

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Padrões fenológicos e mortalidade de árvores de

terra firme na Amazônia Central

# IZABELA FONSECA ALEIXO

Manaus – Amazonas Junho, 2019

# Padrões fenológicos e mortalidade de árvores de terra firme na Amazônia Central

Orientador: Dr. Darren Norris Co-orientador: Dr. Antenor Barbosa Co-orientador: Dr. Lourens Poorter

> Tese apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em ECOLOGIA

Manaus, Amazonas Junho, 2019







#### PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

Aos 11 dias do mês de junho do ano de 2019, às 14:00 horas, no Auditório dos PPG's ATU/CFT/ECO, Campus III, INPA/V8, Reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). Bruce Walker Nelson, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). Jeffrey Quintin Chambers, Lawrence Berkeley National Laboratory, o(a) Prof(a). Dr(a). Carolina Volkmer de Castilho, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro de Pesquisa Agrofiorestal de Roraima - EMBRAPA, o(a) Prof(a). Dr(a). Jochen Schongart, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). Juliana Schietti de Almeida, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). Juliana Schietti de Almeida, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). José Luís Campana Camargo, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, e o(a) Prof(a). Dr(a). Alberto Vicentini, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a argüição pública do trabalho de TESE DE DOUTORADO de IZABELA FONSECA ALEIXO, initiulado "Padrões fenológicos e mortalidade de árvores de terra firme na Amazônia Central', orientada pelo(a) Prof(a). Dr(a). Darren Norris, da Universidade Federal do Amapá'- UNIFAP, e coorientada pelos(as) Profs(as). Drs(as) Antenor Pereira Barbosa, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e Lourens Poorter, Wageningen University Research.

Após a exposição, o(a) discente foi arguido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A) POR UNANIMIDADE

REPROVADO(A)
POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof(a). Dr(a). Bruce Walker Nelson

Prof(a) Dr(a). Jeffrey Quintin Chambers

Prof(a). Dr(a). Carolina Volkmer de Castilho

Prof(a). Dr(a). Jochen Schongart

Prof(a). Dr(a). Juliana Schietti de Almeida

Prof(a). Dr(a). José Luis Campana Camargo

Prof(a).Dr(a). Alberto Vicentini

Coordenação PPG-ECO/INPA

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA PROGRAMA DE PÔS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA - PPG ECO Av. André Araujo, nº 2936, Bairro - Petrópolis, Manaus AM, CEP, 69,067-375 Site: http://pg.inpa.gov.br e-mail: pgecologia@gmail.com

#### Ficha catalográfica

SEDAB/INPA © 2019 - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a) Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Cativo Alauzo - CRB11/908

 A366p Aleixo, Izabela Fonseca Padrões fenológicos e mortalidade de árvores de terra firme na Amazônia Central / Izabela Fonseca Aleixo; orientador Darren Norris; coorientador Antenor Pereira Barbosa. -- Manaus:[s.1], 2019. 201 f.
Tese (Doutorado - Programa de Pós Graduação em Ecologia) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2019.
1. Fenologia. 2. Mortalidade. 3. Mudanças Climáticas. 4. Amazônia. 5. Floresta tropical. I. Norris, Darren, orient. II. Barbosa, Antenor Pereira, coorient. III. Título.
CDD: 598

#### Sinopse:

Nessa tese dados de longo prazo foram avaliados para entender os padrões fenológicos e de mortalidade de árvores de dossel na Amazônia Central. Foram investigadas mais de 1000 árvores ao longo de 52 anos para entender como o clima local e eventos globais extremos afetam a sobrevivência (1019 árvores) e a fenologia (312 árvores) de árvores de diferentes grupos funcionais de espécies. O efeito do tempo de monitoramento na variação das métricas fenológicas também foi avaliado (312 árvores). Adicionalmente, os padrões fenológicos, a mortalidade, dendrometria e traços funcionais foram descritos e ilustrados com fotografias de campo de árvores de 32 espécies estudadas.

Com amor e muita saudade, eu dedico essa tese aos grandes incentivadores que perdi enquanto estive nessas terras tão distantes, a quem nunca pude me despedir. Dedico à minha avó materna Isa, à minha avó paterna Lea, ao meu padrinho Nilton (Di), e ao meu companheiro canino Thor.

#### Agradecimentos

Eu agradeço a todo cidadão brasileiro que indiretamente financia as mais diversas áreas do ensino, pesquisa e extensão das instituições brasileiras. Em meio a tantos ataques ao meio ambiente, à ciência e à educação, expresso meu real desejo de que todo esse conhecimento produzido possa ser revertido em prol de uma sociedade mais justa social, ambiental e economicamente.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia (PG-ECO) pela formação, estrutura e suporte institucional necessário para a realização dessa tese, principalmente à coordenadora Camila Ribas e Fernanda Werneck pelo grande exemplo de mulheres na ciência.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de doutorado, o que foi fundamental para o desenvolvimento dessa tese. Agradeço especialmente aos programas de incentivo e fomento à pesquisa, que permitiram minha formação desde a graduação, e à CAPES pela concessão da bolsa de doutorado sanduiche no exterior (PDSE - 88881.1349/84/2016-01), que me proporcionou um grande avanço profissional, e foi essencial para a realização do primeiro capítulo dessa tese.

Aos meus orientadores no Brasil, Darren Norris e Antenor Barbosa pela confiança, conversas e orientação durante as diferentes etapas dessa tese. Ao Lourens Poorter, meu orientador na Holanda, com quem eu tive a sorte de conviver. Obrigada por ter me recebido de braços abertos e proporcionado um estimulante e caloroso ambiente de pesquisa e crescimento. Ao grupo Forest Ecology and Forest Management-FEM pelas ótimas conversas, pelo incrível momento diário do cafezinho e especialmente à Marielos por ter me dado um importante apoio com o Pedro enquanto estivemos em Wageningen e me incentivado em todos os sentidos. À Lia Hemerick, que teve um papel fundamental nessa tese e me ensinou tudo o que sei sobre as análises de sobrevivência. Aos companheiros de sala Isabelle e Linar que foram muito receptivos e tolerantes comigo e Pedro. Às amigas Fernanda Matuk, Leonor e Vanja pelos momentos juntos, pela festa de 4 anos do Pedro e pelo apoio essencial em terras Dutch! Aos amigos que conheci Alexandre, Eliane, Sylvia, Eline, Lua, Federico, Maíra, Jochen, Luccia, Thiago, Maite, Milena e outros!

Aos pesquisadores do herbário do Kew Garden Gwilym Lewis, Lulu Rico, Sara Edwards e Timothy Utteridge pela oportunidade de passar uma semana incrível de pesquisa e aprendizados e principalmente pelo grande apoio científico. Ao Dr Manuel Jr. (UFAM) pela ajuda e apoio nessa viagem. Ao Demétrius, Thaise e Júlia por terem me recebido nessa semana, e Demétrius por ter me apresentado lugares incríveis em Londres!

Muitas pessoas estiveram envolvidas direta ou indiretamente nesses mais de 50 anos de coleta de dados fenológicos e seria impossível listar todos os nomes sem deixar alguém de fora. Foi um trabalho incansável de pesquisadores, técnicos, bolsistas e voluntários desde o estabelecimento das áreas, seleção, demarcação e medição das árvores, para o monitoramento contínuo. Dentre as tantas pessoas que agradeço anonimamente, gostaria de destacar os pesquisadores Vivaldo Campbell de Araújo e Jurandyr da Cruz Alencar pela implementação desse estudo e a todos os envolvidos na seleção das árvores desde o início do monitoramento, principalmente o Sr. José Ramos pelo seu intenso trabalho de identificação botânica na Amazônia. Agradeço especialmente aos queridos técnicos de campo José Maciel, Manoel Azevedo, Aluísio, Lorivaldo Reis e Edilson pelo intenso trabalho de campo, dedicação e carinho durante todos esses anos e ao Caçamba, dona Maria (RD) e dona Maria (EEST). Muito obrigada de todo coração. À toda

equipe de Silvicultura, Antônio Moçambite e Paulo Ari pelo trabalho com o banco de dados. Agradeço a cada um que me ajudou em campo, especialmente enquanto eu estava grávida, André, Thiago e Karol.

Aos muitos pesquisadores e amigos do INPA, que de várias formas contribuíram para minha formação. Eu agradeço pelas trocas, pelo empenho e pela paixão pela Amazônia. Ao grupo PlantEco e especialmente à Flávia Costa que me adotou na sua 'família vegetal', pelos valiosos momentos de troca de experiências, aprendizagem, bolos e cafezinhos em seminários tão enriquecedores. Aos amigos e todos que passaram pela sala 9, Flavinha, Nando, Pancho, André, Thai, Cassiano, Elmo, Laura, Elis, Lorena e Thiago pela presença, contribuições constantes, risadas, cafezinho e momentos de descontração.

Aos pesquisadores Niro Higuchi, Robinson Negron-Juarez e Scott Saleska pelas conversas e incentivo, principalmente no primeiro capítulo. Em especial ao pesquisador Bruce Nelson, pela cuidadosa revisão da tese de doutorado e por ter sido solícito, gentil e muito colaborativo durante as conversas que tivemos sobre esse banco de dados desde a época do mestrado. Aos pesquisadores que revisaram a tese e participaram da banca, Juliana Schietti, Jeffrey Chambers, Jochen Schongart, José Luís Camargo, Carolina Castilho e Alberto Vicentini eu agradeço pelas valiosas sugestões e pela grande contribuição nesse trabalho.

À comunidade escolar do Igapó e Quintal Agrias por cuidaram tão bem do meu filho Pedro me dando tranquilidade para continuar. Agradeço a oportunidade de construir esse projeto incrível com vocês!! Em especial à Renata Rivas, em nome de toda direção da escola Igapó, pelo acolhimento nos anos de 2015 a 2017, gratidão por oferecer uma bolsa para o Pedro quando minha bolsa de doutorado não foi suficiente para arcar com a mensalidade total da escola. Especialmente às professoras Charlene, Neuza, Ana Paula, Kamila, Denise e Karen, e gestora Socorro pelo carinho e dedicação com meu pequeno.

Aos integrantes do grupo Coletivo Escola Família Amazonas - CEFA pela amizade, presença, reflexões e por compartilharem comigo angústias e caminhos para a educação pública de qualidade, e às crianças pela alegria. Nesse coletivo aumentei minha família manauara, conheci grande amigos que espero levar pela vida toda. Obrigada pelo apoio em todos os sentidos. Eu cresci muito com vocês!

Aos amigos manauaras, juiz-foranos, viçosenses e canários <3, que me acompanharam de perto ou de longe nessa jornada. Obrigada pela torcida e amizade! Em especial à Mari Cassino (obrigada pela revisão da tese!!), Luiza Sansão, Beto, Cíntia, Camila Ribas, Ingo, Marina, Hugo, Mahyra, Marcelo, Ana, Ló, Bruno, Carol, Flora, Joana, Vinícius, Drica, Adê, Aroldinho, Lydi, Lúcio, Léo, Néia, Yuri, Raquel, Caique, Bernardo, Rosi, Carol, Mari Dettmer, Becci, Douglas, Gel e muitos outros!

Ao Edu pelo amor, amizade, parceria, incentivo, paciência nos momentos difíceis e principalmente por me ajudar a cuidar do Pedro quando foi difícil cuidar até de mim. Sou grata por tudo o que estamos construindo juntos. Obrigada por vibrar com as nossas conquistas e por compartilhar sonhos!

À minha grande família, que mesmo tão distante tenta se fazer presente. Aos meus padrinhos Leila e Nilton e madrinha Simone por terem estado ao meu lado durante todos esses anos. À minha irmã Marcela pelo apoio. Obrigada a todos pela torcida, incentivo e cuidado com o Pedro.

Especialmente ao meu pequeno grande Pedro, que chegou mudando tudo e dando um novo sentido para a minha vida. Obrigada meu filho, por ser o companheiro mais fantástico que eu poderia ter nessa viagem da vida. Olhar para você me ajuda a ser mais forte nesse mundão, caminhar ao seu lado me enche de orgulho!! Te amo com toda vida que existe em mim!!

Ao meu pai, Jorge Luiz Aleixo e à minha mãe, Maria Tereza Fonseca Aleixo pelo intenso e constante cuidado (comigo e com o Pedro), pelo total apoio, suporte e amor incondicional durante toda a minha vida, e especialmente durante esses anos na Amazônia. Se não fosse *com* vocês, como eu poderia fazer isso? Acho que nenhum de nós imaginou o que estava por vir quando eu falei, pela primeira vez, que queria pesquisar a Amazônia, a 4.000 km de distância da minha terra natal. Naquele momento eu não podia imaginar toda a saudade que sentiria, nem todas as dificuldades que passaria, mas também não podia imaginar toda a beleza das vivências que tivemos aqui. É emocionante conhecer a fundo a cultura do Norte, e mais ainda apresentar toda essa riqueza para vocês! Obrigada, porque mesmo não entendendo direito o que eu tinha vindo buscar tão longe, vocês me deram todo o amor e apoio que sempre precisei para seguir.

Por último, agradeço à vida pela oportunidade de ter vivenciado todos esses anos a beleza da Amazônia e ter aprendido sobre a importância dessas florestas e do povo que vive aqui, responsável pela manutenção dessa imensa diversidade. Agradeço a minha persistência, minha resiliência e por ter conseguido chegar até aqui. Espero que muitos outros também tenham essa chance.

#### Resumo

Os ciclos de crescimento, reprodução e morte das árvores são resultado de interações complexas entre fatores como clima, características funcionais das espécies, interações biológicas e tempo. Previsões sobre como as árvores respondem às alterações climáticas têm sido um dos objetivos principais nos estudos ecológicos recentes, já que evidências apontam para uma rápida mudança climática nas últimas décadas. Grande parte destas investigações têm sido realizadas sobre os componentes fenológicos – ciclos reprodutivos e de crescimento, e sobre os padrões de mortalidade arbórea. Entretanto, ainda existem grandes incertezas sobre quais os principais efeitos das mudanças do clima nos diferentes aspectos da fenologia e na dinâmica da mortalidade na floresta tropical, e consequentemente sobre como isso afeta os ciclos globais de água e carbono.

Para identificar os padrões fenológicos de árvores de vida longa são preferíveis observações periódicas realizadas em curtos intervalos entre remedições e ao longo do maior período de tempo possível. Dessa forma é possível identificar os padrões existentes mesmo que os ciclos sejam raros ou rápidos, avaliando as tendências de longo prazo e possíveis mudanças que podem ocorrer ao longo do tempo. Porém ainda não sabemos ao certo qual o efeito do tempo de monitoramento na caracterização e na variação das métricas fenológicas obtidas a partir de diferentes tempos de monitoramento. Para a mortalidade, o monitoramento ao longo do tempo de espécies com diferentes características ecológicas funcionais permite entender como os principais fatores biológicos e climáticos aumentam o risco de morte.

Diante desse cenário, utilizamos uma longa série temporal de observações mensais de árvores da Amazônia para avaliar os padrões de mortalidade e a fenologia ao longo do tempo, respondendo a 3 questões principais: (i) Como as variáveis climáticas e as características funcionais afetam a mortalidade arbórea ao longo do tempo? (ii) Como o tempo de monitoramento afeta a caracterização dos padrões fenológicos de árvores tropicais? (iii) Como as variáveis climáticas e a duração dos ciclos fenológicos?

Os resultados mostraram que estudos de longa série temporal são essenciais para o entendimento do efeito de importantes variáveis na mortalidade e na fenologia de árvores tropicais, contribuindo com o conhecimento sobre as estratégias ecológicas dessas espécies e sobre como as variáveis climáticas afetam os ciclos vegetativos, a reprodução e a sobrevivência das árvores. Nossos resultados indicam ainda, sinais de como as mudanças climáticas globais estão afetando as grandes árvores, com consequências ainda pouco conhecidas para o estoque de carbono e funcionalidade ecossistêmica das florestas da Amazônia.

#### Abstract

The cycles of tree growth, reproduction and death result from complex interactions between factors such as climate, functional characteristics of the species, biological interactions and time. Predictions about how trees respond to climate change have been one of the main subjects in recent ecological studies, as evidence points to rapid climate change in recent decades. Much of this research has been done on phenological components - reproductive and growth cycles, and on tree mortality patterns. However, there are still many uncertainties about the main effects of climate variables on different aspects of phenology and dynamics of rainforest mortality, and consequently how this affects global water and carbon cycles.

To identify the phenological patterns of long-lived trees, periodic observations are preferred over short intervals between re-measurements and over the longest possible period of time. Thus, it is possible to identify patterns even if the cycles are rare or quickly, evaluating the long-term trends and possible changes that may occur over time. However, we still do not know what the effect of monitoring time on the characterization and variation of phenological metrics obtained from different monitoring times is. For mortality, the monthly monitoring of species with different functional ecological characteristics allows understanding of how biological and climatic factors increase the risk of death over time.

We used a long time series of monthly observations of Amazonian trees to evaluate mortality and phenology patterns over time, responding to 3 main questions: (i) How climatic variables and functional characteristics affect mortality over time? (ii) How does monitoring time affect the characterization of phenological patterns of tropical trees? (iii) How do climatic variables and functional characteristics affect the occurrence and duration of phenological cycles?

Our results show that long-term studies are essential in understanding the effect of important variables on mortality and phenology of tropical trees, contributing to the knowledge about the ecological strategies of these species and on how climatic variables affect reproduction, vegetative patterns and tree death. Our results also indicate the signs of how global climate change affecting the large Amazonian trees, with uncertain consequences for the carbon stock and ecosystem function of Amazonian forests.

Sumário		
Agradecimentos	6	
Resumo	9	
Abstract	10	
Introdução	12	
Fenologia: ciclos de vida de árvores tropicais	12	
Clima: fator determinante na fenologia e mortalidade a	arbórea	15
Fatores biológicos como moduladores da fenologia	18	
Padrões de mortalidade arbórea	20	
Objetivo	22	
Material e métodos	23	
Áreas de estudo	23	
Vegetação	24	
Clima local	25	
Dados funcionais	25	
Dados fenológicos e de mortalidade	26	
Dados dendrométricos	32	
Dados climáticos globais	32	
Capítulo 1	35	
Supplementary Information 1	52	
Capítulo 2	61	
Supporting Information	85	
Capítulo 3	106	
Informação suplementar	120	
Bibliografia	126	
Capítulo 4	141	
Síntese	185	
Considerações finais	188	
Anexos	190	

#### Introdução

#### Fenologia: ciclos de vida de árvores tropicais

A fenologia é uma ciência integrativa que tradicionalmente avalia os fenômenos periódicos dos seres vivos e suas relações com as condições ambientais e biológicas (Lieth, 1974). Esses estudos geram informações sobre os ciclos de crescimento vegetativo e reprodução das espécies vegetais, favorecendo o entendimento sobre os fatores internos e externos que influenciam a periodicidade, a época e a duração de cada uma das fases de vida do vegetal (Newstrom *et al.*, 1994; Schwartz, 2003). Observações fenológicas de longo prazo, que contribuem com informações essenciais sobre os padrões de comportamento das espécies ao longo do tempo (Schwartz, 2003; Penuelas *et al.*, 2009; Ellwood, 2017), têm ganhado cada vez mais relevância científica por fornecerem informações sobre adaptações dos seres vivos às mudanças climáticas globais (Parmesan & Yohe, 2003; Bonan, 2008; Inouye, 2008; Morisette *et al.*, 2009; Penuelas *et al.*, 2009).

Os traços fenológicos refletem adaptações ecológicas, morfológicas e fisiológicas das plantas às condições do habitat, já que as fases variam sazonalmente e não de forma contínua ao longo do tempo (van Schaik *et al.*, 1993). Refletem ainda relações filogenéticas e interações com agentes biológicos de polinização, dispersão e predação (Janzen, 1967; Frankie *et al.*, 1974; Elzinga *et al.*, 2007; Figueiredo *et al.*, 2009; Davies *et al.*, 2013). Esses traços podem fornecer informações sobre trajetórias demográficas das plantas e podem restringir fisiologicamente os padrões de distribuição geográfica de espécies (taxa) em larga escala (Morisette *et al.*, 2009), sendo importantes preditores de modelos de distribuição de espécies baseados em processos (Chuine, 2010).

Os períodos de ocorrência de eventos de floração, frutificação, perda foliar a produção de folhas novas são as fenofases, ou seja, as fases fenológicas. O momento (época), duração e frequência das fenofases definem os padrões fenológicos dos vegetais (Bawa *et al.*, 2003). As plantas exibem grande variedade de padrões, especialmente em ambientes tropicais onde as condições potencialmente favoráveis podem ocorrer em qualquer época do ano (Alencar *et al.*, 1979; Newstrom *et al.*, 1994; Bawa *et al.*, 2003). Por exemplo, a reprodução e os períodos de crescimento vegetativo podem acontecer em diferentes épocas e serem relacionados a diferentes estratégias, já que não há limitação extrema por condições climáticas desfavoráveis (como baixas temperaturas ou mesmo condições extremas de congelamento como em certas regiões de floresta temperada). A frequência reprodutiva também varia de mais de uma vez por ano (sub anual) a uma vez a cada vários anos (supra anual) e a duração pode variar de

alguns dias até vários meses (Frankie et al., 1974; Alencar et al., 1979; Sakai et al., 1999; Adamescu et al., 2018).

Grande parte das espécies arbóreas em regiões tropicais florescem durante o período com a menor pluviosidade (Janzen, 1967; Alencar *et al.*, 1979; Borchert, 1983; Bawa *et al.*, 2003; Borchert *et al.*, 2004, 2005; Bentos *et al.*, 2008). Já a frutificação, dispersão de sementes e crescimento ocorrem com mais frequência durante a estação chuvosa (van Schaik *et al.*, 1993; Bentos *et al.*, 2008; Wagner *et al.*, 2014). Nas florestas da Costa Rica (Bawa *et al.*, 2003) e da África (Adamescu *et al.*, 2018), por exemplo, os padrões anuais são mais comuns, enquanto em áreas de floresta de Dipterocarpus (Malásia), as árvores se reproduzem mais comumente de forma supra-anual (Sakai *et al.*, 1999; Brearley *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2018). Na Amazônia Central, o estudo pioneiro que avaliou 27 espécies florestais mostrou que a reprodução supra anual é mais comum (Alencar *et al.*, 1979). No geral, espécies anuais ou que se reproduzem várias vezes por ano têm menor duração, enquanto espécies com baixa frequência reprodutiva compensam essa característica com maior duração dessa fenofase (Bawa *et al.*, 2003).

Em ambientes tropicais sem sazonalidade climática bem definida, a produção de folhas tende a ser contínua (Reich, 1995), como mostra o monitoramento mensal de folhas de 23 espécies durante 10 anos na Amazônia venezuelana, onde tanto a taxa de lançamento de novas folhas quanto a taxa de queda de folhas não foi sazonal (Reich *et al.*, 2004). Entretanto, Borchert et al., (2015) e colaboradores afirmaram que a mudança sazonal na insolação diária controla a troca de folhas em todas as latitudes tropicais (Borchert *et al.*, 2015), sendo que na ausência de um forte sinal diurno, o principal sinal percebido foi o curso anual da insolação diária. Essa ainda é uma questão controversa dentro da literatura, e requer a avaliação da fenologia em uma escala espacial e temporal ampla.

Muitas espécies começam a formar sincronicamente folhas e flores, induzidas pelo aumento de insolação atmosférica (Borchert *et al.*, 2005). A produção de folhas novas também pode ser programada para maximizar a absorção de nutrientes liberados pela decomposição da serapilheira, logo após o início da estação chuvosa (van Schaik *et al.*, 1993). O período sem folhas em espécies decíduas pode ser uma adaptação para melhorar a eficiência do uso da água e evitar estresse hídrico (Singh & Kushwaha, 2016) e/ou para otimizar o ganho de carbono com o flushing foliar durante o período de maior insolação (Saleska *et al.*, 2007). Algumas espécies decíduas apresentam floração e/ou frutificação durante o período decíduo (como espécies do gênero *Tabebuia*), o que pode ser vantajoso para facilitar interações biológicas como a polinização ou dispersão (Janzen, 1967).

Na região de terra firme da Amazônia Central, em média 44% das copas vivas do dossel superior liberam grande quantidade de folhas novas durante os meses mais secos do ano (junho a outubro) (Nelson *et al.*, 2014). Esse valor cai para 11% durante os meses mais chuvosos (dezembro a abril), mostrando uma tendência de produção de folhas novas durante a época seca (Figura 1). Isto cria um marcante ciclo sazonal na estrutura etária e na capacidade fotossintética do dossel, já que a produtividade e a capacidade fotossintética variam ao longo do desenvolvimento das folhas. Essa dinâmica tem um papel importante na sazonalidade da produtividade da floresta, e devem ser considerados em modelos de dinâmica da vegetação MDV (Restrepo-Coupe *et al.*, 2013; Martins, 2015; Wu *et al.*, 2016; Chavana-bryant *et al.*, 2017; Albert *et al.*, 2018).



Time series spans 37 days in the 2013 dry season, showing a portion of monitored canopy of Central Amazon upland forest. Five crowns with rapid and massive flush of new leaves are indicated with yellow arrows, all briefly deciduous prior to flush

Figura 1: Rápida mudança foliar de árvores de dossel da Amazônia Central (Nelson *et al.*, 2014). Série temporal de 37 dias na estação seca de 2013, mostrando o dossel de árvores monitoradas na terra firme da Amazônia Central. Cinco copas com rápida e massiva produção de folhas novas são indicadas em setas amarelas, todas brevemente decíduas antes da produção de folhas novas.

Na Amazônia Central, a maioria das árvores decíduas terminam essa fase antes do período mais seco do ano, o que indica que elas não estão esperando a estação chuvosa para produzir novas folhas (vide capítulo 2, página 6). As folhas jovens têm uma maior regulação da troca de água, enquanto as folhas velhas não são capazes de controlar tão bem a abertura e

o fechamento dos estômatos, consumindo mais água para cada unidade de carbono fixado (folhas velhas são menos eficientes no uso da água que as folhas jovens). Sendo assim, a troca das folhas antes ou durante a seca pode ser vantajosa para evitar o stress hídrico e a perda de água pela transpiração de folhas velhas e menos eficientes.

Outra hipótese que corrobora com a queda e a produção de folhas novas durante os meses secos é a fuga temporal da predação de insetos herbívoros e do ataque de patogênicos (Lieberman, 1982). A troca foliar na época de menor incidência de insetos e patógenos (seca) pode diminuir os danos causados nas folhas jovens, que são menos protegidas e preferencialmente mais atacadas por herbívoros ou patógenos.

A concentração do turnover foliar nos meses mais secos também pode indicar relações com a sazonalidade das outras demandas na alocação de carbono das árvores, como rizosfera (raízes finas, exsudato de raízes de enzimas para absorção de P e açúcares para simbiontes de raízes); madeira grossa (caules, galhos, galhos e raízes grossas); e a porção não foliar do dossel (frutas e flores) (Malhi, 2012). Por exemplo, se a estratégia reprodutiva da planta for otimizada para produzir frutos maduros na estação chuvosa (e, portanto, flores no final da estação seca), isso poderá forçar a alocação dos recursos produzidos para novas folhas quando não for alocado para flores ou frutas. Além disso, se ambos os térmitas e as micorrizas são mais ativos com solos mais úmidos e a demanda de fósforo para o crescimento de frutos é maior na estação chuvosa, pode haver uma vantagem em acumular um estoque de serapilheira não decomposto nos meses mais secos contendo uma reserva de P a ser reabsorvido nos meses mais úmidos, quando esses agentes de reciclagem estão ativos e a demanda pelo crescimento dos frutos é maior (agradecimento pela revisão do Dr. Bruce Nelson).

#### Clima: fator determinante na fenologia e mortalidade arbórea

A sazonalidade climática é o principal fator externo regulador da atividade fenológica em ambientes tropicais (Borchert *et al.*, 2015). O clima sazonal e eventos climáticos extremos podem causar variações temporárias na radiação solar, ventos e água no solo, estimulando nas árvores diferentes respostas (Inouye, 2008; Penuelas *et al.*, 2009). Essas variações climáticas também podem causar flutuações na ocorrência de agentes polinizadores, dispersores, predadores, patógenos e competidores, os quais interagem com as espécies e podem influenciar os seus ciclos fenológicos vitais (Lieberman, 1982; Bonan, 2012).

A associação entre fenologia e fatores ambientais gera uma sincronia entre os indivíduos que assegura uma maior eficiência reprodutiva e maior capacidade de sobrevivência, seja pela fuga da predação, facilitação da polinização ou melhor aproveitamento dos recursos disponíveis e interações biológicas (Augspurger, 1981; Figueiredo *et al.*, 2009). Porém, as mudanças climáticas estão levando a alterações nos ciclos fenológicos em diferentes regiões do planeta. De acordo com as suas características, as espécies respondem de forma particular a essas mudanças (Visser & Both, 2005; Singh & Kushwaha, 2006), conduzindo assim uma seleção direcional (Rich *et al.*, 2008; Anderson *et al.*, 2012) que pode levar à alteração na estrutura das comunidades vegetais e até ao declínio de populações quando as taxas de mudanças climáticas superam as taxas das mudanças adaptativas (Anderson *et al.*, 2011; Esquivel-muelbert *et al.*, 2017).

Para florestas tropicais, estudos indicam que variáveis climáticas como a precipitação são importantes preditores da fenologia de espécies arbóreas (Frankie *et al.*, 1974; Borchert, 1983; Reich & Borchert, 1984; Alencar, 1994; Bawa *et al.*, 2003). Variáveis como o comprimento do dia e picos de irradiância, também apresentam forte correlação para algumas espécies (van Schaik *et al.*, 1993; Wright & van Schaik, 1994; Borchert *et al.*, 2005, 2015; Chen *et al.*, 2017; Wright & Calderón, 2018). A temperatura nessas regiões tem uma menor amplitude de variação e ao contrário do que ocorre em regiões temperadas pode ter menor associação com a fenologia das espécies (Chambers *et al.*, 2013a).

Além da sazonalidade climática anual, variações nos padrões de circulação atmosférica (ventos e pressão) e das condições na superfície dos oceanos na região equatorial podem resultar em eventos climáticos extremos ao longo dos trópicos, em uma escala multianual ainda pouco conhecida (Marengo, 2004). Esses eventos climáticos alteram as condições locais e afetam os padrões fenológicos e a mortalidade das árvores (Nakagawa *et al.*, 2000; Wright & Calderon, 2006). Oscilações nos padrões de relacionamento entre atmosfera e o Oceano Pacífico El Niño-Southern Oscillation (ENSO - El Niño – fase quente e La Niña – fase fria) e o Oceano Atlântico são considerados os principais agentes de variabilidade climática interanual (Trenberth, 1997; Malhi & Wright, 2004; Malhi *et al.*, 2008), com consequências no tempo e no clima de todo o planeta, principalmente em regiões tropicais e subtropicais (Trenberth & Caron, 2000; Yoon & Zeng, 2010).

O ENSO é caracterizado por uma variação da temperatura da superfície do mar (TSM) e diferenças de pressão atmosférica em regiões equatoriais do Oceano Pacífico. Com o aquecimento/resfriamento da temperatura da superfície do mar (TSM) e variações no Índice de Oscilação Sul (IOS), começam a ser observadas mudanças da circulação da atmosfera nos níveis baixos e altos, determinando mudanças nos padrões de transporte de umidade e variações na distribuição das chuvas em regiões tropicais e de latitudes médias e altas. El

Niño pode ser representado como um aquecimento das águas superficiais do Oceano Pacífico Equatorial e valores negativos de IOS. Enquanto o fenômeno La Niña representa um resfriamento dessas águas e valores positivos de IOS (Trenberth, 1997).

Outra causa das variações interanuais na precipitação e temperatura da região tropical é o gradiente norte-sul da TSM do Atlântico Tropical. Esse evento pode influenciar a duração e a intensidade da estação seca em grande parte da Amazônia. Em anos que se observa um aquecimento do Atlântico Tropical do Norte em relação ao Sul, concomitantemente há alterações da pressão ao nível do mar (PNM). Isso causa uma modificação na circulação dos ventos e consequentemente no transporte de umidade, que afeta o clima da Amazônia (Malhi *et al.*, 2008; Marengo *et al.*, 2012). Anomalias de TSM do Atlântico são relativamente menos influentes para a região da Amazônia Central que as anomalias do Pacífico (ENSO), porém podem exercer profundo impacto na variabilidade climática da região (Nobre & Shukla, 1996).

A combinação das circulações atmosféricas anômalas induzidas por alterações nos oceanos Pacífico e Atlântico modulam conjuntamente grande parte da variância interanual do clima e a distribuição pluviométrica sobre a América do Sul (Marengo *et al.*, 2012). Esses eventos podem gerar alteração na umidade e variações de temperatura, possibilitando aumento das queimadas e causando tempestades de ventos, secas severas ou inundações prolongadas (Barlow & Peres, 2004; Bonan, 2008; Penuelas *et al.*, 2009; Marengo *et al.*, 2012). Por exemplo, há um aumento da precipitação na estação chuvosa da Amazônia desde 1990, associado com o aquecimento do Atlântico tropical sul e norte, causando maior aporte de umidade para a região (Gloor *et al.*, 2013, 2015).

Há fortes indícios de que essas alterações influenciam a ecologia e os padrões fenológicos (Wright & Calderon, 2006; Penuelas *et al.*, 2009), o crescimento arbóreo e produção de biomassa (Schöngart *et al.*, 2002; Schöngart & Junk, 2007) além de afetar as taxas de mortalidade arbóreas (Williamson *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2009). A precipitação excessiva também pode causar aumento concentrado da mortalidade de árvores, como o evento de 1989 na Amazônia Central (Mori & Peter Becker, 1991). Sendo assim, é necessário entender como esses padrões podem influenciar o clima local na região central da Amazônia e, consequentemente, como isso afeta a fenologia das espécies.

As mudanças fenológicas ocorridas em resposta às variações climáticas trazem consequências para todo ecossistema e precisam ser monitoradas, tendo em vista as rápidas mudanças climáticas atuais. A Amazônia, por seu enorme potencial de contribuição no

cenário climático global atual e futuro, é um dos grandes protagonistas no esforço científico global de entender as respostas das florestas à essas mudanças, e deve ser um dos principais focos dessa grande discussão global sobre o papel das florestas no futuro de todo o planeta (Gloor, 2019).

#### Fatores biológicos como moduladores da fenologia

A ocorrência dos eventos fenológicos pode estar relacionada às características das espécies, como tipo de polinização ou dispersão de sementes, visando facilitar a interações biológicas ou minimizar a predação. A predação de folhas novas, por exemplo, pode ser menor quando a produção de folhas novas foi relacionada aos períodos de menor abundância de herbívoros (van Schaik *et al.*, 1993). A infestação de fungos de folhas velhas para folhas novas é reduzida com a troca sincronizada e completa das folhas do dossel após o período decíduo em espécies de *Hevea* spp. (Lieberei, 2007).

A sincronização temporal e espacial da floração pode aumentar as chances de polinização pela facilitação da troca de pólen e pela atração mais eficiente de agentes polinizadores. Por exemplo, abundância mínima de árvores com flores pode ser necessária para atrair alguns tipos de polinizadores (Augspurger, 1981), outros são atraídos pela floração massiva e breve perda de folhas que facilita a localização das flores por polinizadores (Gentry, 1974). Espécies polinizadas ou dispersadas pelo vento devem coincidir seus eventos fenológicos com épocas de maior ocorrência de ventos, muitas vezes quando estão com a copa desfolhada, o que é muito comum para florestas temperadas (Frankie *et al.*, 1974).

Outra hipótese para as diferentes épocas de ocorrência da reprodução é o ajuste do momento ideal para a germinação das sementes (Janzen, 1967). O final da frutificação coincidindo com a época chuvosa pode diminuir as taxas de mortalidade das sementes e evitar que plântulas germinem em condições desfavoráveis, aumentando as chances de sucesso da fase de reprodução (Frankie *et al.*, 1974). Essa estratégia é especialmente importante para sementes que não apresentam dormência e em regiões de seca sazonal severa (van Schaik *et al.*, 1993).

Espécies que compartilham os mesmos polinizadores, sofrem ainda uma pressão evolutiva, que pode levar a uma sequência de floração sem sobreposição temporal, evitando a competição por agentes polinizadores (Davies *et al.*, 2013). Isso acontece entre espécies de *Heliconia* spp. polinizadas por beija-flores na Costa Rica, mostrando picos de floração sequenciais e não sobrepostos, provavelmente resultante da concorrência por polinizadores e/ou seleção contra a hibridação (Stiles, 1975). Em uma revisão de literatura Elzinga e

colaboradores mostraram que parte da variação na ocorrência das fases é hereditária e que análises de seleção mostram que as interações bióticas podem moldar a seleção na fenologia da floração, sendo que a presença de polinizadores tende a favorecer o adiantamento do pico de floração, ao mesmo tempo que a predação de sementes antes da dispersão tende a favorecer atraso na floração (Elzinga *et al.*, 2007).

Espécies que compartilham características ecológicas de aquisição e utilização de recursos podem ter padrões fenológicos e taxas de mortalidade semelhantes, como parte das estratégias de sobrevivência e reprodução da espécies (Ferraz *et al.*, 2004; Bentos *et al.*, 2008; Chao *et al.*, 2008). Espécies pioneiras (fases iniciais de sucessão) ou de baixa densidade da madeira apresentam crescimento e ciclo de vida mais rápido que espécies dos estágios avançados da sucessão (Ferraz *et al.*, 2004). A frequência dos ciclos reprodutivos também é maior nesse grupo de espécies, geralmente florescendo e frutificando uma ou mais vezes durante o ano (Bentos *et al.*, 2008). Mudanças observadas em diferentes ambientes dentro da floresta, como a maior incidência de radiação solar nas bordas e demais efeitos da fragmentação de habitats afetam a composição de espécies aumentando a proporção de pioneiras e a produção de frutos nesses ambientes em relação ao interior da floresta (Laurance *et al.*, 2003). A densidade da madeira resulta das propriedades físicas e mecânicas da madeira e está relacionada ao trade-off entre crescimento rápido e menor resistência, ou seja, espécies de madeira de densidade baixa ou intermediária tem maiores taxas de crescimento, mas normalmente ciclos de vida mais curtos e maiores taxas reprodutivas (Poorter *et al.*, 2018).

Características dendrométricas mensuráveis individualmente, como circunferência ou diâmetro do tronco, altura e tamanho da copa são resultados do processo de desenvolvimento e crescimento das árvores, moduladas de acordo com as características genéticas da espécie e as condições ambientais e biológicas locais. Em geral, o padrão arquitetônico das árvores faz parte do conjunto de estratégias das plantas de estruturação física e captação de recursos, como luz e água. A dendrometria também influencia as condições ambientais microclimáticas que a árvore é submetida, através por exemplo, da exposição e da área da copa, o que pode afetar a fenologia (Borchert, 1983; Herrera, 1986; Alencar, 1994) e a mortalidade das árvores (Condit *et al.*, 1995; Clark & Clark, 1996; Nakagawa *et al.*, 2000; Muller-Landau *et al.*, 2006; Nepstad *et al.*, 2007; De Toledo *et al.*, 2011).

A fenologia das plantas arbóreas tropicais de terra firme tem sido moldada por fatores seletivos bióticos e abióticos. A maioria dos estudos citados na introdução deste trabalho demonstram o papel importante dos fatores abióticos, em particular precipitação, irradiância e

estresse hídrico. Fatores bióticos são frequentemente menos aparentes, porém, não menos importantes, já que as interações biológicas e clima afetam conjuntamente os padrões fenológicos (Janzen, 1973; Murali & Sukumar, 1993; Coley & Barone, 1996; Elzinga *et al.*, 2007). Compreender o papel dos agentes bióticos na seleção adaptativa é uma parte importante na compreensão dos fatores que afetam a fenologia ao longo do tempo, apesar de ser uma questão controversa e de difícil mensuração. Porém, esses esforços são cada vez mais relevantes, já que o papel das interações biológicas é complexo e vem se mostrando cada vez mais importante (Elzinga *et al.*, 2007).

#### Padrões de mortalidade arbórea

As estimativas de mortalidade são descrições fundamentais acerca da dinâmica de populações arbóreas de floresta tropical (Lewis *et al.*, 2004). Variações nas taxas de mortalidade de árvores da Amazônia estão associadas em escala regional com tipos de solo, topografia e variáveis climáticas (Phillips *et al.*, 2004; Quesada *et al.*, 2009). A taxa de mortalidade arbórea varia ao longo da bacia Amazônica em um gradiente espacial leste-oeste, enquanto na porção leste as taxas de mortalidade variam de 1 a 2% ao ano, na região oeste ela chega a até 3% (Lewis *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2004). O solo e topografia podem influenciar a distribuição espacial e composição das espécies na Amazônia, o que afeta a taxa de mortalidade em diferentes regiões (de Castilho *et al.*, 2006). Porém, a variação espacial da mortalidade em meso escala e escala local (sem efeito de diferentes composições florísticas) ainda é mal compreendida (de Toledo *et al.*, 2012).

Diferentes espécies ou agrupamentos filogenéticos também apresentam diferentes taxas de mortalidade (Laurance *et al.*, 2004; Chao *et al.*, 2008). Espécies de crescimento mais rápido e baixa densidade de madeira são mais propensas à mortalidade e compartilham uma menor expectativa de vida (Chao *et al.*, 2008). Em uma Floresta Atlântica, a taxa de mortalidade geral estimada foi de 1,5%, porém espécies pioneiras apresentam uma maior taxa de mortalidade (3,55 %) quando comparadas às árvores do estágio final de sucessão (1,26%) (Rolim *et al.*, 1999).

Sabemos que a fertilidade do solo, topografia e perturbações climáticas ao longo do tempo são bons preditores da taxa de mortalidade arbórea na Amazônia Central (De Toledo *et al.*, 2011). No geral, parcelas em solos mais férteis, encostas mais íngremes e solos mais arenosos e encharcados apresentam maior mortalidade (De Toledo *et al.*, 2011). As taxas de mortalidade e recrutamento (turnover) em florestas não perturbadas da Amazônia aumentaram nas últimas décadas, o que tem significativas implicações nas alterações da estrutura dessas

florestas (Mcdowell *et al.*, 2018). Essas mudanças estão associadas às variações do clima, como aumento da concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico (Houghton *et al.*, 2001), intensidade e duração das estações seca e chuvosa (Lewis *et al.*, 2004; Malhi & Wright, 2004), intensidade do período seco (Condit *et al.*, 1995; Williamson *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2004; Lewis *et al.*, 2011) ou devido aos danos causados por tempestades de vento, como os downbursts ou blowdowns (Espirito-Santo *et al.*, 2010; Negrón-Juárez *et al.*, 2017).

Chambers e colaboradores (2013) afirmaram que 89% da mortalidade de árvores na Amazônia Central é causada por ventos, sendo que aproximadamente dois terços das árvores morre de forma isolada (1 ou 2 árvore), enquanto o restante morre em grupos (Chambers *et al.*, 2013b). Nelson e colaboradores (1994) e Espirito-Santos e colaboradores (2010) demonstraram que grandes derrubadas por ventos convectivos são concentradas nas regiões central e ocidental da Amazônia, sendo infrequentes em outras regiões como o estado do Pará (Nelson *et al.*, 1994; Espirito-Santo *et al.*, 2010). Analisando 13 anos de imagens Landsat, foi demonstrado que, na região de Manaus, ventos que derrubam árvores são concentrados no período de setembro a fevereiro (Negrón-Juárez *et al.*, 2017).

A mortalidade é um parâmetro importante na determinação das mudanças que estão ocorrendo na dinâmica e estrutura das florestas tropicais. Para evitar suposições equivocadas, o monitoramento da mortalidade deve ser feito em curtos intervalos entre as remedições, aumentando o detalhamento das informações e a precisão na identificação do momento e das causas de morte.

#### Objetivo

O principal objetivo desta tese foi investigar os ciclos fenológicos reprodutivos e vegetativos e os padrões de mortalidade de árvores da Amazônia Central. Os objetivos específicos de cada capítulo foram:

**Capítulo 1:** Como os padrões de mortalidade arbórea estão relacionados às variáveis climáticas e características funcionais das espécies?

- Avaliar as taxas de mortalidade de árvores ao longo de 52 anos de monitoramento mensal.
- Analisar os efeitos de diferentes variáveis climáticas e características funcionais das espécies (densidade da madeira de grupo sucessional e tipo de mudança foliar) na mortalidade das árvores ao longo do tempo.
- Analisar a taxa de mortalidade de diferentes grupos funcionais de espécies arbóreas, durante anos de eventos climáticos extremos de alta mortalidade arbórea.

**Capítulo 2:** Qual o efeito do tempo de monitoramento nos parâmetros fenológicos de espécies florestais da Amazônia Central?

- Avaliar como o tempo de monitoramento afeta a variação da duração, do intervalo entre eventos e do momento de ocorrência das fenofases floração, frutificação, perda foliar e produção de folhas novas.
- Investigar se variáveis taxonômica, reprodutiva, vegetativa ou ecológica explicam a variação das métricas fenológicas para diferentes fases reprodutivas e vegetativas.
- Entender qual é o tempo mínimo necessário para estimar, de forma robusta, as métricas fenológicas das fases reprodutivas e vegetativas.

**Capítulo 3:** Qual o efeito das características funcionais e condições climáticas na ocorrência e duração de eventos fenológicos de floração, frutificação, folhas novas e sem folhas de árvores da Amazônia Central?

- Avaliar como variáveis climáticas locais e oscilações globais afetam a probabilidade de ocorrência e a duração das fases reprodutivas e vegetativas de árvores da Amazônia Central.
- Avaliar como as características funcionais das espécies afetam a probabilidade de ocorrência e a duração das fases reprodutivas e vegetativas de árvores da Amazônia Central.

**Capítulo 4:** Elaborar um guia descritivo com informações ecológicas sobre espécies arbóreas da Amazônia.

- Descrever os padrões fenológicos, a mortalidade, dendrometria e características funcionais de 32 espécies de árvores na Amazônia Central.
- Ilustrar com fotografias de campo as árvores monitoradas.

#### Material e métodos

#### Áreas de estudo

Essa tese foi desenvolvida a partir de dados obtidos em duas áreas de floresta Tropical Úmida de terra firme da Amazônia Central, a Reserva Florestal Adolpho Ducke (RD) e a Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST). As áreas são Reservas Florestais do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e estão distantes entre si 30 km em linha reta. A RD é uma área de 10.072 ha situada 26 km ao norte de Manaus, na Estrada Manaus-Itacoatiara (AM-010). A EEST está localizada em uma área de 21.000 ha, situada no km 45 da BR-174, ao norte de Manaus, conforme mostra a Figura 2, retirada de (Aleixo *et al.*, 2019).



Figura 2. Localização das árvores monitoradas nas áreas de estudo Reserva Florestal Adolpho Ducke (RD) representada em laranja e Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST) representada em verde. (a) Mapa do Noroeste da América do Sul, mostrando a localização da RD e EEST, na região da Amazônia Central. (b) Mapa mostrando as áreas de estudo na região de Manaus, Amazonas, Brasil. Distribuição espacial das árvores sobreviventes (amarelo) e mortas (vermelho) nas áreas da (c) RD e (d) EEST. A imagem SRTM utilizada em (a) e Landsat8 utilizada em (b), (c) e (d) foram obtidas em <u>https://earthexplorer.usgs.gov/</u>. Crédito mapa: Eduardo Prata.

#### Vegetação

A vegetação da região é típica Floresta Tropical Úmida de terra firme (Hopkins, 2005), termo aplicado na Amazônia para designar a floresta não alagada periodicamente. Essa formação florestal está incluída na "Floresta Ombrófila Densa" da Amazônia (Veloso et al., 1991). As áreas apresentam relevo ondulado de 40 a 140 m acima do nível do mar, com variação de 80 m de altitude (Radambrasil, 1973, Ribeiro, 1999). A floresta apresenta aspecto sempre verde e grande número de espécies arbóreas, arbustivas e herbáceas, geralmente distribuídas em três estratos bem distintos. A cobertura vegetal ombrófila tem dossel uniforme com uma altura média de 30 a 35 m e árvores emergentes ocasionais de até 45 metros (Ribeiro, 1999).

Nessas áreas podem ser encontrados basicamente quatro tipos de ambientes (platô, vertente, baixio e campinarana), definidos pelo tipo de relevo e composição do solo. As características do solo estão relacionadas com a topografia, especialmente em relação à porcentagem de argila, que é maior nas partes mais altas e planas do relevo (Chauvel *et al.*, 1987; de Castilho *et al.*, 2006). Em geral, os solos nas partes mais altas das Reservas são latossolos amarelo-álicos, argilosos e, nas partes mais baixas são podzólicos arenosos (Hopkins, 2005).

As florestas de platô estão situadas nas áreas mais altas e planas onde o solo é argiloso, bem drenado e mais férteis do que os solos arenosos. Neste tipo de floresta são encontradas as maiores árvores, o dossel atinge entre 30-40 metros de altura (Hopkins, 2005). As florestas de vertente ocorrem nas áreas inclinadas, onde os solos normalmente são mais arenosos que os solos de platô. A comunidade vegetal e a altura do dossel são similares aos das florestas de platô, entretanto a quantidade de árvores emergentes é menor (Hopkins, 2005) e a mortalidade das árvores é maior (De Toledo *et al.*, 2011). As florestas de baixio ocorrem nas áreas mais baixas, ao longo dos igarapés, onde o solo é arenoso e encharcado nas épocas de maior pluviosidade. O dossel é mais baixo do que nas regiões de platôs, com 25-30 metros de altura e dominado por palmeiras (Hopkins, 2005). Nesta região, com algumas exceções, as campinaranas altas são encontradas nas verterentes inferiores e suaves ou nas planícies, onde o solo é arenoso, as árvores possuem menor diâmetro (DAP) que aquelas dos platôs, o dossel também é mais baixo, geralmente entre 15-25 metros de altura (Chauvel *et al.*, 1987; Hopkins, 2005).

#### Clima local

O clima da região é do tipo "Am", clima tropical de monção de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Peel *et al.*, 2007) com estação seca e estação chuvosa definidas pelo regime de ventos. O clima é quente e úmido praticamente durante todo o ano, com média anual da precipitação de 2523 mm, temperatura média de 26°C e umidade média relativa do ar variando de 83% a 90%, com média anual de 87% ao longo dos últimos 52 anos. A precipitação média mensal nos meses mais secos do ano (junho a novembro) é de 136 mm (+/- 64mm) e temperatura de 26.3°C (+/- 1.3°C), enquanto nos meses mais chuvosos (dezembro a maio) a precipitação média é de 288 mm (+/- 99 mm) e a temperatura média é de 24.9°C (+/- 1.1°C). Durante a estação seca a região pode experimentar de dois a três meses de déficit hídrico (normalmente entre julho a setembro), quando a evapotranspiração excede a chuva mensal (precipitação inferior a 100mm por mês).

Os dados climáticos de precipitação (mm), umidade relativa do ar (%) e temperatura (°C) utilizados nessa tese foram coletados na Estação Climatológica da Reserva Florestal Adolpho Ducke - RD entre os anos de 1965 e 2016 e fornecidos pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), por meio do LBA (<u>http://lba2.inpa.gov.br/</u>).

#### Dados funcionais

Os traços funcionais são características das plantas que influenciam sua aptidão através de seus efeitos no recrutamento, crescimento, reprodução e sobrevivência (Poorter & Bongers, 2006). Foram coletados diferentes traços funcionais para caracterização ecológica das espécies monitoradas. Os dados funcionais coletados para todas as espécies foram: densidade básica da madeira (valores contínuos obtidos para cada espécie em g/cm<sup>3</sup>), grupo ecológico sucessional (Pioneira – estágios iniciais da sucessão; Secundária – estágio intermediário da sucessão; Tardio – estágios avançados da sucessão florestal) e tipo de mudança foliar (sempre verde, semi-decídua ou decídua). Para as 32 espécies préselecionadas (Capítulos 2 e 3) obtivemos as características reprodutivas de agente polinizador (insetos, morcegos ou pássaros), tipo de fruto (seco ou carnoso), tipo de dispersão das sementes/frutos (animais - zoocórica, vento - anemocórica ou gravidade/lançamento - autocórica), peso de mil sementes e comportamento das sementes (recalcitrante, intermediária ou ortodoxa). Esses dados foram obtidos em literatura, e estão descritos para cada espécies na Tabela 1, página 30.

#### Dados fenológicos e de mortalidade

Os dados fenológicos são originais dos "Estudos Fenológicos" da Reserva Ducke (RD) e da Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST), coletados pelo Grupo de Pesquisa de Silvicultura de Espécies Florestais da Amazônia. Esse estudo de longa duração foi implantado em 1965 na RD e em 1974 na EEST, pelos pesquisadores Vivaldo Campbell de Araújo e Jurandyr da Cruz Alencar. Foram selecionadas mais de 100 espécies de acordo com a representatividade ecológica na flora local e o interesse silvicultural e econômico (Alencar *et al.*, 1979). Todas as árvores foram incluídas avaliando parâmetros referentes à sanidade, maturidade reprodutiva e características fenotípicas como CAP (circunferência do tronco a 1,30 m do solo), forma do fuste, forma e posição da copa, diâmetros da copa, altura comercial e altura total. Visando assim, a seleção de indivíduos adultos e saudáveis, capazes de representar o potencial fenológico da espécie e permanecer vivo por longos períodos para o monitoramento de longo prazo. Entre os anos 1965 e 1970, 500 árvores foram selecionadas na RD, e 519 árvores foram selecionadas na EEST em 1974. Foram selecionadas de 5 a 20 árvores de cada espécies, totalizando 1019 árvores selecionadas e monitoradas (Seção Anexos - **Tabela 3**, página 191).

Cada árvore selecionada recebeu um número de identificação (1 a 500 na RD e de 1 a 519 na EEST) e foi monitorada mensalmente até o momento da sua morte (informações detalhadas sobre a taxa de mortalidade desse banco de dados estão contidas no Capítulo 1). A observação da copa foi realizada do solo da floresta, preferencialmente em mais de um ângulo de visada, com o auxílio de binóculo do tipo E LEITZ – 7x50. Os dados fenológicos são coletados por técnicos de campo experientes, José Mendes Maciel, Manoel Gonçalves de Azevedo e Tiago Nascimento (na EEST) e João A. C. Souza (faleceu), Lorivaldo Quintiliano Reis e Edilson Barros do Nascimento (na RD). Durante as observações mensais foram registradas as fenofases floração, frutificação e mudança foliar em 10 subclasses fenológicas, além da mortalidade dos indivíduos (F12).

**Floração**: botões florais (F1); plena floração (F2); floração terminando ou terminada (F3). **Frutificação**: frutos novos (F4); frutos maduros (F5); frutos maduros caindo e sementes dispersadas (F6). **Mudança foliar**: árvores com poucas folhas ou desfolhadas (F7); folhas novas (F8); folhas novas em maioria (F9) e folhas velhas (F10).



Figura 3. Registro fotográfico da coleta de dados fenológicos em campo pelos técnicos responsáveis em cada área. (a) Sr. José Mendes Maciel monitorando as árvores na EEST; (b) Sr. Lourival Quintiliano Reis, fazendo o monitoramento fenológico das árvores na área da RD; (c) Sr. Lorival (direita) e o Sr. Edilson Barros do Nascimento (esquerda) na RD e (d) Sr. Manoel Gonçalves de Azevedo na EEST.

Algumas importantes publicações desses dados foram realizadas nos últimos anos. Elas enfocam principalmente a fenologia de espécie, como *Carapa guianensis* (Barbosa *et al.*, 2018), *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd (Pinto *et al.*, 2008), *Simarouba amara* Aubl. (Pinto *et al.*, 2005), *Diplotropis purpurea* Rich. Amsh. (Umaña & Alencar, 1993), *Copaifera multijuga* Hayne (Alencar, 1988), *Aniba duckei* Kostermans (Magalhães & Alencar, 1979). Ou caracterizam a fenologia de várias espécies, como os trabalhos pioneiros de (Alencar *et al.*, 1979). Também enfocam a fenologia de famílias, como Lecythidaceae (Lima Junior, 1992), Sapotaceae (Alencar, 1994) e Chrysobalanaceae (Ruiz & Alencar, 1999), normalmente com objetivo descritivo ou de avaliação dos fatores climáticos relacionados aos eventos fenológicos.

Para realizar as análises de mortalidade do Capítulo 1 dados das 1019 árvores monitoradas foram utilizados. Desse total, 637 árvores sobreviveram até o final do monitoramento (dezembro de 2016), enquanto 382 árvores morreram ao longo dos 52 anos (1965 a 2016), o que resulta no total de 7.3 eventos de mortalidade por ano e 0.6 eventos de mortalidade por mês, em média. Uma importante questão a ser considerada nesses resultados é que os dados de mortalidade analisados não foram obtidos com a mortalidade de indivíduos em diferentes condições de saúde, todos os indivíduos estavam originalmente saudáveis no início do estudo (sanidade foi um dos critérios de seleção dos indivíduos). Além disso, o banco de dados não contempla as diferentes idades, mas sim árvores adultas (reprodutivas). A maioria das árvores estavam localizadas no dossel da floresta, com poucas espécies de subdossel. Sendo assim, nosso banco de dados não representa uma amostra aleatória de árvores em diferentes estratos do dossel da floresta, ou em diferentes estágios de saúde e desenvolvimento (jovens, adultas). Mas caracteriza a mortalidade de uma parcela de árvores que desempenha uma função ecossistêmica chave no balanço de carbono global (Gloor, 2019).

É importante enfatizar que nosso estudo não pode ser interpretado como um estudo de censo demográfico clássico, onde há reposição de novos indivíduos recrutas no banco de dados. Trata-se de um banco de dados obtidos com o monitoramento das árvores inicialmente selecionadas. Como este estudo foi inicialmente estabelecido como um estudo fenológico, todas as árvores selecionadas eram sadias e reprodutivas, com boas características fenotípicas para cada espécie (Alencar et al., 1979). O critério de seleção foi selecionar os melhores indivíduos de cada espécie, com a intenção de que essas árvores permanecessem vivas pelo maior tempo possível para a coleta de dados fenológicos. Nossos resultados, portanto, fornecem uma estimativa conservadora das taxas de mortalidade de toda a floresta e um teste conservador do papel dos eventos climáticos extremos. No entanto, monitorando as árvores ao longo de cinco décadas somos capazes de observar como o tempo afeta as condições das árvores, e mostrar como as condições climáticas e os eventos extremos afetam a mortalidade das árvores. A morte foi definida como uma árvore quebrada ou desenraizada, ou como uma árvore em pé que estava visivelmente danificada e não tinha folhas e fluxo de seiva (avaliada por pequenos cortes na base do tronco, para verificar exsudatos indicando que a árvore estava viva). Após a morte, as árvores foram revisitadas regularmente para garantir que não rebrotassem.



Figura 4. Monitoramento da mortalidade arbórea. Registro fotográfico de árvores mortas durante o período de monitoramento nas áreas da Reserva Ducke ( $\mathbf{b} \in \mathbf{d}$ ) e Estação Experimental de Silvicultura Tropical ( $\mathbf{a} \in \mathbf{c}$ ).

Para os capítulos 2 e 3 (Capítulo 2 – página 61 e Capítulo 3 – página 106), foram selecionadas para avaliação 32 espécies do banco de dados acima descrito, totalizando 312 árvores avaliadas. O critério de seleção das espécies foi a de maior número de indivíduos ao longo do tempo, ou seja, o maior conjunto de dados fenológicos para cada espécie. Todas as árvores selecionadas tiveram mais de 5 anos de monitoramento, ou seja, mais de 60 meses de monitoramento contínuo (Tabela 1).

Familia	Espécie	Inds <sup>a</sup> (mort/vivo)	Rank HD <sup>b</sup>	DMc	Polinização <sup>d</sup>	Dispersão de sementes <sup>e</sup>	Grupo sucessional <sup>f</sup>	PMS <sup>g</sup>	Sementeh	Fruto <sup>i</sup>
Annonaceae	B. multiflora	9(3/6)	168	0.68	Besouros <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Pioneiro <sup>4</sup>	90 <sup>3</sup>	$\mathbb{R}^4$	Carnoso
Caryocaraceae	C. villosum	10 (1/9)	-	0.82	Morcegos <sup>5</sup>	Zoo/bar <sup>13</sup>	Tardio <sup>6</sup>	53334 <sup>7</sup>	$O^8$	Carnoso
Clusiaceae	S. globulifera	10 (5/5)	56	0.66	Pássaros <sup>8</sup>	Zoo/bar <sup>8</sup>	Secundário <sup>8</sup>	3329 <sup>2</sup>	R	Carnoso
Euphorbiaceae	H. guianensis	10 (0/10)	42	0.58	Insetos <sup>21</sup>	Aut/zoo <sup>3</sup>	Tardio <sup>6</sup>	$1500^{3}$	R	Seco
Fabaceae	$D. excelsa^{22}$	10 (0/10)	-	0.98	Insetos <sup>22</sup>	Ane <sup>9</sup>	Tardio <sup>11</sup>	$271^{10}$	$O^{10}$	Seco
Fabaceae	D. odorata	7 (0/7)	-	0.97	Insetos <sup>8</sup>	$Zoo^9$	Tardio <sup>9</sup>	$2288^{10}$	$I^{10}$	Carnoso
Fabaceae	D. magnifica	10 (0/10)	-	0.95	Insetos <sup>8</sup>	$Zoo^8$	Tardio <sup>5</sup>	12000	Ι	Carnoso
Fabaceae	E. schomburgkii	10 (1/9)	211	0.80	Insetos <sup>24</sup>	$Zoo^{13}$	Tardio <sup>5</sup>	48 <sup>10</sup>	$O^{10}$	Seco
Fabaceae	E. glabriflora	9 (3/6)	-	0.76	Insetos <sup>12</sup>	Bar <sup>12</sup>	Secundário <sup>5</sup>	22230	R	Seco
Fabaceae	H. intermedia	9 (1/8)	-	0.82	Morcegos <sup>5</sup>	$Zoo^2$	Secundário <sup>5</sup>	$4097^{10}$	$O^{10}$	Seco
Fabaceae	P. multijuga	10 (3/7)	-	0.41	Morcegos <sup>24</sup>	$Zoo^9$	Secundário9	$4000^{10}$	$O^{10}$	Seco
Fabaceae	P. pendula	10 (3/7)	-	0.69	Morcegos <sup>5</sup>	$Zoo^9$	Secundário <sup>9</sup>	$101^{10}$	$O^{10}$	Seco
Fabaceae	P. catingae	10 (5/5)	-	0.87	Insetos <sup>4</sup>	Ane <sup>9</sup>	Tardio <sup>9</sup>	500	I <sup>19</sup>	Seco
Fabaceae	P. paniculata	10 (2/8)	-	0.85	Insetos <sup>4</sup>	Ane/zoo <sup>13</sup>	Tardio <sup>11</sup>	$600^{3}$	I <sup>19</sup>	Seco
Goupiaceae	G. glabra	10 (1/9)	52	0.79	Insetos <sup>19</sup>	$Zoo^9$	Tardio <sup>9</sup>	$1.7^{10}$	$O^{10}$	Carnoso
Humiriaceae	D. verrucosa <sup>5</sup>	10 (5/5)	-	0.82	Insetos <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Pioneiro <sup>5</sup>	236	Ι	Carnoso
Humiriaceae	E. uchi	10 (8/2)	-	0.83	Insetos <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Secundário <sup>4</sup>	33333 <sup>8</sup>	$O^8$	Carnoso
Humiriaceae	V. parviflora <sup>13</sup>	9 (3/6)	-	0.87	Insetos <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Tardio <sup>5</sup>	1250 <sup>13</sup>	<b>R</b> <sup>13</sup>	Carnoso
Lauraceae	A. canelilla	10 (1/9)	-	0.96	Insetos <sup>5</sup>	$Zoo^9$	Tardio <sup>9</sup>	1950	<b>R</b> <sup>9</sup>	Carnoso
Lauraceae	A. ferrea	10 (0/10)	-	0.96	Insetos <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Tardio <sup>5</sup>	$500^{2}$	R	Carnoso
Lecythidaceae	C. micrantha <sup>23</sup>	10 (0/10)	-	0.60	Insetos <sup>23</sup>	Ane/zoo <sup>9</sup>	Secundário <sup>23</sup>	157 <sup>10</sup>	$O^{10}$	Seco
Lecythidaceae	C. alta	9 (4/5)	-	0.73	Insetos <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Secundário <sup>5</sup>	157*	R	Seco
Malvaceae	S. micranthum	10 (5/5)	-	0.70	Insetos <sup>24</sup>	Bar <sup>9</sup>	Tardio <sup>9</sup>	89000 <sup>3</sup>	R <sup>3</sup>	Seco
Moraceae	B. potabile <sup>8</sup>	10 (2/8)	-	0.51	Insetos <sup>8</sup>	$Zoo^8$	Pioneiro <sup>11</sup>	1091	<b>R</b> <sup>9</sup>	Carnoso
Moraceae	C. racemosa <sup>17</sup>	13 (3/10)	117	0.63	Insetos <sup>5</sup>	$Zoo^9$	Tardio <sup>9</sup>	$1000^{10}$	<b>R</b> <sup>10</sup>	Carnoso
Myristicaceae	O. platyspermum <sup>8</sup>	10 (0/10)	114	0.46	Insetos <sup>5</sup>	Aut/zoo <sup>5</sup>	Secundário <sup>11</sup>	3000 <sup>8</sup>	<b>R</b> <sup>8</sup>	Seco

Tabela 1. Descrição de características funcionais de 32 espécies selecionadas para os capítulos 2 e 3.

Familia	Espécie	Inds <sup>a</sup> (mort/vivo)	Rank HD <sup>b</sup>	DM <sup>c</sup>	Polinização <sup>d</sup>	Dispersão de sementes <sup>e</sup>	Grupo sucessional <sup>f</sup>	PMS <sup>g</sup>	Semente <sup>h</sup>	Fruto <sup>i</sup>
Olacaceae	M. guianensis <sup>16</sup>	10 (0/10)	54	0.9	Insetos <sup>16</sup>	Zoo <sup>13</sup>	Tardio <sup>16</sup>	$1500^{3}$	$R^{10}$	Carnoso
Salicaceae	L. procera <sup>19</sup>	10 (6/4)	164	0.68	Insetos <sup>19</sup>	$Zoo^2$	Pioneiro <sup>19</sup>	$4^{2}$	$O^2$	Seco
Sapotaceae	M. bidentata	8 (1/7)	133	0.86	Morcegos <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Tardio <sup>5</sup>	$1500^{2}$	$I^2$	Carnoso
Sapotaceae	P. guianensis	10 (4/6)	68	0.90	Insetos <sup>5</sup>	$Zoo^{13}$	Tardio <sup>11</sup>	3465 <sup>2</sup>	$\mathbb{R}^2$	Carnoso
Solanaceae	D. cestroides <sup>5</sup>	9 (1/8)	-	0.67	Insetos <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Secundário <sup>5</sup>	13334 <sup>4</sup>	$\mathbb{R}^4$	Carnoso
Vochysiaceae	E. bicolor <sup>5</sup>	10 (6/4)	-	0.56	Insetos <sup>5</sup>	Ane <sup>5</sup>	Pioneiro <sup>5</sup>	$1800^{4}$	$O^4$	Seco

<sup>a</sup> Inds é o número de indivíduos selecionado por espécie no início do monitoramento, mort é o número de árvores que morreram até o fim do estudo e vivo é o número de árvores vivas até o fim do estudo.

<sup>b</sup> Rank de abundância de espécies por (ter Steege et al., 2013).

<sup>c</sup> Densidade da madeira (g cm<sup>-3</sup>), por (Zanne *et al.*, 2009)

<sup>d</sup> Polinização: Insetos; Morcegos, Pássaros e Besouros.

<sup>e</sup> Agente de dispersão de sementes: Zoo – animais; Ane – vento; Bar – gravidade; Aut – mecanismos de deiscência explosiva (abertura dos frutos e lançamento da semente para dispersão).

<sup>f</sup> Grupo sucessional: Pioneiro – estágios inicias da sucessão; Secundário – estágio intermediário da sucessão; Tardio – Estágios avançados da sucessão florestal. <sup>g</sup> PMS: Peso de 1000 sementes (gramas).

<sup>h</sup> Armazenamento da semente: Recalcitrante (R), Intermediária (I) ou Ortodoxa (O) (Lima et al., 2014).

<sup>i</sup> Tipo de fruto: Carnoso ou Seco

Principais referências:

<sup>1</sup>(Zanne *et al.*, 2009); <sup>2</sup> Kew garden <u>http://data.kew.org/sid;</u> <sup>3</sup>(Camargo *et al.*, 2008); <sup>4</sup> (Lorenzi, 2002); <sup>5</sup>(Ribeiro *et al.*, 1999); <sup>6</sup>(Amaral *et al.*, 2009); <sup>7</sup>

(Alencar & Magalhães, 1979); <sup>8</sup> (Viana et al., 2011); <sup>9</sup> (Ferraz et al., 2004); <sup>10</sup> (Lima et al., 2014); <sup>11</sup> (Lima et al., 2011); <sup>12</sup> (Félix-da-silva et al., 2015); <sup>13</sup>

(Baraloto & Forget, 2007); <sup>14</sup>; <sup>15</sup> (Alencar *et al.*, 1979); <sup>16</sup> (Camargo & Ferraz, 2004), <sup>17</sup> (Santos *et al.*, 2008); <sup>18</sup> (Camargo & Ferraz, 2003); <sup>19</sup> (Bentos *et al.*, 2008);

<sup>20</sup>(Kattge *et al.*, 2011); <sup>21</sup>(Rankin-de-Merona & Ackerly, 1987); <sup>22</sup>(Mesquita *et al.*, 2009); <sup>23</sup>(Camargo & Ferraz, 2003); <sup>24</sup>(Dulmen, 2017); <sup>25</sup>(Paine *et al.*, 2015)

#### Dados dendrométricos

Características dendrométricas mensuráveis como tamanho do tronco à 1,30 metros de altura, altura e dimensão da copa foram coletados para caracterizar o tamanho das árvores monitoradas e analisadas nos capítulos 2 e 3. Foram coletados dados dendrométricos de CAP (circunferência da árvore à 1,3 m do solo), altura do tronco na primeira bifurcação e altura total (utilizando hipsômetro) e diâmetros da copa (duas medições perpendiculares entre si, um na maior extensão da copa – diâmetro 1; o segundo a 180º do primeiro – diâmetro 2). A coleta de dados foi feita em 233 árvores de 32 espécies pré-selecionadas (seção Anexos – **Tabela 3**, página 190).



Figura 5. Coleta de dados dendrométricos na EEST. Exemplo de medição de uma árvore de Angelim Pedra, *Dinizia excelsa*, em 2013.

#### Dados climáticos globais

Oscilações causadas por mudanças na temperatura da superfície do mar (TSM) e variações na pressão atmosférica afetam os padrões de transporte de umidade e a distribuição da chuva em diferentes regiões (Ronchail *et al.*, 2002; Malhi & Wright, 2004; Marengo, 2004; Gonzalez *et al.*, 2013). Foram utilizados índices climáticos mensais disponibilizados pelo National Oceanic and Atmospheric Administration – NOAA, para caracterizar anomalias

resultantes de alterações na temperatura da superfície do mar no Oceano Pacífico "ENSO 3", *Niño 3 SST Index* (http://www.esrl.noaa.gov/psd/gcos\_wgsp/Timeseries/Nino3/), e na diferença entre a pressão atmosférica no nível do mar no oceano Atlântico "NAO" - North Atlantic Oscillation North Atlantic Oscillation (NAO) (https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/nao/).

Em termos de variabilidade interanual, o ENSO é o principal responsável pelas variações de temperatura nos trópicos e das flutuações de precipitação em grandes áreas tropicais (Malhi & Wright, 2004). Além dele, as anomalias de transporte de umidade do Atlântico para a Amazônia também alteram o ciclo da água nessa região (Marengo *et al.*, 2008; Gloor *et al.*, 2013; Marengo & Espinoza, 2016). Essas oscilações são causadas por mudanças na temperatura da superfície do mar e variações na pressão atmosférica que afetam os padrões de transporte de umidade e a distribuição da chuva. O ENSO baseia-se na temperatura da superfície do Oceano Pacífico Tropical, que influencia principalmente os meses de dezembro a maio. Para a Amazônia Central, os baixos valores do índice ENSO indicam anos secos de El Niño e altos valores indicam anos úmidos de La Niña (Grimm *et al.*, 2000). O NAO baseia-se na diferença da pressão atmosférica ao nível do mar entre a subtropical (Açores) alta e a subpolar baixa, que, em contraste com a ENSO, influencia principalmente a duração e intensidade da estação seca na Amazônia Central (Malhi *et al.*, 2008).

Diversos eventos hidrológicos extremos, alguns deles caracterizados como "maior do século", foram relatados na região amazônica durante a última década, associados a essas oscilações (Coelho *et al.*, 2012; Marengo & Espinoza, 2016). Alguns autores identificaram impactos dessas oscilações interanuais sobre as florestas tropicais, aumentando a mortalidade das árvores (exemplos no Capítulo 1), variações no crescimento das árvores (Condit *et al.*, 2004; Schöngart & Junk, 2007) e produtividade da biomassa (Feldpausch *et al.*, 2016; Leitold *et al.*, 2018), alteração na fenologia vegetativa (Asner *et al.*, 2000; Saleska *et al.*, 2007) ou fenologia reprodutiva das árvores e lianas (Wright & Calderon, 2006; Chapman *et al.*, 2018) e aumento da frequência de incêndios (Barlow & Peres, 2004; Flores *et al.*, 2014).

Nem todos os efeitos extremos do evento ENSO e NAO são necessariamente capturados por variáveis climáticas locais, como temperatura média, precipitação e umidade. Mudanças no transporte de umidade causadas por ENSO e NAO modificam não apenas a quantidade de umidade ou aumento de calor, mas também os padrões de distribuição e intensidade de chuva e tempestades. Nossas variáveis climáticas locais podem, portanto, não

necessariamente capturar todas as mudanças em múltiplas variáveis ambientais, que podem ser mais bem capturadas pelo ENSO e pelo NAO. Nós checamos colinearidade entre as variáveis climáticas locais, ENSO e NAO, e encontramos que a correlação entre elas é modesta (SI). Nesse sentido, o uso de dados climáticos globais, juntamente com variáveis locais, aumenta a capacidade dos modelos de representar o efeito de diferentes variáveis climáticas na sobrevivência e na fenologia das árvores.



# Capítulo 1

# Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits

Aleixo, I., Norris, D., Hemerik, L., Barbosa, A., Prata, E., Costa F. and Poorter, L. *Nature Climate Change*. 2019.

Disponível em: https://www.nature.com/articles/s41558-019-0458-0

# Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits

Izabela Aleixo, Darren Norris, Lia Hemerik, Antenor Barbosa, Eduardo Prata, Flávia Costa & Lourens Poorter

Nature Climate Change 9, 384-388 (2019)

## Abstract

Tree mortality appears to be increasing in moist tropical forests<sup>1</sup>, with potentially important implications for global carbon and water cycles<sup>2</sup>. Little is known about the drivers of tree mortality in these diverse forests, partly because long-term data are lacking<sup>3</sup>. The relative importance of climatic factors and species functional traits as drivers of tropical tree mortality are evaluated using a unique dataset in which the survival of over 1,000 rainforest canopy trees from over 200 species has been monitored monthly over five decades in the Central Amazon. We found that drought, as well as heat, storms and extreme rainy years, increase tree mortality for at least two years after the climatic event. Specific functional groups (pioneers, softwoods and evergreens) had especially high mortality during extreme years. These results suggest that predicted climate change will lead to higher tree mortality rates, especially for short-lived species, which may result in faster carbon sequestration but lower carbon storage of tropical forests.

## Main

Increases in tree mortality rates are associated with changes in climate such as increased intensity and the duration of dry<sup>4</sup> and rainy seasons<sup>5</sup>, warmer temperatures<sup>6</sup>, wind storms<sup>7</sup> and extreme El Niño–Southern Oscillation (ENSO) years<sup>8</sup>. These increases have potentially large consequences for ecosystem structure<sup>9</sup>, composition<sup>10</sup> and functioning<sup>11</sup>, thus affecting local and global carbon and water cycles. However, there are still many uncertainties regarding the main drivers of mortality and how these should be included in dynamic global vegetation models, particularly for megadiverse tropical forests<sup>6</sup>.

Tree mortality results from the interaction between extrinsic environmental conditions, such as climate, and intrinsic life-history strategies that are reflected in traits such as growth rate and wood density<sup>12</sup>. The occurrence of extreme climatic events has increased in the past few decades and several global circulation models project further increases in the frequency and severity of droughts and more variable rainfall patterns<sup>13</sup>. For example, in the Central Amazon, wet season rainfall has increased since 1990<sup>14</sup>. Climate-driven extreme mortality events can also turn forests from a carbon sink into a carbon source, and this positive feedback loop can further accelerate climate change<sup>15</sup>.

Specific species traits may render trees more or less susceptible to dying<sup>12</sup>. For instance, mortality rates tend to be higher for fast-growing early-successional and soft-wooded species as they have more acquisitive and less secure lifestyles, shorter lifespans and their wood is physically less protected against wind and pathogens. Therefore, tree survival in tropical forests may be affected by the interaction of both climate and tree ecological
traits  $\frac{16}{16}$ . Here, we investigate how climate and species functional traits together drive tropical tree mortality using a unique long-term high-resolution dataset.

As extrinsic mortality drivers, we evaluated the role of precipitation, relative humidity, air temperature and global climatic anomalies. We hypothesized that higher temperature, atmospheric drought (for example, the dryness of the air), wind storms, lower rainfall and extreme global climatic anomalies (for example, ENSO) increase tree mortality. As intrinsic mortality drivers, we evaluated the role of the species ecological strategy (successional position, deciduousness and wood density), and we hypothesized that earlysuccessional, deciduous and soft-wooded species have inherently high mortality rates.

Over the past 5 decades, the annual mortality rate of the Amazonian canopy trees in our sample was 0.9% yr<sup>-1</sup>. Tree mortality peaked during global extreme climatic events associated with the El Niño/La Niña/North Atlantic Oscillation (NAO) years (Fig. 1). Increased tree mortality during anomalous years has also been reported for other tropical rainforests throughout the world (that is, in Panamá in  $1982^{17}$ , the Amazon and Malaysia in  $1997\frac{18,19}{18}$ , and the Amazon in  $2005\frac{15}{15}$  and  $2016\frac{8}{10}$ ). These studies report that deaths were related to droughts and/or severe heat mostly during or soon after El Niño years. However, most of these studies evaluated mortality on an annual or multiannual basis, and did not use monthly data, which makes it difficult to pinpoint the exact timing of death during or soon after extreme events.





The vertical dashed lines indicate extreme years of ENSO-El Niño droughts (red), ENSO-La Niña wet years (blue) and NAO drought (orange). The mean mortality across 52 years was 0.9% yr<sup>-1</sup>(horizontal black dashed line), with a 95% confidence interval of 0.7–1.1% yr-1 (grey belt). Monitoring began in 1965, when 210 healthy trees were selected. Then, 290 trees were added in 1970 and another 519 trees were added in 1974, resulting in a total of 1,019 monitored trees. After selection, all trees were monitored until the end of study or until tree death. The annual mortality rate was zero for the first ten years, probably because only healthy mature individuals were selected at the start. There was large variation in tree mortality rates across years: mortality peaked during the El Niño droughts of 1982 (2.5% yr<sup>-1</sup>), 1992 (1.8% yr<sup>-1</sup>) and 2016 (1.7% yr<sup>-1</sup>), the La Niña wet year of 1999  $(1.8\% \text{ yr}^{-1})$  and the NAO dry year of 2005 (2.2% yr^{-1}), pointing to the importance of extreme and global climatic events for the widespread mortality of Amazonian rainforest trees.

Here, we take advantage of monthly records and a half century of observations to show that tree death does not always directly follow drought, and that it is actually driven by a complex of factors. Mortality peaked in the month of January (Fig. 2a), which is one of the wettest months of the year (Fig. 2b). Trees died more often during wet months, even in drought years (Supplementary Fig. 2), probably as a result of rains and storms that occur during the transition from dry to wet seasons<sup>20</sup>. During these periods, strong winds may increase the dynamic loading of crowns, and strong rainfall may increase the weight and static loading of the crowns $\frac{21}{2}$ , whereas waterlogged soils may increase the likelihood of windthrows, especially for less vigorous and diseased trees that suffered already from drought, pathogens and insect infestation. Previous studies that have monitored trees on an infrequent, multiannual basis may have missed out on the timing of mortality, and erroneously attributed high wind storm mortality during dry years to drought in some areas. For example, the elevated mortality observed at our site in the NAO year of  $2005\frac{15}{15}$  is unlikely to be related only to drought, since analysis of rainfall showed that this drought had little effect on local rainfall in the Central Amazon, where our sites are located $\frac{22}{2}$ .





**a**–**d**, Variation in tree mortality (**a**), precipitation (**b**), temperature (**c**) and humidity (**d**). When analysing the variation in mortality within years, we found that 19% of all deaths occurred in January (analysis of variance, d.f. = 11; P < 0.001). Interestingly, January is one of the wettest months of the year, suggesting that waterlogged soils and storms may enhance mortality. Monthly values (circles), averages (black lines) and 95% confidence intervals (dashed grey lines) over the study period (1965–2016) are shown.

The local monthly rainfall records from the Reserva Florestal Adolpho Ducke show that in 2005 the rainy season was stronger than normal but not different from other years (for example, 2006, 2008 and 2009) when wet season rainfall was also above that expected and the dry season was not severe (Supplementary Fig. <u>3</u>). Here, we show that peak mortality in 2005 actually occurred before the dry season (Supplementary Figs. <u>2</u> and <u>3</u>), when strong squall lines crossed Central Amazonia causing windthrows<sup>20</sup> and widespread forest tree mortality, and may have contributed to the elevated mortality observed during this year. Similarly, large-scale mortality occurred in our region in 1990, when large-scale

blowdowns were also observed<sup>7</sup>. Although large-scale wind disturbances are rare, ecologically, they are a very important disturbance agent, strongly affecting central Amazon forest dynamics<sup>23</sup>. For example, Chambers et al.<sup>24</sup> showed that wind is responsible for approximately nine out of every ten dead trees in Central Amazonian old-growth forests. Wind is therefore an important factor that determines the moment of death, even if the primary cause of death is related to biological factors such as diseases, pathogens, senescence, heat or water stress.

Specific traits may render species more vulnerable to (bio)physical hazards and death<sup>9.10.16.25</sup>. We found not only that softwood species had the highest mortality rates in the tree community, but also that pioneer, evergreen and soft-wooded species were more susceptible to die during extreme events (Figs 1 and <u>3</u>, Supplementary Table). Mortality was much higher for soft-wooded species as their wood has less strength and stiffness<sup>26</sup>; thus, it is physically less protected against wind and pathogen damage. Deciduous species can survive better than evergreen species during extreme events (Fig. <u>3</u>), indicating that the ability to drop leaves helps avoiding the desiccating effects of water and heat stress in anomalous years. In addition, the deciduousness strategy was favourable in the extreme 2005 NAO year that combined storms at the beginning of the year with drought later in the year. In this year, the mortality rate of evergreen species was ten times higher than that of deciduous species. This may indicate that a tree that sheds its leaves is less affected by wind drag, and hence by wind storms.





Comparisons of the ratios of annual mortality for different functional groups of species, calculated using two classes of wood density (that is, the mortality of soft-wooded species (0.30–0.69 g cm<sup>-3</sup>) divided by the mortality of hard-wooded species (0.70–1.10 g cm<sup>-3</sup>)), successional position (that is, the mortality of pioneer species divided by the mortality of late species) and deciduousness (that is, the mortality of evergreen species divided by the mortality of deciduous species) over 52 years and during 5 years of highest peak mortality (the 1982, 1992 and 2016 El Niño droughts, the 1999 La Niña wet year and the 2005 NAO drought). The black line shows where the ratio is equal to 1 (that is, the

mortality rate of the two classes is the same). The results of a Pearson's chi-squared test are shown. Asterisks indicate a significant result ( $P \le 0.05$ ). Annual mortality rates were higher for pioneers compared with late-successional species, for soft compared with hardwood species, and for evergreen compared with deciduous species. When the mortality rates of the functional groups were compared between normal and extreme years, pioneers experienced much higher mortality rates than climax species in the two El Niño and La Niña years. Soft-wooded species experienced much higher mortality rates than hard-wooded species in the El Niño 1982 year. Evergreens experienced much higher mortality rates than deciduous species in the NAO year.

Droughts can lead to immediate tree death because of hydraulic failure, or slower tree death because of carbon starvation or a combination of both mechanisms<sup>22</sup>. Tree survival is higher under temperatures between 26.0 and 29.5 °C (Fig. <u>4b</u>), which is a typical temperature for the tropical rainforest biome<sup>28</sup> and which apparently optimizes tree physiological functioning and survival. Tree mortality increased at lower temperatures, probably because this is associated with rainstorms<sup>29</sup>, whereas temperatures above 29.5 °C increase the mortality rate. High temperatures lead to increased vapour pressure deficit and atmospheric drought, increasing the risk of hydraulic failure<sup>4</sup>. Drought may also lead to stomatal closure and decreased photosynthetic carbon gain<sup>1</sup>, whereas high temperatures may lead to increased respiration<sup>30</sup>, potentially resulting in carbon starvation. In terms of life-history strategy, tree mortality decreased with increasing wood density (Fig. <u>4d</u>), while other tree characteristics did not significantly affect mortality when climatic effects were considered (Table <u>1</u> and Supplementary Fig. <u>4</u>).



Fig. 4: Important drivers of Amazonian tree mortality.

Predicted survival from the Cox proportional hazards models for important drivers of recent tree mortality in the Central Amazon. For all variables, the prediction (mean values, solid lines; 95% confidence intervals, grey belts) was obtained for the values indicated in the legend, with the other variables included in the full model (Table <u>1</u>) set to constant (mean) values. For minimum rainfall, maximum temperature and average ENSO, the values for both the penultimate and latest year before death were set to the same value. **a**, Survival is lower at minimum rainfall below 100 mm. **b**, Temperatures between 26.5 and 28.0 °C, and between 28.0 and 29.5 °C increased survival, while lower or higher temperatures increased mortality. Temperatures between 29.5 and 31.0 °C had a major effect on increasing mortality. **c**, Positive anomalies in the Pacific Ocean (ENSO) increase tree survival. **d**, Survival is lower at low tree wood density.

Covariate <sup>a</sup>	β <sup>b</sup>	Effect $(=\exp \beta)^{c}$	Test Statistic $(\chi^2)^d$	p-value df=1 <sup>e</sup>	p-value df=14 <sup>f</sup>
Wood density	-0.858	0.424	6.46	0.011	0.953
Maximum temperature previous year [26.5, 28)	-0.174	0.840	1.48	0.224	1.000
Maximum temperature previous year [28, 29.5)	-1.070	0.343	29.55	<<0.001	0.009
Maximum temperature previous year [29.5,31)	0.107	1.113	0.15	0.703	1.000
Maximum temperature year before last [26.5, 28)	-1.337	0.263	64.23	<<0.001	<<0.001
Maximum temperature year before last [28, 29.5)	-0.676	0.508	11.92	<<0.001	0.612
Maximum temperature year before last [29.5,31)	0.854	2.350	6.91	0.009	0.938
Minimum humidity year before last	-0.043	0.958	5.14	0.023	0.984
Minimum precipitation previous year	-0.022	0.978	55.73	<<0.001	<<0.001
Minimum precipitation year before last	-0.012	0.988	27.90	<<0.001	0.015
Average ENSO anomaly previous year	-0.967	0.380	44.19	<<0.001	<<0.001
Average ENSO anomaly year before last	-0.854	0.426	77.70	<<0.001	<<0.001
Average NAO anomaly previous year	0.461	1.586	5.78	0.016	0.972
Average NAO anomaly year before last	-0.287	0.751	3.12	0.077	0.999

### Table 1 Amazonian tree survival

The results of tree survival analysis (Cox proportional hazards model), fitted with species functional traits and climate as covariates, are shown (for more details, see Methods and Supplementary Code). <sup>a</sup>Covariates retained using stepwise selection based on AIC.

<sup>b</sup> $\beta$  is the coefficient of the respective covariate.

<sup>c</sup>Effect (= exp  $\beta$ ) is the e-power of the coefficient.

<sup>d</sup>Test statistic ( $\chi^2$ ) is the square of the ratio of the coefficient and its standard error.

<sup>e</sup>*P* value d.f. = 1 of the covariate (chi-squared distribution with 1 d.f.; univariate).

 ${}^{\mathrm{f}}P$  value d.f. = 14 of the covariate (chi-squared distribution with 14 d.f.; a multivariate and more

conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account).

Weather events trigger immediate and time-lagged mortality responses. We found that low rainfall, heat and variations in ENSO can sometimes cause immediate death but can also result in increased mortality up to two years later (Table 1). Death after severe drought may be linked to immediate hydraulic failure by higher loss of xylem hydraulic conductivity $\frac{31}{2}$ . Warmer temperatures can exacerbate hydraulic failure via higher evaporative demand, and especially carbon starvation via elevated respiration<sup>4</sup>, leaving trees more susceptible to dying. For instance, the high mortality in 1982 and 1991 was probably due to the immediate effect of severe four-month droughts just before the months with the highest mortality (Supplementary Fig. 2). In 1991, a mean temperature of around 29 °C during 4 consecutive months also preceded deaths, indicating that extreme warming increases mortality. The same was also observed immediately after the 1997 El Niño drought (in November) and in January of 1998. However, the higher mortality rate in September 1999 was the combined result of an above-normal rainfall during the 1999 La Niña event<sup>32</sup> and prolonged severe warmer temperatures and drought (El Niño) during previous years (1997–1998). Droughts and warmer air temperatures can increase mortality rates up to two years after the climatic event $\frac{16}{16}$  and can be synergistically coupled to the effects of storms, windthrows, pathogens and insects. A pan-continental analysis showed a decrease in radial growth immediately before death, but also a long-term growth decrease preceding death<sup>33</sup>. Similarly, in a severe four-year drought experiment in the Amazon, mortality of large trees occurred during the final year of the experiment, when soil water reached a critical minimum threshold  $\frac{34}{2}$ . Our results thus indicate that increased mortality can happen immediately or may be delayed, where mortality rates remain elevated even after the climatic event is over.

We found that climate is a strong driver of Amazon tree mortality, whereas functional traits shape tree mortality, especially in response to extreme climatic anomalies. These findings allow improvement of dynamic global vegetation models to more accurately represent the effects of climate change on megadiverse tropical forests. Mortality increased during droughts, during ENSO extreme years, at extremely high and low temperatures and during the wet month of January, and was higher for soft-wooded species, whereas NAO anomalies had a small effect in our region (Table <u>1</u>).

Our results show that heat, droughts, storms and extreme climate events increase tree mortality, with many cascading effects. Higher tree mortality increases both the number and area of canopy gaps<sup>13</sup>, which facilitates the establishment of light-demanding pioneer species<sup>35</sup>. These pioneer species reproduce faster and have acquisitive trait values (higher leaf and stem nutrient concentrations and high gas exchange) that not only enhance carbon sequestration and growth, but also result in inherently higher mortality rates, which further speeds up gap creation. At the same time, the soft and nutrient-rich tissue of these pioneers are more easily decomposed. In combination, this could, in principle, lead to a positive feedback loop, speeding up forest dynamics with a more acquisitive species composition and forest, faster carbon–water and nutrient cycling, more leaky cycles, and less carbon and nutrient storage.

Yet, it is difficult to predict how forest composition will really change in the future. First, Central Amazonian forests grow on extremely nutrient-poor soils, and the tree community is dominated by slow-growing, nutrient-conserving species. Because of poor-growing conditions and slow-growing species, changes in community composition occur only at a slow rate<sup>36</sup>. Second, the mortality rates of small pioneer trees have increased over time (F.C., unpublished data), which may compensate for their higher recruitment due to higher gap formation rates. Third, extreme El Niño/La Niña years may regularly slow down the rate of change by specifically hitting and removing pioneers and soft-wooded species, whereas extreme NAO years may further speed up the cycle by removing more conservative evergreen species (Fig. <u>3</u> and Supplementary Fig. <u>1</u>). In summary, climate change will lead to increased tree mortality with yet unpredictable consequences for changes in forest structure and species composition. The increased tree mortality will lead to more gaps, an increase in light availability and faster carbon sequestration rates, but because of the faster turnover, this will result in lower carbon storage<sup>3</sup>.

Globally, drought is one of the main drivers of tree mortality. Here, we show that the mortality of Amazonian rainforest trees is not only increased by drought, but also by heat, storms and ENSO anomalies. All of these drivers result in increased mortality for at least two years after the climatic event, and hence in complex mortality patterns over time. Climate change scenarios predict a global increase in heat and more extreme events (droughts, high rainfall and storms), which will lead to higher tree mortality rates, and probably to faster carbon sequestration rates and a lower carbon storage of tropical forests, with potentially large consequences for the global carbon budget.

# Methods

### **Research sites and climate**

Research was carried out in dense humid terra firme (upland) forest of the Reserva Florestal Adolpho Ducke, located 2° 55' S, 59° 58' W, and the Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST), located 2° 60' S, 60° 05' W in the Central Amazon, Brazil (Supplementary Fig. <u>6</u>). The vegetation is old-growth evergreen forest, with a closed

canopy of 30-37 m and emergent trees reaching  $45 \text{ m}^{37}$ . Sites have high species diversity; the dominant tree families are Fabaceae. Burseraceae. Sapotaceae. Lecythidaceae. Chrysobalanaceae, Moraceae and Lauraceae $\frac{37}{2}$ . The topography is well dissected, with elevation varying from 40-140 m above sea level<sup><u>37</u></sup>. Soil characteristics are related to topography in a hydro-edaphic gradient, generally the soils represent a continuum of clayey latosols on the ridges and sandy pods in the valleys<sup>38</sup>. Soils in both sites are acidic, and poor in phosphorus, exchangeable cations, while often high in aluminium $\frac{38}{10}$ . The 2 sites are 30 km apart and experience an 'Am' tropical climate according to Köppen-Geiger classification, with a dry season and a rainy season governed by monsoons $\frac{39}{2}$ . Annual rainfall at the Reserva Florestal Adolpho Ducke averaged 2,523 mm over the past 52 years. The drier months, from June to November, had a mean  $\pm$  s.d. monthly rainfall of  $136 \pm 64$  mm and temperature of  $26.3 \pm 1.3$  °C. The wetter months, from December to May, had mean monthly rainfall of  $288 \pm 99$  mm and average temperature of  $24.9 \pm 1.1$  °C. Two to three months per year (between July and September) experienced a water deficit, in which evapotranspiration exceeded monthly rainfall (that is, less than 100 mm month<sup>-1</sup>). As the two study areas are close to each other, we assume that these monthly averages from the Reserva Florestal Adolpho Ducke are representative for EEST as well.

### Tree data

Over ~50 years, 1,019 mature trees were monitored monthly for their phenology (flower, fruit and leaf change) and survivorship; 500 trees were monitored at the Reserva Florestal Adolpho Ducke and 519 trees were monitored at EEST. The start date of monitoring varied between individuals. In the Reserva Florestal Adolpho Ducke, 210 trees were selected in 1965 and another 290 trees were added during 1970. In EEST, 519 trees were selected during 1974. Because this study was initially set up as a phenological study, all selected trees were healthy and reproductive, with good phenotypic characteristics for each species (that is, size (diameter at breast height), height, stem shape, position and crown shape) $\frac{40}{40}$ . The selection criterion was to select the best individuals of each species, with the intention that these trees should remain alive for the longest possible time for the collection of phenological data. It should therefore be emphasized here that our dataset should not be interpreted as a classical study of demographic censuses  $\frac{41}{2}$ , where trees have different degrees of maturity (usually selected by minimum diameter and monitored throughout the censuses), and that each new period had natural replacement (recruitment) with the inclusion of new individuals under different conditions. The selected trees were not a random sample of the whole forest population, but were mature, (sub)canopy trees (Supplementary Fig. 7). These trees not only drive most of the forest functioning, but they may also be more sensitive to climatic conditions because of their exposed position in the canopy. Where physical disturbances may affect all trees, drought and temperature may have a stronger effect on less vigorous, diseased or damaged trees, or trees with a marginal carbon balance. The selection of healthy individuals at the start of this phenological study may explain why no mortality occurred during the first ten years of this study, and why trees did not respond to the El Nino events of 1965/1966 and 1972/1973. Our results therefore provide a conservative estimate of forest-wide mortality rates, and a conservative test of the role of extreme climatic events. Nevertheless, by monitoring trees over as long as five decades, we are able to show how climatic conditions and extreme events affect tree mortality. The individuals were selected from 218 species that are economically and ecologically important<sup>40</sup>. Trees were monitored monthly to assess their phenological stage and the time of death. Death was defined as a broken or uprooted tree, or as a standing tree that was visibly damaged and lacked leaves and sap flow (assessed by small cuts with a

machete in the base of the trunk, to check for exudates indicating the tree was alive). After their death, trees were revisited regularly to assure they did not resprout. This study was originally set up as a phenological study, and dead trees were therefore not replaced by new trees of the same species. Thus, essentially, we have a cohort study only following the initially selected trees.

We obtained trait data for the species from a variety of sources. Wood density (that is, wood dry mass divided by wood fresh volume (in  $g cm^{-3}$ )) is an important indicator of physical and mechanical wood properties, through the arrangement and quantity of each element that composes it, reflecting a trade-off between resource acquisition (water use efficiency, with fast growth in height and stem size) and survival investment (slow growth, with biological defences and damage-resistant stems). Wood density data were obtained for 141 species from the Global Wood Density Database<sup>42,43</sup>(www.datadryad.org), Nogueira et al.<sup>44</sup> (13 species), and Ferraz et al. and Dias and Marenco<sup>45,46</sup> (25 species). For 39 species, we used the mean of the genus. Leaf habit is an important tree strategy associated with species ecophysiological characteristics and variations in the allocation pattern of metabolic products that influence the growth rate and ability to deal with drought stress $\frac{47}{2}$ . In general, evergreen trees obtain carbon and use water more conservatively (that is, have lower hydraulic conductivity and are slow-growing) while the leafless period in deciduous species may be an adaptation for higher carbon gain and efficiency in water use  $\frac{48}{100}$  (fast growth) and optimization of biological interactions (for example, pollination, dispersion and herbivory escape). Deciduous species are defined as species that regularly shed leaves and have a bare crown for at least one month during the dry season, whereas evergreen species have a leafy crown the whole year round. Leaf habit data were obtained for 30 species from the TRY database<sup>49</sup>(www.try-db.org) and 22 species from da Cruz Alencar et al.<sup>40</sup>. For 166 unpublished species, we used our own leaf phenological data. Successional position is often explained in terms of species adaptations to changing forest light environments and reproductive patterns $\frac{45}{5}$ . Pioneers are fast-growing species with rapid acquisition of resources that thrive under the rich-light environment of early-successional stages, while late species are slow-growing species that conserve resources and dominate under the poor light environment of late-successional stages  $\frac{50}{50}$ . Secondary species have intermediate characteristics compared with pioneer and late species. Successional position data were obtained for 103 species from Amaral et al. $\frac{51}{33}$ , 33 species from Ferraz et al. $\frac{45}{33}$  and 34 species from Lima et al. $\frac{52}{2}$ . Data for 48 species were obtained from other sources.

### **Global climate data**

To evaluate the effect of climatic oscillation on mortality, we used two important predictors of global weather and climate—the ENSO index and the NAO index. In terms of interannual variability, the ENSO is the primary driver of temperature variations across the tropics, and of precipitation fluctuations for large tropical areas<sup>53</sup>. In addition, moisture transport anomalies from the Atlantic into Amazonia also alter the water cycle in this region<sup>14,22,54</sup>. These oscillations are caused by changes in sea surface temperature and variations in atmospheric pressure that affect moisture transport patterns and the distribution of rainfall. Several extreme hydrological events, some of them characterized as 'once in a century', have been reported in the Amazon region during the last decade, associated with these oscillations <sup>54,55</sup>. Some authors have identified impacts of these interannual oscillations on tropical forests, by increasing tree mortality<sup>5,19</sup>, variations in tree growth<sup>56,57</sup> and biomass productivity<sup>8,58</sup>, alteration in vegetative<sup>59,60</sup> or reproductive phenology of trees<sup>61,62</sup> and increase frequency of fire<sup>63,64</sup>. ENSO is based on the sea surface

temperature of the Tropical Pacific Ocean<sup>65</sup>, which mainly influences the months of December to May<sup>13</sup>. For the Central Amazon, low values of the ENSO index indicate dry El Niño years and high values indicate wet La Niña years<sup>66</sup>. NAO is based on the sea level atmospheric pressure difference between the subtropical (Azores) high and the subpolar low<sup>67</sup>, which, in contrast with the ENSO, mainly influence the duration and intensity of the dry<sup>13</sup> season in the Central Amazon. Not all extreme ENSO and NAO event effects are necessarily captured by local climate variables such as average temperature, precipitation and humidity. Changes in moisture transport caused by ENSO and NAO modify not only the amount of moisture or increased heat, but also the patterns of distribution and intensity of rainfall and storms. Our local climatic variables may therefore not necessarily capture dy ENSO and NAO. We checked collinearity and it is not a problem, as the correlations between global climate data together with local variables enhances the capacity of the model to represent the effects that different drivers have on tree survival.

### Mortality rate and survival analysis

We calculated monthly and annual mortality rates as  $N(t) = N_0 e^{-rt}$ , thus  $r = -\ln\left(\frac{N(t+1)}{N(t)}\right)$ , where N(t) is the number of survivors at time t,  $N_0$  is the initial number of trees, r is the mortality rate and N(t+1) is the number of survivors at time t+1 (68). Mortality rates were calculated for the whole time series (Figs. 1 and 2a and Supplementary Table and Fig. 1), for each functional group of species (Fig. 3 and Supplementary Table and Fig. 1) and for each extreme year (Fig. 3 and Supplementary Figs. 1 and 3). We analysed how tree mortality was shaped by external and internal factors using survival analysis<sup>69</sup> with Cox's proportional hazards model<sup>70</sup>. With survival analysis, the time until an event occurs, such as death, is analysed. By taking covariates into account, one can assess how these modify a baseline hazard function. A (conditional) hazard rate h represents the instantaneous probability per time that if tree survives to time t tree will die directly after t. The baseline hazard rate is the hazard rate when all covariates are zero (see also equation (3) below). The probability that a failure time is longer than t is the survivor function, S(t) and s is the variable over which the integration is performed:

$$S(t) = \exp\left[-\int_{0}^{t} h(s) ds\right]$$
(1)

In equation (<u>1</u>), one can directly see that the hazard rate is one-to-one related to the survivor function by equation (<u>2</u>):

$$h(t) = P(t > T | \text{alive at } T) = -\frac{d \left(\log(S(t))\right)}{dt}$$
(2)

Although there exists parametric survival models with an assumed distribution of failure times, here, we have used the Cox proportional hazards model (equation (3)) to assess the effect of covariates on the mortality rate:

$$h(t, z_1, ..., z_p) = h_0(t) \exp(\sum_{i=1}^p \beta_i z_i)$$
(3)

Here,  $h_0(t)$  is the time-dependent baseline hazard rate (here, equal to the baseline mortality rate). The hazard rate,  $h(t, z_1,..., z_p)$ , depends on the survival time (*t*) and *p* fixed

covariates,  $z_i$  (i = 1,..., p). The effect of the covariates is multiplicative and expressed via the factor  $\exp(\sum_{i=1}^{p} \beta_i z_i)$ , whose argument is a linear combination of the covariates. Each

exp ( $\beta_i$ ) is the effect size per unit change in a covariate  $z_i$  (Table 1). In our data, mortality did not differ between sites (Cox hazard model, P = 0.101); therefore, the data of the two sites were pooled. To address how mortality was affected by heat, we selected the maximum monthly temperature. To analyse how mortality was affected by drought, we selected the minimum monthly precipitation and minimum monthly relative humidity. Similarly, average values for ENSO and NAO were calculated for these periods. As mortality can be a slow process and delayed responses of the trees (associated with so-called lag times) can occur, we calculated variables over the latest year ( $t_1$ ) before the time of tree death or the censored time (for trees that were still alive at the end of the observation period) and the year before that ( $t_2$ ). As the mortality response to maximum temperature turned out to be nonlinear, we did not include it as a continuous variable but as a factor with 4 levels (25.0–26.5, 26.5–28.0, 28.0–29.5 and 29.5–31.0 °C) (note that the temperature class 25.0–26.5 was the baseline for both considered years). Altogether, this gave us 14 covariates for these 5 climatic factors.

To analyse how mortality was affected by intrinsic tree factors, we also considered the following three covariates: (1) successional position in three classes (pioneer, secondary and late-successional, where late-successional served as the baseline, yielding two regression parameters for this factor); (2) leaf phenology in two classes (evergreen or deciduous, with deciduous as the baseline); and (3) wood density as a continuous variable (in g cm<sup>-3</sup>). These were included after inspection of Kaplan–Meier survivors plots (Supplementary Fig. <u>4</u>).

We therefore ended up with a full model with 18 covariates (Table 1). First, we examined all pairwise correlations before our stepwise analysis (Supplementary Fig. 5). Thereafter, we fitted the model with all 18 regression parameters to the data. Thereafter, having fitted the model with 15 covariates to the data, we used the function stepAIC from the R package MASS with the option to perform both a backward and a forward search to find the most parsimonious satisfactory model that fitted the data best. This model selection method is based on minimizing Akaike's information criterion (AIC). For the model with minimum AIC (containing *q* parameters), we used a multiple comparison method where we computed *P* values based on a chi-squared distribution with *q* degrees of freedom ( $\chi^2_q$ ). The *P* value of the covariate is assessed using univariate significance =  $\chi^2_1$  (d.f. = 1) and multivariate significance  $\chi^2_q$  (which is a more conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account). All analyses were done in R version 3.1.2, with packages survival<sup>69.70</sup> and MASS<sup>71</sup>. The best combination of covariates was selected by minimum AIC, optimizing the trade-off between goodness of fit and model parsimony (Table 1).

## **Data availability**

The mortality data that support the findings of this study are available from the corresponding author on reasonable request. Climate data from Reserva Floresta Adolpho Ducke are available from LBA (<u>http://lba2.inpa.gov.br/</u>) on request. Tree trait data obtained for the current study from the TRY database and Global Wood Density Database can be requested from <u>www.try-db.org</u> and <u>https://datadryad.org//</u>.

### **Code availability**

The R code used to produce the Cox hazard model is available as Supplementary Code.

### References

1. Mcdowell, N. et al. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytol.* **219**, 851–869 (2018).

2. Reichstein, M. et al. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* 500, 287–295 (2013).

3. Brienen, R. J. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. Nature 519, 344-348 (2015).

4. Adams, H. D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nat. Ecol. Evol.* **1**, 1285–1291 (2017).

5. Mori, S. A. & Becker, P. Flooding affects survival of lecythidaceae in terra firme forest near Manaus, Brazil. *Biotropica* **23**, 87–90 (1991).

6. Allen, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* **259**, 660–684 (2010).

7. Nelson, B. W. et al. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology***75**, 853–858 (1994).

8. Leitold, V. et al. El Niño drought increased canopy turnover in Amazon forests. *New Phytol.* **219**, 959–971 (2018).

9. Bennett, A. C., Mcdowell, N. G., Allen, C. D. & Anderson-teixeira, K. J. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat. Plants* **1**, 15139 (2015).

10. Laurance, W. F. et al. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* **428**, 171–175 (2004).

11. Van der Sande, M. T. et al. Old-growth neotropical forests are shifting in species and trait composition. *Ecol. Monogr.* **86**, 228–243 (2016).

12. Chao, K. J. et al. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. J. Ecol. 96, 281–292 (2008).

13. Malhi, Y. et al. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* **319**, 169–172 (2008).

14. Gloor, M. et al. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophys. Res. Lett.* **40**, 1729–1733 (2013).

15. Phillips, O. et al. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. Science 323, 1344–1347 (2009).

16. Phillips, O. et al. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytol*.**187**, 631–646 (2010).

17. Condit, R., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecol. Monogr* **65**, 419–439 (1995).

18. Nakagawa, M. et al. Impact of severe drought associated with the 1997–1998 El Niño in a tropical forest in Sarawak. *J. Trop. Ecol.* **16**, 355–367 (2000).

19. Williamson, G. B. et al. Amazonian tree mortality during the 1997 El Nino drought. *Conserv. Biol.* **14**, 1538–1542 (2000).

20. Negrón-Juárez, R. I. et al. Widespread Amazon forest tree mortality from a single cross-basin squall line event. *Geophys. Res. Lett.* **37**, L16701 (2010).

21. Brokaw, N. V. L., Pickett, S. T. A. & White, P. S. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York, USA. (1985).

22. Marengo, J. A. et al. The drought of Amazonia in 2005. J. Clim. 21, 495–516 (2008).

23. Negrón-Juárez, R. et al. Windthrow variability in central Amazonia. Atmosphere8, 28 (2017).

24. Chambers, J. Q. et al. The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110**, 3949–3954 (2013).

25. Mueller, R. C. et al. Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *J. Ecol.* **93**, 1085–1093 (2005).

26. Van Gelder, H. A., Poorter, L. & Sterck, F. J. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytol.* **171**, 367–378 (2006).

27. Sevanto, S., Mcdowell, N. G., Dickman, L. T., Pangle, R. & Pockman, W. T. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant Cell Environ.* **37**, 153–161 (2014).

28. Wright, S. J. et al. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* **91**, 3664–3674 (2010).

29. Fontes, C. G., Chambers, J. Q. & Higuchi, N. Revealing the causes and temporal distribution of tree mortality in Central Amazonia. *For. Ecol. Manage.* **424**, 177–183 (2018).

30. Clark, D. B., Clark, D. A. & Oberbauer, S. F. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO<sub>2</sub>. *Glob. Change Biol.* **16**, 747–759 (2010).

31. Anderegg, W. R. L. et al. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nat. Geosci.* **8**, 367–371 (2015).

32. Marengo, J. A., Tomasella, J., Soares, W. R., Alves, L. M. & Nobre, C. A. Extreme climatic events in the Amazon Basin. *Theor. Appl. Climatol.* **107**, 73–85 (2012).

33. Cailleret, M. et al. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Glob. Change Biol.* **23**, 1675–1690 (2017).

34. Nepstad, D. C. et al. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology* **88**, 2259–2269 (2007).

35. Laurance, W. F. et al. An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. *Biol. Rev.* **93**, 223–247 (2017).

36. Poorter, L., Castilho, C. V., Schietti, J., Oliveira, R. S. & Costa, F. R. C. Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. *New Phytol.* **219**, 109–121 (2018).

37. Ribeiro, J. E. L. S. et al. Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-Firme na Amazônia Central (INPA-DFID, 1999).

38. Chauvel, A., Lucas, Y. & Boulet, R. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* **43**, 234–241 (1987).

39. Peel, M. C., Finlayson, B. L. & McMahon, T. A. Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss.* **4**, 439–473 (2007).

40. Da Cruz Alencar, J., de Almeida, R. A. & Fernandes, N. P. Fenologia de especies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central.*Acta Amaz*.**9**, 163–198 (1979).

41. Phillips, O. L. et al. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Phil. Trans. R. Soc. B* **359**, 381–407 (2004).

42. Chave, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecol. Lett. 12, 351-366 (2009).

43. Zanne, A. E. et al. Global Wood Density Database (Dryad Digital Repository, 2009).

44. Nogueira, E. M., Nelson, B. W. & Fearnside, P. M. Wood density in dense forest in Central Amazonia, Brazil. *For. Ecol. Manage.* **208**, 261–286 (2005).

45. Ferraz, I. D. K., Leal Filho, N., Imakawa, A. M., Varela, V. P. & Piña-Rodrigues, F. C. M. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amaz.* **34**, 621–633 (2004).

46. Dias, D. P. & Marenco, R. A. Tree growth, wood and bark water content of 28 Amazonian tree species in response to variations in rainfall and wood density. *iForest* **9**, 445–451 (2016).

47. Singh, K. P. & Kushwaha, C. P. Deciduousness in tropical trees and its potential as indicator of climate change: a review. *Ecol. Indic.* **69**, 699–706 (2016).

48. Ishida, A. et al. Contrasting seasonal leaf habits of canopy trees between tropical dry-deciduous and evergreen forests in Thailand. *Tree Physiol.* **26**, 643–656 (2006).

49. Kattge, J. et al. TRY-a global database of plant traits. *Glob. Change Biol.* 17, 2905–2935 (2011).

50. Lohbeck, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* **94**, 1211–1216 (2013).

51. Amaral, D. D., Viera, I. C. G., Salomão, R. P., Almeida, S. S de. & Jardim, M. A. G. Checklist da flora arb¢rea de remanescentes florestais da regiao metropolitana de Belém, Pará, Brasil.*Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi Ciênc. Nat***4**, 231–289 (2009).

52. Lima, R. B. D. A. et al. Sucessão ecológica de um trecho de floresta ombrófila densa de terras baixas, Carauari, Amazonas. *Pesqui. Florest. Bras* **2011**, 161–172 (2011).

53. Malhi, Y. & Wright, J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Phil. Trans. R. Soc. B* **359**, 311–329 (2004).

54. Marengo, J. A. & Espinoza, J. C. Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: causes, trends and impacts. *Int. J. Climatol.* **36**, 1033–1050 (2016).

55. Coelho, C. A. S. et al. Climate diagnostics of three major drought events in the Amazon and illustrations of their seasonal precipitation predictions. *Meteorol. Appl.* **19**, 237–255 (2012).

56. Condit, R. et al. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. *J. Trop. Ecol.* **20**, 51–72 (2004).

57. Schöngart, J. & Junk, W. J. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. *J. Hydrol.* **335**, 124–132 (2007).

58. Feldpausch, T. R. et al. Amazon forest response to repeated droughts. *Glob. Biogeochem. Cycles* **30**, 964–982 (2016).

59. Asner, G. P., Townsend, A. R. & Braswell, B. H. Satellite observation of El Niño effects on Amazon forest phenology and productivity. *Geophys. Res. Lett.* **27**, 981–984 (2000).

60. Saleska, S. R., Didan, K., Huete, A. R. & da Rocha, H. R. Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science* **318**, 612 (2007).

61. Wright, S. J. & Calderon, O. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecol. Lett.* **9**, 35–44 (2006).

62. Chapman, C. A., Valenta, K., Bonnell, T. R., Brown, K. A. & Chapman, L. J. Solar radiation and ENSO predict fruiting phenology patterns in a 15-year record from Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* **50**, 384–395 (2018).

63. Barlow, J. & Peres, C. A. Ecological responses to El Nino-induced surface fires in central Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests. *Phil. Trans. R. Soc.* **359**, 367–380 (2004).

64. Flores, B. M., Piedade, M. T. F. & Nelson, B. W. Fire disturbance in Amazonian blackwater floodplain forests. *Plant Ecol. Divers.* **7**, 319–327 (2014).

65. *Niño 3 SST Index* (National Oceanic and Atmospheric Administration, NOAA, 2017); http://www.esrl.noaa.gov/psd/gcos\_wgsp/Timeseries/Nino3/

66. Grimm, A. M., Barros, V. & Doyle, M. Climate variability in southern South America associated with El Niño and La Niña events. *J. Clim.* **13**, 35–58 (2000).

67. *North Atlantic Oscillation (NAO)* (National Centers for Environmental Information, NOAA, 2017); https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/nao/

68. Sheil, D., Burslem, D. F. R. P. & Alder, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *J. Ecol.* **83**, 331–333 (1995).

69. Therneau, T. A package for survival analysis in S. R package v.2.37-7 (CRAN, 2015); https://cran.r-project.org/web/packages/survival/index.html

70. Therneau, T. M. & Grambsch, P. M. in *Modeling Survival data: Extending the Cox Model* 39–77 (Springer, 2000).

71. Venables, W. N. & Ripley, B. D. in Modern Applied Statistics with S 271-300 (Springer, 2002).

# Acknowledgements

The authors thank the researchers V. Campbell de Araújo and J. da Cruz Alencar for implementing the phenological research and selecting the trees at the beginning of the monitoring. Numerous grants have financed more than 50 years of research. We are grateful to the Coordination of Technology and Innovation (COTEI) and Forestry Research Group of Amazon Species at the National Institute of Amazonian Research for providing data, and to the field technicians J. Maciel, M. Azevedo, L. Reis, E. Nascimento and T. Nascimento for conducting field work. We also appreciate contributions from colleagues at the National Institute of Amazonian Research, the Forest Ecology and Management Group at Wageningen University and Research, and the Herbarium at the Royal Botanic Gardens, Kew. We are grateful for the contributions of B. Nelson and S. Saleska during the revision process. I.A. was supported by the PDSE programme (88881.1349/84/2016-01), from the Brazilian Federal Agency for Support and Evaluation of Graduate Education (CAPES).

### Contributions

I.A., D.N., A.B., L.P. and F.C. planned the study. A.B. and I.A. collected the data. I.A., D.N. and E.P. organized the datasets. L.H., I.A. and L.P. conducted the analyses. All authors contributed to writing the manuscript.

### **Corresponding author**

Correspondence to Izabela Aleixo.

# **Additional information**

**Journal peer review information:** *Nature Climate Change* thanks Emanuel Gloor, S. Joseph Wright and other anonymous reviewer(s) for their contribution to the peer review of this work.



SUPPLEMENTARY INFORMATION https://doi.org/10.1038/s41558-019-0458-0

In the format provided by the authors and unedited.

# Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits

Izabela Aleixo<sup>1,2\*</sup>, Darren Norris<sup>3,4,5</sup>, Lia Hemerik<sup>6</sup>, Antenor Barbosa<sup>7</sup>, Eduardo Prata<sup>8</sup>, Flávia Costa<sup>1,3</sup> and Lourens Poorter<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brazil. <sup>2</sup>Forest Ecology and Forest Management Group, Wageningen University and Research, Wageningen, the Netherlands. <sup>3</sup>Coordenação de Pesquisas em Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brazil. <sup>4</sup>Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical, Universidade Federal do Amapá, Macapá, Brazil. <sup>5</sup>Coordenação de Ciências Ambientais, Universidade Federal do Amapá, Macapá, Brazil. <sup>6</sup>Biometris, Mathematical and Statistical Methods, Wageningen University, Wageningen, the Netherlands. <sup>7</sup>Coordenação de Tecnologia e Inovação, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brazil. <sup>8</sup>Coordenação de Dinâmica Ambiental, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brazil. \*e-mail: izabela.faleixo@gmail.com

### Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits

Supplementary Information 1

### Supplementary table

Table 2. Annual mortality (per year) between species groups for 52 years and during extreme years. WD is the wood density, that is a continuous variable (in  $g/cm^3$ ) showed in two classes, soft-wooded (0.3-0.69) and hard-wooded (0.7-1.1) species. Successional Position is divided into early (Pioneer), mid (Secondary) and Late-successional classes. The leaf phenology class is divided into deciduous species that seasonally shed all their leaves and evergreen species that are evergreen during the year. Initial = number of trees at the beginning of monitoring period. Dead = number of dead trees at the end of the monitoring period (December 2016). Annual mortality over the whole 52 years of study period (1965-2016) and during five extreme mortality years is also shown.

WD (g/cm <sup>3</sup> )	Initial	Dead	Annual mortality	El Niño 1982	El Niño 1992	La Niña 1999	NAO 2005	El Niño 2016
0.3-0.69	431	206	0.013	0.047	0.027	0.028	0.019	0.022
0.7-1.1	588	176	0.007	0.011	0.012	0.012	0.024	0.014
Successional	T	Dead	Annual	El Niño	El Niño	La Niña	NAO	El Niño
Position	Initial	Dead	mortality	1982	1992	1999	2005	2016
Pioneer	182	105	0.016	0.086	0.057	0.050	0.022	0.013
Secondary	408	171	0.010	0.016	0.017	0.026	0.031	0.033
Late	429	106	0.005	0.012	0.005	0.003	0.014	0.006
Leaf	Initial Deed		Annual	El Niño	El Niño	La Niña	NAO	El Niño
phenology	muai	Deau	mortality	1982	1992	1999	2005	2016
Evergreen	652	287	0.011	0.030	0.021	0.026	0.034	0.024
Deciduous	367	95	0.006	0.018	0.012	0.007	0.003	0.007

#### **Supplementary figures**

Supplementary figure 1. Distribution of annual tree mortality along 52 years for different species traits. Annual mortality over the whole study period is shown for (a) pioneers, secondary and late successional groups species; (b) Soft (0.3-0.69 g/cm<sup>3</sup>) and hard (0.7-1.1 g/cm<sup>3</sup>) wood density species and (c) evergreen and deciduous species. Mortality was calculated as the fraction of trees that died in that specific year. Vertical dashed lines indicate extreme years of El Niño droughts (in red), La Niña wet years (in blue) and Northern Atlantic Oscillation (NAO) drought (in orange).



Supplementary figure 2. Distribution of monthly tree mortality in regular years and years of peak mortality. Monthly mortality over the whole study period (1965 to 2016, black line) and during five high mortality years associated with El Niño (1982, 1992 and 2016), La Niña (1999) and NAO (2005) events. Mortality was calculated as the fraction of trees that died in that specific month.



Supplementary figure 3. Monthly rainfall time series from Reserva Florestal Ducke (RD), between 2000 and 2011. In solid black line we show the monthly average trend and in grey shading the generalized additive model (GAM) predictions at 95% Confidence Interval (CI) fitted for the last 30 years period (between 1982 to 2011). Solid blue dots show mean precipitation values above the CI, and the size of the blue bars at the top of the graph show the number of consecutive months of precipitation above the CI. The solid yellow dots show the months whose precipitation averages are below the CI and the yellow bars show the number of consecutive months of precipitation are below the CI.



Supplementary figure 4. Kaplan-Meier Survival Curves for functional group of species. (a) Survival for late and secondary successional species was higher than pioneer (early-successional), indicating that acquisitive and fast-growing strategy decreased survival. (b) Drought-avoidant deciduous species survived better than drought-tolerant evergreen species. (c) Soft-wooded survived less than hard-wooded species, that has greater mechanical and hydraulic resistance.



Supplementary figure 5. Pairwise correlations between all covariates from our best model, retained using stepwise selection based on Akaike's information criterion (AIC). Maximum temperature over the latest year prior to the time of tree death (temp\_1; classes 0: temperatures between 25 to 26.5°C, 1: 26.5 to 28°C, 2: 28 to 29.5°C, 3: 29.5 to 31°C); maximum temperature over year before the latest (temp\_2, same classes as temp\_1); minimum humidity over year before the latest (hum\_2), minimum precipitation over the latest year prior to the time of tree death (prec\_1), minimum precipitation over year before the latest (prec\_2), average ENSO anomaly over the latest (ENSO\_2), average NAO anomaly over the latest year prior to the time of tree death (NAO\_1), average NAO anomaly over year before the latest (NAO\_2).



Supplementary figure 6. Locations of the study areas in the Amazon region, the orange square represents the Reserva Florestal Adolpho Ducke (RD) and the green square Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST). (a) Map of the Northwest of South America showing the RD and the ESST in the Central Amazon, where the black-white background is a digital elevation model (SRTM) from low (white) to high (black) elevation. (b) Map showing the study areas in the Manaus region, Amazonas State, Brazil. Spatial distribution of the survivor (yellow) and dead (red) trees in the (c) RD and (d) EEST areas. The background in (b), (c) and (d) is a Landsat8 image. Geographical coordinates are in decimal degrees. The SRTM and Landsat8 images were downloaded from <a href="https://earthexplorer.usgs.gov/">https://earthexplorer.usgs.gov/</a>.



Supplementary figure 7. Examples of dead and alive trees monitored. (a) Helicostylis sp. broken in 11/2014 (EEST). (b) Bocageopsis multiflora (Mart.) R.E. Fr., broken in 02/2016 (EEST). (c) Duckeodendron cestroides Kuhlm., broken in 03/2016 (RD). (d) Pouteria guianensis Aubl., uprooted in 12/2010 (EEST). (e) Peltogyne catingae Ducke, uprooted (EEST). (f) Bocageopsis multiflora (Mart.) R.E. Fr. killed by lightning in 2017 (EEST). (g) Duckesia verrucosa (Ducke) Cuatrec., broken in 09/2010 (EEST). (h) Aniba rosaeodora Ducke, dead standing in 02/2010 (EEST). (i) Cariniana micrantha Ducke dead standing in 01/2012 EEST. (j) Dipteryx magnifica Ducke – alive in RD. (k) Minquartia guianensis Aubl. – alive in EEST. (l) Duckeodendron cestroides Kuhlm., alive in EEST. (m) Dinizia excelsa Ducke, alive in RD. All pictures were taken during the field work by Izabela Aleixo.



#### **Supplementary Code 1**

Code for Cox proportional hazard model, fitted with monthly minimum precipitation and humidity, maximum temperature, ENSO and NAO averages, wood density as a continuous variable (in g/cm<sup>3</sup>), successional position, in three classes (pioneer, secondary and late successional, where late successional served as the baseline), leaf phenology in two classes (evergreen or deciduous, with deciduous as the baseline). These variables were included after inspection of Kaplan-Meier survivors plots.

```
library(survival)
# read dataset with 1019 trees:
z <- read.csv("treedata.csv",header=TRUE)
# make empty vectors for starttime and stoptime and an empty matrix to store these
starttime=numeric(0)
stoptime=numeric(0)
newout=matrix(nrow=0,ncol=2,0)
# 382 died trees at the end of the observation
# we have censored data `stoptime' for alive trees when we stop the observations in 12/2016
for (i in 1:1019) {
  starttime= c(starttime, as.numeric(z[i,9])+12*as.numeric(z[i,10]))
                                                                             ### starttime in months
  stoptime= c(stoptime, as.numeric(z[i,11])+12*as.numeric(z[i,12]))
                                                                            ### stoptime in months
  new<-c(0,"viva")
  if(z$survival[i]=="morta") {
    new[1]<-as.numeric(1)</pre>
    new[2] <- "morta" }</pre>
  newout <- rbind (newout, new)
}
#### make a data.frame for analysis
out2 <- data.frame(Doubles=double(length(z[,1])))</pre>
out2$fctime<-as.numeric(stoptime-starttime)
out2$failcens<-as.numeric(newout[,1])
out2$survival<-newout[,2]
out2$site<-z$site
out2$individual<-z$individual
out2$site_individual<-z$site_individual
out2$family<-z$family
out2$species<-z$species
out2$month_of_start<-z$month_of_start
out2$year_of_start<-z$year_of_start
out2$month_of_death<-z$month_of_death</pre>
out2$year_of_death<-z$year_of_death
out2$wood_density<-z$wood_density
out2$successional stage <- z$successional stage
out2$leaf_phenology<-z$leaf_phenology
### read monthly climatic dataset
zz <- read.csv("climateRD.csv",header=TRUE)</pre>
### define empty vector for new help variables
tempsmaxyr1<-numeric(0)
tempsmaxyr2<-numeric(0)
humsminyr1<-numeric(0)
humsminyr2<-numeric(0)
precsminyr1<-numeric(0)
precsminyr2<-numeric(0)
SST3avgyr1<-numeric(0)
SST3avgyr2<-numeric(0)
NAOavgyr1<-numeric(0)
NAOavgyr2<-numeric(0)
### make new variables for temperature, humidity, precipitation, SST3nino and NAO
### make averages (SST3nino=ENSO and NAO), minima (precipitation and humidity) or maxima
(temperature)
for (j in 1:1019) {
  ### determine where to startlookup in zz
  m<-out2$month of death[j]</pre>
  y<-out2$year of death[j]
  nr<-which((zz$year==y)&(zz$month==m))</pre>
  ###-----
                                            ---###
  ### take 12 temperatures for latest year
  ### and 12 temperatures for penultimate year
  ###--
                                               -###
  tempsyr1<-zz$temperature_local[nr-1:12]</pre>
  tempsyr2<-zz$temperature_local[nr-13:24]</pre>
                                             ---###
  ###--
                                    _____
                              ____
```

```
### take 12 humidities for latest year
  ### and 12 humidities for penultimate year
  ###------
                                         ----####
  humsyr1<-zz$humidity_local[nr-1:12]
  humsyr2<-zz$humidity_local[nr-13:24]
  ###--
                                          ---###
  ### take 12 precipitations for latest year
  ### and 12 precipitations for penultimate year
  ###--
                                             ###
  precsyr1<-zz$precipitation local[nr-1:12]
  precsyr2<-zz$precipitation local[nr-13:24]
  ###--
                                            - # # #
  ### take 12 ENSOvalues for latest year
  ### and 12 ENSOvalues for penultimate year
  ###--
                                            SST3syr1<-zz$SST nino3 global[nr-1:12]
  SST3syr2<-zz$SST nino3 global[nr-13:24]
  --###
  ### take 12 NAO-values for latest year
  ### and 12 NAO-values for penultimate year
  ###-----
              -----###
  NAOsyr1<-zz$NAO_global[nr-1:12]
  NAOsyr2<-zz$NAO global[nr-13:24]
  ### make new variables for analysis based on the year data
  tempsmaxyr1<-c(tempsmaxyr1,max(tempsyr1))</pre>
  tempsmaxyr2<-c(tempsmaxyr2, max(tempsyr2))</pre>
  humsminyr1<-c(humsminyr1, min(humsyr1))</pre>
  humsminyr2<-c(humsminyr2, min(humsyr2))
  precsminyr1<-c(precsminyr1,min(precsyr1))</pre>
  precsminyr2<-c(precsminyr2,min(precsyr2))</pre>
  SST3avgyr1<-c(SST3avgyr1,mean(SST3syr1))
  SST3avgyr2<-c(SST3avgyr2,mean(SST3syr2))
  NAOavgyr1<-c(NAOavgyr1, mean(NAOsyr1))
  NAOavgyr2<-c(NAOavgyr2, mean(NAOsyr2))
} # end j-loop
###------
### add new variables to dataframe
### we take also quadratic terms of temperature into account
### we center temperature around 26 degrees Celsius
###--
out2$maxtemp.past01_12<-tempsmaxyr1
out2$maxtemp.past13_24<-tempsmaxyr2
out2$minhum.past01_12<-humsminyr1
out2$minhum.past13_24<-humsminyr2
out2$minprec.past01_12<-precsminyr1
out2$minprec.past13_24<-precsminyr2
out2$avgSST3.past01_12<-SST3avgyr1
out2$avgSST3.past13_24<-SST3avgyr2
out2$avgNAO.past01 12<-NAOavgyr1
out2$avgNAO.past13 24<-NAOavgyr2
###______
### Maxtemp as factor without interactions no quadratic term 4 classes
###------
m3<-(out2$maxtemp.past01 12>26.5)*1
m3<-m3+((out2$maxtemp.past01_12)>28)*1
m3<-m3+((out2$maxtemp.past01_12)>29.5)*1
m4<-(out2$maxtemp.past13 24>26.5)*1
m4<-m4+((out2$maxtemp.past13_24)>28)*1
m4<-m4+((out2$maxtemp.past13_24)>29.5)*1
require (MASS)
options (na.action="na.fail")
coxmodqno4 <-coxph(formula=Surv(out2$fctime, out2$failcens)~out2$successional_stage+</pre>
                     factor(out2$leaf_phenology=="evergreen")+ out2$wood_density+
                     factor(m3) + factor(m4) +
                     out2$minhum.past01_12+out2$minhum.past13_24+
                     out2$minprec.past01_12+out2$minprec.past13_24+
                     out2$avgSST3.past01_12+out2$avgSST3.past13_24+
                     out2$avgNAO.past01 12+out2$avgNAO.past13 24)
summary(coxmodqno4)
AIC (coxmodqno4)
coxmodqno4_2 <- stepAIC (coxmodqno4, direction="both")
summary (coxmodqno4 2)
AIC(coxmodqno4_2)
```



# Capítulo 2

# Short term studies systematically underestimate variation in Amazon tree phenology

Aleixo, I., Barbosa, A., Nascimento T. and Norris, D. Manuscrito em revisão no periódico New Phytologist.

Title: Short term studies systematically underestimate variation in tropical tree phenology Authors: Izabela Aleixo<sup>1</sup>, Antenor Barbosa<sup>2</sup>, Thiago Nascimento<sup>2</sup>, Darren Norris<sup>1,3,4</sup>\*

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. Ephigênio Sales 2239, 69060-20 Manaus, AM, Brazil;

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. Ephigênio Sales 2239, 69060-20 Manaus, AM, Brazil;

<sup>3</sup> Coordenação de Ciências Ambientais, Universidade Federal do Amapá, Rod. Juscelino Kubitschek Km 02, 68902-280, Macapá,

<sup>4</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical, Universidade Federal do Amapá (UNIFAP), Rod. Juscelino Kubitscheck, Km 02, 68902-280, Macapá, AP, Brazil.

Total words – 3209 (Intro: 1010, Methods: 861, Results: 801, Discussion: 1487)

Number of figures: 5 (all colour)

Number of tables: 1

Supporting information

Table S1 Species functional traits.

Table S2 Species phenology profile.

Table S3 Reproductive phenology.

Table S4 Leaf phenology.

Table S5. Description of tree species size.

Figure S1-S12. Conditional inference trees of variation in phenology.

### Summary

- Changes in tree phenology provide indicators of climate change and anthropogenic impacts across tropical forests. To identify phenological changes over time requires continuous long-term monitoring, but a lack of standardization limits our ability to compare results between observational studies of long-lived tree species.
- To understand how survey length influenced observed patterns we evaluated 40 years of Amazon tree phenology. We used a novel randomization approach to artificially reduce survey times and compared the variation in metrics (interval, timing and duration) from different time samples. Random Forest models were used to identify important predictors from taxonomic, reproductive, vegetative and ecological variables. Recursive partitioning was then used to identify thresholds in important predictors.
- The timing of events varied most, with variation doubling compared to duration and interval. Taxonomy and survey length were consistently the most important predictors of variation in species phenology. The variation in phenology was under-estimated in short-term studies (<7 years).
- We found that variation in phenology was not only related to a suit of species traits but also to survey length. We emphasize caution in comparisons derived from short-term studies and the need for long-term monitoring to ensure a robust empirical base-line for evaluating anthropogenic impacts across tropical forests.

### Introduction

Tree phenology determines patterns in tropical biodiversity and ecosystem services through vegetative (e.g. leaf flushing) and reproductive cycles of flower and fruit production (Rathcke & Lacey, 1985). These phenological cycles result from species traits and respond to environmental and climatic variations (Bonan, 2008; Bonan & Doney, 2018). However, our knowledge of tropical tree phenology is still limited and restricted to relatively few species and regions (Chambers *et al.*, 2013; Fitchett *et al.*, 2015; Morellato *et al.*, 2016; Morellato *et al.*, 2018). Reaching consensus on design, method of data collection and comparable analytic methods is integral to advancing the generalisability of such sparse phenological results (Hudson, 2010).

Plants display a wide variety of phenological strategies (Rathcke & Lacey, 1985; Fitchett *et al.*, 2015), particularly in productive and species diverse tropical forests (Frankie *et al.*, 1974; Newstrom *et al.*, 1994). Phenology can reveal phylogenetic patterns (Wright & Calderon, 1995) and species adaptive responses to biotic factors, climate and resource availability (Rathcke & Lacey, 1985). Biotic factors include intra and inter-specific competition for resources, which affect plant-animal interactions with pollinators, seed dispersers, seed predators and herbivores (Rathcke & Lacey, 1985; Sigrist & Sazima, 2004). Despite the ultimate selective pressure exerted by biotic factors, climate is typically the proximate environmental cue that triggers the timing of phenological cycles (Rathcke & Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993). Therefore, phenological patterns can be affected by a combination of intrinsic species traits, biological interactions and climatic variables such as rainfall, temperature and photoperiod (Rathcke & Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993).

Vegetative and reproductive development are necessary for tree survival and the perpetuation of the species over time. Each of these cycles involves energy cost in physiological processes, production and maintenance of structures (e.g. leaves, branches, flowers, fruits and seeds), substances (e.g., secondary compounds) and biological interaction (e.g., pollination, dispersion) (Rathcke & Lacey, 1985; van Schaik *et al.*, 1993; Ashman & Schoen, 1997; Fitchett *et al.*, 2015). Thus, phenology patterns are central elements in plant carbon gain and nutrient conservation strategies (Lan Li *et al.*, 2016), and the efficiency and success of trees over time depend on the phenological strategies adopted. For example, synchronous reproduction at the community level can be triggered by climate, (Chen *et al.*, 2018) and has been hypothesized to increase reproductive success through economies of scale, recruiting more pollinators, dispersers and/or swamping seed predators through massive

flower and seed production (Kelly & Sork, 2002). In the same way, species that shed leaves during a period of higher water deficit to reduce water loss due to transpiration (deciduous strategy) may avoid the damage caused by drought (Lohbeck *et al.*, 2015; Singh & Kushwaha, 2016).

Canopy phenology is a vital indicator of environmental controls on species and ecosystems. However, tropical phenology remains one of the most challenging components to parameterize in ecosystem models (Arora & Boer, 2005; de Moura *et al.*, 2017). Although the phenology of tropical trees has been widely characterised, the sparsity of species-level knowledge and observation data leads to difficulties in the development of vegetation phenology models at community or ecosystem scales (Tang *et al.*, 2016). Phenological events are described using the timing, duration and interval between events metrics (Bawa *et al.*, 2003). Studies on plant phenology include, in addition to the description, the responses and the effect of vegetation to the environment and climatic change (Visser & Both, 2005; Bonan, 2008; Visser, 2008). However, observational studies still lack standardization and information on, for example, the effect of monitoring time on estimates of phenological patterns.

Anthropogenic impacts including climate change have established new priorities for documenting and predicting tropical tree phenology (Morellato *et al.*, 2016; Scheffers *et al.*, 2016; Bonan & Doney, 2018). Myriad estimators have been developed to model the diversity of patterns within and between different phenological stages (Rathcke & Lacey, 1985; Denny *et al.*, 2014; Fitchett *et al.*, 2015; Elmendorf *et al.*, 2016), yet all rely on estimating at least one of three fundamental metrics: the timing, duration or interval of events. Indeed, the interactions between timing, duration and frequency of biological cycles can be used to classify tree phenological patterns (Rathcke & Lacey, 1985; Newstrom *et al.*, 1994; Bawa *et al.*, 2003; Morellato *et al.*, 2018). Pioneering studies have characterized tropical tree phenology (Frankie *et al.*, 1974; Newstrom *et al.*, 1994; Wright & Van Schaik, 1994), but the priority is to now monitor changes over time to quantify impacts and establish solutions to climate change (Scheffers *et al.*, 2016; Johnson *et al.*, 2017; Bonan & Doney, 2018; Morellato *et al.*, 2018).

Phenological cycles are so complex and variable that it can be difficult to recognize them using few observations from short time series (Newstrom *et al.*, 1994; Chapman *et al.*, 1999). For example, a study from evergreen forests in Kibale, Africa showed that trends apparent after 1 or 2 years of sampling disappeared when a longer 6 year sample was analysed (Chapman *et al.*, 1999). Although it is expected that an increased number of spatial and

temporal observations improve models of phenological patterns, continuous long-term phenological studies with short intervals between observations are rare because of logistical and financial challenges associated with long-term data collection (Mendoza *et al.*, 2016). To help fill such sparse data, phenology models take advantage of remote sensing (Arora & Boer, 2005; Fitchett *et al.*, 2015). Yet, these models in turn depend on robust and comparative observational data for calibration and validation (Denny *et al.*, 2014; Fitchett *et al.*, 2015; Elmendorf *et al.*, 2016; Bonan & Doney, 2018; Morellato *et al.*, 2018).

Our objective was to evaluate how survey length affects phenological metrics and identify the minimum time necessary to robustly describe empirically observed phenological patterns in tropical trees. Specifically, we used monthly observations collected over 40 years to address the following questions:

- How does survey length affect the variation in phenology metrics for different reproductive and vegetative phenophases?
- 2) Which of taxonomic, reproductive, vegetative and ecological variables explain variation in phenology metrics for different reproductive and vegetative phenophases?
- 3) What is the minimum time necessary to robustly estimate phenology metrics for reproductive and vegetative phenophases?

<u> </u>			T:h	T (	<b>T</b> 1	Sample (Family /	Phenophase				
Region <sup>a</sup>	Country	Forest type	(years)	observation <sup>c</sup>	scale <sup>d</sup>	Species /	Flower	Fruit	Leaf	Leaf	Source
Indo Doo	ific		-			marviauais)			nusn	Tall	
Indu-1 ac	onesia	Lowland evergreen	10	Binoculars	Monthly	34 / 112 / 171	Vec	Ves	No	No	(Brearley at al. $2007$ )
Ma	laveia	Lowland dipterocarp	10	Binoculars	15-days	56 / 305 / 576	Ves	Vec	No	No	(Sakai <i>et al.</i> 1999)
Ma	lavsia	Lowland dipterocarp	13	Tran	Weekly	1/6/-	Ves	No	No	No	(Chen $et al. 2018$ )
Ma	Idagascar	Evergreen montane	12	Visually	Monthly	24 / 69 / 457	No	Ves	No	No	(Dunham et al 2018)
Ind	lia	Dry forest	2	Visually	15-days	-/38/286	Ves	Ves	No	No	(Murali & Sukumar 1994)
America	n	Dry lolest	2	visually	15-days	-7 307 200	105	105	110	110	(Ivitirali & Sukullar, 1994)
Bra	azil	Lowland Amazon	12	Binoculars	Monthly	13 / 27 / 81	Ves	Ves	Ves	Ves	(Alencar $et al$ 1979)
Bra		Lowland Amazon	27	Binoculars	Monthly	01 / 01 / 10	Ves	Ves	No	No	(Pinto et al. 2008)
Bra		Flooded Amazon	27	Binoculars	Monthly	19 / 23 / 66	Ves	Ves	Ves	Ves	(1  Into  et al., 2000) (Schöngart <i>et al.</i> 2002)
	lombia	I looded Amazon	2 4	-	Biweekly	14 / 150 / 2000	Yes	No	No	No	(Stevenson et al 2002)
Co	sta Rica	Lowland Amazon	12	Binoculars	Monthly	59 / 173 / 254	Yes	Yes	Yes	No	(Newstrom <i>et al.</i> 1994)
Co	sta Rica	Lowland Amazon	3	Binoculars	Weekly	58 / 302 / 1000	Yes	No	No	No	(Rawa $et al = 2003$ )
Par	namá	Lowland rainforest	30	Tran	Weekly	- / 250 to 397 / -	Yes	No	No	Yes	(Detto $et al = 2018$ )
Par	namá	Lowland rainforest	30	Trap	Weekly	16/19/-	Yes	No	No	No	(Wright & Calderón 2018)
Dry troni	ical	Lowind fulliorest	50	map	weekiy	10/19/	105	110	110	110	(Wright & Calderon, 2010)
Ind	ia	Dry deciduous	2	Tagged twigs	Monthly	- / 9 / 90	No	No	Yes	Yes	(Kushwaha & Singh 2005)
Ind	ia	Dry deciduous	$\frac{1}{2}$	Tagged twigs	Monthly	1/1/1	Yes	Yes	Yes	Yes	(Singh & Kushwaha, 2005)
			_	108800 00185		- , - , -					(Bullock & Solis-Magallanes.
Mé	exico	Lowland deciduous	3.5	-	Monthly	36 / 108 / 1094	Yes	Yes	Yes	Yes	(1990)
Bra	azil	Dry cerrado	7	Visually	Monthly	- /106 / 2112	No	No	Yes	Yes	(de Camargo et al., 2018)
Bra	azil	Atlantic rainforest	1.4	Binoculars	Monthly	- / 324 / 1262	Yes	Yes	Yes	Yes	(Morellato et al., 2000)
African											
Ug	anda	Lowland evergreen	15	Visually	Monthly	- / 43 / 326	No	Yes	No	No	(Chapman <i>et al.</i> , 2018)
Ug	anda	Semi-deciduous	24	Visually	Monthly	35 / 125 / 2526	Yes	Yes	No	No	(Babweteera et al., 2018)
Ke	nya	Flooded	1.4	Visually	Monthly	- / 16 / 240	Yes	Yes	No	No	(Kinnaird, 1992)
Co	ngo	Lowland rainforest	10	-	10-days	- / 158 / 3642	Yes	Yes	No	Yes	(Couralet et al., 2013)
											(Polansky & Boesch,
Côt	te d'Ivoire	Lowland rainforest	12	Binoculars	Monthly	- /44 / 984	No	Yes	No	No	2013)(Polansky & Boesch,
					•						2013)(Polansky & Boesch, 2013)
Côt	te d'Ivoire	Lowland rainforest	4	Tagged twigs	Monthly	- / 38 / 797	Yes	Yes	Yes	Yes	(Anderson <i>et al.</i> , 2005)

Table 1: Tropical tree phenology. Examples of tropical tree phenology studies illustrating differences in survey designs adopted. This is not an exhaustive listing, but references are indicative of tropical tree phenology studies across different regions.

<sup>a</sup> Region follows the five major phylogenetic tropical forest regions: (i) Indo-Pacific, (ii) Subtropical, (iii) African, (iv) American, and (v) Dry forests (Slik *et al.*, 2018). <sup>b</sup> Number of consecutive years of phenological monitoring. <sup>c</sup> Type of phenological observation in the field.

### 1 Materials and Methods

2 *Research sites* 

3 Research was carried out in dense humid terra firme (unflooded) forest of Reserva 4 Florestal Ducke (hereafter RD) located 2°55'S, 59°58'W, and the Estação Experimental de Silvicultura Tropical (hereafter EEST) located 2°60'S, 60°05'W in the Central Amazon, 5 6 Brazil. The vegetation is old-growth evergreen forest, with closed canopy of 30-37 m, and 7 emergent trees reaching 45 m (Ribeiro et al., 1999). Sites have high species diversity, and the 8 dominant tree families Burseraceae, are Fabaceae, Sapotaceae, Lecythidaceae, 9 Chrysobalanaceae, Moraceae and Lauraceae (Ribeiro et al., 1999). The two sites are 30 km 10 apart and both experience an "Am" tropical climate according to Köppen-Geiger 11 classification, with dry and rainy season governed by monsoon (Peel et al., 2007). Annual 12 rainfall at RD averaged 2523 mm over the last 52 years and mean annual temperature was 26°C (Coordenação de Pesquisas em Clima e Recursos Hídricos - CPCRH - INPA, 13 14 unpublished data). The drier and warmer months are from June to November, and wetter 15 months from December to May. Two to three months per year (between July and September) 16 experience a water deficit, in which evapotranspiration exceeds monthly rainfall (i.e. less than 17 100 mm per month). Soil characteristics are related to topography along a hydro-edaphic 18 gradient. Generally, higher and flat areas of landscape (plateaus) have more fertile and clayey 19 Oxisols (in the US Soil Taxonomy), slopes have Utilsols and valleys have sandy and 20 generally less fertile Spodosols. Soils in both sites are acidic and poor in phosphorus, 21 exchangeable cations, while often high in aluminium (Chauvel et al., 1987).

22

Phenological data collection

23 Tree phenology was evaluated through monthly observations of 312 mature trees from 24 32 species. These 32 species are representative of the diversity in Amazon forests (e.g. 25 Fabaceae, Lauraceae, Lecythidaceae, Sapotaceace, and others), including pioneer, secondary 26 and late successional species (Supporting Information Table S1) with diverse vegetative and 27 reproductive phenologies (Supporting Information Table S2). For each species, 7 to 13 trees 28 were monitored (Supporting Information Table S1). The start date of monitoring varied 29 between individuals from 1965 to 1670 in RD and 1974 to 1977 in EEST. We standardized 30 the beginning of the monitoring in the year 1970 for the RD and 1975 for the EEST. All 31 selected trees were healthy, reproductive, and with good phenotypic characteristics for each 32 species (i.e., size - diameter at breast height, height, stem shape, position and crown shape). 33 Each tree was observed monthly from the forest floor with binoculars (E LEITZ - 7x50). To minimize data collection problems related to observer bias, monitoring was performed by
 experienced technicians at more than one viewing angle.

36 Data Analyses

37 As the monitoring of different trees started in different years, we standardized the analysis using a 40 years subset of the data collected for each tree. Trees that died before 38 39 completing 60 months (5 years) of monitoring (potentially indicative of poor health) or that 40 presented less than 3 phenological events during the whole time-series were excluded from all 41 analyses. We analysed phenology from the first 40 years of monthly observations from all 42 remaining trees (N = 308). Trees that died during the survey (n = 86) were retained in the 43 analyses but we excluded the final 60 months (5 years) of monitoring to reduce the possible 44 confounding effect of senescence on the observed phenological patterns.

45 To analyse phenological data, we consider four distinct phenophases, including as 46 reproductive events the grouped stages of i) flowering (floral buds, full bloom, end flowering) 47 and ii) fruiting (new fruits, ripe fruits, ripe fruits and seeds); and as vegetative events iii) leaf 48 fall (leafless canopy) and iv) the production of new leaves (leaf unfolding, new leaves). We 49 obtained for each tree and each phenophase the total number of events, the interval between 50 events, defined as the number of months between consecutive events; duration, as the number 51 of months during a phenological event and timing, defined as the first month when each event 52 started. The mean, median, standard deviation and coefficient of variation were calculated for 53 each tree along the time series, and then summarized for each species (Supporting 54 Information Table S3, S4).

55

### Survey time resampling

56 From the original 40 years subset we used a randomization process to resample survey 57 lengths from 1 to 30 years per tree. We chose a maximum of 30 years as this was the 58 maximum length of tropical tree phenology studies (Table 1). To reflect a typical phenology 59 survey, a random starting date was selected and then a randomly selected survey length added 60 to establish the finishing date. This process was repeated 99 times for each survey length for 61 each tree, providing a total of 29,272,320 random surveys for the 308 trees (926,640 random 62 surveys per tree). The observed phenology that occurred during the randomly selected survey 63 periods was then obtained for each survey length in each individual tree.

To identify important variables affecting the phenology metrics we used Random Forest (Breiman, 2001; Liaw & Wiener, 2002), with variable importance established using the unscaled permutation importance of 999 trees. To avoid known bias towards correlated

67 variables when using permutation importance (Strobl et al., 2008) we selected 10 weakly 68 correlated variables (pair-wise correlation < 0.40, Spearman correlation between continuous 69 variables, polychoric correlation between categorical variables and polyserial between 70 continuous and categorical variables). These 10 variables were selected to represent 71 taxonomic relatedness (Family), and key reproductive (seed weight, seed storage type, fruit 72 type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (DBH, mortality rate, wood 73 density, pollinator) that are widely associated with the phenology of tropical canopy trees 74 (Rathcke & Lacey, 1985; van Schaik et al., 1993). Conditional inference trees (Hothorn et al., 75 2006; Hothorn & Zeileis, 2015) were then used to identify thresholds in the five most 76 important variables identified by the Random Forest models. Adopting conditional inference, 77 avoids systematic bias caused by relying on a single analytical approach.

### 78 Results

79 Reproductive and vegetative patterns of large trees in Central Amazon were described from phenological metrics analysed over 40 years of monthly monitoring. As expected, the 80 81 phenological patterns varied markedly between phenophases and between individuals (Fig. 82 1a,b). The vegetative cycles tended to occur sub-annually or annually, while reproduction was 83 most commonly observed supra-annually and the interval between reproductive events varied 84 from 6 months to over 8 years (Fig. 1b) Massive leaf flush may last only one or two weeks 85 but duration will appear to be longer because a leaf remains bright green for 1-2 months after 86 flushing. This may prolong the "New leaves" duration in panel 'c' ((Yang et al., 2014)).



87

Figure 1: Forty years of Amazon tree phenology. Phenological patterns observed in 308 trees from 32 species, monitored monthly over 40 years. (a) the total number of observed events for different phenologies; (b) interval between events; (c) the average duration of events and (d) the accumulated time, which is the proportion between the total months (sum of duration) and the total number of months of monitoring of each tree. The grey shaded areas represent the density distribution of observations and red boxplots show median values with lower and upper hinges corresponding to the first and third quartiles (25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles).

A strong seasonal pattern in the timing of the first month of phenological events was found (Fig. 2a,b). The first month of flowering occurs during the transition from dry to wet months (between August and November) for over 70% of trees (196 individuals, Fig. 2a). And fruiting began mainly in the wetter months between October and January, for example. 236 or 75% of individuals fruited in October (Fig 2a).



99

Figure 2: Phenology timing. Patterns of timing (mean first month) for leafless, new leaves, flowering and fruiting in 308 Amazon trees, over 40 years of monthly monitoring. (a) Percentage of trees with at least one event of the phenophase during the month over 40 years. (b) Species level patterns, with red boxplots showing circular mean and standard deviation. Species are ordered high to low by the mean rainfall during the same month as the phenophase events (i.e. events of the first listed species are most likely to start during the wet season).

105 We found different degrees of deciduousness between individual trees and species (Fig. 106 3, Fig. 4). Over the 40 years of monitoring all individuals of 13 species had at least one 107 leafless event (Cariniana micrantha, Hevea guianensis, Carvocar villosum, Parkia pendula, 108 Peltogyne catingae, Parkia multijuga, Enterolobium schomburgkii, Peltogyne paniculata, 109 Hymenaea intermedia, Dipteryx magnifica, Brosimum potabile, Dipteryx odorata and Dinizia 110 *excelsa*). Of these 13 species, the time accumulated without leaves during the monitoring 111 varied considerably, for example individuals of C. micrantha (one of four known deciduous 112 species, Supporting Information Table S2), remained leafless for 13 to 25% of the monitoring 113 time, whereas D. odorata individuals (semi-deciduous species) were leafless from 3 to 11%
of the monitoring time. On average, at least one leafless event occurred annually for all deciduous species, with an average duration varying from 1 to 2.5 months. The time of occurrence was predominantly the dry season, with some species losing their leaves at the beginning and others at the end of the dry season (Fig. 2b).

118 The monitoring time affected the proportion of individuals observed with an event (Fig. 119 3a), number of events (Fig. 3b) and the variance of the metrics (Fig. 4). For reproductive 120 events, the proportion of monitored individuals stabilised close to 10 years of monitoring, 121 when approximately 90% of individuals were observed to reproduce. This means that 122 reproductive events can be rare for some individuals, and continuous monitoring of less than 123 10 years will not be sufficient to register reproductive phenology in all trees. In contrast, in 124 only one year of monitoring it was possible to observe new leaf events for  $\sim 75\%$  of the trees 125 (Fig. 3a). After eight years of continuous monitoring, practically all trees are observed with 126 new leaves. This pattern is similar for leaf loss of deciduous species, after one year leafless 127 was observed for 75% of individuals in deciduous species, while it is close to 0% for 128 evergreen species (Fig 3a). Only after 15 years of monitoring did the proportion of evergreen 129 individuals with leafless events stabilise, with ~ 25% of individuals of species recorded 130 without leaves (Fig 3a).



131 132

Figure 3. Phenology events. Patterns in the phenological events (leafless, new leaves, flowering and fruiting) from randomization of observations from 308 Amazon trees. a) Percentage of trees with at least one event during a survey. b) Survey time taken to obtain 50 events (representing a minimum of 5 events for 10 trees). Coloured points and loess trend lines are added as a visual guide, providing an illustrative example of differences due to species leaf exchange traits: evergreen (green), semi-deciduous (yellow) and deciduous (brown) species.

138 We evaluated the coefficient of variation of each phenological metric using different 139 survey time intervals and found that the coefficient of variation tended to be underestimated 140 during short surveys (Fig. 4a,b,c). Timing was the phenological metric with the highest 141 coefficient of variation (Fig. 4c). There was substantial variation in the timing of reproductive 142 events and also for leaf loss in evergreen species (Fig. 4c). Variation in the interval between 143 events tended to stabilise after 5 years of monitoring (Fig. 4b). Overall there was less 144 variation in the duration of the different phenophases, yet evergreen species showed most 145 variation in the duration of leafless events (Fig. 4a).





Figure 4. Phenology variation. Patterns of variation in the phenological events (leafless, new leaves, flowering and fruiting) from randomization of observations from Amazon trees. Points represent the variation within each species for each of the different survey lengths. The coefficient of variation in three metrics (a) duration, (b) interval and (c) timing) was calculated for different survey lengths (1 – 30 year). Coloured points and loess trend lines are added as a visual guide, providing an illustrative example of differences due to species leaf exchange traits: evergreen (green), semi-deciduous (yellow) and deciduous (brown) species.

153 Different combinations of taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, 154 fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological (DBH, mortality rate, wood 155 density, pollinator) variables explained the variation in the three different phenology metrics 156 of duration, interval and timing (Fig. 5). Overall, taxonomy was the most important variable, 157 being first ranked in 6 of 12 phenophase-metric combinations and included in the top three 158 ranked variables for all phenophase-metric combinations (Fig. 5). Survey length was also 159 consistently selected as an important (top three ranked) variable especially for interval and 160 duration of phenophases (Fig. 5).

161





Figure 5. Variable importance. Variables affecting the coefficient of variation in phenology (leafless, new leaves, flowering and fruiting) summarised from randomization of observations in 32 Amazon tree species. Explanatory variables are ordered high to low by the median ranked importance value (i.e. first listed variable is most important across the 12 phenology-metric combinations). Importance measured via permutated differences in mean square error (IncMSE) and ranked within each phenology- metric combination.

168 The conditional inference trees established important change points in the variation of 169 species phenology (Supporting Information Fig. S1-S12). The variation in the interval 170 between events was underestimated in short-term studies for all phenologies (4, 5, 7 and 4 171 years for fruiting, flowering, new leaves and leafless respectively, Supporting Information 172 Fig. S5-S8). The variation in phenologies also depended on taxonomy and species traits such 173 that longer survey lengths were necessary to robustly establish the variation in the intervals 174 between reproduction (> 12 years in some species: B. multiflora, C. villosum, S. globulifera 175 and H. guianensis, Supplemental Information Fig. S5, S6) and duration of flowers (>12 years 176 in some species with 1000 seed weights > 500g, Supplemental Information Fig. S9).

177

# Discussion

178 We show the importance of survey length for understanding variation in Amazon tree 179 phenology. We establish not only the suit of important taxonomic, reproductive, vegetative 180 and ecological variables but also minimum survey time necessary to adequately explain 181 variation in tropical tree phenology metrics. Not only does this contribute to the development 182 of standardized observational studies but also to the establishment of minimum requirements 183 for robust base-line data used to validate models derived from remote-sensing assessments. 184 To our knowledge, our study is the first to quantify predictors of variation in phenological 185 estimators from 40 years of empirical observations (leafless, new leaves, flower and fruit) 186 among tropical tree species. We first discuss how taxonomic, reproductive, vegetative and 187 ecological variables explain variation in phenology metrics for different reproductive and 188 vegetative phenophases. We then discuss the potential to inform widely applicable 189 improvements that will generate a substantial advance in our ability to compare results 190 between long-term tropical tree phenology studies.

191

## Variation in phenology

192 We found that timing was the most variable and least predicable of the phenology 193 metrics. The timing (mean first month) of phenological events varied more than twice that of 194 the duration or interval between events. Timing is frequently used to identify phenological 195 shifts and evaluate climate change impacts (Hanley & Parmesan, 2015; Hoegh-Guldberg et al., 2018) so this increased variation in timing reinforces the challenges to establishing robust 196 197 estimates of assemblage-wide phenological patterns in highly diverse tropical forests (Frankie 198 et al., 1974; Gentry, 1974; van Schaik et al., 1993; Wright & Van Schaik, 1994; Chambers et 199 al., 2013).

200 Our findings agree with previous studies that show phenological cycles are extremely 201 variable among taxa (Rathcke & Lacey, 1985). We found that taxonomic, reproductive, 202 vegetative and ecological variables were all important in explaining variation in tropical tree 203 phenology. Yet the importance of different variables differed between both phenology and 204 metrics. Although taxonomy was generally the most important variable across all phenology-205 metric combinations, reproductive (seed size) and ecological (size – DBH) traits were more 206 important in explaining the variation in timing of new leaves. Indeed the size of trees (DBH) 207 was the most important ecological trait across all phenology-metric combinations. This could 208 be explained by two non-mutually exclusive hypotheses. Firstly size is strongly associated 209 with tree physiology (Berry et al., 2017) and secondly DBH was strongly correlated with tree 210 height (Spearman r = 77.7%), and the importance of DBH could therefore also be interpreted 211 as a proxy for tree height, which is an important determinant of both coarse (Wright & 212 Calderón, 2018) and fine (Smith et al., 2019) scale leaf responses to solar irradiance. We 213 found that on average the majority (75%) of species first produced new leaves in the dry 214 season, during months with less than 200 mm of rainfall. This agrees with previous studies 215 that show the timing of new leaves in tropical evergreen forests is directly associated with 216 increased irradiance and driest months, probably because young leaves can be more 217 productive (optimizing the use of available light) and safer (more drought tolerant) compared 218 to older leaves (Wright & Van Schaik, 1994; Wright & Calderón, 2018).

219 The importance of understanding the interdependencies between different phenologies 220 is only recently being established as a focus for studies in both temperate (Gougherty & 221 Gougherty, 2018) and tropical (Morellato et al., 2018) forests. We found that it was necessary 222 to consider patterns in previous and subsequent phenology to adequately explain variation in 223 tropical tree phenology. The differences we found in the importance of traits in the different 224 phenology stages highlight the importance of dependencies in the sequence of phenologies. 225 Seed weight was more important than specific leaf area in explaining the variation in the 226 timing of new leaves, variation in timing of flowers was explained by a combination of traits 227 from vegetative (specific leaf area) and subsequent reproductive phenologies (fruit type), 228 whereas variation in the timing of fruits was explained by three ecological traits (DBH, wood 229 density and mortality rate), which were more important than the expected reproductive traits 230 (seed weight and fruit type). (Gougherty & Gougherty, 2018; Morellato et al., 2018)

Patterns in leaf exchange clearly highlight the importance of long-term phenologysurveys (Wright & Calderón, 2018). For example, although we found that only one year was

needed to record new leaves in 75% of deciduous and semi-deciduous trees, at least four years were necessary to establish the variation in timing of new leaves. Interannual variations in rainfall and temperature affect deciduousness at species and individual levels, and general trends in leaf fall and leaf flush are important indicators of susceptibility to future climate change scenarios (Kikuzawa, 1991; Kikuzawa, 1995; de Camargo *et al.*, 2018).

238 Leaf exchange strategies of tropical trees are recognized to have important effects at the 239 ecosystem scale because they are linked to a range of processes, including carbon uptake, 240 water and energy fluxes, resource availability and nutrient cycling (van Schaik et al., 1993; 241 Fitchett et al., 2015; Hanley & Parmesan, 2015; Singh & Kushwaha, 2016). Evergreen 242 species flush new leaves constantly or on shoots while senescent leaves are shed are probably 243 characteristic of the humid tropics. In contrast, leaves of deciduous species are typically shed 244 early in the dry season followed by a strong dehydration of the stem. The trees remain bare 245 until the rehydration of the stem after the first rainfalls induce a synchronous leaf flushing in 246 the first weeks of the rainy season (Schöngart *et al.*, 2002). Deciduous species avoid losing 247 foliar resources by resorbing them and then dropping the leaves before the onset of a drought. 248 Evergreen species have the advantage of a year-round ability to photosynthesise and they 249 manage important growth at the beginning of the favourable season, before the seasonally 250 green species start competing for light.

A combination of taxonomic, reproductive, vegetative and ecological variables was important in explaining variation in timing of vegetative and reproductive phenologies. Yet, survey length was by far the most important variable for explaining variation in the interval between phenology events. Variation in the interval between events will directly affect the precision and accuracy of the estimates of frequency and regularity of different phenology stages.

257

### Unexplained and undetected variation

258 Our study with 32 species will probably underestimate variation in tropical tree 259 phenology, and as such our survey length estimates are likely to represent the minimum time 260 necessary to robustly quantify variation in tropical tree phenology metrics. Only after 15 years 261 of monitoring did the proportion of evergreen individuals with leafless events stabilise, with ~ 262 25% of evergreen individuals recorded without leaves (Fig 3a). This finding suggests that 263 short-term studies will underestimate the deciduousness of species considered evergreen in 264 tropical rainforests. Even in evergreen species some individuals can have periods without 265 leaves. A degree of deciduousness is an important adaptation to survive during severe

drought, because it helps avoid desiccation (Lohbeck *et al.*, 2015). The occurrence of leafless
events in evergreen species could be related to incomplete definitions of the leaf exchange
patterns in these species and/or responses to climatic factors such as extreme dry spells
(Kushwaha & Singh, 2005; Singh & Kushwaha, 2016; de Camargo *et al.*, 2018).

270 Rare events can be missed with monthly surveys and shorter monitoring intervals are 271 likely to improve precision and accuracy of phenological observations (Newstrom et al., 272 1994; Bawa et al., 2003; Stevenson et al., 2008). The logistical considerations of conducting 273 observations of tropical tree phenology are the main limiting factor to increasing the 274 frequency of observational studies. But at the same time the duration of events in large 275 tropical trees is generally more prolonged compared with that of smaller and/or shorter lived 276 species. Extreme climate events are linked with marked changes in tropical tree mortality 277 (Aleixo et al., 2019) and phenology (Visser & Both, 2005). El Niño and La Niña episodes 278 typically last nine to 12 months, with the duration of extreme events (e.g. drought) generally 279 lasting months in tropical forests. Monthly phenological observations are therefore likely to 280 be more than adequate to document meaningful phenological changes in response to climate 281 change.

282 Remotely sensed leaf phenology data (e.g. NDVI/EVI) are perhaps the most widely 283 used to understand global, regional and local plant-climate interactions. Yet, the physiological 284 and statistical validity of remotely sensed "green" indices remains intensely debated in 285 tropical forests (Marengo & Espinoza, 2016; Panisset et al., 2018). An increase in greenness 286 (higher Enhanced Vegetation Index-EVI) for the 2005 drought was obtained (Saleska et al., 287 2007), whereas a wide spread decline in photosynthetic activity (lower EVI) for the 2010 288 drought was observed by (Xu et al., 2011). These differences remain unresolved, at least in 289 part due to a lack of ground-based observational data. Before comparisons can be made across 290 studies our findings suggest that a minimum of seven years of phenological observations are 291 required to obtain robust estimates of the variation in vegetative phenology. Care must be 292 taken to include only long-term data sets that adequately represent the variation in species 293 phenology when validating remotely sensed and model estimates.

294

#### Acknowledgements

The authors thank the researchers Vivaldo Campbell de Araújo and Jurandyr da Cruz Alencar for implementing the phenological research and selecting the trees at the beginning of the monitoring. Numerous grants have financed more than 50 years of research. We are grateful to the Coordination of Technology and Innovation (COTEI) and Forestry Research 299 Group of Amazon Species - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) for

300 providing data and to the field technicians José Maciel, Manoel Azevedo, Lorivaldo Reis and

301 Edilson Nascimento for the intense field work. I.A. was supported by the PDSE programme

302 (88881.1349/84/2016-01), from the Brazilian Federal Agency for Support and Evaluation of

- 303 Graduate Education (CAPES).
- 304

# Author Contributions

A.B., D.N. and I.A. planned and designed the research. A.B, I.A. and T.N. collected and/or managed phenology data. D.N. wrote the core functions to process the phenology data and the randomization scheme. D.N. and I.A. performed the data analyses. D.N. and I.A. drafted the manuscript. All authors contributed towards writing the final manuscript.

- 309
- 310 **References**
- Aleixo I, Norris D, Hemerik L, Barbosa A, Prata E, Costa F, Poorter L. 2019. Amazonian
   rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate Change* 9(5): 384-388.
- Alencar JdC, Almeida Rd, Fernandes N. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta
   tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica*.
- Anderson DP, Nordheim EV, Moermond TC, Gone Bi ZB, Boesch C. 2005. Factors
   Influencing Tree Phenology in Taï National Park, Côte d'Ivoire 1. *Biotropica: The* Journal of Biology and Conservation 37(4): 631-640.
- Arora VK, Boer GJ. 2005. A parameterization of leaf phenology for the terrestrial
   ecosystem component of climate models. *Global Change Biology* 11(1): 39-59.
- Ashman T-I, Schoen DJ. 1997. The cost of floral longevity in Clarkia tembloriensis: An
   experimental investigation. *Evolutionary Ecology* 11(3): 289-300.
- Babweteera F, Plumptre AJ, Adamescu GS, Shoo LP, Beale CM, Reynolds V, Nyeko P,
   Muhanguzi G. 2018. The ecology of tree reproduction in an African medium altitude
   rain forest. *Biotropica* 50(3): 405-417.
- Bawa KS, Kang H, Grayum MH. 2003. Relationships among the time, frequency, and
   duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90(6):
   877-887.
- Berry ZC, Looker N, Holwerda F, Gómez Aguilar LR, Ortiz Colin P, González
   Martínez T, Asbjornsen H. 2017. Why size matters: the interactive influences of tree
   diameter distribution and sap flow parameters on upscaled transpiration. *Tree Physiology* 38(2): 263-275.
- Bonan GB. 2008. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate
   Benefits of Forests. *Science* 320(5882): 1444-1449.
- Bonan GB, Doney SC. 2018. Climate, ecosystems, and planetary futures: The challenge to
   predict life in Earth system models. *Science* 359(6375): eaam8328.
- Brearley FQ, Proctor J, Suriantata, Nagy L, Dalrymple G, Voysey BC. 2007.
   Reproductive phenology over a 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. *Journal of Ecology* 95(4): 828-839.
- 340 Breiman L. 2001. Random forests. *Machine learning* **45**(1): 5-32.

- Bullock SH, Solis-Magallanes JA. 1990. Phenology of Canopy Trees of a Tropical
   Deciduous Forest in Mexico Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous
   Forest in Mexico1. *Biotropica* 22(1): 22-35.
- Chambers LE, Altwegg R, Barbraud C, Barnard P, Beaumont LJ, Crawford RJ,
   Durant JM, Hughes L, Keatley MR, Low M. 2013. Phenological changes in the
   Southern Hemisphere. *PloS one* 8(10): e75514.
- Chapman CA, Valenta K, Bonnell TR, Brown KA, Chapman LJ. 2018. Solar radiation
   and ENSO predict fruiting phenology patterns in a 15-year record from Kibale
   National Park, Uganda. *Biotropica* 50(3): 384-395.
- Chapman CA, Wrangham RW, Chapman LJ, Kennard DK, Zanne AE. 1999. Fruit and
   flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *Journal of Tropical Ecology* 15(2): 189-211.
- Chen YY, Satake A, Sun IF, Kosugi Y, Tani M, Numata S, Hubbell SP, Fletcher C, Nur
   Supardi MN, Wright SJ. 2018. Species-specific flowering cues among general
   flowering Shorea species at the Pasoh Research Forest, Malaysia. *Journal of Ecology* 106(2): 586-598.
- Couralet C, Van den Bulcke J, Ngoma L, Van Acker J, Beeckman H. 2013. Phenology in
   functional groups of central African rainforest trees. *Journal of Tropical Forest Science*: 361-374.
- de Camargo MGG, de Carvalho GH, Alberton BdC, Reys P, Morellato LPC. 2018.
   Leafing patterns and leaf exchange strategies of a cerrado woody community.
   *Biotropica* 50(3): 442-454.
- de Moura YM, Galvão LS, Hilker T, Wu J, Saleska S, do Amaral CH, Nelson BW,
   Lopes AP, Wiedeman KK, Prohaska N. 2017. Spectral analysis of amazon canopy
   phenology during the dry season using a tower hyperspectral camera and modis
   observations. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 131: 52-64.
- Denny EG, Gerst KL, Miller-Rushing AJ, Tierney GL, Crimmins TM, Enquist CAF,
   Guertin P, Rosemartin AH, Schwartz MD, Thomas KA, et al. 2014. Standardized
   phenology monitoring methods to track plant and animal activity for science and
   resource management applications. *International Journal of Biometeorology* 58(4):
   591-601.
- 372 Detto M, Wright SJ, Calderón O, Muller-Landau HC. 2018. Resource acquisition and
   373 reproductive strategies of tropical forest in response to the El Niño–Southern
   374 Oscillation. *Nature communications* 9(1): 913.
- Dunham AE, Razafindratsima OH, Rakotonirina P, Wright PC. 2018. Fruiting
   phenology is linked to rainfall variability in a tropical rain forest. *Biotropica* 50(3):
   396-404.
- Elmendorf SC, Jones KD, Cook BI, Diez JM, Enquist CAF, Hufft RA, Jones MO, Mazer
   SJ, Miller-Rushing AJ, Moore DJP, et al. 2016. The plant phenology monitoring
   design for The National Ecological Observatory Network. *Ecosphere* 7(4).
- Fitchett JM, Grab SW, Thompson DI. 2015. Plant phenology and climate change: Progress
   in methodological approaches and application. *Progress in Physical Geography* 39(4):
   460-482.
- Frankie GW, Baker HG, Opler PA. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*: 881-919.
- 387 Gentry AH. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*:
   64-68.

- Gougherty AV, Gougherty SW. 2018. Sequence of flower and leaf emergence in deciduous
   trees is linked to ecological traits, phylogenetics, and climate. *New Phytologist* 220(1):
   121-131.
- Hanley ME, Parmesan C. 2015. Plants and climate change: complexities and surprises.
   Annals of Botany 116(6): 849-864.
- 394 Hoegh-Guldberg O, Jacob D, Taylor M, Bindi M, Brown S, Camilloni I, Diedhiou A, 395 Djalante R, Ebi KL, Engelbrecht F, et al. 2018. Impacts of 1.5°C Global Warming 396 on Natural and Human Systems. In: Masson-Delmotte V, Zhai P, Pörtner H-O, Roberts D, Skea J, Shukla PR, Pirani A, Moufouma-Okia W, Péan C, Pidcock R, 397 398 Connors S, Matthews JBR, Chen Y, Zhou X, Gomis MI, Lonnoy E, Maycock T, 399 Tignor M, Waterfield T eds. Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on 400 the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global 401 greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response 402 to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate 403 poverty. Geneva, Switzerland: World Meteorological Organization, 177-311.
- 404 Hothorn T, Hornik K, Zeileis A. 2006. Unbiased recursive partitioning: A conditional
   405 inference framework. *Journal of Computational and Graphical statistics* 15(3): 651 406 674.
- 407 Hothorn T, Zeileis A. 2015. partykit: A Modular Toolkit for Recursive Partytioning in R.
   408 *Journal of Machine Learning Research* 16: 3905-3909.
- Hudson IL. 2010. Interdisciplinary approaches: towards new statistical methods for
   phenological studies. *Climatic Change* 100(1): 143-171.
- Johnson CN, Balmford A, Brook BW, Buettel JC, Galetti M, Guangchun L, Wilmshurst
   JM. 2017. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene.
   Science 356(6335): 270-275.
- Kelly D, Sork VL. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review* of Ecology and Systematics 33(1): 427-447.
- 416 Kikuzawa K. 1991. A Cost-Benefit Analysis of Leaf Habit and Leaf Longevity of Trees and
   417 Their Geographical. *The American Naturalist* 138(5): 1250-1263.
- 418 Kikuzawa K. 1995. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants.
   419 *Canadian Journal of Botany* 73(2): 158-163.
- 420 Kinnaird MF. 1992. Phenology of flowering and fruiting of an East African riverine forest
   421 ecosystem. *Biotropica*: 187-194.
- 422 Kushwaha C, Singh K. 2005. Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in
   423 India. *Journal of Tropical Ecology* 21(1): 47-56.
- Lan Li F, Liu X, Bao WK. 2016. Leaf lifespan is positively correlated with periods of leaf
   production and reproduction in 49 herb and shrub species. *Ecology and Evolution* 6(11): 3822-3831.
- 427 Liaw A, Wiener M. 2002. Classification and regression by randomForest. *R news* 2(3): 18428 22.
- Lohbeck M, Lebrija-trejos E, Martínez-ramos M, Meave JA, Poorter L, Bongers F.
  2015. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are
  Similar but Differ in Their Consequences for Succession. *PloS one* 10(4): e0123741.
- 432 Marengo JA, Espinoza J. 2016. Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: causes,
   433 trends and impacts. *International Journal of Climatology* 36(3): 1033-1050.
- 434 Morellato LPC, Abernethy K, Mendoza I. 2018. Rethinking tropical phenology: insights
   435 from long-term monitoring and novel analytical methods. *Biotropica* 50(3): 371-373.
- 436 Morellato LPC, Alberton B, Alvarado ST, Borges B, Buisson E, Camargo MGG,
   437 Cancian LF, Carstensen DW, Escobar DF, Leite PT. 2016. Linking plant
   438 phenology to conservation biology. *Biological Conservation* 195: 60-72.

- 439 Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC, Zipparro VB. 2000.
   440 Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study 1. *Biotropica* 32(4b): 811 441 823.
- 442 Murali K, Sukumar R. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai,
   443 southern India. *Ecology* 82: 759-767.
- 444 Newstrom ALE, Frankie GW, Baker HG. 1994. A New Classification for Plant Phenology
   445 Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva,
   446 Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- Panisset JS, Libonati R, Gouveia CMP, Machado-Silva F, França DA, França JRA,
  Peres LF. 2018. Contrasting patterns of the extreme drought episodes of 2005, 2010
  and 2015 in the Amazon Basin. *International Journal of Climatology* 38(2): 10961104.
- 451 Pinto AM, Morellato L, Barbosa AP. 2008. Fenologia reprodutiva de Dipteryx odorata
  452 (Aubl.) Willd (Fabaceae) em duas áreas de floresta na Amazônia Central. Acta
  453 Amazonica: 643-649.
- 454 Polansky L, Boesch C. 2013. Long-term changes in fruit phenology in a West African
   455 lowland tropical rain forest are not explained by rainfall. *Biotropica* 45(4): 434-440.
- 456 Rathcke B, Lacey EP. 1985. Phenological Patterns of Terrestrial Plants. Annual Review of
   457 Ecology and Systematics 16(1): 179-214.
- 458 Sakai S, Momose K, Yumoto T, Nagamitsu T, Nagamasu H, Hamid AA, Nakashizuka T.
  459 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general
  460 flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American Journal of*461 *Botany* 86(10): 1414-1436.
- 462 Saleska SR, Didan K, Huete AR, Da Rocha HR. 2007. Amazon forests green-up during
   463 2005 drought. *Science* 318(5850): 612-612.
- Scheffers BR, De Meester L, Bridge TC, Hoffmann AA, Pandolfi JM, Corlett RT,
   Butchart SH, Pearce-Kelly P, Kovacs KM, Dudgeon D. 2016. The broad footprint
   of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354(6313): aaf7671.
- 467 Schöngart J, Piedade MTF, Ludwigshausen S, Horna V, Worbes M. 2002. Phenology and
   468 stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of* 469 *Tropical Ecology* 18(4): 581-597.
- 470 Sigrist MR, Sazima M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of
   471 neotropical malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding
   472 system. Annals of Botany 94(1): 33-41.
- 473 Singh KP, Kushwaha CP. 2005. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics.
   474 *Current Science* 89(6): 964-975.
- 475 Singh KP, Kushwaha CP. 2016. Deciduousness in tropical trees and its potential as indicator
   476 of climate change: A review. *Ecological Indicators* 69(October): 699-706.
- Slik JWF, Franklin J, Arroyo-Rodríguez V, Field R, Aguilar S, Aguirre N, Ahumada J,
   Aiba S-I, Alves LF, K A, et al. 2018. Phylogenetic classification of the world's tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(8): 1837-1842.
- Smith MN, Stark SC, Taylor TC, Ferreira ML, de Oliveira E, Restrepo-Coupe N, Chen
  S, Woodcock T, dos Santos DB, Alves LF, et al. 2019. Seasonal and drought-related
  changes in leaf area profiles depend on height and light environment in an Amazon
  forest. *New Phytologist* 222(3): 1284-1297.
- 484 Stevenson PR, Castellanos MC, Cortés AI, Link A. 2008. Flowering patterns in a seasonal
   485 tropical lowland forest in western Amazonia. *Biotropica* 40(5): 559-567.
- 486 Strobl C, Boulesteix A-L, Kneib T, Augustin T, Zeileis A. 2008. Conditional variable
   487 importance for random forests. *BMC Bioinformatics* 9(1): 307.

- Tang J, Körner C, Muraoka H, Piao S, Shen M, Thackeray SJ, Yang X. 2016. Emerging
   opportunities and challenges in phenology: a review. *Ecosphere* 7(8): e01436.
- 490 van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ. 1993. The Phenology of Tropical Forests:
   491 Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. Annual Review of
   492 Ecology and Systematics 24(1): 353-377.
- 493 Visser ME. 2008. Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to
  494 climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275(1635):
  495 649-659.
- 496 Visser ME, Both C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a
  497 yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1581): 2561498 2569.
- Wright SJ, Calderon O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering. *Journal of Ecology* 83(6): 937-948.
- 501 Wright SJ, Calderón O. 2018. Solar irradiance as the proximate cue for flowering in a 502 tropical moist forest. *Biotropica* 50(3): 374-383.
- Wright SJ, Van Schaik CP. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist* 143(1): 192-199.
- Xu L, Samanta A, Costa MH, Ganguly S, Nemani RR, Myneni RB. 2011. Widespread
   decline in greenness of Amazonian vegetation due to the 2010 drought. *Geophysical Research Letters* 38(7).

508

Supporting Information

Article title: Short term studies systematically underestimate variation in Amazon tree phenology

Authors: Izabela Aleixo, Antenor Barbosa, Thiago Nascimento, Darren Norris

The following Supporting Information is available for this article:

Table S1 Species functional traits.

Table S2 Species phenology profile.

Table S3 Reproductive phenology.

Table S4 Leaf phenology.

Table S5. Description of tree species size.

Figure S1-S12. Conditional inference trees of variation in phenology.

Table S1. Species functional traits. Ecological and reproductive traits of 32 Amazon tree species are shown. The appropriate reference of the functional trait is indicated by the reference cited for the column or specifically in the characteristic of the species. \* indicates average value for the genus.

Family	Species	Inds <sup>a</sup> (dead/alive)	Ran k HD <sup>b</sup>	WD <sup>c</sup>	Pollination <sup>d</sup>	Seed Dispersal <sup>e</sup>	Successional status <sup>f 4</sup>	1000-seed weight <sup>g</sup>	Seed storage <sup>h 2</sup>	Fruit type <sup>i</sup>
Annonaceae	B. multiflora	9(3/6)	168	0.68	Cantharophily <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Pioneer <sup>4</sup>	90 <sup>3</sup>	$\mathbb{R}^4$	Fleshy
Caryocaraceae	C. villosum	10 (1/9)	-	0.82	Chiropterophily <sup>5</sup>	Zoo/bar <sup>13</sup>	Late <sup>6</sup>	53334 <sup>7</sup>	$O^8$	Fleshy
Clusiaceae	S. globulifera	10 (5/5)	56	0.66	Ornithophily <sup>8</sup>	Zoo/bar <sup>8</sup>	Secondary <sup>8</sup>	3329 <sup>2</sup>	R	Fleshy
Euphorbiaceae	H. guianensis	10 (0/10)	42	0.58	Entomophily <sup>21</sup>	Aut/zoo <sup>3</sup>	Late <sup>6</sup>	$1500^{3}$	R	Dry
Fabaceae	D. excelsa <sup>22</sup>	10 (0/10)	-	0.98	Entomophily <sup>22</sup>	Ane <sup>9</sup>	Late <sup>11</sup>	$271^{10}$	$O^{10}$	Dry
Fabaceae	D. odorata	7 (0/7)	-	0.97	Entomophily <sup>8</sup>	$Zoo^9$	Late <sup>9</sup>	$2288^{10}$	$I^{10}$	Fleshy
Fabaceae	D. magnifica	10 (0/10)	-	0.95	Entomophily <sup>8</sup>	$Zoo^8$	Late <sup>5</sup>	12000	Ι	Fleshy
Fabaceae	E. schomburgkii	10 (1/9)	211	0.80	Entomophily <sup>24</sup>	$Zoo^{13}$	Late <sup>5</sup>	$48^{10}$	$O^{10}$	Dry
Fabaceae	E. glabriflora	9 (3/6)	-	0.76	Entomophily <sup>12</sup>	Bar <sup>12</sup>	Secondary <sup>5</sup>	22230	R	Dry
Fabaceae	H. intermedia	9 (1/8)	-	0.82	Chiropterophily <sup>5</sup>	$Zoo^2$	Secondary <sup>5</sup>	$4097^{10}$	$O^{10}$	Dry
Fabaceae	P. multijuga	10 (3/7)	-	0.41	Chiropterophily <sup>24</sup>	$Zoo^9$	Secondary <sup>9</sup>	$4000^{10}$	$O^{10}$	Dry
Fabaceae	P. pendula	10 (3/7)	-	0.69	Chiropterophily <sup>5</sup>	$Zoo^9$	Secondary <sup>9</sup>	$101^{10}$	$O^{10}$	Dry
Fabaceae	P. catingae	10 (5/5)	-	0.87	Entomophily <sup>4</sup>	Ane <sup>9</sup>	Late <sup>9</sup>	500	I <sup>19</sup>	Dry
Fabaceae	P. paniculata	10 (2/8)	-	0.85	Entomophily <sup>4</sup>	Ane/zoo <sup>13</sup>	Late <sup>11</sup>	$600^{3}$	I <sup>19</sup>	Dry
Goupiaceae	G. glabra	10 (1/9)	52	0.79	Entomophily <sup>19</sup>	$Zoo^9$	Late <sup>9</sup>	$1.7^{10}$	$O^{10}$	Fleshy
Humiriaceae	D. verrucosa <sup>5</sup>	10 (5/5)	-	0.82	Entomophily <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Pioneer <sup>5</sup>	236	Ι	Fleshy
Humiriaceae	E. uchi	10 (8/2)	-	0.83	Entomophily <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Secondary <sup>4</sup>	33333 <sup>8</sup>	$O^8$	Fleshy
Humiriaceae	V. parviflora <sup>13</sup>	9 (3/6)	-	0.87	Entomophily <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Late <sup>5</sup>	$1250^{13}$	<b>R</b> <sup>13</sup>	Fleshy
Lauraceae	A. canelilla	10 (1/9)	-	0.96	Entomophily <sup>5</sup>	$Zoo^9$	Late <sup>9</sup>	1950	R <sup>9</sup>	Fleshy
Lauraceae	A. ferrea	10 (0/10)	-	0.96	Entomophily <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Late <sup>5</sup>	$500^{2}$	R	Fleshy
Lecythidaceae	C. micrantha <sup>23</sup>	10 (0/10)	-	0.60	Entomophily <sup>23</sup>	Ane/zoo9	Secondary <sup>23</sup>	$157^{10}$	$O^{10}$	Dry
Lecythidaceae	C. alta	9 (4/5)	-	0.73	Entomophily <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Secondary <sup>5</sup>	157*	R	Dry
Malvaceae	S. micranthum	10 (5/5)	-	0.70	Entomophily <sup>24</sup>	Bar <sup>9</sup>	Late <sup>9</sup>	89000 <sup>3</sup>	<b>R</b> <sup>3</sup>	Dry

86

Family	Species	Inds <sup>a</sup> (dead/alive)	Ran k HD <sup>b</sup>	WD <sup>c</sup>	Pollination <sup>d</sup>	Seed Dispersal <sup>e</sup>	Successional status <sup>f 4</sup>	1000-seed weight <sup>g</sup>	Seed storage <sup>h 2</sup>	Fruit type <sup>i</sup>
Moraceae	B. potabile <sup>8</sup>	10 (2/8)	-	0.51	Entomophily <sup>8</sup>	$Zoo^8$	Pioneer <sup>11</sup>	1091	R <sup>9</sup>	Fleshy
Moraceae	C. racemosa <sup>17</sup>	13 (3/10)	117	0.63	Entomophily <sup>5</sup>	$Zoo^9$	Late <sup>9</sup>	$1000^{10}$	$R^{10}$	Fleshy
Myristicaceae	O. platyspermum <sup>8</sup>	10 (0/10)	114	0.46	Entomophily <sup>5</sup>	Aut/zoo <sup>5</sup>	Secondary <sup>11</sup>	3000 <sup>8</sup>	R <sup>8</sup>	Dry
Olacaceae	M. guianensis <sup>16</sup>	10 (0/10)	54	0.9	Entomophily <sup>16</sup>	$Zoo^{13}$	Late <sup>16</sup>	$1500^{3}$	$R^{10}$	Fleshy
Salicaceae	L. procera <sup>19</sup>	10 (6/4)	164	0.68	Entomophily <sup>19</sup>	$Zoo^2$	Pioneer <sup>19</sup>	$4^{2}$	$O^2$	Dry
Sapotaceae	M. bidentata	8 (1/7)	133	0.86	Chiropterophily <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Late <sup>5</sup>	$1500^{2}$	$I^2$	Fleshy
Sapotaceae	P. guianensis	10 (4/6)	68	0.90	Entomophily <sup>5</sup>	$Zoo^{13}$	Late <sup>11</sup>	3465 <sup>2</sup>	$\mathbb{R}^2$	Fleshy
Solanaceae	D. cestroides <sup>5</sup>	9 (1/8)	-	0.67	Entomophily <sup>5</sup>	$Zoo^5$	Secondary <sup>5</sup>	$13334^{4}$	$\mathbb{R}^4$	Fleshy
Vochysiaceae	E. bicolor <sup>5</sup>	10 (6/4)	-	0.56	Entomophily <sup>5</sup>	Ane <sup>5</sup>	Pioneer <sup>5</sup>	$1800^{4}$	$O^4$	Dry

<sup>a</sup> Inds is the number of trees in the beginning of the study, dead is the number of trees that died before the end and alive is the number of living trees at the end of this study.

<sup>b</sup> Species rank-abundance from (ter Steege *et al.*, 2013).

<sup>c</sup> Wood density (g cm<sup>-3</sup>)from (Zanne *et al.*, 2009)

<sup>d</sup> Primary pollinator: Entomophily – Insects; Chiropterophily – Bats; Ornithophily – Birds.

<sup>e</sup> Primary seed dispersal agent: Zoo - Animals; Ane - Wind; Bar - Gravity; Aut - Explosive mechanism.

 $\label{eq:scondary-Intermediate} {}^{\rm f} Successional \ status: \ Pioneer-Early; \ Secondary-Intermediate; \ Late-Later \ succession.$ 

<sup>g</sup> Weight of 1000 seeds in grams.

<sup>h</sup> Seed storage: Recalcitrant (R), Intermediate (I) or Orthodox (O) seeds (Lima et al., 2014).

<sup>i</sup> Fruit Type: Fleshy or Dry

#### Sources:

<sup>1</sup>(Zanne et al., 2009); <sup>2</sup> Kew garden <u>http://data.kew.org/sid;</u> <sup>3</sup>(Camargo et al., 2008); <sup>4</sup> (Lorenzi, 2002); <sup>5</sup>(Ribeiro et al., 1999); <sup>6</sup>(Amaral et al., 2009); <sup>7</sup>

(Alencar & Magalhães, 1979); <sup>8</sup> (Viana et al., 2011); <sup>9</sup> (Ferraz et al., 2004); <sup>10</sup> (Lima et al., 2014); <sup>11</sup> (Lima et al., 2011); <sup>12</sup> (Félix-da-silva et al., 2015); <sup>13</sup>

(Baraloto & Forget, 2007); <sup>14</sup>; <sup>15</sup> (Alencar *et al.*, 1979); <sup>16</sup> (Camargo & Ferraz, 2004), <sup>17</sup> (Santos *et al.*, 2008); <sup>18</sup> (Camargo & Ferraz, 2003); <sup>19</sup> (Bentos *et al.*,

2008); <sup>20</sup>(Kattge et al., 2011); <sup>21</sup>(Rankin-de-Merona & Ackerly, 1987); <sup>22</sup>(Mesquita et al., 2009); <sup>23</sup>(Camargo & Ferraz, 2003); <sup>24</sup>(Dulmen, 2017); <sup>25</sup>(Paine et al., 2011); <sup>21</sup>(Rankin-de-Merona & Ackerly, 1987); <sup>22</sup>(Mesquita et al., 2009); <sup>23</sup>(Camargo & Ferraz, 2003); <sup>24</sup>(Dulmen, 2017); <sup>25</sup>(Paine et al., 2011); <sup>21</sup>(Rankin-de-Merona & Ackerly, 1987); <sup>22</sup>(Mesquita et al., 2009); <sup>23</sup>(Camargo & Ferraz, 2003); <sup>24</sup>(Dulmen, 2017); <sup>25</sup>(Paine et al., 2009); <sup>23</sup>(Camargo & Ferraz, 2003); <sup>24</sup>(Dulmen, 2017); <sup>25</sup>(Paine et al., 2011); <sup>25</sup>(Paine et al., 2011); <sup>26</sup>(Paine et al.,

al., 2015)

		Reproductive	Flower		Fruit			Vegetative	e pattern	
Family	Species	Frequency	Timing	Dur	Timing	Dur	Type <sup>20</sup>	New leaves	Leaf life	Pattern
Annonaceae	B. multiflora <sup>3</sup>	Annual	Dry	3	Rainy	-	EV		6-13	
Caryocaraceae	C. villosum <sup>4</sup>	Biannual	Dry	2	Rainy	2	SD			
Clusiaceae	S. globulifera <sup>5</sup>	Annual	Dry	3	Rainy	4	$EV/SD^8$			
Euphorbiaceae	H. guianensis <sup>15</sup>	Annual	Dry	1-5	Dry-rainy	2-8	DE	Annual	8-12	BFL
Fabaceae	$D. \ excelsa^{15}$	Annual	Dry	1-4	Dry-rainy	1-9	SD	Annual	6-13	BFL
Fabaceae	D. magnifica <sup>4</sup>	Annual					SD EV			
Fabaceae	$D. odorata^{15}$	Annual	Rainy	1-5	Rainy-dry	3-8	SD	Supra-annual	4-12	Dry
Fabaceae	E. schomburgkii	Annual	Dry	2	Dry	3	DE	Annual		
Fabaceae	E. glabriflora						EV			
Fabaceae	H. intermedia	Supra-annual					SD			
Fabaceae	P. multijuga	Annual	Dry	3	Rainy	2	SD <sup>3</sup>			
Fabaceae	P. pendula	Annual	Dry	3	Rainy	4	SD <sup>3</sup>			
Fabaceae	P. catingae <sup>15</sup>	Supra-annual	Dry-rainy	2-4	Dry-rainy	1-4	SD	Supra-annual	6-16	BFL
Fabaceae	P. paniculata <sup>15</sup>	Supra-annual	Rainy	2-4	Rainy-dry	2-8	SD	Supra-annual	5-17	DFF
Goupiaceae	G. glabra <sup>15</sup>	Annual	Rainy-Dry	1-4	Dry	2-6	SD	Supra-annual	5-19	DFL
Humiriaceae	D. verrucosa						EV	_		
Humiriaceae	E. uchi <sup>8</sup>	Annual	Dry	3	Rainy		EV			
Humiriaceae	V. parviflora	Annual	Dry	3	Rainy		EV			
Lauraceae	A. canelilla <sup>15</sup>	Supra-annual	Dry	1-4	Dry-rainy	1-6	SD	Supra-annual	5-11	BFL
Lauraceae	A. ferrea	Irregular					EV	_		
Lecythidaceae	C. micrantha <sup>15</sup>	Annual	Rainy	1-3	Rainy-dry	1-8	DE	Annual	6-15	DFR
Lecythidaceae	C. alta						SD			
Malvaceae	S. micranthum <sup>15</sup>	Annual	Dry	2-7	Dry-rainy	1-9	SD	Supra-annual	10-16	DFL
Moraceae	B. potabile						SD			
Moraceae	$C. racemosa^3$	Supra-annual	Dry	4	Rainy	7	SD			
Myristicaceae	O. platyspermum <sup>15</sup>	Annual <sup>1</sup>	Dry	2-5	Dry-rainy	1-7	EV	-	4-24	-
Olacaceae	M. guianensis <sup>16</sup>	Supra-annual	Rainy	5	Dry	6	EV			
Salicaceae	L. procera	_					EV SD			
Sapotaceae	<i>M. bidentata</i> <sup>15</sup>	Supra-annual	Dry	2-5	Dry-rainy	1-7	SD	Supra-annual	7-20	BFL
Sapotaceae	P. guianensis	-					SD	-		
Solanaceae	D. cestroides						EV			
Vochysiaceae	E. bicolor	Irregular	Dry-Rainy	1-4	Rainy	1-5	EV		8-12	

Table S2. Species phenology profile. Phenology profile of 32 Amazon tree species.

Type: EV = Evergreen; SD = Semi-deciduous; DE = Deciduous. Pattern: BFL = beginning flowering; DFL = beginning and during flowering; DFF = during flowering; DFR = during fruiting dispersal

		Flower						Fruit					
Family	Species	Dur_m	Dur_cv	Int_m	Int_cv	T_inv	First_m	Dur_m	Dur_cv	Int_m	Int_cv	T_inv	First_m
Annonaceae	B. multiflora	2.9	0.3	16.1	1.2	15.6	Dry	4.8	0.5	14.6	1.3	24.9	Rainy
Caryocaraceae	C. villosum	3.0	0.3	22.5	0.9	11.7	Dry	4.8	0.5	22.0	1.1	17.3	Rainy
Clusiaceae	S. globulifera	3.4	0.3	12.3	0.6	22.9	Dry	4.4	0.5	12.5	1.2	27.6	Rainy
Euphorbiaceae	H. guianensis	3.0	0.3	22.5	1.4	12.1	Dry	4.2	0.4	21.7	1.4	16.7	Rainy
Fabaceae	D. excelsa	2.9	0.3	33.6	1	8.2	Dry	8.2	0.5	24.0	1.3	25.7	Dry-rainy
Fabaceae	D. magnifica	2.8	0.3	43.0	0.8	5.5	Dry-rainy	4.2	0.4	52.2	0.9	6.4	Rainy
Fabaceae	D. odorata	2.7	0.3	30.7	0.8	7.8	Dry-rainy	4.4	0.6	34.6	0.8	10.2	Rainy
Fabaceae	E. schomburgkii	2.8	0.3	16.6	0.8	14.7	Dry	4.7	0.7	21.5	0.9	17.7	Dry-rainy
Fabaceae	E. glabriflora	3.1	0.4	18.7	1.2	14.8	Rainy-dry	6.1	0.5	20.7	1.1	23.9	Dry
Fabaceae	H. intermedia	2.9	0.3	22.3	0.8	10.7	Dry	6.1	0.6	21.4	1.1	19.8	Dry-rainy
Fabaceae	P. multijuga	3.0	0.3	23.7	0.7	11.2	Rainy	5.1	0.4	33.0	0.8	13.3	Rainy-dry
Fabaceae	P. pendula	2.2	0.4	19.2	0.8	10.6	Dry	3.0	0.4	21.2	0.9	12.8	Dry-rainy
Fabaceae	P. catingae	2.6	0.4	25.8	0.6	8.4	Dry	3.6	0.5	30.7	0.6	9.2	Rainy
Fabaceae	P. paniculata	3.0	0.4	44.6	0.9	5.7	Rainy	4.6	0.5	55.0	0.8	6.9	Rainy
Goupiaceae	G. glabra	2.7	0.3	14.0	1	17.1	Dry	3.5	0.4	15.7	1.2	18.5	Dry
Humiriaceae	D. verrucosa	2.5	0.3	31.2	0.9	7.0	Dry	5.1	0.5	26.3	1	15.9	Rainy
Humiriaceae	E. uchi	3.0	0.3	15.2	0.8	14.2	Dry	4.4	0.6	16.4	0.8	17.2	Rainy
Humiriaceae	V. parviflora	3.1	0.3	20.9	1	12.7	Dry	4.7	0.5	20.3	1.1	18.6	Rainy
Lauraceae	A. canelilla	3.1	0.3	63.0	0.9	4.0	Dry	5.1	0.5	83.0	0.9	4.8	Rainy
Lauraceae	A. ferrea	3.1	0.3	42.1	1.1	6.7	Dry	3.6	0.6	46.6	0.8	5.5	Rainy
Lecythidaceae	C. micrantha	2.8	0.4	31.9	0.8	7.9	Rainy	5.2	0.5	38.7	1	11.8	Rainy
Lecythidaceae	C. alta	2.8	0.4	16.3	1	14.3	Rainy	3.9	0.4	18.2	0.9	16.4	Rainy
Malvaceae	S. micranthum	3.0	0.3	11.5	1.1	21.7	Dry	4.2	0.5	12.3	1.2	25.0	Dry
Moraceae	B. potabile	1.7	0.4	44.2	1.2	3.4	Dry	1.9	0.5	45.3	1.2	3.3	Rainy
Moraceae	C. racemosa	2.3	0.4	57.3	1	3.3	Dry	3.2	0.6	50.9	1	4.3	Rainy
Myristicaceae	O. platyspermum	2.8	0.3	12.3	0.7	17.3	Dry	3.1	0.5	15.3	0.9	14.8	Rainy
Olacaceae	M. guianensis	2.6	0.4	55.4	1	2.9	Rainy-dry	3.2	0.4	72.4	0.9	2.8	Dry
Salicaceae	L. procera	2.8	0.3	17.0	1.2	12.5	Dry	3.5	0.4	19.5	1.4	14.4	Rainy

Table S3. Reproductive phenology. Reproductive phenology of 32 Amazon tree species. Summary of patterns during 40 years of monthly observations.

		Flower						Fruit					
Family	Species	Dur_m	Dur_cv	Int_m	Int_cv	T_inv	First_m	Dur_m	Dur_cv	Int_m	Int_cv	T_inv	First_m
Sapotaceae	M. bidentata	3.4	0.3	18.1	0.5	16.0	Dry	4.1	0.5	18.5	0.7	18.0	Dry
Sapotaceae	P. guianensis	2.5	0.3	47.7	0.7	4.7	Dry	3.2	0.5	47.5	0.8	6.3	Dry-rainy
Solanaceae	D. cestroides	2.9	0.3	20.5	0.9	10.6	Dry	7.1	0.5	12.9	1.2	29.4	Rainy
Vochysiaceae	E. bicolor	2.3	0.3	69.7	0.9	3.0	Rainy	2.8	0.4	77.9	0.8	3.0	Rainy

**Dur\_m**: Mean duration in months; **Dur\_cv**: Coefficient of variation of duration; **Int\_m**: Mean of interval between events in months; **Int\_cv**: Coefficient of variation of the Interval between events; **Time\_inv**: Mean of time investment; **First\_m**: Mean first month of event: Dry (June-November) or Rainy season (December-May).

	Leaf fall									New	leaves		
Family	Species	Dur_m	Dur_cv	Int_m	Int_cv	T_inv	First_m	Dur_m	Dur_cv	Int_m	Int_cv	T_inv	First_m
Annonaceae	B. multiflora	-	-	-	-	-	-	4.8	0.4	8.1	0.6	39.8	Dry
Caryocaraceae	C. villosum	1.7	0.5	12.4	0.5	13.0	Rainy-dry	4.0	0.4	8.3	0.3	35.7	Dry
Clusiaceae	S. globulifera	2.3	0.6	97.4	0.8	0.3	Rainy	4.7	0.6	7.0	0.6	43.4	Rainy-dry
Euphorbiaceae	H. guianensis	1.8	0.6	13.3	0.6	13.1	Dry	3.6	0.3	8.3	0.5	33.5	Dry
Fabaceae	D. excelsa	1.4	0.7	19.6	1	5.9	Dry	4.0	0.4	9.4	0.5	32.0	Dry
Fabaceae	D. magnifica	1.7	0.8	18.5	0.5	9.1	Dry	3.8	0.4	12.7	0.4	24.6	Dry
Fabaceae	D. odorata	1.3	0.4	16.3	0.7	7.0	Dry	3.7	0.4	10.3	0.6	28.7	Dry-rainy
Fabaceae	E. schomburgkii	1.6	0.4	15.6	1	9.8	Dry	3.5	0.4	9.6	0.5	29.3	Dry
Fabaceae	E. glabriflora	-	-	-	-	-	-	4.1	0.4	11.9	0.8	26.7	Rainy
Fabaceae	H. intermedia	1.5	0.5	15.9	0.8	9.0	Dry	4.0	0.3	9.0	0.3	33.4	Dry
Fabaceae	P. multijuga	1.6	0.5	13.1	0.4	11.5	Dry-rainy	3.5	0.4	9.7	0.4	28.8	Dry-rainy
Fabaceae	P. pendula	1.7	0.4	13.2	0.6	12.1	Dry-rainy	3.4	0.4	10.2	0.5	27.1	Dry-rainy
Fabaceae	P. catingae	1.5	0.4	12.7	0.5	11.6	Dry	3.7	0.3	9.3	0.5	30.6	Dry
Fabaceae	P. paniculata	1.5	0.6	14.7	0.5	9.6	Dry	3.7	0.3	9.5	0.4	30.4	Dry
Goupiaceae	G. glabra	1.6	0.4	48.5	1.6	0.9	Rainy	4.3	0.4	7.7	0.6	39.4	Rainy-dry
Humiriaceae	D. verrucosa	-	-	-	-	-	-	4.5	0.3	8.8	0.6	35.2	Dry
Humiriaceae	E. uchi	-	-	-	-	-	-	4.3	0.5	8.8	0.6	34.5	Dry
Humiriaceae	V. parviflora	-	-	-	-	-	-	4.4	0.4	8.9	0.5	34.4	Dry
Lauraceae	A. canelilla	2.0	1.1	141.7	0.4	0.4	Dry	4.4	0.3	14.5	0.5	24.7	Dry
Lauraceae	A. ferrea	-	-	-	-	-	-	4.3	0.3	15.8	0.6	22.9	Dry
Lecythidaceae	C. micrantha	2.2	0.5	11.3	0.2	17.9	Dry	3.7	0.4	9.0	0.3	31.6	Dry-rainy
Lecythidaceae	C. alta	1.5	0.7	49.4	1.1	2.2	Dry	4.3	0.4	12.5	0.6	26.3	Dry
Malvaceae	S. micranthum	1.1	0.2	80.6	0.9	0.8	Dry	3.9	0.4	9.5	0.6	31.7	Dry
Moraceae	B. potabile	1.4	0.6	17.5	0.7	7.9	Dry	3.7	0.3	10.0	0.5	29.3	Dry
Moraceae	C. racemosa	1.4	0.5	51.7	0.8	1.0	Dry/rainy	4.3	0.4	10.4	0.6	31.1	Dry
Myristicaceae	O. platyspermum	-	-	-	-	-	-	4.5	0.4	9.6	0.9	33.7	Dry
Olacaceae	M. guianensis	-	-	-	-	-	-	4.4	0.3	9.7	0.7	33.3	Dry
Salicaceae	L. procera	-	-	-	-	-	-	4.4	0.4	8.3	0.5	36.3	Dry
Sapotaceae	M. bidentata	1.6	0.5	35.8	0.8	4.2	Dry	3.8	0.4	13.6	0.6	23.4	Dry
Sapotaceae	P. guianensis	1.1	0.3	28.9	1.2	1.3	Dry	4.3	0.4	10.6	0.6	30.6	Dry
Solanaceae	D. cestroides	-	-	-	-	-	-	4.2	0.4	21.4	1.4	15.2	Dry-rainy

Table S4. Leaf phenology. Leaf phenology of 32 Amazon tree species. Summary of species patterns during 40 years of monthly phenological observations.

		Leaf fall							New leaves					
Family	Species	Dur_m	Dur_cv	Int_m	Int_cv	T_inv	First_m	Dur_m	Dur_cv	Int_m	Int_cv	T_inv	First_m	
Vochysiaceae	E. bicolor	-	-	-	-	-	-	4.3	0.4	14.1	0.6	23.7	Dry/rainy	

**Dur\_m**: Mean duration in months; **Dur\_cv**: Coefficient of variation of duration; **Int\_m**: Mean of interval between events in months; **Int\_cv**: Coefficient of variation of the Interval between events; **Time\_inv**: Mean of time investment; **First\_m**: Mean first month of event: Dry (June-November) or Rainy season (December-May)

Table S5. Description of tree species size. Dendrometric data of surviving trees were obtained between the years 2013 and 2018 in the study areas (RD and EEST). Estimates of the mean value of diameter at breast height (DBH) and mean, maximum and minimum total height was collected for all species analysed. N\_trees indicates the number of measured trees;

DBH\_mean indicates the mean DBH; DBH\_sd indicates the standard deviation of the DBH; H\_max indicates the height of the highest tree; H\_min indicates the height of the lowest tree; H\_mean indicates the average height value obtained.

Family	Species	N_trees	DBH_mean	DBH_sd	H_max	H_mean
Annonaceae	B. multiflora	4	38.0	14.7	29.0	24.8
Caryocaraceae	C. villosum	9	86.0	26.1	42.5	35.6
Clusiaceae	S. globulifera	4	37.0	4.9	33.5	27.1
Euphorbiaceae	H. guianensis	10	45.6	12.2	35.0	24.4
Fabaceae	D. excelsa	10	105.0	25.9	42.0	36.1
Fabaceae	D. magnifica	10	59.1	21.0	37.0	29.0
Fabaceae	D. odorata	6	57.4	12.1	35.0	27.0
Fabaceae	E. schomburgkii	8	75.4	12.8	39.0	35.2
Fabaceae	E. glabriflora	6	44.4	5.8	30.5	27.8
Fabaceae	H. intermedia	7	67.4	9.6	41.0	35.4
Fabaceae	P. multijuga	7	86.9	22.1	41.0	38.4
Fabaceae	P. pendula	7	73.0	21.1	35.0	21.4
Fabaceae	P. catingae	7	64.6	12.2	34.5	32.1
Fabaceae	P. paniculata	9	49.6	14.3	37.5	33.4
Goupiaceae	G. glabra	9	64.8	14.4	36.0	28.4
Humiriaceae	D. verrucosa	5	73.5	17.1	37.0	33.0
Humiriaceae	E. uchi	2	46.5	15.3	32.0	32.0
Humiriaceae	V. parviflora	3	53.3	11.3	37.0	32.0
Lauraceae	A. canelilla	9	41.3	10.0	31.0	26.3
Lauraceae	A. ferrea	10	31.0	6.2	31.0	24.9
Lecythidaceae	C. micrantha	10	85.8	24.6	42.0	35.7
Lecythidaceae	C. alta	5	45.8	6.8	32.0	29.8
Malvaceae	S. micranthum	7	42.9	9.4	33.0	25.8
Moraceae	B. potabile	8	75.3	20.5	34.0	32.9
Moraceae	C. racemosa	12	61.1	11.3	39.0	34.6
Myristicaceae	O. platyspermum	9	60.3	12.9	36.0	27.7
Olacaceae	M. guianensis	10	44.1	10.8	25.0	19.9
Salicaceae	L. procera	3	47.3	5.1	34.0	33.0
Sapotaceae	M. bidentata	7	52.7	13.6	32.0	29.4
Sapotaceae	P. guianensis	6	48.9	21.6	37.0	31.4
Solanaceae	D. cestroides	8	82.2	18.0	34.0	32.3
Vochysiaceae	E. bicolor	4	55.5	31.2	39.0	32.1

Figure S1. Conditional inference tree for variation in timing of fruit production in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.



Figure S2. Conditional inference tree for variation in timing of flowering in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.

> An, Ca, Cl, Eu, Fa, Go, Hu, La, Ma, Mo, My, Ol, Sa, So Family p < 0.00Fa, Go, Ma, Ol An, Ca, Cl, Eu, Hu, La, Mo, My, Sa, So WD WD < 0.001 p < 0.001≤ 0.83 > 0.83 ≤ 0.85 > 0.85 Family DBH Family p < 0.001p < 0.001p = 0.004An, Ca, Cl, Eu, MHu, SoSa Hu La, Sa  $\leq 49.\varepsilon > 49.6$ Family SLA WD Fruit\_type

Phenology: Flower Metric: Timing



95

Family p < 0.001 Figure S3. Conditional inference tree for variation in timing of new leaves in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.



Phenology: New leaves Metric: Timing

Figure S4. Conditional inference tree for variation in timing of leafless in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.



Figure S5. Conditional inference tree for variation in interval of fruiting in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.



98

Figure S6. Conditional inference tree for variation in interval of flowering in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.



Figure S7. Conditional inference tree for variation in interval of new leaves in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.



Figure S8. Conditional inference tree for variation in interval of leafless in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.



Figure S9. Conditional inference tree for variation in duration of flowering in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.

Phenology: Flower Metric: Duration



Figure S10. Conditional inference tree for variation in duration of fruiting in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.



103

Figure S11. Conditional inference tree for variation in duration of new leaves in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.

Phenology: New leaves Metric: Duration



Figure S12. Conditional inference tree for variation in leafless duration in Amazon trees. The tree was used to represent thresholds in the phenology response (coefficient of variation) relative to change in taxonomic (Family), reproductive (seed weight, seed storage, fruit type), vegetative (SLA, leaf exchange class) and ecological traits (mean DBH, mortality rate, wood density, pollinator). Terminal nodes show a boxplot with median values (bold horizontal bar), 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles (hinges), and approximate 95% confidence intervals (notches) of the group.





# Capítulo 3

How does climate and species functional traits drive Amazonian tree phenology?

Aleixo, I., Costa, F. Norris, D., Barbosa, A., Hemerick, L. Manuscrito em preparação.

# Como o clima e as características funcionais das espécies controlam a fenologia de árvores da Amazônia?

Há uma crescente visibilidade do papel que o clima desempenha modulando e direcionando os ciclos fenológicos de florestas tropicais (Morellato *et al.*, 2018). Entender como os padrões fenológicos estão relacionados a variáveis climáticas é uma questão chave na dinâmica florestal e das implicações das alterações do clima no comportamento das espécies ao longo do tempo (Penuelas *et al.*, 2009), já que essas alterações têm consequências para a produtividade, estrutura e funcionalidade dessas florestas (Chambers *et al.*, 2013a). A complexa interação floresta-clima acontece através de processos químicos, físicos e biológicos, afetando, além dos organismos vivos, o ciclo hidrológico e a composição atmosférica (Bonan, 2008). Mudanças no clima ocorridas nos últimos anos estão afetando diretamente o comportamento fenológico, como uma forma de adaptação das plantas a essa nova condição imposta pelo clima (Penuelas *et al.*, 2009; Pau *et al.*, 2011).

A associação entre fenologia e fatores climáticos pode ser uma adaptação para lidar com as condições climáticas e gerar uma sincronia entre os indivíduos que assegura uma maior eficiência reprodutiva ou maior capacidade de sobrevivência (Augspurger, 1981; Figueiredo *et al.*, 2009). Por exemplo, a floração generalizada a nível da comunidade de espécies de *Shorea* na Malásia, pode aumentar o sucesso reprodutivo por meio de economias de escala, recrutando mais polinizadores e / ou inundando predadores de sementes por meio de produção maciça de flores e sementes, e é regulada pela interação entre a seca (menor precipitação) e temperatura mais fria (Chen *et al.*, 2017). O grau de deciduidade da copa também é um atributo funcional importante de árvores tropicais e reflete condições climáticas locais (Singh & Kushwaha, 2016). Em nível de comunidade a deciduidade é uma característica importante para a classificação de tipos florestais, já que florestas com diferentes regimes de precipitação apresentam diferentes proporções de copas decíduas, indicando que essa característica está ligada a regiões mais secas mesmo em uma escala regional (Condit *et al.*, 2000).

Além da variação climática sazonal, variações nos padrões de circulação atmosférica (ventos e pressão) e na superfície dos oceanos na região equatorial podem resultar em eventos climáticos extremos ao longo dos trópicos, em uma escala multianual ainda pouco conhecida (Marengo, 2004). Esses eventos climáticos alteram as condições climáticas locais, o que pode modificar os padrões fenológicos das árvores (Wright & Calderon, 2006). Os eventos climáticos ENSO e o NAO são os principais agentes de variabilidade climática interanual (Trenberth, 1997; Malhi & Wright, 2004; Malhi *et al.*, 2008; Marengo *et al.*, 2012), e podem

influenciar a duração e a intensidade das estações seca ou chuvosa em grande parte da Amazônia. Há fortes indícios de que essas alterações influenciam a ecologia e os padrões fenológicos (Wright & Calderon, 2006; Penuelas *et al.*, 2009).

Por exemplo, alguns estudos mostram variações significativas nas épocas de floração em espécies arbóreas e herbáceas de regiões temperadas (Fitter, 2002; Anderson *et al.*, 2011; Munguía-Rosas *et al.*, 2011) em resposta às alterações no regime de precipitação, temperatura e concentração de CO<sub>2</sub>. A produção de flores de espécies tropicais também aumentou durante eventos de seca provocados pelo El Niño no Panamá (Wright & Calderon, 2006). Em florestas sazonalmente inundáveis, a diminuição da precipitação na bacia causou um aumento do período não inundável e consequentemente uma produção de anéis de crescimento mais amplos, causado pela extensão do período de crescimento vegetativo das espécies arbóreas (Schöngart *et al.*, 2004).

As diferentes características funcionais das espécies também estão relacionados à produtividade das árvores e aos padrões fenológicos, como parte de um conjunto de estratégias de crescimento, sobrevivência e reprodução (Chambers *et al.*, 2001; Bentos *et al.*, 2008; Couralet *et al.*, 2013). Além disso, espécies com diferentes características funcionais tem capacidade diferente de lidar com os eventos climáticos, o que pode resultar em respostas específicas para cada grupo (Condit *et al.*, 1996). Por exemplo, variações na deciduidade estão associadas a características ecofisiológicas, tais como padrão de alocação de produtos metabólicos (Reich *et al.*, 1995), captura e conservação de recursos, relações hídricas e armazenamento de água no tronco (Singh & Kushwaha, 2016).

As estimativas sobre como as características das espécies e as condições climáticas afetam a disponibilidade de recursos na floresta ao longo do tempo precisam ser aprimoradas e devem ser consideradas em conjunto em modelos de dinâmica da vegetação. Além disso, estimativas sobre como as florestas estão reagindo às mudanças climáticas atuais são importantes para detectar possíveis alterações que possam afetar a funcionalidade das florestas em uma escala ecossistêmica (Bonan, 2008). Diante disso, nós avaliamos os padrões fenológicos de árvores monitoradas mensalmente ao longo de 40 anos, e relacionamos com caraterísticas funcionais das espécies e variáveis climáticas, identificando os efeitos das covariáveis nos diferentes ciclos de vida das árvores ao longo do tempo. Nosso objetivo é identificar como as variáveis climáticas e as características funcionais das espécies afetam a probabilidade de ocorrência e a duração de eventos de floração, frutificação, perda e produção de folhas novas de árvores tropicais.
Nossa expectativa é de que espécies mais aquisitivas, de ciclo curto e que investem mais em crescimento como as pioneiras, devem ter eventos reprodutivos mais regulares e de maior duração que árvores secundárias e tardias, que apresentam uso mais conservativo dos recursos e investem mais em segurança e sobrevivência que em reprodução regular. Da mesma forma, esperamos que espécies de madeira mais densa, de crescimento lento e mais conservativas na utilização de recursos, tenham menores taxas reprodutivas e de perda e produção de folhas. Enquanto espécies de madeira mais leve e crescimento rápido devem apresentar maior perda e produção de folhas novas pois são mais susceptíveis aos danos da seca. Espécies decíduas tendem a evitar a perda de água pelas folhas e os danos causados pela seca com a perda maciça de folhas durante essa época, ou seja, perdem as folhas regularmente, enquanto as espécies sempre-verdes tendem a apresentar uma troca contínua de folhas e investem em outras estratégias, para lidar com as condições de seca. Assim, esperamos que as espécies sempre-verdes produzam folhas novas por um maior período de tempo quando comparadas às semi-decíduas e decíduas, que precisam repor rapidamente as folhas perdidas maciçamente para aproveitar as condições de luz favoráveis no final da seca, e teriam uma maior ocorrência de eventos rápidos de produção de folhas novas.

Esperamos que o clima induza tanto respostas fenológicas imediatas quanto tardias na fenologia das árvores, o que pode resultar na mudança do estado fenológico a curto ou longo prazo. Nós esperamos que a diminuição da precipitação e maiores médias de temperatura sejam bons preditores do início do período reprodutivo e da troca foliar (Alencar *et al.*, 1979), e que eventos extremos relacionados ao El Niño ou a anomalias NAO aumentam a reprodução (Wright & Calderon, 2006) e a produção de folhas das copas (Saleska *et al.*, 2007; Brando *et al.*, 2010). Porém, mudanças atuais do clima, como maior intensidade e frequência de seca (Feldpausch *et al.*, 2016) e intensificação da precipitação durante a estação chuvosa (Gloor *et al.*, 2013) trazem consequências ainda pouco conhecidas para o comportamento fenológico das árvores da Amazônia, podendo causar o aumento da produtividade, mas também resultando em danos que podem diminuir a sobrevivência (Mori & Peter Becker, 1991; Aleixo *et al.*, 2019) e ter consequências ainda pouco conhecidas para a regeneração e estruturação dessas florestas.

#### Métodos

Para determinar como os fatores internos (características funcionais) e fatores externos (condições climáticas) modulam os padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos de árvores tropicais ao longo do tempo, nós usamos uma longa série temporal de 40 anos de monitoramento fenológico mensal (seção Materiais e métodos desta tese, *Dados fenológicos*, página 25). Foram selecionadas árvores de 32 espécies florestais, cujos indivíduos acumularam, no mínimo, 5 anos (60 meses) de monitoramento contínuo, totalizando 312 árvores distribuídas nas áreas da Reserva Florestal Ducke (RD) e Estação de Silvicultura Tropical (EEST), (seção Material e métodos, *Áreas de estudo*, página 23).

Primeiro definimos nossos 'eventos de interesse' como sendo 1) o início da ocorrência e 2) o fim de cada evento fenológico de floração, frutificação, queda de folhas e produção de novas folhas. Para cada evento, usamos técnicas da análise de Sobrevivência (Kleinbaum, 1998) para determinar se o início (ocorrência, chamado de "*timing*" no capítulo anterior) ou o término (duração) de um evento estão relacionados às covariáveis consideradas (veja abaixo). O tempo desde o início do monitoramento até o primeiro mês de ocorrência de um determinado evento fenológico é chamado de tempo de intervalo, e no momento em que esse evento fenológico termina, um novo tempo de intervalo começa, e isso ocorre sucessivamente até o final do monitoramento. A duração do evento fenológico de interesse é o tempo desde o seu início até o último mês, que é repetido a cada novo início de evento sucessivamente até o final do monitoramento. A tendência para iniciar ou parar um determinado evento fenológico é chamada de taxa de risco, que é a probabilidade por unidade de tempo de um evento de interesse ocorrer, condicionalmente a não ter ocorrido ainda, estimadas pelas técnicas de análise de sobrevivência (Kleinbaum, 1998).

Para avaliar como as características funcionais das espécies afetam a fenologia nós consideramos como covariáveis a densidade da madeira (variável contínua, expresso em gcm<sup>-3</sup>), o grupo sucessional (com três classes, pioneira, secundária e tardia, sendo que a classe tardia é a baseline) e o tipo de mudança foliar (com as classes decídua, semi-decídua e evergreen, com as decíduas como baseline) das espécies selecionadas. Isso resulta em 7 covariáveis para as características funcionais. Esses dados foram obtidos de diferentes fontes da literatura, descritos na seção geral *Material e métodos*, Dados funcionais, na página 25.

Para representar nossas expectativas em relação aos padrões fenológicos nós destacamos na Tabela 1 o grupo funcional com maior probabilidade de ocorrência e maior

duração dos eventos fenológicos, para cada um dos três grupos de variáveis funcionais

#### analisadas:

Tabela 1. Efeito esperado das características funcionais na probabilidade de Início e na Duração dos eventos fenológicos de floração, frutificação, perda foliar e produção de folhas novas. Nossas hipóteses são descritas para o estágio sucessional (ES) – pioneira, secundária ou tardia; MF, tipo de mudança foliar – sempre verde, semi-decídua ou decídua; e densidade da madeira (DM), variável contínua aqui representada em duas classes: baixa 0.3-0.7 gcm<sup>3</sup> e alta 0.7 a 1.1 gcm<sup>3</sup>). O nível da característica funcional para o qual maior ocorrência e duração do evento são esperadas são mostrados.

	Floração		Frutificação		Perda foliar		Folhas novas	
	Início	Duração	Início	Duração	Início	Duração	Início	Duração
ES	Pioneira	Pioneira	Pioneira	Pioneira	Pioneira	Pioneira	Pioneira	Pioneira
DM	Baixa	Baixa	Baixa	Baixa	Baixa	Baixa	Baixa	Baixa
MF	-	-	-	-	Decídua	Decídua	Decídua	Sempre verde

Para avaliar o efeito do clima sobre a fenologia nós selecionamos um conjunto de variáveis locais coletadas na estação climatológica da RD (precipitação, umidade e temperatura) e anomalias relacionadas a variações interanuais do clima em uma escala global (*El Niño–Southern Oscillation -* ENSO e *North Atlantic Oscillation -* NAO), ambos descritos detalhadamente na seção Materiais e métodos (*Clima local*, página 24 e *Dados climáticos globais*, página 32). Avaliamos o efeito do clima em dois diferentes tempos para entender o efeito imediato e tardio de diferentes variáveis climáticas, consideradas de 1 a 6 meses antes do evento fenológico, de 7 a 12 meses antes do evento fenológico e no ano anterior ao evento fenológico (1 a 12 meses).

Para avaliar os efeitos do clima local, nós definimos 4 variáveis de precipitação, a precipitação semestral acumulada de 1-6 meses (**prec1\_6**) e de 7-12 meses antes do evento (**prec7\_12**), a precipitação acumulada nos 3 meses consecutivos mais secos (**prec.dry**) e nos 3 meses mais chuvosos (**prec.wet**) do ano anterior, 2 variáveis de temperatura média, de 1-6 (**temp1-6**) e de 7-12 meses antes do evento (**temp7-12**) e 2 variáveis de umidade média, de 1-6 (**umi1-6**) e de 7-12 meses antes do evento (**umi7-12**). Como variáveis globais consideramos as médias da temperatura da superfície do mar (TSM) no Oceano Pacífico (ENSO 3 - El Nino/La Nina) e as médias da pressão atmosférica na superfície do mar (North Atlantic Oscillation - NAO), ambos considerados em 2 diferentes intervalos, de 1-6 (**SST1-6** e **NAO1-6**) e de 7-12 meses antes do eventos de interesse (**SST7-12** e **NAO7-12**). Para todas as variáveis foram usadas janelas móveis. Nós analisamos a correlação entre todos os pares de variáveis (Figura suplementar 1 e 2) antes dos passos seguintes.

Tabela 2. Efeito geral esperado das variáveis climáticas nas fenofases. Diminuição da precipitação acumulada "Menor ppt"; diminuição da precipitação acumulada durante os 3 meses mais secos "Ppt.dry" e durante os 3 meses mais chuvosos "Ppt.wet" do ano anterior ao evento, aumento das médias de temperatura "Maior temp", diminuição da umidade "Maior umi", aumento do SST "SST" e aumento do NAO "NAO", na probabilidade de início e na duração dos eventos fenológicos de floração, frutificação, perda foliar e produção de folhas novas. Utilizamos o sinal (+) para indicar quais variáveis aumentam a probabilidade de início ou a duração e o sinal (-) para indicar as variáveis que diminuem a probabilidade de início ou a duração da fenofase.

para indicar as variavers que uninidem a probabilidade de inicio du a duração da renorase.									
	Floração		Frutificação		Perda f	Perda foliar		Folhas novas	
	Início	Duração	Início	Duração	Início	Duração	Início	Duração	
Menor ppt	+	-	-	-	+	+	+	-	
Ppt.dry	-	-	-	-	+	+	+	+	
Ppt.wet	+	+	+	+	-	-	-	-	
Maior temp	+	-	-	-	+	+	+		
Maior umi	+	-	+/-	+/-	+	+	+	-	
SST	+	-	+	-	+	+	+	+	
NAO					+	+	+	+	

Avaliamos como as variáveis climáticas e as características funcionais afetam a ocorrência e a duração dos eventos fenológicos de árvores da Amazônia através da análise de risco proporcional de múltiplos eventos por indivíduos Cox´s (Therneau & Grambsch, 2000; Therneau, 2015). Essa análise leva em consideração o tempo entre os eventos fenológicos e o efeito de cada variável no risco proporcional de ocorrência (início) e de parada (duração) do evento ao longo do tempo. Para cada fenofase (floração, frutificação, sem folhas, folhas novas) nós fizemos dois modelos de sobrevivência e avaliamos 1) a probabilidade por unidade de tempo de iniciar o evento fenológico (fatores que influenciam na ocorrência de um evento fenológico) e 2) a probabilidade por unidade de tempo de finalizar o evento fenológico (fatores que afetam a duração de cada evento), utilizando inicialmente o mesmo conjunto de variáveis climáticas e funcionais, resultando no total de 17 covariáveis em cada modelo (antes de encontrar o melhor conjunto de variáveis via stepAIC). A função de risco tem a seguinte forma:

$$h(t, X(t)) = h_0(t) \exp\left[\sum_{i=1}^p \beta_i X_i(t)\right]$$
(1)

onde h(t, X(t)), mostra a taxa de risco no tempo t (mês), dada a influência das covariáveis X(t). A função de risco chamada de  $h_0(t)$  é multiplicada pela função exponencial que expressa o efeito multiplicativo de cada covariável  $X_i(t)$  (i = 1, ..., p) multiplicado pelo seu parâmetro da regressão correspondente  $\beta_i$ . Se uma variável particular,  $X_i$ , não influencia a taxa de risco,  $\beta_i$  não se diferencia significativamente de 0 e não há efeito (exp[0]=1).

Posteriormente, ajustamos cada modelo com todos os parâmetros, e tendo ajustado o modelo utilizamos a função stepAIC do pacote do R MASS, com a opção de realizar tanto a

busca reversa quanto para encontrar o modelo satisfatório mais parcimonioso que melhor ajustasse os dados. Este método de seleção de modelos é baseado na minimização do critério de informação de Akaike (AIC). O modelo com o menor AIC é selecionado, e posteriormente utilizamos um método de comparação múltipla onde calculamos os valores de *P* com base em uma distribuição qui-quadrada com *q* graus de liberdade ( $\chi^2_q$ ), onde *q* é o número final de covariáveis do melhor modelo (menor AIC). O valor de *P* da covariável foi avaliado usando significância multivariada  $\chi^2_q$ , ao invés de univariada ( $\chi^2_1$ , d.f. = 1) porque é um teste mais conservador que leva em conta os graus de liberdade gastos no modelo completo. Todas as análises foram feitas no R versão 3.1.2, com pacotes Survival (Therneau & Grambsch, 2000; Therneau, 2015) e MASS (Venables & Ripley, 2002). A melhor combinação de covariáveis foi selecionada pelo mínimo AIC em cada modelo, otimizando o trade-off entre melhor ajuste e parcimônia (Tabela Suplementar 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 e 8).

#### Resultados

Nós encontramos uma ampla variação na proporção de indivíduos nas fenofases reprodutivas e de perda de folhas ao longo do tempo, enquanto a proporção de indivíduos com folhas novas tendeu a ser mais constante (Figura 1). Isso é resultado do efeito de diferentes variáveis climáticas e das características funcionais das espécies analisadas. A probabilidade de ocorrência e duração de todas as fenofases foi melhor predita pela combinação de características funcionais das espécies, aliada a dados climáticos locais e globais, do que por modelos parciais, ajustados sem um dos grupos de cofatores avaliados (Tabela 1). Entretanto, a ocorrência de floração e da frutificação tiveram uma diferença muito pequena entre o AIC dos dois melhores modelos, o que indica que o modelo completo (características funcionais, climáticas locais e globais) ou parcial (características funcionais e climáticas locais) são bem semelhantes em termos de ajuste dos dados.



Figura 1: Proporção de árvores vivas iniciando cada fenofase ao longo do tempo. A proporção de indivíduos (proportion of trees) foi calculada pela razão entre o número total de indivíduos que iniciaram a fenofase (floração em vermelho, frutificação em verde, perda foliar em azul e folhas novas em roxo) e o número total de indivíduos vivos naquele ano. A proporção foi calculada para toda a série temporal de janeiro de 1970 a dezembro de 2015.

Tabela 3: Valores de Akaike information criterium (AIC) para o melhor conjunto de variáveis (após stepAIC) dos modelos de duração e início de cada fenofase no modelo completo e nos modelos parciais. O  $\Delta$ AIC é a diferença entre o valor de AIC do modelo parcial e do melhor modelo (menor AIC), indicado por (\*). O modelo completo foi representado por <sup>a</sup>características funcionais (CF), climáticas locais (CL) e globais (CG) e os modelos parciais por: <sup>b</sup>características funcionais e climáticas locais; <sup>c</sup>características funcionais e climáticas globais; <sup>d</sup>climáticas locais e globais (CG).

	Floração		Frutific	Frutificação		Perda foliar		Folhas novas	
	Duração	Início	Duração	Início	Duração	Início	Duração	Início	
CF+CL+CG <sup>a*</sup>	74702	70719	63149	60133	59193	56699	169871	166372	
CF+CL <sup>b</sup>	74739	70727	63175	60138	59235	56771	169961	166500	
$\Delta \operatorname{AIC^{b}}$	38	8	26	5	41	71	90	128	
CF+CG <sup>c</sup>	74823	70821	63680	60158	59241	56848	170101	166495	
Δ AIC <sup>c</sup>	121	103	531	25	47	149	231	124	
CL+CG <sup>d</sup>	74781	70915	63308	60226	59276	57777	170325	166443	
$\Delta AIC^{d}$	80	197	159	93	83	1078	454	71	

CF: características funcionais (grupo sucessional, tipo de mudança foliar e densidade da madeira); CL: variáveis climáticas locais (precipitação, temperatura e umidade) e CG: variáveis climáticas globais (ENSO e NAO) com lag de 1-6 e de 1-7 meses.

#### Floração

O intervalo entre dois eventos de floração foi mais curto para espécies de baixa densidade da madeira (g.cm<sup>-3</sup>), ou seja, essas espécies têm maior probabilidade de iniciar a floração ao longo do tempo. O aumento da média de umidade relativa aumentou a probabilidade de ocorrência da floração (Tabela Suplementar 1).

A duração do ciclo de floração foi mais curta para espécies pioneiras do que para secundárias e tardias. A duração foi maior quando, a precipitação acumulada foi maior e a temperatura média e as médias do ENSO foram menores, sendo que todas as variáveis climáticas foram significativas em lag temporal de 7-12 meses (Tabela Suplementar 2).

#### Frutificação

A ocorrência da frutificação não foi significativamente relacionada a nenhuma variável testada provavelmente porque a ocorrência da frutificação está condicionada a ocorrência prévia da floração. Nós encontramos que apenas as espécies pioneiras têm maior frequência de frutificação quando avaliada usando significância univariada ( $\chi^2_1$ , d.f. = 1), porém, nenhuma variável climática ou funcional explicou a ocorrência dessa fenofase ao longo do tempo usando significância multivariada (Tabela Suplementar 3).

A duração da frutificação foi maior para espécies de alta densidade da madeira (g.cm<sup>-3</sup>) e do grupo sucessional das secundárias e menor para espécies com mudança foliar do tipo sempre-verde. Quanto maior a precipitação acumulada nos seis meses que antecedem o início do evento, maior foi a duração da frutificação, enquanto a diminuição da precipitação acumulada de 7 a 12 meses antes também causa um aumento na duração da frutificação (Tabela Suplementar 4).

#### Perda de folhas

A ocorrência de eventos de perda foliar (período decíduo) é menor para espécies pioneiras, sempre-verdes, semi-decíduas e de alta densidade da madeira. Menores valores de umidade relativa média no semestre anterior aumentam a probabilidade de ocorrência da perda foliar, enquanto temperaturas mais elevadas e menores valores de ENSO (La Niña/chuvoso) aumentam a chance de ocorrência de eventos de perda foliar com lag de 7 a 12 meses (Tabela Suplementar 5). A duração da desfolha é maior quando há maior acúmulo de precipitação ou anomalias positivas de ENSO (7-12 meses) (Tabela Suplementar 6).

#### Flushing foliar

A probabilidade de ocorrência de produção de folhas novas é menor em espécies sempre-verdes quando comparado com as decíduas. A ocorrência desse evento vegetativo é maior quando há diminuição da precipitação dos meses mais chuvosos do ano anterior, menor umidade (1-6 meses), diminuição nas médias do ENSO (1-6 meses) e anomalias positivas do NAO (1-6 e de 7-12 meses) (Tabela Suplementar 7).

A duração da produção de folhas novas é maior para espécies pioneiras e sempre verde. A duração da produção de folhas novas aumenta com a precipitação acumulada (1-6 meses), calor, diminuição da umidade relativa e a diminuição do índice ENSO no semestre anterior, e também aumenta com a diminuição da temperatura média e com anomalias positivas de ENSO de 7-12 meses antes (Tabela Suplementar 8).

#### Discussão

Nós encontramos que as condições climáticas observadas nos últimos 40 anos foram importantes preditores da fenologia de árvores da Amazônia. A longo prazo, a frequência de ocorrência dos eventos reprodutivos foi favorecida por condições mais úmidas 2 semestres antes, enquanto a troca de folhas foi favorecida por períodos mais secos e quentes um ou dois semestres antes.

A ocorrência e manutenção de órgãos reprodutivos depende de nutrientes (Ichie et al., 2005) e carboidratos acumulados anteriormente, já que há gastos consideráveis de energia na formação de tecidos e metabólicos secundários (Borchert, 1983). A maior ocorrência reprodutiva aconteceu após períodos de maior umidade provavelmente devido à necessidade de acúmulo de água pelas árvores para utilização em processos fisiológicos e para a produção de estruturas durante a reprodução, apesar da maioria das espécies iniciar a reprodução na estação seca (veja Anexo, página 190). Em geral, condições de maior seca e calor diminuem a duração da reprodução, o que pode estar relacionado a depleção de carboidratos e alocação de recursos para processos vegetativos como produção de folhas novas. A duração da floração foi menor após condições de seca e calor, mas aumentou após eventos El Niño. O aumento na produção de flores e frutos de árvores e lianas também foi relacionado ao El Niño durante 18 anos de monitoramento no Panamá, o que poderia estar associado ao aumento da radiação solar durante esses eventos (Wright & Calderon, 2006). Há fortes indícios de que irradiância solar é uma causa importante da floração em florestas úmidas, o que pode explicar o aumento da duração da floração em anos de anomalias positivas de ENSO, El Niño (Wright & Calderón, 2018). Porém nós não encontramos evidências de que esses eventos estão favorecendo a ocorrência da frutificação, trazendo incertezas associadas ao efeito do El Niño na reprodução das árvores.

Vimos que as condições climáticas influenciam diretamente os padrões fenológicos reprodutivos, porém, nós não encontramos um efeito imediato de nenhuma variável climática atuando como gatilho da reprodução do conjunto de árvores analisadas. Isso pode estar relacionado à diversidade de estratégias e respostas das espécies, já que sabemos que a época reprodutiva é muito variável de acordo com as características funcionais específicas (Capítulo 2, página 61 e Anexos, página 190). Assim, não existe uma variável climática, dentre as

testadas, que afete de forma imediata a ocorrência da reprodução no conjunto de árvores avaliadas.

Enquanto a reprodução foi favorecida pela acumulação de reservas anteriormente ao evento, a perda e produção foliar tiveram uma resposta mais imediata às condições de seca. Por exemplo, eventos de deciduidade foram relacionados a altas temperaturas e seca no semestre anterior, o que indica que essa estratégia está ligada à manutenção do balanço hídrico e proteção dos órgãos arbóreos durante a estiagem e calor sazonais. A deciduidade pode prevenir os danos causados pela baixa umidade relativa do ar, que aumenta o déficit de pressão de vapor e a evapotranspiração das folhas, o que pode provocar uma grande perda de água, aumentando o risco de falha hidráulica nas árvores (Adams *et al.*, 2017). Quando o período seco é intenso ou longo, isso prejudica o balanço hídrico e pode levar a danos irreversíveis no sistema hidráulico (Allen *et al.*, 2010). A seca também pode levar ao fechamento dos estômatos e consequentemente a uma diminuição do ganho de carbono, o que pode levar a falta de carbono para desempenhar funções vitais (Allen *et al.*, 2010). Sendo assim, o período sem folhas está relacionado a tolerância a seca, e confere uma vantagem adaptativa em períodos de maior déficit hídrico (Singh & Kushwaha, 2016).

Ainda não sabemos por que as árvores preferem produzir folhas novas no período mais seco. Há diversas hipóteses para entender esse comportamento, mas ainda são necessários estudos que permitam avaliar os comportamentos 'normais', para entender as condições de anomalias. A perda de folhas durante a estação seca é uma estratégia que pode ser utilizada para evitar os danos causados pela seca (Singh & Kushwaha, 2016), porém, a produção de folhas novas também aumentou quando houve diminuição da precipitação, umidade e calor. Esse padrão é captado com imagens de satélite, drone, câmera e no solo, inclusive em anos de seca severa como aqueles sob a influência de anomalias ENSO e NAO, sugerindo que a seca pode não ser suficiente para causar uma diminuição na produtividade e nas taxas fotossintéticas das árvores (Lopes et al., 2016). Ao contrário, estudos apontam que, durante a seca, condições de maior insolação e menor cobertura de nuvens podem aumentar a produção de folhas novas (Borchert et al., 2005; Saleska et al., 2007). A produção de folhas novas pode superar a queda de folhas durante esse período, causando até um aumento no número de folhas durante a estação seca (Martins, 2015). Esse comportamento pode estar relacionado à segurança hidráulica ou às estratégias de obtenção de carbono, já que folhas novas/madura têm maior produtividade, maior eficiência de trocas gasosas e maior segurança hidráulica (Martins, 2015), diminuindo a perda de água pelas folhas em épocas muito secas.

Assim, nós observamos que "a fenologia vegetativa inter-anual recapitula a fenologia intra-anual", i.e. as condições secas precedem e acompanham a produção de folhas novas no ciclo sazonal intra-anual (Lopes *et al.*, 2016), e precedem eventos de maior produção de folhas também no ciclo inter-anual (este estudo). Nossas observações de 40 anos de fenologia, que incluíram uma ampla variação climática, estão de acordo com as observações de maior verdor ("greening") do dossel da floresta observado por sensoriamento remoto em épocas secas (Saleska *et al.*, 2007; Yang *et al.*, 2018). Portanto, há um consistente aumento da produção de folhas novas e consequente aumento do verdor do dossel associado a condições mais secas, isto não está restrito apenas aos anos extremos recentes e pode estar acontecendo mesmo quando não é detectado por sensoriamento remoto. A detecção do aumento de verdor por sensoriamento remoto depende da sincronia temporal da maior parte das copas de cada local, o que pode não acontecer sempre nas regiões com menor sazonalidade (Wu *et al.*, 2018).

A fenologia é sensível a mudanças do ambiente basicamente para escapar de condições desfavoráveis (Singh & Kushwaha, 2016), para aproveitar condições sazonalmente favoráveis (Saleska *et al.*, 2007) ou para facilitar o sincronismo sexual (Chen *et al.*, 2017), mas essa capacidade é limitada pelas características internas de resposta das espécies, condicionada por sua história de vida. Espécies pioneiras de rápido crescimento tendem a ter ciclos de vida mais curtos, maior vulnerabilidade a seca (Aleixo *et al.*, 2019) e tendem a reproduzir com mais frequência que as tardias em diferentes regiões (Bentos *et al.*, 2008; Babweteera *et al.*, 2018). Nós também observamos maior frequência reprodutiva entre as espécies pioneiras e de baixa densidade da madeira, sendo que essas últimas também tiveram uma maior duração da frutificação, indicando que estratégias mais aquisitivas tiveram menor intervalo entre eventos reprodutivos, o que pode estar relacionada a uma compensação pelo ciclo de vida curto "grow fast die young".

Nós encontramos uma clara associação entre as características funcionais das espécies e suas estratégias reprodutivas e de mudança foliar. Espécies com características funcionais mais relacionadas a estratégias aquisitivas de obtenção e utilização de recursos, por exemplo de menor densidade da madeira, tiveram maior ocorrência do período reprodutivo, mas não uma maior duração. A deciduidade foi mais provável entre as espécies de baixa densidade da madeira, mas surpreendentemente menos frequente nas espécies pioneiras. Já a ocorrência de folhas novas é mais provável para espécies decíduas quando comparadas com as sempreverdes e semi-decíduas, e a duração do evento é maior para espécies pioneiras e sempre-

verdes. A maior probabilidade de ocorrência de folhas novas de espécies decíduas pode ser explicada pela necessidade de reposição completa da copa sazonalmente após a perda de folhas e pela, menor duração desse evento (produção de folhas pode ser praticamente constante para alguns indivíduos de espécies sempre-verdes, ou seja, alta duração e menor número de eventos).

Pioneiras tenderam a ter uma maior duração da produção de folhas novas e uma menor probabilidade de ocorrência de eventos de deciduidade. Isso indica que essas espécies investem grande parte do tempo na produção de folhas e são capazes de lidar com o stress hídrico sem perder completamente as folhas do dossel. Mas ao mesmo tempo, são menos tolerantes à seca (Aleixo et al., 2019), o que pode estar relacionado a alta demanda de uso da água nessas espécies. Por outro lado, espécies de madeira mais leve tiveram maior probabilidade de ocorrência de eventos de deciduidade, o que pode indicar menor susceptibilidade à seca em troncos mais densos. A tolerância à seca é associada com tecidos mais densos de folhas, caules e raízes, enquanto a rápida aquisição de recursos (crescimento rápido) é associada com maior armazenamento de água no caule, maior diâmetro do vaso e maior área foliar por massa investida (Pineda-García et al., 2015). Assim, embora pudéssemos esperar uma convergência de maior deciduidade em plantas aquisitivas de rápido crescimento e baixa densidade (como uma estratégia de escape da seca) não parece ser sempre este o caminho adotado por elas. É possível que nas condições de baixa sazonalidade (~2 meses de seca) e solos muito pobres da região de Manaus, a deciduidade não seja uma estratégia muito viável, sendo restrita a poucas espécies.

Em um contexto de maior frequência de eventos extremos, intensificação das condições chuvosas e alta variabilidade da precipitação (Gloor *et al.*, 2013; Marengo & Espinoza, 2016), existem muitas incertezas sobre como o comportamento fenológico pode afetar a performance, a regeneração e a sobrevivência de espécies de diferentes grupos funcionais ao longo do tempo. Apesar do crescente número de trabalhos que abordam o efeito do clima na fenologia arbórea ainda não existe consenso sobre como as espécies tropicais estão reagindo ao clima (Morellato *et al.*, 2018). Sendo assim, mudanças no clima podem trazer consequências ainda pouco conhecidas para a estrutura, composição e funcionalidade dessas florestas, com efeitos diretos na dinâmica global do carbono e da água (Bonan, 2008). Aqui nós contribuímos com avanços no conhecimento fenológico de árvores da Amazônia, mostrando como o clima e as características funcionais das espécies afetaram a fenologia

reprodutiva e a dinâmica foliar tanto imediatamente após o evento climático, quanto a longo prazo, ao longo de 40 anos de monitoramento fenológico.

#### Referências

Junto com as referências gerais da tese - Bibliografia, página 126.

#### Informação suplementar

Figura Suplementar 1. Correlação em pares entre variáveis funcionais das 32 espécies avaliadas. Wood density é a densidade da madeira, variável contínua representada em gcm<sup>-3</sup>; successional stage representa o grupo sucessional (pioneira, secundária e tardia) e leaf phenology representa o tipo de mudança foliar (sempre verde, semi-decídua, decídua).



Figura Suplementar 2. Correlações em pares entre todas 12 as covariáveis climáticas de dados locais e globais. A precipitação local foi representada por quatro variáveis, **prec1\_6**, que representa a precipitação acumulada no semestre anterior ao evento fenológico; **prec7\_12** que representa a precipitação acumulada de 7-12 meses antes do evento fenológico; **prec.dry**, que representa a precipitação acumulado durante os 3 meses mais secos do ano anterior ao evento e **prec.wet**, que representa a precipitação acumulado durante os 3 meses mais chuvosos do ano anterior ao evento. A temperatura média no semestre anterior ao evento foi representada pela variável **temp1-6** e a temperatura média de 7-12 meses antes do evento por **temp7-12**. A umidade foi representada pela média no semestre anterior ao evento (**umi1-6**) e de 7-12 (**umi7-12**); e as variáveis globais foram representadas pela média de ENSO no semestre anterior ao evento (**SST1-6** e **SST7-12**) e NAO foi representado pelas média no semestre anterior (**NAO1-6**) e de 7-12 meses antes do evento (**NAO7-12**).



Covariate <sup>a</sup>	$\beta^{b}$	Effect <sup>c</sup> (=exp $\beta$ )	Test $\chi^2$ d.f.=15 <sup>d</sup>	Pvalue <sup>f</sup> d.f.=15
Pioneira	-0.19	0.82	13.36	0.57
Secundária	0.08	1.08	4.18	1.00
Sempre verde	0.22	1.25	24.24	0.06
Semi-decídua	-0.03	0.97	0.43	1.00
Densidade da madeira	-0.95	0.39	66.09	0.00
prec1-6	0.00	1.00	13.94	0.53
prec7_12	0.00	1.00	3.66	1.00
prec.dry	0.00	1.00	16.62	0.34
prec.wet	0.00	1.00	3.66	1.00
temp1-6	-0.11	0.90	21.55	0.12
temp7-12	0.06	1.06	5.53	0.99
umi7-12	0.04	1.04	48.79	0.00
SST1-6	-0.07	0.93	10.68	0.78
NAO1-6	0.06	1.07	3.68	1.00
NAO7-12	0.07	1.07	4.21	1.00

Tabela Suplementar 1: Modelo Cox - Probabilidade de início da floração (ocorrência) de árvores da Amazônia.

The results of tree survival analysis (Cox proportional hazards model), fitted with species functional traits and climate as covariates, are shown. <sup>a</sup>Covariates retained using stepwise selection based on AIC. <sup>b</sup> $\beta$  is the coefficient of the respective covariate. <sup>c</sup>Effect (= exp  $\beta$ ) is the e-power of the coefficient. <sup>d</sup>Test statistic ( $\chi^2$ ) is the square of the ratio of the coefficient and its standard error. <sup>f</sup> P value d.f. = 15 of the covariates (chi-squared distribution with 15 d.f.; a multivariate and more conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account).

Covariate <sup>a</sup>	$\beta^{b}$	Effect <sup>c</sup> (=exp $\beta$ )	Test $\chi^2$ d.f.=12 <sup>d</sup>	Pvalue <sup>f</sup> d.f.=12
Pioneira	0.40	1.49	73.35	0.00
Secundária	-0.03	0.97	0.92	1.00
Sempre verde	-0.11	0.89	6.93	0.86
Semi-decídua	-0.07	0.93	2.16	1.00
prec7_12*	0.00	1.00	22.12	0.04
prec.dry	0.00	1.00	8.35	0.76
temp1-6	-0.07	0.93	11.09	0.52
temp7-12	0.13	1.13	27.66	0.01
umi1-6	0.01	1.01	2.34	1.00
SST7-12*	-0.10	0.91	24.24	0.02
NAO1-6	-0.11	0.90	11.43	0.49
NAO7-12	0.11	1.12	13.80	0.31

Tabela Suplementar 2: Modelo Cox - Probabilidade de término da floração (duração) de árvores da Amazônia.

The results of tree survival analysis (Cox proportional hazards model), fitted with species functional traits and climate as covariates, are shown. <sup>a</sup>Covariates retained using stepwise selection based on AIC. <sup>b</sup> $\beta$  is the coefficient of the respective covariate. <sup>c</sup>Effect (= exp  $\beta$ ) is the e-power of the coefficient. <sup>d</sup>Test statistic ( $\chi^2$ ) is the square of the ratio of the coefficient and its standard error. <sup>f</sup> P value d.f. = 12 of the covariates (chi-squared distribution with 12 d.f.; a multivariate and more conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account).

1 mazonia.				
Covariate <sup>a</sup>	$\beta^{b}$	Effect <sup>c</sup> (=exp $\beta$ )	Test $\chi^2$ d.f.=14 <sup>d</sup>	Pvalue <sup>f</sup> d.f.=14
Pioneira	0.01	1.01	0.03	1.00
Secundária	0.18	1.20	18.19	0.20
Sempre verde	0.10	1.11	4.44	0.99
Semi-decídua	-0.05	0.96	0.79	1.00
Densidade da madeira	-0.46	0.63	12.84	0.54
prec1_6	0.00	1.00	19.59	0.14
prec7_12	0.00	1.00	5.58	0.98
prec.dry	0.00	1.00	5.70	0.97
prec.wet	0.00	1.00	19.29	0.15
temp1-6	0.04	1.04	2.64	1.00
temp7-12	-0.04	0.96	2.47	1.00
umi7-12	0.02	1.02	10.86	0.70
SST1-6	-0.06	0.94	6.80	0.94
NAO1-6	0.08	1.08	4.93	0.99

Tabela Suplementar 3: Modelo Cox - Probabilidade de início da frutificação (ocorrência) de árvores da Amazônia.

The results of tree survival analysis (Cox proportional hazards model), fitted with species functional traits and climate as covariates, are shown. <sup>a</sup>Covariates retained using stepwise selection based on AIC. <sup>b</sup> $\beta$  is the coefficient of the respective covariate. <sup>c</sup>Effect (= exp  $\beta$ ) is the e-power of the coefficient. <sup>d</sup>Test statistic ( $\chi^2$ ) is the square of the ratio of the coefficient and its standard error. <sup>f</sup> P value d.f. = 14 of the covariates (chi-squared distribution with 14 d.f.; a multivariate and more conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account).

- InnuE official				
Covariate <sup>a</sup>	$\beta^{b}$	Effect <sup>c</sup> (=exp $\beta$ )	Test $\chi^2$ d.f.=14 <sup>d</sup>	Pvalue <sup>f</sup> d.f.=14
Pioneira	0.20	1.22	14.61	0.41
Secundária	-0.28	0.76	44.04	0.00
Sempre verde	0.31	1.36	40.29	0.00
Semi-decídua	0.12	1.13	5.63	0.97
Densidade da madeira	-1.15	0.32	72.97	0.00
prec1_6	0.00	1.00	170.03	0.00
prec7_12	0.00	1.00	42.52	0.00
prec.dry	0.00	1.00	5.98	0.97
temp7-12	0.07	1.07	15.46	0.35
umi1-6	-0.01	0.99	3.88	1.00
SST1-6	-0.06	0.94	8.62	0.85
SST7-12	-0.06	0.95	4.75	0.99
NAO1-6	0.06	1.06	3.00	1.00
NAO7-12	0.15	1.16	15.97	0.32

Tabela Suplementar 4: Modelo Cox - Probabilidade de término da frutificação (duração) de árvores da Amazônia.

The results of tree survival analysis (Cox proportional hazards model), fitted with species functional traits and climate as covariates, are shown. <sup>a</sup>Covariates retained using stepwise selection based on AIC. <sup>b</sup> $\beta$  is the coefficient of the respective covariate. <sup>c</sup>Effect (= exp  $\beta$ ) is the e-power of the coefficient. <sup>d</sup>Test statistic ( $\chi^2$ ) is the square of the ratio of the coefficient and its standard error. <sup>f</sup> P value d.f. = 14 of the covariates (chi-squared distribution with 14 d.f.; a multivariate and more conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account).

Covariate <sup>a</sup>	$\beta^{b}$	Effect <sup>c</sup> (=exp $\beta$ )	Test $\chi^2$ d.f.=14 <sup>d</sup>	Pvalue <sup>f</sup> d.f.=14
Pioneira	-0.64	0.53	65.05	0.00
Secundária	0.00	1.00	0.00	1.00
Sempre verde	-2.05	0.13	597.38	0.00
Semi-decídua	-0.23	0.79	38.89	0.00
Densidade da madeira*	-0.81	0.44	43.16	0.00
prec1_6	0.00	1.00	13.64	0.48
prec.dry	0.00	1.00	15.30	0.36
prec.wet	0.00	1.00	6.64	0.95
temp1-6	-0.09	0.91	9.81	0.78
temp7-12	0.14	1.15	24.84	0.04
umi1-6	-0.06	0.95	40.79	0.00
umi7-12	0.02	1.02	5.06	0.99
SST1-6	-0.09	0.91	10.31	0.74
SST7-12	-0.16	0.85	47.48	0.00

Tabela Suplementar 5: Modelo Cox - Probabilidade de início da deciduidade (ocorrência) de árvores da Amazônia.

The results of tree survival analysis (Cox proportional hazards model), fitted with species functional traits and climate as covariates, are shown. <sup>a</sup>Covariates retained using stepwise selection based on AIC. <sup>b</sup> $\beta$  is the coefficient of the respective covariate. <sup>c</sup>Effect (= exp  $\beta$ ) is the e-power of the coefficient. <sup>d</sup>Test statistic ( $\chi^2$ ) is the square of the ratio of the coefficient and its standard error. <sup>f</sup> P value d.f. = 14 of the covariates (chi-squared distribution with 14 d.f.; a multivariate and more conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account).

Amazônia.				
Covariate <sup>a</sup>	$\beta^{b}$	Effect <sup>c</sup> (=exp $\beta$ )	Test $\chi^2$ d.f.=12 <sup>d</sup>	Pvalue <sup>f</sup> d.f.=12
Pioneira	0.19	1.21	5.63	0.93
Secundária	0.00	1.00	0.00	1.00
Sempre verde	0.36	1.44	25.87	0.01
Semi-decídua	0.24	1.27	38.44	0.00
Densidade da madeira	0.27	1.31	4.06	0.98
prec7_12	-0.00	1.00	29.95	0.00
prec.wet	0.00	1.00	3.56	0.99
temp1-6	-0.06	0.94	5.25	0.95
temp7-12	0.08	1.08	8.58	0.74
SST1-6	0.06	1.06	4.74	0.97
SST7-12	-0.13	0.88	33.31	0.00
NAO1-6	0.10	1.10	8.32	0.76

Tabela Suplementar 6: Modelo Cox - Probabilidade de término da deciduidade (duração) de árvores da Amazônia.

The results of tree survival analysis (Cox proportional hazards model), fitted with species functional traits and climate as covariates, are shown. <sup>a</sup>Covariates retained using stepwise selection based on AIC. <sup>b</sup> $\beta$  is the coefficient of the respective covariate. <sup>c</sup>Effect (= exp  $\beta$ ) is the e-power of the coefficient. <sup>d</sup>Test statistic ( $\chi^2$ ) is the square of the ratio of the coefficient and its standard error. <sup>f</sup> P value d.f. = 12 of the covariates (chi-squared distribution with 12 d.f.; a multivariate and more conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account).

Covariate <sup>a</sup>	$\beta^{b}$	Effect <sup>c</sup> (=exp $\beta$ )	Test $\chi^2$ d.f.=13 <sup>d</sup>	Pvalue <sup>f</sup> d.f.=13
Pioneira	0.07	1.08	4.46	0.99
Secundária	0.02	1.02	0.36	1.00
Sempre verde	-0.20	0.82	44.45	0.00
Semi-decídua	-0.15	0.86	21.96	0.06
Densidade da madeira	-0.25	0.78	10.00	0.69
prec7_12	0.00	1.00	6.10	0.94
prec.wet	0.00	1.00	38.42	0.00
temp1-6	0.04	1.04	15.11	0.30
umi1-6	-0.02	0.98	29.73	0.01
umi7-12	0.01	1.01	4.60	0.98
SST1-6	-0.13	0.88	84.30	0.00
NAO1-6	0.13	1.14	35.23	0.00
NAO7-12	0.10	1.11	23.56	0.04

Tabela Suplementar 7: Modelo Cox - Probabilidade de início da produção de folhas novas (ocorrência) de árvores da Amazônia.

The results of tree survival analysis (Cox proportional hazards model), fitted with species functional traits and climate as covariates, are shown. <sup>a</sup>Covariates retained using stepwise selection based on AIC. <sup>b</sup> $\beta$  is the coefficient of the respective covariate. <sup>c</sup>Effect (= exp  $\beta$ ) is the e-power of the coefficient. <sup>d</sup>Test statistic ( $\chi^2$ ) is the square of the ratio of the coefficient and its standard error. <sup>f</sup> P value d.f. = 13 of the covariates (chi-squared distribution with 13 d.f.; a multivariate and more conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account).

ui voi es du minuzonnu.				
Covariate <sup>a</sup>	β <sup>b</sup>	Effect <sup>c</sup> (=exp $\beta$ )	Test $\chi^2$ d.f.=17 <sup>d</sup>	Pvalue <sup>f</sup> d.f.=17
Pioneira	-0.25	0.78	58.76	0.00
Secundária	-0.07	0.93	7.50	0.98
Sempre verde	-0.44	0.64	219.29	0.00
Semi-decídua	-0.07	0.93	4.69	1.00
Densidade da madeira	-0.36	0.70	20.55	0.25
prec1_6	0.00	1.00	50.20	0.00
prec7_12	0.00	1.00	5.76	0.99
prec.dry	0.00	1.00	4.89	1.00
prec.wet	0.00	1.00	5.76	0.99
temp1-6	-0.16	0.85	107.99	0.00
temp7-12	0.20	1.22	124.86	0.00
umi1-6	0.04	1.04	51.23	0.00
umi7-12	-0.01	0.99	6.89	0.98
SST1-6	0.09	1.09	34.50	0.01
SST7-12	-0.13	0.88	68.89	0.00
NAO1-6	-0.09	0.91	15.40	0.57
NAO7-12	-0.04	0.96	3.35	1.00

Tabela Suplementar 8: Modelo Cox - Probabilidade de término da produção de folhas novas (duração) de árvores da Amazônia.

The results of tree survival analysis (Cox proportional hazards model), fitted with species functional traits and climate as covariates, are shown. <sup>a</sup>Covariates retained using stepwise selection based on AIC. <sup>b</sup> $\beta$  is the coefficient of the respective covariate. <sup>c</sup>Effect (= exp  $\beta$ ) is the e-power of the coefficient. <sup>d</sup>Test statistic ( $\chi^2$ ) is the square of the ratio of the coefficient and its standard error. <sup>f</sup>P value d.f. = 17 of the covariates (chi-squared distribution with 17 d.f.; a multivariate and more conservative test because it takes the degrees of freedom spend on the full model into account).

#### **Bibliografia**

Adamescu GS, Plumptre AJ, Abernethy KA, Polansky L, Bush ER, Chapman CA, Shoo LP, Fayolle A, Janmaat KRL, Robbins MM, *et al.* 2018. Annual cycles are the most common reproductive strategy in African tropical tree communities. *Biotropica* 50: 418–430.

Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Hartmann H, Landhäusser SM, Tissue DT, Huxman TE, Hudson PJ, Franz TE, Allen CD, *et al.* 2017. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution* 1: 1285:1291.

Albert NW, Thrimawithana AH, Mcghie TK, Clayton WA, Deroles SC, Schwinn KE, Bowman JL, Jordan BR, Davies KM. 2018. Genetic analysis of the liverwort Marchantia polymorpha reveals that R2R3MYB activation of flavonoid production in response to abiotic stress is an ancient character in land plants.

Aleixo I, Norris D, Hemerik L, Barbosa A, Prata E, Costa F, Poorter L. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate Change* **9**: 384–388.

Alencar JDC. 1988. Estudos Silviculturais de uma população natural de Copaifera multijuga HAYNE - LEGMINOSAE, na Amazônia Central. : 18(3-4):199-209.

Alencar JC. 1994. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na Reserva Ducke, AM. *Acta Amazonica* 24: 161–182.

Alencar J da C, Almeida RA de, Fernandes NP. 1979. Fenologia de especies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica*: 163–198.

Alencar J da C, Magalhães LMS. 1979. Poder germinativo de sementes de doze espécies florestais da região de Manaus. *Acta Amazônica* 9: 411–418.

Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH (Ted., *et al.* 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660–684.

Amaral DD, Viera ICG, Salomão RP, Almeida SS de., Jardim MAG. 2009. Checklist da Flora Arbórea de Remanescentes Florestais da Região Metropolitana de Belém, Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Ciências Naturais* **4**: 231–289.

Anderson JT, Inouye DW, McKinney AM, Colautti RI, Mitchell-Olds T. 2012. Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**: 3843–3852.

Anderson JT, Lee CR, Mitchell-Olds T. 2011. Life-history qtls and natural selection on flowering time in boechera stricta, a perennial relative of arabidopsis. *Evolution* 65: 771–787.

Asner GP, Townsend AR, Braswell BH. 2000. Satellite observation of El Niño effects on Amazon forest phenology and productivity. *Geophysical Research Letters* 27: 981–984.

Augspurger CK. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in Hybanthus Prunifolius (Violaceae). *Ecology* 62: 775–788.

Babweteera F, Plumptre AJ, Adamescu GS, Shoo LP, Beale CM, Reynolds V, Philip N, Muhanguzi G. 2018. The ecology of tree reproduction in an African medium altitude rain forest. *Biotropica* 50: 405–417.

**Baraloto C, Forget PM. 2007.** Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *American Journal of Botany* **94**: 901–911.

**Barbosa A, Moçambite A, Morellato P, Blair C**. **2018**. Reproductive phenology of Carapa guianensis Aubl . (Meliaceae) in two forest areas of the Central Amazon. *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology (IJEAB)* **3**: 714–724.

**Barlow J, Peres CA. 2004.** Ecological responses to El Nino-induced surface fires in central Brazilian Amazonia: management implications for flammable tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 367–380.

**Bawa KS, Kang H, Grayum MH**. **2003**. Relationships among the time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* **90**: 877–887.

**Bentos TV, Mesquita RDCG, Williamson GB**. **2008**. Reproductive Phenology of Central Amazon Pioneer Trees. *Tropical Conservation Science* **1**: 186–203.

**Bonan GB**. **2008**. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* **320**: 1444–1449.

**Bonan G. 2012**. Climate science: Canadian climate aberration. *Nature Geoscience* **6**: 21–22.

**Borchert R**. **1983**. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* **15**: 81–89.

Borchert R, Calle Z, Strahler AH, Baertschi A, Magill RE, Broadhead JS, Kamau J, Njoroge J, Muthuri C. 2015. Insolation and photoperiodic control of tree development

near the equator. New Phytologist 205: 7–13.

**Borchert R, Meyer SA, Felger RS, Porter-Bolland L. 2004**. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecol Biogeography* **13**: 409–425.

Borchert R, Renner SS, Calle Z, Navarrete D, Tye A, Gautier L, Spichiger R, von Hildebrand P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature* **433**: 627–629.

Brando PM, Goetz SJ, Baccini A, Nepstad DC, Beck PSA, Christman MC. 2010. Seasonal and interannual variability of climate and vegetation indices across the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**: 14685–14690.

Brearley FQ, Proctor J, Suriantata, Nagy L, Dalrymple G, Voysey BC. 2007. Reproductive phenology over a 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. *Journal of Ecology* **95**: 828–839.

Camargo JLC, Ferraz IDK. 2003. Castanha-de-macaco, Cariniana micrantha Ducke, Lecythidaceae. Fascículo 2, INPA, Manaus-AM, Brasil (IDK Ferraz and JLC Camargo, Eds.). Manaus-AM: INPA, Manaus-AM, Brasil.

Camargo JLC, Ferraz IDK. 2004. Acariquara-roxa, Minquartia guianensis Aubl. Olacaceae (IDK Ferraz and JLC Camargo, Eds.). Manaus-AM: INPA.

**Camargo JLC, Ferraz IDK, Mesquita MR, Santos BA, Brum HD**. 2008. *Guia de propágulos e plântulas da Amazônia*. Manaus.

de Castilho C V., Magnusson WE, de Araújo RNO, Luizão RCC, Luizão FJ, Lima AP, Higuchi N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234: 85–96.

Chambers LE, Altwegg R, Barbraud C, Barnard P, Beaumont LJ, Crawford RJM, Durant JM, Hughes L, Keatley MR, Low M, *et al.* 2013a. Phenological Changes in the Southern Hemisphere. *PLoS ONE* 8.

Chambers JQ, Negron-Juarez RI, Marra DM, Di Vittorio A, Tews J, Roberts D, Ribeiro GHPM, Trumbore SE, Higuchi N. 2013b. The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 3949–3954.

Chambers JQ, Schimel JP, Nobre AD. 2001. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests. *Biogeochemistry* 52: 115–131.

Chao KJ, Phillips OL, Gloor E, Monteagudo A, Torres-Lezama A, Martínez RV.

**2008**. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* **96**: 281–292.

Chapman CA, Valenta K, Bonnell TR, Brown KA, Chapman LJ. 2018. Solar radiation and ENSO predict fruiting phenology patterns in a 15-year record from Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 50: 384–395.

Chauvel A, Lucas Y, Boulet R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43: 234–241.

Chavana-bryant C, Malhi Y, Wu J, Asner GP, Anastasiou A, Enquist BJ, Caravasi EGC, Doughty CE, Saleska SR, Martin RE, *et al.* 2017. Leaf aging of Amazonian canopy trees as revealed by spectral and physiochemical measurements. : 1049–1063.

Chen YY, Satake A, Sun IF, Kosugi Y, Tani M, Numata S, Hubbell SP, Fletcher C, Nur Supardi MN, Wright SJ. 2017. Species-specific flowering cues among general flowering Shorea species at the Pasoh Research Forest, Malaysia. *Journal of Ecology* **106**: 586–598.

Chen YY, Satake A, Sun IF, Kosugi Y, Tani M, Numata S, Hubbell SP, Fletcher C, Nur Supardi MN, Wright SJ. 2018. Species-specific flowering cues among general flowering Shorea species at the Pasoh Research Forest, Malaysia. *Journal of Ecology* **106**: 586–598.

Chuine I. 2010. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**: 3149–3160.

Clark DB, Clark DA. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 80: 235–244.

Coelho CAS, Cavalcanti IAF, Costa SMS, Freitas SR, Ito ER, Luz G, Santos AF, Nobre CA, Marengo JA, Pezza AB. 2012. Climate diagnostics of three major drought events in the Amazon and illustrations of their seasonal precipitation predictions. *Meteorological Applications* 19: 237–255.

**Coley PD, Barone JA. 1996.** HERBIVORY AND PLANT DEFENSES IN TROPICAL FORESTS. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 305–335.

Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Perez R, Lao S, Angehr G, Hubbell SP, Foster RB, Condit R, Al ET. 2004. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. : 51–72.

**Condit R, Hubbell SP, Foster RB**. **1995**. Mortality Rates of 205 Neotropical Tree and Shrub Species and the Impact of a Severe Drought. *Ecological Monographs* **65**: 419–439.

**Condit R, Hubbell SP, Foster RB**. **1996**. Assessing the Response of Plant Functional Types to Climatic Change in Tropical Forests. *Journal of Vegetation Science* **7**: 405–416.

Condit R, Kristina W, Bohlman SA, Pérez R, Foster RB, Hubbell SP. 2000. Quantifying the deciduousness of tropical forest canopies under varying climates. *Journal of vegetation Science* 11: 649–658.

**Couralet C, Bulcke V der J, Acker J Van, Beeckman H**. **2013**. PHENOLOGY IN FUNCTIONAL GROUPS OF CENTRAL AFRICAN RAINFOREST TREES. *journal of tropical forest science* **25**: 361–374.

Davies TJ, Wolkovich EM, Kraft NJB, Salamin N, Allen JM, Ault TR, Betancourt JL, Bolmgren K, Cleland EE, Cook BI, *et al.* 2013. Phylogenetic conservatism in plant phenology. *Journal of Ecology* 101: 1520–1530.

**Dulmen A Van. 2017.** Pollination and Phenology of Flowers in the Canopy of Two Contrasting Rain Forest Types in Amazonia , Colombia Author (s): Arthur van Dulmen Source : Plant Ecology , Vol . 153 , No . 1 / 2 , Tropical Forest Canopies : Ecology and Management . Proceeding. **153**.

Ellwood ER. 2017. Determine the timing. *Nature Ecology & Evolution* 1: 1794–1795.

**Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G**. **2007**. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **22**: 432–439.

Espirito-Santo FDB, Keller M, Braswell B, Nelson BW, Frolking S, Vicente G. 2010. Storm intensity and old-growth forest disturbances in the Amazon region. *Geophysical Research Letters* 37: 1–6.

Esquivel-muelbert A, Galbraith D, Dexter KG, Baker TR, Lewis L, Meir P, Rowland L, Carlos A, Nepstad D, Phillips OL. 2017. Biogeographic distributions of neotropical trees reflect their directly measured drought tolerances. *Scientific Reports*: 1–11.

Feldpausch TR, Phillips OL, Brienen RJW, Gloor E, Lloyd J, Malhi Y, Alarcón A, Dávila EÁ, Andrade A, Aragao LEOC, *et al.* 2016. Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochemical Cycles* 30: 964–982.

Félix-da-silva MM, Bastos M de N do, Gurgel ESC. 2015. Contribuição ao conhecimento de Eperua bijuga Mart . ex Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Amazonia Open Jounal System* 5: 22–26.

Ferraz IDK, Leal Filho N, Imakawa AM, Varela VP, Piña-Rodrigues FCM. 2004. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. Acta Amazonica 34: 621-633.

**Figueiredo PS de, Ribeiro ÉKMD, Lacerda DMA, Girnos EC. 2009**. Estratégia reprodutiva de Cochlospermum orinocense (Kunth) Steud.: fenologia, biologia floral e sistema de cruzamento em uma espécie pioneira de florestas na Amazônia. *Revista Brasileira de Botânica* **32**: 781–792.

Fitter AH. 2002. Rapid Changes in Flowering Time in British Plants. *Science* 296: 1689–1691.

Flores BM, Piedade MTF, Nelson BW. 2014. Fire disturbance in Amazonian blackwater floodplain forests. *Plant Ecology and Diversity* 7: 319–327.

**Frankie GW, Baker HG, Opler PA**. **1974**. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology* **62**: 881.

Gentry AH. 1974. Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64–68.

Gloor E. 2019. The fate of Amazonia. *Nature Climate Change*: 10–11.

Gloor M, Barichivich J, Ziv G, Brienen R, Schöngart J, Peylin P, Cintra L, Feldpausch T, Phillips O, Baker J. 2015. Recent Amazon climate as background for possible ongoing and future changes of Amazon humid forests. *Global Biogeochemical Cycles* 29: 1384–1399.

Gloor M, Brienen RJW, Galbraith D, Feldpausch TR, Schöngart J, Guyot JL, Espinoza JC, Lloyd J, Phillips OL. 2013. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophysical Research Letters* **40**: 1729–1733.

Gonzalez RA, Andreoli RV, Candido LA, Toshie M, Augusto R, Souza F De. 2013. A influência do evento El Niño – Oscilação Sul e Atlântico Equatorial na precipitação sobre as regiões norte e nordeste da América do Sul. *Acta Amazonica* **43**: 469–480.

Grimm AM, Barros V, Doyle M. 2000. Climate variability in Southern South America associated with El Niño and La Niña events. *Journal of Climate* 13: 35–58.

**Herrera J. 1986.** Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Donana , south Spain \* Information on flowering and fruiting phenolo-. *Vegetatio* **68**: 91–98.

Hopkins MJG. 2005. Flora Da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Rodriguésia* 86: 9–25.

Houghton R a, Lawrence KT, Hackler JL, Brown S. 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology* 

**7**: 731–746.

Ichie T, Kenta T, Nakagawa M, Sato K, Nakashizuka T. 2005. Resource allocation in the tropical to reproductive masting organs during tree, emergent Dipterocarpus tempehes. *Journal of tropical ecology* **21**: 237–241.

**Inouye DW**. **2008**. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* **89**: 353–362.

**Janzen DH**. **1967**. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in central America. *Evolution* **21**: 620–637.

Janzen DH. 1973. Sweep Samples of Tropical Foliage Insects: Effects of Seasons, Vegetation Types, Elevation, Time of Day, and Insularity. *Ecology* 54: 687–708.

Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, *et al.* 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905–2935.

Kleinbaum DG. 1998. Survival analysis, a self-learning text. *Biometrical Journal: Journal of Mathematical Methods in Biosciences* 40: 107–108.

Laurance WF, A. OA, Laurance SGW, Condit R, M. NHE, Sanchez-Thorin AC, E. LT, Andrade A, Sammya D, Ribeiro JE, *et al.* 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature Publishing Group* **428**: 171–175.

Laurance WF, Rankin-de Merona JM, Andrade A, Laurance SG, D'Angelo S, Lovejoy TE, Vasconcelos HL. 2003. Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 343–347.

Leitold V, Morton DC, Longo M, dos-Santos MN, Keller M, Scaranello M. 2018. El Niño drought increased canopy turnover in Amazon forests. *New Phytologist* 219: 959–971.

Lewis SL, Brando PM, Phillips OL, van der Heijden GMF, Nepstad D. 2011. The 2010 Amazon Drought. *Science* 331: 554–554.

Lewis SL, Phillips OL, Sheil D, Vinceti B, Timothy R, Brown S, Graham AW, Higuchi N, Hilbert DW, William F, *et al.* 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology* **92**: 929–944.

Lieberei R. 2007. South American Leaf Blight of the Rubber Tree (Hevea spp.): New Steps in Plant Domestication using Physiological Features and Molecular Markers. *Annals of Botany* 100: 1125–1142.

Lieberman D. 1982. Seasonality and Phenology in a Dry Tropical Forest in Ghana.

Journal of Ecology 70: 791–806.

Lieth H. 1974. Phenology and seasonality modeling.

Lima M de JR, Hong TD, Arruda YMBC, Mendes AMS, Ellis RH. 2014. Classification of seed storage behaviour of 67 Amazonian tree species. *Seed Science and Technology* **42**: 363–392.

Lima RBDA, Silva JAA Da, Marangon LC, Ferreira RLC, Silva RKS Da. 2011. Sucessão ecológica de um trecho de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Carauari, Amazonas. *Pesquisa Florestal Brasileira* 2011: 161–172.

Lohbeck M, Lebrija-trejos E, Martínez-ramos M, Meave JA, Poorter L, Bongers F. 2015. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession.

Lopes AP, Nelson BW, Wu J, Graça PML de A, Tavares JV, Prohaska N, Martins GA, Saleska SR. 2016. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sensing of Environment* 182: 90–98.

**Lorenzi H**. **2002**. Arvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil volume 2. Piracicaba - SP.

Magalhães LMS, Alencar J da C. 1979. Fenologia do pau-rosa (Aniba duckei Kostermans), Lauraceae, em floresta primária na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9: 227–232.

Malhi Y. 2012. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 100: 65–75.

Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, Killeen TJ, Li W, Nobre CA. 2008. Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. *Science* **319**: 169–172.

Malhi Y, Wright J. 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 311–329.

Marengo JA. 2004. Interdecadal variability and trends of rainfall across the Amazon basin. *Theoretical and Applied Climatology* **78**: 79–96.

Marengo JA, Espinoza JC. 2016. Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: Causes, trends and impacts. *International Journal of Climatology* **36**: 1033–1050.

Marengo JA, Nobre CA, Tomasella J, Oyama MD, de Oliveira GS, de Oliveira R, Camargo H, Alves LM, Brown IF. 2008. The drought of Amazonia in 2005. *Journal of*  *Climate* **21**: 495–516.

Marengo JA, Tomasella J, Soares WR, Alves LM, Nobre CA. 2012. Extreme climatic events in the Amazon basin. *Theoretical and Applied Climatology* **107**: 73–85.

Martins GA. 2015. Capacidade fotossintética de espécies arbóreas na amazônia central capacidade fotossintética de espécies arbóreas.

Mcdowell N, Allen CD, Anderson-teixeira KJ, Brando P, Brienen RJW, Chambers J, Christoffersen B, Davies S, Doughty C, Duque A, *et al.* 2018. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist*.

Mendoza I, Peres CA, Morellato LPC. 2016. Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: a quantitative Neotropical review Short. *Global and Planetary Change*.

Mesquita MR, Ferraz IDK, Camargo JLC. 2009. Angelim-vermelho Dinizia excelsa Ducke. Fabaceae. : 12p.

**Morellato LPC, Abernethy K, Mendoza I. 2018**. Rethinking tropical phenology: insights from long-term monitoring and novel analytical methods. *Biotropica* **50**: 371–373.

Mori SA., Peter Becker. 1991. Flooding affects survival of Lecythidaceae in Terra Firme Forest near Manaus, Brazil. *Biotropica* 23(1): 87–91.

Morisette JT, Richardson AD, Knapp AK, Fisher JI, Graham EA, Abatzoglou J, Wilson BE, Breshears DD, Henebry GM, Hanes JM, *et al.* 2009. Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: Phenological research in the 21 st century. *Frontiers in Ecology and the Environment* **7**: 253–260.

Muller-Landau HC, Condit RS, Chave J, Thomas SC, Bohlman SA, Bunyavejchewin S, Davies S, Foster R, Gunatilleke S, Gunatilleke N, *et al.* 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* **9**: 575–588.

Munguía-Rosas MA, Ollerton J, Parra-Tabla V, De-Nova JA. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters* 14: 511–521.

Murali KS, Sukumar R. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia* 94: 114–119.

Nakagawa M, Tanaka K, Nakashizuka T, Ohkubo T, Kato T, Maeda T, Sato K. 2000. Impact of severe drought associated with the 1997 – 1998 El Niño in a tropical forest in Sarawak. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 355–367.

Negrón-Juárez R, Jenkins H, Raupp C, Riley W, Kueppers L, Magnabosco Marra D, Ribeiro G, Monteiro M, Candido L, Chambers J, *et al.* 2017. Windthrow Variability in Central Amazonia. *Atmosphere* 8: 28.

Nelson BW, Kapos V, Adams JB, Oliveira WJ, Oscar P, Braun G. 1994. Forest Disturbance by Large Blowdowns in the Brazilian Amazon. *Wiley on behalf of the Ecological Society of America* **75**: 853–858.

Nelson B, Tavares J, Wu J, Valeriano D, Lopes A, Suelen M, Martins G, Prohaska N, Albert L, Araujo A, *et al.* 2014. Seasonality of Central Amazon Forest Leaf Flush Using Tower-Mounted RGB Camera. In: AGU Fall Meeting. 1–2.

Nepstad DC, Tohver IM, Ray D, Moutinho P, Ecology S, Sep N, Nepstad C. 2007. Mortality of Large Trees and Lianas following Experimental Drought in an Amazon Forest. 88: 2259–2269.

**Newstrom ALE, Frankie GW, Baker HG**. **1994**. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* **26**: 141–159.

**Nobre P, Shukla J. 1996**. Variation of Sea Surface Temperature, Wind Stress, and Rainfall over the Tropical Atlantic and South America. *Journal of Climate* **9**.

Paine CET, Baraloto C, Díaz S. 2015. Optimal strategies for sampling functional traits in species-rich forests. 4: 1325–1331.

**Parmesan C, Yohe G**. **2003**. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. : 37–42.

Pau S, Wolkovich EM, Cook BI, Davies TJ, Kraft NJB, Bolmgren K, Betancourt JL, Cleland EE. 2011. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology* 17: 3633–3643.

**Peel MC, Finlayson BL, Mcmahon TA**. **2007**. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *HESSD Earth Syst. Sci. Discuss* **4**: 439–473.

Penuelas J, Rutishauser T, Filella I. 2009. Phenology Feedbacks on Climate Change. *Science* 324: 887–888.

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

Phillips OL, Baker TR, Arroyo L, Higuchi N, Killeen TJ, Laurance WF, Lewis SL, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, *et al.* 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover,

1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 381–407.

**Pineda-García F, Paz H, Meinzer FC, Angeles G**. **2015**. Exploiting water versus tolerating drought: Water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology* **36**: 208–217.

Pinto AM, Morellato LPC, Barbosa AP. 2008. Fenologia reprodutiva de Dipteryx odorata (Aubl.) Willd (Fabaceae) em duas áreas de floresta na Amazônia Central. *Acta Amazonica* **38**: 643–649.

Pinto AM, Ribeiro RJ, Alencar JDC, Barbosa AP. 2005. Fenologia de Simarouba amara Aubl. na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. *Acta Amazonica* **35**: 347–352.

**Polansky L, Boesch C**. **2013**. Long-term Changes in Fruit Phenology in a West African Lowland Tropical Rain Forest are Not Explained by Rainfall. *Biotropica* **45**: 434–440.

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

**Poorter L, Castilho C V., Schietti J, Oliveira RS, Costa FRC. 2018**. Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. *New Phytologist* **219**: 109–121.

Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, Baker TR, Phillips OL, Pat No S, Czimczik C, Hodnett MG, Herrera R, Arneth A, *et al.* 2009. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discuss* 6: 3993–4057.

**Rankin-de-Merona JM, Ackerly DD. 1987.** Estudos Populacionais de Árvores em Florestas Fragmentadas e as Implicações para conservação In Situ das mesmas na Floresta tropical da Amazônia Central. *Ipef* **35**: 47–59.

**Reich PB**. **1995**. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany.* 

**Reich PB, Borchert R**. **1984**. Water Stress and Tree Phenology in a Tropical Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **72**: 61–74.

**Reich PB, Ellsworth DS, Uhl C. 1995.** Leaf Carbon and Nutrient Assimilation and Conservation in Species of Differing Successional Status in an Oligotrophic Amazonian Forest. *Functional Ecology* **9**: 65–76.

Reich PB, Uhl C, Walters MB, Prugh L, Ellsworth DS. 2004. LEAF DEMOGRAPHY AND PHENOLOGY IN AMAZONIAN RAIN FOREST: A CENSUS OF

40 000 LEAVES OF 23 TREE SPECIES. Ecological Monographs 74: 3-23.

Restrepo-Coupe N, da Rocha HR, Hutyra LR, da Araujo AC, Borma LS, Christoffersen B, Cabral OMR, de Camargo PB, Cardoso FL, da Costa ACL, *et al.* 2013. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. *Agricultural and Forest Meteorology* 182–183: 128–144.

Ribeiro JELS, Hopkins MJG, Vincentini A, Sothers CA, Costa MAS, Brito JM, Souza MAD, Martins LHP, Lohmann LG, Assunção PACL, *et al.* 1999. Flora da Reserva Ducke. : 800.

**Rich PM, Breshears DD, White AB**. **2008**. Pnelology of mixed woody-herbaceous ecosyetms following extreme events: net and differential responses. *Ecology* **89**: 342–352.

Rolim SG, Do Couto HTZ, De Jesus RM. 1999. Mortalidade e recrutamento de arvores na Floresta atlantica em Linhares (ES). *Scientia Forestalis*: 49–69.

Ronchail J, Cochonneau G, Molinier M, Guyot JL, De Miranda Chaves AG, Guimarães V, De Oliveira E. 2002. Interannual rainfall variability in the Amazon basin and sea-surface temperatures in the equatorial Pacific and the tropical Atlantic Oceans. *International Journal of Climatology* 22: 1663–1686.

Ruiz JEA, Alencar J da C. 1999. Interpretacao fenologica de cinco especies de Chrysobalanaceae na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 29: 223–242.

Sakai S, Momose K, Yumoto T, Nagamitsu T, Nagamasu H, Hamid AA, Nakashizuka T. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany* 86: 1414–1436.

Saleska SR, Didan K, Huete AR, da Rocha HR. 2007. Amazon Forests Green-Up During 2005 Drought. *Science* 318: 612–612.

Santos BA, Camargo JLC, Ferraz IDK. 2008. Guariúba, Clarisia racemosa Ruiz e Pav. Moraceae. Manual de sementes da Amazônia. Fascículo 7, INPA, Manaus-AM, Brasil (IDK Ferraz and JLC Camargo, Eds.). Manaus-AM: INPA, Manaus-AM, Brasil.

van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ. 1993. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353–377.

Schöngart J, Junk WJ. 2007. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by

ENSO-indices. Journal of Hydrology 335: 124–132.

Schöngart J, Junk WJ, Piedade MTF, Ayres JM, Hüttermann A, Worbes M. 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. *Global Change Biology* **10**: 683–692.

Schöngart J, Piedade MTF, Ludwigshausen S, Horna V, Worbes M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18: 581–597.

Schwartz MD. 2003. Phenology: an integrative environmental science.

Singh KP, Kushwaha CP. 2006. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany* 97: 265–276.

Singh KP, Kushwaha CP. 2016. Deciduousness in tropical trees and its potential as indicator of climate change: A review. *Ecological Indicators* 69: 699–706.

ter Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, Baraloto C, Salomao RP, Guevara JE, Phillips OL, Castilho C V., Magnusson WE, Molino J-F, *et al.* 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342: 1243092–1243092.

Stiles FG. 1975. Ecology, Flowering Phenology, and Hummingbird Pollination of Some Costa Rican Heliconia Species. *Ecology* 56: 285–301.

**Therneau T. 2015.** A Package for Survival Analysis in S. R package version 2.37-7. http://CRAN. R-project. org/package= survival.

**Therneau TM, Grambsch PM**. **2000**. Modeling Survival Data: Extending the Cox Model. In: Modeling survival data: Extending the Cox model. New York: Springer, 39–77.

**de Toledo JJ, Magnusson WE, Castilho C V., Nascimento HEM**. **2012**. Tree mode of death in Central Amazonia: Effects of soil and topography on tree mortality associated with storm disturbances. *Forest Ecology and Management* **263**: 253–261.

**De Toledo JJ, Magnusson WE, Castilho C V., Nascimento HEM. 2011**. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *Forest Ecology and Management* **262**: 331–338.

**Trenberth KE**. **1997**. The Definition of El Ni??o. *Bulletin of the American Meteorological Society* **78**: 2771–2777.

**Trenberth KE, Caron JM**. **2000**. The southern oscillation revisited: Sea level pressures, surface temperatures, and precipitation. *Journal of Climate* **13**: 4358–4365.

**Umaña C, Alencar J. 1993**. Comportamento fenológico da Sucupira-Preta (Diplotropis purpurea Rich. Amsh. var. coriacea Amsh.) na Reserva Florestal Ducke. *Acta amazonica*.

**Venables WN, Ripley BD. 2002.** Random and mixed effects. in Modern applied statistics with S. In: Modern applied statistics with S. New York: Springer, 271–300.

Viana CA dos S, Paiva AO, Jardim C da V, Rios MN da S, Rocha NMS, Pinagé GR, Arimoro OAS, Suganuma E, Guerra CD, Alvez MM, et al. 2011. Plantas da Amazônia: 450 espécies de uso geral (MN da S Rios and JF Pastore, Eds.). Brasília: Universidade de Brasília, Biblioteca Central.

**Visser ME, Both C. 2005**. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**: 2561–2569.

Wagner F, Rossi V, Aubry-Kientz M, Bonal D, Dalitz H, Gliniars R, Stahl C, Trabucco A, Hérault B. 2014. Pan-tropical analysis of climate effects on seasonal tree growth. *PLoS ONE* 9: 20–22.

Williamson GB, Laurance WF, Oliveira AA, Delamônica P, Gascon C, Lovejoy TE, Pohl L. 2000. Amazonian Tree Mortality during the 1997 El Niño Drought. *Conservation Biology* 14: 1538–1542.

Wright SJ, Calderon O. 2006. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters* 9: 35–44.

Wright SJ, Calderón O. 2018. Solar irradiance as the proximate cue for flowering in a tropical moist forest. *Biotropica* 50: 374–383.

Wright SJ, van Schaik CP. 1994. Light and the Phenology of Tropical Trees. *The American Naturalist* 143: 192–199.

Wu J, Albert LP, Lopes AP, Restrepo-Coupe N, Hayek M, Wiedemann KT, Guan K, Stark SC, Christoffersen B, Prohaska N, *et al.* 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science* **982**: 972–976.

Wu J, Kobayashi H, Stark SC, Meng R, Guan K, Tran NN, Gao S, Yang W, Restrepo-Coupe N, Miura T, *et al.* 2018. Biological processes dominate seasonality of remotely sensed canopy greenness in an Amazon evergreen forest. *New Phytologist* 217: 1507–1520.

Yang X, Tang J, Mustard J. 2014. Beyond leaf color: Comparing camera-based phenological metrics with leaf biochemical, biophysical, and spectral properties throughout the growing season of a temperate deciduous forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*: 181–191.

Yang J, Tian H, Pan S, Chen G, Zhang B, Dangal S. 2018. Amazon drought and forest response: Largely reduced forest photosynthesis but slightly increased canopy

greenness during the extreme drought of 2015/2016. *Global Change Biology* 24: 1919–1934.

Yoon JH, Zeng N. 2010. An Atlantic influence on Amazon rainfall. *Climate Dynamics* 34: 249–264.

Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, Ilic J, Jansen S, Lewis SL, Miller RB, Swenson NG, Wiemann MC, Chave J. 2009. Global wood density database. *Dryad Digital Repository*.

### Capítulo 4

### Fenologia - Árvore da Amazônia

Livro/guia em preparação.

# FENOLOGIA

### **ÁRVORES DA AMAZÔNIA**





### **ÁRVORES DA AMAZÔNIA**















## Índice

Apresentação:	4
Introdução	5
Annonaceae	
Bocageopsis multiflora (Mart.) R.E. Fr.	
Caryocaraceae	
Caryocar villosum (Aubl.) Pers	
Clusiaceae	
Symphonia globulifera L. f	9
Euphorbiaceae	
Hevea guianensis Aubl	
Fabaceae	
Dinizia excelsa Ducke	
Dipteryx magnifica Ducke	
Dipteryx odorata Ducke	
Enterolobium schomburgkii (Benth.) Benth	
Eperua glabriflora (Mart.) R.E. Fr	
Hymenaea intermedia Ducke	
Parkia multijuga Benth.	
Parkia pendula Benth.	
Peltogyne catingae Ducke	
Peltogyne paniculata Benth.	
Goupiaceae	
Goupia glabra Benth	
Humiriaceae	
Duckesia verrucosa (Ducke) Cuatrec	
Endopleura uchi (Huber) Cuatrec.	
Vantanea parviflora Lam	
Lauraceae	
Aniba canelilla (Kunth) Mez	25
Aniba ferrea Kubitzki	26
Lecythidaceae	20
Cariniana microntha Ducke	27
Corvethorhora alta R. Knuth	28
Malvaceae	
Scleronema micranthum (Ducke) Ducke	20
Moraceae	
Brosimum potabile (Ducke) Ducke	30
Clarisia racemosa Ruiz e Pay	31
Myristicaceae	
Osteophlogum platusparmum Spruce av A. DC.) Work	20
Olacaceae	
Minguartia guignensis Aub	93
Salicaceae	
Lastia prozara (Doonn) Fichler	21
Sanatacaaa	
Sapotaceae	25
Manukara piaentala (A.D.) A. nev.	
Fourerta gutanensis Aubi.	
Dudae das das sector de Vicher	
Duckeoaenaron cestroides Kuhim.	
vocnysiaceae	
Erisma bicolor Ducke	
Bibliografia	
Anexos	




Buscando uma linguagem acessível, dados científicos obtidos em mais de 50 anos de monitoramento mensal de árvores na Amazônia Central foram descritos para 32 espécies florestais. Esteguia é uma versão ainda inicial, que conta com dados obtidos durante minha pesquisa de doutorado, onde estudei os ciclos reprodutivos, de crescimento, dendrometria eas taxas demortalidade dessas espécies. Trata-se de uma iniciativa que visa principalmente divulgar, de forma ampla, informações sobre fenologia, tamanho e características funcionais ecológicas de importantes espécies arbóreas da Amazônia.

Apresento assim, um compilado de informações ecológicas obtidas em diversas fontes da literatura e resultados inéditos obtidos durante minha pesquisa. Esses dados podem ser utilizados como uma importante ferramenta para fomentar práticas silviculturais, aprimorar práticas de manejo e atuar na conservação das espécies florestais. Pretendendo ser um guia de fácil utilização e consulta rápida, as informações estão sistematizadas por espécies e ordenadas por família botânica. Ao final do guia, apresento algumas tabelas para consulta rápida da fenologia e características dendrométricas das espécies.

Reúnem-se aqui, de forma sequenciada, os aspectos ecológicos que incluem características funcionais, como grupo sucessional (pioneira, secundária ou tardia), densidade da madeira (em gcm<sup>-3</sup>), tipo de mudança foliar (decídua, semi-decídua ou sempre-verde), tipo de polinização (insetos, morcegos ou pássaros), tipo de dispersão das sementes (vento, animais, outros), tipo de fruto (seco ou carnoso), características das sementes (recalcitrante, intermediária ou ortodoxa) e outras informações relevantes. São abordadas ainda, informações sobre o tamanho médio das árvores (medido em campo), como diâmetro do tronco (DAP), altura total, altura da copa e diâmetro da copa.

A fenologia das espécies é descrita através do momento (mês de ocorrência), duração (número de meses) e intervalo entre eventos (anual ou supra-anual) das fases de floração, frutificação, perda foliar e produção de folhas novas. Os dados de mortalidade arbórea de cada espécie também são descritos para o banco de dados analisado. Os dados de mortalidade e fenologia foram obtidos com a análise de 7 a 13 árvores por espécie, totalizando 312 árvores monitoradas entre os anos 1970 a 2015. A medição (dendrometria) foi realizada em todas as árvores vivas, entre os anos 2016 e 2018.

Vale ressaltar que os indivíduos aqui analisados fazem parte de uma parte seleta da população de árvores dessas espécies. Sendo assim, essas estimativas de mortalidade devem ser usadas com critério, pois não representam a taxa de mortalidade de toda população, que tem árvores em diferentes graus de maturidade, saudáveis e danificadas, e em condições adversas. Ao contrário, nossos dados mostram um retrato de tempo de 50 anos, onde avaliamos a fenologia e a mortalidade de diferentes espécies partindo originalmente de árvores adultas e saudáveis.

#### Izabela Aleixo

Doutoranda em Ecologia pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA)

4

### Introdução



A fenologia é uma ciência que avalia os ciclos de vida e as relações com as condições ambientais e biológicas. Esses estudos geram informações sobre os ciclos de crescimento e de reprodução das árvores, mostrando como as características das espécies e o clima influenciam a ocorrência, a época e a duração em cada uma das fases de vida dessas plantas. Aqui descrevemos a fenologia de 32 espécies pré-selecionadas. O número de árvores por espécie utilizado para a caracterização da fenologia variou de 7 a 13, totalizando 312 árvores monitoradas.

Os dados fenológicos são originais dos "Estudos Fenológicos da Reserva Ducke" (RD) e da "Estação Experimental de Silvicultura Tropical" (EEST), coletados pelo Grupo de Pesquisa de Silvicultura de Espécies Florestais da Amazônia. Esse estudo de longa duração foi implantado em 1965 na RD e em 1974 na EEST, pelos pesquisadores Vivaldo Campbell de Araújo e Jurandyr da Cruz Alencar (Pinto et al., 2008). Foram selecionadas mais de 200 espécies de acordo com a representatividade ecológica na flora local e o interesse silvicultural e econômico (Alencar et al., 1979). Todas as árvores incluídas eram adultas e saudáveis no início do monitoramento, capazes de representar o potencial fenológico da espécie e permanecer viva por longos períodos para o monitoramento de longo prazo. Entre os anos 1965 e 1970, 500 árvores foram selecionadas na RD, e 519 árvores foram selecionadas na EEST em 1974. Foram selecionadas de 5 a 20 árvores de cada espécies, totalizando 1019 árvores selecionadas e monitoradas.

Ao longo do tempo alguns indivíduos morreram, e esses dados também foram utilizados para descrever a mortalidade dessas espécies nesse banco de dados. A medição das árvores (dendrometria) foi realizada em todas as árvores vivas, entre os anos 2016 e 2018.



### Introdução



Cada árvore selecionada recebeu um número de identificação (1 a 500 na RD e de 1 a 519 na EEST) e foi monitorada mensalmente até o momento da sua morte. A observação da copa foi realizada do solo da floresta, preferencialmente em mais de um ângulo de visada, com o auxílio de binóculo do tipo E LEITZ – 7x50. Os dados fenológicos e de mortalidade foram coletados por técnicos de campo experientes, José Mendes Maciel, Manoel Gonçalves de Azevedo e Tiago Nascimento (na EEST) e João A. C. Souza, Lorivaldo Quintiliano Reis e Edilson Barros do Nascimento (na RD).

Durante as observações mensais foram registradas as fenofases floração, frutificação e mudança foliar em 10 subclasses fenológicas (Araújo, 1970), além da mortalidade dos indivíduos (F12). Algumas importantes publicações desses dados foram realizadas nos últimos anos. Elas enfocam principalmente a fenologia de espécie, como Carapa guianensis (Barbosa et al., 2018), Dipteryx odorata (Aubl.) Willd (Pinto et al., 2008), Simarouba amara Aubl. (Pinto et al., 2005), Diplotropis purpurea Rich. Amsh. (Umaña & Alencar, 1993), Copaifera multijuga Hayne (Alencar, 1988), Aniba duckei Kostermans (Magalhães & Alencar, 1988), Aniba duckei Kostermans (Magalhães & Alencar, 1979). Ou caracterizam a fenologia de várias espécies, como os trabalhos pioneiros de (Alencar et al., 1979). Também enfocam a fenologia de famílias, como Lecythidaceae (Lima Junior, 1992), Sapotaceae (Alencar, 1994) e Chrysobalanaceae (Ruiz & Alencar, 1999), normalmente com objetivo descritivo ou de avaliação dos fatores climáticos relacionados aos eventos fenológicos.



Registro fotográfico da coleta de dados fenológicos e de mortalidade em campo. (a) Lourivaldo Quintiliano Reis, fazendo o monitoramento fenológico das árvores na área da RD, (b) José Mendes Maciel monitorando árvores na EEST.



### Bocageopsis multiflora (Mart.) R.E. Fr.



#### Envira Surucucu | Família: Annonaceae

É uma espécie pioneira, dos estágios iniciais da sucessão. A base do tronco é reta e sem presença de raízes superficiais ou sapopemas. A densidade básica da madeira é de 0.68 g/cm<sup>3</sup>. É considerada uma espécie dominante da flora Amazônica e está em 168º lugar no hank das árvores hyperdominantes da Amazônia, segundo ter Steeger et al., 2013.

A polinização é feita por besouros e a dispersão das sementes por animais. O fruto é carnoso do tipo drupa. As sementes são recalcitrantes. O peso de mil sementes é aproximadamente de 200 gramas.

Dos 9 indivíduos monitorados, 4 caíram ou quebraram (respectivamente em 1997, 2007, 2016 e 2017) e uma árvore morreu em pé em 1994. A taxa de mortalidade anual foi de 0.011% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos. A espécie tem reprodução anual. A floração dura em média de 3 meses e a frutificação de 4 a 5 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 16% e 25% em frutificação.

É uma espécie sempre verde, que mantem a folhagem na copa durante todo o ano. A produção de folhas novas acontece uma ou mais vezes por ano, em média a cada 8 meses. A duração média desse evento é de 5 meses e o tempo de investimento médio foi de 40% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 4 árvores. O DAP médio foi de 38 cm, a máxima altura total foi de 29 metros e altura da copa foi de 15 metros. A copa teve diâmetro médio de 9.1 x 8.4 metros.









## Caryocar villosum (Aubl.) Pers.



#### Piquiá verdadeiro | Família: Caryocaraceae

É uma espécie tardia, dos estágios avançados da sucessão ecológica. A base do tronco pode ser reta ou apresentar raízes superficiais. A densidade básica da madeira é de 0.82 g/cm<sup>3</sup>. É uma espécie de fruto comestível, de grande importância para a flora Amazônica.

A polinização é feita por morcegos e a dispersão das sementes por animais. O fruto é carnoso do tipo drupa. As sementes são ortodoxas. O peso médio de mil sementes é de aproximadamente 53.334 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados, apenas 1 morreu, no ano de 1990. A taxa de mortalidade anual foi de 0.002% ano-1 ao longo dos 52 anos.

Os ciclos reprodutivos acontecem em média a cada 22 meses. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 5 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 12% e de 17% em frutificação.

É uma espécie de comportamento decíduo, sendo que todos os indivíduos apresentaram eventos de perda foliar. A perda foliar acontece anualmente, do início até meados da estação seca. A duração média do período de permanência sem folhas é de 1,7 a 2 meses. A espécie permaneceu em média durante 13% do tempo desfolhada.

A produção de folhas novas acontece em média a cada 8 meses e tem duração média de 4 meses. O tempo de investimento médio em produção de folhas foi de 36% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 9 árvores. O DAP médio foi de 38 cm, a máxima altura total foi de 42,5 metros e altura da copa foi de 15 metros. A copa teve diâmetro médio de 9.1 x 8.4 metros.







# Symphonia globulifera L. f.

#### Anani da terra-firme | Família: Clusiaceae

É uma espécie intermediária da sucessão ecológica. A base do tronco apresenta raízes superficiais de suporte. A densidade básica da madeira é de 0.66 g/cm<sup>3</sup>. É uma das espécies dominantes da flora Amazônica e está em 56º lugar no hank das árvores hyperdominantes da Amazônia, segundo ter Steeger et al., 2013.

A polinização é feita por pássaros e a dispersão das sementes por animais. O fruto é carnoso do tipo berry. As sementes são recalcitrantes. O peso médio de mil sementes é de aproximadamente 3.329 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados, 3 morreram em pé e 3 morreram quebradas ou desenraizadas. A taxa de mortalidade anual foi de 0.018% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

Os ciclos reprodutivos acontecem anualmente. A floração dura em média 3.4 meses e a frutificação 4.4 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 23% e de 28% em frutificação.

É uma espécie de comportamento sempre verde, ou seja, não perde as folhas e permanece com a copa desfolhada sazonalmente. A produção de folhas novas acontece em média a cada 7 meses e tem duração média de 5 meses. O tempo de investimento médio em produção de folhas foi de 43% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida a partir da medição de 4 árvores. O DAP médio foi de 37 cm, a máxima altura total foi de 33.5 metros e altura da copa foi de 16.5 metros. A copa teve diâmetro médio de 11.5 x 9.1 metros.









### Hevea guianensis Aubl.

#### Seringa vermelha | Família: Euphorbiaceae

É uma espécie tardia, presente em florestas tropicais de estágio avançado da sucessão ecológica. A base do tronco é reta sem a presença de raízes superficiais. A densidade básica da madeira é de 0.58 g/cm<sup>3</sup>. É uma espécie de grande importância econômica e ecológica, dominante da flora Amazônica. Está em 42º lugar no hank das árvores hyperdominantes da Amazônia, segundo ter Steeger et al., 2013.

A polinização é feita por insetos. A dispersão das sementes ocorre quando os frutos estão maduros e lançam as sementes por meio de deiscência explosiva. Os frutos ainda verdes ou maduros são muito apreciados por animais como araras, que predam e ajudam a dispersar os frutos. O fruto é seco do tipo cápsula. As sementes são recalcitrantes. O peso médio de mil sementes é de aproximadamente 4.232 gramas.

Os eventos reprodutivos acontecem anualmente ou em média a cada 21 meses. A floração dura 3 meses e a frutificação 4.2 meses. O tempo total monitorado que foi investido em floração foi de 12% e de 17% em frutificação.

É uma espécie de comportamento decíduo, que perde as folhas anualmente de 1 a 2 meses no início da estação seca. A espécie permaneceu durante 13% do tempo de monitoramento sem folhas. A produção de folhas novas acontece em média a cada 8.3 meses e tem duração média de 3.6 meses. O tempo de investimento em produção de folhas foi de 33% do tempo monitorado.



Nenhuma morte foi registrada para os indivíduos da espécie. A biometria foi obtida a partir da medição das 10 árvores monitoradas. O DAP médio foi de 45.6 cm, a máxima altura total foi de 35 metros e altura da copa foi de 16 metros. A copa teve diâmetro médio de 10 x 8 metros.





### Dinizia excelsa Ducke

#### Angelim pedra | Família: Fabaceae

É uma espécie tardia, ou seja, presente nos estágios avançados da sucessão ecológica. A base do tronco pode apresentar raízes superficiais e grandes sapopemas. A densidade básica da madeira é de 0.98 g/cm<sup>3</sup>. É uma espécie de grande porte e de grande importância econômica e ecológica.

A polinização é feita por insetos. A dispersão das sementes ocorre pelo vento, quando os frutos deiscentes de abrem liberando as sementes. O fruto é seco e as sementes são ortodoxas. O peso médio de mil sementes é de aproximadamente 272 gramas.

A reprodução acontece anualmente ou a cada 2 anos, apesar de haver uma grande variação na frequência reprodutiva entre os indivíduos. A floração tem duração de 3 meses e a frutificação tem duração longa, de até 9 meses. O tempo total investido em floração correspondeu a 8% do tempo total, e de frutificação foi de 26%.

É uma espécie de comportamento decíduo, que perde as folhas por um curto período de aproximadamente 1 mês. A perda foliar não é regular, mas pode acontecer no início da estação seca e normalmente antecede a floração. A espécie permaneceu durante 6% do tempo de monitoramento sem folhas. A produção de folhas novas acontece em média a cada 9.4 meses e tem duração média de 4 meses. O tempo de investimento em produção de folhas foi de 32% do tempo monitorado.

Nenhuma morte foi registrada para os indivíduos da espécie. A biometria foi obtida a partir da medição das 10 árvores monitoradas. O DAP médio foi de 105 cm, a máxima altura total foi de 42 metros e altura da copa foi de 19 metros. A copa teve diâmetro médio de 24 x 23 metros.







V

11

## Dipteryx magnifica Ducke

#### Cumarurana | Família: Fabaceae

PARA O INDICE

É uma espécie tardia, do estágio avançado da sucessão ecológica. A base do tronco pode apresentar raízes superficiais. A densidade básica da madeira é de 0.95 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por insetos. A dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é carnoso e as sementes são intermediárias. O peso médio de mil sementes é de aproximadamente 12.000 gramas.

A reprodução acontece de forma supra-anual, em média a cada 43 meses, apesar de haver uma grande variação na frequência reprodutiva entre os indivíduos. A floração tem duração média de 3 meses e a frutificação de 4 meses. O tempo total investido em floração correspondeu a 5% do tempo total, e de frutificação foi de 6%.

É uma espécie de comportamento decíduo, que perde as folhas anualmente por 1 a 2 meses. O período sem folhas foi registrado durante 9% do tempo de monitoramento. A perda foliar acontece no final da estação seca e antecede a produção de folhas novas. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4 meses. O tempo de investimento em produção de folhas foi de 25% do tempo monitorado.

Nenhuma morte foi registrada para os indivíduos da espécie. A biometria foi obtida a partir da medição das 10 árvores monitoradas. O DAP médio foi de 59.1 cm, a máxima altura total foi de 37 metros e altura da copa foi de 19 metros. A copa teve diâmetro médio de 18.5 x 15.6 metros.









M

### Dipteryx odorata Ducke

#### Cumaru roxo | Família: Fabaceae

É uma espécie do grupo sucessional tardio, de grande interesse econômico e importância ecológica. A base do tronco pode apresentar raízes superficiais de suporte. A densidade básica da madeira é de 0.97 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por insetos. A dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é carnoso e as sementes são intermediárias. O peso médio de mil sementes é de aproximadamente 2.288 gramas.

A reprodução acontece de anualmente ou em média a cada 30 meses, apesar da grande variação na frequência reprodutiva entre os indivíduos. A floração tem duração média de 2.7 meses e a frutificação de 4.4 meses. O tempo total investido em floração correspondeu a 8% do tempo total, e de frutificação foi de 10%.

É uma espécie de comportamento decíduo, que perde as folhas anualmente por aproximadamente 1 mês. O período sem folhas foi registrado durante 7% do tempo de monitoramento. A perda foliar acontece no final da estação seca e antecede a produção de folhas novas. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4 meses. O tempo de investimento em produção de folhas foi de 29% do tempo monitorado.

Nenhuma morte foi registrada para os indivíduos da espécie. A biometria foi obtida a partir da medição de 6 árvores. O DAP médio foi de 57.4 cm, a máxima altura total foi de 35 metros e altura da copa foi de 17 metros. A copa teve diâmetro médio de 13.5 x 12.4 metros.









#### Faveira orelha de macaco | Família: Fabaceae

É uma espécie do grupo sucessional tardio. A base do tronco pode apresentar raízes superficiais de suporte. A densidade básica da madeira é de 0.8 g/cm<sup>3</sup>. É a 211º espécie hyperdominante da Amazônia (Steeger et al., 2013).

A polinização é feita por insetos. A dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é seco e as sementes são ortodoxas. O peso médio de mil sementes é de aproximadamente 48 gramas.

A reprodução acontece de anualmente ou em média a cada 16 meses. A floração tem duração média de 2.8 meses e a frutificação de 4.7 meses. O tempo total investido em floração correspondeu a 15% do tempo total, e de frutificação foi de 18%.

É uma espécie de comportamento decíduo, que perde as folhas anualmente por aproximadamente 1 a 2 meses. O período sem folhas foi registrado durante 10% do tempo de monitoramento. A perda foliar acontece normalmente no meio da estação seca e antecede a produção de folhas novas. A produção de folhas novas acontece a cada 9.6 meses e tem duração média de 3.5 meses. O tempo de investimento em produção de folhas foi de 29% do tempo monitorado.

Foram registradas 2 mortes para a espécie. Todos os indivíduos apresentaram presença de cupins na parte externa do tronco. A biometria foi obtida a partir da medição de 8 árvores. O DAP médio foi de 75.4 cm, a máxima altura total foi de 39 metros e altura da copa foi de 19 metros. A copa teve diâmetro médio de 19 x 17.3 metros.



#### Enterolobium schomburgkii (Benth.) Benth. Fabaceae Faveira orelha de macaco







#### Muirapiranga | Família: Fabaceae

É uma espécie do grupo sucessional das secundária. A base do tronco é reta e pode ter a presença de raízes superficiais de suporte. A densidade básica da madeira é de 0.76 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é principalmente autocórica, devido ao alto peso da semente. O fruto é seco e as sementes são recalcitrantes. O peso de mil sementes é aproximadamente de 22.230 gramas.

Dos 9 indivíduos monitorados, 3 morreram por queda ou desenraizamento. A taxa de mortalidade anual foi de 0.008% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 6 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 15% e 24% em frutificação.

É uma espécie sempre verde, que mantem a folhagem na copa durante todo o ano. A produção de folhas novas acontece anualmente. A duração média desse evento é de 4 meses e o tempo de investimento médio foi de 27% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 6 árvores. O DAP médio foi de 44.4 cm, a máxima altura total foi de 30.5 metros e altura da copa foi de 18 metros. A copa teve diâmetro médio de 12.1 x 10.1 metros.









### Hymenaea intermedia Ducke



#### Jutai pororoca | Família: Fabaceae

É uma espécie de sucessão secundária. A base do tronco é reta e pode ter a presença de raízes superficiais de suporte. A densidade básica da madeira é de 0.82 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por morcegos e a dispersão das sementes é principalmente zoocórica, ou seja, feita por animais. O fruto é seco e as sementes são ortodoxas. O peso de mil sementes é aproximadamente de 4.097 gramas.

Dos 9 indivíduos monitorados, 2 morreram. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.005% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual ou a cada dois anos. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 6 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 11% e 20% em frutificação.

É uma espécie decídua, que perde as folhas anualmente por 1.5 meses, correspondendo em média a 9% do tempo total monitorado. A produção de folhas novas acontece anualmente ou a cada 9 meses. A duração média desse evento é de 4 meses e o tempo de investimento médio foi de 33% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 7 árvores. O DAP médio foi de 67.4 cm, a máxima altura total foi de 40 metros e altura da copa foi de 14.5 metros. A copa teve diâmetro médio de 18.6 x 16.5 metros.









#### Faveira Parkia | Família: Fabaceae

É uma espécie de sucessão secundária. A base do tronco é reta e pode ter a presença de raízes superficiais de suporte. A densidade básica da madeira é de 0.41 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por morcegos e a dispersão das sementes é principalmente zoocórica, ou seja, feita por animais. O fruto é seco e as sementes são ortodoxas. O peso de mil sementes é aproximadamente de 4.000 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados, 3 morreram. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.007% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual ou a cada dois anos. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 5.1 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 11% e 13% em frutificação.

É uma espécie decídua, que perde as folhas anualmente por 1.6 meses, correspondendo em média a 11% do tempo total monitorado. A produção de folhas novas acontece anualmente ou a cada 9.7 meses. A duração média da produção de folhas novas é de 3.5 meses e o tempo de investimento médio foi de 29% do tempo de monitoramento. Parkia multijuga Benth. Faveira parkia



A biometria foi obtida com a medição de 7 árvores. O DAP médio foi de 86.9 cm, a máxima altura total foi de 40 metros e altura da copa foi de 21 metros. A copa teve diâmetro médio de 22.8 x 18.4 metros.







V/

### Parkia pendula Benth.



Visgueiro | Família: Fabaceae

É uma espécie de sucessão secundária. A base do tronco é reta e pode ter a presença de raízes superficiais de suporte. A densidade básica da madeira é de 0.69 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por morcegos e a dispersão das sementes é principalmente zoocórica, ou seja, feita por animais. O fruto é seco e as sementes são ortodoxas. O peso de mil sementes é aproximadamente de 101 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados, 3 morreram. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.007% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual ou a cada dois anos. A floração dura em média 2.2 meses e a frutificação 3 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 11% e 13% em frutificação.

É uma espécie decídua, que perde as folhas anualmente por 1.7 meses, correspondendo em média a 12% do tempo total monitorado. A produção de folhas novas acontece anualmente ou a cada 10.2 meses. A duração média da produção de folhas novas é de 3.4 meses e o tempo de investimento médio foi de 27% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 7 árvores. O DAP médio foi de 73 cm, a máxima altura total foi de 35 metros e altura da copa foi de 15 metros. A copa teve diâmetro médio de 25.1 x 24 metros.







### Violeta | Família: Fabaceae

É uma espécie de sucessão tardia. Pode ter grandes sapopemas na base do tronco. A densidade básica da madeira é de 0.87 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é principalmente anemocórica. O fruto é seco e as sementes são intermediárias. O peso de mil sementes é aproximadamente de 500 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados, 5 morreram. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.013% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução supra-anual em média a cada 26 meses. A floração dura em média 2.6 meses e a frutificação 3.6 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 8% e 9% em frutificação.

É uma espécie decídua, que perde as folhas anualmente por 1.5 meses, correspondendo em média a 11% do tempo total monitorado. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 3.7 meses, acontecendo ao longo de 30% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 7 árvores. O DAP médio foi de 64.6 cm, a máxima altura total foi de 34.5 metros e altura da copa foi de 12.5 metros. A copa teve diâmetro médio de 13.3 x 12.2 metros.











#### Mulateiro | Família: Fabaceae

É uma espécie de sucessão tardia. Pode ter grandes sapopemas na base do tronco. A densidade básica da madeira é de 0.85 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é anemocórica. O fruto é seco e as sementes são intermediárias. O peso de mil sementes é aproximadamente de 600 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados, 2 morreram. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.004% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução supra-anual em média a cada 3 ou 4 anos. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 4.6 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 6% e 7% em frutificação.

É uma espécie decídua, que perde as folhas anualmente por 1 meses, correspondendo em média a 9% do tempo total monitorado. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 3.7 meses, acontecendo ao longo de 30% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 9 árvores. O DAP médio foi de 49.6 cm, a máxima altura total foi de 37.5 metros e altura da copa foi de 18.5 metros. A copa teve diâmetro médio de 12.1 x 10 metros.







### Goupia glabra Benth.

#### Cupiúba | Família: Goupiaceae

VOLTAR PARA O INDICE

É uma espécie de sucessão tardia. A densidade básica da madeira é de 0.79 g/cm<sup>3</sup>. É uma espécie dominante da Amazônia,ocupando o lugar 52º no hank das hyperdominante da Amazônia (Steeger et al., 2013).

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é realizada com a ajuda de animais. O fruto é carnoso do tipo drupa e as sementes são ortodoxas. O peso de mil sementes é aproximadamente de 2 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados, 1 morreu desenraizada em 2006. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.002% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual. A floração dura em média 2.7 meses e a frutificação 3.5 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 17% e 18% em frutificação.

É uma espécie considerada sempre verde, porem 5 dos 10 indivíduos monitorados apresentaram eventos curtos de perda foliar, correspondendo em média a 0.9% do tempo total monitorado. A produção de folhas novas acontece a cada 8 meses e tem duração média de 4 meses, acontecendo ao longo de 39% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 9 árvores. O DAP médio foi de 64.8 cm, a máxima altura total foi de 36 metros e altura da copa foi de 16 metros. A copa teve diâmetro médio de 12.2 x 13.6 metros.









#### Uchi coroa | Família: Humiriaceae

É uma espécie pioneira dos estágios iniciais da sucessão. A densidade básica da madeira é de 0.82 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é carnoso e as sementes são intermediárias. O peso de mil sementes é aproximadamente de 236 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados, 5 morreram. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.013% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual ou a cada 2 anos. A floração dura em média 2.5 meses e a frutificação 5.1 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 7% e 16% em frutificação.

É uma espécie sempre verde. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4.5 meses, acontecendo ao longo de aproximadamente 40% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 5 árvores. O DAP médio foi de 73.5 cm, a máxima altura total foi de 37 metros e altura da copa foi de 16 metros. A copa teve diâmetro médio de 16.2 x 14.7 metros.





## Endopleura uchi (Huber) Cuatrec.



Uchi amarelo | Família: Humiriaceae

É uma espécie de sucessão secundária. A densidade básica da madeira é de 0.83 g/cm³.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes por animais. O fruto é carnoso do tipo drupa e as sementes são ortodoxas. O peso de mil sementes é aproximadamente de 33.333 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados apenas 2 sobreviveram até 2016. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.03% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 4.4 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 14% e 17% em frutificação.

É uma espécie sempre verde. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4.3 meses, acontecendo ao longo de 35% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 2 árvores. O DAP médio foi de 46.5 cm, a máxima altura total foi de 32 metros e altura da copa foi de 15 metros. A copa teve diâmetro médio de 11.3 x 8.5 metros.





### Macucu murici | Família: Humiriaceae

VOLTAR PARA O INDICE

É uma espécie de sucessão tardia. A densidade básica da madeira é de 0.87 g/cm³.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes por animais. O fruto é carnoso do tipo drupa e as sementes são recalcitrantes. O peso de mil sementes é aproximadamente de 1.250 gramas.

Dos 9 indivíduos monitorados 5 sobreviveram até o final de 2016. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.01% ano-1 ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 4.4 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 14% e 17% em frutificação.

É uma espécie sempre verde. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4.3 meses, acontecendo ao longo de 35% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 3 árvores. O DAP médio foi de 53.3 cm, a máxima altura total foi de 37 metros e altura da copa foi de 19.5 metros. A copa teve diâmetro médio de 15.9 x 11.9 metros.







# Aniba canelilla (Kunth) Mez



VOLTAR PARA O INDICE

É uma espécie de sucessão tardia. A densidade básica da madeira é de 0.96 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes por animais. O fruto é carnoso do tipo drupa e as sementes são recalcitrantes. O peso de mil sementes é aproximadamente de 1.950 gramas.

Dos 10 indivíduos monitorados apenas 1 morreu. A taxa de mortalidade anual da espécie foi de 0.002% ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução supra-anual. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 5.1 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 4% e 4.7% em frutificação.

É uma espécie sempre verde. A produção de folhas novas acontece anualmente ou a cada 14 meses, e tem duração média de 4.4 meses, acontecendo ao longo de 25% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 9 árvores. O DAP médio foi de 41.3 cm, a máxima altura total foi de 31 metros e altura da copa foi de 13.4 metros. A copa teve diâmetro médio de 8.2 x 8.1 metros.







25

# Aniba ferrea Kubitzki

#### Louro ferro | Família: Lauraceae

VOLTAR PARA O INDICE

É uma espécie de sucessão tardia. A densidade básica da madeira é de 0.96 g/cm³.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes por animais. O fruto é carnoso do tipo drupa e as sementes são recalcitrantes. O peso de mil sementes é aproximadamente de 500 gramas.

Não houve nenhuma árvore morta.

A espécie tem reprodução supra-anual a cada 42 meses. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 3.6 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 7% e 5% em frutificação.

É uma espécie sempre verde. A produção de folhas novas acontece anualmente ou a cada 16 meses, e tem duração média de 4.3 meses, acontecendo ao longo de 23% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 10 árvores. O DAP médio foi de 31 cm, a máxima altura total foi de 31 metros e altura da copa foi de 21.4 metros. A copa teve diâmetro médio de 7.7 x 7.1 metros.





FENOLOGIA | ÁRVORES DA AMAZÔNIA 🔗



É uma espécie de sucessão secundária. A densidade bási-

Castanha de macaco | Família: Lecythidaceae

ca da madeira é de 0.6 g/cm<sup>3</sup>. A polinização é feita por insetos e a dispersão das semen-

tes é feita pelo vento. O fruto é seco do tipo pixídio e as sementes são ortodoxas. O peso de mil sementes é aproximadamente de 157 gramas.

De 10 árvores monitoradas, uma morreu. A taxa de mortalidade anual foi de 0.002 ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual ou a cada 3 anos. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 5.2 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 8% e 12% em frutificação.

É uma espécie decídua que perde as folhas anualmente por 2 meses, resultando em 18% do total monitorado sem folhas. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 3.7 meses, acontecendo ao longo de 31% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 10 árvores. O DAP médio foi de 85.8 cm, a máxima altura total foi de 42 metros de altura da copa foi de 24 metros. A copa teve diâmetro médio de 18.8 x 17.7 metros.









É uma espécie de sucessão secundária. A densidade básica da madeira é de 0.73 g/cm³.

Ripeiro vermelho | Família: Lecythidaceae

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita pelo vento. O fruto é seco do tipo pixídio e as sementes são recalcitrante. O peso de mil sementes é aproximadamente de 157 gramas.

De 9 árvores monitoradas, 5 morreram. A taxa de mortalidade anual foi de 0.01 ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual ou a cada 2 anos. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 4 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 14% e 16% em frutificação.

É uma espécie decídua de comportamento irregular. Foram observados eventos de perda foliar em 7 das 9 árvores monitoradas. A duração média foi de 1.5 meses, resultando em 2% do total monitorado. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4.3 meses, acontecendo ao longo de 26% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 5 árvores. O DAP médio foi de 45.8 cm, a máxima altura total foi de 32 metros e altura da copa foi de 17.5 metros. A copa teve diâmetro médio de 12.8 x 11.2 metros.









#### Cardeiro | Família: Malvaceae

É uma espécie de sucessão secundária. A densidade básica da madeira é de 0.7 g/cm³.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita pelo peso da semente (autocoria). O fruto é seco do tipo cápsula e as sementes são recalcitrante. O peso de mil sementes é aproximadamente de 132.000 gramas.

De 9 árvores monitoradas, 5 morreram. A taxa de mortalidade anual foi de 0.01 ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual ou a cada 2 anos. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 4.2 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 22% e 25% em frutificação.

É uma espécie considerada sempre verde, mas cinco dos 9 indivíduos monitorados apresentaram eventos rápidos e recorrentes de perda foliar ao longo do tempo. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 3.9 meses, acontecendo ao longo de 32% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 7 árvores. O DAP médio foi de 42.9 cm, a máxima altura total foi de 33 metros e altura da copa foi de 13 metros. A copa teve diâmetro médio de 12.1 x 10.5 metros.











#### Leiteira | Família: Moraceae

É uma espécie da sucessão inicial. A densidade básica da madeira é de 0.51 g/cm<sup>3</sup>.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é carnoso do tipo berry e as sementes são recalcitrante. O peso de mil sementes é aproximadamente de 1.091 gramas.

De 10 árvores monitoradas, 2 morreram. A taxa de mortalidade anual foi de 0.004 ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução supra-anual em média a cada 3 anos. A floração dura em média 1.7 meses e a frutificação 2 meses. O tempo total de investimento em floração e em frutificação foi de 3% cada.

É uma espécie decídua que perde as folhas anualmente por 2 mês. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 3.7 meses, acontecendo ao longo de 29% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 8 árvores. O DAP médio foi de 75.3 cm, a máxima altura total foi de 34 metros e altura da copa foi de 19 metros. A copa teve diâmetro médio de 17 x 15.2 metros.











#### Guariuba | Família: Moraceae

É uma espécie de sucessão tardia, dióica, com árvores masculinas mais abundantes que as femininas. O tronco é retilíneo e a base da árvore pode apresentar raízes avermelhadas. Exsuda látex viscoso branco. A densidade básica da madeira é de 0.63 g/cm<sup>3</sup>. É a 117º espécie hyperdominante da Amazônia (Steeger et al., 2013).

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é carnoso, com polpa alaranjada. Quando imaturo o fruto exsuda um látex branco se cortado. As sementes são grandes (>5,0 cm<sup>3</sup>) e de formato arredondado. O comportamento é recalcitrante. O peso de mil sementes é aproximadamente de 1000 gramas.

De 13 árvores monitoradas, 3 morreram. A taxa de mortalidade anual foi de 0.005 ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução supra-anual irregular. A floração dura em média 2 meses e a frutificação 3 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 3% e 4% em frutificação.

É uma espécie considerada sempre verde, mas 5 das árvores 13 monitoradas apresentaram mais de 3 eventos de desfolha durante o monitoramento. A espécie pode perder parcial ou totalmente suas folhas durante algum período desfavorável. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4.3 meses, acontecendo ao longo de 31% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 12 árvores. O DAP médio foi de 61.1 cm. A máxima altura total foi de 39 metros e altura da copa foi de 19 metros. A copa teve diâmetro médio de 12 x 9.7 metros.









#### Ucuuba branca | Família: Myristicaceae

É uma espécie de sucessão secundária. A densidade básica da madeira é de 0.46 g/cm<sup>3</sup>. É considerada uma espécie hyperdominante da Amazônia (Steeger et al., 2013), ocupando o lugar 114º no hank.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita por animais após a abertura do fruto maduro e exposição das sementes. O fruto é seco do tipo cápsula e as sementes são recalcitrante. O peso de mil sementes é aproximadamente de 3.000 gramas.

De 9 árvores monitoradas, 1 morreu. A taxa de mortalidade anual foi de 0.002 ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual. A floração e a frutificação duram em média 3 meses cada. O tempo total de investimento em floração foi de 17% e 15% em frutificação.

É uma espécie considerada sempre verde. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4.5 meses. O tempo total com folhas novas corresponde a 34% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 9 árvores. O DAP médio foi de 60.3 cm, a máxima altura total foi de 36 metros e altura da copa foi de 15 metros. A copa teve diâmetro médio de 13.7 x 11 metros.



Osteophloeum platyspermum (Spruce ex A. DC.) Warb. Ucuuba branca Myristicaceae







### Minquartia guianensis Aubl.



Acariquara roxa | Família: Olacaceae

É uma espécie de sucessão tardia. A densidade básica da madeira é de 0.9 g/cm<sup>3</sup>. É considerada a espécie 54º no hank de hyperdominante da Amazônia (Steeger et al., 2013).

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é carnoso do tipo drupa. As sementes são recalcitrantes. O peso de mil sementes é aproximadamente de 700 gramas.

Nenhuma árvore da espécie morreu ao longo do monitoramento.

A espécie tem reprodução supra-anual irregular. A floração dura em média 2.6 meses e a frutificação 3 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 3% e 2.7% em frutificação.

É uma espécie sempre verde. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4.4 meses, acontecendo ao longo de 33% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 10 árvores. O DAP médio foi de 44.1 cm, a máxima altura total foi de 25 metros e altura da copa foi de 12 metros. A copa teve diâmetro médio de 9 x 8 metros.







É uma espécie pioneira. A densidade básica da madeira é de 0.68 g/cm<sup>3</sup>. É considerada uma espéciehyperdominante da Amazônia (Steeger et al., 2013), ocupando o 164º

lugar.

Periquiteira amarela | Família: Salicaceae

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é seco do tipo cápsula. As sementes são ortodoxas. O peso de mil sementes é aproximadamente de 4 gramas.

Apenas 3 das 10 árvores monitoradas permaneceram vivam até 2016. A taxa de mortalidade da espécie foi de 0.2%ano<sup>-1</sup>.

A espécie tem reprodução anual. A floração dura em média 3 meses e a frutificação 3.5 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 12% e 14% em frutificação.

É uma espécie sempre verde. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4.4 meses, acontecendo ao longo de 36% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 3 árvores. O DAP médio foi de 47.3 cm, a máxima altura total foi de 34 metros e altura da copa foi de 16.5 metros. A copa teve diâmetro médio de 15.7 x 11.5 metros.









### Manilkara bidentata (A.DC.) A.Chev.



Sapotaceae

#### Massaranduba | Família: Sapotaceae

É uma espécie de sucessão tardia. A densidade básica da madeira é de 0.86 g/cm<sup>3</sup>. É classificada como a 133º espécie mais abundante no hank de hyperdominante da Amazônia (Steeger et al., 2013).

A polinização é feita por morcegos e a dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é carnoso do tipo berry. As sementes são intermediárias. O peso de mil sementes é aproximadamente de 1500 gramas.

Uma árvore da espécie morreu ao longo do monitoramento. A taxa de mortalidade ao longo dos 52 anos foi de 0.002% ano<sup>-1</sup>.

A espécie tem reprodução anual irregular. A floração dura em média 3.4 meses e a frutificação 4.1 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 16% e 18% em frutificação.

Todos os indivíduos apresentaram eventos de perda foliar ao longo do monitoramento, em média a cada 3 ou mais anos. A duração do evento de perda foliar teve duração média de 1.6 meses e o tempo de investimento foi de 4%. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4 meses, acontecendo ao longo de 23% do tempo de monitoramento.

Manilkara bidentata (A. DC.) A. Chev. Massaranduba DEZ JAN JUL JUN Mudança foliar Semi-decidua Frequência Reprodutiva





A biometria foi obtida com a medição de 7 árvores. O DAP médio foi de 52.7 cm, a máxima altura total foi de 32 metros e altura da copa foi de 17 metros. A copa teve diâmetro médio de 11.3 x 11.3 metros.





### Pouteria guianensis Aubl.

#### Abiurana abiu | Família: Sapotaceae

É uma espécie de sucessão tardia. A densidade básica da madeira é de 0.9 g/cm<sup>3</sup>. É considerada a espécie 68º no hank de hyperdominante da Amazônia (Steeger et al., 2013).

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é carnoso do tipo berry. As sementes são recalcitrantes. O peso de mil sementes é aproximadamente de 3465 gramas.

Durante o monitoramento 4 árvores morreram. A taxa de mortalidade foi de 0.009% ano<sup>-1</sup>.

A espécie tem reprodução supra-anual em média a cada 4 anos ou mais. A floração dura em média 2.5 meses e a frutificação 3.2 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 5% e 6% em frutificação.

É uma espécie considerada sempre verde, porém, metade dos indivíduos monitoradas apresentaram mais de 3 eventos de desfolha durante o monitoramento. Em geral esses eventos são rápidos (observados por no máximo 1 mês) e podem estar relacionados a reprodução. O tempo total sem folhas correspondeu a 1% do tempo monitorado. A produção de folhas novas acontece anualmente e tem duração média de 4.3 meses, acontecendo ao longo de 31% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 6 árvores. O DAP médio foi de 48.9 cm, a máxima altura total foi de 37 metros e altura da copa foi de 15.5 metros. A copa teve diâmetro médio de 10.1 x 8.4 metros.









V



Pupunharana | Família: Solanaceae

É uma espécie de sucessão secundária. A densidade básica da madeira é de 0.67 g/cm³.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita por animais. O fruto é carnoso do tipo drupa. As sementes são recalcitrantes. O peso de mil sementes é aproximadamente de 1334 gramas.

De 9 árvores monitoradas, 2 morreram. A taxa de mortalidade anual foi de 0.005 ano<sup>-1</sup> ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução anual. A floração dura em média 3 meses e a frutificação pode chegar a mais de 7 meses. O tempo total de investimento em floração foi de 10% e 29% em frutificação.

É uma espécie considerada sempre verde. A produção de folhas novas foi irregular para alguns indivíduos, mas em média acontece anualmente para a espécie. A duração média é de 4.2 meses, acontecendo ao longo de 15% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 7 árvores. O DAP médio foi de 82.2 cm, a máxima altura total foi de 34 metros e altura da copa foi de 19.5 metros. A copa teve diâmetro médio de 13.5 x 11.4 metros.







### Erisma bicolor Ducke

#### Maueira | Família: Vochysiaceae

VOLTAR PARA O INDICE

É uma espécie pioneira. A densidade básica da madeira é de 0.56 g/cm³.

A polinização é feita por insetos e a dispersão das sementes é feita principalmente pelo vento. O fruto é seco do tipo cápsula. As sementes são ortodoxas. O peso de mil sementes é aproximadamente de 1800 gramas.

De 10 árvores monitoradas, 6 morreram. A taxa de mortalidade anual foi de 0.017 ano-1 ao longo dos 52 anos.

A espécie tem reprodução supra-anual e irregular. A floração dura em média de 2 a 3 meses e a frutificação pode chegar a 3 meses. O tempo total de investimento nas fases de floração e frutificação corresponde a 6% do tempo total monitorado.

É uma espécie considerada sempre verde. A produção de folhas novas acontece anualmente para a espécie. A duração média é de 4.3 meses, acontecendo ao longo de 24% do tempo de monitoramento.

A biometria foi obtida com a medição de 4 árvores. O DAP médio foi de 55.5 cm, a máxima altura total foi de 39 metros e altura da copa foi de 15 metros. A copa teve diâmetro médio de 11.2 x 8.2 metros.

V









### Bibliografia



Aleixo I, Norris D, Hemerik L, Barbosa A, Prata E, Costa F, Poorter L. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate Change*.

Alencar J da C, Almeida RA de, Fernandes NP. 1979. Fenologia de especies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica*: 163–198.

Alencar J da C, Magalhães LMS. 1979. Poder germinativo de sementes de doze espécies florestais da região de Manaus. Acta Amazônica 9:411–418.

Alencar JDC. 1988. Estudos Silviculturais de uma população natural de Copaifera multijuga HAYNE - Leguminosae, na Amazônia Central. : 18(3-4):199-209.

Alencar JC. 1994. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de Sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na Reserva Ducke, AM. Acta Amazonica 24: 161–182.

Amaral DD, Viera ICG, Salomão RP, Almeida SS de., Jardim MAG. 2009. Checklist da Flora Arbórea de Remanescentes Florestais da Região Metropolitana de Belém, Pará, Brasil. Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Ciências Naturais 4: 231–289.

Baraloto C, Forget PM. 2007. Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 94:901–911.

Barbosa A, Moçambite A, Morellato P, Blair C. 2018. Reproductive phenology of Carapa guianensis Aubl . (Meliaceae) in two forest areas of the Central Amazon. International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology (IJEAB): 714–724.

Bentos TV, Mesquita RDCG, Williamson GB. 2008. Reproductive Phenology of Central Amazon Pioneer Trees. *Tropical Conservation Science* 1: 186–203.

Camargo JLC, Ferraz IDK. 2003. Castanha-de-macaco, Cariniana micrantha Ducke, Lecythidaceae. Fascículo 2, INPA, Manaus-AM, Brasil (IDK Ferraz and JLC Camargo, Eds.). Manaus-AM: INPA, Manaus-AM, Brasil.

Camargo JLC, Ferraz IDK. 2004. Acariquara-roxa, Minquartia guianensis Aubl. Olacaceae (IDK Ferraz and JLC Camargo, Eds.). Manaus-AM: INPA.

Camargo JLC, Ferraz IDK, Mesquita MR, Santos BA, Brum HD. 2008. Guia de propágulos e plántulas da Amazônia. Manaus. Carrero GC, Pereira RS, Jacaúna MA, Lima Junior MJV. 2014. Árvores do Sul do Amazonas Árvores do Sul do Amazonas: guia de espécies de interesse econômico e ecológico.

Félix-da-silva MM, Bastos M de N do, Gurgel ESC. 2015. Contribuição ao conhecimento de Eperua bijuga Mart.ex Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae). Amazonia Open Jounal System 5: 22–26.

Ferraz IDK, Leal Filho N, Imakawa AM, Varela VP, Piña-Rodrigues FCM. 2004. Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. Acta Amazonica 34: 621–633.

Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, et al. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905–2935.

Lima M de JR, Hong TD, Arruda YMBC, Mendes AMS, Ellis RH. 2014. Classification of seed storage behaviour of 67 Amazonian tree species. *Seed Science and Technology* 42: 363–392.

Lima RBDA, Silva JAA Da, Marangon LC, Ferreira RLC, Silva RKS Da. 2011. Sucessão ecológica de um trecho de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Carauari, Amazonas. *Pesquisa Florestal Brasileira* 2011: 161–172.

Lorenzi H. 2002. Arvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil, volume 1. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.

Lorenzi H. 2002. Arvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil, volume 2. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.

Pinto AM, Morellato L, Barbosa AP. 2008. Fenologia reprodutiva de Dipteryx odorata (Aubl.) Willd (Fabaceae) em duas áreas de floresta na Amazônia Central. Acta Amazonica: 643-649.

Pinto AM, Ribeiro RJ, Alencar JDC, Barbosa AP. 2005. Fenologia de Simarouba amara Aubl. na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. Acta Amazonica **35**: 347– 352.

Magalhães LMS, Alencar J da C. 1979. Fenologia do pau-rosa (Aniba duckei Kostermans), Lauraceae, em floresta primária na Amazônia Central. Acta Amazonica 9: 227–232.

39
# **Bibliografia**



Ribeiro JELS, Hopkins MJG, Vincentini A, Sothers CA, Costa MAS, Brito JM, Souza MAD, Martins LHP, Lohmann LG, Assunção PACL, et al. 1999. Flora da Reserva Ducke.: 800.

Ruiz JEA, Alencar J da C. 1999. Interpretacao fenologica de cinco especies de Chrysobalanaceae na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. Acta Amazonica 29: 223–242.

Santos BA, Camargo JLC, Ferraz IDK. 2008. Guariúba, Clarisia racemosa Ruiz e Pav. Moraceae. Manual de sementes da Amazônia. Fascículo 7, INPA, Manaus-AM, Brasil (IDK Ferraz and JLC Camargo, Eds.). Manaus-AM: INPA, Manaus-AM, Brasil.

ter Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, Baraloto C, Salomao RP, Guevara JE, Phillips OL, Castilho C V., Magnusson WE, Molino J-F, et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* **342**: 1243092–1243092.

Umaña C, Alencar J. 1993. Comportamento fenológico da Sucupira-Preta (Diplotropis purpurea Rich. Amsh. var. coriacea Amsh.) na Reserva Florestal Ducke. Acta amazonica.

Viana CA dos S, Paiva AO, Jardim C da V, Rios MN da S, Rocha NMS, Pinagé GR, Arimoro OAS, Suganuma E, Guerra CD, Alvez MM, et al. 2011. Plantas da Amazônia: 450 espécies de uso geral (MN da S Rios and JF Pastore, Eds.). Brasília : Universidade de Brasília, Biblioteca Central.

Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, Ilic J, Jansen S, Lewis SL, Miller RB, Swenson NG, Wiemann MC, Chave J. 2009. Global wood density database. *Dryad Digital Repository*.





### Época de início da floração e da frutificação

Cada ponto colorido representa uma árvore da espécie descrita à esquerda. A cor utilizada no ponto representa a quantidade de chuva daquele mês, sendo que quanto mais seco mais vermelho, e quanto mais azul escuro mais chuvoso (amarelo representa uma época de transição). Isso nos mostra que a maioria das espécies (tirando *Parkia multijuga, Dipteryx odorata, Corythophora alta, Cariniana micrantha, Peltogyne paniculata e Erisma bicolor*) iniciam a floração durante os meses secos (entre junho e novembro). A maioria das espécies iniciou a frutificação na transição da estação seca para a estação chuvosa (outubro a janeiro) ou durante a estação chuvosa, mas algumas espécies como *Parkia multijuga* frutificam na transição da estação chuvosa para a seca, e outras como *Eperua glabriflora, Minquartia guianensis e Goupia glabra* iniciaram a frutificação durante os meses mais secos. O tamanho do ponto indica se aquela árvore teve muitos ou poucos eventos, ou seja, o menor ponto representa uma árvore que floresceu/frutificou menos de 10 vezes, enquanto o ponto maior indica uma árvore que floresceu/frutificou entre 30 e 40 vezes.





### Época de início da produção de folhas novas e do período sem folhas

Cada ponto colorido representa uma árvore da espécie descrita à esquerda. A cor utilizada no ponto representa a quantidade de chuva daquele mês, sendo que quanto mais seco mais vermelho, e quanto mais azul escuro mais chuvoso (amarelo representa uma época de transição). Isso nos mostra que tanto a produção de folhas novas quanto a perda foliar acontecem praticamente para todas as espécies durante a estação seca, entre os meses de junho a novembro. Apesar desse padrão, parece haver um gradiente entre as espécies, algumas preferem o fim da estação chuvosa e os meses iniciais da seca para trocar de folha, enquanto outras tendem a esperar até o final da estação seca para perder ou produzir folhas novas. As espécies que não apresentam deciduidade, ou seja, que não ficam com a copa totalmente sem folhas durante algum período, não são mostradas na fase 'Sem folhas'.



# Anexos



Família	Espécie	Número árvores	DAP (média)	DAP (sd)	Altura total (máx)	Copa (média)	Copa2 (média)
Annonaceae	Bocageopsis multiflora	4	38.0	14.7	29.0	9.1	8.4
Caryocaraceae	Caryocar villosum	9	86.0	26.1	42.5	18.8	17.3
Clusiaceae	Symphonia globulifera	4	37.0	4.9	33.5	11.5	9.1
Euphorbiaceae	Hevea guianensis	10	45.6	12.2	35.0	9.7	8.8
Fabaceae	Dinizia excelsa	10	105.0	25.9	42.0	23.7	22.7
Fabaceae	Dipteryx magnifica	10	59.1	21.0	37.0	18.5	15.6
Fabaceae	Dipteryx odorata	6	57.4	12.1	35.0	13.5	12.4
Fabaceae	Enterolobium schomburgkii	8	75.4	12.8	39.0	19.0	17.3
Fabaceae	Eperua glabriflora	6	44.4	5.8	30.5	12.1	10.1
Fabaceae	Hymenaea intermedia	7	67.4	9.6	41.0	18.6	16.5
Fabaceae	Parkia multijuga	7	86.9	22.1	41.0	22.8	18.4
Fabaceae	Parkia pendula	7	73.0	21.1	35.0	25.1	24.0
Fabaceae	Peltogyne catingae	8	64.6	12.2	34.5	13.3	12.2
Fabaceae	Peltogyne paniculata	9	49.6	14.3	37.5	12.1	10.0
Goupiaceae	Goupia glabra	9	64.8	14.4	36.0	12.2	13.6
Humiriaceae	Duckesia verrucosa	5	73.5	17.1	37.0	16.2	14.7
Humiriaceae	Endopleura uchi	2	46.5	15.3	32.0	11.3	8.5
Humiriaceae	Vantanea parviflora	3	53.3	11.3	37.0	15.9	11.9
Lauraceae	Aniba canelilla	9	41.3	10.0	31.0	8.2	8.1
Lauraceae	Aniba ferrea	10	31.0	6.2	31.0	7.7	7.1
Lecythidaceae	Cariniana micrantha	10	85.8	24.6	42.0	18.8	17.7
Lecythidaceae	Corythophora alta	5	45.8	6.8	32.0	12.8	11.2
Malvaceae	Scleronema micranthum	7	42.9	9.4	33.0	12.1	10.5
Moraceae	Brosimum potabile	8	75.3	20.5	34.0	17.0	15.2
Moraceae	Clarisia racemosa	12	61.1	11.3	39.0	12.0	9.7
Myristicaceae	Osteophloeum platyspermum	10	60.3	12.9	36.0	13.7	11.0
Olacaceae	Minquartia guianensis	10	44.1	10.8	25.0	8.9	8.0
Salicaceae	Laetia procera	3	47.3	5.1	34.0	15.7	11.5
Sapotaceae	Manilkara bidentata	7	52.7	13.6	32.0	11.3	11.3
Sapotaceae	Pouteria guianensis	6	48.9	21.6	37.0	10.1	8.4
Solanaceae	Duckeodendron cestroides	8	82.2	18.0	34.0	13.5	11.4
Vochysiaceae	Erisma bicolor	4	55.5	31.2	39.0	11.2	8.2

Dados dendrométrico. Foram medidas 233 árvores de 32 espécies florestais na Amazônia central. Os dados coletados foram (diâmetro a 1.30 metros de altura), altura total, e diâmetros da copa (duas medições, primeira obtida na maior extensão da copa e a segunda de forma perpendicular à primeira). Após a coleta foram obtidos os valores de DAP médio e desvio a altura máxima total e os diâmetros médios da copa.

43

## Síntese

A presente tese de doutorado visou estudar os padrões de comportamento fenológico e a mortalidade de árvores na Amazônia Central. Nós utilizamos uma série temporal de mais de 50 anos de dados para analisar como as características funcionais das espécies e o clima afetam a mortalidade e a fenologia das árvores ao longo do tempo e como o tempo de monitoramento afeta as métricas fenológicas obtidas.

No primeiro capítulo dessa tese mostramos que o clima afeta fortemente a mortalidade de árvores da Amazônia, enquanto os traços funcionais modelam a mortalidade, principalmente em resposta a anomalias climáticas extremas causadas por alterações nos oceanos Pacífico e Atlântico. Espécies de baixa densidade da madeira, dos estágios iniciais da sucessão florestal (pioneiras) e de mudança foliar sempre verde têm maior probabilidade de morrer durante a seca, nos extremos de temperatura (temperaturas altas ou baixas) e durante eventos ENSO. Nossos resultados indicam que baixa precipitação, calor e variações no ENSO podem causar a morte das árvores imediatamente ou também resultar no aumento da mortalidade até dois anos depois. A morte das árvores após seca severa pode estar ligada a prejuízos no sistema condutor de água do tronco, causando um dano imediato via perda da condutividade hidráulica do xilema. Por outro lado, o aumento de temperatura pode exacerbar essa falha hidráulica por meio do aumento da demanda evaporativa e especialmente pela 'fome de carbono' a partir da elevação da respiração, deixando as árvores mais susceptíveis a morrer. Picos de mortalidade são encontrados principalmente no mês chuvoso de janeiro, quando cerca de 19% de toda mortalidade ocorreu (71 árvores). O segundo mês de maior mortalidade acumulada foi o mês seco de setembro, quando cerca de 12% das árvores morreu (45 árvores). É importante considerar que os esses efeitos são intensificados pelos efeitos de tempestades, windthrows, danos causados por patógenos e insetos, que em conjunto, afetam a mortalidade de forma complexa, atingindo principalmente as árvores menos vigorosas e danificadas por eventos anteriores.

Dados de longa série temporal são de difícil obtenção, mas muito importantes para detectar precisamente padrões e tendências de comportamento ao longo do tempo. A alta resolução dos dados (remedições mensais) aliada ao longo tempo de monitoramento (mais de 40 anos na Estação Experimental de Silvicultura Tropical - EEST e mais de 50 anos na Reserva Florestal Ducke - RD) fazem do banco de dados utilizado nesse trabalho uma excepcional oportunidade para entender o comportamento fenológico de árvores de vida longa da Amazônia. Tendo em vista esse potencial, no Capítulo 2 dessa tese, página 61, nós usamos

uma nova técnica de randomização para entender como o tempo de monitoramento afeta a variação de diferentes métricas vegetativas e reprodutivas. Nós reduzimos artificialmente o tempo de monitoramento e comparamos a variação nas métricas fenológicas (intervalo entre eventos; momento/mês de início e duração) entre resultados obtidos a partir de diferentes tempos de monitoramento. Encontramos que o momento de ocorrência é a métrica mais variável, mostrando que há uma grande variação no momento de ocorrência da fenofase entre os anos, o que pode ser um importante indicador das mudanças climáticas atuais. Vimos ainda, que a variação da fenologia é subestimada para estudos de curta duração (menos de 7 anos de monitoramento), o que pode afetar a interpretação sobre os padrões fenológicos de árvores tropicais em estudos de curta duração.

Para entender como os fatores internos (características funcionais) e os fatores externos (condições climáticas) modulam a probabilidade de ocorrência e a duração dos eventos de floração, frutificação, perda foliar e produção de folhas novas, nós utilizamos técnicas de análise de Sobrevivência no Capítulo 3 dessa tese. Nessa análise, a probabilidade por unidade de tempo de um evento fenológico ocorrer ou parar é calculada em conjunto para diferentes covariáveis e chamada de taxa de risco. Encontramos que espécies de baixa densidade da madeira tiveram maior frequência reprodutiva, menor duração da frutificação e maior probabilidade de ocorrência de deciduidade (propriedades da madeira estão relacionados a características que conferem uma menor resistência/maior susceptibilidade a seca). Espécies pioneiras tiveram menor duração da floração, maior duração do período de produção de folhas novas e surpreendentemente menor frequência de deciduidade. Espécies sempre verdes tiveram menor frequência de produção de folhas novas, porém maior duração contínua desses eventos. Tanto as espécies sempre verdes quanto as semi-decíduas tiveram menor probabilidade de ocorrência e duração da deciduidade que as decíduas. Esses resultados indicam sinais sobre como o conjunto de estratégias fenológicas está relacionado às características funcionais e contribui para o sucesso reprodutivo e sobrevivência das árvores. A mudança das fases fenológicas foi relacionada a eventos climáticos em diferentes escalas temporais, mostrando efeitos imediatos e tardios do clima na fenologia das árvores. As condições climáticas podem afetar a fenologia de diferentes formas, ao proporcionar condições favoráveis ou desfavoráveis à reprodução ou ao crescimento, moldando os padrões ao longo do tempo. Encontramos que a utilização conjunta de variáveis locais e globais foi melhor para predizer a fenologia que modelos parciais. Os eventos reprodutivos foram favorecidos pelo aumento da precipitação a longo prazo e maiores temperaturas, enquanto condições secas aumentam a perda e produção de folhas.

Finalizo essa tese com um guia contendo informações sobre fenologia, mortalidade, dendrometria e características funcionais de 32 espécies arbóreas estudadas mais detalhadamente nessa tese de doutorado. Busquei utilizar uma linguagem acessível para disponibilizar informações sobre essas espécies, metodologia de campo utilizada para coleta de dados e resultados dos dados coletados continuamente ao longo das últimas décadas em duas áreas de Reserva Florestal do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Foram descritas informações que visam facilitar o entendimento sobre a dinâmica, produção e ecologia dessas importantes espécies florestais da Amazônia, com o objetivo de servir como uma ferramenta para fomentar práticas silviculturais, de manejo e consequentemente a produção e conservação das florestas. Características das espécies são ilustradas com imagens das árvores em campo e a descrição da fenologia se dá pela época mais provável de ocorrência, duração (número de meses) e intervalo entre eventos (anual ou supra-anual) das fases de floração, frutificação, perda foliar e produção de folhas novas.

# **Considerações finais**

Os resultados obtidos nessa tese de doutorado demostram a importância do monitoramento de longa duração para melhorar nosso conhecimento sobre o comportamento de grandes árvores da Amazônia. A Amazônia é, de longe, a maior floresta tropical do mundo e é frequentemente vista como um dos mais importantes reguladores do clima em escala global, pois movimenta grandes quantidades de carbono e oxigênio. Ainda em relação a esse importante papel no clima global, a Amazônia bombeia quantidades enormes de água para a atmosfera afetando o regime de chuvas em diferentes regiões, e hospeda uma incrível biodiversidade que também é importante no equilíbrio da relação entre floresta, atmosfera e clima. Essas florestas estão experimentando uma rápida mudança climática, com condições mais quentes e maiores níveis de  $CO_2$  na atmosfera, o que causa uma preocupação quanto ao futuro dessas florestas e as consequências para o clima (Gloor, 2019).

Com a criação do Painel Intergovernamental de mudanças climáticas (IPCC), em 1988, a ciência climática progrediu exponencialmente e confirmou a hipótese de que as alterações climáticas estão de fato acontecendo com forte influência de ações antrópicas. Nesse sentido, políticas públicas devem ser adotadas para promover a conservação dessas florestas, contribuindo para o equilíbrio climático e ambiental. O Brasil, por seu papel protagonista nesse cenário, deve incorporar de forma crescente na sua agenda, pautas como diminuição de emissão de gases de efeito estufa e desmatamento. Infelizmente, o Brasil vem perdendo espaço nas negociações internacionais por seguir em uma direção contrária, tratando o tema como secundário e, por exemplo, deixando de sediar a Conferência Internacional do Clima da ONU, COP25 que aconteceria no Rio de Janeiro esse ano (2019), além de promover o contingenciando de quase 95% do orçamento da Política Nacional sobre Mudança do Clima. Atualmente o tema é tratado por alguns importantes setores do governo brasileiro como uma 'questão ideológica de esquerda', o que vem trazendo enormes prejuízos para a pauta científica e ambiental no Brasil. Segundo o que escreveu em seu blog pessoal o atual ministro das Relações Exteriores, o diplomata Ernesto Araújo:

"O climatismo é basicamente uma tática globalista de instilar o medo para obter mais poder. O climatismo diz: "Você aí, você vai destruir o planeta. Sua única opção é me entregar tudo, me entregar a condução de sua vida e do seu pensamento, sua liberdade e seus direitos individuais. Eu direi se você pode andar de carro, se você pode acender a luz, se você pode ter filhos, em quem você pode votar, o que pode ser ensinado nas escolas. Somente assim salvaremos o planeta. Se você vier com questionamentos, com dados diferentes dos dados oficiais que eu controlo, eu te chamarei de climate denier e te jogarei na masmorra intelectual."

Texto intitulado 'Sequestrar e perverter', acessado em maio de 2019 pelo endereço eletrônico https://www.metapoliticabrasil.com/blog/sequestrar-e-perverter Essa ideia vem sendo disseminada por outros membros do governo no Brasil, como os Senadores da República, Flávio Bolsonaro (PSL-RJ) e Márcio Bittar (MDB-AC), que apresentaram o projeto de Lei 2362, de 2019, que retira do Código Florestal brasileiro o capítulo que trata da Reserva Legal obrigatória em propriedades rurais, para proteção da vegetação nativa. Eles defendem a ideia de que os grandes reguladores do clima global são o sol, os oceanos e os vulcões, e que nada disso pode 'sequer ser alcançado pela ação dos homens'. Recentemente eles escreveram:

"O mais conhecido e refutado é o aquecimento global causado pelo homem. Outros existiram: preservação do Mico-leão-dourado, destruição da camada de ozônio, fim da biodiversidade, superpopulação, Amazônia pulmão do mundo, entre outras trapaças repetidas. Chegam a propagar que florestas geram chuvas, afrontando o conhecimento bem estabelecido do ciclo da água: evaporação dos oceanos, lagos, rios (calor do sol), condensação (nuvens) e precipitação (chuvas). Há florestas densas porque há chuvas abundantes."

Texto intitulado 'Mitos e falácias', publicado pelos senadores da República (2019).

Diante desse cenário catastrófico, concluo enfatizando a importância do fomento à pesquisa nacional, e do monitoramento continuado das florestas da Amazônia frente às mudanças climáticas globais, principalmente para embasar políticas públicas ambientais pela conservação dos ecossistemas florestais e mitigação dos efeitos das mudanças do clima. Ressalto que o presente estudo só pôde ser realizado pois contou com o trabalho conjunto entre pesquisadores pioneiros, intenso trabalho de campo realizado por técnicos experientes e estudantes, e suporte dos cursos de pós-graduação do INPA, que a partir do planejamento de longo prazo e financiamento contínuo, conseguiram reunir um banco de dados de enorme valor científico, excepcional para florestas tropicais, trazendo resultados novos e consistentes sobre o comportamento de árvores da Amazônia frente às mudanças climáticas globais.

# Anexos

**Tabela 2**. Dados dendrométricos. Dados medidos em campo para 233 árvores adultas de 32 espécies florestais na Amazônia Central. Os dados coletados para cada árvore foram, circunferência a 1.30 metros de altura (CAP), altura total (Ht) e altura da primeira bifurcação (H<sub>1</sub>) em metros, e dimensões da copa (duas medições de diâmetro, a primeira obtida na maior extensão da copa e a segunda de forma perpendicular à primeira). Após a coleta dos dados em campo, foram obtidos os valores de DAP (CAP=  $\Pi$ \*DAP) médio e desvio, a altura máxima total e a altura média da copa (Ht – H<sub>1</sub>) e os diâmetros médios da copa.

					Altura	Altura		
		Número	DAP	DAP	total	copa	Copa	Copa2
Família	Espécie	árvores	(média)	(sd)	(máx)	(máx)	(média)	(média)
Annonaceae	Bocageopsis multiflora	4	38.0	14.7	29.0	15.0	9.1	8.4
Caryocaraceae	Caryocar villosum	9	86.0	26.1	42.5	21.0	18.8	17.3
Clusiaceae	Symphonia globulifera	4	37.0	4.9	33.5	16.5	11.5	9.1
Euphorbiaceae	Hevea guianensis	10	45.6	12.2	35.0	16.0	9.7	8.8
Fabaceae	Dinizia excelsa	10	105.0	25.9	42.0	19.0	23.7	22.7
Fabaceae	Dipteryx magnifica	10	59.1	21.0	37.0	19.0	18.5	15.6
Fabaceae	Dipteryx odorata	6	57.4	12.1	35.0	17.0	13.5	12.4
	Enterolobium							
Fabaceae	schomburgkii	8	75.4	12.8	39.0	19.0	19.0	17.3
Fabaceae	Eperua glabriflora	6	44.4	5.8	30.5	18.0	12.1	10.1
Fabaceae	Hymenaea intermedia	7	67.4	9.6	41.0	14.5	18.6	16.5
Fabaceae	Parkia multijuga	7	86.9	22.1	41.0	21.0	22.8	18.4
Fabaceae	Parkia pendula	7	73.0	21.1	35.0	15.0	25.1	24.0
Fabaceae	Peltogyne catingae	8	64.6	12.2	34.5	12.5	13.3	12.2
Fabaceae	Peltogyne paniculata	9	49.6	14.3	37.5	18.5	12.1	10.0
Goupiaceae	Goupia glabra	9	64.8	14.4	36.0	16.0	12.2	13.6
Humiriaceae	Duckesia verrucosa	5	73.5	17.1	37.0	16.0	16.2	14.7
Humiriaceae	Endopleura uchi	2	46.5	15.3	32.0	15.0	11.3	8.5
Humiriaceae	Vantanea parviflora	3	53.3	11.3	37.0	19.5	15.9	11.9
Lauraceae	Aniba canelilla	9	41.3	10.0	31.0	13.4	8.2	8.1
Lauraceae	Aniba ferrea	10	31.0	6.2	31.0	21.4	7.7	7.1
Lecythidaceae	Cariniana micrantha	10	85.8	24.6	42.0	24.0	18.8	17.7
Lecythidaceae	Corythophora alta	5	45.8	6.8	32.0	17.5	12.8	11.2
Malvaceae	Scleronema micranthum	7	42.9	9.4	33.0	13.0	12.1	10.5
Moraceae	Brosimum potabile	8	75.3	20.5	34.0	19.0	17.0	15.2
Moraceae	Clarisia racemosa	12	61.1	11.3	39.0	19.0	12.0	9.7
	Osteophloeum							
Myristicaceae	platyspermum	10	60.3	12.9	36.0	15.0	13.7	11.0
Olacaceae	Minquartia guianensis	10	44.1	10.8	25.0	12.0	8.9	8.0
Salicaceae	Laetia procera	3	47.3	5.1	34.0	16.5	15.7	11.5
Sapotaceae	Manilkara bidentata	7	52.7	13.6	32.0	17.0	11.3	11.3
Sapotaceae	Pouteria guianensis	6	48.9	21.6	37.0	15.5	10.1	8.4
Solanaceae	Duckeodendron cestroides	8	82.2	18.0	34.0	19.5	13.5	11.4
Vochysiaceae	Erisma bicolor	4	55.5	31.2	39.0	15.0	11.2	8.2

Tabela 3. Lista com a caracterização das famílias e gêneros botânicos das 1019 árvores monitoradas. O número
total de espécies em cada gênero é representado na coluna Nº espécies e o número inicial de indivíduos é
representado na coluna Nº inicial. O número de indivíduos mortos e o número de indivíduos sobreviventes até
dezembro de 2016 estão representados respectivamente nas colunas Nº mortas e Nº sobreviventes.

Família	Gênero	N°	Nº	Nº	N°
	Genero	espécies	inicial	mortas	sobreviventes
Anacardiaceae	Anacardium	2	10	4	6
Annonaceae	Annona	1	6	5	1
Annonaceae	Bocageopsis	1	10	5	5
Annonaceae	Rollinia	2	6	2	4
Annonaceae	Xylopia	1	8	6	2
Apocynaceae	Aspidosperma	7	20	6	14
Apocynaceae	Couma	2	10	2	8
Apocynaceae	Rauvolfia	1	5	1	4
Bignoniaceae	Handroanthus	2	10	1	9
Bignoniaceae	Jacaranda	1	10	3	7
Caryocaraceae	Caryocar	3	20	3	17
Chrysobalanaceae	Acioa	1	5	2	3
Chrysobalanaceae	Couepia	6	20	7	13
Chrysobalanaceae	Licania	6	25	7	18
Clusiaceae	Calophyllum	2	10	6	4
Clusiaceae	Moronobea	1	5	0	5
Clusiaceae	Symphonia	1	10	6	4
Combretaceae	Buchenavia	4	16	3	13
Euphorbiaceae	Croton	2	10	8	2
Euphorbiaceae	Hevea	1	10	0	10
Euphorbiaceae	Micrandropsis	1	5	2	3
Euphorbiaceae	Pogonophora	1	5	2	3
Fabaceae	Andira	1	10	2	8
Fabaceae	Balizia	1	3	1	2
Fabaceae	Batesia	1	3	3	0
Fabaceae	Bocoa	1	5	3	2
Fabaceae	Cedrelinga	1	5	1	4
Fabaceae	Copaifera	1	5	3	2
Fabaceae	Dinizia	1	10	0	10
Fabaceae	Diplotropis	2	11	4	7
Fabaceae	Dipteryx	3	20	0	20
Fabaceae	Enterolobium	1	10	2	8
Fabaceae	Eperua	3	15	5	10
Fabaceae	Hymenaea	2	10	2	8
Fabaceae	Hymenolobium	5	11	5	6
Fabaceae	Ormosia	3	7	3	4
Fabaceae	Parkia	4	27	11	16
Fabaceae	Peltogyne	2	20	7	13
Fabaceae	Platymiscium	1	5	2	3
Fabaceae	Pseudopiptadenia	1	10	7	3
Fabaceae	Sclerolobium	4	10	9	1
Fabaceae	Stryphnodendron	1	5	5	0

Família	Cânero	N°	Nº	N°	N°
Ганша	Genero	espécies	inicial	mortas	sobreviventes
Fabaceae	Swartzia	2	6	3	3
Fabaceae	Tachigali	6	21	17	4
Fabaceae	Vatairea	3	10	2	8
Fabaceae	Vouacapoua	1	5	5	0
Fabaceae	Zygia	1	10	5	5
Goupiaceae	Goupia	1	10	1	9
Humiriaceae	Duckesia	1	10	5	5
Humiriaceae	Endopleura	1	10	8	2
Humiriaceae	Vantanea	2	14	5	9
Hypericaceae	Vismia	1	5	5	0
Icacinaceae	Emmotum	1	5	0	5
Icacinaceae	Poraqueiba	1	1	0	1
Lauraceae	Aniba	3	25	4	21
Lauraceae	Dicypellium	1	3	1	2
Lauraceae	Licaria	4	11	4	7
Lauraceae	Mezilaurus	4	15	3	12
Lauraceae	Nectandra	2	6	0	6
Lauraceae	Ocotea	4	10	б	4
Lauraceae	Sextonia	1	5	1	4
Lecythidaceae	Allantoma	1	3	1	2
Lecythidaceae	Cariniana	2	14	1	13
Lecythidaceae	Corythophora	2	13	5	8
Lecythidaceae	Couratari	2	3	0	3
Lecythidaceae	Eschweilera	3	12	2	10
Lecythidaceae	Lecythis	6	23	4	19
Malpighiaceae	Byrsonima	2	10	9	1
Malvaceae	Eriotheca	1	2	0	2
Malvaceae	Pachira	1	3	1	2
Malvaceae	Scleronema	1	10	5	5
Malvaceae	Theobroma	2	5	1	4
Meliaceae	Carapa	2	10	5	5
Meliaceae	Guarea	1	1	1	0
Meliaceae	Trichilia	2	4	3	1
Moraceae	Brosimum	3	22	3	19
Moraceae	Clarisia	1	20	8	12
Moraceae	Helicostylis	3	10	4	6
Moraceae	Maquira	1	5	0	5
Moraceae	Naucleopsis	1	3	0	3
Myristicaceae	Iryanthera	4	10	2	8
Myristicaceae	Osteophloeum	1	10	1	9
Myristicaceae	Virola	9	35	22	13
Olacaceae	Minquartia	1	10	0	10
Salicaceae	Laetia	1	11	8	3
Sapotaceae	Chrysophyllum	3	12	4	8
Sapotaceae	Glycoxylon	1	2	1	1
Sapotaceae	Manilkara	2	15	1	14

Família	Gênero	Nº	Nº	Nº	N°
r annna		espécies	inicial	mortas	sobreviventes
Sapotaceae	Micropholis	1	15	9	6
Sapotaceae	Neoxythece	1	3	0	3
Sapotaceae	Pouteria	6	25	10	15
Sapotaceae	Prieurella	1	3	1	2
Sapotaceae	Radlkoferella	1	1	0	1
Sapotaceae	Ragala	1	5	5	0
Sapotaceae	Richardella	2	4	1	3
Simaroubaceae	Simarouba	1	10	7	3
Solanaceae	Duckeodendron	1	10	3	7
Urticaceae	Pourouma	б	10	10	0
Vochysiaceae	Erisma	3	20	8	12
Vochysiaceae	Qualea	3	10	2	8
Vochysiaceae	Vochysia	1	5	3	2
Total Geral	101	215	1019	382	637

**Figura 6.** Cada ponto colorido representa uma árvore da espécie descrita à esquerda. O tamanho do ponto indica se aquela árvore teve muitos ou poucos eventos, ou seja, o menor ponto representa uma árvore que floresceu (Flower) ou frutificou (Fruit) menos de 10 vezes, enquanto o ponto maior indica uma árvore que floresceu/frutificou entre 30 e 40 vezes. A cor utilizada no ponto representa a quantidade de chuva daquele mês, sendo que quanto mais seco mais vermelho, e quanto mais azul escuro mais chuvoso (amarelo representa uma época de transição). Isso nos mostra que a maioria das espécies (tirando *Parkia multijuga, Dipteryx odorata, Corythophora alta, Cariniana micrantha, Peltogyne paniculata* e *Erisma bicolor*) iniciam a floração durante os meses secos (entre junho e novembro). A maioria das espécies iniciou a frutificação na transição da estação seca para a estação chuvosa (outubro a janeiro) ou durante a estação chuvosa, mas algumas espécies como *Parkia multijuga* frutificam na transição da estação chuvosa para a seca, e outras como *Eperua glabriflora, Minquartia guianensis* e *Goupia glabra* iniciaram a frutificação durante os meses mais secos.



**Figura 7.** Cada ponto colorido representa uma árvore da espécie descrita à esquerda. O tamanho do ponto indica se aquela árvore teve muitos ou poucos eventos, ou seja, o menor ponto representa uma árvore que perdeu as folhas (Leaf fall) ou produziu folhas novas (New leaves) menos de 10 vezes, enquanto o ponto maior indica uma árvore que floresceu/frutificou entre 30 e 40 vezes. A cor utilizada no ponto representa a quantidade de chuva daquele mês, sendo que quanto mais seco mais vermelho, e quanto mais azul escuro mais chuvoso (amarelo representa uma época de transição). Isso nos mostra que tanto a produção de folhas novas quanto a perda foliar acontecem praticamente para todas as espécies durante a estação seca, entre os meses de junho a novembro. Apesar desse padrão, parece haver um gradiente entre as espécies, algumas preferem o fim da estação chuvosa e os meses iniciais da seca para trocar de folha, enquanto outras tendem a esperar até o final da estação seca para perder ou produzir folhas novas. As espécies que não apresentam deciduidade, ou seja, que não ficam com a copa totalmente sem folhas durante algum período, não são mostradas na fase 'Sem folhas'.



**Figura 8.** Cada ponto representa a duração média (em meses) dos eventos de floração ou frutificação em uma árvore da espécie descrita à esquerda. O tamanho do ponto indica se aquela árvore teve muitos ou poucos eventos, ou seja, o menor ponto representa uma árvore que floresceu (Flower) ou frutificou (Fruit) menos de 10 vezes, enquanto o ponto maior indica uma árvore que floresceu/frutificou entre 30 e 40 vezes.



**Figura 9.** Cada ponto representa a duração média (em meses) dos eventos de perda foliar ou produção de folhas novas em uma árvore da espécie descrita à esquerda. O tamanho do ponto indica se aquela árvore teve muitos ou poucos eventos, ou seja, o menor ponto representa uma árvore que perdeu as folhas (Leaf fall) ou produziu folhas novas (New leaves) menos de 10 vezes, enquanto o ponto maior indica uma árvore teve determinado evento entre 30 e 40 vezes. As espécies que não apresentam deciduidade, ou seja, que não ficam com a copa totalmente sem folhas durante algum período, não são mostradas na fase 'Sem folhas'.



**Figura 10.** Cada ponto representa o intervalo médio (em anos) entre os eventos reprodutivos em uma árvore da espécie descrita à esquerda. O tamanho do ponto indica se aquela árvore teve muitos ou poucos eventos, ou seja, o menor ponto representa uma árvore que floresceu (Flower) ou frutificou (Fruit) menos de 10 vezes, enquanto o ponto maior indica uma árvore que floresceu/frutificou entre 30 e 40 vezes. A linha vertical indica o intervalo entre eventos de 1 ano, ou seja, onde a árvore teve frequência anual.



**Figura 11.** Cada ponto representa o intervalo médio (em anos) entre dois eventos de desfolha ou de produção de folhas em uma árvore da espécie descrita à esquerda. O tamanho do ponto indica se aquela árvore teve muitos ou poucos eventos, ou seja, o menor ponto representa uma árvore que perdeu as folhas (Leaf fall) ou produziu folhas novas (New leaves) menos de 10 vezes, enquanto o ponto maior indica uma árvore teve o determinado evento entre 30 e 40 vezes. As espécies que não apresentam deciduidade, ou seja, que não ficam com a copa totalmente sem folhas durante algum período, não são mostradas na fase 'Sem folhas'. A linha vertical indica o intervalo entre eventos de 1 ano, ou seja, onde a árvore teve frequência anual.



**Figura 12.** Cada ponto representa o tempo de investimento (%) em floração ou em frutificação em uma árvore da espécie descrita à esquerda. O tamanho do ponto indica se aquela árvore teve muitos ou poucos eventos, ou seja, o menor ponto representa uma árvore que floresceu (Flower) ou frutificou (Fruit) menos de 10 vezes, enquanto o ponto maior indica uma árvore que floresceu/frutificou entre 30 e 40 vezes.



**Figura 13.** Cada ponto representa o tempo de investimento (%) no período sem folhas ou de folhas novas de uma árvore da espécie descrita à esquerda. O tamanho do ponto indica se aquela árvore teve muitos ou poucos eventos, ou seja, o menor ponto representa uma árvore que perdeu as folhas (Leaf fall) ou produziu folhas novas (New leaves) menos de 10 vezes, enquanto o ponto maior indica uma árvore teve o determinado evento entre 30 e 40 vezes. As espécies que não apresentam deciduidade, ou seja, que não ficam com a copa totalmente sem folhas durante algum período, não são mostradas na fase 'Sem folhas'.

