

Universidade do Vale do Rio dos Sinos – UNISINOS

Programa de Pós-Graduação em Biologia:

Diversidade e Manejo da Vida Silvestre

Nível Mestrado

Milena Fermina Rosenfield

**Determinantes da variação geográfica da biomassa florestal no sul do
Brasil: a contribuição de Floresta com Araucária**

São Leopoldo, RS

2011

Milena Fermina Rosenfield

**Determinantes da variação geográfica da biomassa florestal no sul do
Brasil: a contribuição de Floresta com Araucária**

Dissertação apresentada como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Biologia: diversidade e manejo da vida silvestre da Universidade do Vale do Rio dos Sinos – UNISINOS.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Fadigas de Souza

São Leopoldo, RS

2011

Milena Fermina Rosenfield

**Determinantes da variação geográfica da biomassa florestal no sul do
Brasil: a contribuição de Floresta com Araucária**

Dissertação apresentada como requisito parcial
para a obtenção do título de Mestre pelo
Programa de Pós-Graduação em Biologia:
diversidade e manejo da vida silvestre da
Universidade do Vale do Rio dos Sinos –
UNISINOS

Aprovado em 21 de fevereiro de 2011

Banca Examinadora

Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira – UNISINOS

Profa. Dra. Maria Virgínia Petry – UNISINOS

Prof. Dr. Tiago Closs De Marchi – UNISINOS

Agradecimentos

À UNISINOS por disponibilizar a estrutura e condições de realizar esse trabalho.

A CAPES pela bolsa de mestrado concedida durante o período.

Aos docentes do PPG pela atenção dedicada.

A Alexandre Fadigas de Souza, pela colaboração durante a realização desse trabalho, sempre com questionamentos, contribuições, novas propostas e cuidado com todos os detalhes.

A Erivelton Tomazzoni e Eléia Righi pelo auxílio na obtenção de parte dos dados e a Fernanda Vargas pela colaboração referente às análises espaciais.

Ao professor Heinrich Hasenack e a Lúcio Lucatelli da UFRGS pelo desenvolvimento dos mapas.

Aos meus pais, Denis e Kathrin, e aos meus irmãos, Emiliano, Luis e a mais nova Fernanda, que estiveram presentes durante todo o caminho, com muito amor e apoio em todos os momentos. Sem esquecer dos queridos Lawrence e Grace, sempre tão atenciosos e especiais.

A minha avó Lídia, pelo apoio, carinho e compreensão nos momentos de ausência.

Aos amigos, que tornaram o caminho muito mais agradável, em especial a Marta Spohr, Luiza Pagliari, Luciana Nunes e Suzi Camey pela amizade e carinho ao longo dos anos.

Aos colegas da empresa Profill Engenharia e Ambiente pelos constantes debates e conversas. Um agradecimento especial aos diretores Mauro Jungblut, Carlos Bortoli e Lisiane Ferri pela maneira atenciosa com que souberam lidar com cronograma do mestrado.

Ao amigo Tiago De Marchi pela idéia original do trabalho e pelas constantes e enriquecedoras conversas (e implicâncias) durante os nossos trabalhos de campo.

A Airi Macias Sacco (Morena) pelo amor, carinho e companheirismo em todos, todos os momentos!

Resumo

Uma variedade de fatores ambientais e bióticos afeta a produtividade florestal e determina o acúmulo de biomassa. Em ecossistemas florestais, o aumento da produtividade primária propicia o aumento da biomassa vegetal e conseqüentemente o aumento do carbono orgânico estocado. Dentre os fatores que influenciam a produção de biomassa, podemos citar temperatura, pluviosidade, tipo de solo, composição florística e regime de distúrbios. Nesse sentido, há o consenso entre pesquisadores de que o aumento da temperatura, a homogeneidade do regime de chuvas e solos férteis aumentam a produtividade e possibilitam um maior acúmulo de biomassa. Além disso, diversos autores propõem que riqueza e diversidade de espécies teriam efeito positivo sobre a biomassa, pois aumentariam a eficiência no uso dos recursos. Os objetivos deste estudo foram avaliar as variáveis que afetam a biomassa florestal viva acima do solo (BAS) na região subtropical do sul do Brasil, além de analisar a distribuição espacial das estimativas de biomassa em escala regional. O estudo foi realizado em Florestas Subtropicais Úmidas do sul do Brasil, classificadas como Florestas Latifoliadas (FL) e Florestas Mistas de Coníferas e Latifoliadas (FM). Um total de 38 parcelas de 1 ha foram selecionadas e todas as árvores com DAP $\geq 9,5$ cm foram incluídas para as estimativas de biomassa. Valores de BAS foram obtidos utilizando equações alométricas já publicadas na literatura. As variáveis ambientais (altitude, precipitação, temperatura e tipo de solo) foram obtidas da literatura e as variáveis bióticas (densidade e diversidade) foram calculadas a partir da base de dados. Para o conjunto total de dados, a BAS média foi de $194,3 \pm 116,8$ Mg ha⁻¹ (média \pm DP) e a densidade média de carbono foi de $97,2 \pm 58,4$ MgC ha⁻¹. As estimativas entre tipos florestais diferiram entre si ($t = -4,598$; $p < 0,001$): a BAS média foi inferior em FL ($AGB_{FL} = 118,0 \pm 58,4$ Mg ha⁻¹) quando comparada a FM ($AGB_{FM} = 249,8 \pm 118,1$ Mg ha⁻¹). A análise de componentes principais executou de forma satisfatória a redução da base de dados de clima e de solo. A regressão múltipla explanatória explicou 49,8% da variação na BAS ($Y_{\log \text{ biomassa}} = 0,03(0,49)x_{\text{raiz densidade}} + 0,11(0,36)x_{\text{eixo latitudinal}} - 0,22(-0,85)x_{\text{eixo altitudinal}} - 0,03(-0,36)x_{\text{diversidade}} - 0,09(-0,35)x_{\text{eixo matéria orgânica}} + 1,66$; $F_{5,32}=8,34$; $p < 0,001$; $r^2=0,498$). A altitude contribuiu mais para o modelo do que qualquer outra variável. Não foi encontrada dependência espacial entre as parcelas. Os resultados do nosso estudo mostram uma relação negativa entre biomassa acima do solo e altitude. Assim, valores elevados de BAS estão localizados em altitudes mais elevadas e sujeitos a temperaturas amenas e frequentes chuvas mensais. Parece haver uma contribuição importante da conífera

Araucaria angustifolia nas parcelas de FM, visto que árvores de grande porte da espécie foram encontradas em inúmeras unidades amostrais. Florestas subtropicais parecem ser de grande interesse para o sequestro de carbono, especialmente em áreas de Florestas Mistas. No Brasil, a espécie de conífera ameaçada de extinção *A. angustifolia* compõe florestas com alta diversidade (Florestas com Araucária), com grande potencial de acúmulo de biomassa e sequestro de carbono, enfocando ainda mais a importância de conservação deste ecossistema.

Palavras-chave: variáveis ambientais, modelos alométricos, coníferas, floresta latifoliada, biomassa acima do solo, modelo regressão.

Abstract

A variety of environmental and biotic factors affect forest productivity and determines biomass accumulation. In forest ecosystems, the increase in primary productivity results in an increase in plant biomass and consequently elevates storage of organic carbon. Among the factors that influence biomass production, we should mention temperature, rainfall, soil type, floristic composition and disturbance regimes. It is widely accepted among researchers that increasing temperature, rainfall homogeneity and fertile soils increase productivity and enable higher biomass accumulation. Moreover, many authors indicate that species richness and diversity have a positive effect on biomass, because of the higher efficiency on resource use. The objectives of the study were to evaluate the variables affecting live aboveground forest biomass (AGB) in Subtropical Southern Brazil and analyze the spatial distribution of biomass estimates. The study was performed in Subtropical Moist Forests of Southern Brazil, classified as Broadleaf Forests (BF) and Mixed Coniferous-Broadleaf Forests (MF). A total of 38 1-ha plots were selected and all trees with DBH ≥ 9.5 cm were included for biomass estimation. Values for AGB were obtained using published allometric equations. Environmental variables (elevation, rainfall, temperature and soils) were obtained from the literature and biotic variables (density and diversity) were calculated from the data set. For the total number of plots, mean AGB was 194.3 ± 116.8 Mg ha⁻¹ (mean \pm SD) and mean carbon density 97.2 ± 58.4 MgC ha⁻¹. Estimates differed between forest types ($t = -4.598$; $p < 0.001$): mean AGB was lower in BF (AGB_{BF} = 118.0 ± 58.4 Mg ha⁻¹) when compared to MF (AGB_{MF} = 249.8 ± 118.1 Mg ha⁻¹). Principal component analysis performed well in summarizing climate and soil data sets. The explanatory multiple regression explained 49.8% of the variation in AGB ($Y_{\log \text{ biomass}} = 0.03(0.49)x_{\text{sqrt density}} + 0.11(0.36)x_{\text{latitudinal axis}} - 0.22(-0.85)x_{\text{elevation axis}} - 0.03(-0.36)x_{\text{diversity}} - 0.09(-0.35)x_{\text{organic matter axis}} + 1.66$; $F_{5,32} = 8.34$, $p < 0.001$; $r^2 = 0.498$). Elevation contributed more to the model than any other variable. There was no spatial dependency found between plots. The results from our study showed a negative relationship between aboveground biomass and elevation. Therefore, higher values of AGB are located at higher altitudes and subjected to cooler temperatures and frequent monthly rainfall. There seems to be an important contribution of the coniferous species *Araucaria angustifolia* in MF plots, since large trees of this species were found in many of the samples. Subtropical forests appear to be of great interest for carbon sequestration, especially in areas of Mixed Coniferous-Broadleaf Forests. In Brazil, the endangered coniferous species *A.*

angustifolia is part of a high diversity forest (Araucaria Forest), with great potential for biomass accumulation and carbon sequestration, emphasizing the importance in conserving this ecosystem.

Key words: environmental variables, allometric models, coniferous species, broadleaf forest, aboveground biomass, regression model.

Lista de figuras

(Capítulo 2)

Fig. 1. Distribution of study sites in the potential vegetation map of subtropical Southern Brazil (Rio Grande do Sul State).....	20
Fig. 2. Ordination by PCA used to summarize climate variables	24
Fig. 3. Ordination by PCA used to summarize soil variables	24
Fig. 4. Aboveground biomass data distribution (values transformed in \log_{10}) for Broadleaf and Mixed Forest types	25
Fig. 5. Distribution of biomass estimates (\log_{10} transformed) according to according to: Density (sqrt), Latitudinal Axis (PCA3), Elevation Axis (PCA1), Diversity, Organic Matter Axis (PCA4) and Elevation (m).	26
Fig. 6. Distribution of study plots in the altitudinal gradient of subtropical Southern Brazil..	27
Fig. 7. Empirical variogram performed for the whole data set (All data) and for plots located in areas of Broadleaf Forests (BF) and Mixed Forests (MF)	27

SUMÁRIO

Apresentação	1
Capítulo 1. Biomassa, produtividade e estoque de carbono em florestas tropicais e subtropicais	2
Resumo.....	3
Abstract.....	3
Biomassa e carbono	4
Fatores que influenciam a biomassa	5
Métodos de quantificação	6
Importância	8
Agradecimentos	10
Referências.....	10
Capítulo 2. Determinants of the geographic variation of forest biomass estimates in Southern Brazil: the contribution of Araucaria Forests.....	13
Summary	14
Resumo.....	15
Introduction.....	16
Materials and methods	18
<i>Study plots</i>	18
<i>Biomass estimation</i>	19
<i>Environmental data</i>	21
<i>Statistical analysis and maps</i>	22
Results	23
Discussion	27
Acknowledgements	30
References	30

Apresentação

Uma variedade de fatores ambientais e bióticos afeta a produtividade florestal e determina o acúmulo de biomassa. Em ecossistemas florestais, o aumento da produtividade primária propicia o aumento da biomassa vegetal e conseqüentemente o aumento do carbono orgânico estocado. Dentre os fatores que influenciam a produção de biomassa, podemos citar temperatura, pluviosidade, tipo de solo, composição florística e regime de distúrbios. Nesse sentido, há o consenso entre pesquisadores de que o aumento da temperatura, a homogeneidade do regime de chuvas e solos férteis aumentam a produtividade e possibilitam um maior acúmulo de biomassa. Além disso, diversos autores propõem que a riqueza e diversidade de espécies teriam efeito positivo sobre a biomassa, pois aumentariam a eficiência no uso dos recursos. O objetivo geral do trabalho foi avaliar quais variáveis ambientais e bióticas afetam a biomassa florestal viva acima do solo na região subtropical do sul do Brasil, verificar se existem diferenças entre os tipos florestais no RS no que diz respeito à biomassa e analisar a distribuição espacial das estimativas de biomassa. A abordagem do tema foi dividida em dois capítulos com diferentes objetivos, conforme segue.

O primeiro capítulo, intitulado “**Biomassa, produtividade e estoque de carbono em florestas tropicais e subtropicais**” consiste de uma revisão bibliográfica sobre o tema da dissertação. São apresentadas inicialmente as relações entre biomassa, produtividade primária e carbono orgânico e em seguida os fatores ambientais e bióticos que influenciam na produção de biomassa. Em seguida são descritos os métodos diretos e indiretos de quantificação, suas vantagens e desvantagens, enfocando principalmente nos modelos alométricos gerados para utilização em florestas tropicais e subtropicais. Por fim, são apresentados valores de estimativas de biomassa existentes na literatura para essas florestas, além de indicar o estoque de biomassa e carbono nas florestas do Rio Grande do Sul e sua importância no contexto regional.

O segundo capítulo, intitulado “**Determinants of the geographic variation of forest biomass estimates in Southern Brazil: the contribution of Araucaria Forests**”, apresenta o estudo principal da dissertação e tem como objetivo avaliar o efeito de variáveis ambientais e bióticas na produção de biomassa. O trabalho verifica ainda se existem diferenças entre os tipos florestais no RS e analisa a distribuição espacial da biomassa na região.

Capítulo 1.

**Biomassa, produtividade e estoque de carbono em florestas
tropicais e subtropicais ***

* A formatação deste capítulo está de acordo com as normas da revista nacional *Natureza & Conservação*, exceto pela adoção de espaçamento de 1,5 entre linhas para melhor apresentação do texto.

1 **BIOMASSA, PRODUTIVIDADE E ESTOQUE DE CARBONO EM**
2 **FLORESTAS TROPICAIS E SUBTROPICAIS**

3
4
5 **RESUMO**

6 Biomassa, produtividade e carbono estão fortemente relacionados em si. Em ecossistemas florestais, o
7 aumento da produtividade primária propicia um aumento da biomassa vegetal e conseqüentemente um
8 aumento do carbono orgânico estocado. Esse processo está intimamente associado ao momento atual de
9 aquecimento global, uma vez que impactos naturais e antrópicos em florestas alteram a dinâmica natural
10 podendo aumentar a liberação de carbono para a atmosfera. Dentre os fatores que influenciam a produção de
11 biomassa, podemos citar temperatura, pluviosidade, tipo de solo, composição florística e regime de
12 distúrbios. Nesse sentido, há o consenso entre pesquisadores de que o aumento da temperatura, a
13 homogeneidade do regime de chuvas e solos férteis aumentam a produtividade e possibilitam um maior
14 acúmulo de biomassa. Além disso, diversos autores propõem que a riqueza e diversidade de espécies teriam
15 efeito positivo sobre a biomassa, pois aumentariam a eficiência no uso dos recursos. A quantificação de
16 biomassa florestal pode ser dividida em dois métodos principais: um direto, que remove e pesa o material
17 vegetal e um segundo, indireto, que estima essa biomassa através de modelos alométricos. Os dois métodos
18 apresentam vantagens e desvantagens, que estão relacionadas à agilidade de obtenção dos dados, definição
19 das equações e seleção das áreas estudadas. De qualquer forma, a obtenção desses valores é de grande
20 relevância para a verificação do estoque de carbono armazenado em ecossistemas florestais tropicais e
21 subtropicais. Nesses ambientes de influência tropical, em que há uma grande diversidade de espécies e
22 condições ambientais que influenciam o seu desenvolvimento, as estimativas de biomassa variam entre 225 e
23 399 Mg ha⁻¹, mas valores próximos aos 110 Mg ha⁻¹ também são encontrados. Para carbono, as estimativas se
24 dão entre 55 e 200 MgC ha⁻¹. No cenário atual, a pesquisa em florestas naturais com potencial de acúmulo de
25 biomassa pode ter um enfoque de conservação da biodiversidade, uma vez que se conserva a riqueza de
26 espécies e a funcionalidade do ecossistema, além de promover o sequestro de carbono e incremento em
27 biomassa florestal, minimizando as taxas de CO₂ na atmosfera.

28 **Palavras-chave:** variáveis ambientais; métodos quantificação; modelos alométricos; conservação da
29 biodiversidade.

30
31 **ABSTRACT**

32 **BIOMASS, PRODUCTIVITY AND CARBON STORAGE IN TROPICAL AND SUBTROPICAL**
33 **FORESTS.** Biomass, productivity and carbon are strongly related. In forest ecosystems, the increase in
34 primary productivity results in an increase in plant biomass and consequently elevates storage of organic
35 carbon. This process is closely associated to the current global warming scenario, since natural and human
36 induced impacts in forests modify the natural dynamic and may increase carbon liberation to the atmosphere.
37 Among the factors that influence biomass production, we should mention temperature, rainfall, soil type,
38 floristic composition and disturbance regimes. It is widely accepted among researchers that increasing

39 temperature, rainfall homogeneity and fertile soils increase productivity and enable higher biomass
40 accumulation. Moreover, many authors indicate that species richness and diversity have a positive effect on
41 biomass, because of the higher efficiency on resource use. Measurements of forest biomass are divided in
42 two main methods: a direct method, which results in removal and weighting of plant material, and an indirect
43 method, which estimates biomass through allometric models. Both methods have advantages and
44 disadvantages, which are related to the agility in data gathering, equation selection and definition of study
45 sites. In any way, obtaining these estimates are of great relevance to verify carbon storage in tropical and
46 subtropical forest ecosystems. In those tropical influenced sites, which present high species diversity and
47 environmental conditions that affect plant growth, biomass estimates vary between 225 and 399 Mg ha⁻¹, but
48 values near 110 Mg ha⁻¹ are also found. As for carbon, estimates range from 55 to 200 MgC ha⁻¹. In the
49 current scenario, research in natural forests that have potential for biomass accumulation, emphasis on
50 biodiversity conservation may be applied, since forests promote conservation of species richness and
51 ecosystem functionality, besides providing carbon sequestration and forest biomass, reducing CO₂ rates on
52 the atmosphere.

53 **Key words:** environmental variables; measuring methods; allometric models; conservation of biodiversity.

54

55

56 **BIOMASSA E CARBONO**

57

58 A matéria orgânica produzida através da fotossíntese é denominada de biomassa vegetal (Raven *et al.*
59 2001). No caso dos ecossistemas florestais, ela é definida como a quantidade de material vegetal, expressa
60 em unidades de massa, por unidade de área em uma floresta (Brown 1997, Araújo *et al.* 1999). A produção
61 de biomassa em uma comunidade vegetal é conhecida como produtividade primária líquida (PPL) e é
62 representada pela fixação total de energia através da fotossíntese (produtividade primária bruta) subtraindo-
63 se a respiração dos organismos autotróficos (Begon *et al.* 2006). Segundo Begon *et al.* (2006), a razão
64 PPL·biomassa⁻¹ é alta no início da sucessão devido ao crescimento acelerado de espécies pioneiras e baixa
65 biomassa acumulada, situação que tende a ser reduzida significativamente em estágios mais avançados, nos
66 quais predominam espécies de crescimento mais lento e de tamanho superior (com maior biomassa
67 acumulada). Essa dinâmica é muitas vezes relacionada à densidade da madeira das espécies que compõem os
68 diferentes estágios sucessionais: espécies pioneiras apresentam valores de densidade da madeira geralmente
69 mais baixos e espécies tardias, valores mais altos (Baker *et al.* 2004b). A explicação para isso está
70 relacionada à história de vida das espécies e ao custo de produção dos tecidos que compõem a madeira:
71 espécies iniciais são caracterizadas por tecidos condutores de baixo custo e densidade reduzida os quais
72 possibilitam um rápido crescimento; situação diferente da encontrada em espécies tardias que produzem
73 tecidos de maior custo e densidade elevada, enfocando o suporte e a resistência a predadores e patógenos
74 (Chave *et al.* 2006).

75 A biomassa vegetal viva acima do solo encontrada em uma floresta é composta por árvores de
76 diferentes estratos e também por arbustos de estratos inferiores. A porção mais representativa desta

77 biomassa, muitas vezes ultrapassando 90% do total, é composta por árvores com diâmetro do tronco superior
78 a 10 cm (Clark *et al.* 2001). Isso se dá, pois a madeira é um importante reservatório de carbono em
79 ecossistemas terrestres (Catovsky *et al.* 2002, Balbinot 2004) e este elemento representa cerca de 50% da
80 biomassa florestal (Balbinot 2004, Houghton 2007). O balanço entre o carbono inorgânico, livre na
81 atmosfera sob forma de dióxido de carbono (CO₂), e o carbono orgânico, fixado pelos organismos vegetais, é
82 constituído pela diferença do que é produzido e fixado pelas plantas e da liberação natural oriunda da
83 respiração e decomposição das partes mortas. Esse processo é de extrema importância na dinâmica dos
84 ecossistemas e determina o quanto de biomassa e carbono o ambiente pode sustentar. Mais recentemente,
85 entretanto, fontes antrópicas, tais como desmatamento e queima de combustíveis fósseis, têm modificado a
86 dinâmica natural, acelerando e aumentando a liberação de CO₂ para o ambiente. Esse processo tem causando
87 mudanças no clima global e na composição atmosférica, influenciando os padrões de produtividade em
88 escala global (Bunker *et al.* 2005, Begon *et al.* 2006). O efeito do aumento dos níveis de CO₂ na atmosfera,
89 causados principalmente por alterações no uso do solo e poluição, na PPL pode ser visto de duas formas
90 distintas: se considerado que esse cenário tem a capacidade de aumentar a PPL de florestas tropicais, através
91 de respostas como aumento fotossintético e eficiência no uso da água (Clark 2004), o efeito será positivo e as
92 comunidades vegetais remanescentes não serão prejudicadas; por outro lado, o aumento do CO₂ atmosférico
93 pode ser um fator altamente negativo, uma vez que temperaturas muito altas resultantes desse aumento
94 podem elevar a taxa de respiração das plantas – aumentando a liberação de carbono e, assim, reduzindo a
95 biomassa acumulada – e ainda diminuir sua capacidade fotossintética uma vez que ela atinja o seu ótimo de
96 temperatura (Clark 2004).

97

98 **FATORES QUE INFLUENCIAM A BIOMASSA**

99

100 Visto que a biomassa está fortemente relacionada à PPL, a sua produção é em grande parte
101 dependente dos fatores que influenciam a produtividade, entre eles precipitação e temperatura. Latitude e
102 altitude são dois fatores que resultam nos diferentes valores de biomassa estimados entre tipologias florestais
103 ao redor do mundo: as características ambientais encontradas em latitudes altas propiciam o desenvolvimento
104 do que conhecemos como florestas temperadas, assim como as condições verificadas em latitudes baixas
105 (próximo à linha do Equador, por exemplo) resultam no desenvolvimento de florestas tropicais. Nessa escala,
106 diferenças regionais e mesmo locais podem ser influenciadas por uma gama de outros fatores, que vão desde
107 variações de temperatura, pluviosidade e tipo de solo (Begon *et al.* 2006), até estrutura, composição florística
108 e regime de distúrbios (Chave *et al.* 2008).

109 Diversos trabalhos têm estudado a relação das variáveis ambientais na produção de biomassa. Há um
110 consenso que o aumento da temperatura, homogeneidade do regime de chuvas (pouca sazonalidade) e solos
111 férteis aumentam a produtividade e possibilitam um maior acúmulo de biomassa (Laurance *et al.* 1999,
112 TerSteege *et al.* 2003, Raich *et al.* 2006). Isso se dá devido a condições adequadas de disponibilidade de
113 água e nutrientes, além de maiores taxas fotossintéticas para produção de biomassa. Uma avaliação do
114 estoque de carbono em florestas ao redor do mundo identificou que florestas temperadas onde a temperatura

115 é amena e a precipitação moderada são os locais que apresentam os maiores estoques de carbono (Keith *et al.*
116 2009), visto que essa condição possibilita rápido crescimento e menor taxa de decomposição da matéria viva.
117 Além das determinantes ambientais, alguns fatores bióticos podem ter influência no funcionamento
118 desses sistemas. Diversos experimentos testaram a relação entre a riqueza/diversidade de espécies vegetais e
119 o funcionamento do ecossistema, investigando o efeito da composição florística na produtividade primária
120 líquida: experimentos com gramíneas sugerem um maior acúmulo de biomassa em comunidades mais ricas
121 (Reich *et al.* 2001, Tilman *et al.* 2002), possivelmente explicado pela abrangência de grupos funcionais
122 (grupos de espécies com características e funções distintas) na comunidade (Reich *et al.* 2001). Estudos que
123 relacionam positivamente estabilidade do ecossistema e diversidade indicam que o aumento do número de
124 espécies acarreta em maior produtividade, uma vez que a complementaridade de nichos acarreta no aumento
125 da eficiência do uso dos recursos (Naeem 2002). No caso de florestas tropicais, há evidências de que o
126 estoque de carbono desses ambientes é dependente da composição de espécies existente (Bunker *et al.* 2005),
127 de modo que o aumento da riqueza de espécies reduz a variabilidade e o risco biológico frente a um cenário
128 de extinção de espécies. Dessa forma, o número e a diversidade de espécies existentes em uma comunidade
129 afetariam a PPL, através da diversidade funcional e estrutura do ecossistema, e influenciariam na quantidade
130 de carbono estocado nesses ecossistemas (Catovsky *et al.* 2002).

131

132 **MÉTODOS DE QUANTIFICAÇÃO**

133

134 Existem dois métodos principais de quantificação da biomassa vegetal em ecossistemas florestais:
135 um direto, em que é realizado corte e pesagem do material vegetal de interesse, e o outro indireto, no qual
136 são feitas estimativas através de modelos alométricos. Os dois métodos apresentam vantagens e
137 desvantagens, muitas delas relacionadas à agilidade na obtenção dos dados, definição das equações e seleção
138 das áreas estudadas. Métodos destrutivos tomam mais tempo de trabalho de campo e podem não apresentar
139 dados de todas as classes de diâmetro das árvores, enquanto que métodos indiretos podem conter incertezas
140 no que diz respeito à seleção e utilização de modelos de regressão para uma grande diversidade de espécies
141 (ou tipos florestais) que podem apresentar relações alométricas diferentes (Silveira *et al.* 2008). Além disso,
142 para ambos os casos, as áreas estudadas podem não refletir a floresta como um todo, uma vez que a seleção
143 feita pelo pesquisador tende a favorecer áreas mais conservadas ou de mais fácil acesso (Houghton 2005,
144 Silveira *et al.* 2008). Silveira *et al.* (2008) descreveram detalhadamente os métodos de obtenção de
145 estimativas de biomassa e carbono para florestas, englobando diferentes tipos florestais ao redor do mundo.

146 O método destrutivo de quantificação da biomassa exige um grande esforço de supressão e pesagem
147 do material vegetal, envolvendo um grupo grande de pessoas e um longo período de trabalho (Clark *et al.*
148 2001, Houghton 2005). Embora seja um método cujo impacto é bastante significativo, removendo a
149 cobertura vegetal, é um processo indispensável para o desenvolvimento e calibragem de métodos indiretos de
150 estimativa, que partem da relação entre parâmetros arbóreos (diâmetro e altura, por exemplo) e biomassa. As
151 restrições à utilização desse método se devem ao grande esforço de coleta e equipamentos necessários, além
152 do forte impacto resultante no ambiente. Em contrapartida, parece ser o método mais fidedigno para a

153 quantificação da biomassa arbórea, uma vez que a pesagem do material vegetal leva em consideração
154 irregularidades apresentadas na estrutura arbórea (deformações, ataque de patógenos, entre outros), as quais
155 afetam a quantidade de biomassa e carbono acumulados.

156 No intuito de facilitar a obtenção de estimativas de biomassa vegetal, foram desenvolvidos novos
157 métodos para avaliar o estoque de biomassa e carbono. De menor impacto sobre o ambiente, uma vez que
158 não há remoção da vegetação, o método indireto estabelece relações entre a biomassa e as características dos
159 vegetais, utilizando modelos matemáticos que se baseiam em equações alométricas contendo parâmetros
160 diretamente relacionados à biomassa arbórea para obtenção dessas estimativas. Os modelos propostos até
161 hoje levam em consideração dados de inventários florestais, nos quais são coletados dados de diâmetro do
162 tronco e altura total, podendo ainda ser inseridos dados de densidade da madeira, obtidos em bases
163 bibliográficas. Chave *et al.* (2008) comentam, a partir de outros autores, que o debate acerca dos melhores
164 modelos para quantificação da biomassa acima do solo giram em torno da acuracidade das medidas de diâmetro
165 do tronco, do tipo de equação alométrica utilizada e da cobertura espacial dos censos florestais (tamanho
166 amostral). Diferentes tipos de erros causados por tomadas de medidas incorretas, erros na amostragem e
167 incerteza na escolha dos modelos têm impacto no poder da estimativa.

168 Um dos estudos mais completos realizado em relação aos melhores modelos a serem utilizados para
169 as estimativas de biomassa (Chave *et al.* 2005), contemplou florestas tropicais em diversas latitudes e avaliou
170 a importância das variáveis preditivas para o uso em equações alométricas. Os resultados indicaram que o
171 diâmetro do tronco (D) é o principal fator relacionado à biomassa, seguido das demais variáveis analisadas:
172 densidade da madeira (ρ) e altura (H). A densidade da madeira tem o poder de aumentar a confiabilidade do
173 modelo, principalmente em florestas com alta diversidade e riqueza de espécies, como é o caso de florestas
174 tropicais, e a altura, por mais que não chegue a ser um elemento indispensável nas previsões, aumenta a
175 precisão do modelo (Brown 2002). Ao se utilizar uma base de dados contendo todos os parâmetros citados
176 acima, a variável composta $\rho D^2 H$ passa a ser a mais indicada para aplicação (Chave *et al.* 2005).

177 Por fim, é importante salientar que as florestas ao redor do mundo apresentam características
178 ambientais distintas, portanto os diferentes tipos florestais (florestas úmidas, secas, tropicais, subtropicais,
179 etc.) devem ser avaliados da forma mais adequada possível, dando preferência à utilização de equações
180 realizadas em locais com características semelhantes, aumentando assim a eficácia do modelo (Chave *et al.*
181 2005, Burger & Delitti 2008). Dessa forma, considerando as diferenças regionais entre as florestas, a
182 inclusão da variável densidade da madeira é de grande importância, uma vez que seus padrões espaciais de
183 distribuição podem variar entre diferentes ecossistemas devido à resposta biológica às condições ambientais,
184 tais como vento e seca (Vieira *et al.* 2008). Conforme estudo realizado na Floresta Amazônica (Baker *et al.*
185 2004a), os resultados sugerem que a densidade da madeira explicaria de 20 a 30% da variação da biomassa
186 acima do solo.

187 Os modelos mais robustos para estimativa de biomassa florestal, que consideraram um número
188 satisfatório de unidades amostrais e uma maior abrangência de classes elevadas de diâmetro do tronco
189 (árvores maiores), foram obtidos para florestas tropicais (Frangi & Lugo 1985, Chave *et al.* 2005). Em outras
190 regiões, como no caso de florestas subtropicais e na Mata Atlântica, as equações propostas, em sua maioria,

191 partem de um número reduzido de árvores cortadas (Vogel *et al.* 2006, Burger e Delitti 2008), muitas vezes
192 pouco representativo para árvores de diâmetro largo e que comportam grande biomassa. Dessa forma,
193 mesmo na ausência de modelos alométricos específicos para essas florestas, equações pan-tropicais podem
194 ser usadas de forma segura para estimar a biomassa, contanto que os valores de diâmetro de tronco, altura e
195 densidade da madeira estejam no intervalo proposto no modelo (Chave *et al.* 2005, Vieira *et al.* 2008). Chave
196 *et al.* (2005) ressaltam que as equações utilizadas para florestas tropicais devem ser usadas somente para
197 espécies latifoliadas e que outros modelos devem levar em conta a presença de coníferas e de palmeiras,
198 cujas características morfológicas diferem significativamente das demais espécies.

199 Por fim, apesar dos estudos de biomassa viva acima do solo considerarem em sua maioria o
200 componente arbóreo da vegetação, há uma fração desta biomassa que é representada por lianas, epífita,
201 estrato herbáceo, palmeiras, arbustos e árvores menores (Vieira *et al.* 2008) e ainda pelo estrato herbáceo da
202 vegetação. As árvores com diâmetro do tronco superior a 10cm correspondem à maior porção da biomassa
203 florestal e são, por isso, indispensáveis nas estimativas florestais, entretanto não deve ser desprezada a
204 contribuição de lianas, palmeiras e espécies arbóreas com diâmetro reduzido, pois esses grupos podem
205 contribuir em mais de 10% no total de biomassa por hectare (DeWalt & Chave 2004, Vieira *et al.* 2008).

206

207 **IMPORTÂNCIA**

208

209 A quantificação da biomassa florestal é de grande relevância para verificação do estoque de carbono
210 armazenado nas florestas. As estimativas de biomassa nos ecossistemas florestais tropicais e subtropicais são
211 bastante variáveis, devido à grande diversidade de espécies existentes e às diferentes condições ambientais
212 que influenciam seu desenvolvimento. Além disso, o histórico de distúrbios naturais e antrópicos que
213 ocorreram (e ocorrem) nesses locais influenciam nos diferentes estágios sucessionais em que se encontram
214 essas florestas, contribuindo para essa variabilidade (Houghton 2005).

215 A distribuição das estimativas de biomassa varia entre regiões do mundo e também entre tipos
216 florestais. Segundo estudo realizado no ano de 2000 (FAO 2001), as regiões do mundo que comportam
217 maior biomassa são a América do Sul (42,7%), a África (16,8%) e a Europa (14,5%). Ainda segundo
218 relatório da Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO 2001), dos 420 bilhões de
219 toneladas de biomassa acima do solo em ecossistemas florestais ao redor do mundo, mais de 1/3 está
220 localizado na América do Sul e 27% apenas no Brasil. Além das florestas tropicais, não deve ser desprezada
221 a contribuição das florestas temperadas para essas projeções, uma vez que elas apresentam um grande
222 estoque de biomassa e carbono, podendo inclusive ultrapassar os valores obtidos em baixas latitudes (Keith
223 *et al.* 2009).

224 A estimativa global para biomassa florestal acima do solo é de 109 Mg ha⁻¹ (1 Mg = 10⁶ g) sendo que
225 a média mais alta, identificada para a América do Sul, é estimada em 128 Mg ha⁻¹ (FAO 2001). É importante
226 ressaltar que essas médias globais consideram além de florestas naturais, as florestas plantadas, o que pode
227 favorecer um maior estoque de biomassa. As estimativas existentes para florestas tropicais se encontram
228 entre 225 e 399 Mg ha⁻¹, considerando florestas na África, Ásia e em florestas Neotropicais, como é o caso

229 da Amazônia (Clark & Clark 2000). Em florestas subtropicais, os valores seguem um padrão semelhante,
230 sendo identificados entre 240 e 334 Mg ha⁻¹ para estimativas realizadas ao sul da Floresta Atlântica
231 (Argentina e Brasil; Rolim *et al.* 2005, Gasparri *et al.* 2008). Geralmente, esses valores se referem ao estrato
232 arbóreo, representado por árvores com diâmetro do tronco igual ou superior a 10 cm.

233 Um recente estudo realizado em florestas no sul do Brasil (Rosenfield *et al.*, dados não publicados)
234 estimou a biomassa arbórea média acima do solo, para árvores com diâmetro do tronco igual ou superior a
235 9,5cm, em 250 Mg ha⁻¹ para Florestas Mistas (correspondente à área de ocorrência de Floresta Ombrófila
236 Mista segundo Teixeira *et al.* 1986) e 118 Mg ha⁻¹ para Florestas Latifoliadas (correspondentes a Floresta
237 Ombrófila Densa, Estacional Semidecidual e Decidual) no Estado do Rio Grande do Sul. A média para o
238 Estado, considerando os dois tipos florestais resultou em 194 Mg ha⁻¹ (equivalente a 97 MgC ha⁻¹). Para
239 efeito de comparação, estimativas para Floresta Estacional no RS apontam uma biomassa arbórea entre 141 e
240 210 Mg ha⁻¹ (Brun 2004, Vogel 2006) e para Floresta Ombrófila Mista, valores de biomassa acima do solo
241 entre diferentes estágios de sucessão indicam 168,8 Mg ha⁻¹ para estágio médio e 397,8 Mg ha⁻¹ para estágio
242 avançado de regeneração (Watzlawick *et al.* 2002).

243 No que diz respeito ao carbono armazenado nessas florestas, que representa cerca de 50% da
244 biomassa calculada (Balbinot 2004, Houghton 2007), podemos inferir o estoque acumulado através das
245 estimativas de biomassa e carbono e da área ocupada por essas florestas. Sendo assim, é possível realizar
246 uma estimativa, mesmo que aproximada, da quantidade de carbono existente nas florestas do RS, a partir dos
247 resultados de biomassa e carbono apresentados em Rosenfield *et al.* (dados não publicados) e da área
248 ocupada pelas florestas na região (Cordeiro & Hasenack 2009). A área florestada no RS totaliza 9,3·10⁶ ha,
249 dos quais 6,3·10⁶ ha são ocupados por Florestas Latifoliadas e 3,0·10⁶ ha ocupados por Florestas Mistas (com
250 Araucária). Considerando que as estimativas de carbono diferem entre os dois tipos florestais (59,0 MgC ha⁻¹
251 para Florestas Latifoliadas e 124,9 MgC ha⁻¹ para Florestas Mistas), o estoque de carbono estimado para cada
252 uma dessas florestas é de 0,37 PgC (1 Pg = 10¹⁵ g), totalizando 0,74 Pg C florestal em todo o RS. Em relação
253 ao estoque de carbono florestal do Brasil (incluindo Floresta Amazônica e Atlântica), que é de 49,3 Pg C
254 (FAO 2009), a contribuição das florestas do RS em área ocupada e carbono estocado seria inferior a 1%.

255 Os valores de biomassa e carbono apresentados acima são de grande importância, uma vez que se
256 referem a estimativas para o limite sul de ocorrência do bioma Mata Atlântica. Frente ao status de
257 conservação deste bioma e de sua biodiversidade, seu potencial de estoque de carbono mostra o quanto o
258 cenário de uso do solo, desmatamento e exploração dos recursos florestais podem afetar os processos atuais
259 de aquecimento global e mudanças climáticas. Além disso, deve ser evidenciado o potencial de sequestro de
260 carbono em áreas de Floresta com Araucária, que armazenam uma quantidade significativa de biomassa e
261 apresentam uma grande diversidade de espécies associadas (Fonseca *et al.* 2009), inclusive espécies
262 ameaçadas de extinção, como a própria *Araucaria angustifolia* (IUCN 2010). Programas que enfoquem a
263 preservação desses ecossistemas seriam de grande importância para a conservação de espécies de fauna e
264 flora (Fonseca *et al.* 2009), além de propiciar maior sequestro de carbono e incremento de biomassa florestal,
265 minimizando as taxas de CO₂ na atmosfera.

266

267 **AGRADECIMENTOS:** A autora gostaria de agradecer a CAPES pela bolsa de estudos concedida.

268

269 **REFERÊNCIAS**

270

271 Araújo TM, Higuchi N. & Carvalho Jr JA, 1999. Comparison of formulae for biomass content
272 determination in a tropical rain forest site in the state of Pará, Brazil. *Forest Ecology and*
273 *Management*, 117: 43-52.

274 Baker TR *et al.*, 2004a. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions*
275 *of the Royal Society of London. Series B: Biological Science*, 359: 353-365.

276 Baker TR *et al.*, 2004b. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest
277 biomass. *Global Change Biology*, 10: 545-562.

278 Balbinot R, 2004. Implantação de florestas geradoras de créditos de carbono: estudo de viabilidade
279 no sul do Estado do Paraná, Brasil. *Dissertação de Mestrado*, Universidade Federal do Paraná,
280 Curitiba, Brasil.

281 Begon M, Townsend CR & Harper JL, 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Fourth
282 Edition. Blackwell Publishing Ltd. 738p.

283 Brown S, 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. *FAO Forestry*
284 *Paper - 134*. Rome.

285 Brown S, 2002. Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environmental*
286 *Pollution*, 116: 363-372.

287 Brun EJ, 2004. Biomassa e nutrientes na floresta estacional decidual, em Santa Tereza, RS.
288 *Dissertação de Mestrado*, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brasil.

289 Bunker DE *et al.*, 2005. Species Loss and Aboveground Carbon Storage in a Tropical Forest.
290 *Science*, 310: 1029-1031.

291 Burger DM & Delitti WBC, 2008. Allometric models for estimating the phytomass of a secondary
292 Atlantic Forest area of Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 8: 131-136.

293 Catovsky S, Bradford MA & Hector A, 2002. Biodiversity and ecosystem productivity:
294 implications for carbon storage. *Oikos*, 97: 443-448.

295 Chave J *et al.*, 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in
296 tropical forests. *Oecologia*: 145, 87-99.

297 Chave J *et al.*, 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical
298 tree species. *Ecological Applications*, 16: 2356-2367.

299 Chave J *et al.*, 2008. Above-ground biomass and productivity in a rain forest of eastern South
300 America. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 355-366.

301 Clark DA, 2004. Tropical forests and global warming: slowing it down or speeding it up? *Frontiers*
302 *in Ecology and the Environment*, 2: 73-80.

303 Clark DA *et al.*, 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods.
304 *Ecological Applications*, 11: 356-370.

305 Clark DB & Clark DA, 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical
306 rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137: 185-198.

307 Cordeiro JLP & Hasenack H, 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. In Pillar VP *et*
308 *al.* (eds.). Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade. MMA, Brasília.
309 403p.

- 310 DeWalt SJ & Chave J, 2004. Structure and Biomass of Four Lowland Neotropical Forests.
311 *Biotropica*, 36: 7-19.
- 312 FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), 2001. State of the World's Forests
313 2001. *Report*. Rome.
- 314 FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), 2009. State of the World's Forests
315 2009. *Report*. Rome.
- 316 Fonseca CR *et al.*, 2009. Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest.
317 *Biological Conservation*, 142: 1209-1219.
- 318 Frangi JL & Lugo AE, 1985. Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest. *Ecological*
319 *Monographs*, 55: 351-369.
- 320 Gasparri N, Grau H & Manghi E, 2008. Carbon Pools and Emissions from Deforestation in Extra-
321 Tropical Forests of Northern Argentina Between 1900 and 2005. *Ecosystems*, 11: 1247-1261.
- 322 Houghton RA, 2005. Aboveground Forest Biomass and the Global Carbon Balance. *Global Change*
323 *Biology*, 11: 945-958.
- 324 Houghton RA, 2007. Balancing the Global Carbon Budget. *Annual Review of Earth and Planetary*
325 *Sciences*, 35: 313-347.
- 326 IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4, Vol. 2010.
327 <<http://www.iucnredlist.org>> (Acesso em 25/12/2010).
- 328 Keith H, Mackey BG & Lindenmayer DB, 2009. Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and
329 lessons from the world's most carbon-dense forests. *Proceedings of the National Academy of*
330 *Sciences*, 106: 11635-11640.
- 331 Laurance WF *et al.*, 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-
332 scale study. *Forest Ecology and Management*, 118: 127-138.
- 333 Naeem S, 2002. Biodiversity: Biodiversity equals instability? *Nature*, 416: 23-24.
- 334 Raich JW *et al.*, 2006. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests.
335 *Ecology*, 87: 76-87.
- 336 Raven PH, Evert RF & Eichhorn SE, 2001. *Biologia Vegetal*. Sexta Edição. Guanabara Koogan
337 S.A., Rio de Janeiro. 906 p.
- 338 Reich PB *et al.*, 2001. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen
339 deposition. *Nature*, 410: 809-810.
- 340 Rolim SG *et al.*, 2005. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in
341 permanent sample plots over a 22-year period. *Oecologia*, 142: 238-246.
- 342 Silveira P *et al.*, 2008. O estado da arte na estimativa de biomassa e carbono em formações
343 florestais. *Floresta*, 38: 85-206.
- 344 Teixeira MB *et al.*, 1986. Vegetação: as regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos
345 econômicos - estudo fitogeográfico. *In* Levantamento de recursos naturais, Vol. 33. IBGE, Rio
346 de Janeiro.
- 347 Ter Steege H *et al.*, 2003. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon.
348 *Biodiversity and Conservation*, 12: 2255-2277.
- 349 Tilman D *et al.*, 2002. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient
350 dynamics of experimental grasslands. *In* Loreau M, Naeem S & Inchausti P (eds). *Biodiversity*
351 *and Ecosystem Functioning - synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford. 294p.
- 352 Vieira SA *et al.*, 2008. Estimativas de biomassa e estoque de carbono: o caso da Mata Atlântica.
353 *Biota Neotropica*, 8: 21-29.

- 354 Vogel HLM, Schumacher MV & Trübi P, 2006. Quantificação da biomassa em uma floresta
355 estacional decidual em Itaara, RS, Brasil. *Ciência Florestal*, 16: 419-425.
- 356 Watzlawick LF *et al.*, 2002. Fixação de carbono em floresta ombrófila mista em diferentes estágios
357 de regeneração. *In* Sanquetta CR (ed.). *As florestas e o carbono*. Curitiba.

Capítulo 2.

Determinants of the geographic variation of forest biomass estimates in Southern Brazil: the contribution of Araucaria Forests *

* A formatação deste capítulo está de acordo com as normas da revista internacional *Journal of Ecology*, exceto pelas seguintes características adotadas para melhor apresentação do texto: adoção de espaçamento de 1,5 entre linhas, inclusão de resumo em português, inserção das figuras e tabelas ao longo do texto e tabulação das referências.

Determinants of the geographic variation of forest biomass estimates in Southern Brazil: the contribution of Araucaria Forests

Summary

1 Considering that a variety of environmental and biotic factors may affect forest productivity and determine biomass accumulation, the objective of the study is to evaluate the variables affecting live aboveground forest biomass (AGB) in Subtropical Southern Brazil and analyze the spatial distribution of biomass estimates.

2 The study was performed in Subtropical Moist Forests of Southern Brazil, classified as Broadleaf Forests (BF) and Mixed Coniferous-Broadleaf Forests (MF). Thirty eight 1-ha plots were selected and all trees with DBH ≥ 9.5 cm were included for biomass estimation. Values for AGB were obtained using published allometric equations. Environmental variables (elevation, rainfall, temperature and soils) were obtained from the literature and biotic variables (density and diversity) were calculated from the data set.

3 For the total dataset, mean AGB was 194.3 ± 116.8 Mg ha⁻¹ (mean \pm SD) and mean carbon density 97.2 ± 58.4 MgC ha⁻¹. Estimates differed between forest types ($t = -4.598$; $p < 0.001$): mean AGB was lower in BF (AGB_{BF} = 118.0 ± 58.4 Mg ha⁻¹) when compared to MF (AGB_{MF} = 249.8 ± 118.1 Mg ha⁻¹).

4 Principal component analysis performed well in summarizing climate and soil data sets. The explanatory multiple regression explained 49.8% of the variation in AGB ($Y_{\log \text{ biomass}} = 0.03(0.49)x_{\text{sqrt density}} + 0.11(0.36)x_{\text{latitudinal axis}} - 0.22(-0.85)x_{\text{elevation axis}} - 0.03(-0.36)x_{\text{diversity}} - 0.09(-0.35)x_{\text{organic matter axis}} + 1.66$; $F_{5,32}=8.34$, $p < 0.001$; $r^2=0.498$). Elevation contributed more to the model than any other variable. There was no spatial dependency found between plots.

5 The results from our study showed a negative relationship between aboveground biomass and elevation. Therefore, higher values of AGB are located at higher elevations and subjected to cooler temperatures and frequent monthly rainfall. There seems to be an important contribution of the coniferous species *Araucaria angustifolia* in MF plots, since large trees of this species were found in many of the samples.

32 **6 Synthesis:** Subtropical forests appear to be of great interest for carbon sequestration,
33 especially in areas of Mixed Coniferous-Broadleaf Forests. In Brazil, the endangered
34 coniferous species *A. angustifolia* is part of a high diversity forest (Araucaria Forest)
35 and has the potential for biomass accumulation, improving carbon sequestration and
36 emphasizing the importance of ecosystem conservation.

37 *Key words:* coniferous species, broadleaf forest, aboveground biomass, regression
38 model.

39

40 **Resumo**

41 **1** Considerando a variedade de fatores ambientais e bióticos que afetam a produtividade
42 florestal e determinam no acúmulo de biomassa, o objetivo deste estudo é avaliar os
43 fatores que afetam a biomassa florestal viva acima do solo (BAS) na região subtropical
44 do sul do Brasil, além de analisar a distribuição espacial das estimativas de biomassa.

45 **2** O estudo foi realizado Florestas Subtropicais Úmidas do sul do Brasil, classificadas
46 como Florestas Latifoliadas (FL) e Florestas Mistas de Coníferas e Latifolidas (FM).
47 Trinta e oito parcelas de 1 ha foram selecionadas e todas as árvores com DAP $\geq 9,5$ cm
48 foram incluídas para as estimativas de biomassa. Valores de BAS foram obtidos
49 utilizando equações alométricas já publicadas na literatura. As variáveis ambientais
50 (altitude, precipitação, temperatura e solos) foram retiradas da literatura e as variáveis
51 bióticas (densidade e diversidade) foram calculadas a partir da base de dados.

52 **3** Para o conjunto total de dados, a BAS média foi de $194,3 \pm 116,8$ Mg ha⁻¹ (média \pm
53 DP) e a densidade de carbono médio foi de $97,2 \pm 58,4$ MgC ha⁻¹. As estimativas entre
54 tipos florestais foram diferentes ($t = -4,598$; $p < 0,001$): a BAS média foi inferior em FL
55 ($AGB_{FL} = 118,0 \pm 58,4$ Mg ha⁻¹) quando comparada a FM ($AGB_{FM} = 249,8 \pm 118,1$ Mg
56 ha⁻¹).

57 **4** A análise de componentes principais executou de forma satisfatória a redução da base
58 de dados de clima e de solo. A regressão múltipla explanatória explicou 49,8% da
59 variação na BAS ($Y_{\log \text{ biomassa}} = 0,03(0,49)x_{\text{raiz densidade}} + 0,11(0,36)x_{\text{eixo latitudinal}} - 0,22(-$
60 $0,85)x_{\text{eixo altitudinal}} - 0,03(-0,36)x_{\text{diversidade}} - 0,09(-0,35)x_{\text{eixo matéria orgânica}} + 1,66$; $F_{5,32} = 8,34$,
61 $p < 0,001$; $r^2 = 0,498$). A altitude contribuiu mais para o modelo do que qualquer outra
62 variável. Não foi encontrada dependência espacial entre as parcelas.

63 **5** Os resultados do nosso estudo mostram uma relação negativa entre biomassa acima
64 do solo e altitude. Assim, valores elevados de BAS estão localizados em altitudes mais

65 elevadas e sujeitos a temperaturas amenas e frequentes chuvas mensais. Parece haver
66 uma contribuição importante da conífera *Araucaria angustifolia* nas parcelas de FM,
67 visto que árvores de grande porte da espécie foram encontradas em inúmeras unidades
68 amostrais.

69 **6 Síntese:** Florestas subtropicais parecem ser de grande interesse para o sequestro de
70 carbono, especialmente em áreas de Florestas Mistas de Coníferas e Latifoliadas. No
71 Brasil, a espécie de conífera ameaçada *A. angustifolia* compõe florestas com alta
72 diversidade (Florestas com Araucaria) e tem o potencial de acúmulo de biomassa,
73 aumentando o sequestro de carbono e enfocando a importância de conservação do
74 ecossistema.

75 *Palavras-chave:* coníferas, floresta latifoliada, biomassa acima do solo, modelo
76 regressão.

77

78 **Introduction**

79

80 Compared to other terrestrial vegetation types, forests have higher rates of carbon fixation,
81 because wood acts as a substantial carbon reservoir (Catovsky, Bradford & Hector 2002).
82 Disturbances such as forest cutting and wood extraction affect the carbon balance in these
83 ecosystems because forests become sources of CO₂ to the atmosphere (Brown 2002). The
84 removal of species with high wood density, large trunk diameter and high basal area may
85 deplete carbon stock in forests up to 70% (Bunker *et al.* 2005). A study of carbon balance
86 performed in the African continent (Ciais *et al.* 2009) evaluated carbon sequestration in
87 forests to be 89% of the natural sink. In natural conditions, the most important source of
88 carbon from forests to the atmosphere is due to respiration and decomposition. More recently,
89 antropic activities such as forest removal and fossil fuel emission are causing changes in
90 global climate and atmospheric composition, influencing patterns of productivity at global
91 scale (Bunker *et al.* 2005; Begon, Townsend & Harper 2006). Elevated levels of CO₂ in the
92 atmosphere, caused mainly by the human economy may increase net primary productivity
93 (NPP) of tropical forests due to plant responses such as increased photosynthesis and water-
94 use efficiency (Clark, 2004). In the other hand, global warming might be highly negative for
95 carbon balance, since high temperatures may increase plant respiration, increasing carbon
96 emissions and, consequently, reducing accumulated biomass, as well as reducing
97 photosynthetic capacity as it reaches its optimum temperature (Clark 2004).

98 The storage of biomass in forests is influenced by latitude and altitude (Raven, Evert
99 & Eichhorn 2001). The differences in environmental conditions affecting plant growth are
100 determinant to the establishment of vegetational formations. Habitat characteristics, such as
101 nutrients and water availability, rainfall, temperature and climate change, as well as natural
102 and human disturbance (Begon, Townsend & Harper 2006) all influence biomass production
103 and accumulation. At a regional scale, several studies evaluated the influence of
104 environmental factors in the structure of plant communities, relating vegetation growth to soil
105 moisture (Raich *et al.* 1991), mean annual temperature (Raich *et al.* 2006), rainfall
106 seasonality (TerSteege *et al.* 2003; Saatchi *et al.* 2007), altitude (Tanner, Vitousek & Cuevas
107 1998; Alves *et al.* 2010) and soil characteristics (Laurance *et al.* 1999; DeWalt & Chave
108 2004; Castilho *et al.* 2006). In tropical forests the trend is the reduction in productivity, height
109 and growth of trees with increasing altitude (Tanner, Vitousek & Cuevas 1998; but see Alves
110 *et al.* (2010) for a different pattern in subtropical southeast Brazil). Soil fertility and mean
111 annual temperature seem to be positively related to productivity and biomass in these forests
112 (Laurance *et al.* 1999; DeWalt & Chave 2004; Raich *et al.* 2006), opposed to limited rainfall
113 (increasing number of dry months, when rainfall < 100 mm) which appear to reduce biomass
114 production and tree density (TerSteege *et al.* 2003; Saatchi *et al.* 2007). Natural disturbances
115 and environmental changes may also affect aboveground biomass, causing spatial variability:
116 simple gap openings or complex effects like the El Niño-Southern Oscillation (ENSO) may
117 increase mortality of large trees and cause spatial/temporal variability (Chave, Riéra &
118 Dubois 2001; Rolim *et al.* 2005).

119 Biotic factors, such as species richness and diversity, may also influence ecosystem
120 functioning. The increase in number of species (richness) of an experimental grassland
121 community subjected to elevated levels of CO₂ may enhance biomass storage, due to the
122 range of functional groups within the community (Reich *et al.* 2001). Grassland studies
123 indicate that productivity is greater at greater diversity and that biomass accumulation
124 increases with the number of species in the plot (Tilman *et al.* 2002). The change in net
125 primary productivity induced by species richness would influence the amount of carbon
126 accumulated in terrestrial ecosystems (Catovsky, Bradford & Hector 2002). Bunker *et al.*
127 (2005) suggests that carbon storage in tropical forests is dependent of species composition,
128 agreeing in that high species diversity may increase carbon accumulation.

129 Ecological processes may display spatial patterns that control species distributions
130 (Legendre & Legendre 1998). In this case, space can be thought to be a factor responsible for
131 ecological structures (Dray, Legendre & Peres-Neto 2006). The spatial structure and spatial

132 heterogeneity found in nature is the result of two independent processes (described in
133 Legendre & Legendre 1998 and Dray, Legendre & Peres-Neto 2006): spatially structured
134 environmental characteristics and biotic interactions, both of which can influence the spatial
135 structure of communities and population dynamics. In this sense, spatial autocorrelation may
136 influence the distribution of aboveground biomass, determining areas of higher and lower
137 estimates.

138 Much of the attention given to the study of forest biomass emphasizes on high
139 diversity forests located in tropical regions of Asia, Africa and the Neotropics, especially on
140 the Amazon (Clark & Clark 2000). Temperate forests are also a focus of study and they're
141 thought to be the most carbon dense forests in the world (Dixon *et al.* 1994; Keith, Mackey &
142 Lindenmayer 2009). Subtropical forests have fewer published results when compared to
143 tropical forests (for example, Gasparri, Grau & Manghi 2008; Alves *et al.* 2010). This
144 ecosystem, however, should contain a good proportion of terrestrial biomass due to its high
145 biodiversity, especially in regions where conifers species are found growing amongst
146 broadleaf trees, since they normally have slow growth and accumulate high biomass.

147 As presented above and believing that our data will be able to increase knowledge of
148 subtropical forest biomass and the environmental parameters affecting it, we tested the
149 validity of the following expectations: (1) Greater biomass estimates are located in areas
150 where temperature is warm and rainfall is homogeneous throughout the year; (2)
151 Aboveground biomass increases with tree density and species diversity; (3) Forests
152 containing conifer species (Mixed Conifer-Broadleaf Forests) should hold for elevated
153 biomass estimates when compared to Broadleaf Forests in the region; (4) Increasing distance
154 between sample units would cause higher spatial variability, i.e., plots located closer to each
155 other should have similar biomass estimates.

156

157 **Materials and Methods**

158

159 **STUDY PLOTS**

160 According to the Köppen-Geiger climate classification, Rio Grande do Sul State (Southern
161 Brazil, average latitude 30°S) is classified as Cfa, a temperate humid climate type, presenting
162 a hot summer (temperature of the hottest month > 22°C) and lacking a true dry season, with
163 rainfall throughout the year (Peel, Finlayson & McMahon 2007). In the north (mainly the
164 northeast quarter), soils are derived from volcanic rocks and altitude presents a gradient of

165 increasing elevation from west to east (Ker *et al.* 1986; Streck *et al.* 2008). The central
166 region of the State is located in a depression, presenting lower elevation (from 40 to 100
167 meters) and soils derived from sedimentary rocks (Streck *et al.* 2008). While in the northeast
168 the slopes are steeper and deep valleys dominate the edges of the plateau, in the center, slopes
169 are mild and a network of rivers is responsible for the drainage of the region (Streck *et al.*
170 2008).

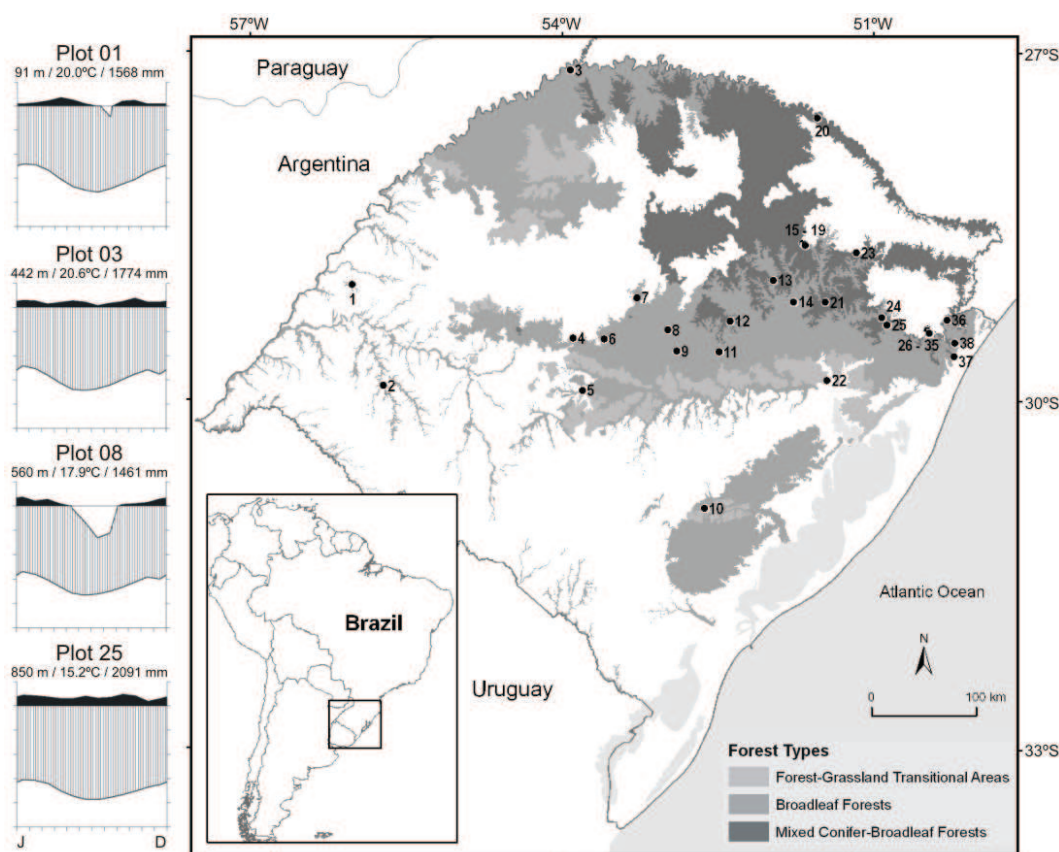
171 Southern Brazilian forests are included in the Atlantic Forest global region and are
172 classified as Subtropical Moist Forests, according to the Terrestrial Ecoregions proposed by
173 Olson *et al.* (2001). The study region, however, encompasses two forests types: Broadleaf
174 Forests and Mixed Coniferous-Broadleaf Forests (Fig. 1). In the past, these forests have had
175 the impact of human disturbance (such as selective logging and land use), reducing its
176 distribution and increasing fragmentation. Figure 1 shows the original, potential distribution
177 of these forests in the region. The structure and floristic composition are distinct and the
178 presence of the coniferous species *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae)
179 characterizes Mixed Forests. This large emergent tree, growing amongst evergreen, tropical
180 and deciduous trees, is the dominant species, reaching heights of 25-50 m, reason why this
181 type of forest is also known as Araucaria Forests (Teixeira *et al.* 1986; Olson *et al.* 2001).
182 Moist Mixed Conifer-Broadleaf Forests are located in the north, in areas of increasing
183 elevation. This forest type shows monthly temperatures under 15°C up to eight months out of
184 the year and annual precipitation above 1.300 mm, reaching up to 2.500 mm (Teixeira *et al.*
185 1986). Broadleaf Forests occur mainly as semi-deciduous or deciduous forests, presenting a
186 canopy height of 25-30 m and two distinct fisiological conditions: one of high transpiration
187 (summer), when temperature is higher than 20°C, and another with low transpiration (winter),
188 when temperature is inferior to 15°C (Teixeira *et al.* 1986). A small area of rainforest may be
189 found in the northeast (included as Broadleaf Forest) and the remaining vegetation is
190 characterized as large patches of grassland that form a grassland-forest gradient.

191

192 BIOMASS ESTIMATION

193 Data used for estimation of forest biomass was obtained from the Rio Grande do Sul Forest
194 Inventory (RSFI), a database compiled between 1999 and 2001 using standard protocols that
195 sampled plots located throughout the Rio Grande do Sul State, Southern Brazil (SEMA
196 2002). In each plot, all trees with trunk diameter above 9.5 cm were measured for height,
197 diameter at breast height (DBH), and were identified to the species level. We selected 38 100

198 x 100 m (1 ha) plots from the inventory data bank corresponding to native broadleaf (N= 16)
 199 and mixed conifer-broadleaf forests (N= 22). From these data we calculated tree density,
 200 aboveground biomass (AGB) and diversity. Diversity was defined as the effective number of
 201 species (true diversities) as suggested by Jost (2006). True diversities were calculated
 202 according to the Shannon entropy ($q = 1$ in Jost, 2006).



203
 204 **Fig. 1.** Distribution of study sites in the potential vegetation map of subtropical Southern Brazil (Rio
 205 Grande do Sul State). Climatic diagrams (Walter & Lieth 1960) show monthly means of temperature
 206 (°C, inferior line) and precipitation (mm, above line). Year averages and total precipitation are shown
 207 just above the diagrams. White areas represent grasslands or coastal vegetation (also known as
 208 *restinga*).

209
 210 Above ground biomass estimates were estimated for individual trees in each plot and
 211 were based on allometric models proposed by Chave *et al.* (2005) for trees (models I and II,
 212 Table 1), Frangi & Lugo (1985) for palms (model III, Table 1), and Sanquetta *et al.* (2003)
 213 for conifers (model IV, Table 1). The models listed above use trunk diameter (cm), total
 214 height (m) and wood density (g m^{-3}) of species as parameters to estimate biomass (expressed
 215 in kg). The selection of the two models developed by Chave *et al.* (2005) was depended on

216 annual precipitation: model I was applied in forests with a short dry season (ca. five months
 217 with rainfall < 100 mm) and where precipitation is under 1.500 mm year⁻¹ (Broadleaf Forests)
 218 and model II was used in forests without a dry season and where annual precipitation is
 219 between 1.500-3.500 mm year⁻¹ (Mixed Forests; Table 1). Models I and II were applied to
 220 broadleaf trees located, respectively, in areas of Broadleaf and Mixed Forests. Model III was
 221 used for the palm tree *Syagrus romanzoffiana* and Model IV for the conifer species *Araucaria*
 222 *angustifolia* and *Podocarpus lambertii*, independently of forest type. Wood density values
 223 were obtained from global and regional databases (Brown, 1997; Marchiori & Sobral 1997;
 224 Marchiori 2000; Lorenzi 2002a,b; Chave *et al.* 2006; Zanne *et al.* 2009). For species with no
 225 record of wood density, genus averages were used, as in Chave *et al.* (2005). In a few cases
 226 family averages had to be applied. Carbon stock was assumed to be 50% of dry biomass
 227 (Balbinot 2004; Houghton 2007).

228

229 **Table 1.** Allometric models used for estimation of aboveground biomass (AGB) for the different
 230 Subtropical Moist forest types and groups of species. Results of AGB are expressed in kg

Model	Applied to	Equation
I *	Broadleaf Forests	$(AGB) = \exp(-2.187 + 0.916 \cdot \ln(\rho D^2 H))$
II *	Mixed Forests	$(AGB) = \exp(-2.977 + \ln(\rho D^2 H))$
III †	Palm trees	$(AGB) = 10 + 6.4 \cdot H$
IV ‡	Conifers	$(AGB) = (111.7988 - 15.5317 \cdot D + 0.8544 \cdot D^2 + 0.018 (D^2 H)) \cdot 0.5$

* Chave *et al.* (2005); † Frangi & Lugo (1985); ‡ modified from Sanquetta *et al.* (2003) for dry weight result.
 Parameters: (ρ) wood density, (D) trunk diameter, (H) total height.

231

232 ENVIRONMENTAL DATA

233 Climate data was compiled for each study site from the WorldClim database (Hijmans *et al.*,
 234 2005). The global database uses 1 km spatial resolution, for the period of 1950-2000, and
 235 provides long term annual and monthly averages of temperature (°C) and precipitation (mm)
 236 for locations across the world. The following climate variables were included: total annual
 237 precipitation, number of dry months (monthly precipitation < 100 mm), precipitation
 238 seasonality (rainfall coefficient of variation, which represents the annual range of
 239 precipitation), annual mean temperature and maximal and minimal temperatures of warmest
 240 and coldest months. The identification of soil types was obtained by locating each plot on the
 241 regional soil map (scale 1:1,000,000) provided by Streck *et al.* (2008) using ArcGIS 9.2. Soil
 242 properties (depth, drainage, organic matter, Al³⁺, P, pH, exchangeable bases, cation exchange

243 capacity and Ki coefficient) were obtained in the Regional Soil Database provided from the
244 Ministry of Agriculture of Brazil (Brasil 1973) according to the late classification of Streck *et*
245 *al.* (2008). Depth and drainage were transformed in dummy variables.

246

247 STATISTICAL ANALYSIS AND MAPS

248 Climate and soil data were highly correlated. We used Principal Components Analysis (PCA)
249 for each of the databases with the intent to summarize the number of variables and obtain
250 independent variables which are the axis of the PCA. To do so, data were checked for
251 normality and log-, square root- or arcsin transformed and then standardized prior to analysis.
252 Only principal components with eigenvalues ≥ 1.0 were retained for analysis (Hair Jr. *et al.*
253 2005). A Varimax rotation method was employed to maximize higher and minimize lower
254 correlations on each factor, and component loadings $> |0.85|$ were considered significant
255 based on sample size (Hair Jr. *et al.* 2005). Since some of the plots lie close together in the
256 geographical space, they violate the assumption of independence of data (Ter Steege *et al.*
257 2003). For these close plots a central value was selected, excluding similar plots and reducing
258 the number samples used for PCA to a subset of 28 plots (climate data) and 26 plots (soil
259 data) out of the original 38 plots. This procedure was made to reduce overrepresentation of
260 variables on the PCA.

261 To search for associations between the explanatory variables and biomass, we used
262 two backward stepwise multiple linear regression models. An explanatory model was
263 developed using biomass estimates as the dependent variable and tree density, species
264 diversity and the significant PCA ordination axes for climate and soil as independent
265 variables. Significance levels of 0.10 and 0.05 were used for variables to enter or leave the
266 model in each step, respectively (Sokal & Rohlf 1995). A second, applied model was
267 developed using the same variables included in the explanatory model except for the PCA
268 components. Instead, all climate- and soil-related variables that had significant loadings in the
269 factors included in the explanatory model were explicitly included as potential explanatory
270 variables.

271 To examine the spatial structure of biomass estimates we used variograms to quantify
272 the spatial dependence between pairs of sample observations, indicating the variability among
273 them. We constructed three empirical variograms (geoR package; Ribeiro Jr. & Diggle 2001):
274 one for the whole data set ($n = 38$) and the other two using plots from each forest type (Mixed
275 Forest: $n = 22$ and Broadleaf Forest: $n = 16$). This division approximately corresponds to

276 areas of higher and lower elevations, which may affect autocorrelation analysis (Legendre &
277 Legendre 1998). Significantly spatial dependence was inferred according to variogram
278 envelopes (determined by permutations of data values on the spatial locations) (Legendre &
279 Legendre 1998).

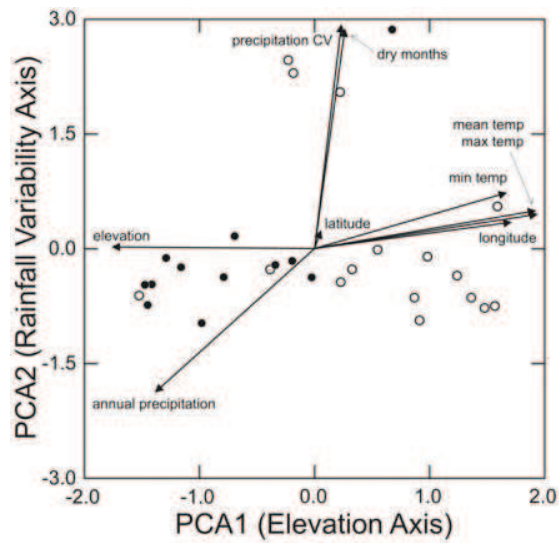
280 Statistical analyses were carried out in Systat 12.0 (Systat 2007) and R (geoR
281 package) and maps were developed in ArcGIS (ESRI Inc. 2006).

282

283 **Results**

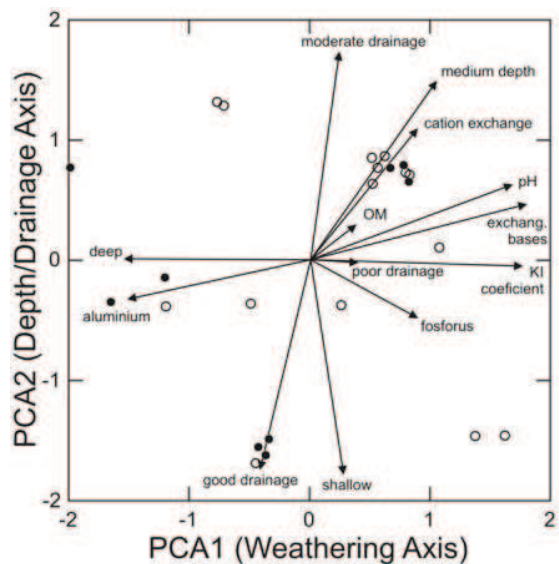
284 Climate variables were highly correlated among each other and were reduced to three
285 principal components that explained 92.3% of the variation in the data. Out of nine variables,
286 four were significantly associated to axis one of the PCA: maximum temperature (loading
287 component: 0.98), average temperature (0.98) and longitude (0.86) were positively correlated
288 and elevation was negatively correlated (-0.88; Fig. 2). The first PCA axis explained 52.3%
289 of the total variance and described a gradient related to elevation (hereafter referred to as the
290 elevation axis). The second axis associated the variables rainfall coefficient of variation (CV;
291 0.98) and number of dry months (0.96). This axis explained 26.6% of the total variance and
292 described a gradient of rainfall throughout the year (henceforth called rainfall variability
293 axis). Finally, the third axis was correlated with just one variable (latitude: -0.98, hereafter,
294 the latitude axis). Plots located in areas of Mixed Forests concentrated to the left of the
295 elevation axis, indicating a positive relationship with altitude and a negative association with
296 temperature and longitude (Fig. 2). On the other hand, plots located in areas of Broadleaf
297 Forest concentrated to the right of the ordination space, indicating a positive association with
298 the elevation axis: with higher values of average and maximum temperature and lower values
299 of elevation.

300 Principal Component Analysis for soil data generated four significant components
301 that explained 88.1% of data variation: 60.1% explained by axis one and two (Fig. 3). The
302 first axis was positively correlated to the variables exchangeable bases (0.91) and KI
303 coefficient (0.89) (hereafter referred to as weathering axis). The second axis had negative
304 association with shallow soils (-0.90) and good drainage (-0.88) and positive association with
305 moderate drainage (0.87) (henceforth called depth/drainage axis). The last two axes were
306 positively correlated to only one variable each: poor drainage (0.93) in axis three (poor
307 drainage axis) and organic matter (0.86) in axis four (organic matter axis).



308
 309
 310
 311
 312
 313
 314
 315

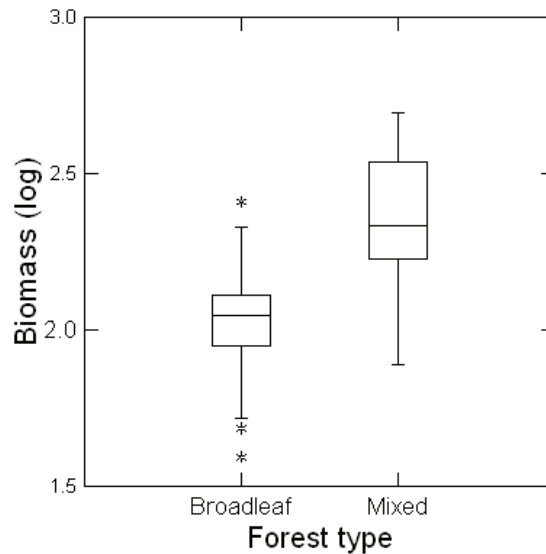
Fig. 2. Ordination by PCA used to summarize climate variables. White circles (○) indicate Broadleaf Forest plots and black circles (●) correspond to Mixed Forest plots. PCA1 explained 52.3% of the total variance, associated the variables mean and maximum temperature, longitude and elevation, describing a gradient related to elevation; PCA2 explained 26.6% of the total variance, described a gradient of rainfall throughout the year and associated the variables rainfall coefficient of variation and number of dry months.



316
 317
 318
 319
 320
 321

Fig. 3. Ordination by PCA used to summarize soil variables. White circles (○) indicate Broadleaf Forest plots and black circles (●) correspond to Mixed Forest plots. PCA1 (33.5% total variance explained) associated the variables exchangeable bases and KI coefficient; and PCA2 (26.6% total variance explained) associated shallow soils, good drainage and moderate drainage.

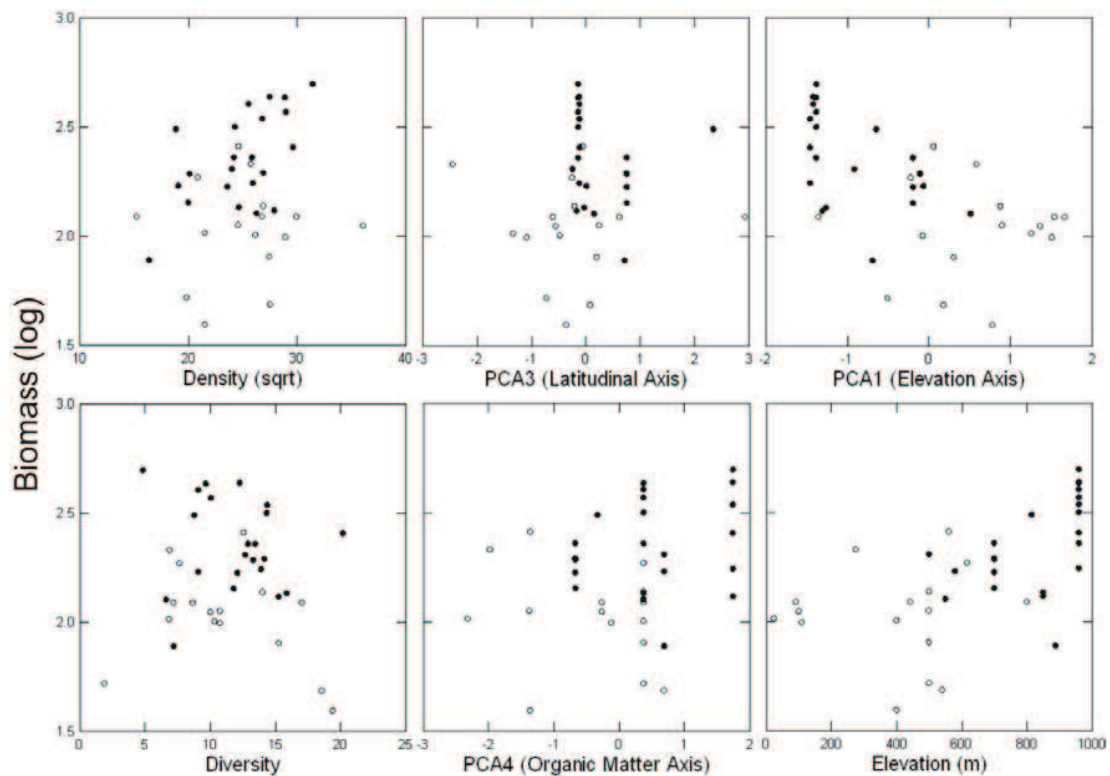
322 Overall above ground biomass estimates ranged from 38.2 to 494.5 Mg ha⁻¹ (mean ±
 323 SD = 194.3 ± 116.8 Mg ha⁻¹, N = 38; 1 Mg = 10³ kg) and average carbon stock derived from
 324 biomass estimates resulted in 97.2 ± 58.4 MgC ha⁻¹. Biomass of Broadleaf Forests plots
 325 (118.0 ± 58.4 Mg ha⁻¹) was smaller than biomass of Mixed Forests plots (249.8 ± 118.1 Mg
 326 ha⁻¹; *t* = - 4.598, *df* = 36, *P* < 0.001; Fig. 4).
 327



328 **Fig. 4.** Aboveground biomass data distribution (values transformed in log₁₀) for Broadleaf and Mixed
 329 Forest types. Dots (*) indicate outliers.
 330
 331

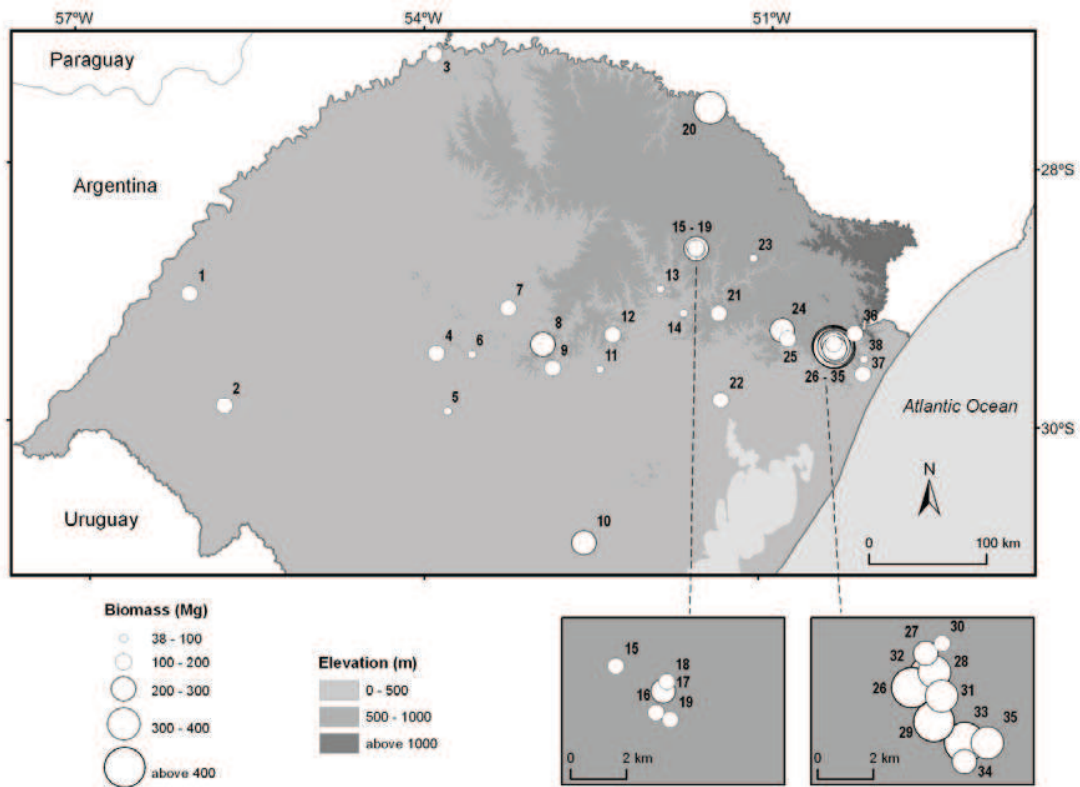
332 The explanatory multiple regression model selected five variables associated with
 333 biomass production, explaining 49.8% of the total variation in AGB (adjusted-R²=0.498).
 334 Biomass estimates were positively related to tree density and the latitudinal axis and
 335 negatively related to the elevation axis, diversity and the organic matter axis ($Y_{\log \text{ biomass}} =$
 336 $0.03(0.49)x_{\text{sqroot density}} + 0.11(0.36)x_{\text{latitudinal axis}} - 0.22(-0.85)x_{\text{elevation axis}} - 0.03(-0.36)x_{\text{diversity}} -$
 337 $0.09(-0.35)x_{\text{organic matter axis}} + 1.66$; $F_{5,32}=8.34$, $p<0.001$; $r^2=0.498$). The elevation axis
 338 contributed more to the model than any other variable, as seen by the values of the
 339 standardized regression coefficients (in the above equation, in parentheses; Fig 5). Density of
 340 individuals was the second variable that had more influence on biomass estimates. Following
 341 density, the latitudinal axis, diversity and the organic matter axis had similar weight and
 342 importance in influencing aboveground biomass estimates. The applied regression model
 343 explained 54% of the total variation in biomass estimates ($Y_{\log \text{ biomass}} = 0.001(0.90)x_{\text{elevation}} +$
 344 $0.03(0.45)x_{\text{sqroot density}} - 0.03(-0.41)x_{\text{diversity}} - 2.86(-0.32)x_{\text{organic matter}} + 1.80$; $F_{4,32}= 11.69$, $P<$

345 0.001; $r^2 = 0.536$). Aboveground biomass estimates were positively related to elevation and
 346 density of individuals and negatively related to species diversity and organic matter.
 347 Similarly to the explanatory model, elevation was by far the most important variable,
 348 presenting the highest standardized regression coefficient (in the above equation, in
 349 parentheses). One outlier was found in both models, they were not removed from the analysis
 350 since they represent a natural extreme of variation.
 351



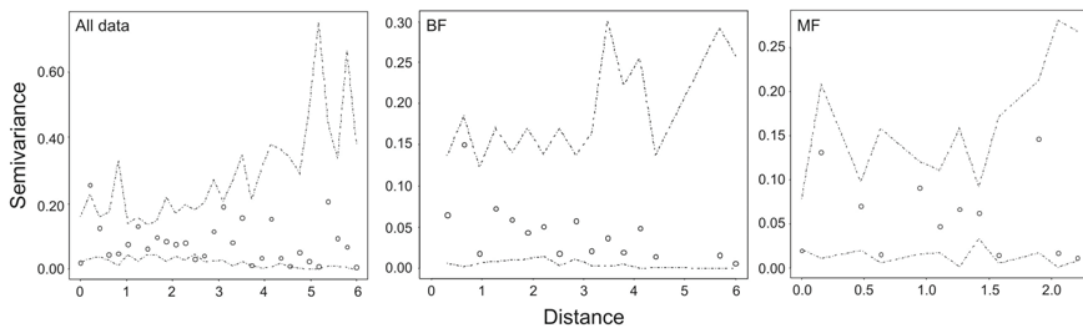
352
 353 **Fig. 5.** Distribution of biomass estimates (\log_{10} transformed) according to: Density (sqrt), Latitudinal
 354 Axis (PCA3), Elevation Axis (PCA1), Diversity, Organic Matter Axis (PCA4) and Elevation (m). The
 355 variable of greater importance to the regression model is the elevation axis, which is associated with
 356 greater values of temperature (maximum and mean) and longitude and lower values of elevation.
 357 White circles (o) indicate Broadleaf Forest plots and black circles (●) correspond to Mixed Forest
 358 plots.
 359

360 The spatial distribution of biomass estimates in the study site is shown in Fig 6. The
 361 spatial analysis did not find any spatial dependency between plots neither in the whole data
 362 set nor in the separate groups (Broadleaf or Mixed Forests), since all samples were located
 363 between the variogram confidence envelopes (Fig. 7).



364
365
366
367

Fig. 6. Distribution of study plots in the altitudinal gradient of subtropical Southern Brazil. Circles diameter indicate biomass estimates (Mg ha^{-1}).



368
369
370
371

Fig. 7. Empirical variogram performed for the whole data set (All data) and for plots located in areas of Broadleaf Forests (BF) and Mixed Forests (MF). Dashed lines indicate confidence envelopes.

372 Discussion

373 The biomass estimates obtained in this study lie in the range of values obtained of tropical
374 and subtropical forests. For tropical rain forests, mean total aboveground biomass estimates
375 are 225 Mg ha^{-1} in Asia, 302 Mg ha^{-1} in Africa and 241 Mg ha^{-1} in the Neotropics (Clark &
376 Clark 2000). For central Amazonia, mean estimated biomass for trees with $\text{DBH} \geq 10 \text{ cm}$ was

377 318 Mg ha⁻¹ (Laurance *et al.* 1999) but values for Neotropical forests can reach up to 399 Mg
378 ha⁻¹ (Clark & Clark 2000). For subtropical forests, studies performed in the Atlantic Forest of
379 Argentina and Brazil found mean estimates ranging from 240 to 334 (Rolim *et al.* 2005;
380 Gasparri, Grau & Manghi 2008; Alves *et al.* 2010). Our study shows mean biomass values
381 for Mixed Forest (249.8 Mg ha⁻¹) in the range found in the studies listed above, as well as the
382 values of 220 Mg ha⁻¹ proposed for subtropical humid forests by the Intergovernmental Panel
383 on Climate Change (IPCC 2006) and 212 Mg ha⁻¹ estimated for forests in Brazil by the Food
384 and Agriculture Organization of the United Nations (FAO 2009). An impoverished biomass
385 mean estimate (118.0 Mg ha⁻¹), however, apparently out of the range expected was found for
386 Broadleaf Forests located at lower elevations of southern Brazil.

387 The high spatial local variability found in our data (Fig. 6) is not unusual for tropical
388 and subtropical moist forests. Local variability is caused by the presence/absence of large
389 trees (DBH \geq 70 cm), which may alter AGB estimates at about 30 to 40% (Brown 2002).
390 Even plots with low tree density may show high biomass estimates due to the presence of
391 individuals of large and very large DBH (around 100 cm). In our study, the plot that
392 accounted for the lowest tree density, large trees represented only 4% of all individuals, but
393 accounted for 37% of the total biomass. Regional variability, on the other hand, is affected by
394 environmental factors which have strong effects on biomass production. Our results showed
395 that the elevation axis had a strong negative relationship with elevation and that low values of
396 this axis reflect in an increase in elevation and a decrease in temperature (as well as
397 longitude), indicating increasing biomass towards higher elevations (in the northeast). This
398 condition is responsible for cooler temperatures and frequent monthly rainfall, partially
399 fulfilling our first expectation of greater biomass being located in areas of homogeneous
400 rainfall throughout the year. A similar pattern is found in the Amazon forest, where monthly
401 distribution of rainfall is believed to be the most important factor influencing biomass
402 (Saatchi *et al.* 2007).

403 The results from multiple regression, however, are opposite to other studies which
404 stated that the increase in altitude reduces biomass production due to decreasing
405 photosynthesis rates and low wood increment (Tanner, Vitousek & Cuevas 1998; Raich *et al.*
406 2006). A recent study performed in southeast Brazil (Alves *et al.* 2010), however, showed a
407 positive correlation between aboveground biomass production and increasing elevation,
408 agreeing with the present study. Alves *et al.* (2010) credited this relation to the contribution
409 of very large stems, growing on steeper slopes of higher altitudes, to the total aboveground
410 biomass. Slope angle doesn't seem to be the reason of the variation in our case, but

411 contribution of trees with DBH > 50 cm to biomass estimates at higher altitudes did indeed
412 represent an important factor (data not shown). The increase of biomass estimates towards
413 higher elevations results in differences between forest types. Apart from the floristic and
414 structural differences found in Broadleaf and Mixed Coniferous Broadleaf Forests, the most
415 important contribution to biomass seems to be the occurrence of the species *Araucaria*
416 *angustifolia*, a dominant species in Mixed Forests of the region, fulfilling Expectation (3). As
417 many conifers, this species produces a great amount of biomass, mainly stored in the wood
418 trunk (Sanquetta *et al.* 2003). Temperate coniferous forests around the world are the most
419 carbon dense forests, presenting mean values of 377 Mg ha⁻¹ in regions of temperate climate
420 (Keith, Mackey & Lindenmayer 2009). In the study plots where *A. angustifolia* was
421 abundant, its biomass accounted for more than 70% of the total AGB of the sample. No
422 spatial autocorrelation was identified in our dataset, rejecting Expectation (4).

423 The model proposed for these Subtropical Forests indicated, aside for altitude, the
424 influence of density, diversity and organic matter. The positive correlation between density of
425 individuals and biomass was expected (Expectation (2)), since the increase in number of
426 individuals in a sample elevates biomass due to increased wood volume. The negative effect
427 of species diversity in estimated biomass is in contradiction with Expectation (2).
428 Experimental studies performed in grasslands (Tilman *et al.* 2002) identified a positive effect,
429 not verified in our dataset. For the organic matter negative effect on biomass, one possible
430 explanation is that plots with elevated biomass present low organic matter due to increased
431 decomposition and more nutrient availability, which enables higher productivity.

432 Differences in aboveground biomass estimates found between the two forest types
433 may have other additional explanation (not taken in account in our study) apart from the
434 variation explained by altitude. Broadleaf and Mixed Forests have an intrinsic heterogeneity
435 due to different characteristics of forest structure (canopy height and trunk diameter) and
436 species composition, differing in potential biomass production. Finally, the presence of more
437 preserved plots in Mixed Forests (sites located in areas of conservation units) elevated mean
438 biomass estimates in this forest type, but mainly due to the presence of large individuals of
439 the species *Araucaria angustifolia*. The combination and interaction of environmental
440 conditions, land use history, morphological characteristics of species and disturbance regimes
441 described above may influence the estimated carbon stock of these forests (Keith, Mackey &
442 Lindenmayer 2009).

443 Even though soils are thought to be an important factor influencing biomass
444 production, the data compiled for this study may not be specific enough for evaluating its

445 effect on forest structure. Local samples should be collected and soil analysis ran for
446 improved results. Sources of errors in biomass estimates due to model selection should also
447 be considered. Yet as no adequate local allometric equation was available for the studied
448 forest types, pan-tropical equations can be confidently used to estimate tree biomass (Chave
449 *et al.* 2005; Vieira *et al.* 2008). As described above, limitations in data gathering and model
450 selection should be accounted for when interpreting our results. Nevertheless, considering the
451 number of environmental and biotic variables selected for the study, we believe that our
452 results are consistent and represent some of the variability found in the region.

453 In the global scenario of climate change, ways to prevent CO₂ emissions and also
454 preserve natural sinks are of great importance. The present study suggests the potential for
455 biomass storage and carbon sequestration of subtropical montane forests and emphasizes the
456 role of the species *Araucaria angustifolia* in biomass and carbon storage. This threatened
457 species (critically endangered according to IUCN (2010)) is one of the most important
458 features in higher altitudes of the Atlantic Forest and is responsible for maintaining an
459 elevated number of species of fauna and flora that are associated with *A. angustifolia*
460 (Fonseca *et al.* 2009). With this consideration and given the present land use and commercial
461 activities, conservation of areas of Mixed Forest (Araucaria Forest) could maintain
462 biodiversity and improve carbon sequestration (Keith, Mackey & Lindenmayer 2009). In
463 addition, conservation of these forests could also be done through ecologically-managed
464 native *Araucaria angustifolia* monocultures (Fonseca *et al.* 2009), which have the potential
465 for conserving biodiversity of different taxa and sequestering a great amount of CO₂ from
466 the atmosphere, mitigating carbon emissions.

467

468 **Acknowledgements**

469 Financial support was provided by CAPES (grant given to Milena F. Rosenfield). We would
470 like to thank H. Hasenack and L. Lucatelli for the contribution in developing the maps and E.
471 Tomazzoni for helping with data gathering.

472

473 **References**

474 Alves, L.F., Vieira, S.A., Scaranello, M.A., Camargo, P.B., Santos, F.A.M., Joly, C.A. &
475 Martinelli, L.A. (2010) Forest structure and live aboveground biomass variation along an
476 elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil) *Forest Ecology and*
477 *Management*, **260**, 679-691.

478 Balbinot, R. (2004) Implantação de florestas geradoras de créditos de carbono: estudo de
479 viabilidade no sul do Estado do Paraná, Brasil. MSc dissertation, Federal University of
480 Paraná, Curitiba.

481 Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006) Ecology: from individuals to ecosystems -
482 4th edition. Blackwell Publishing Ltd.

483 Brasil (1973) *Levantamento de Reconhecimento de Solos do Rio Grande do Sul*. Ministério
484 da Agricultura, Recife.

485 Brown, S. (1997) Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. UN
486 FAO Forestry Paper – 134. Food and Agriculture Organization of the United Nations,
487 Rome.

488 Brown, S. (2002) Measuring carbon in forests: current status and future challenges.
489 *Environmental Pollution*, **116**, 363-372.

490 Bunker, D.E., DeClerck, F., Bradford, J.C., Colwell, R.K., Perfecto, I., Phillips, O.L.,
491 Sankaran, M. & Naeem, S. (2005) Species Loss and Aboveground Carbon Storage in a
492 Tropical Forest. *Science*, **310**, 1029-1031.

493 Castilho, C.V.d., Magnusson, W.E., de Araújo, R.N.O., Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima,
494 A.P. & Higuchi, N. (2006) Variation in aboveground tree live biomass in a central
495 Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, **234**,
496 85-96.

497 Catovsky, S., Bradford, M.A. & Hector, A. (2002) Biodiversity and ecosystem productivity:
498 implications for carbon storage. *Oikos*, **97**, 443-448.

499 Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M., Chambers, J., Eamus, D., Fölster, H., Fromard,
500 F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B. &
501 Yamakura, T. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and
502 balance in tropical forests. *Oecologia*, **145**, 87-99.

503 Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., Steege, H.t. & Webb, C.O.
504 (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree
505 species. *Ecological Applications*, **16**, 2356-2367.

506 Chave, J., Riéra, B. & Dubois, M.A. (2001) Estimation of biomass in a neotropical forest of
507 French Guiana: spatial and temporal variability. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 79-96.

508 Ciais, P., Piao, S.-L., Cadule, P., Friedlingstein, P. & Chédin, A. (2009) Variability and
509 recent trends in the African terrestrial carbon balance. *Biogeosciences*, **6**, 1935-1948.

510 Clark, D.A. (2004) Tropical forests and global warming: slowing it down or speeding it up?
511 *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 73-80.

- 512 Clark, D.B. & Clark, D.A. (2000) Landscape-scale variation in forest structure and biomass
513 in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, **137**, 185-198.
- 514 DeWalt, S.J. & Chave, J. (2004) Structure and Biomass of Four Lowland Neotropical
515 Forests. *Biotropica*, **36**, 7-19.
- 516 Dixon, R.K., Solomon, A.M., Brown, S., Houghton, R.A., Trexler, M.C. & Wisniewski, J.
517 (1994) Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. *Science*, **263**, 185-190.
- 518 Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive
519 framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological*
520 *Modelling*, **196**, 483-493.
- 521 ESRI Inc. (2006) ArcGIS , Version 9.2.
- 522 FAO (2009) State of the World's Forests 2009. Food and Agriculture Organization of the
523 United Nations, Rome.
- 524 Fonseca, C.R., Ganade, G., Baldissera, R., Becker, C.G., Boelter, C.R., Brescovit, A.D.,
525 Campos, L.M., Fleck, T., Fonseca, V.S., Hartz, S.M., Joner, F., Käffer, M.I., Leal-
526 Zanchet, A.M., Marcelli, M.P., Mesquita, A.S., Mondin, C.A., Paz, C.P., Petry, M.V.,
527 Piovensan, F.N., Putzke, J., Stranz, A., Vergara, M. & Vieira, E.M. (2009) Towards an
528 ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biological Conservation*, **142**,
529 1209-1219.
- 530 Frangi, J.L. & Lugo, A.E. (1985) Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest.
531 *Ecological Monographs*, **55**, 351-369.
- 532 Gasparri, N., Grau, H. & Manghi, E. (2008) Carbon Pools and Emissions from Deforestation
533 in Extra-Tropical Forests of Northern Argentina Between 1900 and 2005. *Ecosystems*, **11**,
534 1247-1261.
- 535 Hair, Jr., J.F., Anderson, R.E., Tatham, R.I. & Black, W.C. (2005) Análise Multivariada de
536 Dados – 5th edition. Bookman, Porto Alegre.
- 537 Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high
538 resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of*
539 *Climatology*, **25**, 1965-1978.
- 540 Houghton, R.A. (2007) Balancing the Global Carbon Budget. *Annual Review of Earth and*
541 *Planetary Sciences*, **35**, 313-347.
- 542 IPCC (2006) Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. Intergovernmental Panel
543 for Climate Change.
- 544 IUCN (2010) IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4, Vol. 2010.
545 <<http://www.iucnredlist.org>> (Access in 2010/12/25).

- 546 Jost, L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, **113**, 363-375.
- 547 Keith, H., Mackey, B.G. & Lindenmayer, D.B. (2009) Re-evaluation of forest biomass
548 carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. *Proceedings of the*
549 *National Academy of Sciences*, **106**, 11635-11640.
- 550 Ker, J.C., Almeida, J.A., Fasolo, P.J. & Hochmüller, D.P. (1986) Pedologia: levantamento
551 exploratório de solos. Levantamento de recursos naturais - vol. 33. IBGE, Rio de Janeiro.
- 552 Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-de
553 Merona, J.M., Chambers, J.Q. & Gascon, C. (1999) Relationship between soils and
554 Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, **118**,
555 127-138.
- 556 Legendre, P. & Legendre, L. (1998) Numerical Ecology – 2nd edition. Elsevier Science B.V.,
557 Amsterdam.
- 558 Lorenzi, H. (2002a) Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas
559 arbóreas nativas do Brasil - 4th edition. Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP.
- 560 Lorenzi, H. (2002b) Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas
561 arbóreas nativas do Brasil - 2nd edition. Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP.
- 562 Marchiori, J.N.C. (2000) Dendrologia das angiospermas: das bixáceas às rosáceas. Editora
563 UFSM, Santa Maria.
- 564 Marchiori, J.N.C. & Sobral, M. (1997) Dendrologia das angiospermas: myrtales. Editora
565 UFSM, Santa Maria.
- 566 Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N.,
567 Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.L.,
568 Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. &
569 Kassem, K.R. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth.
570 *BioScience*, **51**, 933-938.
- 571 Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-
572 Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, **11**, 1633-1644.
- 573 R Development Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing.
574 R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- 575 Raich, J.W., Rastetter, E.B., Melillo, J.M., Kicklighter, D.W., Steudler, P.A., Peterson, B.J.,
576 Grace, A.L., Moore, B. & Vorosmarty, C.J. (1991) Potential Net Primary Productivity in
577 South America: Application of a Global Model. *Ecological Applications*, **1**, 399-429.
- 578 Raich, J.W., Russell, A.E., Kitayama, K., Parton, W.J. & Vitousek, P.M. (2006) Temperature
579 influences carbon accumulation in moist tropical forests. *Ecology*, **87**, 76-87.

- 580 Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. (2001) *Biologia Vegetal* - 6th edition. Guanabara
581 Koogan S.A., Rio de Janeiro.
- 582 Reich, P.B., Knops, J., Tilman, D., Craine, J., Ellsworth, D., Tjoelker, M., Lee, T., Wedin, D.,
583 Naeem, S., Bahauddin, D., Hendrey, G., Jose, S., Wrage, K., Goth, J. & Bengston, W.
584 (2001) Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen
585 deposition. *Nature*, **410**, 809-810.
- 586 Ribeiro Jr., P.J. & Diggle, P.J. (2001) geoR: a package for geostatistical analysis. R-News.
- 587 Rolim, S.G., Jesus, R.M., Nascimento, H.E.M., Couto, H.T.Z.d. & Chambers, J.Q. (2005)
588 Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample
589 plots over a 22-year period. *Oecologia*, **142**, 238-246.
- 590 Saatchi, S.S., Houghton, R.A., Dos Santos Alvalá, R.C., Soares, J.V. & Yu, Y. (2007)
591 Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology*,
592 **13**, 816-837.
- 593 Sanquetta, C.R., Watzlawick, L.F., Schumacher, M.V. & Mello, A.A. (2003) Relações
594 individuais de biomassa e conteúdo de carbono em plantações de *Araucaria angustifolia* e
595 *Pinus taeda* no sul do Estado do Paraná, Brasil. *Revista Acadêmica: ciências agrárias e*
596 *ambientais*, **1**, 33-40.
- 597 SEMA (2002) Inventário florestal contínuo do Rio Grande do Sul. SEMA, Porto Alegre.
- 598 Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry, the principles and practice of statistics in*
599 *biological research*. WH Freeman, New York.
- 600 Streck, E.V., Kämpf, N., Dalmolin, R.S., Klamt, E., Nascimento, P.C., Schneider, P.,
601 Giasson, E. & Pinto, L.F.S. (2008) *Solos do Rio Grande do Sul* - 2nd edition. Emater/RS-
602 Ascar, Porto Alegre, RS.
- 603 SYSTAT (2007) *Systat Standard Version for Windows, Version 12*, Systat Software Inc.
604 Chicago.
- 605 Tanner, E.V.J., Vitousek, P.M. & Cuevas, E. (1998) Experimental investigation of nutrient
606 limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, **79**, 10-22.
- 607 Teixeira, M.B., Coura-Neto, A.B., Pastore, U. & Rangel Filho, A.L.R. (1986) *Vegetação: as*
608 *regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos - estudo fitogeográfico.*
609 *Levantamento de recursos naturais* - vol. 33. IBGE, Rio de Janeiro.
- 610 Ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Der Hout, P., Daly, D.C.,
611 Silveira, M., Phillips, O., Vasquez, R., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., De Oliveira,
612 A.A., Ek, R., Lilwah, R., Thomas, R., Van Essen, J., Baider, C., Maas, P., Mori, S.,
613 Terborgh, J., Núñez Vargas, P., Mogollón, H. & Morawetz, W. (2003) A spatial model of

614 tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 2255-
615 2277.

616 Tilman, D., Knops, J., Wedin, D. & Reich, P.B. (2002) Plant diversity and composition:
617 effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. *Biodiversity and*
618 *Ecosystem Functioning - synthesis and perspectives* (eds M. Loreau, S. Naeem & P.
619 Inchausti), pp. 21-35. Oxford University Press, Oxford.

620 Vieira, S.A., Alves, L.F., Aidar, M.P.M., Araújo, L.S., Baker, T., Batista, J.L.F., Campos,
621 M.C.R., Camargo, P.B., Chave, J., Delitti, W.B., Higuchi, N., Honório, E., Joly, C.A.,
622 Keller, M., Martinelli, L.A., de Mattos, E.A., Metzker, T., Phillips, O., Santos, F.A.M.,
623 Shimabukuro, M.T., Silveira, M. & Trumbore, S.E. (2008) Estimativas de biomassa e
624 estoque de carbono: o caso da Mata Atlântica. *Biota Neotropica*, **8**, 21-29.

625 Walter, H. & Lieth, H. (1960) Klimadiagramm Weltatlas. G. Fischer, Jena.

626 Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller,
627 R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C. & Chave, J. (2009) Global wood density database.
628 Data from: "Towards a worldwide wood economics spectrum" (Chave *et al.* 2009). Dryad
629 Digital Repository.