudanças ambientais. A limitação dos estudos funcionais à escalas locais é principalmente devida ao grande esforço necessário para caracterizar funcionalmente as diversas comunidades de uma região. Para acessarmos as características em larga escala com maior eficiência é possível usar substitutos para as medidas diretas, sendo a Espectroscopia do Infravermelho Próximo (FT-NIR) um deles. Neste estudo, nos perguntamos se valores funcionais preditos pela FT-NIR teriam a capacidade de recuperar o padrão da composição funcional ao longo de gradientes ambientais. Para mapear a distribuição das características ao longo do gradiente ambiental, utilizamos dados funcionais preditos pela espectroscopia FT-NIR e dados convencionais coletados diretamente no campo de 2.002 árvores de 5 sítios amplamente distribuídos sobre a região amazônica. Posteriormente, comparamos os resultados dos modelos lineares gerados para cada característica e grupo de dados, preditos e convencionais. Com a utilização dos dados funcionais preditos pela espectroscopia FT-NIR, encontramos que a composição funcional está associada a filtros impostos principalmente por restrições nutricionais no solo, tanto com base nos dados convencionais medidos diretamente em campo ou com dados espectrais. As mudanças na composição funcional entre as comunidades estão de acordo com as expectativas baseadas no trade-off clássico de crescimento rápido e lento. Com isso, demonstramos que as características, tanto foliares como da madeira podem ser recuperadas com relativa confiança e aplicadas em estudos ecológicos. A recuperação bem-sucedida da composição funcional ao longo do gradiente ambiental apoia o uso dados espectrais para mapear a diversidade funcional em larga escala na Amazônia. Nossos resultados abrem a possibilidade para que todo material seco previamente coletado ou depositado em herbários possa ser utilizado para estimar e analisar a distribuição das características funcionais na paisagem,

promovendo um robusto conhecimento sobre a diversidade e distribuição das características em florestas altamente diversas até então nunca pensado.

Introdução

As características funcionais das espécies, isto é, características mensuráveis que afetam a aptidão das plantas, fornecem informações de como os fatores ambientais moldam os padrões de biodiversidade em escalas continentais, regionais e locais (Diaz et al. 1998, Shipley 2010, de Bello et al. 2013). A caracterização funcional das plantas e a distribuição dos traços funcionais dentro dos indivíduos e entre espécies são essenciais para compreendermos as respostas dos ecossistemas florestais frente a mudanças globais (Serbin et al. 2014), além de permitir entender a resiliência das florestas (Lavorel & Garnier, 2002; Westoby & Wright, 2006, Doughty et al, 2017), pois conseguem captar distintos aspectos do uso de recursos e de requisitos de habitat das espécies (Cornelissen et al. 2003, Sudding et al. 2008). O entendimento da distribuição das características funcionais em escala regional é fundamental para entendermos as respostas da vegetação às mudanças climáticas (Martin et al. 2018), assim como para melhorar modelos de predição como da ciclagem de carbono em florestas tropicais (Doughty et al. 2017).

Sabe-se que há um contínuo de estratégias de investimento em carbono e nutrientes que estão associadas à história de vida das espécies e que são aspectos chaves do funcionamento das folhas (Poorter e Bongers, 2006). Por exemplo, espécies com folhas de vida curta tem uma alta área foliar específica (SLA), alto teor de nitrogênio por unidade de área, e consequentemente maior assimilação e taxa de respiração. Por outro lado, espécies com folhas de vida longa, apresentam menor SLA e taxas metabólicas mais baixas. Taxas de crescimento também podem ser preditas utilizando traços funcionais, como a densidade da madeira e o tamanho da semente. Espécies associadas à muita luz, com crescimento rápido e alta mortalidade apresentam alta SLA e densidade da madeira, já espécies tolerantes à sombra, de crescimento lento apresentam valores desses traços mais altos (Wright et al. 2010). Um valor alto de SLA representa a estratégia “viver rápido e morrer

jovem”, pois expressa um trade-off entre o custo energético e captura de luz pelas folhas (Diaz et al. 2016; Poorter et al. 2009).

Inúmeros estudos demonstraram que a composição de características funcionais de uma comunidade é influenciada por fatores ambientais, indicando que comunidades naturais não são reunidas somente por meio de dispersão aleatória e eventos estocásticos (Petchey et al. 2007, Villeger et al. 2010, de Bello et al. 2013). Uma hipótese bem aceita sugere que fatores ambientais atuam como filtros que selecionam progressivamente as espécies mais adaptadas às condições locais. Sendo assim, as espécies seriam filtradas de acordo com conjuntos de características funcionais, em primeiro lugar por fatores ambientais de grande escala, por exemplo o clima, e subsequentemente por fatores ambientais e interações bióticas de menor escala, por exemplo as condições locais de fertilidade e umidade do solo, determinando suas abundâncias relativas (Keddy 1992, Weiher & Keddy 1995, Diaz et al.1998). O solo representa um dos principais filtros ambientais das estratégias de características funcionais de árvores nas florestas da Amazônia (Quesada et al. 2012). As espécies arbóreas com estratégias de crescimento lento (conservativas) tendem a se estabelecer e prosperar com sucesso em florestas pobres em nutrientes, enquanto as espécies de rápido crescimento (aquisitivas) dominam as florestas ricas em nutrientes. Já a topografia influencia fortemente a variação de características hidráulicas das espécies, uma vez que a disponibilidade de água depende também das condições topo-edáficas locais, como a proximidade do lençol freático, podendo ser um filtro de estratégias funcionais tão forte quanto o clima (Cosme et al. 2017).

Analisar como as características estão distribuídas permite quantificar a força que diferentes processos de filtragem exercem sobre as comunidades ao longo dos gradientes ambientais (Freschet et al. 2011, Violle et al. 2012). No mais, seria possível detectar padrões mais claros de estruturação das comunidades do que aqueles proporcionados pela simples análise da composição de espécies (Vaz, 2011), o que é bastante interessante para regiões onde o conhecimento florístico é ainda

deficiente, como nos trópicos (Duckworth et al. 2000). Entretanto, o entendimento de quais processos determinam a estrutura funcional das comunidades ecológicas continua sendo um grande desafio (Verdier et al. 2012), pois a análise da composição de espécies mostrou-se limitada para a compreensão desse tema. Com isso, tornou-se comum a análise da estruturação funcional das comunidades (McGill et al. 2006). Esse novo modelo baseia-se na premissa de que a estratégia ecológica das espécies pode ser acessada por meio de algumas características (Violle & Jiang 2009), como a área foliar, densidade da madeira entre outros (Kraft et al. 2008). Recentemente, diversos estudos utilizaram características funcionais para demonstrar a importância dos filtros ambientais na geração da estrutura de florestas tropicais altamente diversas (Steege et al. 2006, Kraft et al. 2008, Katabuchi et al. 2012).

Contudo, a maioria dos estudos é ou bastante local (p.ex. Kraft et al. 2008, Katabuchi et al. 2012) ou quando em grande escala, como a bacia Amazônica, está baseada em bancos de dados heterogêneos e para poucas características funcionais (Steege et al. 2006; Quesada et al. 2009; Finegan et al. 2015). A maneira mais corriqueira de estimar a distribuição de características é através da coleta de amostras de campo, que exige muito trabalho e é relativamente onerosa, sendo assim, poucos estudos coletaram dados funcionais para todos os indivíduos/espécies de um sítio ou região. Tendo em vista estas limitações, uma solução possível seria a utilização de proxies para medidas funcionais, o que permitiria estudos mais abrangentes. Um potencial proxy é a espectroscopia, como a técnica FT-NIR, que é aplicada em diferentes campos de conhecimento para determinação química e de propriedades físicas de objetos (Workmann & Weyer, 2008). Estudos prévios demonstraram que as propriedades espectrais das folhas podem ser usadas para estimar uma ampla gama de atributos foliares em ecossistemas altamente diversos, como as florestas tropicais (Asner et al. 2014, 2015; Doughty et al. 2017; Yu et al. 2017, Costa et al. 2018). O estudo de Martin et al. (2018) demonstrou que várias características foliares do dossel podem ser recuperadas com alta precisão e exatidão usando uma abordagem baseada em espectroscopia de imagem para

diferentes regiões no norte de Bornéu. A recuperação bem-sucedida de múltiplas características foliares apoia o uso dados espectrais para mapear a diversidade funcional. Em particular, a espectroscopia de imagem fornece estimativas confiáveis de várias características foliares (Kokaly et al. 2009; Ustin et al. 2009), oferecendo uma maneira rápida de derivar as distribuições de características da paisagem para escalas regionais.

Apesar dos avanços nas aplicações da espectroscopia de imagem para estimar características funcionais em larga escala, uma das grandes limitações da técnica é a necessidade do uso de instrumentos aéreos para realizar o sobrevoo, o que nem sempre é acessível devido ao custo. Uma alternativa ao custo dispendido pelo sensoriamento remoto seria a utilização de material seco previamente coletado ou depositado em herbários para estimar e analisar a distribuição das características funcionais na paisagem. Estudos publicados recentemente mostraram que é possível estimar com acurácia características foliares de amostras secas de espécies arbóreas de florestas temperadas e tropicais (Serbin et al. 2014; Costa et al. 2018) e frescas (Buitrago et al. 2018) utilizando dados espectroscópicos e análise PLSR (Partial Least-Squares Regression).

Além de fornecer informações em escala regional necessárias para ações de gestão e conservação, a distribuição das características ao longo dos gradientes regionais poderia oferecer uma nova janela para o entendimento da diversidade funcional das florestas tropicais. No mais, os avanços metodológicos recentes, como a espectroscopia FT-NIR, vêm para superar o limite do trabalho em campo, servindo como um atalho para medições de características em escalas geográficas maiores das florestas, conferindo uma considerável economia de tempo e custos. Entretanto, não há estudos de campo ou envolvendo estimativas de características por FT-NIR que avaliaram as mudanças na distribuição de características ao longo de gradientes ambientais nas florestas tropicais úmidas em escala regional. Dentro deste contexto, este estudo pretende determinar a aplicabilidade de características funcionais estimadas pela espectroscopia FT-NIR para analisar a distribuição de traços foliares e de madeira ao longo de um gradiente hidro edáfico

regional. Para testar a capacidade das características estimadas por espectroscopia em recuperar os padrões de composição funcional associados aos gradientes ambientais, vamos comparar com o modelo desenvolvido com os dados medidos diretamente em campo.

Materiais e Métodos

Locais de Estudo

As características funcionais foram coletadas em 5 sítios da região amazônica, sendo 4 na Amazônia brasileira e 1 sítio na Amazônia peruana. Em cada sítio de amostragem, em torno de 200 a 300 indivíduos arbóreos com dap < 10 cm foram coletados. Os sítios foram escolhidos para cobrir o gradiente de variação de solos e clima da bacia Amazônica.



Figura 1. Localização dos sítios de coleta.

A Reserva Florestal Ducke, localizada a 26 km ao noroeste de Manaus (02° 550S/59° 590W) e cobre 10.000 ha de floresta tropical de terra firme. A temperatura média anual é de cerca de 26 ° C, e a precipitação média anual é de 2.400 a 2.700 mm (Marques-Filho et al. 1981). Altitude varia de 30 a 120 m. Os solos são derivados de sedimentos marinhos terciários

da formação Alter-do-Chão. Há um continuum de mudança de solo dos platôs para os vales ao redor dos cursos d'água (Chauvel et al. 1987). Vegetação é floresta densa de terra-firme (Ribeiro et al. 1999). Coletamos também no interflúvio Purus-Madeira ao longo de 600 km da rodovia federal BR 319. O clima é predominantemente quente e úmido com temperaturas superiores a 18° C e média de precipitação variando entre 2000 a 2700 mm. A topografia é geralmente plana, e os acidentes geográficos mais comuns são planaltos com solos pobremente drenados que podem se estender por dezenas de quilômetros (mega-platôs), encostas com solos bem drenados (mega-encostas) e terraços ribeirinhos próximos a rios primários (Brasil 1978). Os principais tipos de solo são plintossolos nos mega-platôs e mega-encostas e fluvisolos em terraços (Quesada et al. 2011). Já a vegetação é floresta tropical densa na parte norte da área de estudo e com florestas mais abertas com predomínio de babaçu (*Orbygina martiana*) e patauas (*Oneocarpus bataua*) na parte sul.

Outra área explorada no estudo foi a Fazenda Experimental Catuaba (10°04'S e 67°37'W), uma floresta pública pertencente à Universidade Federal do Acre (UFAC), localizada no município de Senador Guiomard, Acre. A área é de 2111 ha com altitude média de 214 m (Silveira, 2005). Os solos são do tipo latossolo com predominância de relevo ondulado e argissolo de relevo suave a ondulado (Bardales et al. 2010). A precipitação anual média é de 1956 mm (Duarte, 2006). A vegetação é constituída principalmente por floresta tropical de terra firme densa e floresta aberta com bambus e palmeiras (Silveira, 2005).

Realizamos também coletas em parcelas localizadas no município de Cotriguaçu, no noroeste do Mato Grosso, de propriedade da ONF-Brasil - Fazenda São Nicolau (9°51'25" S e 58°14'55" W) na Amazônia meridional. O clima é tropical chuvoso, sendo as temperaturas médias entorno de 23°C a 25°C e a precipitação anual atinge 2500 a 2750 mm. Altitude média entorno de 219 m. O solo é do tipo latossolo Vermelho-Amarelo, distrófico e alumínico, com textura argilosa, sendo que em locais com relevo movimentado tem-se a predominância do neossolo litólico e nas margens do rio

Juruena, a predominância dos gleissolos melânicos (Soares, 2009). A vegetação é do tipo floresta ombrófila aberta submontana segundo a classificação proposta pelo IBGE (2012).

Por último, coletamos em uma área inserida dentro da Reserva Allpahuayo-Mishana (3° 57'S, 73° 26'W) na Amazônia peruana. A reserva localiza-se a sudoeste de Iquitos, na região do rio Nanay. O clima é úmido e quente (com a precipitação média anual de 3000 mm e temperatura média anual de 26°C). A altitude fica entre 110m e 180m acima do nível do mar. As condições edáficas são bem variáveis, representando um mosaico de manchas que variam da textura argilosa à textura que beira a areia pura, com vales pouco drenados à platôs bem drenados. A vegetação é floresta madura e antiga, embora encontrem-se algumas palmeiras (Martinez & Phillips, 2000).

Coleta dos Dados Funcionais

Coletamos dados funcionais de 2.002 indivíduos arbóreos distribuídos nos 5 sítios cobrindo o gradiente de condições edáficas e diferentes tipos de vegetação. Coletamos indivíduos com dap entre 1 cm a 10 cm de diâmetro. De cada indivíduo coletamos um ramo com pelo menos 40cm de comprimento. Priorizamos a retirada dos ramos da parte mais iluminada do dossel da planta, tanto quanto possível. Ramos com sinais de doença e presença de epífitas foram evitados. Em laboratório, selecionamos as três folhas mais saudáveis para medirmos os pesos fresco/seco e a área foliar. Selecionamos um pedaço terminal do ramo com 4-5cm para obtermos os pesos fresco/seco e o volume e outro pedaço de 0,5 cm para as leituras espectrais FT-NIR. Além dos pesos, medimos a espessura das folhas com um micrômetro, evitando sempre as nervuras, e as folhas foram escaneadas utilizando um scanner portátil modelo CI – 202, CID – Bio Science para o cálculo da área foliar. O peso fresco e seco foram medidos através de uma balança de precisão (4 casas decimais). Folhas foram secas 72hs na estufa a 60°C e ramos 72hs a 105°C. Os pecíolos e a raque foram pesados separadamente da lâmina foliar. O volume dos ramos foi determinado através do método de deslocamento da água. Foi medido o volume com e sem a casca. A densidade e o

teor de matéria seca de madeira, casca e ramo foram calculados com base em uma pequena amostra ramo (5cm de comprimento).

Com base nas medidas iniciais, foram calculadas as características de cada indivíduo. A densidade da madeira foi calculada através da razão entre peso seco da madeira sobre o volume do ramo (WD, g/cm^3), a densidade da casca foi calculada pelo peso seco da casca sobre o volume de casca (BarkD, g/cm^3), já a densidade do ramo (BranchD) foi a razão entre o peso seco total do ramo (incluindo madeira e casca) pelo volume do ramo (g/cm^3), e o conteúdo de matéria seca de madeira (WDMC, mg/g^{-1}) e o conteúdo de matéria seca da casca (BarkDMC mg/g^{-1}) foram calculadas como sendo o peso seco dividido pelo peso úmido destes.

A área foliar específica (SLA, $\text{cm}.\text{g}^{-1}$) expressa a razão entre área foliar e massa seca da folha. Ela foi calculada, conjuntamente para as três folhas, no caso de folha composta somente uma folha foi utilizada com todos os seus folíolos, que foram coletadas por ramo, pela divisão da sua área foliar sobre a sua massa seca. Os pecíolos não foram incluídos no cálculo da SLA. Para as folhas compostas, a SLA foi baseada em todos os folíolos da folha, a raque não foi incluída no cálculo da SLA. O conteúdo de matéria seca da folha (LDMC, $\text{mg}.\text{g}^{-1}$) foi calculado como sendo a razão entre peso seco sobre o peso úmido. Já a densidade da folha (LD, $\text{g}.\text{cm}^{-3}$) é a razão entre o peso seco das folhas pela unidade de volume da folha, e foi calculada através da equação $1/(\text{SLA} \times \text{espessura da folha})$. A espessura foliar (LT,mm) foi calculada através da média da espessura das 3 folhas por indivíduo. Para as folhas compostas, a média da espessura de três folíolos.

Coleta dos Dados Espectrais

Todas as amostras coletadas para o estudo tiveram leituras espectrais no infravermelho próximo (NIR). Um pedaço do ramo e duas folhas foram escaneadas por indivíduo. Duas leituras

foram obtidas para o ramo, uma em cada lado transversal, incluindo todos os tecidos desde a medula até a casca. Quatro leituras foram obtidas para as folhas de cada indivíduo, duas leituras por folha, uma leitura na superfície abaxial e outra na adaxial. As leituras foram realizadas principalmente na porção mediana da folha, evitando sempre as nervuras principais e quaisquer sinais de injúria ou doença.

As leituras espectrais das folhas e ramos foram coletadas com o espectrofotômetro da Termo Nicolet, sistema FT-NIR Antaris II Method Development System (MDS), controlado pelo Result™ Software no laboratório NIR no PPBio-INPA. As leituras espectrais foram expressas pelos valores de absorbância entre os comprimentos de onda de 1000 a 2500 nm no infravermelho próximo e cada espectro consiste em valores de absorbância em 1557 comprimentos de onda. Cada leitura realizada é resultado da média de 16 varreduras com resolução de 8 cm^{-1} . A resolução foi escolhida com base em teste visual de espectros de várias amostras com resolução entre 4 to 16 cm^{-1} para a detecção de ruídos e também baseada em literatura prévia (Braga et al. 2011, Pastore et al. 2011). Os testes indicaram que a resolução 8 cm^{-1} proveu bons resultados e minimizou o tempo de processamento das amostras (Lang et al. 2017).

Dados ambientais

Para representar a fertilidade do solo e o gradiente hidrológico, utilizamos a concentração de cátions base trocáveis (Ca, Mg e K) definida como soma das bases, e a distância vertical acima da drenagem mais próxima (HAND), que é um estimador da profundidade do lençol freático. A soma de bases é um bom proxy para a fertilidade do solo na Amazônia, uma vez que está bem correlacionada com a concentração de fósforo, um nutriente limitante do solo (Quesada et al. 2010), e está fortemente relacionada aos padrões de diversidade em toda a bacia (Higgins et al. 2011; Figueiredo et al. 2014; Tuomisto et al. 2016). Já o HAND representa o potencial gravitacional relativo da água, sendo este um componente do potencial hídrico do solo, que reflete

a dificuldade das plantas em extrair a água do solo ou evitar o excesso de água (Schietti et al. 2014).

Análises dos Dados

Modelo para estimar as características baseadas em leituras FT-NIR

Para prever as características funcionais de folhas e ramos, desenvolvemos modelos quantitativos, baseados em seus dados espectrais. Para relacionar os dados espectrais NIR com os dados funcionais coletados em campo utilizamos regressões Partial Least Square (PLSR). A eficácia de modelos preditivos baseados em PLSR foi previamente demonstrada para prever características funcionais dentro e entre tipos de vegetação e ecossistemas (Serbin et al. 2014, Asner et al. 2014, Doughy et al. 2017, Costa et al. 2018, Schweiger et al. 2018). Além disso, é um método amplamente utilizado para analisar os dados espectrais de materiais biológicos, e é muito adequado para a alta multicolinearidade presente em dados espectrais (Nicolai et al. 2007, Serbin et al. 2014, Couture et al. 2016).

A abordagem PLS é frequentemente utilizada em análises quimiométricas, onde há colinearidade entre as variáveis. Ou seja, quando as variáveis preditoras estão altamente correlacionadas, como no caso de dados espectrais, métodos de regressões clássicas podem produzir coeficientes não confiáveis (Couture et al. 2016). Por outro lado, a técnica PLS reduz o número de variáveis preditoras colineares em poucas variáveis latentes não correlacionadas (Serbin et al. 2014, Couture et al. 2016). PLS é particularmente útil para a análise de dados de espectroscopia (Martin et al. 2018), pois incorpora a informação do espectro completo dentro de cada medida espectral de folha ou ramo ao invés da análise banda a banda (Kokaly et al. 2009). O emprego do espectro completo é importante para quantificar o sinal combinado derivado da vibração, flexão e alongamento dos constituintes moleculares dos traços foliares e dos ramos que produzem sinais em todo o espectro (Martin et al. 2018).

Para evitar um super ajuste do número de componentes que utilizamos para cada análise gerada, o número ideal de componentes foi selecionado pela soma residual dos quadrados da previsão (PRESS) para cada modelo. O PRESS foi calculado para modelos sucessivamente mais complexos (incluindo um número maior de componentes), através de uma validação cruzada de 10 vezes. Cada uma das validações cruzadas usou 90% dos dados para construção do modelo e 10% para validação, selecionados aleatoriamente. Os modelos para os quais o PRESS foi mínimo foram selecionados como os melhores para cada característica e, para esses, o erro quadrático médio (RMSE) e R² foram relatados, onde estes são as médias resultantes da validação cruzada. Ademais, relatamos o erro relativo (% RMSE) (ver em Serbin et al. 2014; Costa et al. 2018).

Modelo para analisar a distribuição das características funcionais ao longo do gradiente hidroedáfico

Para avaliar o efeito dos gradientes ambientais na distribuição das características funcionais dentro das comunidades, primeiro estimamos para cada característica a média aritmética de todos os indivíduos da comunidade (Community Mean, CM), que caracteriza a estratégia ótima de cada comunidade, e o desvio padrão (Standard Deviation, SD) para caracterizar a variabilidade das características da comunidade.

Para avaliar como os valores das características funcionais estão distribuídos ao longo do gradiente hidro edáfico usamos um Modelo Linear para cada característica funcional. Para comparar a importância do gradiente hidro edáfico na distribuição das características, ajustamos dois tipos de modelos: um que permite apenas o efeito ambiental no parâmetro médio e outro modelo permitindo apenas o efeito ambiental no parâmetro de variância. Para corrigir a não normalidade dos valores das características funcionais, nós primeiro extraímos os resíduos de modelos nulos ajustados com diferentes famílias do pacote GAMLSS. Todas as análises foram realizadas na plataforma R.

Teste da capacidade das características estimadas por espectroscopia em recuperar os padrões de composição funcional associados aos gradientes ambientais.

Os modelos lineares foram analisados com dois diferentes grupos de dados. Na primeira rodada, os modelos, um para cada característica funcional, foram gerados com os dados funcionais coletados em campo. Na segunda rodada, os modelos foram gerados com os dados das características estimadas pela espectroscopia FT-NIR. Os resultados dos modelos foram comparados a fim de verificar a capacidade das características estimadas pela FT-NIR em recuperar os padrões de composição funcional associados aos gradientes ambientais.

Resultados

Relações entre composição funcional da comunidade, fertilidade do solo e disponibilidade de água

A média da comunidade para as características foliares (área foliar específica - SLA, densidade foliar - LD e conteúdo de matéria seca da folha - LDMC) foi correlacionada significativamente como o efeito da fertilidade do solo quando utilizamos os dados preditos pela FT-NIR, diferindo somente para a espessura foliar, LT (Tabela 1). A SLA aumentou significativamente com a fertilidade do solo e o LDMC, LD e LT diminuíram (Figura 2).

No caso das características da madeira, somente o conteúdo de matéria seca da casca foi significativamente correlacionado com a fertilidade do solo. Para as características da madeira (densidade da madeira - WD, densidade da casca - BarkD e conteúdo de matéria seca da casca - BarkDMC), os maiores valores médios foram encontrados em solos mais podres, já para o conteúdo da matéria seca da madeira, WDMC, o inverso foi encontrado. Já para a variável HAND, nenhuma característica funcional predita pela FT-NIR foi correlacionada significativamente (Tabela 1), somente foi correlacionada com a espessura foliar (LT) nos dados convencionais. De modo geral, o

padrão encontrado pelos dados preditos pela FT-NIR foi similar aos encontrados pelos dados medidos em campo (Figura 2).

Relações entre variabilidade funcional da comunidade, fertilidade do solo e disponibilidade de água

A variabilidade da comunidade para a maioria das características foliares não foi significativa em função do ambiente hidrológico e da fertilidade do solo (Tabela 2), somente para a SLA, o desvio padrão foi significativo em relação ao gradiente de fertilidade do solo, mas somente para os dados coletados em campo. No entanto, mesmo havendo essa discordância na significância, o padrão encontrado foi parecido ao padrão encontrado pelos dados convencionais. A maior variabilidade da SLA encontra-se em solos mais férteis (Figura 3).

Para a maioria das características da madeira, tanto o gradiente de fertilidade do solo como o HAND não apresentaram efeito significativo sobre a variância destas características (Tabela 2). Apenas para a WD, o desvio padrão foi significativo em relação ao gradiente de fertilidade do solo, mas somente para os dados preditos pela FT-NIR. Ainda assim, ambos os conjuntos de dados responderam de forma semelhante em relação ao gradiente ambiental solo. A maior variabilidade da WD foi encontrada em solos mais pobres, já para WDMC e BarkDMC, a maior variância destas características encontra-se em solos mais férteis. No caso do HAND, nenhuma característica foliar respondeu a este gradiente, somente a característica da madeira BarkDMC foi marginalmente significativa, em ambos conjuntos de dados. A variância desta característica diminuiu à medida que aumenta a distância do lençol freático, ou seja, quanto menor a disponibilidade de água. A mesma tendência encontrada para as características WD, BarkD e WDMC (Figura 3). Para a grande maioria dos modelos gerados com os dados preditos pela FT-NIR os resultados foram similares aos encontrados pelos dos dados convencionais, ou seja, medidos diretamente em campo.

Discussão

A disponibilidade de dados funcionais em escalas abrangentes é ainda limitada. Grande parte os estudos envolvendo características funcionais contemplou somente uma pequena área e poucas espécies. Além disso, a coleta de dados funcionais é trabalhosa e relativamente onerosa. Sendo assim, uma alternativa para permitir estudos espacialmente mais abrangentes é a utilização de atalhos confiáveis para estimar características funcionais. Um atalho conhecido é a espectroscopia do infravermelho próximo (FT-NIR). Isso nos levou a questionar se dados funcionais estimados através da espectroscopia FT-NIR teriam a capacidade de recuperar os padrões da composição funcional associados aos gradientes ambientais.

Nossos resultados mostram que é possível recuperar os padrões da composição funcional associada aos gradientes ambientais utilizando dados funcionais preditos por modelos baseados em espectros FT-NIR. De modo geral, o padrão encontrado para os dados preditos pela FT-NIR foi semelhante ao padrão encontrado pelos dados convencionais. Isso demonstra que dados funcionais preditos pela FT-NIR são aplicáveis e que podem ser utilizados como um atalho para estudos ecológicos. Isto abre a possibilidade para estudos mais abrangentes envolvendo características funcionais e porventura cobrir áreas geográficas mais extensas.

Capacidade dos dados funcionais estimados pela FT-NIR em recuperar os padrões de composição funcional ao longo de gradientes ambientais.

Os resultados encontramos indicam claramente que dados funcionais preditos pela FT-NIR conseguem recuperar o padrão da composição funcional ao longo dos gradientes ambientais. Nossos resultados divergiram somente no caso da espessura foliar (LT), esta característica não apresentaram o mesmo padrão de resposta em relação ao gradiente ambiental fertilidade do solo e HAND. Neste caso, LT foi significativamente correlacionada com os gradientes ambientais, todavia somente em um conjunto de dados, ora convencional ora predito pela FT-NIR (Tabela 1).

Para o desvio, SLA e WD, apresentaram divergência referente ao efeito significativo da variável ambiental na variável preditora. Para a SLA, somente para os dados convencionais, a fertilidade do solo foi significativamente correlacionada, o inverso ocorreu para a WD, onde somente os dados preditos pela FT-NIR foram correlacionados ao gradiente solo. Porém, independente disso, o padrão apresentando por ambos dados, foi semelhante, tanto para a SLA como para a WD (Figura 3). Estes casos pontuais devem estar relacionados ao poder de predição destes traços pelo modelo, uma vez que o modelo foi construído com os dados brutos sem qualquer tipo de pré-tratamento.

É importante ressaltar que os modelos de predição das características funcionais via espectrometria podem ser aprimorados e os dados espectrais brutos tratados, podendo resultar em modelos mais robustos e confiáveis. Apesar da divergência no padrão encontrado para algumas características (SLA, LT e WD) em relação aos gradientes ambientais, para o restante das características os resultados corresponderam-se com os resultados obtidos com os dados convencionais, o que demonstra que dados funcionais preditos pela espectroscopia FT-NIR podem servir como atalho para estudos ecológicos em escala regional. Estes resultados abrem um leque de possibilidades para estudos ecológicos em larga escala, principalmente nesta era de mudanças globais aceleradas (Schweiger et al. 2017).

A composição funcional ao longo dos gradientes topográficos e de recursos do solo

Observamos que a distribuição da composição funcional (CM) das comunidades de árvores mudou ao longo dos gradientes ambientais, tendo o gradiente de fertilidade do solo o efeito de filtragem mais forte. O efeito do solo foi mais forte para as características foliares, revelando que o solo é um fator-chave que leva a mudanças regionais da composição funcional em toda a bacia amazônica. No entanto, para a maioria das características da madeira não houve forte correlação com o gradiente de fertilidade, somente conteúdo da matéria seca da casca (BarkDMC) foi significativamente relacionado ao solo. Nossos resultados mostraram que solos mais férteis selecionaram os maiores valores médios da área específica foliar (SLA), característica considerada

aquisitiva. Já nos solos mais pobres em nutrientes, características mais conservativas (como maior conteúdo da matéria seca da folha (LDMC), densidade da madeira (WD) e da casca (BarkD), densidade foliar (LD) e espessura foliar (LT)) foram selecionadas, conforme esperado.

Os valores médios das características observadas ao longo do gradiente de fertilidade do solo concordam com o trade-off clássico de crescimento rápido e lento, em que características aquisitivas (por exemplo, alta SLA, baixa LDMC, baixa WD) dominam em locais altamente produtivos, enquanto que características conservativas predominam em condições de baixa disponibilidade de recursos (Reich, 2014). Isto demonstra que a taxa de mudanças nos valores médios das características foi maior ao longo do gradiente de fertilidade do solo que no gradiente topográfico, que apresentou correlação significativa somente para CM da espessura foliar. Este resultado reforça a ideia de que a fertilidade do solo é um dos principais fatores de mudanças regionais na composição funcional de árvores em florestas tropicais da Amazônia (Fyllas et al. 2009; Quesada et al. 2012).

Não encontramos nenhuma tendência de aumentar ou diminuir os valores das características ao longo do gradiente topografia da água para grande parte das característica preditas pela FT-NIR, alguns valores médios, por exemplo SLA, LT, WDMC, apresentaram uma variação na CM conforme a disponibilidade de água no solo muda, no entanto, somente para os dados medidos em campo da LT o efeito foi significativo. Os maiores valores médios de SLA foram encontrados onde o lençol é mais profundo, indicando que o aumento da SLA em solos com menor disponibilidade de água está mais associado aos nutrientes do solo do que à disponibilidade de água em escala regional. Diferindo dos resultados encontrados pelo estudo de Cosme et al. 2017, que reportou que as folhas de espécies associadas a platôs tendem a ter maior massa por área (LMA, o inverso da SLA), do que folhas de espécies associadas a baixios na Amazônia Central em escala local.

Nossos resultados estão em concordância com o clássico trade-off de crescimento rápido e lento. Os indivíduos com características aquisitivas estão localizados onde os habitats apresentam maior níveis de recursos (solos mais férteis). Tínhamos a expectativa que a disponibilidade de água seria um filtro forte para a composição funcional em escala regional, uma vez que a água do solo controla muitos aspectos da dinâmica do ecossistema florestal, incluindo estrutura da floresta (Jirka et al. 2007), crescimento e mortalidade de árvores (Phillips et al. 2009) e distribuição e composição de espécies com base nas necessidades distintas de água (Engelbrecht et al. 2007; Balvanera et al. 2011). Sendo assim, é razoável esperar que grupos funcionais de plantas com morfologias distinta também respondam diferentemente ao gradiente de disponibilidade de água orientada pela topografia (Schiatti et al. 2014). No entanto, esta variável mostrou-se fracamente correlacionada a composição funcional a nível regional neste estudo.

Gradientes hidroedáficos promovem variabilidade na composição funcional entre as comunidades

A composição funcional das árvores variou pouco ao longo dos gradientes topográficos e de fertilidade do solo em escala regional. Nos resultados mostram que para a maioria características da comunidade de árvores a variação foi muito superficial, independente do conjunto de dados usados. A característica que apresentou uma resposta mais acentuada em relação ao gradiente ambiental foi a SLA. A maior variação nos valores dos desvios desta característica encontra-se em solos mais férteis. Em nosso estudo, as parcelas com maior disponibilidade de recursos no solo ficam no Estado do Acre, em uma área dominada pela floresta aberta com bambus e palmeiras (Silveira, 2005). Possivelmente existe uma maior variabilidade desta característica nesses locais pelo maior dinamismo que promove heterogeneidade espacial e de recursos, levando ao particionamento de nicho e com isso à maior amplitude nos atributos das características, como a da SLA (Grime, 2006; Kraft et al. 2008). Sabe-se que muitas das características das plantas divergem para adaptarem-se às condições ambientais, por exemplo, topografia, nutrientes do solo e disponibilidade de água,

acarretando diferenças nas preferências das espécies aos diferentes tipos de habitat (Mori et al. 2019). Características aquisitivas, presentes em espécies de rápido crescimento costumam a predominar em florestas ricas em nutrientes (ter Steege et al. 2006; Fyllas et al. 2009; Quesada et al. 2012). Já espécies arbóreas com estratégias de crescimento lento (características conservadoras) tendem a se estabelecer e prosperar com sucesso em florestas pobres em nutrientes.

Em relação ao gradiente hidrológico poucas características responderam a ele. O conteúdo de matéria seca da casca (BarkDMC) está marginalmente correlacionada a ele. Indivíduos localizados em ambientes com maior disponibilidade de água apresentaram maior variação nos valores do desvio para o conteúdo de matéria seca da casca (BarkDMC). A disponibilidade de água depende também das condições topo-edáficas locais, como a capacidade do solo de reter água e a proximidade do lençol freático. A topografia influencia fortemente a variação de características hidráulicas das espécies (Cosme et al. 2017), o que talvez explique o fraco efeito da disponibilidade de água para as características utilizadas no trabalho, uma vez que elas não estão diretamente ligadas ao funcionamento hidráulico das plantas.

Conclusão

Com a utilização dos dados funcionais preditos pela espectroscopia FT-NIR, encontramos que a composição funcional está associada a filtros impostos, principalmente, por restrições nutricionais no solo. As mudanças na composição funcional entre as comunidades estão de acordo com as expectativas baseadas no trade-off clássico de crescimento rápido e lento: características aquisitivas (alta SLA, baixa WD) predominam em habitats ricos em recursos, enquanto traços conservadores (maior LDMC) predominam em habitats com poucos recursos, exatamente o padrão observado para as comunidades de árvores da floresta tropical com a utilização de dados convencionais medidos diretamente em campo. Com isso, nossos resultados validam a aplicação de dados funcionais estimadas por modelos baseados em espectroscopia NIR. Demonstramos que as características, tanto foliares como da madeira podem ser recuperadas com relativa confiança e

aplicadas em estudos sobre a distribuição de características funcionais na paisagem. A recuperação bem-sucedida da composição funcional ao longo do gradiente ambiental apoia o uso de dados espectrais para mapear a diversidade funcional em larga escala na Amazônia. Nossos resultados abrem a possibilidade para que todo material seco previamente coletado ou depositado em herbários possa ser utilizado para estimar e analisar a distribuição das características funcionais na paisagem, promovendo um robusto conhecimento sobre a diversidade e distribuição das características em floresta altamente diversas até então nunca pensado.

Tabela 1. Média aritmética (μ) dos valores individuais das características funcionais previstas pela FT-NIR e coletadas diretamente no campo (convencionais) para as parcelas dos diferentes sítios.

| Sítio | Parcela | Média aritmética (μ) – Dados convencionais | | | | | | | | Média aritmética (μ) – Dados previstos pela FT-NIR | | | | | | | |
|----------------|--------------------|--|--------|------|------|------|-------|--------|---------|--|--------|------|------|------|-------|--------|---------|
| | | SLA | LDMC | LD | LT | WD | BarkD | WDMC | BarkDMC | SLA | LDMC | LD | LT | WD | BarkD | WDMC | BarkDMC |
| Amazonas_Br319 | MO4_TN_0500 | 91.84 | 433.66 | 0.4 | 0.3 | 0.81 | 0.75 | 570.11 | 471.44 | 92.1 | 466.09 | 0.46 | 0.25 | 0.77 | 0.6 | 596.92 | 513.16 |
| Amazonas_Br319 | MO4_TN_3500 | 92.05 | 473.59 | 0.45 | 0.27 | 0.89 | 0.68 | 594.79 | 491.77 | 86.02 | 457.46 | 0.46 | 0.26 | 0.79 | 0.65 | 619.21 | 500.58 |
| Amazonas_Br319 | MO6_TN_1500 | 103.03 | 459.1 | 0.46 | 0.23 | 0.81 | 0.75 | 558.91 | 516.48 | 97.18 | 456.76 | 0.46 | 0.22 | 0.77 | 0.63 | 604.17 | 492.23 |
| Amazonas_Br319 | MO6_TN_2500 | 88.53 | 461.85 | 0.46 | 0.27 | 0.84 | 0.69 | 569.44 | 510.5 | 95.45 | 440.72 | 0.46 | 0.25 | 0.77 | 0.57 | 539.15 | 478.57 |
| Amazonas_Br319 | MO7_TS_3500 | 86.33 | 484.25 | 0.47 | 0.27 | 1.12 | 0.87 | 601.87 | 538.6 | 83.19 | 485.51 | 0.47 | 0.26 | 0.82 | 0.62 | 585.15 | 516.12 |
| Amazonas_Br319 | MO7_TS_4500 | 90.25 | 505.6 | 0.51 | 0.24 | 0.86 | 0.89 | 648.62 | 644.57 | 89.77 | 486.82 | 0.46 | 0.25 | 0.82 | 0.65 | 613.49 | 538.64 |
| Amazonas_RD | LO2_2000 | 138.54 | 443.09 | 0.42 | 0.19 | 0.63 | 0.44 | 557.03 | 413.73 | 135.9 | 443.6 | 0.42 | 0.19 | 0.61 | 0.45 | 559.06 | 392.9 |
| Amazonas_RD | LO3_1500 | 131.42 | 459.25 | 0.41 | 0.2 | 0.6 | 0.41 | 522.42 | 408.87 | 132.74 | 448.78 | 0.41 | 0.2 | 0.53 | 0.4 | 505.53 | 397.2 |
| Amazonas_RD | LO3_2500 | 135.48 | 442.7 | 0.38 | 0.21 | 0.6 | 0.42 | 536.83 | 413.05 | 138.43 | 447.56 | 0.4 | 0.19 | 0.58 | 0.43 | 530.65 | 413.35 |
| Amazonas_RD | LO3_3500 | 155.35 | 363.21 | 0.34 | 0.21 | 0.46 | 0.32 | 444.54 | 315.42 | 145.42 | 394.63 | 0.36 | 0.2 | 0.47 | 0.38 | 471.94 | 341.52 |
| Amazonas_RD | LO3_4500 | 155.54 | 440.43 | 0.42 | 0.17 | 0.61 | 0.45 | 547.23 | 436.69 | 149.03 | 422.94 | 0.39 | 0.18 | 0.6 | 0.43 | 540.46 | 390.42 |
| Amazonas_RD | LO4_0500 | 129.72 | 422.83 | 0.37 | 0.25 | 0.47 | 0.38 | 448.96 | 364.37 | 129.75 | 428.95 | 0.4 | 0.2 | 0.49 | 0.39 | 476.28 | 374.08 |
| Amazonas_RD | LO4_2500 | 130.66 | 479.71 | 0.45 | 0.18 | 0.63 | 0.43 | 548.17 | 411.48 | 131.79 | 456.67 | 0.43 | 0.19 | 0.63 | 0.45 | 567.72 | 424.52 |
| Amazonas_RD | LO4_3500 | 145.92 | 443.22 | 0.41 | 0.18 | 0.57 | 0.42 | 535.86 | 409.97 | 142.64 | 439.39 | 0.4 | 0.18 | 0.58 | 0.42 | 527.32 | 409.51 |
| Amazonas_RD | LO4_4500 | 144.27 | 428.03 | 0.41 | 0.18 | 0.55 | 0.41 | 504.44 | 395.5 | 143.05 | 432.2 | 0.4 | 0.18 | 0.57 | 0.41 | 517.39 | 393.85 |
| Amazonas_RD | LO5_3500 | 144.83 | 422.9 | 0.41 | 0.19 | 0.59 | 0.38 | 516.59 | 375.09 | 140.86 | 421.55 | 0.39 | 0.19 | 0.55 | 0.39 | 510.93 | 383.13 |
| Amazonas_RD | LO5_5500 | 130.71 | 466.43 | 0.41 | 0.2 | 0.59 | 0.42 | 542.35 | 413.74 | 129.58 | 450.86 | 0.43 | 0.19 | 0.6 | 0.44 | 537.53 | 430.36 |
| Amazonas_RD | LO6_0500 | 141.5 | 447.74 | 0.4 | 0.19 | 0.6 | 0.48 | 551.23 | 447.17 | 141.83 | 427.32 | 0.4 | 0.19 | 0.54 | 0.4 | 530.68 | 384.55 |
| Amazonas_RD | LO7_0500 | 133.47 | 434.52 | 0.4 | 0.21 | 0.6 | 0.44 | 541.93 | 392.58 | 129.22 | 462.88 | 0.43 | 0.19 | 0.6 | 0.45 | 544.96 | 421.16 |
| Amazonas_RD | LO7_1500 | 124.74 | 471.87 | 0.45 | 0.2 | 0.59 | 0.45 | 548.65 | 415.2 | 125.96 | 473.85 | 0.44 | 0.19 | 0.59 | 0.43 | 557.48 | 396.64 |
| Amazonas_RD | LO7_3500 | 131.71 | 453.68 | 0.43 | 0.19 | 0.57 | 0.44 | 540.19 | 416.1 | 130.72 | 459.31 | 0.42 | 0.19 | 0.6 | 0.43 | 538.69 | 418.39 |
| Amazonas_RD | LO8_0500 | 155.27 | 438.7 | 0.42 | 0.17 | 0.52 | 0.4 | 519.61 | 390.64 | 153.69 | 437.37 | 0.39 | 0.18 | 0.56 | 0.43 | 529.98 | 422.31 |
| Amazonas_RD | LO8_1500 | 142.54 | 401.11 | 0.37 | 0.21 | 0.52 | 0.38 | 498.11 | 363.83 | 137.56 | 435.25 | 0.39 | 0.2 | 0.56 | 0.44 | 512.68 | 370.81 |
| Catuaba - Acre | AC_500 | 202.09 | 330.52 | 0.32 | 0.18 | 0.54 | 0.46 | 524.29 | 145.8 | 156.06 | 357.68 | 0.34 | 0.2 | 0.57 | 0.49 | 564.32 | 220.06 |
| Catuaba - Acre | AC_1500 | 161.19 | 359.65 | 0.33 | 0.2 | 0.57 | 0.56 | 579.17 | 243.5 | 172.98 | 369.7 | 0.35 | 0.18 | 0.58 | 0.53 | 595.65 | 186.29 |
| Catuaba - Acre | AC_2500 | 181.66 | 364.89 | 0.33 | 0.18 | 0.58 | 0.58 | 624.39 | 195.48 | 160.79 | 366.06 | 0.34 | 0.19 | 0.55 | 0.5 | 553.86 | 172.64 |
| Catuaba - Acre | AC_3500 | 161.59 | 386.97 | 0.36 | 0.19 | 0.55 | 0.49 | 558.99 | 160.72 | 185.89 | 334.37 | 0.33 | 0.17 | 0.56 | 0.51 | 552.88 | 147.3 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P1 | 164.04 | 382.07 | 0.36 | 0.19 | 0.58 | 0.7 | 732.75 | 479 | 168.11 | 373.09 | 0.34 | 0.19 | 0.58 | 0.64 | 690.99 | 403 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P2 | 145.1 | 439.95 | 0.4 | 0.19 | 0.64 | 1.13 | 797.59 | 467.76 | 147.9 | 448.65 | 0.39 | 0.18 | 0.61 | 0.66 | 703.24 | 427.12 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P3 | 160.11 | 375.96 | 0.36 | 0.2 | 0.53 | 0.53 | 600.75 | 396.07 | 161.82 | 369.3 | 0.37 | 0.18 | 0.56 | 0.61 | 667.79 | 375.46 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P5 | 177.52 | 334.93 | 0.37 | 0.17 | 0.56 | 0.63 | 827.46 | 443.69 | 183.16 | 336.3 | 0.34 | 0.18 | 0.59 | 0.63 | 684.11 | 354.65 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P7 | 162.83 | 385.3 | 0.37 | 0.18 | 0.6 | 0.71 | 721.68 | 436.55 | 160.11 | 388.91 | 0.38 | 0.18 | 0.6 | 0.67 | 701.65 | 423.4 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P8 | 168.04 | 384.19 | 0.38 | 0.18 | 0.55 | 0.65 | 641.3 | 365.7 | 164.31 | 388.43 | 0.37 | 0.18 | 0.57 | 0.64 | 655.92 | 336.18 |
| Iquitos - Peru | Allpahuayo-Mishana | 170.06 | 359.5 | 0.37 | 0.2 | 0.58 | 0.55 | 763.39 | 173.88 | 166.47 | 358 | 0.33 | 0.2 | 0.59 | 0.55 | 598.11 | 149.33 |

Tabela 2. Desvio padrão (σ) dos valores individuais das características funcionais previstas pela FT-NIR e coletadas diretamente no campo (convencionais) para as parcelas dos diferentes sítios.

| Sítio | Parcela | Desvio padrão (σ) – Dados convencionais | | | | | | | | Desvio padrão (σ) – Dados previstos pela FT-NIR | | | | | | | |
|----------------|--------------------|--|--------|------|------|------|-------|--------|---------|--|-------|------|------|------|-------|--------|---------|
| | | SLA | LDMC | LD | LT | WD | BarkD | WDMC | BarkDMC | SLA | LDMC | LD | LT | WD | BarkD | WDMC | BarkDMC |
| Amazonas_Br319 | MO4_TN_0500 | 28.7 | 57.18 | 0.09 | 0.07 | 0.2 | 0.51 | 103.33 | 83.99 | 26.65 | 54.91 | 0.06 | 0.05 | 0.16 | 0.14 | 73.62 | 89.99 |
| Amazonas_Br319 | MO4_TN_3500 | 25.41 | 55.39 | 0.1 | 0.07 | 0.23 | 0.22 | 83.65 | 88.76 | 25.31 | 46.52 | 0.05 | 0.05 | 0.12 | 0.09 | 74.71 | 87.29 |
| Amazonas_Br319 | MO6_TN_1500 | 26.76 | 87.49 | 0.09 | 0.03 | 0.2 | 0.23 | 75.44 | 84.76 | 30.93 | 57.16 | 0.06 | 0.04 | 0.12 | 0.1 | 65.73 | 69.93 |
| Amazonas_Br319 | MO6_TN_2500 | 28.67 | 49.91 | 0.06 | 0.08 | 0.21 | 0.31 | 98.89 | 127.31 | 36.62 | 45.69 | 0.06 | 0.05 | 0.14 | 0.12 | 90.09 | 75.54 |
| Amazonas_Br319 | MO7_TS_3500 | 26.37 | 69.47 | 0.11 | 0.07 | 0.62 | 0.68 | 102.96 | 111.62 | 32.19 | 65.56 | 0.08 | 0.04 | 0.12 | 0.12 | 75.53 | 79.75 |
| Amazonas_Br319 | MO7_TS_4500 | 24.51 | 53.78 | 0.09 | 0.05 | 0.27 | 0.92 | 77.03 | 111.4 | 29.21 | 63 | 0.07 | 0.05 | 0.13 | 0.09 | 65.01 | 74.58 |
| Amazonas_RD | LO2_2000 | 40.3 | 75.18 | 0.1 | 0.05 | 0.13 | 0.1 | 75.61 | 85.76 | 33.18 | 58.4 | 0.07 | 0.03 | 0.11 | 0.08 | 67.05 | 77.77 |
| Amazonas_RD | LO3_1500 | 34.1 | 99.75 | 0.08 | 0.05 | 0.17 | 0.12 | 99.45 | 104.09 | 30.93 | 57.67 | 0.07 | 0.04 | 0.13 | 0.08 | 75.89 | 59.64 |
| Amazonas_RD | LO3_2500 | 35.72 | 87.13 | 0.07 | 0.04 | 0.14 | 0.12 | 89.44 | 102.18 | 31.16 | 50.94 | 0.06 | 0.04 | 0.14 | 0.09 | 91.4 | 77.54 |
| Amazonas_RD | LO3_3500 | 70.31 | 101.15 | 0.1 | 0.05 | 0.15 | 0.11 | 91.72 | 103.91 | 27.56 | 66.46 | 0.07 | 0.03 | 0.12 | 0.07 | 73.25 | 81.14 |
| Amazonas_RD | LO3_4500 | 55.29 | 80.83 | 0.1 | 0.05 | 0.12 | 0.12 | 68.53 | 97.64 | 31.79 | 60.95 | 0.07 | 0.04 | 0.1 | 0.06 | 59.57 | 61.08 |
| Amazonas_RD | LO4_0500 | 29.03 | 81.4 | 0.11 | 0.12 | 0.14 | 0.09 | 117.2 | 86.22 | 28.48 | 62.58 | 0.06 | 0.03 | 0.13 | 0.1 | 80.08 | 66.63 |
| Amazonas_RD | LO4_2500 | 33.53 | 70.2 | 0.1 | 0.04 | 0.17 | 0.15 | 100.04 | 108.21 | 23.31 | 58.1 | 0.06 | 0.03 | 0.11 | 0.06 | 54.58 | 64.2 |
| Amazonas_RD | LO4_3500 | 34.72 | 74.51 | 0.09 | 0.05 | 0.14 | 0.11 | 103.44 | 97.12 | 29.29 | 55.8 | 0.06 | 0.03 | 0.14 | 0.09 | 73.67 | 74.09 |
| Amazonas_RD | LO4_4500 | 29.66 | 74.03 | 0.09 | 0.05 | 0.14 | 0.09 | 84.12 | 77.91 | 27.49 | 53.41 | 0.06 | 0.03 | 0.13 | 0.07 | 69 | 68.95 |
| Amazonas_RD | LO5_3500 | 64.02 | 80.67 | 0.09 | 0.05 | 0.15 | 0.13 | 90.48 | 87.72 | 43.15 | 65.61 | 0.08 | 0.04 | 0.15 | 0.1 | 90.73 | 83.01 |
| Amazonas_RD | LO5_5500 | 27.9 | 74.26 | 0.1 | 0.06 | 0.11 | 0.1 | 66.71 | 94.05 | 27.26 | 58.56 | 0.05 | 0.03 | 0.11 | 0.07 | 63.06 | 65.8 |
| Amazonas_RD | LO6_0500 | 34.55 | 66.41 | 0.1 | 0.04 | 0.11 | 0.09 | 44.18 | 76.23 | 29.84 | 55.44 | 0.07 | 0.03 | 0.14 | 0.07 | 71.07 | 44.67 |
| Amazonas_RD | LO7_0500 | 43.21 | 74.65 | 0.09 | 0.04 | 0.12 | 0.15 | 72.11 | 84.63 | 36.16 | 58.62 | 0.07 | 0.04 | 0.1 | 0.09 | 53.95 | 70.64 |
| Amazonas_RD | LO7_1500 | 37.35 | 62.74 | 0.1 | 0.05 | 0.12 | 0.12 | 77.82 | 89.15 | 33.04 | 56.61 | 0.07 | 0.04 | 0.11 | 0.09 | 72.3 | 66.15 |
| Amazonas_RD | LO7_3500 | 33.19 | 68.87 | 0.1 | 0.05 | 0.13 | 0.1 | 84.48 | 84.41 | 30.48 | 61.31 | 0.07 | 0.03 | 0.13 | 0.07 | 65.71 | 66.08 |
| Amazonas_RD | LO8_0500 | 40.63 | 75.67 | 0.09 | 0.05 | 0.12 | 0.1 | 91.12 | 94.6 | 34.5 | 58.6 | 0.06 | 0.03 | 0.12 | 0.1 | 68.19 | 68.62 |
| Amazonas_RD | LO8_1500 | 37.58 | 91 | 0.09 | 0.04 | 0.11 | 0.1 | 74.8 | 87.31 | 31.67 | 63.32 | 0.07 | 0.03 | 0.11 | 0.08 | 65.09 | 70.99 |
| Catuaba - Acre | AC_500 | 84.19 | 64.27 | 0.09 | 0.03 | 0.12 | 0.2 | 88.27 | 50.78 | 29.14 | 62.51 | 0.05 | 0.04 | 0.1 | 0.08 | 102.82 | 173.56 |
| Catuaba - Acre | AC_1500 | 45.86 | 86.39 | 0.07 | 0.05 | 0.14 | 0.17 | 112.01 | 403.94 | 37.62 | 67.77 | 0.06 | 0.03 | 0.11 | 0.07 | 61.78 | 68.46 |
| Catuaba - Acre | AC_2500 | 54.72 | 78.17 | 0.08 | 0.03 | 0.11 | 0.17 | 87.26 | 74.47 | 32.84 | 56.9 | 0.05 | 0.03 | 0.1 | 0.08 | 62.04 | 56.62 |
| Catuaba - Acre | AC_3500 | 53.62 | 72.78 | 0.07 | 0.05 | 0.1 | 0.25 | 83.82 | 57.98 | 41.95 | 56.24 | 0.07 | 0.02 | 0.08 | 0.06 | 71.73 | 58.21 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P1 | 51.3 | 84.97 | 0.09 | 0.04 | 0.27 | 0.47 | 128.61 | 244.22 | 36.39 | 78.9 | 0.07 | 0.03 | 0.12 | 0.08 | 74.27 | 77.2 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P2 | 37.74 | 98.56 | 0.09 | 0.04 | 0.24 | 1.98 | 108.01 | 183.16 | 33.5 | 87.24 | 0.08 | 0.02 | 0.09 | 0.06 | 65.65 | 77.52 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P3 | 71.82 | 89.15 | 0.11 | 0.05 | 0.19 | 0.14 | 103.78 | 185.97 | 51.71 | 83.28 | 0.07 | 0.03 | 0.12 | 0.08 | 87.39 | 73.44 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P5 | 50.36 | 81.77 | 0.11 | 0.04 | 0.22 | 0.38 | 950.49 | 267.08 | 38.43 | 75.82 | 0.08 | 0.03 | 0.1 | 0.07 | 74.28 | 66.23 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P7 | 46.07 | 83.93 | 0.1 | 0.04 | 0.15 | 0.42 | 121.21 | 169.86 | 33.22 | 62.85 | 0.06 | 0.03 | 0.09 | 0.06 | 61.22 | 91.6 |
| Cotriguaçu -MT | MT_P8 | 63.03 | 87.3 | 0.1 | 0.05 | 0.21 | 0.41 | 158.27 | 150.98 | 36.55 | 73.08 | 0.07 | 0.03 | 0.14 | 0.09 | 96.93 | 72.04 |
| Iquitos - Peru | Allpahuayo-Mishana | 54.17 | 120.32 | 0.53 | 0.04 | 0.12 | 0.22 | 91.61 | 79.24 | 33.27 | 70.11 | 0.06 | 0.03 | 0.13 | 0.1 | 80.32 | 65.52 |

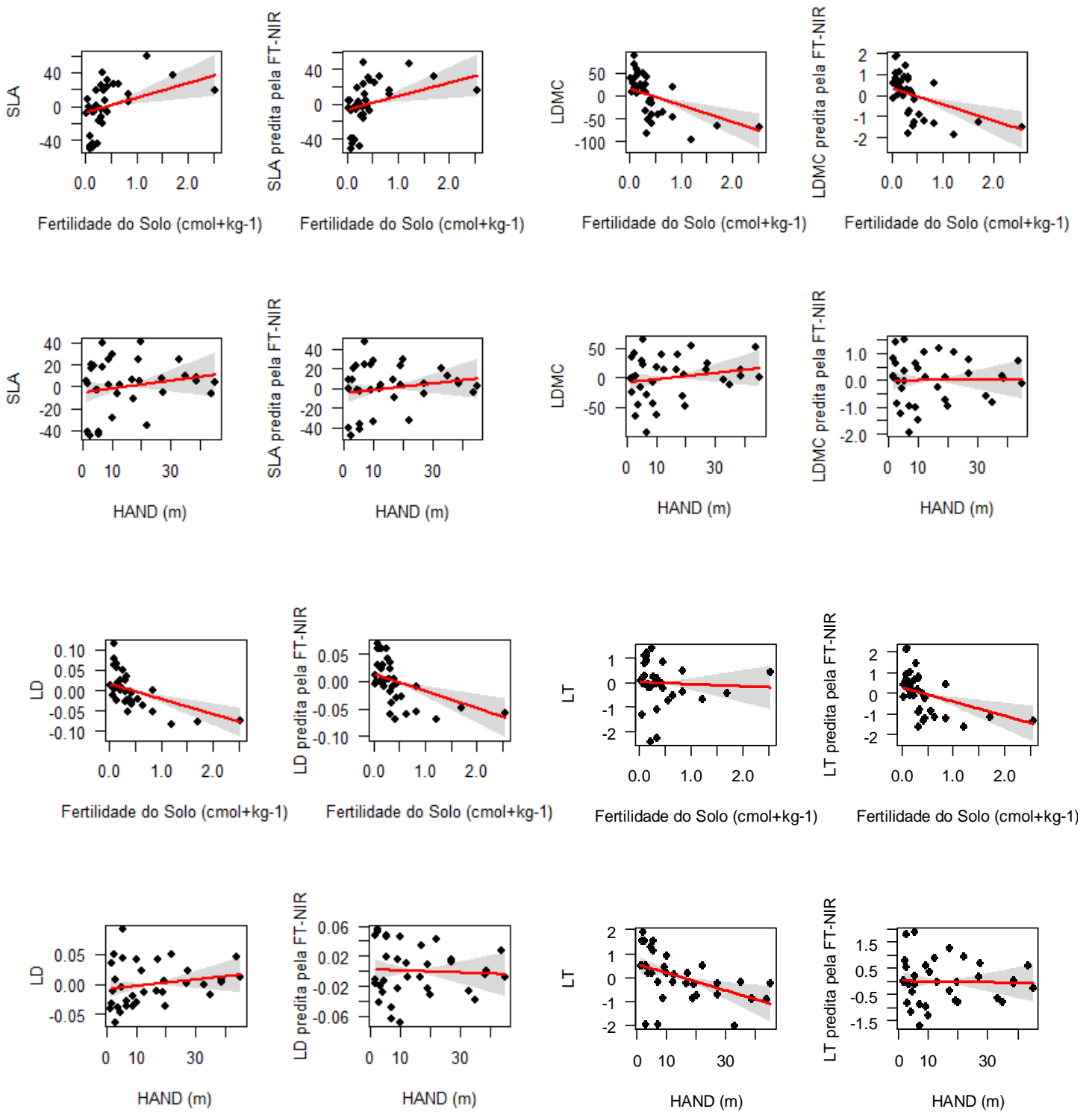
Tabela 3. Modelos lineares múltiplos combinando os gradientes de recursos (HAND e fertilidade do solo). Modelo utilizando a média funcional da comunidade por parcela/sítio (Modelo: CM característica funcional ~ variável ambiental + variável ambiental). Níveis de significância: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ‘ 1.

| Características funcionais | Variável Ambiental | Modelo Linear com os dados convencionais | | Modelo Linear com os dados preditos pela FT-NIR | |
|----------------------------|---------------------|--|----------------|---|----------------|
| | | β | R ² | β | R ² |
| SLA | Fertilidade do Solo | 13.557** | 0.29 | 12.094** | 0.26 |
| | HAND | 4.790 | | 4.370 | |
| LDMC | Fertilidade do Solo | -28.506*** | 0.36 | -0.606*** | 0.33 |
| | HAND | 7.159 | | 0.0153 | |
| LD | Fertilidade do Solo | -0.0287*** | 0.39 | -0.024*** | 0.35 |
| | HAND | 0.0071 | | -0.001 | |
| LT | Fertilidade do Solo | -0.068 | 0.25 | -0.538** | 0.29 |
| | HAND | -0.491** | | -0.022 | |
| WD | Fertilidade do Solo | -0.289 | 0.08 | -0.277 | 0.09 |
| | HAND | -0.076 | | -0.129 | |
| BarkD | Fertilidade do Solo | 0.227 | 0.10 | -0.166 | 0.04 |
| | HAND | -0.313. | | -0.124 | |
| WDMC | Fertilidade do Solo | 0.272 | 0.09 | -0.166 | 0.04 |
| | HAND | -0.235 | | -0.124 | |
| BarkDMC | Fertilidade do Solo | -0.515** | 0.33 | -0.166 | 0.04 |
| | HAND | -0.195 | | -0.124 | |

Tabela 4: Modelos lineares múltiplos combinando os gradientes de recursos (HAND e fertilidade do solo). Modelo utilizando desvio padrão da comunidade, comunidade por parcela/sítio (Desvio Padrão - SD) (Modelo 2: SD característica funcional ~ variável ambiental + variável ambiental). Níveis de significância: 0 ‘****’ 0.001 ‘***’ 0.01 ‘**’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ‘ 1.

| Características funcionais | Variável Ambiental | Modelo Linear com os dados convencionais | | Modelo Linear com os dados preditos pela FT-NIR | |
|----------------------------|---------------------|--|----------------|---|----------------|
| | | β | R ² | β | R ² |
| SLA | Fertilidade do Solo | 3.983e-01** | 0.19 | 0.208 | 0.04 |
| | HAND | 1.292e-01 | | -0.098 | |
| LDMC | Fertilidade do Solo | 2.565 | 0.34 | 0.3001 | 0.08 |
| | HAND | -1.826 | | -0.153 | |
| LD | Fertilidade do Solo | 2.565 | 0.03 | -2.396e-01 | 0.05 |
| | HAND | -1.826 | | 3.355e-02 | |
| LT | Fertilidade do Solo | 2.565 | 0.03 | -2.576e-01 | 0.09 |
| | HAND | -1.826 | | -1.317e-01 | |
| WD | Fertilidade do Solo | -0.129 | 0.11 | -0.007* | 0.15 |
| | HAND | -0.277 | | 0.0015 | |
| BarkD | Fertilidade do Solo | 0.085 | 0.11 | -0.197 | 0.16 |
| | HAND | -0.301 | | -0.307 | |
| WDMC | Fertilidade do Solo | 0.275 | 0.07 | 3.894 | 0.12 |
| | HAND | -0.184 | | -2.600 | |
| BarkDMC | Fertilidade do Solo | 0.22 | 0.11 | 3.894 | 0.12 |
| | HAND | -0.35. | | -2.600. | |

Figura 2. Capacidade da espectroscopia FT-NIR em recuperar os padrões da composição funcional (CM) de 34 comunidades arbórea ao longo de gradientes ambientais.



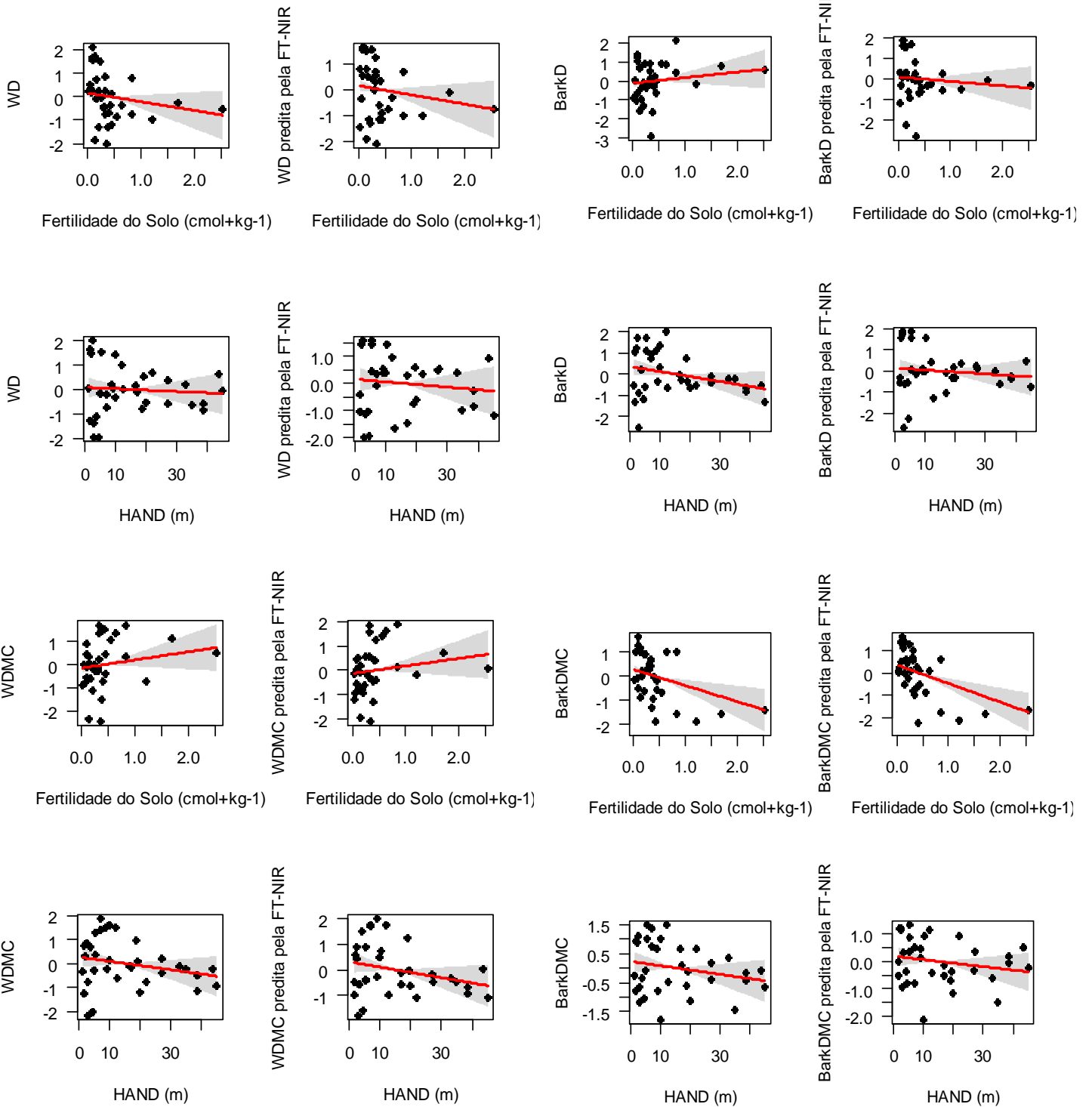
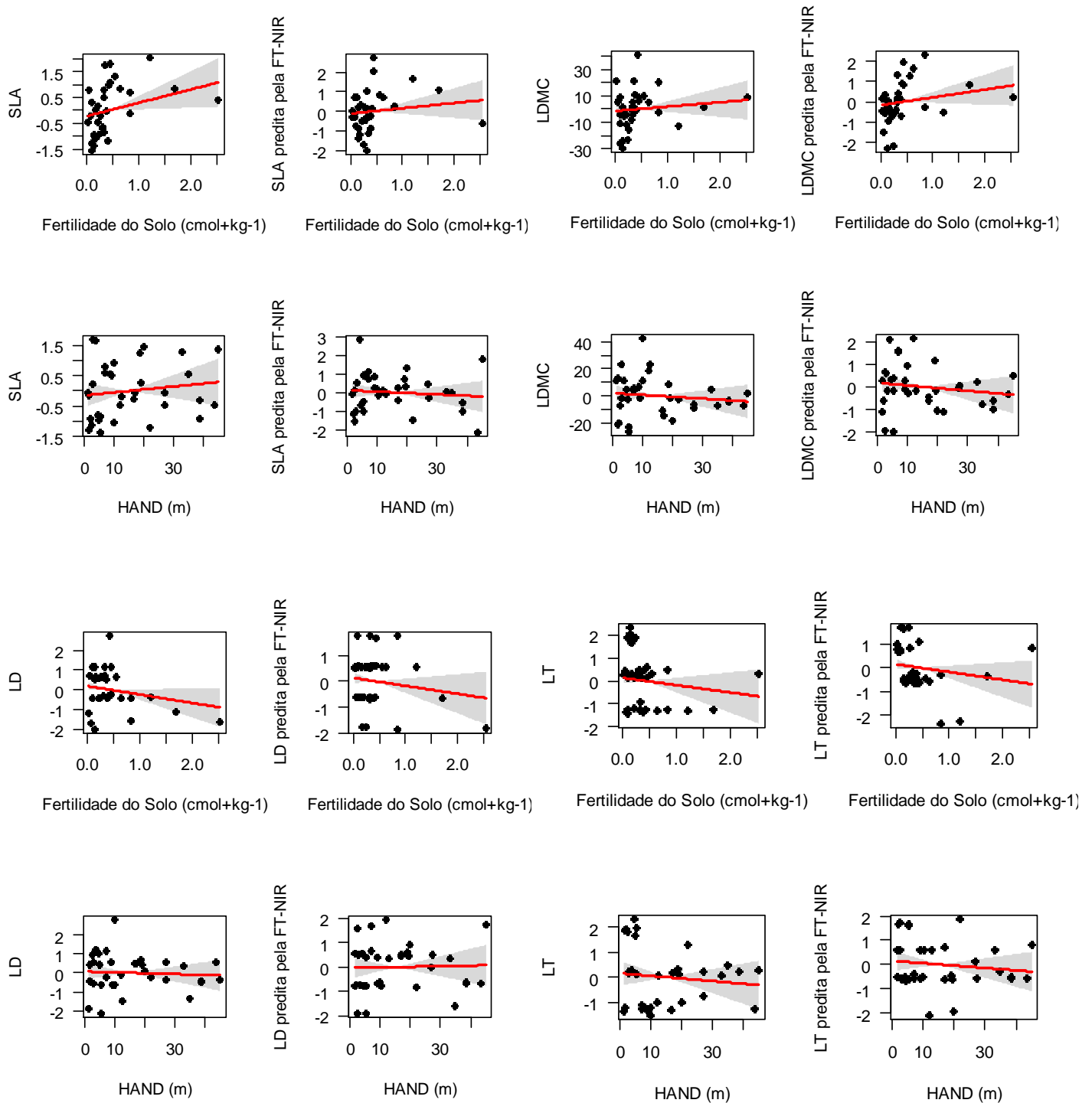
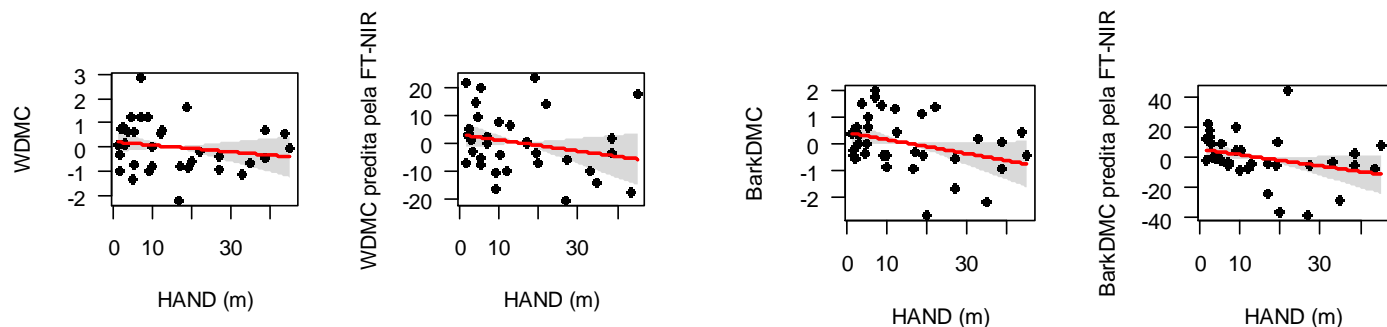
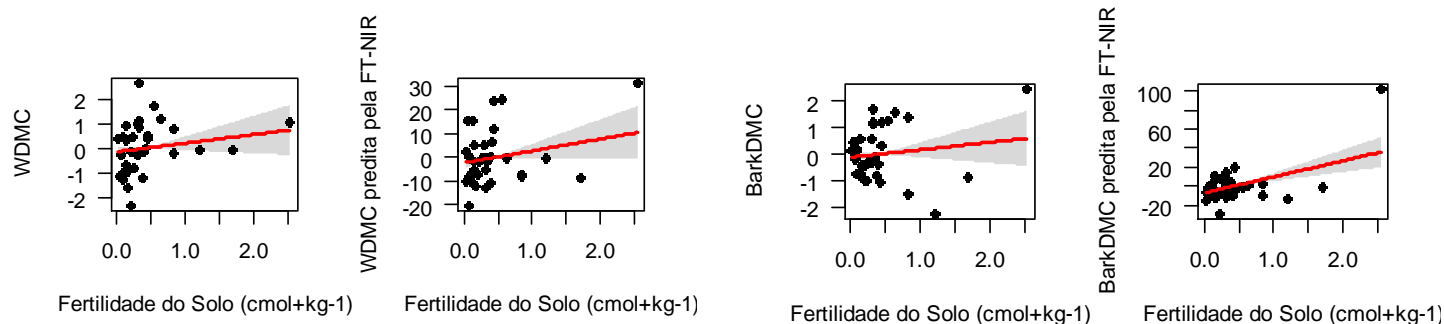
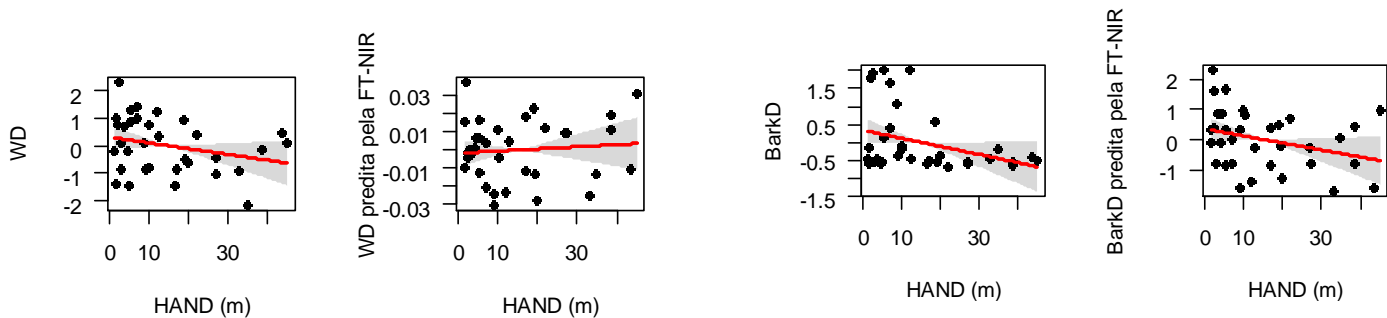
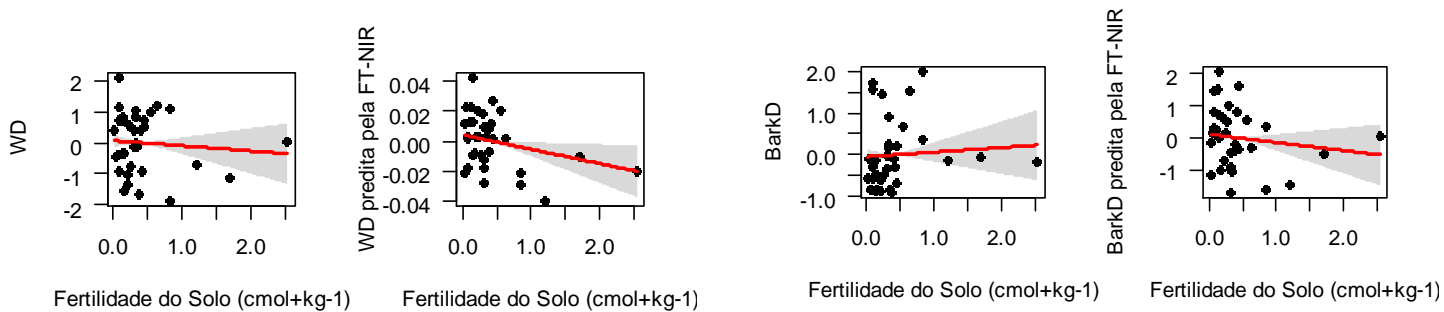


Figura 3. Capacidade da espectroscopia FT-NIR em recuperar os padrões da composição funcional (SD) de 34 comunidades arbórea ao longo de gradientes ambientais.





Referências Bibliográficas

Asner, G. P., Martin, R. E., Carranza-Jimenez, L., Sinca, F., Tupayachi, R., Anderson, C. B., & Martinez, P. 2014. Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *The New Phytologist*, 204(1), 127–139. doi.org/10.1111/nph.12895.

Asner, G.P., Anderson, C.B., Martin, R.E., Tupayachi, R., Knapp, D.E., Sinca, F. 2015. Landscape biogeochemistry reflected in shifting distributions of chemical traits in the Amazon forest canopy. *Nat. Geosci.* 8: 567–573.

Balvanera P, Quijas S, Pérez-Jiménez. 2011. Distribution patterns of tropical dry forest trees along a meso scale water availability gradient. *Biotropica* 43:414–422.

Bardales, N.G.; Rodrigues, T.E.; Oliveira, H.; Amaral, E.F.; Araújo, E.A.; Lani, J.L.; Melo, A.W.F.; Amaral, E.F. 2010. Formação, classificação e distribuição geográfica dos solos do Acre. In: ACRE. Secretaria de Estado de Meio Ambiente. Recursos Naturais: geologia, geomorfologia e solos do Acre. ZEE/AC, fase II, escala 1:250.000. Programa Estadual de Zoneamento Ecológico-Econômico do Acre. Rio Branco: SEMA, p.64-91.

Bernard-Verdier, M., Navas, M.L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A. e Garnier, E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100, 1422–1433.

Braga, J.W.B., Pastore, T.C.M., Coradin, V.T.R., Camargos, J.A.A., da Silva, A.R. 2011. The use of near infrared spectroscopy to identify solid wood specimens of *Swietenia macrophylla* (CITES Appendix II). *IAWA J.* 32, 285–296.

Buitrago, M.F., Skidmore A. K., Groenc, T. A, Heckerd, C. A. 2018. Connecting infrared spectra with plant traits to identify species. *Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*.

- Chauvel, A., Y. Lucas, and R. Boulet. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43:234–241.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cosme, L.H.M., Schietti, J., Costa, F.R.C. & Oliveira, R.S. 2017 The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist*.
- Costa, F.R.C., Lang, C., Almeida, D.A., Castilho, C. V., Poorter, L. 2018. Near-infrared spectrometry allows fast and extensive predictions of functional traits from dry leaves and branches. *Ecological Applications*, 0(0), 1–11.
- Couture, J.J., Singh, A., Rubert-Nason, K. F., Serbin, S.P., Lindroth, R. L., Townsend, P. A. 2016. Spectroscopic determination of ecologically relevant plant secondary metabolites. *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1402–1412.
- de Bello, F. 2012. The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null models the magic wand? *Global Ecology and Biogeography*, 21, 312–317.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at the regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9,113-122.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I.C., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A. & Falczuk, V. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.

Doughty, C. E., Santos-Andrade, P. E., Goldsmith, G.R., Blonder, B., Shenkin, A., Bentley, L.P., Chavana-Bryant, C., Huaraca-Huasco, W., Díaz, S., Salinas, N., Enquist, B.J., Martin, R., Asner, G.P., Malhi, Y. 2017). Can Leaf Spectroscopy Predict Leaf and Forest Traits Along a Peruvian Tropical Forest Elevation Gradient? *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 10.1002/2017JG003883.

Duarte, A.F. 2006. Aspectos da climatologia do Acre, Brasil, com base no intervalo 1971-2000. *Revista Brasileira de Meteorologia*, v.21, n.3b, p.96-15.

Engelbrecht BMJ, Comita LS, Condit R, Kursar TA, Tyree MT, Turner BL, Hubbell SP. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447:80–2.

Figueiredo F.O.G., Costa F.R.C., Nelson B.W., & Pimentel T.P. 2014. Validating forest types based on geological and landform features in central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, 25, 198–212.

Finegan, B., Pena-Claros, M., Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M., Carreno-Rocabado, G., Casanoves, F., Diaz, S., Velepucha, P. E., Fernandez, F., Licona. J. C., Lorenzo, L., Negret, B. S., Vaz, M. e Poorter, L. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103, 191–201

Freschet, G.T., Dias, A.T.C., Ackerly, D.D., Aerts, R., van Bodegom, P.M., Cornwell, W.K. et al. 2011. Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 755–765.

Fyllas, N.M., Patiño, S., Baker, T.R., Nardoto, G.B., Martinelli, L.A., Quesada, C.A., Paiva, R., Schwartz, M., Horna, V., Mercado, L.M., Santos, A., Arroyo, L., Jimenez, E.M., Luizão, F., Neill, D.A., Silva, N., Prieto, A., Rudas, A., Silveira, M., Vieira, I.C.G., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y.,

Phillips, O.L. & Lloyd, J. 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, 6, 2677–2708.

Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.

Higgins, M., Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Llerena, N., Cardenas, G., Phillips, O.L., Vásquez, R. & Räsänen, M. 2011. Geological control of floristic composition in Amazonian forests. *Journal of biogeography*, 38, 2136–2149.

Jirka S, McDonald AJ, Johnson MS, Feldpausch TR, Couto EG, Riha SJ. 2007. Relationships between soil hydrology and forest structure and composition in the southern Brazilian Amazon. *Journal of Vegetation Science* 18:183–194.

Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S.J., Tan, S. & Nakashizuka, T. 2012. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 100, 643–651.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157–164, doi.org/10.2307/3235676.

Kokaly, R. F. & Clark, R. N. Spectroscopic determination of leaf biochemistry using band-depth analysis of absorption features and stepwise multiple linear regression. 2009. *Remote Sens. Environ.* 67, 267–287.

Kraft, N.J.B., Valencia, R., Ackerly, D. D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*. 322: 580-582.

Lang, C., Almeida, D. A., Costa, F. R. C. 2017. Discrimination of taxonomic identity at species, genus and family levels using Fourier Transformed Near-Infrared Spectroscopy (FT-NIR). *Forest Ecology and Management*, 406: 219–227.

- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Marques-Filho, A. O., M. N. G. Ribeiro, H. M. Santos, and J. M. Santos. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke. *Acta Amazonica* 11:759–768.
- Martin, R. E, K. Chadwick,D., Brodrick, P.G., Carranza-Jimenez, L., Vaughn N.R., and Asner, G. P., 2018. An Approach for Foliar Trait Retrieval from Airborne Imaging Spectroscopy of Tropical Forests. *Remote Sens.* 2018, 10, 199; doi:10.3390/rs10020199
- Martinez, P. V. & Phillips, O. L. 2000. Allpahuayo: Floristics, Structure, and Dynamics of a High-Diversity Forest in Amazonian Peru. *Annals Missouri Botanical Garden.* 87: 499-527.
- McGill, B.J., et al. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21: 178-184.
- Mori, G. B, Schiatti, J., Poorter, L., Fernandez Piedade, M. T. 2019. Trait divergence and habitat specialization in tropical floodplain forests trees. *PLOS ONE*, doi.org/10.1371/journal.pone.0212232.
- Nicolai, B. M., Beullens, K., Bobelyn, E., Peirs, A., Saeys,W., Theron,K. I., Lammertyn J. 2007. Nondestructive measurement of fruit and vegetable quality by means of NIR spectroscopy: A review. *Postharvest Biology and Technology* 46: 99–118.
- Pastore, T.C.M., Braga, J.W.B., Coradin, V.T.R., Magalhães, W.E., Okino, E.Y.A., Camargos, J.A.A., Muñoz, G.I.B., Bressan, O.A., Davrieux, F. 2011. Near infrared spectroscopy (NIRS) as a potencial tool of monitoring trade of similar woods: discrimination of true mahogany, cedar, andiroba and curupixá. *Holzforschung* 65, 73–80.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S. & Gaston, K.J. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76, 977– 985.

Phillips OL, Aragão LEOC, Lewis SL, Fisher JB, Lloyd J, LópezGonzález G, Malhi Y, Monteagudo A, Peacock J, Quesada CA, et al. 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* 323:1344–1347.

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New phytologist*, 182, 565–588.

Poorter, L. & F. Bongers. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87,1733–1743.

Quesada, C. A., Lloyd, J., Anderson, L. O., Fyllas, N. M., Schwarz, M., & Czimczik, C. I. 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences*, 8(6), 1415–1440. doi:10.5194/bg-8-1415-2011

Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Czimczik, C.I., Baker, T.R., Patiño, S., Fyllas, N.M., Hodnett, M.G., Herrera, R., Almeida, S., et al. 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9, 2203– 2246.

Reich, P.B. 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.

Ribeiro, J. E. L., et al. 1999. Flora da Reserva Ducke. INPA/DFID, Manaus, Brazil.

Schiatti, J., Emilio, T., Rennó, C.D., Drucker, D.P., Costa, F.R.C., Nogueira, A., Baccaro, F.B., Figueiredo, F., et al. 2013. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity*, 7, 1–13

Schweiger, A. K., Cavender-Bares, J., Townsend, P. A., Hobbie, S. E., Michael D. Madritch, M.D, Wang, R., David Tilman, D., Gamon, J. A. 2018. *Nature Ecology & Evolution*. 976–982.

- Schweiger, A. K., MartinSchutz, M. , Risch, A., Kneubuhler, M., Haller, R., Schaepman, M.E. 2017. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 86–95. doi: 10.1111/2041-210X.12642
- Serbin, S.P., Singh, A., McNeil, B. E., Kingdon, C.C., Townsend, P.A. 2014. Spectroscopic determination of leaf morphological and biochemical traits for northern temperate and boreal tree species. *Ecological Applications*. 24: 1651–1669.
- Shipley, B. 2010. *From Plant Traits to Vegetation Structure. Chance and Selection in the Assembly of Ecological Communities*, Cambridge University Press
- Silveria, M. 2005. *A floresta Aberta com Bambu no Sudoeste da Amazônia. Padrões e Processos em Múltiplas Escalas*. Rio Branco: EDUFAC, 157p.
- Soares, P. 2009. *Levantamento fitossociológico de regeneração natural em reflorestamento misto no noroeste de Mato Grosso. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais e Ambientais)*, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá.
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Spichiger, R., Molino, J.-F., Prévost, M.-F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P., & Vásquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443, 444–447.
- Tuomisto, H., Moulatlet, G. M., Balslev, H., Emilio, T., Figueiredo, F. O. G., Pedersen, D., & Ruokolainen, K. 2016. A compositional turnover zone of biogeographical magnitude within lowland Amazonia. *Journal of Biogeography*, 43(12), 2400–2411. doi:10.1111/jbi.1286
- Ustin SL, Gitelson AA, Jacquemoud S, Schaepman M, Asner GP, Gamon JA, Zarco-Tejada P. 2009. Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution spectroscopy. *Remote Sensing of Environment* 113: S67–S77.

Violle, C. & Jiang, L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal Plant Ecology*, 2, 87–93.

Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 244–252.

Weiher, E. & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion – new questions front old patterns. *Oikos*, 74, 159–164.

Westoby, M. & Wright, I. J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21(5).

Workman, J. & L. Weyer. 2007. *Practical guide to interpretive near-infrared spectroscopy*. CRC Press, Taylor & Francis, Boca Raton, Florida, USA.

Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E. et al. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664–3674.

Considerações Finais

Demonstramos nesta tese que a espectroscopia do infravermelho próximo (FT-NIR) pode ser considerada um atalho para estudos botânicos e ecológicos em larga escala na Amazônia.

No primeiro capítulo mostramos que a FT-NIR é uma ferramenta eficaz para discriminar espécies, gêneros e famílias de indivíduos arbóreos, usando pequenas amostras de ramos e amostras de folhas. Em nosso estudo obtivemos ótimos resultados nas identificações das espécies baseadas nas leituras espectrais FT-NIR. Os resultados alcançados com a utilização das amostras de ramos foram equiparados aos obtidos pelas amostras de folhas. Também demonstramos que é possível identificar com alta precisão gênero e família usando amostras de ramos ou folhas. Além disso, verificamos que a maioria dos erros de identificação ocorreram entre espécies, gêneros e famílias de clados distintos. Nossos resultados sugerem que a qualidade da identificação fornecida por modelos derivados da espectroscopia FT-NIR depende apenas da qualidade e homogeneidade do material vegetal utilizado e da qualidade das identificações das amostras usadas para construir os modelos para identificação taxonômica, independentemente dos clados filogenéticos incluídos.

No segundo capítulo demonstramos que um modelo regional baseado em espectroscopia NIR pode ser eficaz para estimar valores de características foliares e de madeira de indivíduos de diferentes sítios cujas condições ambientais diferem entre eles. Mostramos que a espectroscopia FT-NIR tem potencial como ferramenta para estimar valores de características funcionais, tanto de folhas como de madeira. Todavia, quando usamos o modelo para estimar características de amostras externas cuja área geográfica não consta no modelo, os resultados foram abaixo do esperado. Provavelmente, isto pode ter ocorrido porque o modelo não incluiu toda a variação funcional requerida para obtermos bons resultados. Portanto, modelos locais são bons para prever amostras locais e apresentam perda no poder de precisão ao estimarem amostras externas da população de amostras original. Apesar das limitações ainda existentes relacionadas a técnica, nossos resultados

sugerem que para os modelos derivados de FT-NIR serem eficientemente transferíveis, eles precisam incluir uma representação ambiental e geográfica mais ampla, ou seja, cobrir toda a variação espectral para a qual a calibração foi realizada, afim de produzirem resultados mais robustos.

No terceiro e último capítulo nos perguntamos se dados funcionais estimados através da espectroscopia FT-NIR teriam a capacidade de recuperar os padrões da composição funcional associados aos gradientes ambientais, uma vez que a disponibilidade de dados funcionais em escalas abrangentes é ainda limitada, trabalhosa e relativamente onerosa. Nossos resultados indicaram que é possível recuperar o padrão da composição funcional associada aos gradientes ambientais utilizando dados funcionais preditos por modelos baseados em espectros FT-NIR visto que tiveram o mesmo efeito que os dados convencionais, ou seja, dados coletados em campo diretamente, na maioria dos casos analisados. Com isso demonstramos que dados funcionais preditos pela FT-NIR são aplicáveis e que podem ser utilizados como um atalho para estudos ecológicos. Também observamos que a distribuição da composição funcional (CM) das comunidades de árvores mudou ao longo dos gradientes ambientais, sendo o gradiente de fertilidade do solo mais eminente, revelando que o solo é um fator-chave que leva a mudanças regionais da composição funcional em toda a bacia amazônica. Indivíduos com traços funcionais característicos de estratégias aquisitivas predominaram nos solos ricos em nutrientes, entretanto para os traços de madeira não houve forte correlação com o gradiente de fertilidade. Já o gradiente hidrológico mostrou-se fraco a nível regional, contrariando a expectativa que a disponibilidade de água seria um filtro forte para a composição funcional em escala regional, já que a água do solo controla muitos aspectos da dinâmica florestal. Vimos também que a composição funcional das árvores variou superficialmente ao longo dos gradientes topográficos e de fertilidade do solo em escala regional, independente do conjunto de dados usados. Estes resultados mostram que ainda existem muitas incertezas sobre como as florestas Amazônicas responderão funcionalmente às alterações

ambientais, mas que a compreensão do seu funcionamento passa necessariamente pelo controle de filtros biogeoquímicos edáficos e filtros hidrológicos ligados às características ambientais.

Os resultados obtidos nos três capítulos desta tese mostraram que a espectroscopia do infravermelho próximo FT-NIR pode ser uma grande aliada nos estudos botânicos e ecológicos de grande abrangência, funcionando como um atalho que impulsionará o conhecimento sobre a flora e diversidade funcional de florestas multidiversas como a floresta Amazônica. Isso abre possibilidades para uma variedade de estudos botânicos e ecológicos em áreas de alta diversidade de plantas. Leituras espectrais podem ser obtidas a partir de material seco, permitindo identificar grandes quantidades de amostras já coletadas e depositadas nas coleções de herbário. A seleção cuidadosa de folhas e amostras de madeira fornecerá bom material para o desenvolvimento de modelos poderosos para acelerar a identificação das plantas, bem como para acelerar a capacidade de prever características funcionais de plantas em larga escala. A recuperação bem-sucedida de níveis taxonômicos, de várias características funcionais e da composição funcional neste trabalho apoia o uso dados espectrais para mapear e analisar a diversidade em larga escala, expandindo assim nosso conhecimento sobre comunidade e do ecossistema da escala local para a global.

Referências Bibliográficas

Asner, G. P., R. E. Martin, L. Carranza-Jimenez, F. Sinca, R. Tupayachi, C. B. Anderson, and P. Martinez. 2014. Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytologist* 204:127–139

Asner, G.P., Anderson, C.B., Martin, R.E., Tupayachi, R., Knapp, D.E., Sinca, F. 2015. Landscape biogeochemistry reflected in shifting distributions of chemical traits in the Amazon forest canopy. *Nat. Geosci.* 8: 567–573.

Braga, J.W.B., Pastore, T.C.M., Coradin, V.T.R., Camargos, J.A.A., da Silva, A.R., 2011. The use of near infrared spectroscopy to identify solid wood specimens of *Swietenia macrophylla* (CITES Appendix II). *IAWA J.* 32, 285–296.

Buitrago, M.F., Skidmore A. K., Groenc, T. A, Heckerd, C. A. 2018. Connecting infrared spectra with plant traits to identify species. *Journal of Photogrammetry and RemoteSensing.*

Carballo-Meilan, A., Goodman, A., Baron, M., Gonzalez-Rodriguez, J., 2016. Application of chemometric analysis to infrared spectroscopy for the identification of wood origin. *Cellulose* 23, 901–913.

Castillo, R., Contreras, D., Freer, J., Ruiz, J., Valenzuela, S., 2008. Supervised pattern recognition techniques for classification of Eucalyptus species from leaves NIR spectra. *J. Chil. Chem. Soc.* 53 (4), 1709–1713.

Cavender-Bares, J., Meireles, J.E., Couture, J.J., Kaproth, M.A., Kingdon, C.C., Singh, A., Serbin, S.P., Center, A., Zuniga, E., Pilz, G., Townsend, P.A., 2016. Associations of leaves spectra with genetic and phylogenetic variations in Oaks: prospects of remote detection of diversity. *Rem. Sens.* 8, 221. <http://dx.doi.org/10.3390/rs8030221>.

- Chadwick, K.D. & Asner, G.P. 2016. Organismic-Scale Remote Sensing of Canopy Foliar Traits in Lowland Tropical Forests. *Remote Sens.* 8(87). doi:10.3390/rs8020087
- Chapin FS III, Walker BH, Hobbs RJ, Hooper DU, Lawton JH, Sala OE, Tilman D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500–504.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- de Bello, F., Lepš, J., Sebastiá, M.T. 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*. 29: 801-810
- Díaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*. 8: 463-474.
- Doughty, C. E., G. P. Asner, and R. E. Martin. 2011. Predicting tropical plant physiology from leaf and canopy spectroscopy. *Oecologia* 165:289–299.
- Dhugga, K.S. 2001. Building the wall: genes and enzyme complexes for polysaccharide synthases. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 4, 488–493 Pmid: 11641063.
- Durgante, F. M., N. Higuchi, A. Almeida, and A. Vicentini. 2013. Species spectral signature: Discriminating closely related plant species in the Amazon with near-infrared leaf-spectroscopy. *Forest Ecology and Management* 291:240–248.
- Fan, Q., Wang, Y., Sun, P., Liu, S., Li, Y., 2010. Discrimination of Ephedra plants with diffuse reflectance FT-NIRS and multivariate analysis. *Talanta* 80, 1245–1250.
- Fearnside, P.M. 2006. Dams in the Amazon: Belo Monte and Brazil's hydroelectric development of the Xingu River Basin. *Environmental Management*, 38, 16–27.

- Foley W.J., McIlwee, A., Lawler I., Aragonés, L., Woolnough, A.P., Berding, N. 1998. Ecological applications of near infrared reflectance spectroscopy—a tool for rapid, cost-effective prediction of the composition of plant and animal tissues and aspects of animal performance. *Oecologia*. 116:293–305.
- Gomes, A. C. S., et al. 2013. Local plant species delimitation in a highly diverse Amazonian forest: Do we all see the same species? *Journal of Vegetation Science* 24:70–79.
- Gorgulu, S.T., Musa, D., Servecan, F., 2007. The characterization and differentiation of higher plants by Fourier Transform Infrared Spectroscopy. *Appl. Spectrosc.* 61 (3), 300–308.
- Hadlich H. L., Durgante F., Santos J., Higuchi, N., Chambers J.Q., Vicentini, A. 2018 Recognizing Amazonian tree species in the field using bark tissues spectra. *Forest Ecology and Management* 427, 296–304
- Homolová, L., Malenovsky, Z., Clevers, J. G. P. W., Garcia-Santos, G., Schaepman, M. E. 2013. Review of optical-based remote sensing for plant trait mapping. *Ecological Complexity*. 15: 1-16.
- Hopkins, M. J. G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 34:1400–1411.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., et al. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*. 17: 2905-2935.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R., Ackerly, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*. 322: 580-582.
- Krajsek, S. S., P. Buh, A. Zega, and S. Kreft. 2008. Identification of herbarium whole-leaf samples of *Epilobium* species by ATR-IR spectroscopy. *Chemistry and Biodiversity* 5:310–317.

- Lang, C, Costa, F.R.C., Camargo, J.L.C., Durgante, F. M. e Vicentini, A. 2015. Near Infrared Spectroscopy Facilitates Rapid Identification of Both Young and Mature Amazonian Tree. *PloS ONE* 10(8): e0134521. doi: 10.1371/journal.pone.013452
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Lewis, S.L., Brando, P.M., Phillips, O.L., van der Heijden, G.M.F. & Nepstad, D. 2011. The 2010 Amazon drought. *Science* (New York, N.Y.), 331, 554.
- Martin, R. E, K. Chadwick,D., Brodrick, P.G., Carranza-Jimenez, L., Vaughn N.R., and Asner, G. P., 2018. An Approach for Foliar Trait Retrieval from Airborne Imaging Spectroscopy of Tropical Forests. *Remote Sens.* 2018, 10, 199; doi:10.3390/rs10020199
- McGill, B.J., et al. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21: 178-184.
- Mori, S.A., Cunha, N.L., 1995. The Lecythidaceae of a Central Amazonian Moist Forest. The New York Botanical Garden, Bronx, New York, pp. 60.
- Muñiz, G.I.B., Magalhães, W.L.E., Carniero,M.E.,Viana, L.C. 2012 .Backgroundandstate of the art of near infrared spectroscopy in the Forest sector base. *Ciência Florestal*, Santa Maria 22 (4), 865–875.
- Nepstad, D., Mcgrath, D., Alencar, A., Barros, A.C., Carvalho, G., Santilli, M. & Diaz, M.C.V. 2002. Frontier Governance in Amazonia. *Science*, 295, 629–631.
- Nobre, A.D. 2014. O Futuro Climático Da Amazônia. São José dos Campos.
- Pasquini, C. 2003. Near Infrared Spectroscopy: fundamentals, practical aspects and analytic alapplications. *J Braz Chem Society.* 14:198–219.

Pastore, T.C.M., Braga, J.W.B., Coradin, V.T.R., Magalhães, W.E., Okino, E.Y.A., Camargos, J.A.A., Muñiz, G.I.B., Bressan, O.A., Davrieux, F., 2011. Near infrared spectroscopy (NIRS) as a potencial tool of monitoring trade of similar woods: discrimination of true mahogany, cedar, andiroba and curupixá. *Holzforschung* 65, 73–80.

Petisco, C. et al. 2005. Use of near-infrared reflectance spectroscopy in predicting nitrogen, phosphorus and calcium contents in heterogeneous woody plant species. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* 382, 458–465, <https://doi.org/10.1007/s00216-0043046-7>.

Ponzoni, F.J.2002. Sensoriamento remote no estudo de vegetação:diagnosticando a mata Atlântica. São José dos Campos, Brasil: INPE.

Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Czimczik, C.I., Baker, T.R., Patiño, S., Fyllas, N.M., Hodnett, M.G., Herrera, R., Almeida, S., et al. 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9, 2203– 2246.

Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. 2001. *Biologia Vegetal*, 6ªed. Coord. Trad. J.E. Kraus. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

Reich, P.B. 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.

Schiatti, J., Emilio, T., Rennó, C.D., Drucker, D.P., Costa, F.R.C., Nogueira, A., Baccaro, F.B., Figueiredo, F., et al. 2013. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity*, 7, 1–13

Serbin, S.P., Singh, A., McNeil, B. E., Kingdon, C.C., Townsend, P.A. 2014. Spectroscopic determination of leaf morphological and biochemical traits for northern temperate and boreal tree species. *Ecological Applications*. 24: 1651–1669.

Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F. & Poorter, L. 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 20,627-20,632.

ter Steege, H., et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342:325–334.

Tsuchikawa, S. & H. Kobori. 2015. A review of recent application of near infrared spectroscopy to wood science and technology. *Journal of Wood Science* 61:213–220.

Toledo, J.J., Magnusson, W.E., Castilho, C. V. & Nascimento, H.E.M. 2011. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *Forest Ecology and Management*, 262, 331–338.

Ustin SL, Gitelson AA, Jacquemoud S, Schaepman M, Asner GP, Gamon JA, Zarco-Tejada P. 2009. Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution spectroscopy. *Remote Sensing of Environment* 113: S67–S77.

Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J.M. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 764–773.

Violle, C., Navas, L.M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. 116: 882-892.

Workman, J., and L. Weyer. 2007. *Practical guide to interpretive near-infrared spectroscopy*. CRC Press, Taylor & Francis, Boca Raton, Florida, USA.

Wu, J., Chavana-Bryant, C., Prohaska, N., Serbin, S.P., Guan, K., Albert, L.P., Yang, X., et al. 2016. Convergence in relationships between leaf traits, spectra and age across diverse canopy environments and two contrasting tropical forests. *New Phytologist*.

<http://dx.doi.org/10.1111/nph.140>

