

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS
TROPICAIS

DINÂMICA ARBÓREA E A MUDANÇA DO CLIMA
IMPORTÂNCIA DA TOPOGRAFIA E DAS CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS
NA AMAZÔNIA CENTRAL

ERICK JONATHAN LAVADO ESTEBAN

MANAUS, AMAZONAS

JUNHO, 2019

ERICK JONATHAN LAVADO ESTEBAN

DINÂMICA ARBÓREA E A MUDANÇA DO CLIMA
IMPORTÂNCIA DA TOPOGRAFIA E DAS CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS
NA AMAZÔNIA CENTRAL

ORIENTADORA: DRA. FLÁVIA REGINA CAPELOTTO COSTA

Dissertação apresentado ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

MANAUS, AMAZONAS

JUNHO, 2019

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA

Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado de ERICK JONATHAN LAVADO, ESTEBAN aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 17 de maio de 2019.

Aos dezessete dias do mês de maio de 2019, às 14h00, no Auditório dos PPGs ATU/CFT/ECO, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: "DINÂMICA ARBÓREA E A MUDANÇA DO CLIMA: IMPORTÂNCIA DA TOPOGRAFIA E DAS CARACTERÍSTICAS DAS PLANTAS NA AMAZÔNIA CENTRAL" em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA) como parte final de seu trabalho para a obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, área de concentração em *Manejo Florestal*. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: JOCHEN SCHONGART (INPA), FERNANDA COELHO DE SOUZA (INPA) e DANIEL MAGNABOSCO MARRA (INPA). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dr (a) Flávia Regina Capellotto Costa (Orientadora / INPA), deu início à sessão convidando os senhores membros e o (a) Mestrando (a) a tomarem seus lugares e informou sobre os procedimentos a serem observados para o prosseguimento do exame. A palavra foi, então, facultada ao (à) Mestrando (a) que apresentou uma síntese do seu estudo e respondeu às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Depois da apresentação e arguição, a referida Banca Examinadora se reuniu e decidiu por

unanimidade

A sessão foi encerrada às 16:30 e, para constar eu, Ana Serra Campos, Secretária do PPG-CFT lavrei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora. Banca Examinadora:

Dr (a) JOCHEN SCHONGART



Aprovado (a)

Reprovado (a)

Dr (a) FERNANDA COELHO DE SOUZA



Aprovado (a)

Reprovado (a)

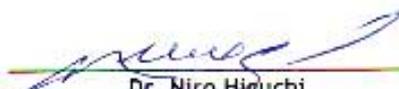
Dr (a) DANIEL MAGNABOSCO MARRA



Aprovado (a)

Reprovado (a)


Dra. Flávia Regina Capellotto Costa
Presidente da Banca / Orientadora


Dr. Niro Higuchi
Coordenador do PPG-CFT

E82d Esteban, Erick Jonathan Lavado

Dinâmica arbórea e a mudança do clima: importância da topografia e das características funcionais na Amazônia central / Erick Jonathan Lavado Esteban; orientadora Flávia Regina Capellotto Costa. -- Manaus:

[s.l], 2019.

84 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Ciências de Florestas Tropicais) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2019.

1. Amazônia Central. 2. Dinâmica arbórea. 3. Mudança do clima.
4. Nicho hidro-edáfico. 5. Características funcionais. I. Título.

CDD: 333.75

Sinopse

Este é o primeiro estudo que investigou os efeitos das anomalias climáticas nas taxas de crescimento, mortalidade e recrutamento arbóreo de 30 das espécies mais abundantes da Amazônia central, levando em conta explicitamente a hidrologia local e características funcionais. Maior frequência de anomalias no déficit hídrico, excesso de água e temperatura estão levando a menor crescimento em diâmetro e maior mortalidade nas últimas duas décadas. Excesso hídrico é tão importante quanto o déficit hídrico na dinâmica arbórea. Nicho hidro-edáfico e características funcionais das árvores influenciam e até modulam respostas demográficas ao clima.

Palavras-chave: *Amazônia central, características funcionais, dinâmica arbórea, floresta tropical, mudança climática, nicho hidro-edáfico, topografia.*

DEDICATÓRIA

Dedico

*Al Sr. Antonio Esteban Poma, mi papá toño,
para usted mi esfuerzo, mis logros, mi vida.*

AGRADECIMENTOS

À Amazônia e a vida maravilhosa que ela abriga. Aos seres, físicos e não físicos, que fazem dela tão fantástica, e que me acolheram e cuidaram por uma noite inteira;

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), pela oportunidade de começar minha carreira nesse mundo maravilhoso da ciência, muito grato;

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais (PPG-CFT), onde conheci tantas pessoas que hoje fazem parte importante na minha vida, pesquisadores muito dedicados, e a turma de mestrado de 2017, alguns que viraram família;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de mestrado;

A minha Família Vegetal, para todos eles, que desde que comecei a fazer parte me senti querido, espero saber sempre dos seus sonhos, seus logros, seus objetivos. São e sempre serão minha família;

À Dra. Flávia Costa, minha orientadora, guia e apoio nessa primeira viagem. Falam que para conseguir enxergar mais longe, você precisa se apoiar em ombros de gigantes; muito grato por me fazer enxergar tão longe assim Flávia;

Aos meninos de casa, o Felipe e o Gustavo, rapazes vocês sempre no meu coração. Seja onde for que a vida nos leve, espero e aguardo o momento da gente se encontrar mais uma vez;

A Carol, peruana, molinera, forestal. Grato pelo seu apoio, carinho, energia. Você é muito especial para mim... e a todos os peruanos que conheci aqui, muito grato;

A todas as pessoas, manauaras, brasileiras, “gringas”, que conheci nesse cantinho. Se você bebeu um litrão comigo, se você dançou comigo, ou se você simplesmente deu risada comigo, esse agradecimento inclui a você;

A Deus, que está em todos nós, que não precisa de infraestrutura nem de joias ou impostos. Para ele, peço sempre a paz e o amor, a sabedoria e a calma, para todos nós;

E a minha família, o único motivo pelo qual fico tão longe de casa: A minha mãe, Gloria Esteban, a razão de tudo na minha vida. A meu pai, Antonio Esteban, que está sempre comigo, você vai ver seu filho crescer muito!. A minha outra mãe, Antonia Rojas, toñita, te amo. A meu tio, Carlos Esteban, graças a você e ao seu amor por mim, que cheguei até aqui, nunca esqueço disso. A meu irmão, Anthony Esteban, sempre estarei aí para você, assim como sei que você sempre estará aí para mim;

A Lovo, Santa, Magaly, Pushkin, Nando Mateo, Biank, e agora Seiva, grato pelo amor.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	8
LISTA DE FIGURAS.....	9
INTRODUÇÃO GERAL.....	10
CAPÍTULO I.....	16
Resumo.....	17
Introdução.....	18
Material e métodos.....	20
Resultados.....	23
Discussão.....	26
Agradecimentos.....	35
Referências.....	36
Tabelas.....	49
Figuras.....	56
Material suplementar.....	66

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Informação geral das 30 espécies arbóreas estudadas.....	49
Tabela 2. Informação sobre a variação climática em cada intervalo de tempo avaliado...	51
Tabela 3. Informação sobre a variação dos valores de características funcionais ao longo das 30 espécies arbóreas.	52
Tabela 4. Comparação dos modelos avaliando como as anomalias do clima, o nicho hidro-edáfico, e as características morfológicas afetam a taxa de crescimento diamétrico médio anual de 30 espécies arbóreas tropicais ao longo de seis intervalos (n = 180).....	53
Tabela 5. Comparação dos modelos avaliando como as anomalias do clima, o nicho hidro-edáfico, e as características morfológicas afetam a taxa de mortalidade anual de 30 espécies arbóreas tropicais ao longo de seis intervalos (n = 180).....	54
Tabela 6. Comparação dos modelos avaliando como as anomalias do clima, as características morfológicas e a taxa de mortalidade anual afetam a taxa de recrutamento anual de 30 espécies arbóreas tropicais ao longo de cinco intervalos (n = 150).....	55

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Resultado da análise de componentes principais (PCA) das 30 espécies arbóreas em função dos valores médios das características funcionais.....**56**
- Figura 2.** Distribuição dos valores das taxas vitais das 30 espécies dentro de cada intervalo. Esquerda: taxa de crescimento diamétrico ($\text{mm}\cdot\text{ano}^{-1}$). Médio: taxa de mortalidade ($\%\cdot\text{ano}^{-1}$). Direita: taxa de recrutamento ($\%\cdot\text{ano}^{-1}$).....**57**
- Figura 3.** Efeitos parciais das variáveis preditoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de crescimento diamétrico ao longo dos seis intervalos. Efeito parcial da frequência de meses com anomalias de déficit hídrico, em interação com as anomalias de excesso hídrico (a), da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (b), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (c), da frequência de meses com anomalias na temperatura (d), do nicho hidroedáfico das populações (e), e do conteúdo de massa seca na folha (f)..... **58**
- Figura 4.** Efeitos parciais das variáveis preditoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de mortalidade ao longo dos seis intervalos. Efeito parcial do nicho hidroedáfico em interação com FWD (a), da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (b), frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (c), frequência de meses com anomalias na temperatura (d), nicho hidroedáfico das populações (e), e densidade da madeira (f).....**61**
- Figura 5.** Efeitos parciais das variáveis preditoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de recrutamento ao longo de cinco intervalos. Efeito parcial da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (a), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (b), da frequência de meses com anomalias na temperatura (c), da razão de investimento em área foliar em relação a área de xilema (d), e da mortalidade (e).....**64**

INTRODUÇÃO GERAL

A mudança do clima

A mudança climática está alterando ecossistemas que são fundamentais para a estabilidade da atmosfera e clima na Terra (Cox *et al.*, 2000; Jiménez-Muñoz *et al.*, 2016; Roberts *et al.*, 2017). As florestas úmidas tropicais, ecossistemas ricos em diversidade biológica, desempenham um papel fundamental no funcionamento básico do planeta, mantendo o clima mediante a regulação dos gases atmosféricos e estabilizando a precipitação, além de diversas outras funções ecológicas importantes.

Amazônia e a mudança do clima

A floresta Amazônica, a maior floresta tropical do mundo ($5.6 \times 10^6 \text{ km}^2$, ca. 50% da área total de florestas tropicais, cf. Negrón-Juárez *et al.*, 2018), o lar de imensa diversidade, contendo muitos milhares de espécies arbóreas (ter Steege *et al.*, 2013; Cardoso *et al.*, 2017), desempenha um papel fundamental nos níveis globais de carbono na atmosfera, sendo o sumidouro que representa 40% da produtividade primária líquida e armazenando ca. 100 Pg de carbono (~25% do estoque de carbono florestal global acima do solo, Pan *et al.*, 2011). Além disso, a floresta Amazônica é responsável por 15% da fotossíntese terrestre global, e da reciclagem à atmosfera de mais de 30% da precipitação através da evapotranspiração (Malhi *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2012). Entretanto, essas funções estão sendo afetadas devido às tendências e eventos da mudança do clima. Variações na produtividade, maior *turnover* de algumas florestas e uma incerteza na tendência futura no armazenamento do carbono (função como sumidouro de CO₂) são evidências da alteração da dinâmica das florestas amazônicas ao longo das últimas décadas. (e.g. Lewis *et al.*, 2004, 2009; Malhi, 2010; Brienen *et al.*, 2015).

A importância de eventos extremos como secas, tempestades, tendências de maior temperatura e CO₂ na atmosfera, assim como da variação ao longo do tempo na precipitação sazonal (Satyamurty *et al.*, 2010), e o potencial efeito destes nas florestas tropicais, já tinha começado algumas décadas atrás (Woods, 1989; Leigh *et al.*, 1990; Hartshorn, 1992). Wright e Van Schaik (1994), por exemplo, já mencionavam que a duração e a severidade dos períodos de baixa precipitação poderiam gerar estresse na vegetação afetando o sucesso das populações arbóreas e limitando a diversidade das espécies. Assim, a intensificação do ciclo hidrológico (Gloor *et al.*, 2013, 2015), a

tendência a uma maior frequência e intensidade de eventos de déficit e excesso de chuva (Fearnside, 2009, 2013; Marengo *et al.*, 2013), e as variações observadas na produtividade, biomassa, e composição das florestas nas últimas décadas (Condit *et al.*, 2004; Laurance *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2010; Lewis *et al.*, 2011; Feldspauha *et al.*, 2016), estão sendo o foco principal de múltiplas pesquisas, onde procura-se saber qual seria a resiliência e tendência futura (modelos climáticos) destas florestas frente às condições climáticas extremas.

Fertilização por CO₂

A fertilização do dióxido de carbono na atmosfera poderia estar levando a uma dinâmica mais rápida nas florestas (Phillips *et al.*, 2004), além de uma mudança na composição taxonômica e funcional (Laurance *et al.*, 2004). Entre os efeitos principais que o incremento do CO₂ atmosférico pode ter sobre as plantas está o efeito direto na fotossíntese, diminuição da fotorrespiração, e maior eficiência no uso da água (e.g. Malhi e Phillips, 2004; Norby & Zak, 2011). Em relação a biomassa, uma maior disponibilidade de CO₂ teoricamente poderia levar na planta a uma mudança na alocação, adquirindo recursos que normalmente limitam a produtividade: biomassa acima do solo, com maior produção de madeira (e.g. Korner, 2009), maior produção de frutos (e.g. Wright & Calderón, 2006); biomassa abaixo do solo, levando a maior aquisição de nutrientes através da maior produção de raízes (Iversen, 2010), ou sustentando microrganismos liberadores de fósforo. Contudo, embora a maioria dos modelos globais de dinâmica da vegetação (DGVMs) reforcem a ideia de um efeito positivo do incremento do CO₂ sobre as florestas no futuro (e.g. Huntingford *et al.*, 2013; Sitch *et al.*, 2008), o real efeito desse fator ainda continua em debate (cf. van der Sleen *et al.*, 2014), salientando, aliás, que o incremento de CO₂ na atmosfera poderia estar beneficiando também outras formas de vida (e.g. lianas), o que limitaria, conseqüentemente, o ganho de biomassa pelas árvores.

Eventos de secas extremas

Dada a tendência de incremento na frequência e intensidade de eventos que geram condições de seca (Marengo *et al.*, 2013; Gloor *et al.*, 2015), e às variações na produtividade e na biomassa das florestas como respostas a esses eventos (Phillips *et al.*, 2010; Lewis *et al.*, 2011; Feldspauha *et al.*, 2016), atualmente a resiliência e tendência futura (baseada principalmente em modelos climáticos) das florestas tropicais frente às secas estão sendo o foco de múltiplas pesquisas. A causa desses eventos de seca tem sido

relacionada à variabilidade interanual nos padrões de circulação e da temperatura da superfície do mar tanto no oceano Pacífico (El-Nino Southern Oscillation - ENSO) quanto no Atlântico Tropical Norte (Marengo *et al.*, 2013; Yoon e Zeng, 2010; Marengo e Espinoza, 2016). Em relação à dinâmica, alguns estudos concluíram que mudanças tanto na composição como na abundância das espécies poderiam estar representando respostas tardias das populações aos efeitos das secas (Ogle *et al.*, 2015; Blonder *et al.*, 2017); assim sendo, embora existam diversos estudos avaliando o efeito das secas logo após do acontecimento desses eventos, a análise dos possíveis efeitos em escalas maiores de tempo e ao nível das diferentes espécies que conformam as florestas permitirá uma visão mais específica da sensibilidade e o futuro das florestas em resposta a esses eventos.

Incremento da temperatura do ar

Desde meados da década de 1970 tem sido registrado um aumento de 0,7° C na temperatura da superfície terrestre (Malhi e Wright, 2004; IPCC, 2014; Gloor *et al.*, 2015), junto com um aquecimento global sincronizado nas regiões de florestas tropicais (ca. 0,25° C por década). Além disso, para o final do presente século, modelos climáticos globais têm projetado um aquecimento entre 3-8° C para todas as regiões tropicais florestais (Cramer *et al.*, 2004; Cox *et al.*, 2004; incluindo modelos mais recentes embora menos pessimistas: e.g. Good *et al.*, 2013).

Desde o ponto de vista fisiológico, a temperatura é um fator que afeta diretamente o processo fotossintético, influenciando a condutância estomática, interferindo nas reações das enzimas responsáveis pelo processo de carboxilação e alterando a fluidez das membranas dos tilacóides (Taiz & Zeiger, 2013). Altas temperaturas podem reduzir a condutância estomática, o que colabora para a diminuição da concentração do CO₂ nas câmaras subestomáticas das folhas em relação a concentração do oxigênio, favorecendo assim o aumento da fotorrespiração e redução da taxa fotossintética. Altas temperaturas também podem ocasionar a desnaturação de enzimas envolvidas no processo de carboxilação, reduzindo a assimilação líquida do CO₂ (Brooks e Farquhar, 1985) e danos nas estruturas dos fotossistemas I e II (FSI e FSII) (Ogren e Oquist, 1984) ocasionando a fotoinibição ou fotodestruição (Dias e Marengo, 2007) levando à redução da capacidade fotossintética.

Distúrbios por vento

Distúrbios por ventos são frequentes em áreas tropicais, causando mortalidade arbórea tanto em pequena como em grande escala (Whitmore, 1984; Tanner *et al.*, 1991), representando fonte importante de carbono liberado para a atmosfera, e consequentemente, um fator de aquecimento do clima. Na parte central e ocidental da bacia amazônica, o fortalecimento diurno de linhas de instabilidade é indicado por diversos autores como potencial causante de eventos agrupados e episódicos de mortalidade de árvores (Chambers *et al.*, 2009, 2013; Negrón-Juárez *et al.*, 2017). No ano de 2005, por exemplo, na região de Manaus aconteceu uma grande mortalidade arbórea (ca. 0,3-0,5 milhões de indivíduos) a consequência de uma tempestade originada por uma única linha de instabilidade (Negrón-Juárez *et al.*, 2010).

Embora esses distúrbios só afetem pequenas porções das florestas na bacia Amazônica (Espírito-Santo *et al.*, 2014), na escala local são considerados distúrbios de grandes dimensões, por terem fortes efeitos nos processos ecossistêmicos (e.g. ciclagem de nutrientes e do carbono) e na composição e estrutura das comunidades (Sanford *et al.*, 1991; Laurance *et al.*, 2000; Toledo *et al.*, 2012; Marra *et al.*, 2018).

Importância da topografia

Características do solo e topografia afetam fertilidade e hidrologia de um sistema. Na escala local, a topografia é um fator determinante no estabelecimento de áreas com características hidro-edáficas específicas, influenciando assim na diversidade, composição e distribuição das espécies florestais (Gentry, 1988; Hodnett *et al.*, 1997; Schiatti *et al.*, 2014; Cosme *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2018). Na Amazônia central, onde as características do solo e topografia estão fortemente correlacionadas, vários autores determinaram diferenças marcadas entre zonas de platô (solos de textura principalmente argilosa e verticalmente distante do lençol freático) e baixio (solos de textura arenosa com lençol freático superficial). A biomassa de árvores, por exemplo, é maior nos platôs enquanto que biomassa de palmeiras maior nos baixios; a taxa de incorporação de carbono maior nas áreas altas (platôs), enquanto taxas de mortalidade arbórea maiores em áreas baixas (Castilho *et al.*, 2006, 2010; Toledo *et al.*, 2011, 2017).

Importância das características funcionais

Dado que as estratégias/atributos funcionais conferem aos indivíduos arbóreos uma maior ou menor tolerância frente a diferentes cenários ou eventos de mudança climática, nas últimas décadas há um crescente interesse na relação dessas características nas plantas com os padrões de distribuição das espécies e o funcionamento dos ecossistemas, com o objetivo de prever as potenciais consequências da mudança do clima no futuro da biodiversidade (Adler *et al.*, 2013; Katabuchi *et al.*, 2017), sendo que alguns estudos têm demonstrado uma boa correlação entre as características funcionais das espécies arbóreas e as suas taxas demográficas (e.g. Poorter *et al.*, 2008; Visser *et al.*, 2016). Assim, para prever mudanças futuras na composição, distribuição e abundância de espécies arbóreas nas florestas devido às alterações climáticas de origem antrópico, torna-se necessário o entendimento de como as respostas a nível das espécies variam de acordo com os seus diferentes atributos funcionais.

Porque o nível das populações?

Estudos feitos na escala do ecossistema permitem visualizar a resposta geral do sistema sob a influência da mudança do clima; no entanto, isso não necessariamente reflete o efeito nas diferentes espécies estabelecidas nele, fornecendo assim, uma visão limitada da causalidade, tolerância e mudanças futuras (e.g. Gibson-Reinemer e Rahel, 2015). Nesse sentido, novos estudos para entender a influência das mudanças do clima sob as florestas deveriam explorar os mecanismos que ocasionam diretamente as variações nas abundâncias das populações (Katabuchi *et al.*, 2017), já que diferentes espécies (ou gêneros, e.g. Laurance *et al.*, 2004) podem apresentar diferentes tolerâncias e potenciais níveis de adaptação aos diferentes cenários e drivers da mudança do clima (Goldstein e Santiago, 2016).

Dinâmica florestal na escala das populações

Na ecologia de populações, os estudos de dinâmica florestal são acompanhamentos de longa duração que permitem calcular as taxas demográficas (mortalidade e recrutamento) assim como o crescimento de todos os indivíduos que conformam as espécies, procurando o entendimento das flutuações que ocorrem nessas populações biológicas ao longo do tempo (Condit *et al.*, 1996; May, 1999). Contudo, atualmente ainda são poucos os estudos de longa duração sobre dinâmica populacional

de espécies arbóreas, provavelmente devido ao ciclo de vida longo próprio destes organismos (Crawley, 1987).

Baseado numa importante base de dados coletados em múltiplos censos ao longo das últimas duas décadas (período 2001-2016), realizados em 72 parcelas de 1-ha pertencentes a uma floresta úmida da Amazônia central, este é o primeiro estudo que investiga os efeitos das anomalias climáticas na dinâmica das árvores de 30 das espécies mais abundantes da região, levando em conta explicitamente a hidrologia local e as características das plantas, o que nos permitiu avaliar não apenas as tendências gerais da comunidade, mas também os efeitos das associações destas espécies com o ambiente onde elas se estabelecem (nicho hidro-edáfico) e a importância das características funcionais nas respostas dessas diferentes espécies, constituindo uma ferramenta importante para futuro planejamento de ações direcionais de manejo e conservação. Assim, no presente estudo visamos responder duas principais questões: *como a mudança do clima está afetando a dinâmica de diferentes espécies arbóreas que conformam uma floresta na Amazônia central ao longo das últimas duas décadas?* e, *a resposta dessas espécies na escala local está sendo afetada ou até modulada pelo nicho hidro-edáfico e/ou pelas suas características funcionais?*

CAPÍTULO I

Tree dynamics in response to climate change: importance of topography and functional traits in central Amazonia

ESTEBANL., E. J.; COSTA C., F.R.

Manuscrito em preparação para *New Phytologist*

**Tree dynamics in response to climate change:
importance of topography and functional traits in central Amazonia**

Erick J L Esteban^{1*}, Flávia R C Costa²

¹*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;* ²*Coordenação de Pesquisa em Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. Ephigênio Sales 2239, 69060-20 Manaus, AM, Brazil.*

*Author for correspondence, e-mail: elavadoesteban@gmail.com

Resumo

As mudanças climáticas, caracterizadas por aumento da temperatura e maior frequência de eventos de secas extremas, inundações e tempestades, são evidentes nas últimas décadas e causam impacto nas florestas tropicais. As respostas a estes fatores climáticos são avaliadas principalmente na escala da comunidade, independente das diversas estratégias funcionais das espécies que a constituem. Além disso, a topografia modifica as condições hidrológicas locais experimentadas pelas árvores, o que pode modular os efeitos do clima. Este é o primeiro estudo que investiga os efeitos das anomalias climáticas nas taxas de crescimento, mortalidade e recrutamento das árvores de 30 das espécies mais abundantes da Amazônia central, levando em conta explicitamente a hidrologia local e características funcionais: no nível da folha (área foliar, área foliar específica, e conteúdo de matéria seca na folha), no nível do xilema (densidade da madeira, proporção de xilema e conteúdo de matéria seca na madeira), e a relação entre a área de folha e a área de xilema. Nós encontramos que 1) a maior frequência de anomalias no déficit hídrico, e excesso de água e temperatura estão levando a um menor crescimento em diâmetro e a taxas mais altas de mortalidade nas últimas duas décadas, 2) o excesso de água parece ser tão importante quanto o déficit hídrico para a dinâmica arbórea, e 3) a topografia e as características funcionais das árvores influenciam e até modulam as respostas demográficas ao clima, sendo a topografia um fator decisivo sob condições extremas. Nossos resultados sugerem que, além de perverso, o efeito da mudança climática na Amazônia central será mais severo para as espécies estabelecidas em áreas mais altas (i.e., lençol freático mais profundo) e com estratégias mais aquisitivas.

Em cenários climáticos extremos, uma forte mudança na composição taxonômica e funcional parece muito provável.

Palavras-chave: *Amazônia central, características funcionais, dinâmica arbórea, floresta tropical, mudança climática, nicho hidro-edáfico, topografia.*

Introdução

A mudança climática, manifestada a través de tendências e eventos extremos tais como o incremento na temperatura do ar, secas, inundações e tempestades, está se tornando cada vez mais severa e frequente ao longo do tempo (Malhi *et al.*, 2008), evidenciando grandes impactos sobre as florestas tropicais. Os efeitos sobre essas florestas, a pesar de evidentes na escala regional, seguem sendo incertas na escala global (Wright 2005). Diferentes fatores da mudança do clima podem atuar sinergicamente e seus efeitos podem se prolongar por muito tempo após a ocorrência de eventos extremos (Phillips *et al.*, 2010; Aleixo *et al.*, 2019); contudo, ainda são poucos os estudos avaliando os múltiplos efeitos do clima e as suas possíveis interações (e.g. van der Sande *et al.*, 2016).

Na Amazônia, as mudanças no clima parecem estar levando a uma alteração do crescimento das árvores, assim com a um incremento nas taxas de mortalidade (Clark, 2003; McDowell *et al.*, 2008, 2018), i.e., maior dinamismo (Phillips *et al.*, 2004), maior produtividade (Clark *et al.*, 2003; Lewis *et al.*, 2004), porém com uma tendência a menor absorção de carbono nas últimas décadas (Brienen *et al.*, 2015). Portanto, como resultado dos múltiplos efeitos do clima, o funcionamento dessas florestas pode estar sendo fortemente alterado tanto em termos de estrutura e dinâmica, como na distribuição, abundância e até na composição das diferentes espécies presentes nesses ecossistemas (e.g. Butt *et al.*, 2014 e Esquivel-Muelbert *et al.*, 2018 na Amazônia, Condit *et al.*, 1996 na América Central e Fauset *et al.*, 2012 na África). Mudanças na estrutura, dinâmica e composição podem ter um grande impacto na escala global, como por exemplo no ciclo do carbono, e conseqüentemente no aquecimento do planeta. Contudo, nesses estudos, as respostas das florestas aos diferentes fatores climáticos são analisadas principalmente na escala da comunidade, não sendo levada em consideração a diversidade de estratégias funcionais que conformam essas comunidades. Ademais, estudos que acompanhem as taxas vitais (dinâmica) de espécies arbóreas ao longo de vários intervalos de tempo são

escassos, principalmente devido ao longo ciclo de vida que caracteriza esses organismos (Crawley, 1987), e dentro do nosso conhecimento ainda não existe nenhum trabalho desse tipo para florestas da Amazônia. O estudo de como as diferentes espécies estão respondendo aos múltiplos fatores resultados da mudança do clima é de grande importância (e torna-se necessário) para o melhor entendimento do real efeito de cada um desses fatores climáticos sobre as florestas e da resiliência destas espécies diante de um futuro de condições climáticas cada vez mais extremas.

Na escala local, a topografia é capaz de estabelecer um gradiente com condições que determinem ambientes contrastantes nas suas características hídricas e edáficas. As condições hidro-edáficas podem atuar como filtros da distribuição espacial e das características funcionais das espécies arbóreas (e.g.: Schiatti *et al.*, 2014; Cosme *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2018). Além disso, essa filtragem ambiental poderia, ao mesmo tempo, influenciar a resposta das espécies a diferentes condições de estresse. Assim sendo, fica evidente que a topografia local pode ter um potencial efeito modulador do impacto que o clima exerce sobre a dinâmica arbórea: enquanto em espécies com distribuição restrita a ambientes mais secos (platôs), geralmente com características relacionadas a maior segurança hidráulica (Hacke *et al.*, 2001; Baltzer *et al.*, 2009), é esperado uma menor vulnerabilidade a condições severas de seca (Lens *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2016); espécies de ambientes mais úmidos (baixios), com estruturas de maior eficiência hidráulica (Cosme *et al.* 2017), seriam mais vulneráveis fisiologicamente a essas condições (Oliveira *et al.*, 2018). Contudo, a influência das condições hidro-edáficas locais e das estratégias/características funcionais intrínsecas as espécies, nas respostas demográficas destas espécies às mudanças do clima ainda têm sido pouco avaliadas (e.g. Itoh *et al.*, 2012; Zuleta *et al.*, 2017; Poorter *et al.*, 2008, 2018).

Utilizando dados coletados em múltiplos censos ao longo das últimas duas décadas (período 2001-2016) em 72 parcelas de 1-ha em uma floresta úmida da Amazônia central, investigamos os efeitos das anomalias climáticas na dinâmica das árvores de 30 das espécies mais abundantes da região. Este estudo considera explicitamente a hidrologia local e as características das plantas, o que nos permitiu avaliar: as tendências gerais da comunidade, os efeitos das associações destas espécies com o ambiente onde estas se estabelecem (nicho hidro-edáfico) e a importância das características funcionais nas respostas dessas diferentes espécies. Neste contexto, o presente estudo visa responder duas principais questões: *como a mudança do clima está afetando a dinâmica de*

diferentes espécies arbóreas em uma floresta na Amazônia central ao longo das últimas duas décadas? e, a resposta dessas espécies na escala local está sendo afetada ou modulada pelo nicho hidro-edáfico e/ou pelas suas características funcionais?

Materiais e métodos

Área de estudo e seleção de espécies

O estudo foi conduzido na Reserva Florestal Ducke (RFD), localizada 26 km ao noroeste de Manaus (02° 55' S, 59° 58' W) (Figura S1). A vegetação da região é de floresta tropical úmida de terra-firme. A temperatura média anual é de 26° C, precipitação anual varia de 1900 até 3300 mm com uma média de 2200 mm, sendo a estação chuvosa (meses com precipitação média > 100 mm) geralmente entre novembro e junho (Satyamurty *et al.*, 2010). O sistema de drenagem na RFD está formado por cursos de água de primeira até terceira ordem, com larguras que vão desde menos de 1 m até aproximadamente 10 m (Schietti *et al.*, 2014). O relevo é bastante dissecado, devido ao sistema hidrográfico, formando um gradiente hidro-edáfico. Embora todos os solos sejam muito pobres, nas partes altas e verticalmente distantes do lençol freático (platôs) o teor de argila e bases trocáveis é mais elevado e decrescem conforme a elevação vai diminuindo. Nas partes baixas e com lençol freático superficial (baixios) o solo é composto em média por 90-95% de areia (Chauvel *et al.*, 1987).

Delineamento amostral

As características funcionais e as taxas demográficas foram calculadas a partir da base de dados coletados em 72 parcelas permanentes de 1 ha cada. As parcelas distam pelo menos 1 km entre si. Cada parcela segue a curva de nível do terreno, o que mantém as propriedades hidrológicas e do solo menos variáveis dentro da parcela do que entre parcelas.

Nós selecionamos 30 das espécies arbóreas mais abundantes na RFD, distribuídas em 23 gêneros e 14 famílias (Tabela 1), procurando abranger uma boa variação nos valores das suas características, e assim analisar espécies com diferenças nas suas estratégias funcionais. Além disso, a seleção das mais abundantes permitiu um número mínimo de indivíduos de cada espécie dentro de cada intervalo ($n > 20$), importante para

estimativas confiáveis das taxas, além de maior quantidade de dados de características funcionais coletados em campo.

Taxas vitais

As taxas vitais para cada população foram calculadas com base em todos os indivíduos com diâmetro a altura do peito (dap) \geq 1cm registrados em cada censo. O número de parcelas em cada intervalo varia de 36 a 15, e o tempo dos intervalos de 2 a 8 anos. (Tabela 2). A taxa de crescimento diamétrico em cada indivíduo (GR, mm. ano⁻¹) foi calculada como $(DBHf - DBHi).t^{-1}$, onde DBHi e DBHf é o dap dos indivíduos no início e no final do intervalo, respectivamente, e t o tempo em anos dentro do intervalo. GR para cada população foi calculada como a média dos GR de todos os indivíduos da espécie presentes em cada intervalo. As taxas de mortalidade anualizada (MR, %. ano⁻¹) foram calculadas como $((\log [Ni] - \log [Ns]).t^{-1})$, onde Ni e Ns são o número de indivíduos ao início e ao final do intervalo, sem considerar os recrutados. As taxas de recrutamento anualizado (RR, %. ano⁻¹) foram calculadas como $((\log [Nf] - \log [Ns])/t)$, onde Nf é o número de indivíduos da espécie ao final do intervalo, considerando os recrutados. Para diminuir o viés associado à variação no tempo dentro de cada intervalo, utilizamos a correção geral proposta por Lewis *et al.* (2004). Os valores das taxas para cada intervalo, assim como o número de indivíduos de cada espécie utilizado para o cálculo dessas estimativas, são indicadas na tabela S1.

Anomalias do clima

Para avaliar como a mudança do clima está afetando as taxas vitais das 30 espécies selecionadas nesse estudo ao longo de seis intervalos de tempo, nós calculamos para cada intervalo a frequência de meses com anomalias na temperatura média mensal, anomalias de déficit hídrico acumulado e de excesso hídrico acumulado. Para cada variável climática, nós consideramos como anomalias os meses que apresentaram valores maiores a 1.5 desvio padrão do valor médio da variável calculado em base ao período completo (2000-2016). A frequência de anomalias foi calculada como o número de meses com anomalias dividido pelo número total de meses do intervalo (Tabela 2). Assim, cada intervalo foi caracterizado com três valores de anomalias no clima: a frequência de meses com anomalias na temperatura média mensal (FAT), frequência de meses com anomalias de déficit hídrico (FWD), e frequência de meses com anomalias de excesso hídrico (FWE). Os valores dessas anomalias ao longo dos intervalos são ilustrados na figura S2.

Valor do nicho hidro-edáfico

Para representar a associação de cada população arbórea com o gradiente hidro-edáfico imposto pelas condições locais, nós utilizamos uma variável que mede a distância vertical do terreno ao lençol freático, o HAND (*Height above nearest drainage*). O valor do HAND de uma espécie pode ser usado como proxy do nicho hidro-edáfico que os indivíduos dessa espécie ocupam na floresta. Assim, com os valores de HAND previamente calculados para cada parcela da RFD (Schiatti *et al.*, 2014), para representar o valor do nicho hidro-edáfico de cada espécie, foi calculado um valor médio ponderado baseado na distribuição espacial de todos os indivíduos da espécie ao longo das parcelas (e.g. Chen *et al.*, 2009; Oliveira *et al.*, 2018). A distribuição dos indivíduos de cada espécie ao longo das 72 parcelas (baseado no censo 1) é observada na figura S3.

Características funcionais

Nós avaliamos o efeito de sete características funcionais nas taxas de crescimento, mortalidade e recrutamento: área foliar (LA), área foliar específica (SLA) e conteúdo de massa seca na folha (LDMC) como características da folha; densidade da madeira (WD), conteúdo de massa seca na madeira (WDMC) e proporção de xilema (XylProp) como características da madeira; e a razão de área foliar por área de xilema (Al:As), uma característica que relaciona quanto de área em folha é produzida por unidade de área de xilema. A coleta e medição das características foi seguindo o *Protocol for screening functional traits of the tree community using understory material* (Costa *et al.* 2015) disponível em https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/protocol_functional_traits.pdf. Para informação sobre o cálculo dessas características, revisar Poorter *et al.* (2018). O valor de uma característica para cada espécie foi obtido como a média de todos os valores coletados nos indivíduos da espécie, respeitando, quando possível, um mínimo de cinco valores (indivíduos) para obter valores médios representativos (cf. Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Os valores médios de cada característica obtidos para as 30 espécies, assim como o número de indivíduos utilizados no cálculo, são apresentados na tabela S2.

Análises

Para avaliar a associação entre as características funcionais, nós realizamos uma análise de componentes principais (PCA), baseado nos valores médios das espécies das sete características funcionais. Para determinar o nível de correlação entre as diferentes variáveis preditoras, analisamos as relações par a par utilizando matrizes de correlação de

Pearson. No sexto intervalo (2014-2016) o recrutamento foi zero nas 30 espécies, portanto este último intervalo não foi considerado nos modelos desta taxa vital.

Para analisar quanto da dinâmica destas 30 espécies pode ser explicada pelas anomalias do clima, nicho hidro-edáfico e características funcionais, nós ajustamos três séries independentes de modelos lineares mistos (LMM). As taxas de crescimento diamétrico, mortalidade e recrutamento foram as variáveis resposta e as anomalias do clima junto com o nicho hidro-edáfico das espécies e as características funcionais como variáveis preditoras. Antes das análises todas as variáveis preditoras foram padronizadas subtraindo em cada valor a média do conjunto de valores da variável e dividindo pelo seu desvio padrão. A identidade das espécies foi incluída nos modelos como variável randômica. Para corrigir a não normalidade dos valores das taxas de mortalidade e recrutamento (Fig. S4), nós primeiro extraímos os resíduos de modelos nulos ajustados com família ZAGA (zero-adjusted Gamma), que é a distribuição que melhor se alinhou com os valores originais dessas taxas. A seleção dos modelos foi baseada no critério de informação de Akaike (AIC). Todas as análises foram realizadas no ambiente estatístico R (R Core Team, 2018).

Resultados

Análise de componentes principais

Como resultado da PCA, os dois primeiros eixos capturaram 53% da variação total das características funcionais das 30 espécies arbóreas consideradas nesse estudo. O primeiro eixo (31% da variação) esteve associado a características relacionadas ao investimento em rigidez nos tecidos: conteúdo de matéria seca na folha e na madeira (LDMC, WDMC) e densidade da madeira (WD). O segundo eixo (22% da variação) apresentou relação com características de investimento em tecido xilemático (proporção de xilema, XylProp) e da razão de área foliar com a área de xilema (Al:As). Assim, é possível posicionar essas 30 populações arbóreas ao longo de dois principais espectros em relação às suas características funcionais: o espectro de investimento em rigidez nos tecidos, e o espectro de preferência de investimento em folha ou xilema (Fig. 1).

Taxas vitais

Nossos resultados evidenciam uma diminuição no crescimento diamétrico e um aumento na mortalidade e recrutamento ao longo dos intervalos (Fig. 2).

Taxa de crescimento

O melhor modelo para o crescimento diamétrico explicou 75% de sua variação ao longo dos seis intervalos (Tabela 4), e teve como preditor climático a interação entre as anomalias de déficit (FWD) e excesso hídrico (FWE). Na ausência ou com pouca frequência de meses com anomalias de excesso hídrico (FWE: 0 - 0.063), o crescimento reduziu conforme a maior frequência de meses com anomalias de déficit hídrico. Nos intervalos que apresentaram maiores valores de excesso hídrico (FWE: 0.063 – 0.126), maiores frequências de déficit hídrico não geraram menores crescimentos (Fig. 3a). O quarto melhor modelo para o crescimento ($\Delta AIC = 2.9$) inclui os efeitos separados do déficit e do excesso hídrico, sendo que nos intervalos com maior frequência de meses com anomalias de déficit hídrico (FWD) ou maior frequência de meses com anomalias de excesso hídrico (FWE) houve também uma redução no crescimento (Fig. 3b e 3c). A frequência de anomalias de temperatura mensal (FAT), incluída no sexto melhor modelo ($\Delta AIC = 4.2$) também teve um efeito negativo sobre o crescimento (Fig. 3d). Entretanto, enquanto a interação entre FWD e FWE ($\beta = 0.42$), incluída no melhor modelo, explica 20% da variação do crescimento, e o efeito integrado de FWD ($\beta = -0.19$) com FWE ($\beta = -0.10$) explica 19%, a FAT ($\beta = -0.2$) consegue explicar 12%, em comparação com modelos sem estas variáveis.

O melhor modelo para explicar o crescimento também incluiu o nicho hidro-edáfico das espécies, sendo que, populações estabelecidas em áreas mais úmidas (valores menores de nicho hidro-edáfico) apresentaram maiores taxas de crescimento diamétrico ao longo do tempo (Fig. 3e). Este nicho hidro-edáfico foi um importante preditor do crescimento ($\beta = -0.18$), com efeitos iguais ou maiores que os preditores climáticos, contribuindo em 14% na explicação da variação dessa taxa nos modelos (Tabela 4).

O conteúdo de matéria seca na folha (LDMC) foi a única característica funcional incluída nos modelos para explicar o crescimento, aparecendo no 2º melhor modelo ($\Delta AIC = 1.8$). Assim, o crescimento diamétrico foi maior nas espécies com menor LDMC (Fig. 2f). Se o LDMC ($\beta = -0.16$) fosse excluído, o modelo perderia ~11% da sua capacidade preditiva (Tabela 4).

Taxa de mortalidade

O melhor modelo para a mortalidade conseguiu explicar 62% da variação dessa taxa nas 30 espécies ao longo dos seis intervalos, sendo FWD ($\beta = 0.54$) e FWE ($\beta = 0.46$)

as variáveis climáticas com maior efeito sobre essa taxa vital, explicando ~45% da variação (Tabela 5). Houve um incremento da mortalidade das espécies nos intervalos que apresentaram maior frequência de meses com anomalias de déficit ou de excesso hídrico (Fig. 4b e 4c). A frequência de anomalias de temperatura (FAT), presente no quarto melhor modelo ($\Delta AIC = 18.7$), também esteve positivamente associada ao aumento na mortalidade das 30 espécies ($\beta = 0.56$), explicando 38% da variação nas taxas (Fig. 4d) quando comparada ao modelo que não inclui esta variável.

O melhor modelo também incluiu o nicho hidro-edáfico das populações, em interação com as anomalias de déficit hídrico (FWD). Na ausência ou com pouca frequência de meses com anomalias de déficit hídrico (FWD: 0.057 - 0.163), a mortalidade foi maior nas populações estabelecidas em áreas mais úmidas (baixio), enquanto que em valores altos dessas anomalias de déficit (FWD: 0.163 - 0.217), a mortalidade foi muito maior nas populações de ambientes mais secos, i.e., nos platôs (Tabela 5, Fig. 4a). Assim, a contribuição do nicho hidro-edáfico das espécies ($\beta = -0.17$), para explicar a mortalidade ao longo dos seis intervalos foi de 7%, quando comparado a modelos sem esta variável.

A densidade da madeira (WD), incluída também no melhor modelo para explicar a variação na mortalidade, apresentou um efeito forte sobre esta taxa vital ($\beta = -0.36$). Espécies com maiores valores de WD tiveram menor mortalidade ao longo do tempo (Fig. 4f). Excluindo o efeito dessa característica funcional, o melhor modelo ($R^2 = 59\%$) perderia 6% de capacidade preditiva sobre a mortalidade (Tabela 5).

Taxa de recrutamento

O melhor modelo para o recrutamento explicou 38% da variação nessa taxa vital ao longo de cinco censos, e apresentou como variáveis preditoras climáticas a FWD ($\beta = -0.23$) e a FWE ($\beta = 0.45$), explicando 30% dessa variação. Maior frequência de meses com anomalias de déficit hídrico (FWD) levou a uma diminuição nas taxas de recrutamento (Fig. 5a), enquanto que maior frequência de meses com anomalias de excesso hídrico (FWE) esteve relacionado com um aumento dessas taxas. Uma maior frequência de anomalias na temperatura mensal, FAT ($\beta = 0.29$), selecionada no sexto modelo ($\Delta AIC = 17.8$) também esteve associada a um aumento no recrutamento, explicando 16% da variação nessa taxa, em comparação com o modelo sem esta variável (Tabela 6).

Dado que a mortalidade de indivíduos pode gerar condições favoráveis (e.g. espaço, luz, menor competição) para o estabelecimento de novos indivíduos, nós consideramos que a taxa de mortalidade deveria ser incluída como preditora da variação nas taxas de recrutamento. Na maioria dos modelos, incluindo o melhor deles, a taxa de mortalidade esteve presente (no melhor modelo: $\beta = 0.27$), contribuindo com 5% na explicação da variação do recrutamento ao longo dos intervalos (Tabela 6). Assim, em média, maiores taxas de mortalidade geraram maiores taxas de recrutamento (Fig. 5d).

Em relação ao nicho hidro-edáfico das espécies, nenhum dos modelos com menor AIC incluiu esta variável como preditora da variação da taxa de recrutamento ao longo dos intervalos (Tabela 6).

A razão do investimento em área foliar em relação ao xilema (Al:As) foi incluída no melhor modelo para explicar o recrutamento, tendo um efeito negativo ($\beta = -0.17$) próximo ao da FWD ($\beta = -0.23$). O recrutamento foi maior nas espécies com menor investimento em área foliar em relação à área de xilema, i.e., menores valores de Al:As (Fig. 5c). O melhor modelo para explicar o recrutamento ($R^2 = 38\%$), excluindo o efeito da Al:As, perderia 3% de sua capacidade preditiva (Tabela 6).

Discussão

Este é o primeiro estudo dos efeitos das mudanças do clima na dinâmica de florestas amazônicas no nível das populações arbóreas, o que nos permitiu avaliar as tendências gerais da comunidade, os efeitos das associações destas com o ambiente local e a importância das características funcionais das diferentes espécies. Nós mostramos que: 1) anomalias climáticas estão afetando as taxas vitais das 30 espécies mais abundantes da região; 2) déficit e excesso hídrico afetam todas as taxas demográficas, enquanto temperatura afeta principalmente o crescimento; 3) eventos de excesso hídrico determinam fortemente a dinâmica arbórea, além de modular o efeito do déficit hídrico no crescimento; 4) nicho hidro-edáfico afeta diretamente as taxas vitais, além de modular o efeito do déficit hídrico na mortalidade; 5) características funcionais afetam a resposta das espécies ao clima, apresentando potencial efeito modulador da dinâmica arbórea.

Na ocorrência de anomalias tanto de déficit quanto de excesso hídrico, o crescimento diamétrico não apresentou a diminuição observada em intervalos onde a frequência de excesso hídrico foi mínima, indicando um efeito modulador do excesso hídrico no impacto negativo do déficit hídrico sobre o crescimento das árvores (Fig. 3a).

Este resultado, junto com a intensificação do ciclo hidrológico observada ao longo da bacia Amazônica nas últimas duas décadas (Gloor *et al.*, 2013, 2015, sendo essa intensificação mais acentuada durante a estação chuvosa), sugerem fortemente que: em regiões como a Amazônia central, onde existe uma tendência de aumento da precipitação (em Manaus ca. +5.6 mm.ano⁻¹, na RFD ca. +8.2 mm.ano⁻¹, Costa *et al.*, dados não publicados), as florestas poderiam ser menos vulneráveis ao impacto de eventos de secas fortes, quando comparado a regiões sem o potencial efeito modulador do excesso hídrico. Baseado nos meus resultados, ao longo dessa discussão visou salientar os efeitos (positivos e negativos) que as anomalias de excesso hídrico, com forte tendência a aumentar nos próximos anos, estão tendo na dinâmica arbórea.

Baixa disponibilidade de água no solo frequentemente está relacionada à ocorrência de temperaturas extremas (Stéfanon *et al.* 2014), o que explica a forte correlação entre a frequência de anomalias de déficit hídrico e de temperatura média mensal no período avaliado nesse estudo (Fig. S5). Os eventos de seca extrema, onde déficit hídrico e temperatura podem ser muito elevadas, são atribuídos por diversos estudos como as causas de menores taxas de crescimento e elevadas taxas de mortalidade em diferentes florestas tropicais (e.g. McDowell *et al.*, 2008). Nós observamos uma redução de 42% no crescimento em diâmetro e um aumento de 130% na mortalidade no último intervalo, i.e. no período 2014-2016 (Fig. 2), caracterizado pela ocorrência do mega-El Niño 2015-2016, o que está de acordo com indicações anteriores dos efeitos fortes que essas condições climáticas exercem sobre as taxas vitais das árvores. Dado que o modelo que incluiu o efeito da temperatura, sem os efeitos do déficit ou excesso hídrico, teve uma diferença pequena de AIC ($\Delta AIC = 4.2$) quando comparado ao melhor modelo, a parcimônia de modelos que incluem diferentes preditores climáticos nos faz pensar em *quais processos são mais determinantes para o crescimento diamétrico dos indivíduos – as respostas no nível do contínuo solo-planta-atmosfera (sensíveis à seca no solo e VPD) ou a resposta específica ao nível das folhas (sensível à temperatura e VPD)?*

Acumulação de déficit hídrico significa solos cada vez mais secos, o que gera estresse na planta pela pouca disponibilidade de água para as raízes, além do aumento no VPD. Por outro lado, o aumento da temperatura pode ter efeitos independentes do aumento do VPD, tanto na desnaturação de enzimas ativadoras da Rubisco, afetando o desempenho desta, como estabilidade das membranas celulares, afetando o transporte de elétrons (Taiz & Zeiger 2013). Altas temperaturas e maior VPD podem gerar um balanço

negativo na absorção de carbono (menor absorção por fechamento estomático e maiores taxas de respiração) inclusive em condições de alta disponibilidade de água no solo (Zhao *et al.*, 2013). Dado que um enraizamento profundo possibilita as plantas de acessar água armazenada nas camadas mais baixas do solo, o que é especialmente importante tanto em períodos de pouca disponibilidade de água e alta demanda evaporativa (Meinzer *et al.* 2008) como em ambientes de lençol freático profundo, o efeito desses estresses pode ser muito diferente em função da profundidade das raízes dos indivíduos e da distância ao lençol freático do ambiente onde estão estabelecidos.

A profundidade de raízes das árvores amazônicas é pouco conhecida, mas os poucos dados disponíveis indicam que não atingem tamanho maior que 18 m (Nepstad *et al.*, 1994; Canadell *et al.*, 1996; Davidson *et al.*, 2011). A maior parte da biomassa das raízes finas, componentes funcionais extremamente importantes nas plantas, não só pela aquisição dos recursos essenciais mas também pelo fornecimento do caminho para a transferência de carbono e energia das plantas para os solos está restrita às camadas mais superficiais (~57% nos primeiros 30 cm do solo para as florestas tropicais, Jackson *et al.*, 1997). Na região estudada, as árvores associadas às porções topográficas baixas têm suas raízes diretamente no lençol freático ao longo de todo o ano (material suplementar), enquanto nas porções topográficas altas o lençol freático está, em média, a 30 m de distância da superfície e as plantas não devem ter acesso a ele. As espécies localizadas em ambientes com lençol freático mais profundo (platô) apresentaram uma redução do crescimento em diâmetro 136% maior do que a redução observada nas espécies de baixio, no período que incluiu o El Niño 2015-16 em relação aos períodos anteriores com menores anomalias de temperatura e déficit hídrico (Fig. S6). Esta interação entre ambiente topográfico e as anomalias climáticas, embora não incluída nos melhores modelos para explicar o crescimento ($\Delta AIC = 5.5$), sugere fortemente que o mecanismo déficit hídrico é que efetivamente controla o crescimento e não a temperatura. Não haveria razão para esperar repostas diferentes de crescimento entre áreas hidrologicamente diferentes se temperatura fosse o determinante principal.

Outro fator que poderia modificar a resposta das plantas a elevados níveis de estresse está relacionado à estratégia ecológica e funcional das espécies. Frente a mudanças nas condições hídricas, a capacidade dos tecidos de liberar água, chamada de capacitância hidráulica, é geralmente associada à anatomia dos tecidos de armazenamento (Jupa *et al.*, 2016). O fornecimento sustentado de água para as folhas permite que os

estômatos possam permanecer abertos por um longo período, garantindo um fluxo contínuo de transpiração e maximizando as trocas gasosas (Meinzer *et al.* 2008). Espécies de árvores tropicais com maior capacidade de armazenamento de água evidenciaram ser capazes de manter taxas máximas de transpiração por períodos substancialmente mais longos (Goldstein *et al.*, 1998). Nós observamos que, espécies com maior conteúdo de matéria seca na folha (LDMC) apresentaram uma redução do crescimento 17% maior do que a redução observada nas espécies com menores valores dessa característica no período que incluiu o El Niño 2015-16, em relação à média dos períodos anteriores (Fig. S7a). De acordo com os resultados da PCA, espécies com maior LDMC tendem a ter maior conteúdo de matéria seca na madeira (WDMC) e maior densidade da madeira (WD) (Fig. 1). Espécies com menor WD tendem a ter maior capacitância (McCulloh *et al.* 2014, Richards *et al.* 2013), o que explicaria o menor efeito observado das condições climáticas extremas sobre o crescimento das espécies com essas características. Em análises adicionais, espécies com maior WD e WDMC, características estreitamente ligadas ao conteúdo de parênquima no xilema, evidenciaram uma perda do crescimento no intervalo de seca extrema, 75% e 113% maior do que o observado nas espécies com menores valores, respectivamente (Fig. S7b e S7c). Em relação a altas temperaturas, espécies tropicais decíduas, de crescimento rápido, e com baixo LMA (i.e., maior área foliar específica, SLA) evidenciaram ter menor termotolerância, que implicaria maior vulnerabilidade ao aquecimento global (Sastry & Barua, 2017; Sastry *et al.*, 2018). Assim, a diferença no crescimento entre períodos com muito e pouco estresse tanto hídrico como térmico, para espécies com diferentes estratégias, indica a existência de uma interação entre características funcionais e clima. Essa interação, embora não incluída nos melhores modelos para explicar o crescimento ao longo dos intervalos, sugere fortemente o potencial efeito modulador de determinadas características na resposta das plantas a condições climáticas extremas.

O alagamento/encharcamento do solo diminui a disponibilidade de oxigênio para as raízes das plantas, gerando condições de hipóxia ou até anoxia, o que pode limitar o crescimento (Parolin *et al.* 2002), sendo o efeito desse estresse especialmente evidente nas florestas alagáveis (Junk 1989; Worbes 1995). Entretanto, se bem o efeito negativo do excesso hídrico no crescimento encontrado nesse estudo poderia advir da hipóxia por conta de elevadas precipitações, esta explicação só seria plausível apenas para espécies de baixio. Numa análise adicional comparando crescimento entre o intervalo que

apresentou maior frequência de anomalias de excesso hídrico (quinto intervalo, Tabela 2) e a média do crescimento observado nos intervalos anteriores (Fig. S8), foi possível observar que, enquanto as espécies de platô sofreram uma diminuição de 46% do crescimento em relação à média, as de baixio só diminuíram em 4%. Essa maior diminuição do crescimento nas espécies de platô sugere que as condições de hipóxia não são o principal mecanismo limitando o crescimento das espécies ao longo do gradiente. Por outro lado, períodos de forte precipitação são associados à ocorrência de ventos fortes, i.e., eventos de tempestades. Esses distúrbios por vento, além de ter um grande impacto na mortalidade (Laurance *et al.*, 2009; Marra *et al.*, 2014), podem ocasionar múltiplos danos mecânicos na estrutura das árvores como desfolhação, quebra de galhos ou partes do tronco (e.g. defoliações por furacões no Caribe, cf. Tanner *et al.*, 1991), o que poderia levar o indivíduo a um investimento preferencial na recuperação dessas estruturas, limitando indiretamente o crescimento em diâmetro.

O efeito do clima sobre a mortalidade foi governado amplamente pelas anomalias de déficit e excesso hídrico. Déficit hídrico foi o preditor mais forte, em especial no intervalo que inclui o El Niño 2015-16, salientando o efeito pervasivo dessa anomalia do clima, já reportado na literatura (Allen *et al.*, 2010; Phillips *et al.*, 2010; Saatchi *et al.*, 2013; Doughty *et al.*, 2015). As anomalias de temperatura, embora não tenham sido incluídas nos melhores modelos, podem estar atuando em sinergia com o déficit hídrico nesses períodos de grande mortalidade, uma vez que as plantas são simultaneamente mais vulneráveis a morte quando as secas ocorrem em condições mais quentes (Swann, 2018). O excesso hídrico teve um efeito quase tão forte quanto o déficit, sendo que no intervalo com maior anomalia de déficit (sexto intervalo), a mortalidade aumentou 130% em relação à média dos outros intervalos, enquanto no intervalo de maior excesso hídrico (quinto intervalo), foi observado um aumento de 88% nessa taxa vital, quando comparado à média dos intervalos anteriores (Fig. S10). Entretanto, este intervalo de grande excesso também apresentou anomalias de déficit hídrico (Fig. S2), pelo que o aumento na mortalidade pode ser reflexo do efeito integrado das duas anomalias.

Fisiologicamente, déficit hídrico pode induzir a morte do indivíduo pelo fechamento estomático e um consequente esgotamento das reservas (fome de carbono) ou pela sementeira de bolhas de ar nos vasos do xilema (cavitação/embolismo) gerando o colapso do sistema hidráulico da planta (McDowell & Allen, 2015; McDowell *et al.*, 2018), no entanto isso pode depender das condições locais (topografia) onde os

indivíduos estão estabelecidos. Nós observamos uma interação entre o nicho hidro-edáfico e as anomalias de déficit hídrico, o que gera a questão: *como o nicho hidro-edáfico das espécies pode modular o efeito do clima na mortalidade?* Na região, as espécies estabelecidas nos baixios apresentam características de maior vulnerabilidade a secas (Cosme *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2018), o que levaria a esperar maior mortalidade dessas espécies em condições de alto déficit hídrico. Por outro lado, esses ambientes baixos podem ser considerados mais estáveis nas suas condições hidrológicas (lençol freático superficial), fator importante frente a condições severas de seca. No geral, i.e., ao longo de todo o período avaliado, as espécies de baixio mostraram maior mortalidade (Fig. 3e), o que pode estar relacionado tanto com as características instáveis do solo desses ambientes (Ferry *et al.*, 2010; Toledo *et al.*, 2011, 2012), como pela maior susceptibilidade fisiológica dessas espécies ao estresse hídrico (Cosme *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2018). No entanto, no intervalo com as maiores anomalias de déficit hídrico (2014-2016), a mortalidade foi muito maior quanto maior a distância vertical ao lençol freático da espécie (Fig. 4a). Assim, enquanto espécies de baixio não apresentaram grande aumento nessa taxa vital, espécies com valores maiores de nicho hidro-edáfico evidenciaram taxas de 2.3 (valor do nicho ~20m) até 6.5 (nicho ~33m) vezes o valor médio da mortalidade ao longo dos outros cinco intervalos (Fig. S9). Ter observado grande incremento da mortalidade nas espécies de platô, mesmo com características de maior resistência hidráulica (Oliveira *et al.*, 2018), sugere fortemente que frente a condições extremas de seca, espécies de ambientes mais secos (platôs) são muito mais vulneráveis que espécies de ambientes mais úmidos, o que difere de outros estudos avaliando essas relações (e.g. Itoh *et al.*, 2012; Zuleta *et al.*, 2017).

Morte por excesso hídrico pode ter causa fisiológica ou mecânica. Fisiologicamente, o estado constante de encharcamento do solo (anoxia) em espécies pouco adaptadas a essas condições de estresse poderia levar à mortalidade. No entanto, este efeito deveria acontecer apenas em plantas nos baixios, e para estas espécies seria esperado adaptações fisiológicas a essas condições (Clark *et al.* 1999; John *et al.* 2007). Uma explicação mais plausível do efeito do excesso hídrico sobre a mortalidade arbórea é associada a ventos fortes e tempestades, sendo que as árvores da região evidenciaram ser muito susceptíveis a esses tipos de distúrbios (Chambers *et al.*, 2009, 2013; Espírito-Santo *et al.*, 2010; Negrón-Juárez *et al.*, 2010). Fontes *et al.* (2018) evidenciaram aumento na mortalidade em períodos de menores temperaturas, provavelmente porque isso está

associado aos eventos de tempestades. Numa análise comparando a mortalidade no intervalo de maior excesso hídrico com a média dos outros intervalos, observou-se que o aumento da mortalidade nas espécies de baixio foi o triplo do aumento observado nas espécies de platô (Fig. S10). Assim, embora nos baixios os indivíduos parecem estar adaptados a condições de encharcamento (sendo o crescimento pouco afetado, Fig. S8), a tendência das espécies a terem menores densidade da madeira nesses ambientes, característica relacionada a maior resistência física do tronco (alta correlação HAND-WD, Fig. S5), junto com a instabilidade física de pobre drenagem, ancoragem, e estrutura dos solos arenosos (Gale & Barfod, 1999; Quesada *et al.*, 2012; Toledo *et al.*, 2012, 2017), e o grande aumento observado na mortalidade nesse ambiente no intervalo de maior excesso hídrico, sugerem fortemente aos distúrbios por vento como mecanismo mais plausível do efeito das anomalias de excesso hídrico sobre as taxas vitais dessas espécies. Um recente trabalho evidenciou que, ao longo das últimas cinco décadas, a mortalidade arbórea na região foi maior durante os meses mais úmidos, inclusive nos anos de seca, provavelmente pela maior ocorrência de tempestades e fortes ventos nesses períodos (Aleixo *et al.*, 2019). Tudo isso permite salientar, mais uma vez, a relevância das anomalias de excesso hídrico na dinâmica arbórea.

Nossos resultados também evidenciaram um forte efeito da densidade da madeira (WD) sobre a mortalidade das espécies ao longo dos intervalos (Fig. 4f). Geralmente, maior WD é relacionada a estruturas de maior segurança hidráulica (Hacke *et al.*, 2001; Jacobsen *et al.* 2005), assim como a maior resistência a danos mecânicos (van Gelder *et al.* 2006; Chao *et al.* 2009), o que levaria aos indivíduos terem menor vulnerabilidade tanto a períodos de déficit (secas) como de excesso hídrico (tempestades), refletindo em menor mortalidade (Muller-Landau, 2004; Chave *et al.*, 2009). Ao longo de diferentes florestas tropicais, a densidade da madeira efetivamente evidenciou ter relação negativa com a mortalidade, tanto no nível da comunidade como da espécie (e.g. Nascimento *et al.* 2005; Chao *et al.* 2008; Poorter *et al.*, 2008; Kraft *et al.* 2010; Visser *et al.*, 2016). Tudo isso sugere que os eventos extremos de seca selecionariam espécies de alta WD, e em locais de baixa disponibilidade de água no solo (Condit *et al.* 1995; Engelbrecht *et al.* 2007). Entretanto, uma análise avaliando a mortalidade em função da WD dentro de cada intervalo (Fig. S11), evidenciou que, embora na maioria dos intervalos uma maior WD esteve relacionada a uma menor mortalidade, no intervalo de maior déficit hídrico (sexto intervalo) essa relação não foi evidente, sugerindo que a relação entre segurança

hidráulica e densidade da madeira pode não ser tão direta como pensada (para uma boa crítica sobre o real benefício de maior WD, veja Anten & Schieving 2010; Larjavaara & Muller-Landau, 2010). Por tanto, frente a condições extremas do clima, o nicho hidro-edáfico parece ser um fator mais determinante do que as características funcionais para a sobrevivência das espécies na escala local.

No recrutamento, o excesso hídrico evidenciou ser a variável climática de maior efeito (Tabela 6). O intervalo com maior frequência de meses com anomalias de excesso hídrico (quinto intervalo, 2007-2014) apresentou recrutamento médio de 2.3% ao ano, enquanto que a média dos outros intervalos foi de 0.2% (Fig. S12). *Como maior excesso hídrico pode estar gerando maior recrutamento?* O recrutamento por espécie é o resultado da sobrevivência e do crescimento dos indivíduos jovens que passam a atingir o limite mínimo de inclusão diamétrica. O efeito do excesso hídrico nessa taxa vital, é, por tanto, um reflexo do efeito dessa variável climática sobre as taxas da população inteira. Assim, uma maior mortalidade de indivíduos adultos favorece o desenvolvimento dos mais jovens, tanto pela menor competição como pela maior disponibilidade de luz no sub-bosque (abertura de clareiras), como evidenciado em nossos resultados, onde maiores taxas de mortalidade resultaram em maiores taxas de recrutamento ao longo dos cinco intervalos (Fig. 5d).

Nós observamos um efeito do excesso hídrico dependente do gradiente hidro-edáfico, onde as espécies de baixo, além de apresentar maior mortalidade (Fig. S10), evidenciaram uma maior estabilidade do crescimento frente a essas condições (Fig. S8). Isso faria esperar um maior efeito (positivo) do excesso hídrico sobre o recrutamento dessas espécies. Assim, apesar do nicho hidro-edáfico não ter sido incluído nos melhores modelos para explicar o recrutamento (Tabela 6), com efeito praticamente nulo ao longo do tempo (Fig. S12), uma análise da influência do nicho hidro-edáfico dentro de cada intervalo permitiu evidenciar, além do efeito positivo do excesso hídrico, um maior efeito sob as espécies de baixo (63% maior ao aumento no platô, Fig. S12).

O déficit hídrico, incluído também no melhor modelo para explicar o recrutamento, evidenciou ter um efeito de aprox. a metade do tamanho do efeito do excesso hídrico ($\beta_{FWE} = 0.45$; $\beta_{FWD} = -0.23$). Isso, além de salientar a importância geral que o excesso hídrico teve nas três taxas vitais, evidencia o efeito pervasivo e negativo da baixa disponibilidade de água na dinâmica arbórea ao longo do tempo, i.e., contribuindo a menores crescimentos, maior mortalidade, e limitando o recrutamento. Em

relação à temperatura, o efeito dela no recrutamento só foi incluída em modelos que distam muito do melhor modelo ($\Delta AIC = 17.8$), padrão similar ao obtido na mortalidade ($\Delta AIC = 18.7$). Embora os efeitos das anomalias de temperatura podem ser potencialmente prejudiciais para o desenvolvimento das plantas (como discutido para o crescimento), nossos resultados mostram que, ao longo das últimas duas décadas, o efeito de maiores temperaturas só foi detectado no crescimento diamétrico ($\Delta AIC = 4.2$, $\beta = -0.2$). Entretanto, nós acreditamos que o aquecimento global nos próximos anos certamente representará um grande desafio para as florestas tropicais. Dado que as espécies não serão capazes de se aclimatar igualmente ao aquecimento futuro (cf. Sastry & Barua, 2017; O'Sullivan *et al.*, 2017), torna-se necessário novos estudos avaliando a diferença na vulnerabilidade das diferentes espécies da região ao incremento na temperatura (e.g. avaliando tolerância térmica), uma vez que já foi evidenciado que os limites superiores da função das folhas estão criticamente perto da temperatura máxima em outras florestas tropicais (e.g. na Índia, Sastry *et al.*, 2018).

Por fim, nossos resultados evidenciaram efeito da razão de área foliar por área de xilema (Al:As) no recrutamento. Espécies com menor área foliar em relação a área de xilema (i.e., maior Al:As) tendem a recrutar mais ao longo do tempo. A razão de área foliar em relação a área de xilema é uma característica que determina a condutância específica foliar da planta, i.e., a condição que permite o fluxo de água através do xilema para reabastecer a perda de água pela transpiração das folhas, mantendo assim o balanço hídrico (Grier & Waring, 1974; Kaufmann & Troendle, 1981; Shelburne *et al.*, 1993). Em relação ao ambiente, condições diferentes na atmosfera (maior VPD) e no solo (potencial hídrico) podem afetar a transpiração e o fluxo de água, levando a respostas nas plantas para poder manter esse balanço hídrico, o que pode depender diretamente do Al:As. De fato, respostas das árvores a condições de estresse têm sido comumente relacionadas a menor Al:As, provavelmente porque isso confere maior condutância específica nas folhas (Mencuccini & Grace, 1996; Martinez-Vilalta *et al.*, 2009; Sellin *et al.*, 2017). Inicialmente, ter encontrado menor recrutamento nas espécies de maior Al:As ao longo do tempo poderia ser considerado evidência do efeito negativo do déficit hídrico sobre indivíduos jovens, tanto pelo maior efeito do VPD na transpiração (maior perda de água por conta da relativa maior área foliar), como pelo menor fluxo de água no xilema para compensar essa perda (menor área de xilema). No entanto, avaliando a relação Al:As-recrutamento em cada intervalo, nós observamos que a influência dessa característica

funcional só foi evidente no quinto intervalo (Fig. S13), caracterizado não só pelas anomalias de déficit hídrico e temperatura, mas também pela alta frequência de excesso hídrico (Fig. S2), sendo mais uma evidência da forte influência que os eventos de excesso hídrico, a través de mecanismos tanto fisiológicos como mecânicos, exercem sobre a dinâmica das árvores.

Conclusão

Nossos resultados evidenciam o efeito pervasivo das anomalias climáticas na dinâmica populacional das 30 espécies mais abundantes da região, salientando os eventos de excesso hídrico. Embora eventos de excesso hídrico sejam pouco considerados nos estudos de mudança do clima, mostraram ser fatores importantes e até moduladores das taxas vitais. Tanto o nicho hidro-edáfico como as características funcionais evidenciam ter forte influência na resposta das espécies ao clima. Entretanto, sob condições extremas, a resiliência da espécie na escala local parece estar determinada principalmente pelas condições do ambiente onde se estabelece. Considerando o cenário futuro de anomalias climáticas cada vez mais intensas e frequentes, uma forte mudança na composição das espécies resulta evidente.

Agradecimentos

Esta contribuição faz parte da dissertação de mestrado do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), que contou com o apoio de uma bolsa da CAPES. Os autores agradecem ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA pela infraestrutura e a todos os membros das equipes envolvidas nos diferentes censos das parcelas, que possibilitaram o desenvolvimento desse trabalho.

Referências

- **Adler PB, Fajardo A, Kleinhesselink AR, Kraft NJB. 2013.** Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters* **16**: 1294-1306.
- **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.
- **Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P 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.
- **Anten NPR, Schieving F. 2010.** The role of wood mass density and mechanical constraints in the economy of tree architecture. *The American naturalist* **175**: 250-260.
- **Baltzer JL, Gregoire DM, Bunyavejchewin S, Noor NSM, Davies SJ. 2009.** Coordination of foliar and wood anatomical traits contributes to tropical tree distributions and productivity along the Malay–Thai Peninsula. *American Journal of Botany* **96**: 2214-2223.
- **Barichivich J, Gloor E, Peylin P, Brienen RJW, Schöngart J, Espinoza JC, Pattnayak KC. 2018.** Recent intensification of Amazon flooding extremes driven by strengthened Walker circulation. *Science Advances* **4**: 9 eaat8785.
- **Blonder B, Moulton DE, Blois J, Enquist BJ, Graae BJ, Macias-Fauria M, McGill B, Nogué S, Ordonez A, Sandel B, Svenning J-C. 2017.** Predictability in community dynamics. *Ecology Letters* **20**: 293–306.
- **Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, Gloor E, Baker TR, Lloyd J, Lopez-Gonzalez G, Monteagudo-Mendoza A, Malhi Y, Lewis SL et al. 2015.** Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* **519**: 344-348.
- **Brooks A, Farquhar GD. 1985.** Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light: estimates from gas exchange measurements on spinach. *Planta* **165**: 397-406.
- **Butt N, Malhi Y, New M, Macía MJ, Lewis SL, Lopez-Gonzalez G, Laurance WF, Laurance S, Luizão R, Andrade A et al. 2014.** Shifting dynamics of climate-functional groups in old-growth Amazonian forests. *Plant Ecology & Diversity* **7**: 267-279.
- **Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, Amorim AM, Bittrich V, Celis M, Daly DC, Fiaschi P, Funk VA, Giacomini LL et al. 2017.** Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **114**: 10695-10700.

- **Castilho CV, Magnusson WE, de Araújo RNO, Luizão RCC, Luizão FJ, Lima AP, Higuchi N. C. 2006.** Variation in aboveground tree live biomass in a Central Amazonian forest: effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* **234**: 85-96.
- **Castilho CV, Magnusson WE, Araújo RNO, Luizão FJ. 2010.** Short-term temporal changes in tree live biomass in a Central Amazonian forest, Brazil. *Biotropica* **42**: 95–103.
- **Chambers JQ, Negrón-Juárez RI, Hurtt GC, Marra DM, Higuchi N. 2009.** Lack of intermediate-scale disturbance data prevents robust extrapolation of plot-level tree mortality rates for old-growth tropical forests. *Ecology Letters* **12**: E22–E25.
- **Chambers JQ, Negrón-Juárez RI, Marra DM, Di Vittorio A, Tews J, Roberts D, Ribeiro GH, Trumbore SE, Higuchi N. 2013.** 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.
- **Chao KJ, Phillips OL, Gloor E, Monteagudo A, Torres-Lezama A, Martinez RV. 2008.** Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* **96**: 281–292.
- **Chao KJ, Phillips OL, Monteagudo A, Torres-Lezama A, Martinez RV. 2009.** How do trees die? Mode of death in northern Amazonia. *Journal of Vegetation Science* **20**:260-268.
- **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.
- **Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009.** Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* **12**: 351-366.
- **Clark DA, Piper SC, Keeling CD, Clark DB. 2003.** Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**: 5852–5857.
- **Clark DB, Palmer MW, Clark DA. 1999.** Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* **80**: 2662–2675.
- **Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Perez R, Lao S, Angher G, Hubbell SP, Foster RB. 2004.** Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Nino dry season. *Journal of Tropical Ecology* **20**: 51–72.
- **Condit R, Hubbell S, Foster R. 1996.** Changes in tree species abundance in a Neotropical forest: impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 231-256.

- **Condit R, Hubbell SP, Foster RB. 1995.** Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* **7**: 405–416.
- **Cosme LHM, Schiatti J, Costa FRC, Oliveira RS. 2017.** The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist* **215**: 113-125.
- **Costa MH, Foley JA. 1999.** Trends in the hydrologic cycle of the Amazon basin. *Journal of Geophysical Research* **104**: 189-198.
- **Cox PM, Betts RA, Collins M, Harris PP, Huntingford C, Jones CD. 2004.** Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. *Theoretical and Applied Climatology* **78**: 137-156.
- **Cox PM, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ. 2000.** Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* **408**: 184-187.
- **Cramer W, Bondeau A, Schaphoff S, Lucht W, Smith B, Sitch S. 2004.** Tropical forests and the global carbon cycle: impacts of atmospheric carbon dioxide, climate change and rate of deforestation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 331–343.
- **Crawley M. 1987.** The population dynamics of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **330**: 125-140.
- **Dias DP, Marengo RA. 2007.** Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* **42**: 305-311.
- **Doughty CE, Metcalfe DB, Girardin CA, Amezquita FF, Cabrera DG, Huasco WH, Silva-Espejo JE, Araujo-Murakami A, da Costa MC, Rocha W et al. 2015.** Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. *Nature* **519**: 78–82.
- **Engelbrecht BMJ, Comita LS, Condit R, Kursar TA, Tyree MT, Turner BL, Hubbell SP. 2007.** Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* **447**: 80–82.
- **Espirito-Santo FD, Gloor M, Keller M, Malhi Y, Saatchi S, Nelson B, Junior RC, Pereira C, Lloyd J, Frohking S et al. 2014.** Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nature Communications* **5**: 3434.
- **Espírito-Santo FDB, Keller M, Braswell B, Nelson BW, Frohking S. 2010.** Storm intensity and old-growth forest disturbances in the Amazon region. *Geophysical Research Letters* **37**: 1–6.

- **Fauset S, Baker TR, Lewis SL, Feldpausch TR, Affum-Baffoe K, Foli EG, Hamer KC, Swaine MD. 2012.** Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. *Ecology Letters* **15**: 1120–1129.
- **Fearnside P. 2009.** Global warming in Amazonia: Impacts and mitigation. *Acta Amazonica*. **39** (4): 1003-1012.
- **Fearnside P. 2013.** Climate change as a threat to Brazil’s Amazon forest. *International Journal of Social Ecology and Sustainable Development*. **4**: 1–12.
- **Feldpausch T, Phillips O, Brienen R, Gloor E, Lloyd J, Lopez-Gonzalez G, Monteagudo-Mendoza A, Malhi Y, Alarcón A, Álvarez-Dávila E et al. 2016.** Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochemical Cycles* **30**: 964– 982.
- **Ferry B, Morneau F, Bontemps JD, Blanc L, Freycon V. 2010.** Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* **98**:106–116.
- **Fontes CG, Chambers JQ, Higuchi N. 2018.** Revealing the causes and temporal distribution of tree mortality in Central Amazonia. *Forest Ecology and Management* **424**: 177-183.
- **Galbraith D, Levy PE, Sitch S, Huntingford C, Cox P, Williams M, Meir P. 2010.** Multiple mechanisms of Amazonian forest biomass losses in three dynamic global vegetation models under climate change. *New Phytologist* **187**: 647– 665.
- **Gale N, Barfod AS. 1999.** Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* **15**: 415–436.
- **Gentry A. 1988.** Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**: 1–34.
- **Gibson-Reinemer D, Rahel F. 2015.** Inconsistent range shifts within species highlight idiosyncratic responses to climate warming. *PLoS ONE* **10**: e0132103–15.
- **Gloor M, Barichivich J, Ziv G, Brienen R, Schöngart J, Peylin P, Ladvocat Cintra BB, 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 J-L, Espinoza JC, Lloyd J, Phillips OL. 2013.** Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophysical Research Letters* **40**: 1729–1733.

- **Goldstein G, Andrade JL, Meinzer FC, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P, Celis A. 1998.** Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* **21**: 397–406.
- **Goldstein G, Santiago L. 2016.** Tropical Tree Physiology – Adaptations and Responses in a Changing Environment. v. 6. Springer.
- **Good P, Gregory JM, Lowe JA, Andrews T. 2013.** Abrupt CO₂ experiments as tools for predicting and understanding CMIP5 representative concentration pathway projections. *Climate Dynamics* **40**: 1041–1053.
- **Grier CC, Waring RH. 1974.** Notes: conifer foliage mass related to sapwood area. *Forest Science* **20**: 205–206.
- **Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA. 2001.** Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**: 457–461.
- **Hartshorn G. 1992.** Possible effects of global warming on the biological diversity in tropical forests. 137-146. In: Peters R, Lovejoy T. (eds). Global warming and biological diversity. Yale University Press, New Haven.
- **Hodnett MG, Vendrame I, Marques Filho ADeO, Oyama MD, Tomasella J. 1997.** Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in central Amazonia: I. Comparisons between plateau, slope and valley floor. *Hydrology and Earth System Sciences* **1**: 265–277.
- **Huntingford C, Zelazowski P, Galbraith D, Mercado LM, Sitch S, Fisher R, Lomas M, Walker AP, Jones CD, Booth BBB et al. 2013.** Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. *Nature Geoscience* **6**: 268-273.
- **IPCC. 2014.** *Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability*. IPCC Working Group II Contribution to AR5. Cambridge, UK and New York, USA: Cambridge University Press.
- **Itoh A, Nanami S, Harata T, Ohkubo T. 2012.** The effect of habitat association and edaphic conditions on tree mortality during El Niño-induced drought in a Bornean dipterocarp forest. *Biotropica* **44**: 606– 617.
- **Iversen CM. 2010.** Digging deeper: Fine-root responses to rising atmospheric CO₂ concentration in forested ecosystems. *New Phytologist* **186**: 346-357.
- **Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED. 1997.** A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**: 7362–7366.
- **Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA III, Davis SD. 2005.** Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* **139**: 546–556.

- **Jiménez-Muñoz JC, Mattar C, Barichivich J, Santamaría-Artigas A, Takahashi K, Malhi Y, Sobrino JA, van der Schrier G. 2016.** Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. *Scientific Reports* **6**: 33130.
- **John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo N, Foster RB. 2007.** Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 864–869.
- **Junk, WJ. 1989.** Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. In: Holm-Nielsen LB, Nielsen IC, Balslev H (eds.), *Tropical Forests: botanical dynamics, speciation and diversity*: 47–64. Academic Press, London.
- **Jupa R, Plavcová L, Gloser V, Jansen S. 2016.** Linking xylem water storage with anatomical parameters in five temperate tree species. *Tree Physiology*. **36**: 756-769.
- **Katabuchi M, Wright SJ, Swenson NG, Feeley KJ, Condit R, Hubbell SP, Davies SJ. 2017.** Contrasting outcomes of species- and community-level analyses of the temporal consistency of functional composition. *Ecology* **98**: 2273-2280.
- **Kaufmann MR, Troendle CA. 1981.** The relationship of leaf area and foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine forest tree species. *Forest Science* **27**: 477–482.
- **Körner C. 2009.** Responses of humid tropical trees to rising CO₂. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 61-79.
- **Kraft NJB, Metz MR, Condit RS, Chave J. 2010.** The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytologist* **188**: 1124–1136.
- **Larjavaara M, Muller-Landau HC. 2010.** Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology* **24**: 701 – 705.
- **Laurance SG, Laurance W, Nascimento H, Andrade A, Fearnside P, Rebello ERG, Condit R. 2009.** Long-term variation in Amazon forest dynamics. *Journal of Vegetation Science* **20**: 323–333.
- **Laurance WF, Delamônica P, Laurance SG, Vasconcelos HL, Lovejoy TE. 2000.** Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* **404**: 836.
- **Laurance WF, Oliveira AA, Laurance SG, Condit R, Nascimento HEM, Sanchez-Thorin AC, Lovejoy TE, Andrade A, D'Angelo S, Ribeiro JE, et al. 2004.** Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* **428**: 171–175.

- **Leigh Jr EG, Windsor DM, Rand AS, Foster RB. 1990.** The impact of the “El Niño” drought of 1982-83 on a Panamanian Semideciduous Forest. *Elsevier Oceanography Series* **52**: 473-486. In: Glynn PW. (ed.). Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation. *Elsevier Press*.
- **Lens, F, Sperry, JS, Christman, MA, Choat, B, Rabaey, D, Jansen, S. 2011.** Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist* **190**: 709– 723.
- **Lewis SL, Brando PM, Phillips OL, van der Heijden GMF, Nepstad D. 2011.** The 2010 Amazon Drought. *Science* **331**: 554.
- **Lewis SL, Lloyd J, Sitch S, Mitchard ETA, Laurance WF. 2009.** Changing ecology of tropical forests: Evidence and drivers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 529-549.
- **Lewis SL, Phillips OL, Baker TR, Lloyd J, Malhi Y, Almeida S, Higuchi N, Laurance WF, Neill DA, Silva JNM, et al. 2004.** Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 421–436.
- **Li S, Klepsch M, Jansen S, Schmitt M, Lens F, Karimi Z, Schuldt B, Espino S, Schenk HJ. 2016.** Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal* **37**: 152– 171.
- **Malhi Y, Aragão LEOC, Galbraith D, Huntingford C, Fisher R, Zelazowski P, Sitch S, McSweeney C, Meir P. 2009.** Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **106**: 20610–20615.
- **Malhi Y, Phillips OL. 2004.** Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* **359**: 549-555.
- **Malhi Y, Wood D, Baker TR, Wright J, Phillips OL, Cochrane T, Meir P, Chave J, Almeida S, Arroyo L et al. 2006.** The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology* **12**: 1107–1138.
- **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.
- **Malhi Y, Roberts TJ, Betts RA, Killeen TJ, Li W, Nobre CA. 2008.** Climate change, deforestation and the fate of the Amazon. *Science* **319**: 169– 172.
- **Malhi Y. 2010.** The carbon balance of tropical forest regions, 1990–2005. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **2**: 237–244.

- **Marengo J, Borma LS, Rodriguez DA, Pinho P, Soares WR, Alves LM. 2013.** Recent extremes of drought and flooding in Amazonia: vulnerabilities and human adaptation. *American Journal of Climate Change* **2**: 87–96.
- **Marengo J, Espinoza J. 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, Oliveira GS, 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, Alves LM, Soares WR, Rodriguez DA. 2011.** The drought of 2010 in the context of historical droughts in the Amazon region. *Geophysical Research Letters* **38**: L12703.
- **Marra DM, Chambers JQ, Higuchi N, Trumbore SE, Ribeiro GHM, Dos Santos J, Negrón-Juárez RI, Reu B, Wirth C. 2014.** Large-scale wind disturbances promote tree diversity in a Central Amazon forest. *PLoS ONE* **9**.
- **Marra MD, Trumbore SE, Higuchi N, Ribeiro GHM, Negrón-Juárez RI, Holzwarth F, Rifai SW, dos Santos J, Lima AJN, Kinupp VF et al. 2018.** Windthrows control biomass patterns and functional composition of Amazon forests. *Global Change Biology*. **24**: 5867-5881.
- **Martinez-Vilalta J, Cochard H, Mencuccini M, Sterck F, Herrero A, Korhonen JFJ, Llorens P, Nikinmaa E, Nole A, Poyatos R et al. 2009.** Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytologist* **184**: 353–364.
- **May R. 1999.** Unanswered questions in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **354**: 1951-1959.
- **McCulloh KA, Johnson DM, Meinzer FC, Woodruff DR. 2014.** The dynamic pipeline: hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant, Cell & Environment* **37**: 1171–1183.
- **McDowell N, Allen CD, Anderson-Teixeira K, Brando P, Brien R, 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* **219**: 851– 869.
- **McDowell NG, Allen C. 2015.** Darcy's law predicts widespread forest loss due to climate warming. *Nature Climate Change* **5**: 669– 672.
- **McDowell NG, Pockman W, Allen C, Breshears D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D et al. 2008.** Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb? *New Phytologist* **178**: 719-739.

- **Meinzer FC, Campanello PI, Domec JC, Gatti MG., Goldstein G., Villalobos-Vega R., Woodruff DR. 2008.** Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. *Tree Physiology* **28**: 1609–1617.
- **Meinzer FC, Woodruff DR, Domec J-C, Goldstein G, Campanello PI, Gatti MG, Villalobos-Vega R. 2008.** Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia* **156**: 31–41.
- **Mencuccini M, Grace J. 1996.** Hydraulic conductance, light interception and needle nutrient concentration in Scots pine stands (Thetford, UK) and their relations with net aboveground primary production. *Tree Physiology* **16**: 459-468.
- **Muller-Landau HC. 2004.** Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* **36**: 20–32.
- **Nascimento HEM, Laurance WF, Condit R, Laurance SG, D’Angelo S, Andrade AC. 2005.** Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science* **16**: 625–634.
- **Negrón-Juárez R, Chambers J, Guimarães G, Zeng H, Raupp CFM, Marra DM, Ribeiro GHM, Saatchi SS, Nelson BW, Higuchi N *et al.* 2010.** Widespread Amazon forest tree mortality from a single cross-basin squall line event. *Geophysical Research Letters* **37**: 1–5.
- **Negrón-Juárez R, Holm J, Marra DM, Rifai S, Riley W, Chambers, J, Koven C, Knox R, McGroddy M, Vittorio A *et al.* 2018.** Vulnerability of Amazon forests to storm-driven tree mortality. *Environmental Research Letters* **13**: 054021.
- **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.
- **Nepstad DC, De carvalho CR, Davidson EA, Jipp PH, Lefebvre PA, Negreiros GH, Da silva ED, Stone TA, Trumbore SE, Vieira S. 1994.** The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* **372**: 666– 669.
- **Norby RJ, Zak DR. 2011.** Ecological lessons from free air carbon enhancement (FACE) experiments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**: 181-203.
- **O’Sullivan OS, Heskell MA, Reich PB, Tjoelker MG, Weerasinghe LK, Penillard A, Zhu L, EgertonJJ, Bloomfield KJ, Creek D *et al.* 2017.** Thermal limits of leaf metabolism across biomes. *Global Change Biology* **23**: 209–223.
- **Ogle K, Barber JJ, Barron-Gafford GA, Bentley LP, Young JM, Huxman TE, Loik ME, Tissue DT. 2015.** Quantifying ecological memory in plant and ecosystem processes. *Ecology Letters* **18**: 221–235.

- **Ögren E, Öquist G. 1984.** Photoinhibition of photosynthesis in *Lemna gibba* as induced by the interaction between light and temperature. II. Photosynthetic electron transport. *Physiologia Plantarum* **62**: 187–192.
- **Oliveira RS, Costa FRC, Baalen E, Jonge A, Bittencourt PR, Almanza Y, Barros F, Cordoba EC, Fagundes MV, Garcia S et al. 2018.** Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist* **221**: 1457-1465.
- **Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG et al. 2011.** A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* **333**: 988-993.
- **Parolin P, Armbruester N, Wittmann F, Ferreira LV, Piedade MTF, Junk WJ. 2002.** A review of tree phenology in Central Amazonian floodplains. *Pesquisas Botanicas* **52**: 195-222.
- **Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE et al. 2013.** New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167– 234.
- **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.
- **Phillips OL, Malhi Y, Higuchi N, Laurance WF, Núñez PV, Vásquez RM, Laurance SG, Ferreira LV, Stern M, Brown S et al. 2012.** Changes in the carbon balance of tropical forests: Evidence from long-term plots. *Science* **282**: 439–442.
- **Phillips OL, van der Heijden G, Lewis SL, Lopez-Gonzalez G, Aragao LE, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, Almeida S, Davila EA et al. 2010.** Drought mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist* **187**: 631–646.
- **Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, Ibarra-Manríquez G, Harms KE, Licona JC, Martínez-Ramos M, Mazer SJ, et al. 2008.** Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* **89**: 1908–20.
- **Poorter L, Castilho CV, Schiatti J, Oliveira RS, Costa FRC. 2018.** Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest hyperdiverse tropical forest. *New Phytologist* **219**: 109– 121.
- **Quesada CA, Phillips OL, Schwarz M, Czimczik CI, Baker TR, Patiño S, Fyllas NM, Hodnett MG, Herrera R, Almeida S et al. 2012.** Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* **9**: 2203–2246.

- **R Core Team. 2019.** *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- **Richards AE, Wright IJ, Lenz TI, Zanne AE. 2013.** Sapwood capacitance is greater in evergreen sclerophyll species growing in high compared to low-rainfall environments. *Functional Ecology* **28**: 734–744.
- **Roberts P, Hunt C, Arroyo-Kalin M, Evans D, Boivin N. 2017.** The deep human prehistory of global tropical forests and its relevance for modern conservation. *Nature plants* **3**: 17093.
- **Saatchi S, Asefi-Najafabady S, Malhi Y, Aragão LEOC, Anderson LORBM, Nemani R. 2013.** Persistent effects of a severe drought on Amazonian forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 565–570.
- **Sanford RL Jr, Parton WJ, Ojima DS, Lodge DJ. 1991.** Hurricane effects on soil organic matter dynamics and forest production in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico: results of simulation modeling. *Biotropica* **23**: 364–372.
- **Sastry A, Barua D. 2017.** Leaf thermotolerance in tropical trees from a seasonally dry climate varies along the slow-fast resource acquisition spectrum. *Scientific reports* **7**: 11246.
- **Sastry A, Guha A, Barua D. 2018.** Leaf thermotolerance in dry tropical forest tree species: relationships with leaf traits and effects of drought. *AoB PLANTS* **10**: plx070.
- **Satyamurty P, Castro AA de, Tota J, Gularte LES, Manzi AO. 2010.** Rainfall trends in the Brazilian Amazon Basin in the past eight decades. *Theoretical and Applied Climatology* **99**: 139–148.
- **Schiatti J, Emilio T, Rennó CD, Drucker DP, Costa FRC, Nogueira A, Baccaro FB, Figueiredo F, Castilho C V, Kinupp V et al. 2014.** Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant, Ecology & Diversity* **7**: 241–253.
- **Sellin A, Alber M, Kupper P. 2017.** Increasing air humidity influences hydraulic efficiency but not functional vulnerability of xylem in hybrid aspen. *Journal of Plant Physiology* **219**: 28–36.
- **Shelburne VB, Hedden RL, Allen RM. 1993.** The effect of site, stand density, and sapwood permeability on the relationship between leaf area and sapwood area in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Forest Ecology and Management* **58**: 193–209.
- **Sitch S, Huntingford C, Gedney N, Levy PE, Lomas M, Piao SL, Betts R, Ciais P, Cox P, Friedlingstein P et al. 2008.** Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs). *Global Change Biology* **14**: 2015–2039.

- **Stéfanon M, Drobinski P, D’Andrea F, Lebeau-pin-Brossier C, Bastin S. 2014.** Soil moisture-temperature feedbacks at meso-scale during summer heat waves over Western Europe. *Climate Dynamics* **42**: 1309–1324.
- **Swann ALS. 2018.** Plants and Drought in a changing climate. *Current Climate Change Reports* **4**: 192.
- **Taiz L, Zeiger E. 2013.** Fisiologia vegetal. 5ta edição.
- **Tanner E, Kapos V, Healey J. 1991.** Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Biotropica*, **23**: 513-521.
- **ter Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, Baraloto C, Salomão RP, Guevara JE, Phillips OL, Castilho CV, Magnusson WE, Molino J-F et al. 2013.** Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* **342**: 1243092.
- **Toledo JJ de, Castilho CV, Magnusson WE, Nascimento HEM. 2017.** Soil controls biomass and dynamics of an Amazonian forest through the shifting of species and traits. *Brazilian Journal of Botany* **40**: 451.
- **Toledo JJ de, Magnusson WE, Castilho CV, 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.
- **Toledo JJ de, Magnusson WE, Castilho CV, 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.
- **Trenberth KE. 2011.** Changes in precipitation with climate change. *Climate Research*. **47**: 123–138.
- **van deer Sleen P, Groenendijk P, Vlam M, Anten NPR, Boom A, Bongers F, Pons TL, Terburg G, Zuidema P. 2014.** No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nature Geoscience* **8**: 24–28.
- **van der Sande MT, Arets EJMM, Pena-Claros M, L. AA, Roopsind A, Mazzei L, Ascarrunz N, Finegan B, Alarcón A, Cáceres-Siani Y et al. 2016.** Old- growth Neotropical forests are shifting in species and trait composition. *Ecology* **86**: 228–243.
- **van Gelder HA, Poorter L, Sterck FJ. 2006.** Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* **171**: 367–378.
- **Visser MD, Bruijning M, Wright SJ, Muller-Landau HC, Jongejans E, Comita LS, de Kroon H. 2016.** Functional traits as predictors of vital rates across the life cycle of tropical trees. *Functional Ecology* **30**: 168–180.

- **Whitmore T. 1984.** Tropical rain forests of the Far East. Second edition. *Clarendon Press*, Oxford, England.
- **Woods P. 1989.** Effects of logging, drought, and fire on structure and composition of tropical forests in Sabah, Malaysia. *Biotropica* **21**: 290-298.
- **Worbes M. 1995.** How to measure growth dynamics in tropical trees – a review. *IAWA J.* **16**: 337–351.
- **Wright SJ, Calderón 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, van Schaik C. 1994.** Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* **143**: 192-199.
- **Wright SJ. 2005.** Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 553–560.
- **Yoon JH, Zeng N. 2010.** An Atlantic influence on Amazon rainfall. *Climate Dynamics* **34**: 249–264.
- **Zhao J, Hartmann H, Trumbore S, Ziegler W, Zhang Y. 2013.** High temperature causes negative whole-plant carbon balance under mild drought. *New Phytologist* **200**: 330– 339.
- **Zuleta D, Duque A, Cardenas D, Muller-Landau HC, Davies S. 2017.** Drought-induced mortality patterns and rapid biomass recovery in a terra-firme forest in the Colombian Amazon. *Ecology* **98**: 2538– 2546.

Tabelas e Figuras

Tabela 1. Informação geral das 30 espécies arbóreas estudadas.

	Familia	Gênero	Espécie	Abreviação
1	FABACEAE	Andira	<i>Andira micrantha</i>	An.mc
2	MORACEAE	Brosimum	<i>Brosimum rubescens</i>	Br.rb
3	SAPOTACEAE	Chrysophyllum	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	Ch.sg
4	ANNONACEAE	Duguetia	<i>Duguetia flagellaris</i>	Du.fl
5	FABACEAE	Eperua	<i>Eperua glabriflora</i>	Ep.gb
6	LECYTHIDACEAE	Eschweilera	<i>Eschweilera coriacea</i>	Ew.co
7	LECYTHIDACEAE	Eschweilera	<i>Eschweilera tessmannii</i>	Ew.te
8	LECYTHIDACEAE	Eschweilera	<i>Eschweilera truncata</i>	Ew.tr
9	LECYTHIDACEAE	Eschweilera	<i>Eschweilera wachenheimii</i>	Ew.wa
10	MORACEAE	Helianthostylis	<i>Helianthostylis sprucei</i>	Hl.sp
11	MELASTOMATACEAE	Henriettella	<i>Henriettella caudata</i>	Hn.ca
12	CHRYSOBALANACEAE	Licania	<i>Licania micrantha</i>	Li.mi
13	EUPHORBIACEAE	Mabea	<i>Mabea speciosa</i>	Mb.sp
14	SAPOTACEAE	Micropholis	<i>Micropholis guyanensis</i>	Mi.gu
15	VIOLACEAE	Paypayrola	<i>Paypayrola grandiflora</i>	Pp.gr
16	URTICACEAE	Pourouma	<i>Pourouma ovata</i>	Po.ov

17	BURSERACEAE	Protium	<i>Protium divaricatum</i>	Pr.dv
18	BURSERACEAE	Protium	<i>Protium grandifolium</i>	Pr.gf
19	BURSERACEAE	Protium	<i>Protium hebetatum</i>	Pr.hb
20	BURSERACEAE	Protium	<i>Protium paniculatum</i>	Pr.pn
21	BURSERACEAE	Protium	<i>Protium strumosum</i>	Pr.st
22	MORACEAE	Pseudolmedia	<i>Pseudolmedia laevis</i>	Ps.la
23	MALVACEAE	Scleronema	<i>Scleronema micranthum</i>	Sc.mi
24	EUPHORBIACEAE	Senefeldera	<i>Senefeldera macrophylla</i>	Se.mc
25	FABACEAE	Swartzia	<i>Swartzia tomentifera</i>	Sw.to
26	BURSERACEAE	Tetragastris	<i>Tetragastris panamensis</i>	Te.pa
27	MALVACEAE	Theobroma	<i>Theobroma sylvestre</i>	Th.sy
28	ANNONACEAE	Unonopsis	<i>Unonopsis duckei</i>	Un.du
29	MYRISTICACEAE	Virola	<i>Virola calophylla</i>	Vi.ca
30	FABACEAE	Zygia	<i>Zygia ramiflora</i>	Zy.rm

Tabela 2. Informação sobre a variação climática em cada intervalo de tempo avaliado.

	Intervalo					
	1	2	3	4	5	6
	(2001-2004)	(2002-2005)	(2003-2008)	(2004-2009)	(2007-2014)	(2014-2016)
Número de parcelas	36	36	36	36	21	15
Meses no intervalo	38	35	61	60	95	23
Meses com anomalia de CWD	3	2	5	5	7	5
Meses com anomalia de CWE	0	0	4	4	12	1
Meses com anomalia de MMT	0	0	3	3	6	4
FWD	0.078	0.057	0.082	0.083	0.073	0.217
FWE	0	0	0.066	0.067	0.126	0.043
FAT	0	0	0.049	0.05	0.063	0.174

CWD: Déficit hídrico acumulado; CWE: Excesso hídrico acumulado; MMT: Temperatura média mensal; FWD: frequência de meses com anomalias no déficit hídrico; FWE: frequência de meses com anomalias no excesso hídrico; FAT: frequência de meses com anomalias na temperatura média mensal.

Tabela 3. Informação sobre a variação dos valores de características funcionais ao longo das 30 espécies arbóreas. Valores mínimos, máximos, média, mediana e desvio padrão são mostrados.

Característica funcional	Sigla	Unidade	Min	Max	Média	Mediana	Desvio padrão	CV (%)
Densidade da madeira	WD	g.cm ⁻³	0.42	0.78	0.59	0.6	0.08	13.5
Conteúdo de massa seca na madeira	WDMC	mg.g ⁻¹	431.2	617.7	535.9	542.6	53.81	10.0
Área foliar	LA	cm ²	28.81	582.64	208.2	141.28	166.7	80.0
Área foliar específica	SLA	cm ² .g ⁻¹	8.72	17.94	13.05	13.19	2.69	20.6
Conteúdo de massa seca na folha	LDMC	mg.g ⁻¹	401.8	529.1	470.4	477.8	38.69	8.2
Proporção de xilema	XylProp	-	0.3	0.68	0.516	0.525	0.078	15.1
Razão área da folha:área de xilema	Al:As	-	0.93	2.76	1.575	1.51	0.438	27.8

Tabela 4. Comparação dos modelos avaliando como as anomalias do clima, o nicho hidro-edáfico, e as características morfológicas afetam a taxa de crescimento diamétrico médio anual de 30 espécies arbóreas tropicais ao longo de seis intervalos (n = 180).

Modelo	AIC	ΔAIC	R²_{fixo}	R²_{random}	FWD	FWE	FAT	HAND	LDMC	FWD*FWE
FWD*FWE+HAND	105.8	0	0.34	0.41	-0.1	0.11	-	-0.18	-	0.42
FWD*FWE+LDMC	107.6	1.8	0.31	0.44	-0.1	0.11	-	-	-0.16	0.42
FWD*FWE	108.1	2.3	0.2	0.54	-0.1	0.11	-	-	-	0.42
FWD+FWE+HAND	108.7	2.9	0.33		-0.19	-0.1	-	-0.18	-	-
FWD*FWE+HAND+LDMC	109.6	3.8	0.36	0.39	-0.1	0.11	-	-0.13	-0.09	0.42
FAT+HAND	110	4.2	0.26	0.49	-	-	-0.2	-0.18	-	-
NULO	186.6	80.8	0	0.51	-	-	-	-	-	-

Modelos classificados em base ao critério de informação de Akaike (AIC). A quantidade de variação explicada pelas variáveis preditoras (R²_{fixo}), pela identidade das espécies (R²_{random}) e o tamanho dos efeitos (β) significativos (p<0.05) são mostrados. HAND: Nicho hidro-edáfico das espécies; LDMC: Conteúdo de massa seca na folha; FWD*FWE: Interação entre a frequência de meses com anomalias de déficit hídrico e a frequência de meses com anomalias de excesso hídrico. Traço indica que a variável não foi incluída no modelo.

Tabela 5. Comparação dos modelos avaliando como as anomalias do clima, o nicho hidro-edáfico, e as características morfológicas afetam a taxa de mortalidade anual de 30 espécies arbóreas tropicais ao longo de seis intervalos (n = 180).

Modelo	AIC	ΔAIC	R²_{fixo}	R²_{random}	FWD	FWE	FAT	HAND	WD	HAND*FWD
WD+HAND*FWD+FWE	399.9	0	0.59	0.03	0.54	0.46	-	n.s.	-0.36	0.25
HAND*FWD+FWE	411.9	11.9	0.53	0.09	0.54	0.46	-	-0.17	-	0.25
WD+FWD+FWE	412.2	12.2	0.54	0.02	0.54	0.46	-	-	-0.32	-
WD+FAT+FWE	418.6	18.7	0.53	0.01	-	0.27	0.56	-	-0.32	-
FWD+FWE	428.3	28.3	0.45	0.11	0.54	0.46	-	-	-	-
FAT	449.5	49.6	0.38	0.09	-	-	0.65	-	-	-
NULO	536.4	136	0	0.02	-	-	-	-	-	-

Modelos classificados em base ao critério de informação de Akaike (AIC). A quantidade de variação explicada pelas variáveis preditoras (R²_{fixo}), pela identidade das espécies (R²_{random}) e o tamanho dos efeitos (β) significativos (p<0.05) são mostrados. HAND: Nicho hidro-edáfico das espécies; WD: Densidade da madeira; HAND*FWD: Interação entre o nicho hidro-edáfico das espécies e a frequência de meses com anomalias de déficit hídrico. Traço indica que a variável não foi incluída no modelo.

Tabela 6. Comparação dos modelos avaliando como as anomalias do clima, as características morfológicas e a taxa de mortalidade anual afetam a taxa de recrutamento anual de 30 espécies arbóreas tropicais ao longo de cinco intervalos (n = 150).

Modelo	AIC	Δ AIC	R^2_{fixo}	R^2_{random}	FWD	FWE	Al:As	WD	MR
FWD+FWE+Al:As+MR	394.2	0	0.34	0	-0.25	0.42	-0.19	-	0.27
FWD+FWE+MR	396.5	2.3	0.31	0	-0.25	0.41	-	-	0.28
FWD+FWE+Al:As+WD+MR	398.1	3.9	0.35	0	-0.26	0.38	-0.19	n.s.	0.33
FWD+FWE+Al:As	399.3	5.1	0.29	0	-0.21	0.55	-0.2	-	-
FWE+Al:As+MR	399.8	5.6	0.3	0.03	-	0.35	-0.19	-	0.22
FWD+FWE+WD+MR	400.7	6.5	0.31	0	-0.26	0.38	-	n.s.	0.33
NULO	435.3	41.1	0	0	-	-	-	-	-

Modelos classificados em base ao critério de informação de Akaike (AIC). A quantidade de variação explicada pelas variáveis preditoras (R^2_{fixo}), pela identidade das espécies (R^2_{random}) e o tamanho dos efeitos (β) significativos ($p < 0.05$) são mostrados. Al:As: Razão área foliar:área de xilema; WD: Densidade da madeira; MR: Taxa de mortalidade. Traço indica que a variável não foi incluída no modelo.

Figuras

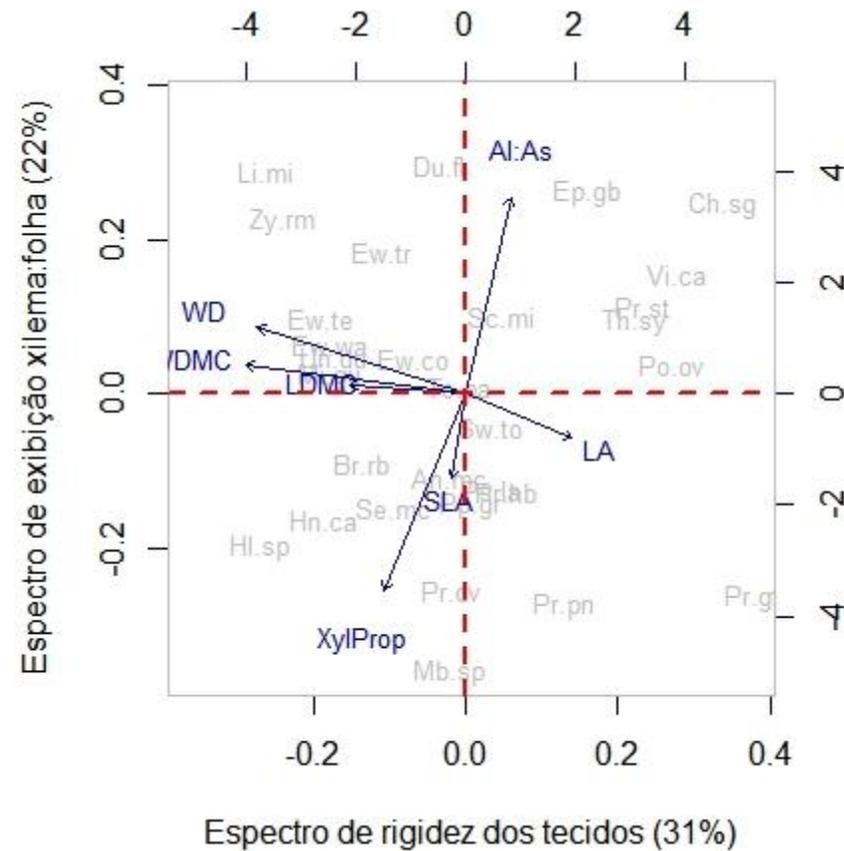


Figura 1. Resultado da análise de componentes principais (PCA) das 30 espécies arbóreas em função dos valores médios das características funcionais. Abreviações das espécies, como indicado na tabela 1; siglas das características funcionais, como indicado na tabela 3.

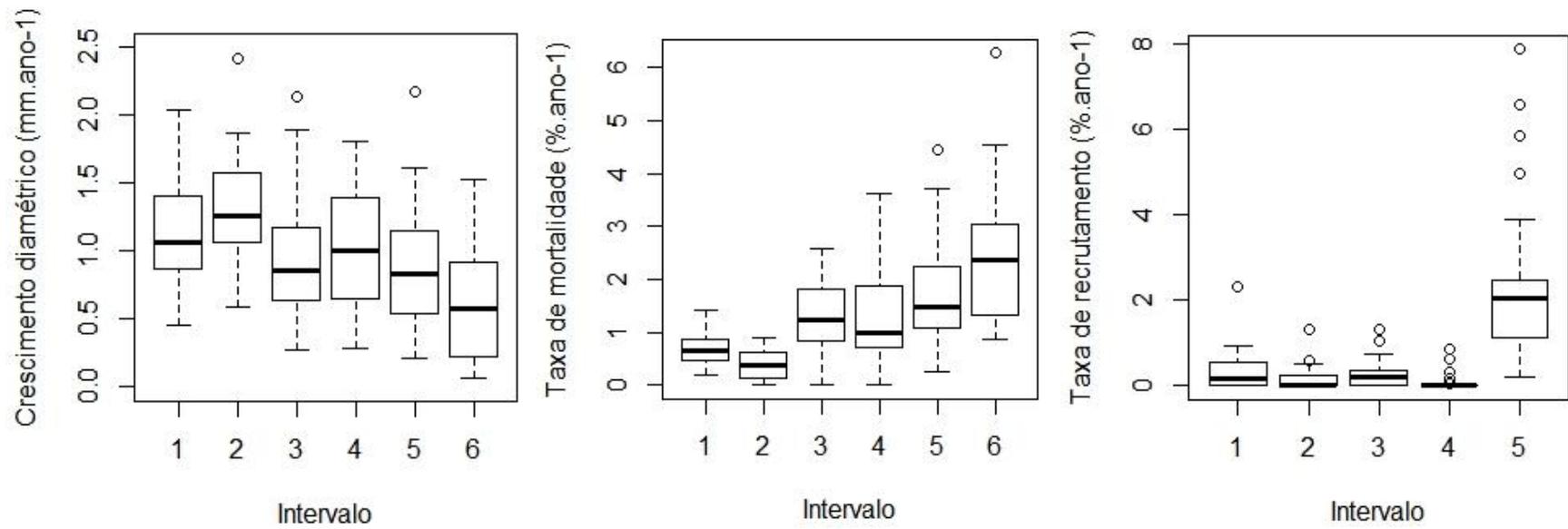


Figura 2. Distribuição dos valores das taxas vitais das 30 espécies dentro de cada intervalo. Esquerda: taxa de crescimento diamétrico (mm.ano⁻¹). Médio: taxa de mortalidade (%.ano⁻¹). Direita: taxa de recrutamento (%.ano⁻¹).

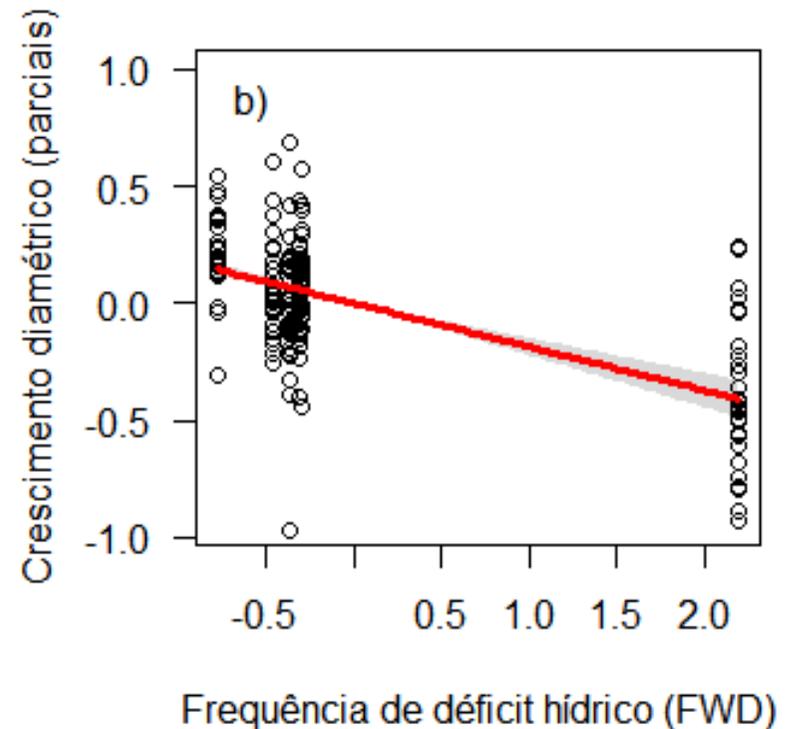
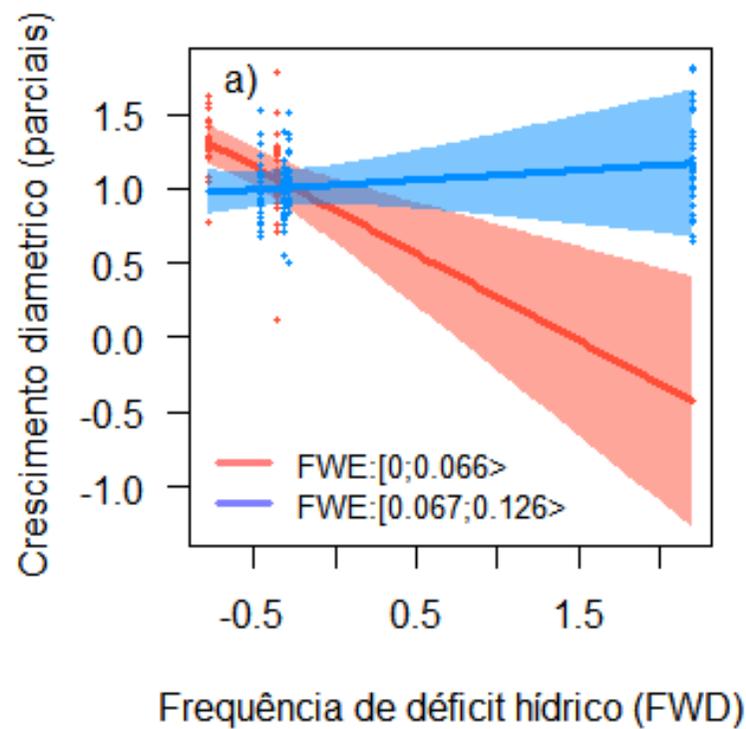


Figura 3. Efeitos parciais das variáveis predictoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de crescimento diamétrico ao longo dos seis intervalos. Efeito parcial da frequência de meses com anomalias de déficit hídrico, em interação com as anomalias de excesso hídrico (a), da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (b), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (c), da frequência de meses com anomalias na temperatura (d), do nicho hidro-edáfico das populações (e), e do conteúdo de massa seca na folha (f).

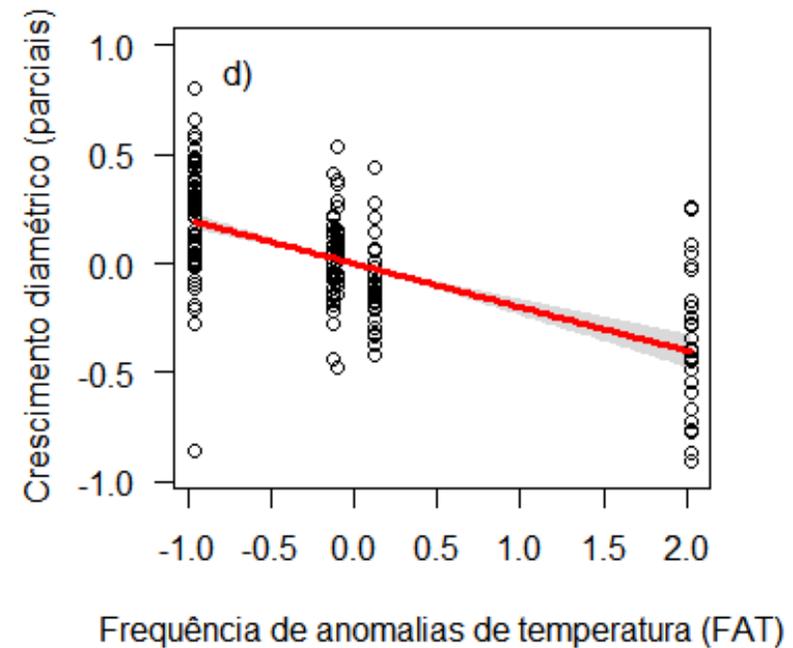
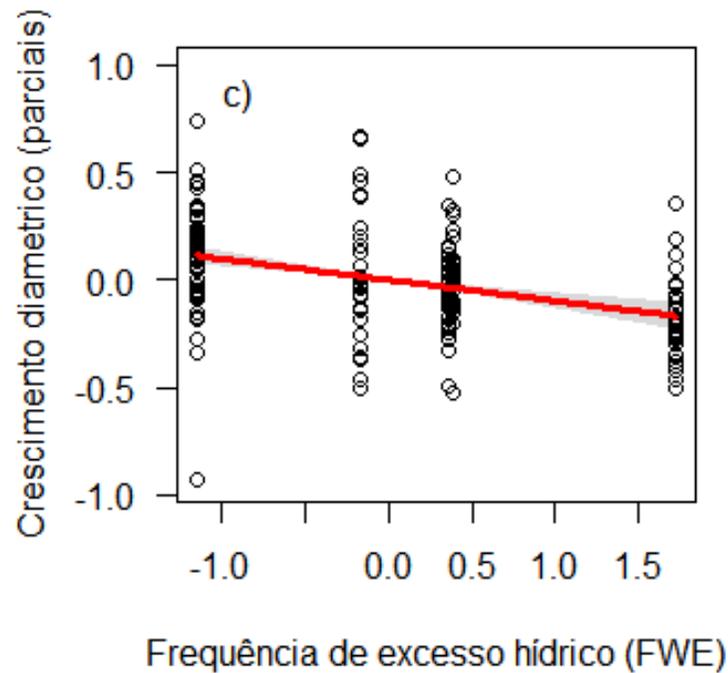


Figura 3. Efeitos parciais das variáveis predictoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de crescimento diamétrico ao longo dos seis intervalos. Efeito parcial da frequência de meses com anomalias de déficit hídrico, em interação com as anomalias de excesso hídrico (a), da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (b), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (c), da frequência de meses com anomalias na temperatura (d), do nicho hidro-edáfico das populações (e), e do conteúdo de massa seca na folha (f).

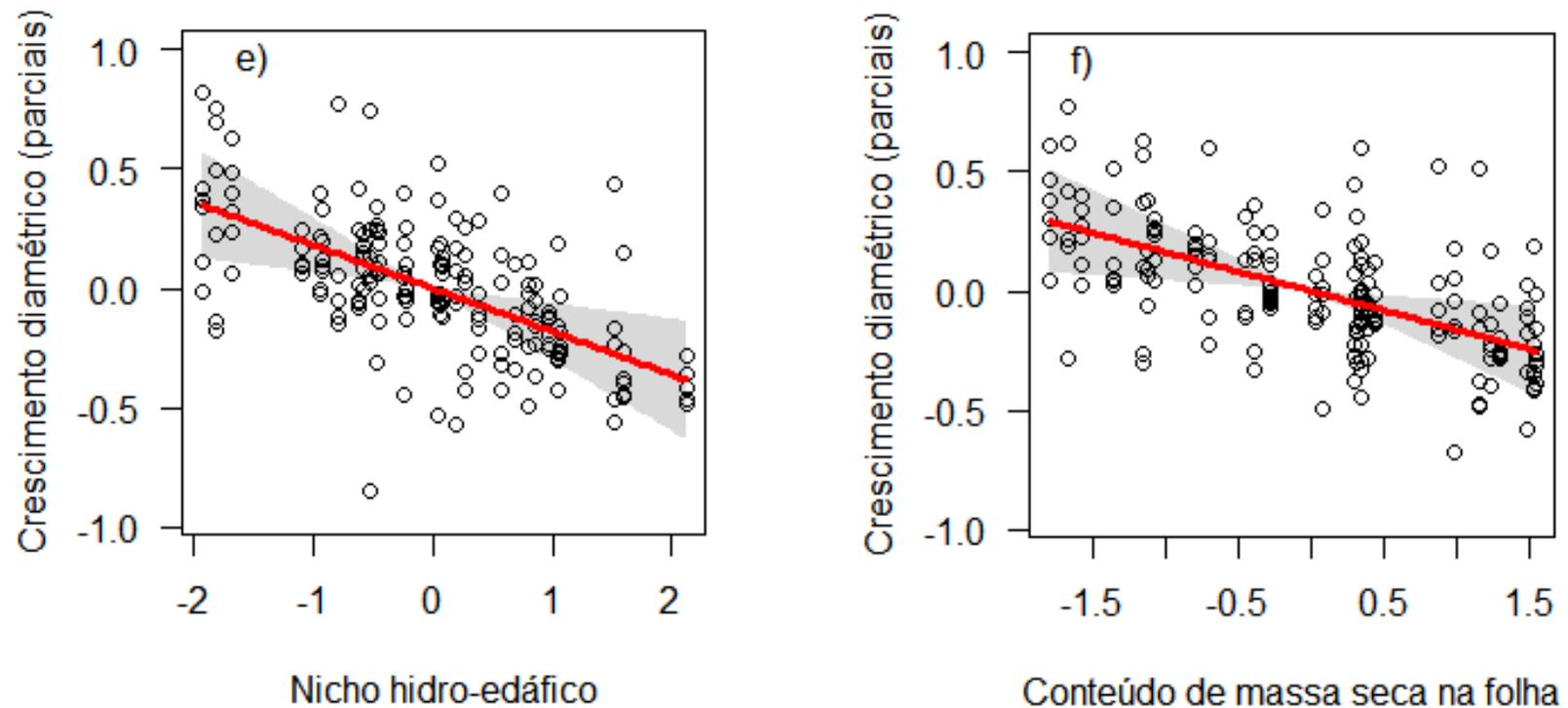


Figura 3. Efeitos parciais das variáveis predictoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de crescimento diamétrico ao longo dos seis intervalos. Efeito parcial da frequência de meses com anomalias de déficit hídrico, em interação com as anomalias de excesso hídrico (a), da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (b), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (c), da frequência de meses com anomalias na temperatura (d), do nicho hidro-edáfico das populações (e), e do conteúdo de massa seca na folha (f).

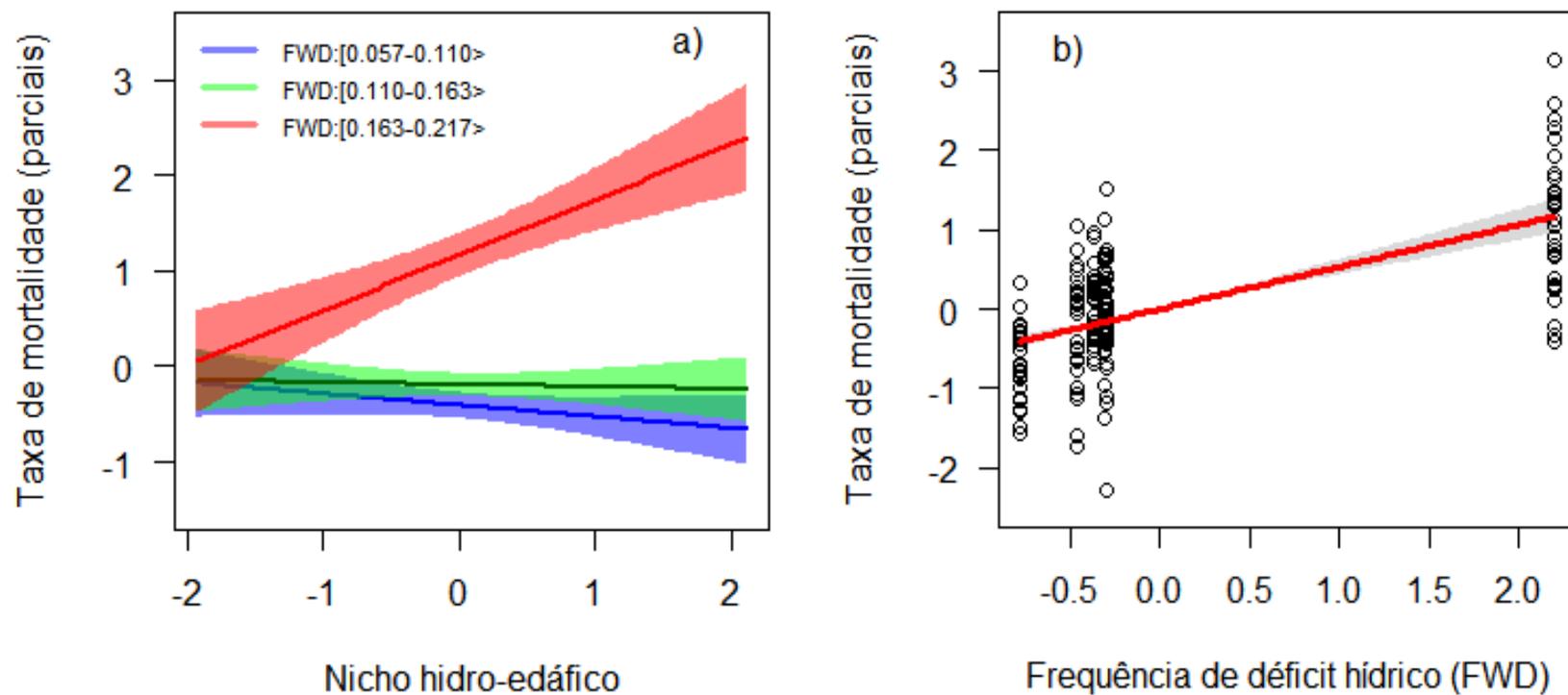


Figura 4. Efeitos parciais das variáveis preditoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de mortalidade ao longo dos seis intervalos. Efeito parcial do nicho hidro edáfico das populações, como interação com FWD (a), da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (b), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (c), da frequência de meses com anomalias na temperatura (d), do nicho hidro edáfico das populações (e), e da densidade da madeira (f).

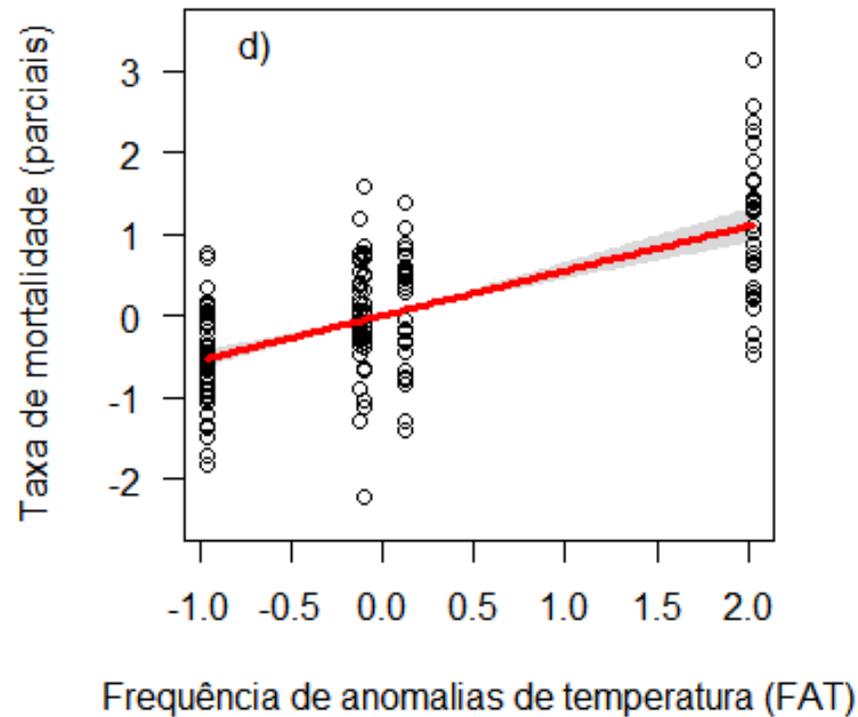
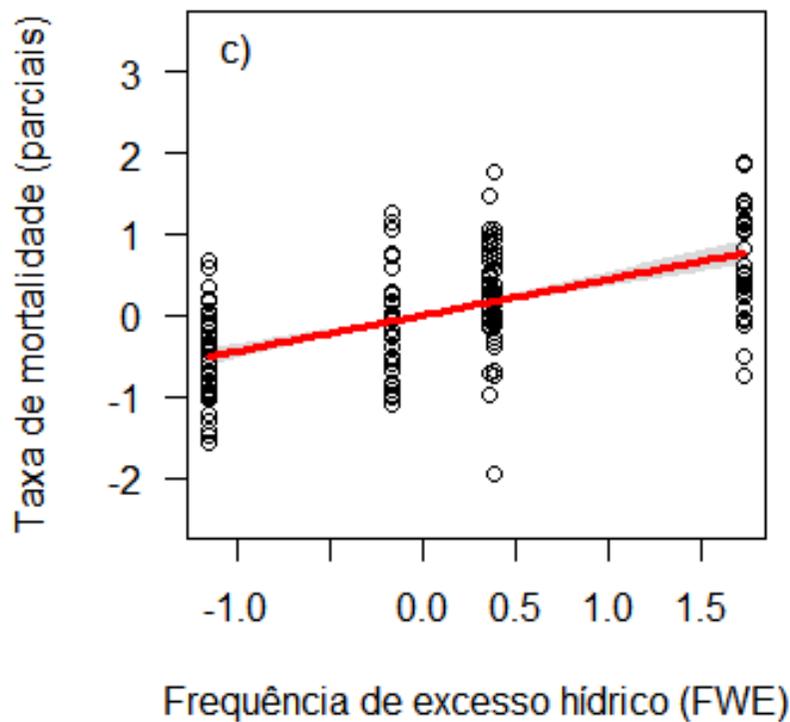


Figura 4. Efeitos parciais das variáveis predictoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de mortalidade ao longo dos seis intervalos. Efeito parcial do nicho hidro edáfico das populações, como interação com FWD (a), da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (b), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (c), da frequência de meses com anomalias na temperatura (d), do nicho hidro edáfico das populações (e), e da densidade da madeira (f).

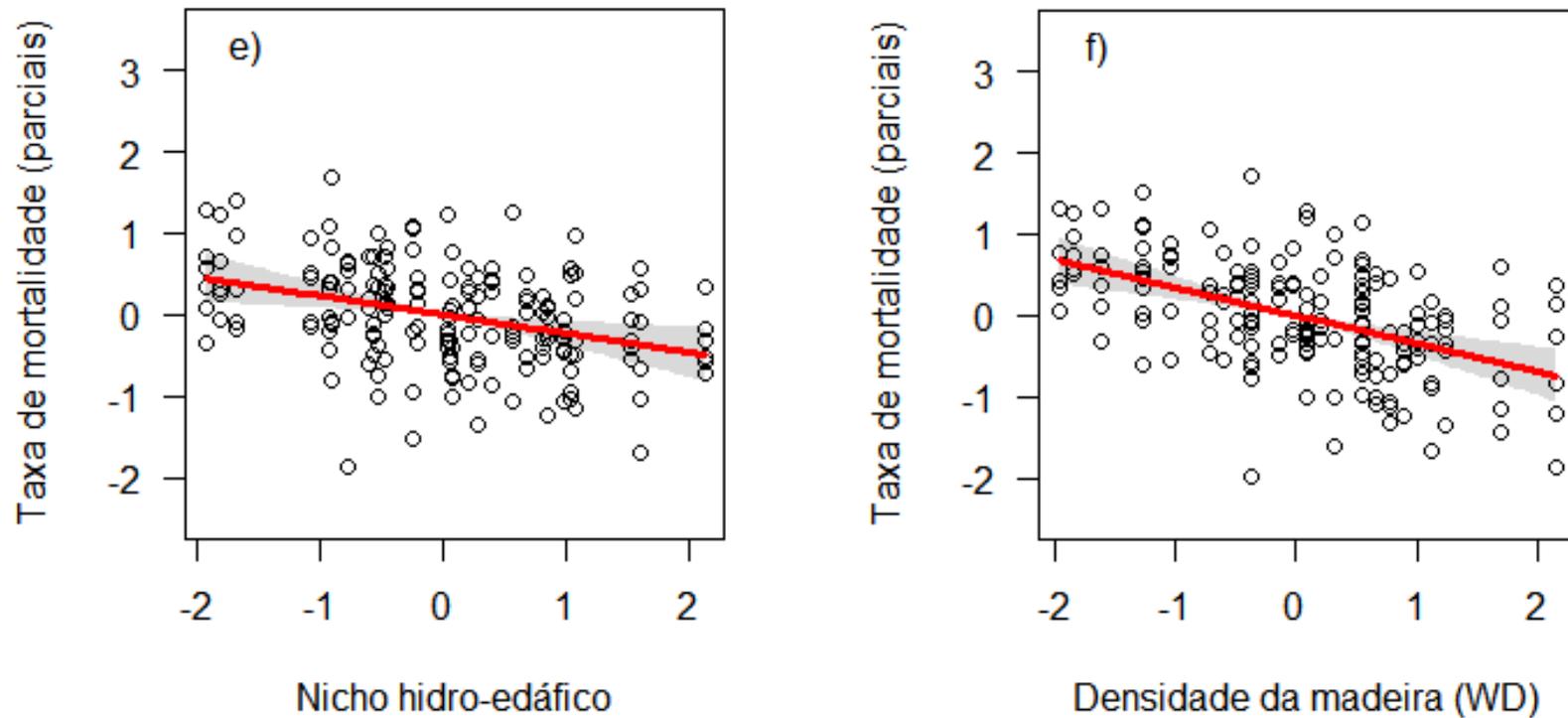


Figura 4. Efeitos parciais das variáveis predictoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de mortalidade ao longo dos seis intervalos. Efeito parcial do nicho hidro edáfico das populações, como interação com FWD (a), da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (b), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (c), da frequência de meses com anomalias na temperatura (d), do nicho hidro edáfico das populações (e), e da densidade da madeira (f).

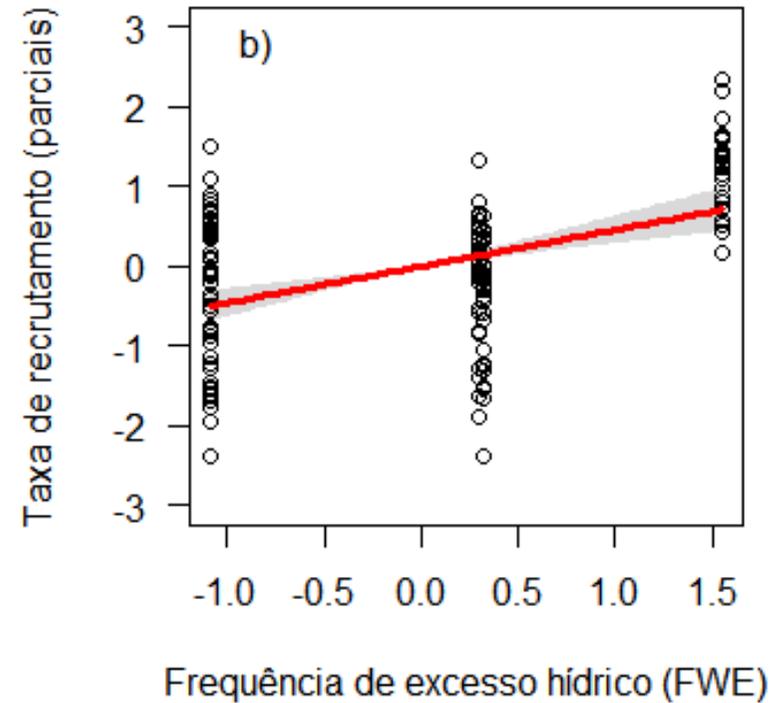
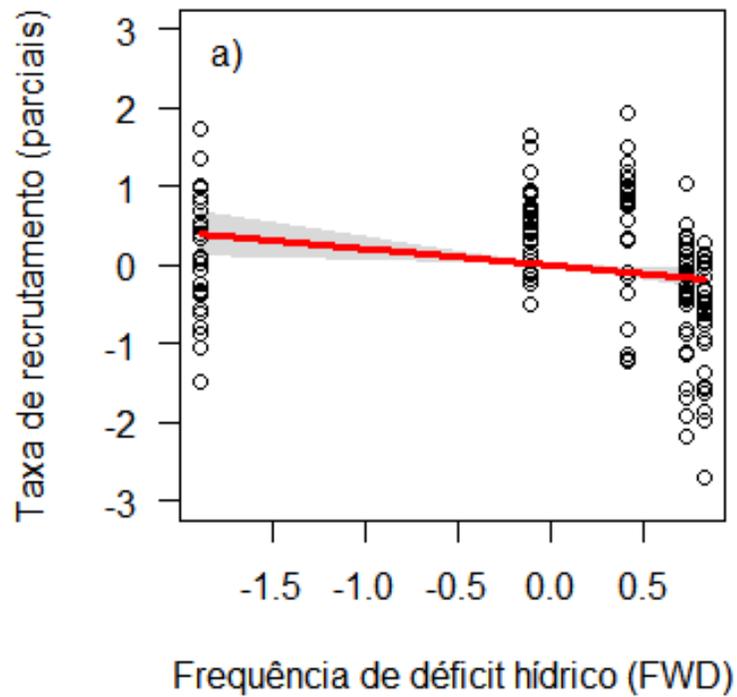


Figura 5. Efeitos parciais das variáveis predictoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de recrutamento ao longo de cinco intervalos. Efeito parcial da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (a), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (b), razão de investimento em área foliar em relação a área de xilema (c), e da mortalidade (d).

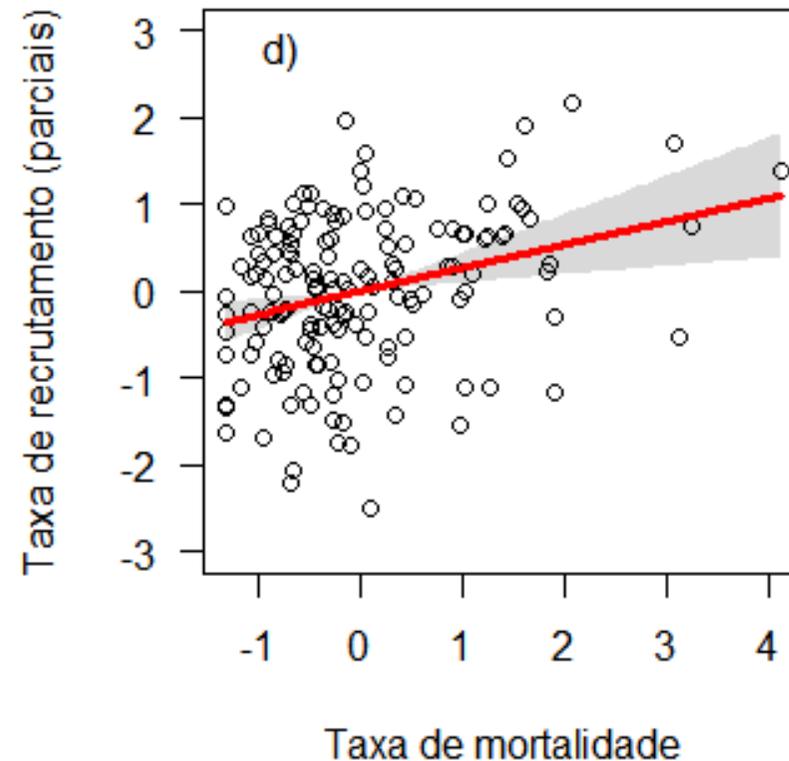
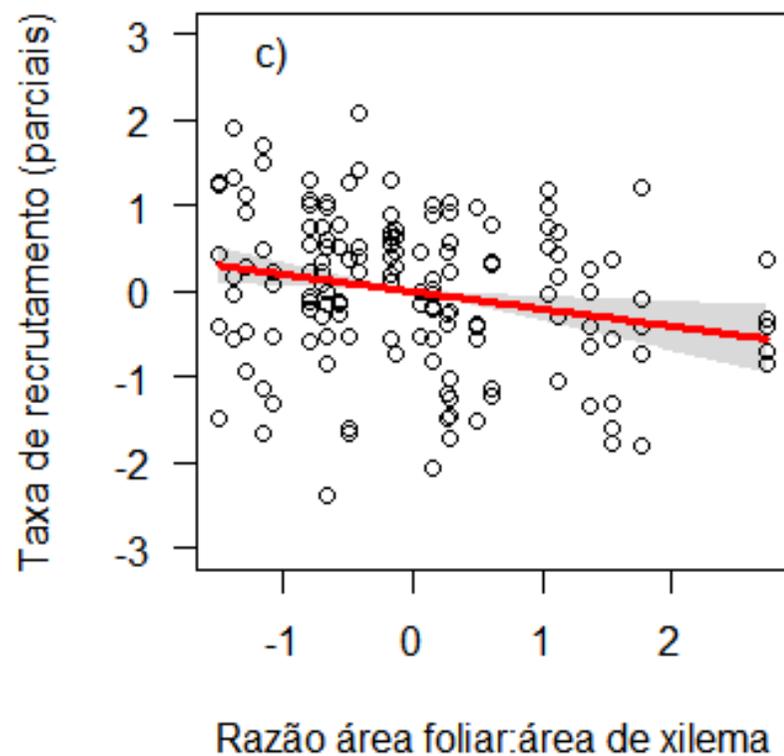


Figura 5. Efeitos parciais das variáveis predictoras consideradas nos modelos selecionados para explicar a variação nas taxas de recrutamento ao longo de cinco intervalos. Efeito parcial da frequência de meses com anomalias no déficit hídrico (a), da frequência de meses com anomalias no excesso hídrico (b), razão de investimento em área foliar em relação a área de xilema (c), e da mortalidade (d).

Material suplementar

Tabela S1. Estimativas das taxas de crescimento diamétrico anual (CRESC, mm.ano⁻¹), mortalidade (MORT, %.ano⁻¹) e recrutamento (RECR, %.ano⁻¹) de 30 espécies arbóreas abundantes na Amazônia central ao longo de seis intervalos de tempo. N: número de indivíduos de cada espécie utilizados no cálculo das taxas em cada censo.

Espécie	Intervalo 1 (2001-2004)				Intervalo 2 (2002-2005)				Intervalo 3 (2003-2008)			
	N	CRESC	MORT	RECR	N	CRESC	MORT	RECR	N	CRESC	MORT	RECR
1 <i>Andira micrantha</i>	76	0.95	1.41	0.48	37	1.41	0	0	75	0.99	0.89	0
2 <i>Brosimum rubescens</i>	161	1.42	0.67	0.67	168	1.87	0	0	161	1.61	0.70	0.28
3 <i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	259	0.96	1.11	0.14	92	1.58	0.78	0	255	1.02	0.79	0.35
4 <i>Duguetia flagellaris</i>	279	0.45	0.39	0.13	294	0.59	0.12	0.25	259	0.27	1.77	0.35
5 <i>Eperua glabriflora</i>	215	1.37	0.50	0	158	1.85	0.23	0	208	1.55	1.38	0
6 <i>Eschweilera coriacea</i>	413	1.51	0.35	0	358	1.65	0.20	0.10	398	1.30	1.17	0.06
7 <i>Eschweilera tessmannii</i>	130	0.71	0.56	0	119	1.36	0.30	0.30	129	1.14	0.69	0.18
8 <i>Eschweilera truncata</i>	441	1.07	0.25	0.08	311	1.67	0.47	0	433	1.17	0.72	0.05
9 <i>Eschweilera wachenheimii</i>	218	0.98	0.33	0.17	339	1.10	0.11	0	217	0.78	0.52	0
10 <i>Helianthostylis sprucei</i>	193	0.56	0.19	0.19	157	0.67	0	0	183	0.64	1.44	0
11 <i>Henriettella caudata</i>	76	0.90	0.95	2.32	55	0.99	0	1.30	78	0.60	1.14	0.29
12 <i>Licania micrantha</i>	101	-0.15	1.07	0.71	61	1.19	0.59	0.59	101	0.69	1.10	1.31
13 <i>Mabea speciosa</i>	187	1.19	0.77	0.77	108	1.26	0.67	0	176	0.63	1.98	0.51

14 <i>Micropholis guyanensis</i>	205	1.41	0.88	0.35	160	1.83	0.23	0.23	193	1.55	1.92	0.12
15 <i>Paypayrola grandiflora</i>	86	0.67	0.84	0	51	0.74	0.71	0	81	0.40	1.36	0
16 <i>Pourouma ovata</i>	110	2.04	0.66	0.33	54	2.42	0.67	0	100	1.89	2.58	0.23
17 <i>Protium divaricatum</i>	116	1.03	0.62	0.93	68	1.25	0.53	0	108	0.96	2.21	1.03
18 <i>Protium grandifolium</i>	130	1.40	0.83	0.28	49	1.37	0.74	0	121	0.71	1.81	0.56
19 <i>Protium hebetatum</i>	538	0.90	0.54	0.27	452	1.17	0.32	0.24	522	0.82	1.48	0.09
20 <i>Protium paniculatum</i>	209	1.41	0.86	0.69	151	1.42	0.72	0.24	205	1.25	1.29	0
21 <i>Protium strumosum</i>	97	0.81	1.11	0.74	79	1.22	0.46	0	93	0.86	1.88	0
22 <i>Pseudolmedia laevis</i>	82	1.41	0.44	0	71	1.40	0.51	0.51	80	1.08	0.84	0.28
23 <i>Scleronema micranthum</i>	213	1.77	0.34	0.17	191	1.54	0.19	0	208	2.14	0.86	0
24 <i>Senefeldera macrophylla</i>	229	0.87	0.94	0.47	156	1.03	0.46	0	226	0.62	0.98	0.20
25 <i>Swartzia tomentifera</i>	75	1.06	0.48	0	49	1.71	0	0	67	0.95	2.57	0.34
26 <i>Tetragastris panamensis</i>	140	1.07	0.52	0	121	1.06	0.30	0	138	0.86	0.81	0.33
27 <i>Theobroma sylvestri</i>	127	0.84	0.85	0	116	0.87	0.62	0	120	0.49	1.29	0.38
28 <i>Unonopsis duckei</i>	67	1.67	0.54	0.54	77	1.24	0.47	0	67	0.71	1.00	0
29 <i>Virola calophylla</i>	99	1.07	1.09	0	80	1.26	0.90	0	91	0.76	2.37	0.74
30 <i>Zygia ramiflora</i>	54	1.13	0.67	0	75	0.96	0	0	54	0.46	0	0

Espécie	Intervalo 4 (2004-2009)				Intervalo 5 (2007-2014)				Intervalo 6 (2014-2016)			
	N	CRESC	MORT	RECR	N	CRESC	MORT	RECR	N	CRESC	MORT	RECR
1 <i>Andira micrantha</i>	34	1.32	1.92	0	44	0.84	0.38	1.45	29	0.07	3.88	0
2 <i>Brosimum rubescens</i>	165	1.58	0.41	0	99	1.42	0.50	1.76	66	1.03	0.88	0
3 <i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	82	1.33	2.62	0	134	1.13	2.43	1.99	103	1.32	1.12	0
4 <i>Duguetia flagellaris</i>	284	0.29	0.94	0.16	187	0.21	1.70	2.33	136	0.06	4.53	0
5 <i>Eperua glabriflora</i>	150	1.73	1.33	0	143	1.61	1.35	0.46	112	0.92	3.04	0
6 <i>Eschweilera coriacea</i>	350	1.40	0.70	0	236	1.25	0.90	0.56	182	0.81	2.50	0
7 <i>Eschweilera tessmannii</i>	118	1.03	0.38	0	67	1.13	0.25	1.66	43	0.16	1.34	0
8 <i>Eschweilera truncata</i>	301	1.23	0.82	0	159	1.15	1.12	0.21	75	0.35	3.03	0
9 <i>Eschweilera wachenheimii</i>	338	0.93	0.20	0	135	0.71	0.96	0.49	113	0.49	2.03	0
10 <i>Helianthostylis sprucei</i>	157	0.52	0.29	0	92	0.37	1.89	2.36	70	0.57	1.64	0
11 <i>Henriettella caudata</i>	52	0.61	2.09	0.86	67	0.50	1.43	2.10	44	0.22	6.27	0
12 <i>Licania micrantha</i>	61	0.77	0.37	0	64	0.54	0.51	1.50	49	0.97	1.18	0
13 <i>Mabea speciosa</i>	102	0.65	1.30	0	50	0.60	2.76	7.85	44	0.25	1.31	0
14 <i>Micropholis guyanensis</i>	153	1.62	1.16	0	107	1.24	1.91	2.33	93	0.56	2.45	0
15 <i>Paypayrola grandiflora</i>	51	0.61	0	0	48	0.38	1.34	1.34	32	0.92	1.79	0
16 <i>Pourouma ovata</i>	49	1.81	2.63	0	36	1.43	4.45	3.72	31	1.32	1.85	0
17 <i>Protium divaricatum</i>	58	1.07	3.62	0	52	1.08	2.39	6.55	57	0.58	1.01	0
18 <i>Protium grandifolium</i>	46	0.67	1.44	0	50	1.42	3.59	5.85	52	1.19	1.11	0

19 <i>Protium hebetatum</i>	427	0.97	1.49	0.05	281	0.62	2.33	3.33	270	0.71	2.53	0
20 <i>Protium paniculatum</i>	140	1.47	1.87	0	84	1.02	1.52	3.88	72	0.20	1.60	0
21 <i>Protium strumosum</i>	72	1.00	2.11	0	45	0.77	1.08	0.73	30	0.90	3.76	0
22 <i>Pseudolmedia laevis</i>	70	1.05	0.64	0	57	1.13	0.86	1.13	43	0.72	1.34	0
23 <i>Scleronema micranthum</i>	184	1.74	0.85	0	128	2.17	1.13	0.39	89	1.53	4.41	0
24 <i>Senefeldera macrophylla</i>	150	0.65	1.04	0	124	0.68	2.26	4.97	81	0.25	2.81	0
25 <i>Swartzia tomentifera</i>	48	1.67	0.93	0	38	0.72	1.27	2.45	23	0.89	2.48	0
26 <i>Tetragastris panamensis</i>	117	0.84	0.76	0	71	0.82	1.57	0.69	44	0.22	1.31	0
27 <i>Theobroma sylvestre</i>	108	0.46	1.82	0.62	63	0.21	1.27	2.46	50	0.08	2.28	0
28 <i>Unonopsis duckei</i>	74	1.00	0.90	0	28	0.49	2.23	2.23	13	0.20	4.32	0
29 <i>Virola calophylla</i>	73	0.85	2.08	0.31	48	1.01	3.72	1.65	45	0.67	3.76	0
30 <i>Zygia ramiflora</i>	72	0.52	0.93	0	30	0.42	2.09	2.09	22	0.06	2.59	0

Tabela S2. Valore médios de 7 características funcionais para 30 espécies arbóreas abundantes na Amazônia central. Coluna de números em negrito do lado de cada característica funcional indica o número de indivíduos utilizados na obtenção do valor médio.

Espécie	WD	WDMC	LA	SLA	LDMC	XylProp	Al:As
<i>Andira micrantha</i>	0.62 6	541.52 6	363.63 6	17.92 6	473.59 6	0.56 3	1.70 3
<i>Brosimum rubescens</i>	0.66 15	573.53 12	49.76 15	15.33 15	429.03 15	0.59 9	1.50 5
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	0.45 13	453.24 13	229.40 14	8.72 13	443.69 14	0.39 8	2.06 6
<i>Duguetia flagellaris</i>	0.68 50	543.75 49	84.04 52	13.00 50	471.29 50	0.30 45	1.50 47
<i>Eperua glabriflora</i>	0.53 5	523.11 5	279.01 5	13.25 4	453.35 3	0.48 2	2.76 2
<i>Eschweilera coriacea</i>	0.64 10	567.23 10	153.68 11	10.35 11	439.80 11	0.54 7	1.60 7
<i>Eschweilera tessmannii</i>	0.69 10	601.58 10	74.56 10	10.10 10	455.41 10	0.52 7	1.52 5
<i>Eschweilera truncata</i>	0.60 4	572.90 5	96.92 3	9.41 5	527.14 5	0.45 5	1.64 5
<i>Eschweilera wachenheimii</i>	0.67 13	579.38 14	57.77 14	11.89 14	483.54 14	0.54 10	1.64 11
<i>Helianthostylis sprucei</i>	0.65 11	611.27 11	28.81 12	16.39 13	482.07 13	0.64 11	1.29 11
<i>Henriettella caudata</i>	0.64 11	551.19 11	94.28 12	16.60 11	519.89 10	0.61 10	1.40 10
<i>Licania micrantha</i>	0.74 13	613.44 14	76.37 15	9.74 16	503.52 16	0.48 7	2.03 7
<i>Mabea speciosa</i>	0.54 13	538.09 14	71.23 12	14.82 14	418.50 14	0.68 5	0.98 7
<i>Micropholis guyanensis</i>	0.64 11	597.00 12	95.79 10	8.80 11	483.43 10	0.54 7	1.29 8
<i>Paypayrola grandiflora</i>	0.56 3	508.38 3	148.25 4	11.81 5	483.54 5	0.56 3	1.11 3
<i>Pourouma ovata</i>	0.48 10	478.36 10	174.88 9	14.55 10	401.77 10	0.44 6	1.70 6
<i>Protium divaricatum</i>	0.56 13	518.68 13	215.61 13	15.05 14	487.21 12	0.60 10	1.08 10

<i>Protium grandifolium</i>	0.42	11	449.56	8	582.64	19	13.82	18	426.19	19	0.51	8	1.02	8
<i>Protium hebetatum</i>	0.55	42	506.11	40	445.22	44	13.12	41	529.13	42	0.52	29	1.23	29
<i>Protium paniculatum</i>	0.48	8	501.96	7	529.84	12	11.90	12	508.02	12	0.57	5	0.93	5
<i>Protium strumosum</i>	0.50	9	444.79	8	363.41	10	15.33	9	517.50	10	0.47	4	2.34	4
<i>Pseudolmedia laevis</i>	0.56	5	502.91	4	97.40	6	13.78	6	459.61	6	0.55	4	1.27	4
<i>Scleronema micranthum</i>	0.60	5	552.45	5	107.36	5	17.94	5	406.95	5	0.42	2	1.79	2
<i>Senefeldera macrophylla</i>	0.59	28	572.63	27	138.95	31	12.97	29	459.50	30	0.59	8	1.23	8
<i>Swartzia tomentifera</i>	0.60	6	546.32	6	546.05	9	8.92	7	481.91	8	0.53	5	1.33	5
<i>Tetragastris panamensis</i>	0.70	9	485.65	9	347.07	11	12.31	12	485.09	12	0.55	4	1.69	5
<i>Theobroma sylvestre</i>	0.58	12	431.20	11	143.61	11	14.07	13	427.70	13	0.45	10	1.84	10
<i>Unonopsis duckei</i>	0.61	5	600.62	3	70.87	5	14.28	5	514.48	5	0.46	5	1.36	5
<i>Virola calophylla</i>	0.43	10	492.14	10	116.15	10	9.82	9	410.44	10	0.48	4	2.17	4
<i>Zygia ramiflora</i>	0.78	9	617.73	11	463.51	9	15.49	10	528.87	10	0.47	8	2.24	9

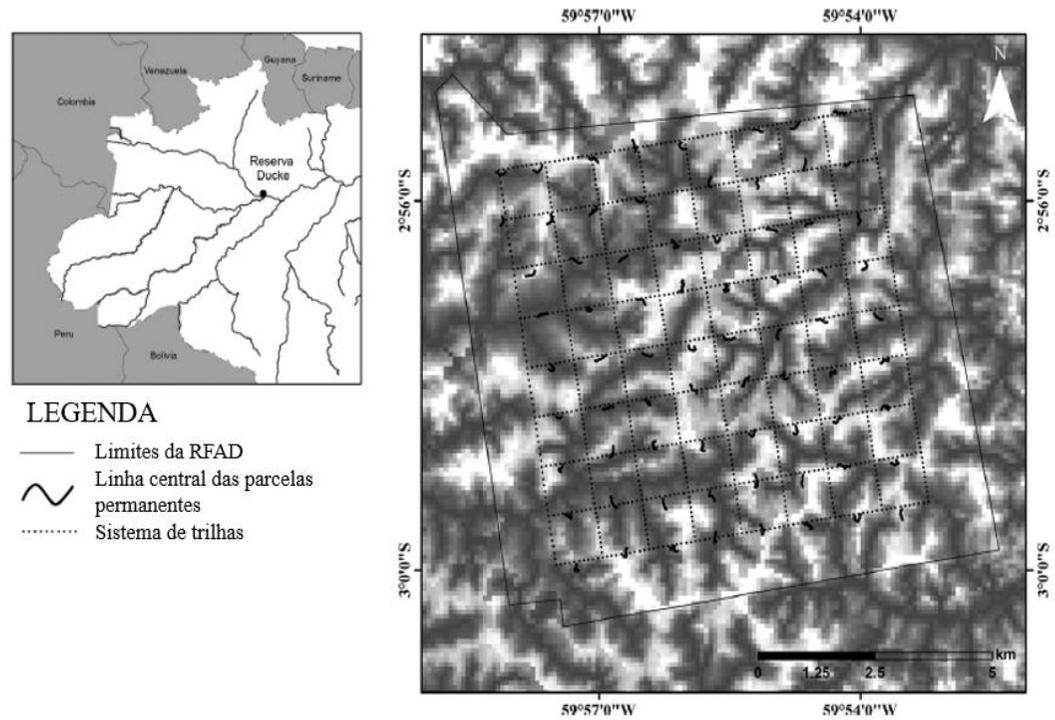


Figura S1. Ao lado esquerdo, localização da Reserva Ducke, Manaus, Brasil. À direita, sistema de grade da RFAD, com as 72 parcelas permanentes uniformemente distribuídas. As linhas centrais das parcelas seguem o contorno altitudinal da topografia local. Fonte: Adaptado de Schiatti *et al.* (2014).

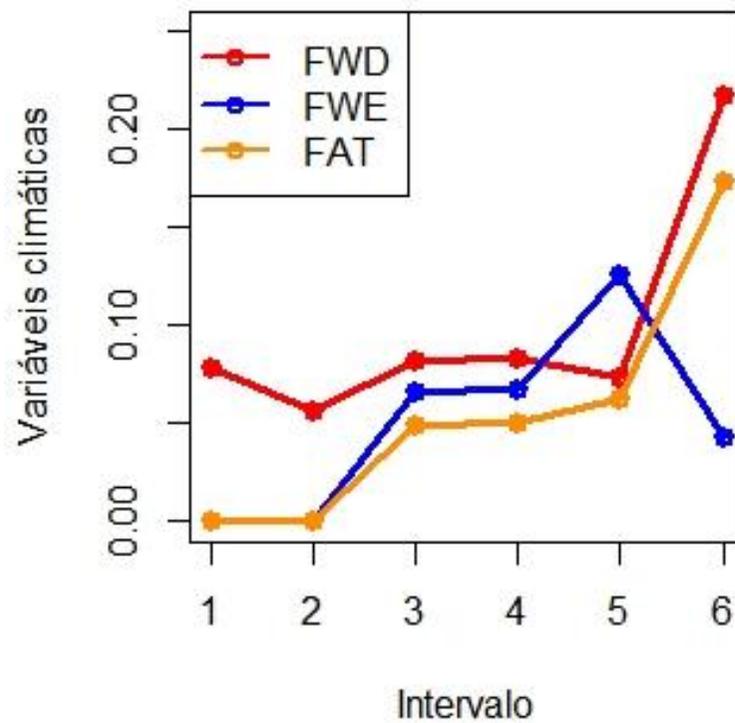


Figura S2. Valores das anomalias do clima ao longo dos seis intervalos. Vermelho: FWD, Frequência de anomalias de déficit hídrico; Azul: FWE, Frequência de anomalias de excesso hídrico; Laranja: FAT, Frequência de anomalias de temperatura.

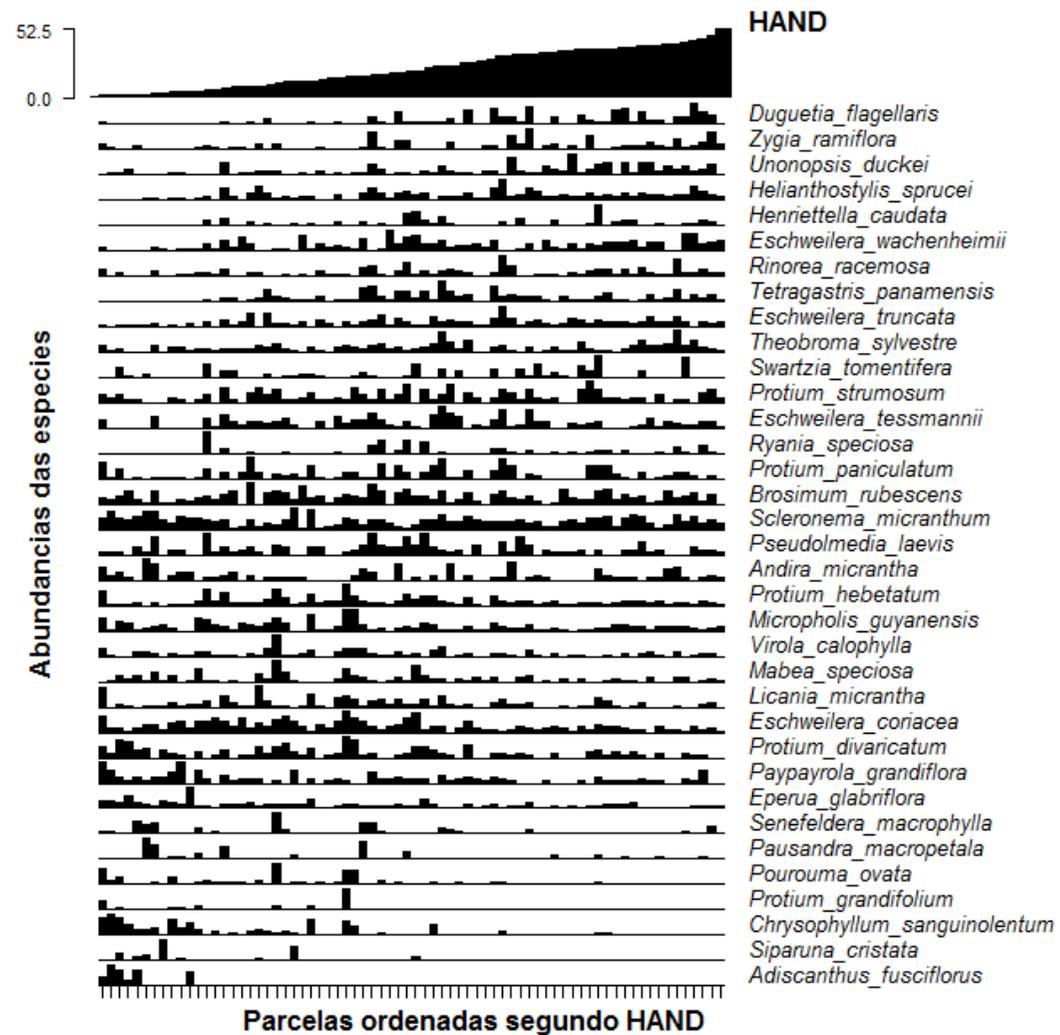


Figura S3. Distribuição dos indivíduos das 30 espécies arbóreas ao longo das 72 parcelas da RFD (baseado no censo 1).

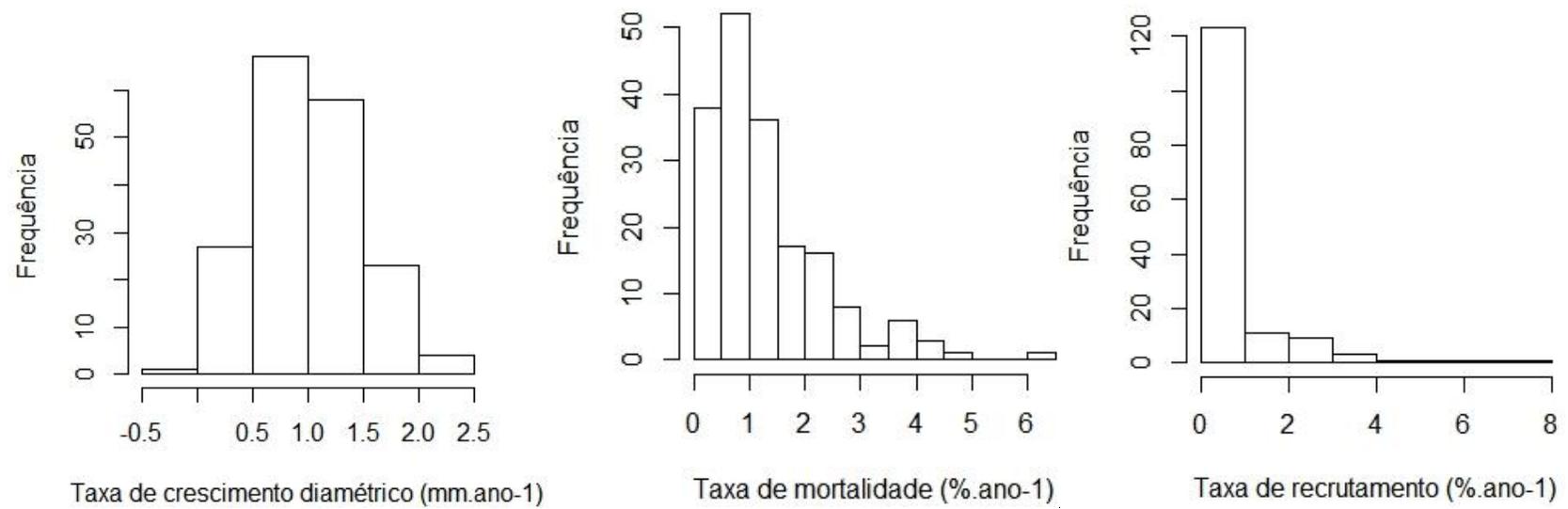


Figura S4. Distribuição de frequência das taxas de crescimento diamétrico, mortalidade, e recrutamento ao longo dos seis intervalos.

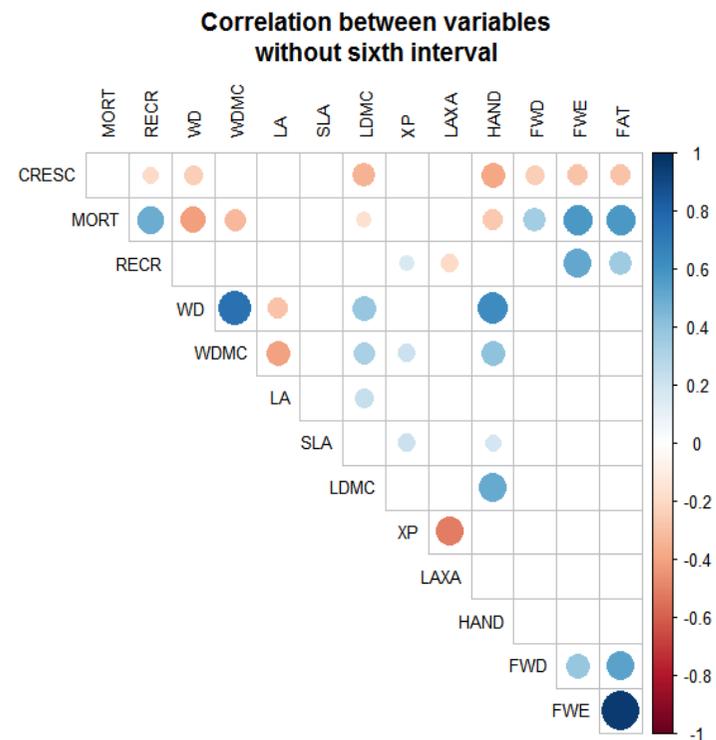
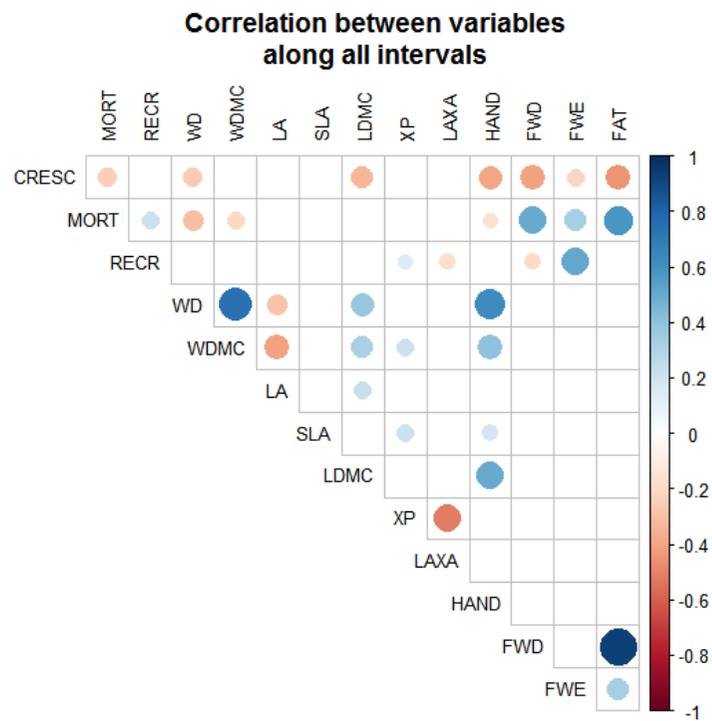


Figura S5. Matriz de correlação de Pearson entre as variáveis ao longo dos intervalos. Esquerda, matriz de correlação ao longo dos seis intervalos. Direita, matriz de correlação sem o sexto intervalo (válido para a análise do recrutamento).

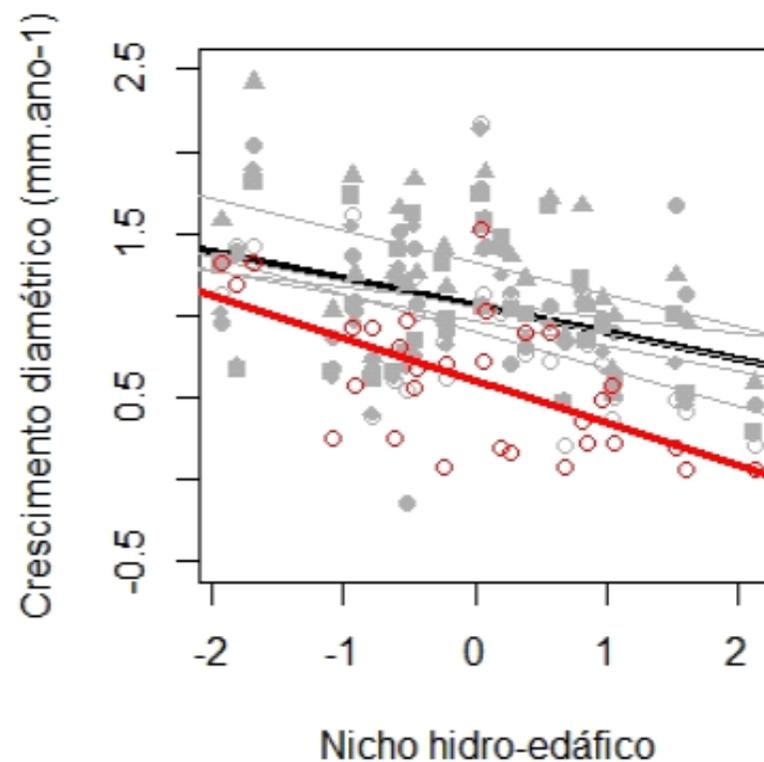
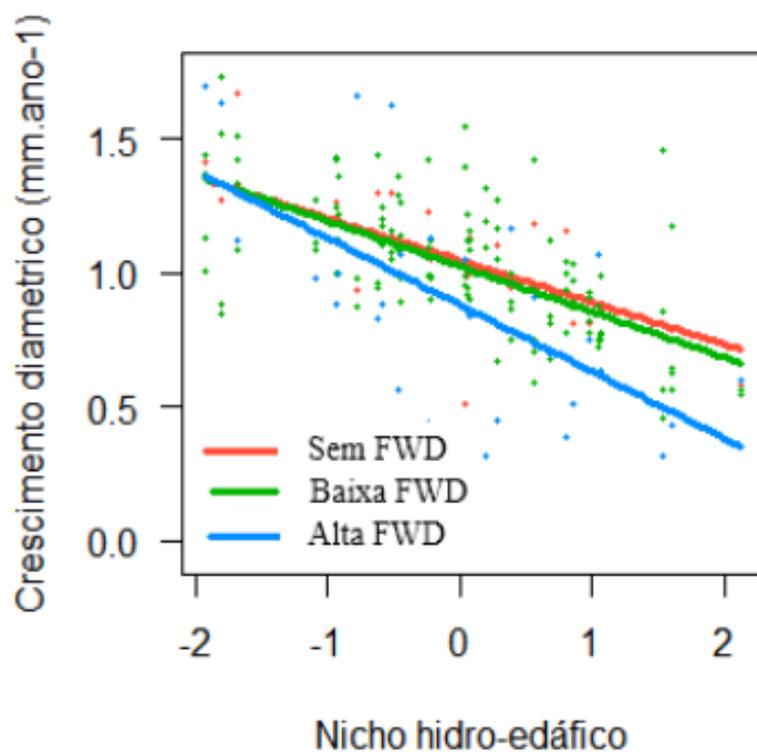


Figura S6. Interação do nicho hidro-edáfico com as anomalias de déficit hídrico sobre o crescimento diamétrico das 30 espécies ao longo dos intervalos. Esquerda: efeito parcial da interação não incluída nos melhores modelos ($\Delta AIC= 5.5$). Direita: Efeito do nicho hidro-edáfico dentro de cada intervalo. Linha preta: tendência no crescimento ao longo dos cinco primeiros intervalos. Linha vermelha: tendência no crescimento no intervalo de maior déficit hídrico (sexto intervalo, 2014-2016).

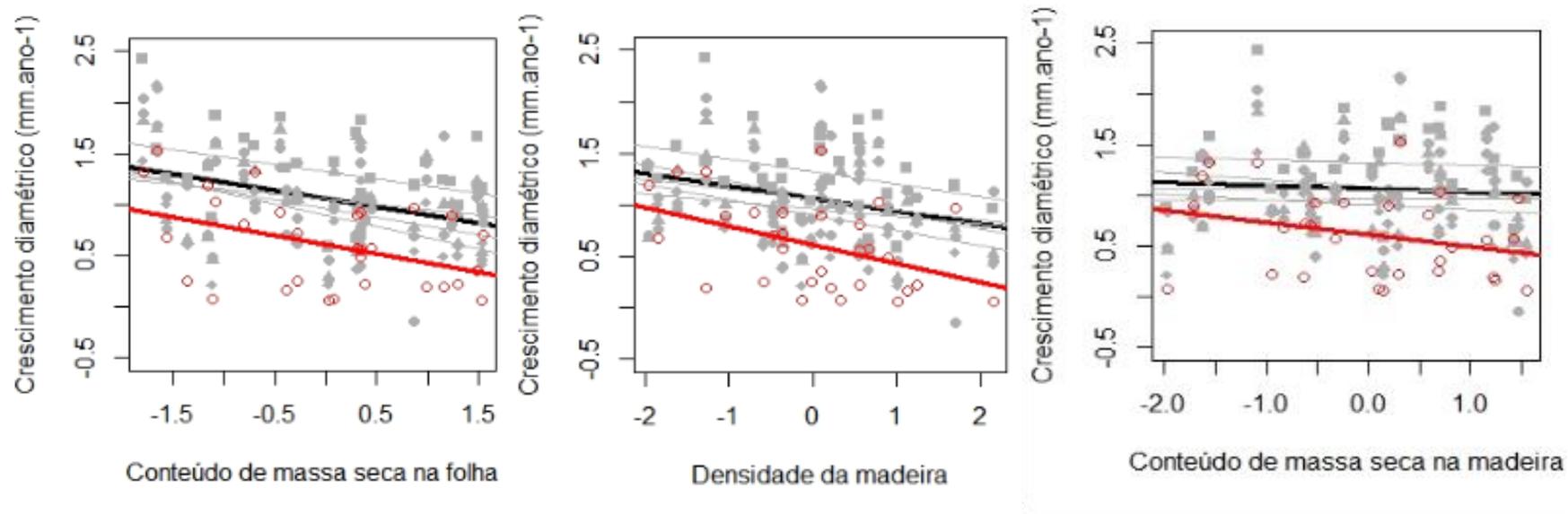


Figura S7. Efeito do conteúdo de massa seca na folha (esquerda), da densidade da madeira (médio) e do conteúdo de massa seca na madeira (direita) sobre o crescimento diamétrico das 30 espécies ao longo do tempo. Linha preta: tendência do crescimento médio ao longo dos cinco primeiros intervalos. Linha vermelha: tendência do crescimento médio no intervalo de maior déficit hídrico (sexto intervalo, 2014-2016).

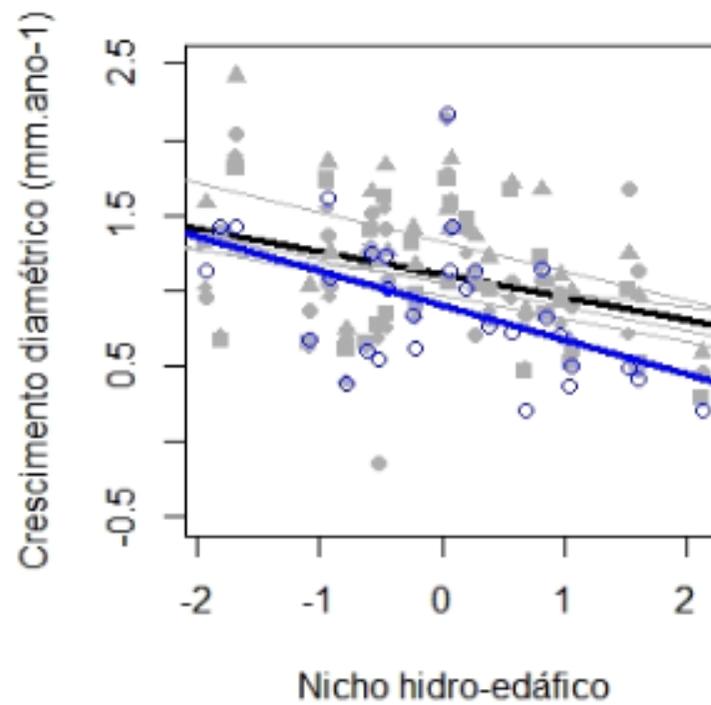


Figura S8. Efeito do nicho hidro-edáfico sobre o crescimento diamétrico das 30 espécies ao longo do tempo. Linha preta: tendência do crescimento médio ao longo dos quatro primeiros intervalos. Linha azul: tendência do crescimento médio no intervalo de maior excesso hídrico (quinto intervalo, 2007-2014).

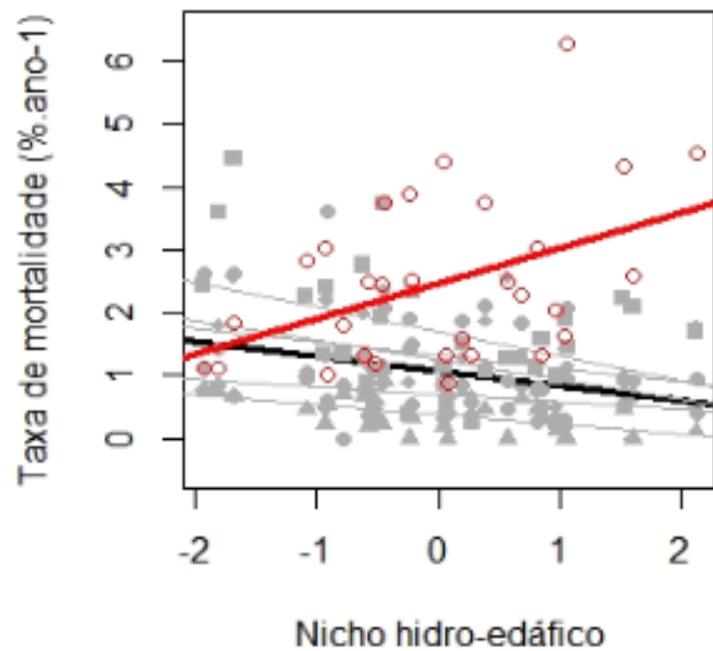


Figura S9. Efeito do nicho hidro-edáfico sobre a taxa de mortalidade das 30 espécies ao longo do tempo. Linha preta: tendência na mortalidade ao longo dos cinco primeiros intervalos. Linha vermelha: tendência na mortalidade no sexto intervalo (2014-2016).

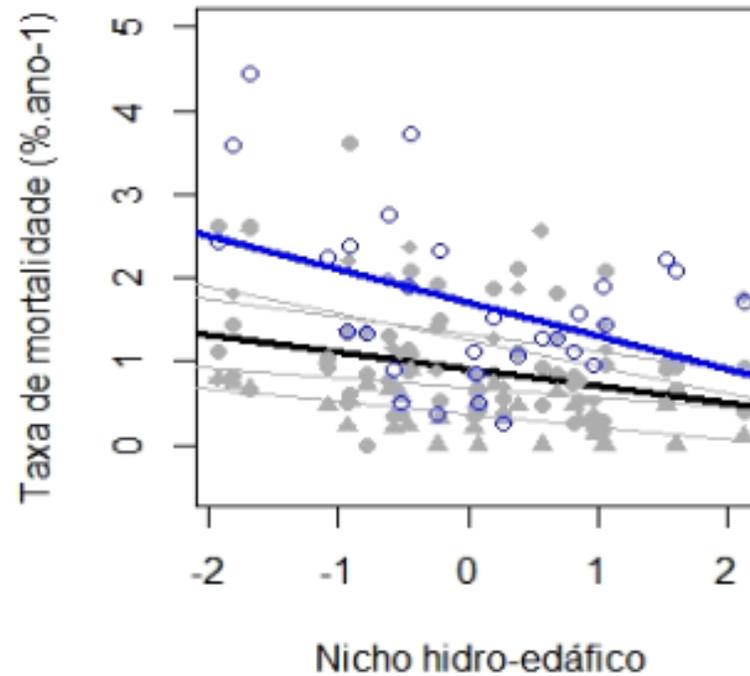


Figura S10. Efeito do nicho hidro-edáfico sobre a taxa de mortalidade das 30 espécies ao longo do tempo. Linha preta: tendência da mortalidade ao longo dos quatro primeiros intervalos. Linha azul: tendência da mortalidade no intervalo de maior excesso hídrico (quinto intervalo, 2007-2014).

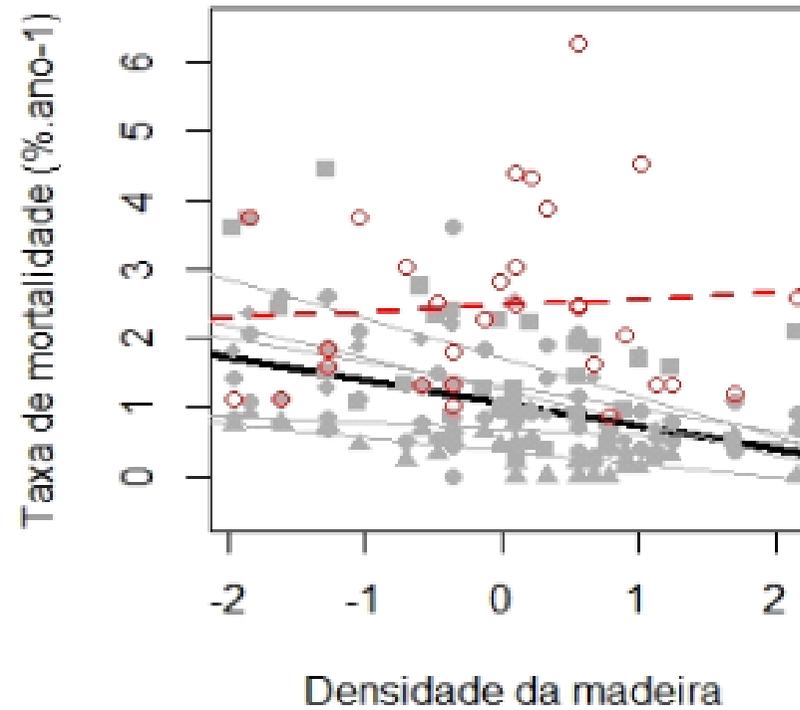


Figura S11. Efeito da densidade da madeira sobre a taxa de mortalidade das 30 espécies ao longo do tempo. Linha preta: tendência da mortalidade ao longo dos cinco primeiros intervalos. Linha vermelha: tendência da mortalidade no sexto intervalo (2014-2016), evidenciando a pouca influência ($R^2 \sim 0$; $p = 0.69$) dessa característica funcional frente a condições climáticas extremas.

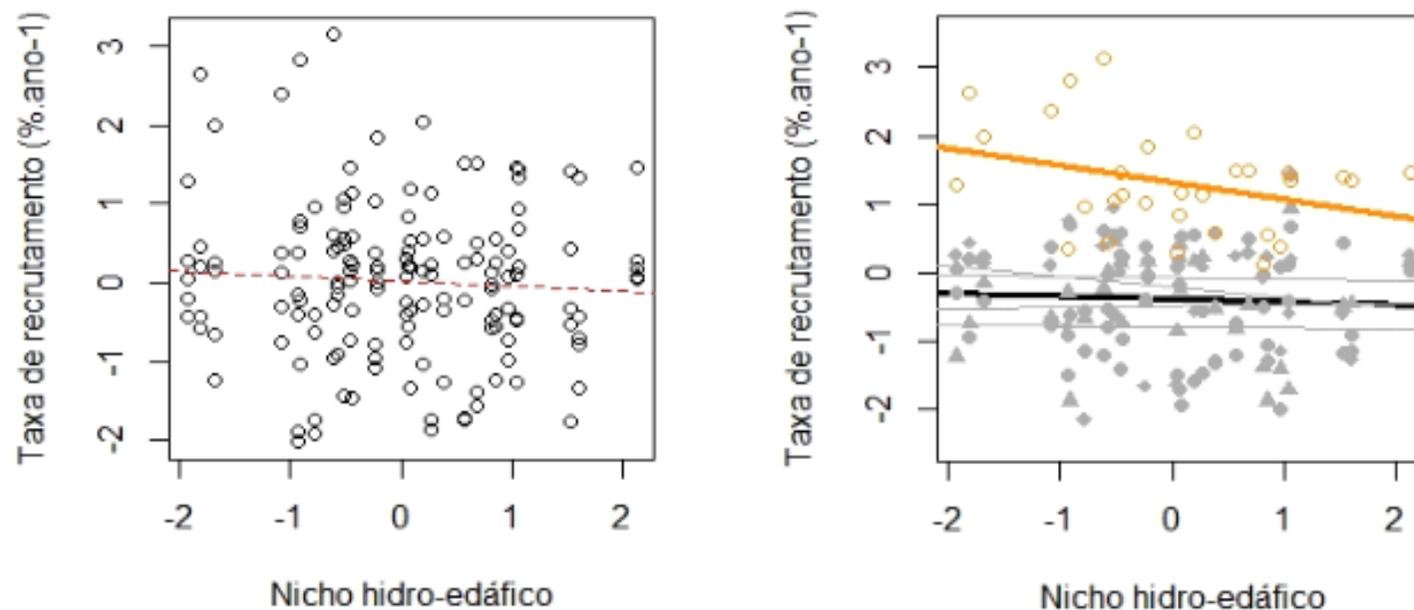


Figura S12. Efeito do nicho hidro-edáfico sobre a taxa de recrutamento (valores normalizados) das 30 espécies. Esquerda: efeito não significativo ($R^2 \sim 0$; $p=0.44$) do nicho hidro-edáfico ao longo dos cinco intervalos de tempo. Direita: efeito do nicho hidro-edáfico dentro de cada intervalo. Linha preta: tendência do recrutamento ao longo dos quatro primeiros intervalos. Linha laranja: tendência do recrutamento no intervalo de maior excesso hídrico (quinto intervalo, 2007-2014).

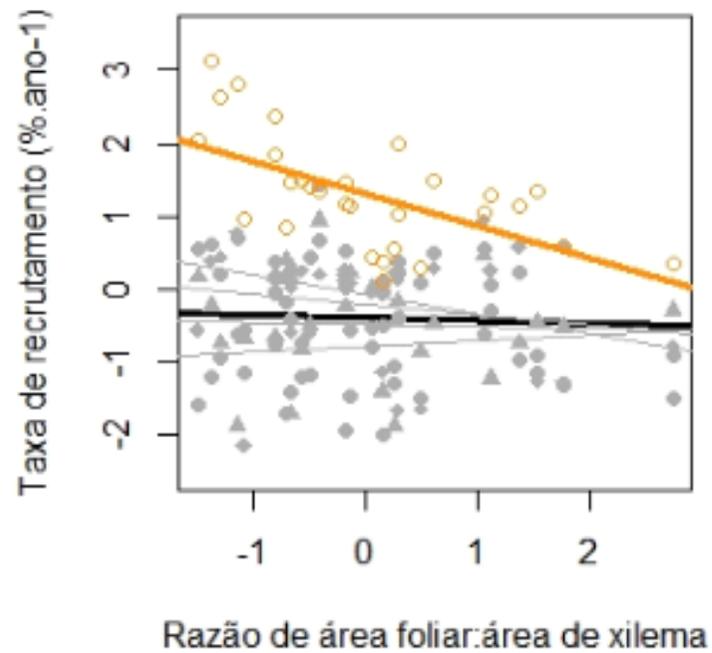


Figura S13. Efeito da razão de área foliar: área de xilema sobre a taxa de recrutamento (valores normalizados) das 30 espécies ao longo do tempo. Linha preta: tendência do recrutamento ao longo dos quatro primeiros intervalos. Linha laranja: tendência do recrutamento no intervalo de maior excesso hídrico (quinto intervalo, 2007-2014).