

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

O PAPEL DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS E COMPETIÇÃO POR LUZ NA
VARIAÇÃO INTRA-ANUAL DO DIÂMETRO DE OITO ESPÉCIES ARBÓREAS
SOB EFEITO DE FRAGMENTAÇÃO NA AMAZÔNIA CENTRAL

FELIPE MARCINIAK FERREIRA

MANAUS, AMAZONAS

JUNHO, 2019

FELIPE MARCINIAK FERREIRA

O PAPEL DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS E COMPETIÇÃO POR LUZ NA
VARIAÇÃO INTRA-ANUAL DO DIÂMETRO DE OITO ESPÉCIES ARBÓREAS
SOB EFEITO DE FRAGMENTAÇÃO NA AMAZÔNIA CENTRAL

ORIENTADORA: DRA. JULIANA SCHIETTI

CO-ORIENTADOR: RAFAEL LEANDRO DE ASSIS

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



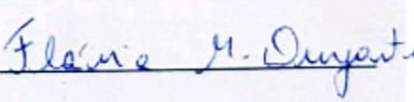
DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA

Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado de FELIPE MARCINIAC FERREIRA aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 18 de junho de 2019.

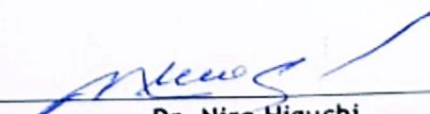
Aos dezoito dias do mês de junho de 2019, às 09h00, na Sala de Aula I do PPG-CFT, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: "O PAPEL DE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS E COMPETIÇÃO POR LUZ NA VARIAÇÃO INTRA-ANUAL DO DIÂMETRO DE OITO ESPÉCIES ARBÓREAS SOB EFEITO DE FRAGMENTAÇÃO 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), BRUCE WALKER NELSON (INPA) e FLÁVIA MACHADO DURGANTE (INPA). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dr (a) Juliana Schietti de Almeida (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

aprovação por unanimidade

A sessão foi encerrada às 11:15 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	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado (a)	<input type="checkbox"/> Reprovado (a)	
Dr (a) BRUCE WALKER NELSON	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado (a)	<input type="checkbox"/> Reprovado (a)	
Dr (a) FLÁVIA MACHADO DURGANTE	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado (a)	<input type="checkbox"/> Reprovado (a)	


Dra. Juliana Schietti de Almeida
Presidente da Banca / Orientadora


Dr. Niro Higuchi
Coordenador do PPG-CFT

M319p Ferreira, Felipe Marciniak

O Papel de Características Funcionais e Competição por Luz na Variação Intra-annual do Diâmetro de Oito Espécies Arbóreas sob Efeito de Fragmentação na Amazônia Central / Felipe Marciniak Ferreira; orientadora Juliana Schietti; coorientador Rafael Assis. -- Manaus:[s.l], 2019.

75 f.

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

1. Dendrômetros. 2. fragmento florestal. 3. estratégia funcional. 4. floresta tropical. 5. desmatamento. I. Schietti, Juliana, orient. II. Assis, Rafael, coorient. III. Título.

CDD: 333.75

Sinopse

Esse é um dos primeiros estudos que investigou se há diferenças no crescimento, na estratégia funcional e na variação diâétrica de espécies arbóreas coespecíficas em floresta contínua madura e em fragmentos florestais na Amazônia central. Algumas espécies de árvores remanescentes em fragmentos florestais podem manter o mesmo ritmo de crescimento de árvores em florestas contínuas através da aclimação das características funcionais. O efeito da variabilidade climática na variação no diâmetro de árvores na Amazônia Central depende do habitat, salientando a importância das características funcionais como moduladoras dos incrementos e encolhimentos diamétricos em resposta às condições ambientais do habitat.

Palavras-chave: *Dendrômetros, fragmento florestal, estratégia funcional, floresta tropical, desmatamento.*

DEDICATÓRIA

“Se por amor às florestas um homem caminha por elas metade do dia, corre o risco de ser considerado um vagabundo. Mas se usa seu tempo para especular, ceifando a mata e tornando a terra careca antes do que deveria, ele é visto como um cidadão industrioso e empreendedor.” Henry David Thoreau.

*Pelos que caminham por amor às florestas,
dedico*

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais do INPA e a CAPES pela bolsa e à grande oportunidade de fazer um mestrado na Amazônia.

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

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) Programa de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) por financiar parte deste trabalho através da Chamada MCTI/CNPq/FNDCT – Ação Transversal – nº68/2013.

À minha orientadora Juliana Schiatti e meu coorientador Rafael Leandro de Assis por todo apoio, ensino, amizade e confiança.

Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) e ao Laboratório de Biodiversidade e Ecologia Vegetal pelo apoio técnico e logístico, e pela oportunidade de conhecer pessoas maravilhosas que dedicam sua vida pela pesquisa e conservação da floresta Amazônica.

À família vegetal por realmente se tornar parte da minha família em Manaus e por todas as interações sociais e científicas.

Aos amigos e colegas que auxiliaram na construção deste trabalho e tornaram estes dois anos mais prazerosos, Bárbara, Arildo, Vinícius, Davieliton, Natália, Laura, Laetitia, Erick e Gustavo pela amizade, pela paciência, pelo companheirismo e pelo apoio.

Aos técnicos de campo pela amizade e pelo auxílio nas coletas de dados e amostras em campo, especialmente ao Osmildo (bacuzinho) e José (zelão).

Aos amigos de todos os cantos por compartilhar felicidade, tristeza, carinho, scripts, festas, bebedeiras, comilanças, ideias e ideais. Grato por tornarem este mestrado mais leve. ☺

À minha família. Agradeço todo o amor, carinho e por sempre acreditarem em mim, sem medirem esforços para que eu possa alcançar meus sonhos.

À Natureza, por permitir essa metamorfose ambulante.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	8
LISTA DE FIGURAS.....	9
INTRODUÇÃO.....	12
CAPÍTULO I.....	15
Summary.....	17
Resumo.....	19
Introdução.....	21
Material e métodos.....	24
Resultados.....	31
Discussão.....	34
Agradecimentos.....	46
Referências.....	47
Tabelas.....	60
Figuras.....	64
Material suplementar.....	71

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies selecionadas para o estudo, número de indivíduos em cada habitat e tipo de fenologia foliar. FC: Floresta contínua. FF: Fragmento florestal. NE: Não encontrado.....	58
Tabela 2. Resumo das características funcionais incluído, o tipo de característica, abreviação, unidades, média, 5 th percentil, 95 th percentil, e coeficiente de variação (CV) dos valores de características de 146 indivíduos e oito pares de espécies em florestas maduras contínuas (linha superior) e fragmentos florestais (linha inferior).....	59
Tabela 3. Visão geral de nove modelos sobre como o ambiente (P, PP, TN max e VWC max), características funcionais (HD e SATC) e a exposição à luz (IIC) afetam os incrementos diamétricos de 146 árvores em habitats de florestas maduras contínuas e fragmentos florestais de terra firme na Amazônia Central.....	60
Tabela 4. Visão geral de nove modelos sobre como o ambiente (P, PP, T max e VWC max), características funcionais (HD, SATC e SAP) e a exposição à luz (IIC) afetam os encolhimentos diamétricos de 146 árvores em habitats de florestas maduras contínuas e fragmentos florestais de terra firme na Amazônia Central.....	61

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área experimental do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) indicando as seis áreas de coleta deste estudo - Dimona, Porto Alegre, Cabo Frio, Colosso, Florestal e Km 37. Em amarelo, parcelas na floresta madura contínua e em vermelho, parcelas nos fragmentos florestais.....62

Figura 2. Esquema da metodologia utilizada no índice de competição por luz (ICL). Foram considerados como indivíduos competidores por luz todas as árvores com DAP \geq DAP do indivíduo focal em uma parcela circular de raio variável. O raio de cada parcela foi definido como a distância (d) entre o caule do indivíduo focal e o caule mais distante que teve sua copa tocando ou cobrindo parte da copa do indivíduo focal.....62

Figura 3. Taxa de crescimento anual (esquerda), taxa de crescimento relativo anual (direita), para oito espécies com indivíduos ocorrendo em habitats contrastantes ("Florestas" são áreas florestais maduras e contínuas, e "Fragmentos" são áreas florestais perturbadas (10 ha), que foram isoladas da floresta no passado). As linhas conectam valores médios de crescimento de indivíduos da mesma espécie em habitats diferentes. As linhas pontilhadas indicam espécies com menos de cinco indivíduos apresentando crescimento em um dos habitats no período de dois anos. Os valores de significância para o teste *t* pareado excluem essas espécies que não apresentaram mais de cinco indivíduos com crescimento.....63

Figura 4. Taxa de crescimento relativo sazonal (RGRs) para oito espécies com indivíduos ocorrendo em habitats contrastantes ("Florestas" são áreas florestais maduras e contínuas, e "Fragmentos" são áreas florestais perturbadas (10 ha), que foram isoladas da floresta no passado). A "seca" (julho-setembro) e a "chuva" (novembro-janeiro) correspondem aos intervalos de menor e maior precipitação acumulada no ano corrente, respectivamente. As linhas conectam valores médios de crescimento de indivíduos da mesma espécie em habitats diferentes. As linhas pontilhadas indicam espécies com menos de cinco indivíduos apresentando crescimento em um dos habitats no período de dois anos. Os valores de significância para o teste *t* pareado excluem essas espécies que não apresentaram mais de cinco indivíduos com crescimento.....64

Figura 5. Análise de componentes principais para as características funcionais dos 146 indivíduos de oito espécies ocorrendo em floresta madura contínua e fragmentos

florestais. As formas separam os indivíduos e espécies de diferentes habitats (círculo = floresta madura contínua e triângulo = fragmento florestal). As elipses no centro indicam a direção em que os indivíduos se separam em relação aos diferentes habitats de acordo com suas características funcionais (elipse vermelha = floresta madura contínua e elipse azul = fragmento florestal).....65

Figura 6. Área foliar específica (esquerda) e proporção de área de xilema ativo (direita) tendem a ser maiores em indivíduos da mesma espécie ocorrendo em fragmentos florestais do que em florestas maduras contínuas. As linhas conectam valores médios de características de indivíduos da mesma espécie em habitats diferentes. Os valores de significância para o teste *t* pareado são mostrados para cada comparação.....65

Figura 7. Parciais do modelo de incremento diamétrico utilizando o melhor conjunto de características funcionais. Todas as variáveis são apresentadas aqui como valores parciais da regressão múltipla, e não valores absolutos. RGR_{incremento} são valores positivos da taxa de crescimento relativo. Quanto maior os valores desse eixo, maiores foram os incrementos observados. HD: razão altura:diâmetro. SATC*habitat: interação da razão área de xilema ativo:área de copa com o habitat.....66

Figura 8. Parciais do modelo de incremento diamétrico utilizando dados locais de conteúdo volumétrico máximo de água no solo (VWC max, A), o melhor conjunto de características funcionais e interação com habitat (B e C) e, parcial do segundo melhor modelo utilizando dados locais de temperatura máxima noturna (TN max, D). Todas as variáveis são apresentadas aqui como valores parciais da regressão múltipla, e não valores absolutos. RGR_{incremento} são valores positivos da taxa de crescimento relativo. Quanto maior os valores desse eixo, maiores foram os incrementos observados. HD: razão altura:diâmetro. SATC*habitat: interação da razão área de xilema ativo:área de copa com o habitat (Floresta contínua e Fragmento).....66

Figura 9. Parciais do modelo de encolhimento diamétrico utilizando dados regionais de precipitação (P), melhor conjunto de características funcionais e índice de iluminação de copa (IIC). Todas as variáveis são apresentadas aqui como valores parciais da regressão múltipla, e não valores absolutos. RGR_{encolhimento} são valores negativos da taxa de crescimento relativo. Quanto maior os valores desse eixo, maiores foram os encolhimentos observados. SATC*habitat: interação da razão área de xilema ativo:área de copa com o habitat. HD: razão altura:diâmetro. SAP*habitat: interação da proporção de área de xilema ativo com habitat.....67

Figura 10. Parciais do modelo de encolhimento diamétrico utilizando dados locais de temperatura máxima (T max) e melhor conjunto de características funcionais (SAP e HD). Todas as variáveis são apresentadas aqui como valores parciais da regressão múltipla, e não valores absolutos. RGRencolhimento são valores negativos da taxa de crescimento relativo. Quanto maior os valores desse eixo, maiores foram os encolhimentos observados. HD: razão altura:diâmetro. SAP*habitat: interação da proporção de área de xilema ativo com habitat.....68

INTRODUÇÃO

O desmatamento e a mudança do clima

As florestas tropicais constituem mais da metade do carbono total da biomassa acima do solo (Houghton *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2015) e aproximadamente metade do sumidouro de carbono global das florestas da Terra (Baccini *et al.*, 2012). A Amazônia constitui aproximadamente 50% dos remanescentes de florestas tropicais do mundo (Negrón-Juárez *et al.*, 2018), mas também têm as maiores taxas de desmatamento (Laurance *et al.*, 2001), até 2015 a Amazônia brasileira havia perdido 19,5% de sua floresta (INPE, 2015). O desmatamento é um dos principais precursores das mudanças climáticas (Malhi *et al.*, 2008; Baccini *et al.*, 2012), e responsável por grande parte das emissões globais de CO₂. Modelos ecossistêmicos mostram aumento na intensidade e frequência de eventos climáticos extremos, com mudanças na temperatura, na concentração de CO₂ atmosférico, e na distribuição sazonal e interanual da precipitação (Malhi & Wright, 2004; Malhi *et al.*, 2009; Field *et al.*, 2012; Bonal *et al.*, 2016). Em florestas tropicais o regime de chuvas e a duração da estação seca influenciam o crescimento diamétrico das árvores, podendo reduzir a capacidade dessas florestas de absorver carbono (Malhi *et al.*, 2009; Phillips *et al.*, 2009; Wagner *et al.*, 2014). Portanto é importante entender como o desmatamento e as mudanças climáticas estão afetando o crescimento diamétrico das árvores, principal estoque de carbono em biomassa (Segura & Kanninen, 2005).

Fragmentação florestal

O desmatamento também amplia a borda da floresta e altera sua estrutura, causando a fragmentação florestal, estes habitats armazenam menos biomassa acima do solo do que florestas intactas (Laurance *et al.*, 2011; Haddad *et al.*, 2015). O espaço aberto nas bordas das florestas permite maior turbulência de ventos e entrada de radiação solar, aumentando a temperatura e diminuindo a umidade no solo, causando aumento de árvores exigentes de luz e nas taxas de mortalidade, principalmente de árvores grandes (Camargo & Kapos, 1995; Nascimento & Laurance, 2004; Schwartz *et al.*, 2017). Nos primeiros 100 m da borda de uma floresta na Amazônia central, 19 anos pós-fragmentação, houve redução de até 50% da biomassa acima do solo (Nascimento & Laurance, 2004). Entre 2001 e 2010, Numata & Cochrane, (2012) encontraram um incremento médio anual de

7000 km² na área de borda de florestas na Amazônia brasileira, totalizando ~ 545.000 km² em 2010. Estima-se que entre 126 e 221 Tg C foram emitidos para a atmosfera devido a efeitos de borda entre 2001 e 2010 na Amazônia brasileira (Numata *et al.*, 2011). Como tal, está se tornando crucial determinar se as mudanças climáticas intensificadas em fragmentos florestais estão causando a redução do crescimento diamétrico das árvores em relação às florestas contínuas, devido principalmente, a maior e mais rápida diminuição da umidade no solo nas estações secas (Camargo & Kapos, 1995; Laurance *et al.*, 2011).

A importância das características funcionais

A avaliação no nível individual de características funcionais talvez possa esclarecer os efeitos da fragmentação sobre o crescimento sazonal, isto é, o crescimento na estação seca e chuvosa de árvores tropicais. As características funcionais das plantas são características (morfológicas, fisiológicas, fenológicas) que indicam estratégias ecológicas e determinam como as plantas respondem a fatores ambientais (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Em 2011, Hérault *et al.* mostraram que o crescimento diamétrico de 50 espécies de árvores tropicais pode ser predito com precisão por quatro características funcionais, onde as taxas de crescimento do diâmetro aumentaram com o aumento da estatura adulta e área foliar e diminuíram com o aumento da densidade da madeira. Características funcionais como a razão altura:diâmetro (HD), a área foliar específica (SLA), a densidade da madeira (WD) e a área de xilema ativo (SA) podem relacionar-se mais diretamente às estratégias de crescimento (Wright *et al.*, 2010; van der Sande *et al.*, 2015). A HD está relacionada com a captação de luz do dossel e a alocação para a captura de recursos (Poorter *et al.*, 2005; King *et al.*, 2006). Altos valores de SLA indicam maior capacidade de captação de luz e taxa fotossintética (Reich *et al.*, 1997; Poorter *et al.*, 2009). Sabe-se que uma alta WD está relacionada com menores taxas de crescimento e altas taxas de sobrevivência da planta (Chave *et al.*, 2009; Fan *et al.*, 2012). A SA pode indiretamente aumentar as taxas de fotossíntese, sustentando o transporte de água para as folhas (Meinzer *et al.*, 2008).

A importância da competição por luz

As características funcionais medidas no nível individual são preditores mais fortes do crescimento dos indivíduos quando considerada a interação com indivíduos vizinhos e o contexto ambiental (Liu & Su, 2016). O desempenho individual também depende da competição dos vizinhos por luz, determinada pela composição e interações

individuais de cada espécie (Bonal *et al.*, 2016). Por isso, caracterizar a luz disponível para cada indivíduo é importante para entender a dinâmica das árvores em diferentes condições de luz (Keeling & Phillips, 2007). O primeiro passo para construir um índice de competição com vizinhos é determinar quais árvores são concorrentes potenciais, seus tamanhos e distância do indivíduo focal (Mctague & Weiskittel, 2016). Os principais índices de competição são baseados em raios da zona variável e amostragem da contagem angular, sendo o último mais indicado para selecionar concorrentes potenciais (Pedersen *et al.*, 2013; Mactague & Weiskittel, 2016). O efeito de vizinhança geralmente é analisado no nível individual, pois o desempenho e as características dos indivíduos dentre espécies podem variar substancialmente, devido a diferenças genéticas e ambientais (Von Oheimb *et al.*, 2011; Auger & Shipley, 2013; Iida *et al.*, 2014).

Efeitos no crescimento diamétrico

Embora a Floresta Amazônica seja a maior floresta tropical do mundo, fornecer serviços ecossistêmicos fundamentais para o bem-estar humano, vicissitudes impostas pelo desmatamento, mudanças climáticas, uso generalizado de fogo e desenvolvimento de novas infraestruturas tornam a região extremamente vulnerável às consequências da criação de novas bordas da floresta. Neste cenário de fragmentação florestal, a avaliação temporal das influências dos efeitos de borda ao longo da vida das árvores torna-se necessária para uma melhor compreensão de como as espécies são afetadas e reagem quando expostas a habitats alterados.

Considerando as previsões para as mudanças climáticas e a atual taxa de desmatamento, as condições microclimáticas das bordas de fragmento poderão se tornar ainda mais comuns na Amazônia. Apesar da Floresta Amazônica ser a maior floresta tropical do mundo, serviços ecossistêmicos vulnerável às consequências da criação de novas bordas da floresta. Caso as mudanças climáticas sejam intensificadas pela fragmentação das florestas tropicais e reduzam o crescimento diamétrico sazonal das plantas, fragmentos florestais podem ter os estoques de carbono superestimados, e a assimilação de carbono reduzida durante a estação seca. Aqui usamos parcelas permanentes de monitoramento da dinâmica em florestas intactas e em fragmentos florestais na Amazônia Central para (1) investigar o efeito da fragmentação no crescimento sazonal intraespecífico das oito espécies arbóreas mais abundantes em ambos habitats; (2) avaliar como a disponibilidade de luz e as características funcionais se relacionam com o crescimento sazonal de árvores sob efeito de fragmentação.

CAPÍTULO I

O Papel de Características Funcionais e Competição por Luz na Variação Intra-annual do Diâmetro de Oito Espécies Arbóreas sob Efeito de Fragmentação na Amazônia Central

FERREIRA, F. M.; ASSIS, R. L.; BRUM, B.; SCHIETTI, J.

Manuscrito em preparação para *Journal of Ecology*

O Papel de Características Funcionais e Competição por Luz na Variação Intra-annual do Diâmetro de Oito Espécies Arbóreas sob Efeito de Fragmentação na Amazônia Central

Felipe M Ferreira^{1*}, Rafael L. Assis², Bárbara Brum¹, Juliana Schietti^{3*}

¹Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. Ephigênio Sales 2239, 69060-20 Manaus, AM, Brazil; ²Coordenação ...; ³Coordenação de Pesquisa em Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. Ephigênio Sales 2239, 69060-20 Manaus, AM, Brazil.

*Authors for correspondence:

Felipe Marciniak Ferreira

Tel: +55 (92) 992843736

Email: marciniakferreira@gmail.com

Juliana Schietti

Email: jujuschietti@gmail.com

SUMMARY

1. There are microclimatic variations in continuous and fragmented mature forests, modulated by climatic seasonality. However, we do not know how species that persist in fragmented habitats differ in functional strategy and growth. The slow annual growth of some tropical tree species may be due to stagnation and seasonal shrinkage of the stem, but the literature is not consistent about which intrinsic and extrinsic factors are linked to shrinkage.
2. We investigated the variation in diameter of 146 individuals of eight abundant tree species in mature forest and remnants of forest fragments isolated for almost 40 years in the Brazilian Central Amazon. The availability of light, variations in precipitation, soil water volume and temperature, as well as several tree functional traits, were evaluated as predictors of diametric increase and shrinkage.
3. We used paired t-tests to evaluate whether the absolute (GR) and relative (RGR) annual growth rate, annual and seasonal (bimonthly dendrometric bands data), of 146 individuals varies according to climatic seasonality along two years, and if there is evidence of acclimatization in the functional traits of the individuals in the two habitats (continuous forest and forest fragment). We also tested which variables are best predictors of diametric increase and shrinkage.
4. There was greater annual GR of trees in the continuous forest, due to the larger average size of the trees in this habitat, but no differences in annual RGR. Seasonal RGR was higher in the rainier periods, with no differences among habitats, except in the rainiest period of 2018, where values were higher in individuals from the continuous forest. Individuals in the forest fragments had SAP almost 20% and SLA more than 25% larger in relation to individuals in the continuous forest. Some functional traits and climatic variables had different relationships between habitats and were the most important factors in explaining the variation of tree diameter increase and shrinkage. The availability of light had no relation with increase and shrinkage.
5. (Synthesis). We show that the effect of climatic seasonality on tree diameter variation in Central Amazonia depends on the habitat, emphasizing the importance of functional traits as modulators of diametric increments and shrinkage in response to

environmental conditions of the habitat. We also found evidence that some tree species remaining in forest fragments can maintain the same growth rate of trees in continuous forests by acclimatizing their functional trait values.

Key-words: dendrometers, forest fragment, functional strategy, rainforest, deforestation.

RESUMO

1. A fragmentação pode alterar a estrutura e funcionalidade de florestas tropicais, mas não sabemos como espécies arbóreas que persistem nos habitats fragmentados diferem no crescimento e na estratégia funcional de coespecíficas em florestas contínuas. Aqui investigamos se há diferenças no crescimento, na estratégia funcional e na variação diâétrica de espécies arbóreas coespecíficas em floresta contínua madura e em fragmentos florestais na Amazônia central.
2. Para isso, selecionamos 146 indivíduos de oito espécies arbóreas abundantes em floresta contínua madura e remanescentes em fragmentos florestais, que se distribuem ao longo do espectro de economia da madeira e ocupam desde o sub-bosque até o dossel superior da floresta. Usamos testes *t* pareados para investigar se os habitats selecionam diferenças nas taxas de crescimento diâétrico sazonais e anuais e na estratégia funcional. A identidade das árvores, determinadas características funcionais, variações na precipitação, volume de água no solo, na temperatura do ar e na disponibilidade de luz foram testadas como preditores de incrementos e encolhimentos diâétricos.
3. Árvores nos fragmentos florestais tiveram menores taxas de crescimento absoluto anual, moldada pelo menor tamanho médio das árvores neste habitat. Quando tiramos o efeito do tamanho, mostramos que não há diferenças nas taxas de crescimento relativo anual e sazonal entre habitats, exceto no período mais chuvoso de 2018, onde os indivíduos da floresta contínua cresceram mais. Apesar de não haver diferença de crescimento entre os habitats, os indivíduos nos fragmentos florestais tiveram proporção de xilema ativo (em relação a área basal) quase 20 % e área foliar específica mais de 25 % maiores em relação aos indivíduos na floresta contínua. A identidade das árvores explicou a maior parte dos incrementos diâétricos, enquanto algumas características funcionais e variáveis climáticas foram os fatores mais importantes na explicação dos encolhimentos no diâmetro das árvores.
4. Esse é um dos primeiros estudos que inferem sobre a resiliência das árvores que persistem frente às mudanças ambientais causadas pela fragmentação. Mostramos que mesmo tendo variação nas estratégias funcionais e ocupando diferentes estratos verticais no dossel, algumas espécies arbóreas podem manter o ritmo de crescimento

após a fragmentação através da aclimação das características funcionais em direção à aquisição de recursos.

5. (Síntese). Mostramos que o efeito da variabilidade climática na variação no diâmetro de árvores na Amazônia Central depende do habitat, salientando a importância das características funcionais como moduladoras dos incrementos e encolhimentos diamétricos em resposta às condições ambientais do habitat. Descobrimos que algumas espécies de árvores remanescentes em fragmentos florestais podem manter o mesmo ritmo de crescimento de árvores em florestas contínuas através da aclimação das características funcionais.

Palavras-chave: dendrômetros, fragmento florestal, estratégia funcional, floresta tropical, desmatamento.

INTRODUÇÃO

Florestas maduras contínuas são essenciais para sustentar a biodiversidade tropical (Gibson *et al.* 2011; Singh *et al.* 2019), no entanto o destino das florestas tropicais tem se tornado cada vez mais ligado a paisagens fragmentadas. A cada ano, aproximadamente 13 milhões de hectares de florestas tropicais em todo o mundo são convertidos em pastagens de agricultura e gado, reduzindo as florestas uma vez contínuas para pequenos remanescentes isolados (FAO, 2010). Cerca de 11,2% da área florestal das Américas é composta por fragmentos florestais menores que 10.000 ha (Taubert *et al.* 2018). A fragmentação resulta na formação de bordas de floresta, o que aumenta a mortalidade das árvores, muda o microclima e altera o desempenho e a composição de espécies (Laurance *et al.* 2011; Numata *et al.* 2011). Atualmente mais de 70% das florestas restantes no planeta ficam a 1 km da borda da floresta, sujeita aos efeitos degradantes da fragmentação, e 19% das florestas tropicais ficam a 100 m da borda (Haddad *et al.* 2015; Brinck *et al.* 2017). Por isso, compreender como os habitats fragmentados influenciam o desempenho individual e as estratégias funcionais das espécies arbóreas é fundamental para identificar os mecanismos que determinam a persistência ou mudança de composição de espécies em paisagens florestais fragmentadas.

Fatores ambientais, como disponibilidade hídrica e efeitos de borda podem funcionar como filtros que modulam características e o desempenho de comunidades arbóreas isoladas (Engelbrecht *et al.* 2007; Laurance *et al.* 2011). As características das espécies respondem às variações ambientais do habitat e definem estratégias de história de vida, que podem influenciar as taxas demográficas da população (McGill *et al.* 2006). Ao longo de 15 anos em florestas maduras contínuas no Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), muitas espécies de dossel e emergentes aumentaram em dominância ou densidade e muitas espécies de sub-bosque declinaram, mas não houve aumento de árvores pioneiras (Laurance *et al.* 2004). Em contraste houve declínios populacionais e extinções locais de muitos gêneros de árvores emergentes e de crescimento lento ao longo de 22 anos nos fragmentos florestais no PDBFF, assim como um aumento notável de gêneros de espécies pioneiras (Laurance *et al.* 2006). No entanto não há consenso sobre quais fatores controlam as mudanças sazonais e anuais no crescimento das árvores de florestas tropicais (Rowland *et al.* 2014; Longo *et al.* 2018). Entender como a sazonalidade climática atua sobre o crescimento diamétrico de árvores

sob efeito de fragmentação é fundamental para prever como as árvores podem responder às mudanças ambientais nesses habitats.

A fragmentação de florestas tropicais aumenta a entrada de luz e a temperatura e reduz a umidade no solo até 300 m da borda, causando a redução no crescimento da comunidade arbórea (Camargo & Kapos 1995; Laurance *et al.* 2011; Schwartz *et al.* 2017). A irradiância pode influenciar o crescimento diretamente através de diferenças no ganho de carbono, e indiretamente através de diferenças no particionamento de carbono (Veneklaas & Poorter 1998). Por isso, caracterizar a luz disponível para cada indivíduo é importante para entender a dinâmica das árvores em diferentes condições de luz (Keeling & Phillips 2007). Um estudo mostra que plântulas de espécies tropicais tolerantes à sombra transferem a maior parte de seu crescimento acima do solo para a substituição foliar quando fortemente sombreadas, enquanto as plântulas de espécies de dossel alocam cerca de 2/3 do crescimento acima do solo, independente da irradiação (King, 1991). Em períodos de grande cobertura de nuvens, como na estação chuvosa, a luz pode se tornar o principal fator limitante no desempenho das árvores tropicais (Graham *et al.* 2003). Além da luz disponível, as características de cada indivíduo arbóreo são ferramentas construtivas para entender as estratégias de crescimento em diferentes habitats (Westoby *et al.* 2002; McGill *et al.* 2006).

As características funcionais (morfo-fisio-fenológicas) das árvores conferem uma maior ou menor tolerância frente a mudanças nas condições ambientais ou eventos de mudança climática (Violle *et al.* 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013; Tng *et al.* 2018). Algumas espécies podem se aclimatar, alterando os valores de características funcionais para formarem uma estratégia que garanta a capacidade de sobrevivência e desenvolvimento em resposta às mudanças ambientais nos fragmentos florestais (Anderegg, 2015; Rodríguez-Alarcón *et al.* 2018). Em resposta à maior disponibilidade de luz nos fragmentos por exemplo, indivíduos arbóreos podem investir em uma maior área foliar específica para otimizar a captura de luz (Santiago & Wright 2007; Liu & Su 2016; Uriarte *et al.* 2018). Ou, em virtude de estresse hídrico por baixa disponibilidade de água, pode haver menor investimento no transporte de água no xilema e maior segurança hidráulica (Tng *et al.* 2018). Embora aclimações nas características funcionais sejam frequentemente inferidas (McGill *et al.* 2006; Poorter *et al.* 2010) e essas não pareçam bons preditores do crescimento individual em florestas maduras (Poorter *et al.* 2018), não está claro como as características funcionais determinam as estratégias de crescimento sazonal e anual de árvores sob efeito de fragmentação.

As variações intra-anuais no diâmetro do caule resultam principalmente do crescimento radial irreversível, desidratação/reidratação da casca e de células vivas, expansão e contração térmicas dos tecidos (Simonneau *et al.* 1993; Daudet *et al.* 2004). Por isso, o monitoramento diamétrico com dendrômetros podem fornecer informações sobre a dinâmica intra-anual da variação no diâmetro do caule em resposta a mudanças de curto prazo nas condições ambientais, como temperatura, umidade do solo e precipitação (Deslauriers *et al.* 2007; Dzenis *et al.* 2017).

Pouco se sabe como a fragmentação a longo prazo afeta a relação da composição funcional com a variação diamétrica sazonal intraespecífica de espécies arbóreas remanescentes. Além disso muitos estudos encontraram variações negativas (encolhimentos) no diâmetro das árvores (Rowland *et al.* 2014; Shimamoto *et al.* 2016; Herrmann *et al.* 2016; Hogan *et al.* 2019), alguns estudos relacionaram encolhimentos com disponibilidade hídrica da solo (Hinckley & Bruckerhoff 1975; Raffelsbauer *et al.* 2019), com a morfologia das fibras (Boyd, 1977) e com o teor de água na madeira (Pastur *et al.* 2007), mas ao nosso conhecimento nenhum estudo em florestas tropicais investigou separadamente os incrementos e encolhimentos diamétricos com características foliares, da madeira e planta inteira. Aqui selecionamos oito espécies com indivíduos em habitat de florestas maduras contínuas e fragmentos florestais isolados por quase 40 anos na Amazônia Central para investigar:

1. Como as taxas de crescimento sazonais e anuais variam dentro das espécies em função do habitat e sazonalidade climática? Hipotetizamos que devido à alta precipitação anual não haveria diferenças significativas nas taxas de crescimento anual entre os habitats, mas haveria diferenças significativas na taxa de crescimento sazonal no período mais seco do ano, devido à redução no crescimento dos indivíduos nos fragmentos florestais em todas as espécies.

2. Os habitats selecionam determinados valores de características que compõe estratégias funcionais diferentes, independente da espécie? Hipotetizamos que o microclima dos fragmentos florestais seria mais estressante ao desenvolvimento dos indivíduos arbóreos, causando aclimatação das características funcionais em direção à conservação de recursos nos indivíduos de fragmentos florestais.

3. Os incrementos e encolhimentos no diâmetro de árvores nos diferentes habitats são melhor explicados pela sazonalidade de água e temperatura, pela disponibilidade de luz ou pelas características funcionais? Hipotetizamos que as relações do incremento/encolhimento diamétrico das árvores serão melhor explicados pelas variações

de clima e que as relações com a sazonalidade climática, disponibilidade de luz e características funcionais serão diferentes entre os habitats.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido na Área de Relevante Interesse Ecológico Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (ARIE - PDBFF), localizada na Amazônia Central brasileira, cerca de 80 km ao norte de Manaus (Fig. 1). O relevo é ondulado com pouca variação em elevação (80-160 m acima do nível do mar), mas drenada por numerosos cursos d'água (Laurance *et al.* 2018). O dossel da floresta tem 30-37 m de altura, com emergentes chegando a 55 m (Chauvel *et al.* 1987; Mesquita *et al.* 1999). A riqueza de espécies (DAP \geq 10 cm) muitas vezes excede 280 espécies/ha (Oliveira & Mori 1999). Os solos das áreas altas (platôs) das reservas do PDBFF são típicos de grandes extensões de florestas de terra firme da Bacia Amazônica, são latossolos amarelos distróficos, ácidos, com baixa fertilidade, altos níveis de íons de alumínio tóxicos, alto teor de argila e baixa capacidade de água disponível (Chauvel *et al.* 1987; Bierregaard *et al.* 1992). A temperatura média anual é de 26,7 °C e a precipitação varia de 1900 a 3500 mm por ano, com uma estação seca moderadamente forte de junho a outubro (Lovejoy & Bierregaard 1990; Laurance *et al.* 2018).

O PDBFF é o maior e mais antigo estudo experimental de fragmentação de habitats do mundo (Lovejoy *et al.* 1986; Laurance *et al.* 2018), onde estudos de longo prazo vem avaliando os impactos da fragmentação florestal na Amazônia Central desde 1979 (Nascimento & Laurance 2004). Entre 1980 e 1984, os fragmentos foram isolados da floresta intacta próxima por distâncias de 80-650 m através da limpeza e queima da floresta circundante (Laurance *et al.* 2018). A área inclui três grandes fazendas de gado (~ 5000 ha cada), contendo 11 fragmentos de floresta (cinco de 1 ha, quatro de 10 ha, e dois de 100 ha), e grandes extensões de floresta contínua próxima, conservadas como controles experimentais (Lovejoy *et al.* 1986). Devido à diminuição na produtividade dos pastos ao longo dos anos, as áreas que circundam os fragmentos florestais foram gradualmente abandonadas, substituídas por florestas secundárias dominadas pelos gêneros *Cecropia* e *Vismia* (Mesquita *et al.* 1999). Entretanto, em torno dos fragmentos florestais foram realizadas limpezas periódicas para manutenção dos efeitos de borda na

área (que foi cortada pela última vez no segundo semestre de 2013). Portanto, o cenário atual é de fragmentos florestais imersos em florestas secundárias (capoeiras) com seis anos de sucessão.

Delineamento amostral e seleção de espécies

Um sistema 69 parcelas permanentes de 1 ha agrupadas em florestas maduras e fragmentos florestais tem sido monitorado desde o início dos anos 80 (Laurance *et al.* 2011; Laurance *et al.* 2018). Todos os indivíduos com DAP (diâmetro na altura do peito, 1,3 m acima do nível do solo) ≥ 10 cm nas parcelas permanentes estão identificados no nível de espécie.

Selecionamos 146 árvores de oito espécies (Tab. 1). Foram considerados os seguintes critérios para seleção das espécies: ocorrência em floresta contínua e em fragmentos florestais e ao menos cinco indivíduos por espécie em cada habitat. Para cada espécie foram amostrados de cinco a 17 indivíduos por habitat. Os indivíduos selecionados se distribuem ao longo do espectro de economia da madeira e ocupam vários níveis no dossel, com densidade da madeira variando de aproximadamente 0,5 a 0,9 g.cm³ e diâmetro variável de 10 a 52 cm. Essas árvores são parte de um monitoramento com dendrômetros no nível da comunidade.

Utilizamos 12 parcelas permanentes do PDBFF para instalação de subparcelas de 20x80 m (0,16 ha) onde instalamos bandas dendrométricas (dendrômetros) de aço em todos os indivíduos com DAP ≥ 10 cm. As parcelas em que selecionamos as espécies focais estão distribuídas em dois habitats, floresta contínua (Cabo Frio, Florestal e Km 37) e fragmento florestal (Dimona, Porto Alegre e Colosso). Cada local tem 2 parcelas de monitoramento, distantes entre si cerca de 120 m nos fragmentos e entre 120 m e 600 m na floresta contínua. Os fragmentos florestais têm aproximadamente 10 ha (320 x 320 m) e as duas parcelas instaladas em cada fragmento estão dispostas de forma em que uma está na borda e outra no centro, exceto Dimona, onde as duas parcelas estão instaladas na borda do fragmento.

Incremento e Encolhimento diamétrico

Taxas de crescimento diamétrico (GR) para cada uma das 146 árvores com dendrômetros foi registrado em DAP (diâmetro na altura do peito, 1,3 m acima do nível

do solo) usando bandas dendrométricas permanentes de aço, instaladas a partir da metodologia estabelecida no CTFS (Center for Tropical Forest Science) por Muller-Landau & Dong (2010). Na instalação dos dendrômetros realizamos a limpeza de detritos e briófitas que se instalam frequentemente no caule de árvores de florestas tropicais. As bandas foram instaladas sobre a casca e não verificamos desprendimento de casca em nenhum dos indivíduos ao longo do estudo.

Registramos os dados bimestralmente entre julho de 2016 e setembro de 2018 (26 meses), com um paquímetro digital. Foi considerado um tempo de ajuste dos dendrômetros nos caules de três meses da instalação anterior ao início das medições. Entre os intervalos bimestrais de medição consideramos t_0 e t_1 como o tempo inicial e o tempo final de cada intervalo, e definimos t_i e t_f como o tempo inicial e o tempo final do período total estudado (24 meses). Medições em intervalos irregulares foram corrigidas para intervalos de exatos 60 dias usando a seguinte fórmula: $GR = (GR_i \times 60) / N_i$, onde GR_i = taxa de crescimento (ou mudança no diâmetro) no intervalo i ; N_i = número de dias do intervalo i .

Uma vez que o crescimento ativo pela formação de madeira e o inchaço do caule devido à absorção de água não podem ser diferenciados por dados de dendrômetros convencionais, usaremos a seguir o termo “incremento” para qualquer tipo de aumento do diâmetro do caule e “encolhimento” para qualquer redução diamétrica entre os intervalos de medição. Estudos com dendrômetros em florestas tropicais sugerem que a variação diária nos diâmetros das árvores é geralmente menor que 0,2 mm (Sheil, 2003). Para detectar erros associados a superestimativas das bandas dos dendrômetros plotamos os registros bimestrais das GRs, dados que estavam fora da variação da distribuição dos pontos e fossem maiores ou iguais a 0,2 mm (0,47% dos dados) foram corrigidos estimando a média de crescimento considerando o valor anterior e o valor consecutivo daquele respectivo intervalo.

Calculamos a taxa de crescimento relativo (RGR) a partir da área basal (BA) de cada indivíduo com a finalidade de controlar o efeito da variação do tamanho dos indivíduos no crescimento sazonal entre os habitats. Para analisar se houve diferença no crescimento das árvores entre os habitats calculamos a taxa de crescimento anual (GRa) e as taxas de crescimento relativo anual (RGRa) e sazonal (RGRs) a partir das fórmulas abaixo. É importante destacar que os indivíduos da espécie *Minquartia guianensis*, popularmente conhecida como Acariquara, geralmente têm caules irregulares e ocos, isso leva a erros significativos nas medições do volume dos fustes na Amazônia central, esses

erros resultam em uma superestimativa de 11,2% no volume total do fuste por hectare (Nogueira *et al.* 2006). No entanto, não utilizamos nenhum fator de correção para estimar a área basal e biomassa dos indivíduos de Acariquara, visto que não fizemos comparações entre espécies.

- $GRa \text{ (mm/ano)} = (DAP_{tf} - DAP_{ti}) / ((tf - ti) \times 6)$
- $BA \text{ (m}^2\text{)} = (\pi \times DAP^2) / 40000$
- $RGRa \text{ (mm/m}^2\text{/ano)} = ((DAP_{tf} - DAP_{ti}) / BA) / ((tf - ti) \times 6)$
- $RGRs \text{ (mm/m}^2\text{/mês)} = ((DAP_{tf} - DAP_{ti}) / BA) / ((t1 - t0) \times 2)$

Para investigar as variações sazonais no crescimento das árvores, utilizamos os intervalos bimestrais de medição onde houve o menor e o maior valor de precipitação acumulada no ano corrente para caracterizar a estação seca e chuvosa, respectivamente. Não necessariamente os bimestres mais secos tiveram os dois meses com precipitação menores que 100 mm.

Sazonalidade climática

Para quantificar a precipitação nos bimestres em que monitoramos o diâmetro das árvores e para definir a sazonalidade climática das áreas de estudo utilizamos dados diários de precipitação entre julho/2016 e setembro/2018, obtidos do satélite TRMM 3b42 (Tropical Rainfall Measuring Mission).

Medidas de precipitação local foram coletadas e armazenadas em estação climática automática Vantage Pro2 da marca Davis. Há quatro estações climáticas distribuídas sistematicamente nos seguintes acampamentos base: Dimona, Porto Alegre, Colosso e Km 41 (Fig. 1), que monitoram a precipitação diariamente a cada duas horas desde agosto de 2016. Nas três áreas (seis parcelas) onde não há estações instaladas consideramos os dados climáticos da estação mais próxima. Para o Cabo Frio e Florestal utilizamos os dados da estação do Colosso, distante 4,5 e 2,5 km respectivamente. Para o Km 37 usamos os dados da estação do Km 41, distante dois quilômetros. O download dos dados foi realizado bimestralmente, junto com as medições de incremento diamétrico.

Foram medidos o conteúdo volumétrico de água no solo (VWC) e temperatura do ar e do solo em duas parcelas de floresta contínua e duas de fragmentos florestais (Tab. S1). Os dados foram coletados por sensores de umidade ($\pm 0.03 \text{ m}^3/\text{m}^3$) e temperatura (\pm

0.5°C) do solo 5TE, e sensores de temperatura ($\pm 0.5^\circ\text{C}$) do ar VP-4 da Decagon. O 5TE emite uma onda eletromagnética para medir a permissividade dielétrica ($\epsilon\epsilon$) do solo, convertido automaticamente em VWC e um termistor para medir a temperatura, instalados a profundidades de 20 cm (mensurando os valores de água no solo na camada de 0 – 40 cm). O sensor VP-4 mede a temperatura do ar através de um chip sensor. Os dados foram registrados e armazenados a cada duas horas em dataloggers Em50 Decagon.

Devido a problemas nas instalações em campo e ocupação dos sensores por insetos, parte das séries temporais dos dados de junho/2017 a setembro/2018 foram descartadas. Limitamos a análise de dados microclimáticos locais a uma série temporal reduzida, julho/2016 a maio/2017 para o VWC, temperatura do ar e do solo, e julho/2016 a março/2017 para a precipitação (Tabela S1).

Características funcionais

Amostras das plantas foram coletadas em agosto e setembro de 2018. Medimos 10 características funcionais nos níveis de planta inteira, caule, ramos e folhas (Tabela 2) seguindo as recomendações do manual de atributos funcionais (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Estimamos a relação altura/diâmetro (HD , m.cm^{-1}), a partir de medidas do diâmetro (D , cm), feitas com uma fita diamétrica no ponto de instalação do dendrômetro (1,3 m acima do nível do solo), e da altura total (H , m) de todos os indivíduos amostrados. As medidas de altura foram realizadas por um escalador esticando uma fita métrica verticalmente do chão até o topo da árvore, com o auxílio de um podão. Ramos terminais com diâmetro entre 2 e 3 cm, e folhas maduras e em bom estado de sanidade foram coletados na parte superior mais iluminada da copa de cada indivíduo. Os ramos foram imediatamente acondicionados em sacos plásticos, onde borrifamos água em cada ramo armazenado para evitar a dessecação até chegar no laboratório de campo.

Coletamos uma amostra da madeira do caule (cilindro com um diâmetro de 5,15 mm e comprimento aproximadamente igual ao raio do caule, incluindo assim albúrnio, cerne e medula) de cada indivíduo, com uma sonda Pressler. As amostras foram retiradas 10 cm acima ou abaixo do dendrômetro (localizado aproximadamente a 1,30 m acima do solo) e armazenados em canudos plásticos selados para evitar a quebra e a dessecação. Retiramos a casca dos cilindros de madeira do caule para estimar a densidade da madeira, conteúdo de água e a proporção de área de xilema ativo.

Estimamos a densidade da madeira (massa seca por volume fresco) do caule (WDC, g.cm^{-3}) e do ramo (WDR, g.cm^{-3}) e a proporção de água na madeira (massa de água por massa fresca de madeira $\times 100$) do caule (WWCC, %) e do ramo (WWCR, %) para todos os indivíduos. Para a WDC e o WWCC consideramos alburno, cerne e medula, e para a WDR e o WWCR usamos uma amostra de 3 cm de comprimento e 2 cm de diâmetro (variação de ± 1 cm nas dimensões), consideramos alburno, cerne e medula. O volume foi medido pelo método de deslocamento de água e a massa fresca e seca foram medidas em uma balança (precisão de 0,001 g). A massa fresca e o volume foram medidos logo após a coleta e a massa seca após a secagem da madeira por 72 horas a 105 °C.

Estimamos a proporção de área de xilema ativo do caule (área de alburno/área basal $\times 100$, SAP, %). Estimamos a área de alburno do caule a partir da subtração da área basal pela área do cerne. Depois de seca, a amostra do caule foi colocada sobre uma fonte de luz forte (flash do smartphone) em uma posição em que os vasos eram paralelos ao feixe de luz, permitindo a passagem da luz onde os vasos estavam abertos. Medimos com um paquímetro a profundidade do alburno como sendo a extensão dos vasos abertos ao longo da amostra, no sentido casca-medula (Pfausch *et al.* 2012, Cosme *et al.* 2017). Este método assume que os vasos ativos estão abertos e os inativos foram preenchidos por tilose. A tilose ocorre em três dos quatro gêneros estudados, de acordo com o Inside Wood Database (<http://insidewood.lib.ncsu.edu/>). Não encontramos informações sobre a formação de tilose para *Naucleopsis*.

Estimamos a relação área de xilema ativo por área de copa (SATC, $\text{cm}^2.\text{m}^2$) pela divisão da área de alburno pela área da copa. Medimos com trena o comprimento de duas secções transversais da copa, sendo considerado como primeira medida a maior distância horizontal entre um ponto e outro da copa em relação ao fuste da árvore. Assim, a área da copa (TC, m^2) foi estabelecido pela média das áreas circulares obtidas a partir dos raios de cada secção transversal mensurada.

A área foliar fresca (LA, cm^2), área foliar fresca por massa foliar seca (SLA, $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$) e massa foliar seca por massa foliar fresca (LDMC, mg.g) foram estimadas a partir de cinco folhas (ou folíolos para folhas compostas) sem pecíolo. As folhas foram escaneadas separadamente, pesadas e secas em uma estufa por 72 horas a 65 °C. Determinamos a área foliar com o programa ImageJ e a massa fresca e seca com uma balança (precisão de 0,001 g).

Disponibilidade de luz

Utilizamos dois índices relacionados à quantidade de luz que é interceptada pela copa de um indivíduo focal para analisar o efeito da disponibilidade de luz na variação intraespecífica do crescimento anual e sazonal.

Adaptado do método de amostragem da associação de copa desenvolvido por Akashi *et al.* (2003), o índice de competição por luz (ICL) consiste no somatório da área basal de todos os indivíduos (G) com diâmetro \geq diâmetro do indivíduo focal, que estivessem incluídos em uma parcela circular de raio variável traçada em torno da árvore de interesse (Fig. 2). O raio de cada parcela variou em função da distância entre o caule do indivíduo focal e o caule mais distante que teve sua copa encostando ou cobrindo parte da copa do indivíduo analisado (por exemplo: quando a distância entre o caule do indivíduo focal e o caule mais distante de um indivíduo competidor foi igual a 10 m, então todos os outros indivíduos com $DAP \geq DAP$ do indivíduo focal em um raio de 10 m foram considerados competidores por luz).

Desenvolvido por Clark & Clark (1992), o IIC descreve a luz que chega até uma árvore com base em uma escala de cinco pontos, descrito por Keeling & Phillips (2007): 1, sem luz direta (a copa não está iluminada diretamente verticalmente ou lateralmente); 1.5, luz lateral baixa; 2, luz lateral média; 2.5, luz lateral alta; 3, luz vertical parcial (10-90% da projeção vertical da copa são expostas à luz vertical); 4, copa completamente exposta à luz vertical, luz lateral bloqueada em algum ponto; 5, copa completamente exposta à luz vertical e lateral.

Análise de Dados

Para avaliar se as taxas de crescimento intraespecíficas variam em função da sazonalidade climática em florestas contínuas e fragmentos florestais, realizamos testes t pareados (cada par sendo uma espécie) comparando os valores médios da RGR anual e sazonal dos indivíduos ocorrendo em floresta contínua e fragmento florestal.

Para investigar se há diferença na combinação de características funcionais dos indivíduos que habitam os fragmentos florestais em relação aos indivíduos em floresta contínua, realizamos uma análise de componentes principais (PCA) evidenciando os indivíduos ocorrendo nos dois habitats. Além disso realizamos testes t pareados (cada par sendo uma espécie) com os valores médios das características funcionais dos indivíduos ocorrendo em floresta contínua e fragmento florestal.

Para analisar a importância da sazonalidade climática, disponibilidade de luz, características funcionais e habitat na variação intra-anual do diâmetro, usamos duas séries de modelos lineares mistos generalizados (GLMMs), uma para incrementos (RGR positivas) e uma para encolhimentos (RGR negativas), sendo as variáveis preditoras: precipitação local e regional, conteúdo volumétrico de água no solo e temperatura (sazonalidade climática); índice de competição por luz e índice de iluminação de copa (disponibilidade de luz); HD, LA, SLA, LDMC, WDC, WDR, WWCC, WWCR, SAP e SATC (características funcionais); e floresta madura contínua e fragmento florestal (habitat). Os modelos de incrementos e encolhimentos foram testados com a variável climática regional e as variáveis climáticas locais (Tab. S2). Dado que nossos registros de incrementos (n=1192) e encolhimentos (n=693) estão agrupados em determinados indivíduos pertencentes a oito espécies, incluímos nos modelos a identidade do indivíduo e da espécie como variáveis randômicas. Foram avaliadas todas as combinações possíveis de variáveis não altamente correlacionadas ($VIF \leq 3$), incluindo a possível interação das variáveis com o habitat. A seleção dos melhores modelos foi baseada no critério de Akaike, AIC (Akaike, 1973).

Convertemos os encolhimentos (valores negativos) em valores absolutos para utilização de modelos mistos com a família Gama que foi a mais adequada a distribuição dos dados e assume apenas valores positivos. Todas as variáveis preditoras foram padronizadas com a fórmula $z = (x - \mu) / \sigma$, onde x é o valor de medição, μ é a média aritmética e σ é o desvio padrão. Todas as análises estatísticas foram realizadas com a linguagem de programação R (R Development Core Team, 2019) consideramos o software RStudio versão 3.6.0.

RESULTADOS

Crescimento anual e sazonal

Dos 146 indivíduos estudados, 26 tiveram variação diamétrica nula ou negativa nos dois anos de monitoramento, por isso foram excluídos das análises de crescimento (primeira questão). Dos 120 indivíduos restantes, três espécies ficaram com menos de cinco indivíduos em um dos habitats e por isso foram excluídas das análises estatísticas, mas foram apresentadas nos gráficos, são elas: *Protium apiculatum*, *Eschweilera pseudodecolorans*, e *Naucleopsis caloneura*.

Desconsiderando as três espécies com menos de cinco indivíduos crescendo por habitat, encontramos um padrão de menor taxa de crescimento anual (GRa) das árvores nos fragmentos florestais. No entanto quando consideramos a taxa de crescimento relativo anual (RGRa), ao contrário do que hipotetizamos, não houve diferenças entre os habitats fragmento florestal e floresta contínua (Fig. 3).

Houve variação na RGRs dos indivíduos entre habitats, mas não houve um padrão de crescimento para os intervalos mais secos e mais chuvosos. Apesar de não ter havido um padrão para as estratégias de crescimento, houve um maior incremento na RGRs nos indivíduos em floresta contínua no intervalo mais chuvoso de 2018 (Fig. 4) quando desconsideramos as três espécies com menos de cinco indivíduos crescendo por habitat. Conforme a literatura descreve, há notáveis diferenças microclimáticas entre floresta contínua e fragmentos florestais de 10 ha. Por isso, foi surpreendentemente inesperado não encontrarmos diferenças de crescimento entre os habitats, especialmente nos períodos mais secos.

Características funcionais das árvores em fragmentos e floresta contínua

O primeiro eixo PCA explicou 31% da variação das características funcionais entre indivíduos, as variáveis mais correlacionadas com o primeiro eixo foram WDC (-0,85), WDR (-0,83), WWCR (0,72), SAP (0,72), HD (0,48), WWCC (0,44) e SATC (0,34). O segundo eixo PCA explicou 13,5% da variação das características e as variáveis mais correlacionadas foram SLA (0,68), LA (0,69) e LDMC (-0,31). Não houve uma separação clara entre indivíduos de floresta e fragmentos florestais, independente das espécies, no espaço funcional. No entanto, muitos indivíduos de fragmentos tendem a apresentar maiores valores de SLA, LA e SAP (Fig. 5). Pode-se visualizar também, que as espécies se distribuem ao longo de um gradiente de características ligadas principalmente à madeira e à planta inteira, em um extremo espécies com maiores valores de WDC e WDR, nos indivíduos com maiores valores de SAP, HD, WWCC e WWCR (Fig. 5).

Nas análises pareadas por espécies, não houve diferença na maioria das características avaliadas (HD, SATC, WDC, WWCC, WDR, WWCR, LA e LDMC, Tabela 2, Fig. S1). Porém, ao contrário do que prevemos, os indivíduos em fragmentos florestais apresentaram valores 26,4% e 19,8% maiores de SLA e SAP, respectivamente, em relação aos indivíduos em floresta contínua (Fig. 6).

Variações no diâmetro de árvores ao longo do monitoramento de dois anos

Entre julho de 2016 e setembro de 2018, mais de 1/3 dos dados medidos bimestralmente foram encolhimentos (Fig. S2). Dos 1898 registros da variação bimestral do diâmetro das árvores 1192 foram valores positivos (incrementos, 62,8 %), 13 foram valores nulos (estagnados, 0,7 %) e 693 foram valores negativos (encolhimentos, 36,5 %). Os encolhimentos e incrementos foram similares entre os habitats, 37,21% e 62,5% nas florestas contínuas e 36,02% e 63,17% nos fragmentos, respectivamente.

Incrementos diamétricos e seus preditores

Foi selecionado um modelo com todas as observações (1192) em que entram apenas o melhor conjunto de características funcionais (Fig. 7) e dois modelos com 238 observações em que entram as variáveis climáticas monitoradas localmente (conteúdo volumétrico de água no solo e temperatura) e o melhor conjunto de características funcionais (Fig. 8). O melhor modelo com todas as observações explicou 17% dos incrementos diamétricos. Os preditores fixos razão Altura:Diâmetro (HD) e interação da razão área de xilema ativo:área de copa com o habitat (SATC*habitat) explicaram 6 % dos incrementos diamétricos e os preditores aleatórios (espécies e indivíduos) explicaram 11 % dos incrementos diamétricos. A precipitação regional (P) e índice de iluminação de copa (IIC) não foram significativas em nenhum dos modelos testados (Tab. 3).

Selecionamos dois modelos com dados climáticos locais que explicaram aproximadamente metade dos incrementos diamétricos. O melhor modelo foi com a interação do conteúdo volumétrico de água no solo com o habitat (VWC max*habitat) e as características SATC*habitat e HD, o segundo melhor modelo incluiu a temperatura máxima noturna (TN max). O melhor modelo explicou 55 % dos incrementos e o segundo melhor explicou 0,53 %. Os preditores fixos do primeiro e segundo melhores modelos explicaram 23 e 22 %, respectivamente, enquanto os preditores aleatórios explicaram 32 e 31 %.

Encolhimentos diamétricos e seus preditores

Selecionamos um modelo com todas as observações (693) em que entram a variável climática regional precipitação regional (P) e o melhor conjunto de características funcionais (Fig. 9), e um modelo com 138 observações em que entram a variável climática local temperatura máxima (T max), o índice de iluminação de copa e o melhor conjunto de características funcionais (Fig. 10). O melhor modelo com todas as observações explicou 20% dos encolhimentos diamétricos. Os preditores fixos SATC*habitat, proporção de xilema ativo (SAP*habitat), HD e P*habitat explicaram metade dos encolhimentos e os preditores aleatórios (espécies e indivíduos) explicaram a outra metade. O índice de iluminação de copa (IIC) não foi significativo em nenhum dos modelos testados (Tab. 4).

O melhor modelo considerando as variáveis climáticas locais foi com a T max, as características SAP*habitat e HD, e o IIC, explicando 41 % dos encolhimentos. Os preditores fixos explicaram 32 %, enquanto os preditores aleatórios só explicaram 9 % dos encolhimentos. Quando utilizamos as observações com dados climáticos locais, a SATC*habitat deixou de ser significativa. Todas as variáveis climáticas locais foram significativas nos modelos de encolhimentos (Tab S4), mas os modelos com P e VWC*habitat não foram selecionados de acordo com o AIC.

DISCUSSÃO

Nossa avaliação das variações diamétricas de árvores foi realizada em uma das mais antigas e extensas paisagens de fragmentos florestais conservadas para estudo (quase 40 anos de isolamento) em florestas tropicais. Nesta paisagem experimental investigamos se haviam diferenças nas características funcionais e taxas de crescimento sazonais e anuais em indivíduos de oito espécies arbóreas ocorrendo em florestas contínuas maduras e fragmentos florestais na Amazônia Central. Também investigamos os incrementos e encolhimentos diamétricos dos indivíduos em relação às suas características, disponibilidade de luz e ao clima. Descobrimos que apesar de haver diferenças em algumas características funcionais dentro das espécies (entre habitats), não há diferenças consistentes no crescimento anual ou sazonal das árvores entre os habitats de floresta contínua e fragmento florestal. No entanto, nossos resultados indicam que os incrementos e encolhimentos diamétricos dos indivíduos são parcialmente explicados por

características funcionais e pelo clima, e que algumas relações entre incremento/engrossamento, características e clima são diferentes entre habitats de floresta contínua e fragmentos florestais.

Como as taxas de crescimento sazonais e anuais variam dentro das espécies em função do habitat e sazonalidade climática?

Hipotezamos que devido a alta precipitação anual não haveria diferenças significativas nas taxas de crescimento anual (GRa e RGRa) entre os habitats, mas haveria diferenças significativas na taxa de crescimento sazonal (RGRs) no período mais seco do ano, devido a redução no crescimento dos indivíduos nos fragmentos florestais em todas as espécies. Encontramos um padrão de menor taxa de crescimento anual (GRa) das árvores nos fragmentos florestais, mas como esperado não houve diferenças na taxa de crescimento relativo anual (RGRa) entre os habitats. Esses resultados indicam que a maior GRa na floresta contínua é moldada pelo maior tamanho médio das árvores neste habitat. Árvores maiores crescerem mais rápido até certo limiar é um padrão conhecido e descrito na literatura (Rozendaal *et al.* 2010; Sheil *et al.* 2017). Apesar da pequena diferença no tamanho médio dos indivíduos entre habitats, a taxa de crescimento relativizada pela área basal do indivíduo (RGR) permite comparar o crescimento de árvores de diferentes tamanhos.

Talvez não tenhamos encontrado diferenças na RGRa devido a capacidade de aclimação dos indivíduos remanescentes nos fragmentos florestais às mudanças ambientais no entorno. Na mesma área de estudo Albiero-Júnior *et al.* (2019) avaliaram os anéis de crescimento de 15 árvores de *Scleronema micranthum* (Ducke) Ducke localizadas próximas à borda e 15 no interior da floresta, e encontram que os efeitos de borda reduziram o incremento da área basal das árvores por pelo menos 10 anos, mas houve a retomada do padrão de crescimento relacionada à regeneração da floresta secundária adjacente à borda. Entretanto, em torno dos fragmentos florestais foram realizadas limpezas periódicas para manutenção dos efeitos de borda na área (que foi cortada pela última vez no segundo semestre de 2013).

As RGRs foram maiores nos períodos mais chuvosos do ano corrente, mas não houve um padrão nas estratégias de crescimento entre as espécies. Ao contrário do que esperávamos, não houve diferenças consistentes das espécies na RGRs entre os habitats nos períodos mais secos, mas encontramos diferenças significativas no período mais

chuvoso de 2018, onde os valores foram maiores nos indivíduos da floresta contínua. Foi registrada em novembro/2017 uma clareira grande em uma das parcelas de floresta contínua (Florestal), possivelmente causada por uma tempestade de vento. Estudos mostram que árvores de florestas tropicais aumentam o crescimento em altura e diâmetro em resposta à abertura de clareiras (Hunter *et al.* 2015; Gustafsson *et al.* 2016; de Avila *et al.* 2017). Em florestas contínuas há maior limitação na disponibilidade de luz, e portanto, a clareira registrada em uma das parcelas pode ter contribuído para maior incidência de luz e para o maior crescimento dos indivíduos em floresta contínua no período mais chuvoso de 2018 (novembro/2017 a janeiro/2018).

Os resultados das RGRs devem ser interpretados com cautela, devido às flutuações diárias induzidas pela água no caule. Estudos recentes mostraram que as árvores atingem sua circunferência máxima logo antes do amanhecer, no decorrer do dia as árvores começam a perder água para a atmosfera pela abertura dos estômatos atingindo um mínimo à tarde (Steppe *et al.* 2015; Herrmann *et al.* 2016). Nesse sentido, o registro do horário exato das medições combinada com as condições climáticas nos dias anteriores pode ser uma boa variável preditora das variações sazonais no diâmetro das árvores. A grande maioria das medições dos dendrômetros foram registradas entre 8:00 e 12:00 h, porém não temos registrado o horário exato das medições.

Os habitats selecionam estratégias funcionais diferentes, independente da espécie?

Hipotetizamos que o microclima dos fragmentos florestais seria mais estressante (menor umidade, maiores temperaturas) ao desenvolvimento dos indivíduos arbóreos, causando aclimação das características funcionais em direção à conservação de recursos nos indivíduos de fragmentos florestais. Todas as espécies investigadas são perenifólias, exceto *Eschweilera pseudodecolorans*, para a qual não encontramos informações. Os indivíduos arbóreos ocupam vários níveis no dossel, de 10 a 31,5 metros de altura, onde *Naucleopsis caloneura*, *Protium apiculatum*, e *Protium hebetatum* ocupam os níveis mais baixos do dossel, variando de sub-bosque ao sub-dossel. As espécies *Eschweilera coriacea*, *Eschweilera pseudodecolorans*, *Eschweilera truncata*, *Eschweilera wachenheimii*, e *Minqartia guianensis* variam de sub-bosque ao dossel.

Não houve uma separação clara das características dos indivíduos entre habitats no espaço funcional, porém nossos resultados corroboraram com a hipótese de que os indivíduos nos fragmentos florestais teriam características aclimatadas ao habitat, apesar

da aclimatação ter sido em direção a um sentido não esperado. Encontramos estratégias médias distintas entre as espécies, ainda houve características (SAP e SLA) em que a variação intraespecífica entre os habitats foi marcante, o que sugere uma maior plasticidade dessas características. Os valores de características funcionais que diferiram entre os habitats sugerem que os indivíduos nos fragmentos florestais desenvolveram estratégias de maior aquisição de recursos em relação às árvores na floresta contínua. Os indivíduos nos fragmentos florestais tiveram SAP quase 20% e SLA mais de 25% maiores em relação aos indivíduos na floresta contínua.

A área de xilema ativo é um importante traço relacionado ao caule de uma árvore, que pode indiretamente aumentar as taxas de fotossíntese, sustentando o transporte de água para as folhas (Meinzer *et al.* 2008). A maior exposição das copas das árvores à luz, temperatura e perturbações por ventos em fragmentos florestais (Laurance *et al.* 2002; Laurance *et al.* 2011) podem promover maiores perdas de água da copa para atmosfera (Zhao *et al.* 2013). De acordo com van der Sande *et al.* (2015), onde há limitação hídrica as árvores investem menos na área de xilema ativo, em sentido à uma estratégia de conservação de recursos (van der Sande *et al.* 2015). Como encontramos maior proporção de xilema ativo (SAP) em indivíduos arbóreos nos fragmentos florestais em relação à floresta contínua, provavelmente não há limitação hídrica na região de estudo. Devido às árvores nos fragmentos florestais estarem mais expostas à perda de água pela transpiração foliar, sugerimos que as árvores investiram em uma maior SAP para compensar essas perdas. A maior SAP também aumenta o armazenamento de água no caule, garantindo assim o abastecimento de água para a copa (Meinzer *et al.* 2008; van der Sande *et al.* 2015).

As variações de microhabitat na disponibilidade de luz causam a variação funcional na capacidade fotossintética entre espécies de florestas tropicais, por isso a capacidade de aclimatação da SLA dos indivíduos arbóreos é importante para maximizar o crescimento em diferentes condições de luz (Rozendaal *et al.* 2006; Santiago & Wrigth 2007). Podemos esperar que árvores pioneiras e árvores altas que experimentam grandes mudanças ontogenéticas na exposição à luz tenham maior plasticidade da SLA, mas de acordo com Rozendaal *et al.* (2006) espécies tolerantes à sombra têm SLA com alta capacidade de aclimatação às mudanças na irradiância. Os indivíduos estudados ocupavam espaços no sub-bosque e sub-dossel da floresta, sugerimos que os valores maiores de SLA dos indivíduos nos fragmentos florestais em relação aos indivíduos da

floresta contínua se devem a alta capacidade de aclimação da SLA ao aumento na disponibilidade de luz pós-fragmentação.

Apesar de alguns estudos em florestas tropicais mostrarem que a composição funcional no nível da comunidade não foram negativamente impactadas pela fragmentação (Magnago *et al.* 2014; Sfair *et al.* 2016), vários autores encontraram mudanças nas estratégias funcionais e composição de espécies, em geral associadas à substituição de espécies de crescimento lento ou tardias pelas de rápido crescimento ou pioneiras (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003; Laurance *et al.* 2006; Tabarelli *et al.* 2010; Laurance *et al.* 2011; Liu *et al.* 2019). No entanto, faltam estudos que acompanhem ao longo do tempo as características funcionais de indivíduos arbóreos maduros juntamente com o crescimento diamétrico em função das mudanças ambientais provocadas pelo efeito da fragmentação. Uma análise de longo prazo desde a fragmentação de uma paisagem florestal poderia revelar como indivíduos arbóreos alteram os padrões de crescimento e os valores de suas características funcionais.

Apesar de estudos mostrarem o aumento da mortalidade e redução no crescimento da comunidade arbórea devido aos efeitos da fragmentação (Laurance *et al.* 2002; Tabarelli *et al.* 2008), não encontramos diferenças entre habitats na RGRa dos indivíduos das oito espécies estudadas. Por isso, sugerimos que os indivíduos de determinadas espécies de árvores podem se aclimatar às mudanças microclimáticas (efeito de borda) através de alterações nas estratégias funcionais para retomar o ritmo de crescimento após alguns anos de fragmentação. As previsões de modelagens climáticas mostram um padrão de intensificação do ciclo hidrológico na Amazônia (Gloor *et al.* 2013), assim como maior frequência e intensidade de eventos climáticos extremos de secas e inundações (Fearnside 2013; Marengo *et al.* 2013; Gloor *et al.* 2015). O aumento das áreas fragmentadas na Amazônia associado aos eventos climáticos extremos podem resultar em um efeito dominó na perda de carbono para atmosfera. Nesse contexto torna-se importante investigar a fundo a capacidade de aclimação de árvores remanescentes após vários anos de fragmentação e testar se estas árvores são mais resistentes aos eventos extremos de seca.

As relações do clima, das características funcionais e da luz com os incrementos e encolhimentos no diâmetro de árvores dependem do habitat?

Hipotetizamos que as relações do incremento/engolhimento diamétrico das árvores serão melhor explicados pelas variações de clima e que as relações com a sazonalidade climática, disponibilidade de luz e características funcionais serão diferentes entre os habitats. Nossos resultados corroboram parcialmente com essa hipótese, pois ao contrário do que prevíamos as características funcionais de planta inteira (HD e SATC) e do caule (SAP) foram as melhores preditoras de incremento e engolhimento diamétrico, exceto para o modelo de engolhimento considerando variável climática em nível regional (Tab. 3 e 4). A SLA não foi boa preditora dos incrementos e engolhimentos, apesar de ter sido a característica que mais diferiu entre habitats. A sazonalidade climática foi um preditor tão bom quanto as características funcionais, mas somente a variável climática local VWC máx explicou bem os incrementos, enquanto todas as variáveis climáticas regional e locais explicaram os engolhimentos de maneira semelhante. A disponibilidade de luz no nível do indivíduo não explicou os incrementos e engolhimentos no diâmetro das árvores. Possivelmente a relação dos incrementos com disponibilidade de luz tenha sido camuflada pela variação na disponibilidade de luz através das potenciais mudanças ocorridas no dossel ao longo dos dois anos. O ideal seria o acompanhamento sazonal das variações na disponibilidade de luz individual.

A razão área de xilema ativo:área de copa e conteúdo de água no solo modulam os incrementos diamétricos

A precipitação regional e disponibilidade de luz não explicaram os incrementos diamétricos. Esse modelo com todas as observações ao longo de 26 meses de monitoramento, incluiu apenas o melhor conjunto de características funcionais e explicou 17% dos incrementos. Seleccionamos então, dois modelos com o clima medido localmente e um número menor de observações, que explicaram 55 % e 53 % dos incrementos. Quase 2/3 da explicação dos modelos seleccionados para incrementos foi ligada aos efeitos aleatórios, indicando que a variabilidade entre espécies é alta, o que é corroborado pelas diferentes estratégias funcionais observadas ao longo dos eixos de ordenação da análise de componentes principais.

Não encontramos relação dos incrementos diamétrico com a precipitação, o contrário do que geralmente é descrito na literatura. Estudos investigando o crescimento diamétrico sazonal das árvores em florestas tropicais encontraram relações positivas

associadas aos padrões sazonais de precipitação (Wagner *et al.* 2014; Rowland *et al.* 2014). No entanto, essas respostas tendem a ser impulsionadas por combinações de maior armazenamento de água do caule e hidratação da casca (Stahl *et al.* 2010). Um estudo utilizando dendrômetros automatizados de alta precisão mostrou que o aumento da circunferência das árvores em três florestas temperadas no Estados Unidos da América e uma floresta tropical no Panamá em resposta a precipitação foram mais pronunciados após períodos de pouca chuva, em particular no sítio de floresta tropical (Herrmann *et al.* 2016). Provavelmente não encontramos a relação positiva esperada entre incremento e umidade do solo devido aos altos valores de precipitação na área de estudo, relativamente bem distribuídas ao longo do ano. Foram registrados 2085 mm em 2016, 2545 mm em 2017 e 2480 mm em 2018 (dados do satélite TRMM 3b42), onde foram observados os seguintes meses com menos de 100 mm de precipitação: agosto e novembro de 2016, agosto de 2017 e agosto de 2018. Porém, os dados de precipitação registrados localmente mostram que a precipitação em novembro de 2016 alternou entre 112 e 117 mm entre os locais de medição, indicando que os dados de satélite podem ter subestimado a precipitação local. Outro motivo pode ser dado devido à baixa RGR dos indivíduos arbóreos serem camufladas pelas flutuações diárias no diâmetro dos caules, que serão discutidas abaixo em relação aos encolhimentos diamétricos.

Diversos estudos encontraram relações positivas do crescimento sazonal com o suprimento de água no solo (Baker *et al.* 2003; Clark *et al.* 2010; da Costa *et al.* 2010; Wagner *et al.* 2012). Encontramos uma relação positiva do volume de água no solo (VWC) com as taxas relativas de incremento diamétrico em indivíduos nos fragmentos florestais, no entanto, a relação do VWC com os incrementos em indivíduos na floresta contínua foi negativa. Sugerimos que a maior limitação por luz na floresta contínua combinada com a menor disponibilidade de luz pela nebulosidade ocasionou as respostas negativas dos incrementos em indivíduos na floresta contínua em resposta ao VWC. A cobertura de nuvens durante a estação chuvosa frequentemente reduz a irradiância e a capacidade fotossintética, especialmente em florestas úmidas, enquanto o crescimento radial das árvores aumenta em anos com maior irradiância (Percy 1987; Hogan *et al.* 1995; Mulkey *et al.* 1996; Graham *et al.* 2003; Feeley *et al.* 2007). Os resultados da razão área de xilema ativo:área de copa (SATC) corroboram a hipótese de limitação por luz nas florestas, já que os incrementos nesse habitat são maiores em indivíduos que têm maior área de copa para determinada área de xilema. De acordo com os dados locais de

precipitação (agosto/2016 - março/2017) somente em agosto/2016 teve precipitação menor que 100 mm, indicando que não houve déficit no suprimento de água no solo. Aparentemente os indivíduos nos fragmentos responderam de forma positiva ao VWC por não sofrerem limitação de luz pelo dossel.

Além da limitação por luz, as árvores na floresta contínua poderiam estar sendo afetadas pela saturação de água no solo. Nos períodos mais chuvosos (janeiro - março) a média dos valores máximos de VWC se aproxima dos valores de porosidade do solo na floresta contínua, sugerindo que pode haver dias em que o solo chega à saturação nessas florestas (Tab. S3). A saturação do solo diminui a disponibilidade de oxigênio para as raízes das plantas, gerando condições de hipóxia, o que pode limitar o crescimento das árvores (Suralta & Yamauchi 2008). Esse efeito seria esperado em florestas de terra firme com baixa capacidade de drenagem ou com lençol freático superficial. No entanto, valores diários próximos de saturação de água no solo (95% do valor da porosidade do solo) foram observados por até sete dias consecutivos na floresta contínua e seis dias nos fragmentos florestais, e foram registrados cinco intervalos com três ou mais dias consecutivos com valores próximos de saturação de água no solo na floresta contínua, contra três intervalos nos fragmentos florestais.

Além do suprimento de água, as temperaturas do ar também estão fortemente relacionadas às taxas de crescimento das árvores tropicais, encontramos um efeito positivo das temperaturas máximas noturnas nos incrementos diamétricos. Nossos resultados foram contrastantes com os resultados encontrados na Costa Rica, Panamá e Malásia, onde as taxas de crescimento de árvores foram negativamente relacionadas com as temperaturas noturnas (Clark *et al.* 2010; Feeley *et al.* 2007). São necessários mais estudos para identificar como funcionam os mecanismos fisiológicos ligados à produção de madeira em nível de floresta e em nível de espécie, com o aumento das temperaturas noturnas (Clarck *et al.* 2010; Zuidema *et al.* 2013). A respiração das plantas aumenta com o aumento da temperatura, enquanto as taxas fotossintéticas aumentam para uma temperatura ótima e depois declinam (Fitter & Hay, 2002). Sugerimos que as temperaturas no local de estudo ainda não ultrapassaram a faixa de temperatura ótima para o desenvolvimento das árvores. Corroborando nossos resultados, Cheesman & Winter (2013) e Slot *et al.* (2014) mostraram em condições experimentais o aumento das temperaturas noturnas resultou em um aumento no acúmulo de biomassa de mudas e árvores em florestas tropicais, apesar do aumento da respiração noturna no nível das folhas.

Talvez o resultado encontrado esteja sendo influenciado por outros fatores, um estudo experimental e uma síntese de respostas de árvores a eventos extremos mostram que a temperatura pode influenciar na expansão térmica dos tecidos da planta e dos dendrômetros confeccionados com metal (Daudet *et al.* 2004; Steppe *et al.* 2015). A grande maioria dos registros dos dendrômetros foi realizada no período matutino, sugerimos que a leve inclinação da reta pode estar parcialmente relacionada à expansão dos tecidos da planta e do dendrômetro durante as maiores temperaturas noturnas. Dada a diversidade demográfica, fisiológica e morfológica de árvores, palmeiras e lianas em florestas tropicais, em que algumas espécies respondem melhor que outras ao aumento da temperatura (Clark *et al.* 2010), claramente são necessários maiores investigações dos efeitos das temperaturas noturnas na variação no diâmetro das árvores em conjunto com as características funcionais e mecanismos fisiológicos da planta.

A força da resposta de sazonalidade de crescimento entre árvores está significativamente correlacionada a características funcionais: consistente com o equilíbrio entre taxa máxima de crescimento potencial e segurança hidráulica (Rowland *et al.* 2014). A razão área de xilema ativo:área de copa (SATC) teve uma relação negativa com os incrementos em indivíduos arbóreos na floresta contínua e nenhuma relação em indivíduos nos fragmentos. Se fixarmos os valores da área de xilema ativo, podemos inferir que menores valores da razão SATC indicam copas maiores e maior capacidade de captar a luz. Nas florestas contínuas, indivíduos com maior área de copa para uma determinada área de xilema ativo tiveram maiores incrementos diamétricos, corroborando a hipótese de limitação por luz pelo dossel na floresta contínua. Por outro lado, van der Sande *et al.* (2015) sugerem que a área de xilema ativo afeta positivamente o crescimento individual de árvores em florestas tropicais, principalmente através do aumento do armazenamento de água no caule para sustentar o abastecimento de água para a copa. Os menores valores de SATC devem aumentar a capacidade de captação de luz, explicando os maiores incrementos num habitat onde a luz é limitante. Nesse sentido sugerimos que a maior área de copa para determinada área de xilema aumenta a captação de luz e por sua vez os incrementos diamétricos em habitats onde o dossel limita a entrada de luz.

Conforme esperado, encontramos uma relação positiva da razão altura:diâmetro (HD) com os incrementos diamétricos. Maiores valores de HD estão relacionados com a captação de luz do dossel e a alocação para a captura de recursos (Poorter *et al.* 2005; King *et al.* 2006), principalmente nos períodos favoráveis ao crescimento das árvores em

florestas tropicais, onde há disponibilidade de água no solo (Wagner *et al.* 2012) e maior incidência luminosa (Wagner *et al.* 2014; Hunter *et al.* 2015). Essa relação também reflete os estágios de desenvolvimento das árvores, com maiores investimentos iniciais em crescimento em altura e posteriormente, após o indivíduo ter atingido estratos próximos de sua altura potencial na floresta, um investimento maior crescimento secundário.

Os encolhimentos diamétricos são explicados pela combinação da sazonalidade climática com características relacionadas à área de xilema ativo

Ao contrário dos padrões observados para os incrementos, a sazonalidade climática, as características funcionais e a disponibilidade de luz foram responsáveis pela metade da explicação dos encolhimentos diamétricos quando considerada a variável climática regional e mais de 2/3 no modelo com a variável climática local. Isso indica que a variabilidade entre espécies não influencia tanto na explicação dos encolhimentos no diâmetro dos indivíduos arbóreos na floresta contínua e nos fragmentos florestais. Os resultados encontrados corroboram com nossas hipóteses, os encolhimentos foram maiores quando a precipitação foi menor, a temperatura foi maior e em árvores com maior proporção de xilema ativo (SAP). Ambas medidas de precipitação tiveram efeito significativo na explicação dos encolhimentos, no entanto, a precipitação regional (P) interagiu com habitat ao contrário da precipitação local (PP). Essa interação pode ter ocorrido devido a P ser uma variável estimada para toda a região de estudo, ao contrário da PP, medida com maior precisão para cada local.

Os encolhimentos diamétricos estão altamente relacionados às flutuações diárias da água armazenada no caule em função da transpiração foliar (Wronski, *et al.* 1985). O padrão mais comumente observado é que as árvores atingem sua circunferência máxima logo antes do amanhecer, que é quando os estômatos se abrem e as árvores começam a perder água para a atmosfera mais rapidamente do que a tiram do solo (Herrmann *et al.* 2016). Em um dia ensolarado, uma árvore adulta pode perder e adquirir várias centenas de litros de água, afetando o crescimento radial do caule (Steppe *et al.* 2015). Em períodos de menor precipitação e maiores temperaturas há uma menor disponibilidade de água no solo e maior perda de água pelas folhas, quando a transpiração foliar excede a captação de água no solo temos a redução do turgor celular e do potencial de água no caule (Steppe *et al.* 2015). Isso resulta no encolhimento diamétrico em vez de expansão e crescimento celular durante o dia (Steppe, *et al.* 2006). A quantidade diária de água retirada do

armazenamento no caule pode contribuir com até 22% da perda diária total de água (Köcher, *et al.* 2013).

Outro fator importante a ser considerado em relação aos encolhimentos diamétricos é a espessura da casca das árvores. A precipitação está relacionada positivamente com a hidratação e a temperatura negativamente com a desidratação da casca (Deslauriers *et al.* 2007). Em nosso estudo todos os indivíduos arbóreos tinham casca fina, então provavelmente não influenciaram nos resultados encontrados. Além disso Herrmann *et al.* (2016) não detectaram diferenças nas variações diárias do diâmetro em resposta à chuva entre espécies de casca fina e grossa.

A disponibilidade de água é o principal direcionador climático do crescimento de árvores neotropicais (Wagner *et al.* 2012). Em condições de baixo volume de água no solo os potenciais de água do solo e do caule são menores e os depósitos de armazenamento de água no floema e no xilema não são mais totalmente repostos durante a noite, o que provoca encolhimento ainda mais pronunciado do caule durante o dia (Steppe *et al.* 2015). A baixa explicação dos encolhimentos pelo VWC provavelmente se deve a não haver déficit significativo de umidade no solo no período estudado, no entanto o VWC é uma variável importante a ser considerada em períodos com eventos de seca severas. Outra possível explicação seria as raízes serem profundas o suficiente para captação de água em camadas profundas do solo para sustentar as funções fisiológicas. Um estudo recente em uma floresta tropical de terra-firme na Amazônia Oriental mostra uma diversidade de estratégias relacionadas à seca, dependentes da profundidade do enraizamento e sugerem 3,6 metros como uma profundidade efetiva de enraizamento para toda a comunidade (Brum *et al.* 2018).

Discutimos acima que as flutuações diárias e sazonais no diâmetro dos indivíduos arbóreos dependem da quantidade de tecido vivo no caule da árvore, por estarem diretamente ligados ao armazenamento de água. Isso corrobora os resultados encontrados de maiores encolhimentos em árvores com maior proporção de xilema ativo (SAP) nos fragmentos florestais. Como vimos anteriormente as árvores nos fragmentos investiram em maior SAP, provavelmente em resposta à maior necessidade de armazenar água no caule para sustentar a perda de água pela transpiração foliar. Porém não houve relação em árvores na floresta contínua, supostamente devido as copas não estarem tão expostas à atmosfera, pelo dossel ser mais alto e denso em relação aos fragmentos florestais.

A razão altura:diâmetro (HD) foi positivamente relacionada com os incrementos diamétricos, mas também teve efeito positivo nos encolhimentos. No contexto do que foi

discutido, os encolhimentos sazonais geralmente estão relacionados aos períodos desfavoráveis ao crescimento diamétrico, onde temos menor disponibilidade de água e maior temperatura (Steppe *et al.* 2015). Assim como a HD está relacionada à captação de luz, também está com o grau de exposição da copa no dossel e demanda evaporativa, que aumenta a distribuição da água armazenada no caule para a copa devido à perda de água pela transpiração foliar (Steppe, *et al.* 2006). Por isso, supostamente árvores com maior HD também tiveram maiores encolhimentos diamétricos.

CONCLUSÕES

Aqui nós fornecemos fortes evidências que mesmo tendo variação nas estratégias funcionais e ocupando diferentes estratos verticais no dossel, algumas espécies arbóreas podem manter o ritmo de crescimento após a fragmentação, através da aclimatação das características funcionais em direção à aquisição de recursos. Salientamos a importância das características funcionais como moduladoras das variações diamétricas em resposta às condições ambientais do habitat em que se desenvolve. Além disso, nossos dados das variações sazonais no diâmetro das árvores poderiam servir como uma ferramenta para melhorar as estimativas da produtividade em florestas fragmentadas através do crescimento do caule, principal armazenador de carbono nas árvores. Considerando os cenários futuros de mudanças climáticas e altas taxas de conversão de florestas tropicais contínuas em fragmentos florestais, torna-se necessário entender como o armazenamento e absorção de carbono está sendo afetado em florestas fragmentadas. Portanto o acompanhamento sazonal da variação diamétrica das árvores e das características funcionais em função das mudanças ambientais derivadas da fragmentação têm grande contribuição nos modelos climáticos e do carbono. Tais percepções são necessárias para prever o impacto de um clima em mudança no crescimento do caule em árvores remanescentes em fragmentos florestais, com grandes implicações na capacidade de aclimatação das árvores tropicais sob a mudança global.

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, Laboratório

de Biodiversidade e Ecologia Funcional e Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais - PDBFF pela infraestrutura, infraestrutura de campo, apoio técnico e logístico e a todos os membros das equipes envolvidas na coleta e processamento de dados, que possibilitaram o desenvolvimento deste trabalho. Este trabalho foi financiado pelo projeto “Como as florestas da Amazônia Central respondem às variações climáticas? Efeitos sobre dinâmica florestal e sinergia com a fragmentação florestal”. Chamada MCTI/CNPq/FNDCT – Ação Transversal – nº68/2013 – Programa de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia – LBA.

REFERÊNCIAS

- Akaike, H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. 2nd International Symposium on Information Theory (edS B.N. Petrov & F. Csáki), pp. 267–281. Akademiai Kiado, Budapest.
- Akashi, N., Kohyama, T., & Matsui, K. (2003). Lateral and vertical crown associations in mixed forests. *Ecological Research*, 18(4), 455–461. doi: 10.1046/j.1440-1703.2003.00569.x
- Albiero-Júnior, A., Venegas-González, A., Botosso, P. C., Roig, F. A., Camargo, J. L. C., & Tomazello-Filho, M. (2019). What is the temporal extension of edge effects on tree growth dynamics? A dendrochronological approach model using *Scleronema micranthum* (Ducke) Ducke trees of a fragmented forest in the Central Amazon. *Ecological Indicators*, 101, 133–142. doi: 10.1016/J.ECOLIND.2018.12.040
- Anderegg, W. R. L. (2015). Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, 205(3), 1008–1014. doi: 10.1111/nph.12907
- Auger, S., & Shipley, B. (2013). Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24(3), 419–428. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01473.x
- Baccini, A., Goetz, S. J., Walker, W. S., Laporte, N. T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., ... Houghton, R. A. (2012). Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change*, 2(3), 182–185. doi: 10.1038/nclimate1354
- Baker, T. R., Burslem, D. F. R. P., & Swaine, M. D. (2003). Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19(2), 109–125. doi: 10.1017/S0266467403003146
- Benítez-Malvido, J., & Martinez-Ramos, M. (2003). Impact of Forest Fragmentation on Understory Plant Species Richness in Amazonia. *Conservation Biology*, 17(2), 389–400. doi: 10.1046/j.1523-1739.2003.01120.x
- Bierregaard, R. O., Lovejoy, T. E., Kapos, V., dos Santos, A. A., & Hutchings, R. W. (1992). The biological dynamics of tropical rainforest fragments: a prospective comparison of fragments and continuous forest . *The biological dynamics of tropical rainforest fragments : a prospective comparison of fragments and continuous forest* . *BioScience*, 42(11), 859–866. doi: 10.2307/1312085
- Bonal, D., Burban, B., Stahl, C., Wagner, F., & Hérault, B. (2016). The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future

prospects. *Annals of Forest Science*, 73(1), 27–44. doi: 10.1007/s13595-015-0522-5

- Boyd, J. D. (1977). Relationship between fibre morphology and shrinkage of wood. *Wood Science and Technology*, 11(1), 3–22. doi: 10.1007/BF00353597
- Brinck, K., Fischer, R., Groeneveld, J., Lehmann, S., Dantas De Paula, M., Pütz, S., ... Huth, A. (2017). High resolution analysis of tropical forest fragmentation and its impact on the global carbon cycle. *Nature Communications*, 8(1), 14855. doi: 10.1038/ncomms14855
- Brum, M., Vadeboncoeur, M. A., Ivanov, V., Asbjornsen, H., Saleska, S., Alves, L. F., ... Oliveira, R. S. (2019). Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. *Journal of Ecology*, 107(1), 318–333. doi: 10.1111/1365-2745.13022
- Camargo, J. L., & Kapos, V. (1995). Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 11(2), 205–221. doi: 10.1017/S026646740000866X
- Cardoso, G.L. (2011). Composição florística e fenologia de quatro áreas de floresta de Terra firme com diferentes históricos de alteração antrópica no município de Manaus. Tese (Doutorado em Diversidade Biológica), Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM. pp. 62-138.
- Chauvel, A., Lucas, Y., & Boulet, R. (1987). On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43(3), 234–241. doi: 10.1007/BF01945546
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Journal of Ecology*, 12(4), 351–366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Cheesman, A. W., & Winter, K. (2013). Elevated night-time temperatures increase growth in seedlings of two tropical pioneer tree species. *New Phytologist*, 197(4), 1185–1192. doi: 10.1111/nph.12098
- Clark, D. A., & Clark, D. B. (1992). Life History Diversity of Canopy and Emergent Trees in a Neotropical Rain Forest LIFE HISTORY DIVERSITY OF CANOPY AND EMERGENT TREES IN A NEOTROPICAL RAIN FOREST'. Source: *Ecological Monographs Ecological Monographs*, 62(623), 315–344. doi: 10.2307/2937114
- Clark, D. B., Clark, D. A., & Oberbauer, S. F. (2010). Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology*, 16(2), 747–759. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02004.x

- Cosme, L. H. M., Schietti, J., Costa, F. R. C., & Oliveira, R. S. (2017). The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist*, 215(1), 113–125. doi: 10.1111/nph.14508
- da Costa, A. C. L., Galbraith, D., Almeida, S., Portela, B. T. T., Costa, M. da, Junior, J. de A. S., ... Meir, P. (2010). Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist*, 187(3), 579–591. doi: 10.1111/J.1469-8137.2010.03309.X@10.1002/(ISSN)
- Daudet, F.-A., Améglio, T., Cochard, H., Archilla, O., & Lacoïnte, A. (2004). Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany*, 56(409), 135–144. doi: 10.1093/jxb/eri026
- de Avila, A. L., Schwartz, G., Ruschel, A. R., Lopes, J. do C., Silva, J. N. M., Carvalho, J. O. P. de, ... Bauhus, J. (2017). Recruitment, growth and recovery of commercial tree species over 30 years following logging and thinning in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 385, 225–235. doi: 10.1016/J.FORECO.2016.11.039
- Deslauriers, A., Rossi, S., & Anfodillo, T. (2007). Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? *Dendrochronologia*, 25(2), 113–124. doi: 10.1016/J.DENDRO.2007.05.003
- Dzenis, J., Krišāns, O., Katrevičs, J., & Adamovičs, A. (2017). Intra-seasonal development of radial increment of *Picea abies* in Latvia. 1. doi: 10.22616/rrd.23.2017.013
- Engelbrecht, B. M. J., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., & Hubbell, S. P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447(7140), 80–82. doi: 10.1038/nature05747
- Fan, Z. X., Zhang, S. B., Hao, G. Y., Ferry Slik, J. W., & Cao, K. F. (2012). Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *Journal of Ecology*, 100(3), 732–741. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01939.x
- Fauset, S., Johnson, M. O., Gloor, M., Baker, T. R., Monteagudo M., A., Brienen, R. J. W., ... Phillips, O. L. (2015). Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications*, 6, 1–9. doi: 10.1038/ncomms7857
- Fearnside P. (2013). Climate change as a threat to Brazil's Amazon forest. *International Journal of Social Ecology and Sustainable Development*. 4: 1–12.

- Feeley, K. J., Joseph Wright, S., Nur Supardi, M. N., Kassim, A. R., & Davies, S. J. (2007). Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters*, 10(6), 461–469. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01033.x
- Field, C.; Barros, V.; Stocker, T., et al. (2012). Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change (pp. 582). Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. Cambridge University Press.
- Fitter, A., & Hay, R. K. M. (2002). *Environmental physiology of plants*. Academic Press. 397 p.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2010). *Global forest resources assessment 2010: main report*. Retrieved from <http://www.fao.org/3/i1757e/i1757e00.htm>
- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., ... Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378–381. doi: 10.1038/nature10425
- 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(9), 1384–1399. doi: 10.1002/2014GB005080
- 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. *Geophys. Res. Lett.* 40: 1729–1733, doi:10.1002/grl.50377
- Graham, E. A., Mulkey, S. S., Kitajima, K., Phillips, N. G., & Wright, S. J. (2003). Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(2), 572–576. doi: 10.1073/pnas.0133045100
- Gustafsson, M., Gustafsson, L., Alloysius, D., Falck, J., Yap, S., Karlsson, A., & Ilstedt, U. (2016). Life history traits predict the response to increased light among 33 tropical rainforest tree species. *Forest Ecology and Management*, 362, 20–28. doi: 10.1016/J.FORECO.2015.11.017
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052. doi: 10.1126/sciadv.1500052
- Hérault, B., Bachelot, B., Poorter, L., Rossi, V., Bongers, F., Chave, J., ... Baraloto, C. (2011). Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain

forest tree species. *Journal of Ecology*, 99(6), 1431–1440. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01883.x

- Herrmann, V., McMahon, S. M., Detto, M., Lutz, J. A., Davies, S. J., Chang-Yang, C.-H., & Anderson-Teixeira, K. J. (2016). Tree Circumference Dynamics in Four Forests Characterized Using Automated Dendrometer Bands. *PLOS ONE*, 11(12), e0169020. doi: 10.1371/journal.pone.0169020
- Hinckley, T. M., & Bruckerhoff, D. N. (1975). The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. *Canadian Journal of Botany*, 53(1), 62–72. doi: 10.1139/b75-009
- Hogan, J. A., McMahon, S. M., Buzzard, V., Michaletz, S. T., Enquist, B. J., Thompson, J., ... Zimmerman, J. K. (2019). Drought and the interannual variability of stem growth in an aseasonal, everwet forest. *Biotropica*, 51(2), 139–154. doi: 10.1111/btp.12624
- Hogan, K. P., Smith, A. P., & Samaniego, M. (1995). Gas Exchange in Six Tropical Semi-Deciduous Forest Canopy Tree Species During the Wet and Dry Seasons. *Biotropica*, 27(3), 324. doi: 10.2307/2388918
- Houghton, R. A., Hall, F., & Goetz, S. J. (2009). Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 114(3), 1–13. doi: 10.1029/2009JG000935
- Hunter, M. O., Keller, M., Morton, D., Cook, B., Lefsky, M., Ducey, M., ... Schiatti, J. (2015). Structural Dynamics of Tropical Moist Forest Gaps. *PLOS ONE*, 10(7), e0132144. doi: 10.1371/journal.pone.0132144
- Iida, Y., Kohyama, T. S., Swenson, N. G., Su, S.-H., Chen, C.-T., Chiang, J.-M., & Sun, I.-F. (2014). Linking functional traits and demographic rates in a subtropical tree community: the importance of size dependency. *Journal of Ecology*, 102(3), 641–650. doi: 10.1111/1365-2745.12221
- INPE - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, (2015). Projeto PRODES: Monitoramento da floresta amazônica brasileira por satélite. São José dos Campos, São Paulo, Brazil (<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.php>). Acesso 05/03/2019.
- Keeling, H. C., & Phillips, O. L. (2007). A calibration method for the crown illumination index for assessing forest light environments. *Forest Ecology and Management*, 242(2–3), 431–437. doi: 10.1016/J.FORECO.2007.01.060
- King, D. A. (1991). Correlations Between Biomass Allocation, Relative Growth Rate and Light Environment in Tropical Forest Saplings. *Functional Ecology*, 5(4), 485. doi: 10.2307/2389630

- King, D. A., Davies, S. J., Tan, S., & Noor, N. S. M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(3), 670–680. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x
- Köcher, P., Horna, V., & Leuschner, C. (2013). Stem water storage in five coexisting temperate broad-leaved tree species: significance, temporal dynamics and dependence on tree functional traits. *Tree Physiology*, 33(8), 817–832. doi: 10.1093/treephys/tpt055
- Laurance, W. F., & Williamson, G. B. (2001). Positive Feedbacks among Forest Fragmentation, Drought, and Climate Change in the Amazon. *Conservation Biology*, 15(6), 1529–1535. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.01093.x
- Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Fearnside, P. M., Lovejoy, T. E., Williamson, G. B., Mesquita, R. C. G., ... Laurance, S. G. W. (2018). An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. *Biological Reviews*, 93(1), 223–247. doi: 10.1111/brv.12343
- Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., ... Lovejoy, T. E. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144(1), 56–67. doi: 10.1016/J.BIOCON.2010.09.021
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., ... Sampaio, E. (2002). Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology*, 16(3), 605–618. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.01025.x
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. E. L. S., Giraldo, J. P., ... D'Angelo, S. (2006). Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(50), 19010–19014. doi: 10.1073/pnas.0609048103
- Laurance, W. F., Oliveira, A. A., Laurance, S. G., Condit, R., Nascimento, H. E. M., Sanchez-Thorin, A. C., ... Dick, C. W. (2004). Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature*, 428(6979), 171–175. doi: 10.1038/nature02383
- Liu, J., Coomes, D. A., Hu, G., Liu, J., Yu, J., Luo, Y., & Yu, M. (2019). Larger fragments have more late-successional species of woody plants than smaller fragments after 50 years of secondary succession. *Journal of Ecology*, 107(2), 582–594. doi: 10.1111/1365-2745.13071
- Liu, W., & Su, J. (2016). Effects of light acclimation on shoot morphology, structure, and biomass allocation of two *Taxus* species in southwestern China. *Scientific Reports*, 6(1), 35384. doi: 10.1038/srep35384

- Liu, Y. Y., Van Dijk, A. I. J. M., De Jeu, R. A. M., Canadell, J. G., McCabe, M. F., Evans, J. P., & Wang, G. (2015). Recent reversal in loss of global terrestrial biomass. *Nature Climate Change*, 5(5), 470–474. doi: 10.1038/nclimate2581
- Longo, M., Knox, R. G., Levine, N. M., Alves, L. F., Bonal, D., Camargo, P. B., ... Moorcroft, P. R. (2018). Ecosystem heterogeneity and diversity mitigate Amazon forest resilience to frequent extreme droughts. *New Phytologist*, 219(3), 914–931. doi: 10.1111/NPH.15185@10.1111/(ISSN)1469-8137
- Lovejoy, T. E., Bierregaard Jr, R. O., Rylands, A. B., Malcom, J. R., Quintela, C. E., Harper, L. H., ... Hays, M. B. (1986). Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, (January), 257–285.
- Lovejoy, T. E.; Bierregaard, R. O. Jr. (1990). Central Amazonian forests and the minimum critical size of ecosystems project. In: Gentry A. H. (ed). *Four Neotropical Rainforests* (pp. 60-71). New Haven, CT: Yale University Press.
- Magnago, L. F. S., Edwards, D. P., Edwards, F. A., Magrach, A., Martins, S. V., & Laurance, W. F. (2014). Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology*, 102(2), 475–485. doi: 10.1111/1365-2745.12206
- 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(1443), 311–329. doi: 10.1098/rstb.2003.1433
- Malhi, Y., Aragao, L. E. O. C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., ... 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*, 106(49), 20610–20615. doi: 10.1073/pnas.0804619106
- Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W., & Nobre, C. A. (2008). Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319(5860), 169–172. doi: 10.1126/science.1146961
- Marengo, J. A., Borma, L. S., Rodriguez, D. A., Pinho, P., Soares, W. R., & Alves, L. M. (2013). Recent Extremes of Drought and Flooding in Amazonia: Vulnerabilities and Human Adaptation. *American Journal of Climate Change*, 02(02), 87–96. doi: 10.4236/ajcc.2013.22009
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185. doi: 10.1016/J.TREE.2006.02.002

- McTague, J. P., & Weiskittel, A. R. (2016). Individual-Tree Competition Indices and Improved Compatibility with Stand-Level Estimates of Stem Density and Long-Term Production. *Forests*, 7(12), 238. doi: 10.3390/f7100238
- Meinzer, F. C., Campanello, P. I., Domec, J.-C., Gatti, M. G., Goldstein, G., Villalobos-Vega, R., & Woodruff, D. R. (2008). Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. *Tree Physiology*, 28(11), 1609–1617. doi: 10.1093/treephys/28.11.1609
- Mesquita, R. C. G., Delamônica, P., & Laurance, W. F. (1999). Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 91(2–3), 129–134. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00086-5
- Mulkey, S. S., Kitajima, K., & Wright, S. J. (1996). Plant physiological ecology of tropical forest canopies. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(10), 408–412. doi: 10.1016/0169-5347(96)10043-4
- Muller-landau, H. C., & Dong, S. X. (2010). Metal Band Dendrometer Protocol. *Carbon*, (March), 1–12.
- Nascimento, H. E. M., & Laurance, W. F. (2004). Biomass Dynamics in Amazonian Forest Fragments. *Ecological Applications*, 14(sp4), 127–138. doi: 10.1890/01-6003
- 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. doi: 10.1088/1748-9326/aabe9f
- Nogueira, E. M., Nelson, B. W., & Fearnside, P. M. (2006). Volume and biomass of trees in central Amazonia: influence of irregularly shaped and hollow trunks. *Forest Ecology and Management*, 227(1–2), 14–21. doi: 10.1016/J.FORECO.2006.02.004
- Numata, I., & Cochrane, M. A. (2012). Forest Fragmentation and Its Potential Implications in the. *Open Journal of Forestry*, 2(4), 265–271. doi: 10.4236/ojf.2012.24033
- Numata, I., Cochrane, M. A., Souza Jr, C. M., & Sales, M. H. (2011). Carbon emissions from deforestation and forest fragmentation in the Brazilian Amazon. *Environmental Research Letters*, 6(4), 044003. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/044003
- Oliveira A., & S. Mori, A. (1999). Central Amazonian terra firme forests: high tree species richness. *Biodiversity and Conservation*, 8, 1219–1244.

- Pastur, G. M., Lencinas, M. V., Cellini, J. M., & Mundo, I. (2007). Diameter growth: can live trees decrease? *Forestry*, 80(1), 83–88. doi: 10.1093/forestry/cpl047
- Pearcy, R. W. (1987). Photosynthetic Gas Exchange Responses of Australian Tropical Forest Trees in Canopy, Gap and Understory Micro-Environments. *Functional Ecology*, 1(3), 169. doi: 10.2307/2389419
- Pedersen, R. Ø., Næsset, E., Gobakken, T., & Bollandsås, O. M. (2013). On the evaluation of competition indices - The problem of overlapping samples. *Forest Ecology and Management*, 310, 120–133. doi: 10.1016/j.foreco.2013.07.040
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(34), 167–234. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>
- Pfautsch, S., Macfarlane, C., Ebdon, N., & Meder, R. (2012). Assessing sapwood depth and wood properties in *Eucalyptus* and *Corymbia* spp. using visual methods and near infrared spectroscopy (NIR). *Trees*, 26(3), 963–974. doi: 10.1007/s00468-011-0674-3
- Phillips, O. L., Aragão, L. E. O. C., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G., ... Torres-Lezama, A. (2009). Drought sensitivity of the amazon rainforest. *Science*, 323(5919), 1344–1347. doi: 10.1126/science.1164033
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., Villar, R., Niinemets, U., ... Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565–588. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J., & Wöll, H. (2005). Beyond the regeneration phase: Differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology*, 93(2), 256–267. doi: 10.1111/j.1365-2745.2004.00956.x
- Poorter, L., Castilho, C. V., Schiatti, J., Oliveira, R. S., & Costa, F. R. C. (2018). Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. *New Phytologist*, 219(1), 109–121. doi: 10.1111/nph.15206
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Claros, M., ... Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481–492. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <http://www.R-project.org>.

- Raffelsbauer, V., Spannl, S., Peña, K., Pucha-Cofrep, D., Steppe, K., & Bräuning, A. (2019). Tree Circumference Changes and Species-Specific Growth Recovery After Extreme Dry Events in a Montane Rainforest in Southern Ecuador. *Frontiers in Plant Science*, 10, 342. doi: 10.3389/fpls.2019.00342
- Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25), 13730–13734. doi: 10.1073/pnas.94.25.13730
- Rodríguez-Alarcón, S., Rodríguez-Eraso, N., Pineda-Rincón, I., & López-Camacho, R. (2018). Effects of fragmentation on functional diversity associated with aboveground biomass in a high Andean forest in Colombia. *Landscape Ecology*, 33(11), 1851–1864. doi: 10.1007/s10980-018-0719-8
- Rowland, L., Malhi, Y., Silva-Espejo, J. E., Farfán-Amézquita, F., Halladay, K., Doughty, C. E., ... Phillips, O. L. (2014). The sensitivity of wood production to seasonal and interannual variations in climate in a lowland Amazonian rainforest. *Oecologia*, 174(1), 295–306. doi: 10.1007/s00442-013-2766-9
- Rozendaal, D. M. A., Brienen, R. J. W., Soliz-Gamboa, C. C., & Zuidema, P. A. (2010). Tropical tree rings reveal preferential survival of fast-growing juveniles and increased juvenile growth rates over time. *New Phytologist*, 185(3), 759–769. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03109.x
- Rozendaal, D. M. A., Hurtado, V. H., & Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20(2), 207–216. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x
- Santiago, L. S., & Wright, S. J. (2007). Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 21(1), 19–27. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01218.x
- Schwartz, N. B., Uriarte, M., Defries, R., Bedka, K. M., Fernandes, K., Gutiérrez-Vélez, V., & Pinedo-Vasquez, M. A. (2017). Fragmentation increases wind disturbance impacts on forest structure and carbon stocks in a western Amazonian landscape. *Ecological Applications*, 27(6), 1901–1915. doi: 10.1002/eap.1576
- Segura, M., & Kanninen, M. (2005). Allometric Models for Tree Volume and Total Aboveground Biomass in a Tropical Humid Forest in Costa Rica. *Biotropica*, 37(1), 2–8. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.02027.x
- Sfair, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., & Tabarelli, M. (2016). Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications*, 26(6), 1816–1826. doi: 10.1890/151673.1

- Sheil, D. (2003). Growth assessment in tropical trees: large daily diameter fluctuations and their concealment by dendrometer bands. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10), 2027–2035. doi: 10.1139/x03-121
- Sheil, D., Eastaugh, C. S., Vlam, M., Zuidema, P. A., Groenendijk, P., van der Sleen, P., ... Vanclay, J. (2017). Does biomass growth increase in the largest trees? Flaws, fallacies and alternative analyses. *Functional Ecology*, 31(3), 568–581. doi: 10.1111/1365-2435.12775
- Shimamoto, C. Y., Botosso, P. C., Amano, E., & Marques, M. C. M. (2016). Stem growth rhythms in trees of a tropical rainforest in Southern Brazil. *Trees - Structure and Function*, 30(1), 99–111. doi: 10.1007/s00468-015-1279-z
- Simonneau, T., Habib, R., Goutouly, J.-P., & Huguet, J.-G. (1993). Diurnal Changes in Stem Diameter Depend Upon Variations in Water Content: Direct Evidence in Peach Trees. *Journal of Experimental Botany*, 44(3), 615–621. doi: 10.1093/jxb/44.3.615
- Singh, D., Slik, J. W. F., Jeon, Y.-S., Tomlinson, K. W., Yang, X., Wang, J., ... Adams, J. M. (2019). Tropical forest conversion to rubber plantation affects soil micro- & mesofaunal community & diversity. *Scientific Reports*, 9(1), 5893. doi: 10.1038/s41598-019-42333-4
- Slot, M., Rey-Sánchez, C., Gerber, S., Lichstein, J. W., Winter, K., & Kitajima, K. (2014). Thermal acclimation of leaf respiration of tropical trees and lianas: response to experimental canopy warming, and consequences for tropical forest carbon balance. *Global Change Biology*, 20(9), 2915–2926. doi: 10.1111/gcb.12563
- Stahl, C., Burban, B., Bompuy, F., Jolin, Z. B., Sermage, J., & Bonal, D. (2010). Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 26(4), 393–405. doi: 10.1017/S0266467410000155
- Steppe, K., De Pauw, D. J. W., Lemeur, R., & Vanrolleghem, P. A. (2006). A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. *Tree Physiology*, 26(3), 257–273. doi: 10.1093/treephys/26.3.257
- Steppe, K., Sterck, F., & Deslauriers, A. (2015). Diel growth dynamics in tree stems: linking anatomy and ecophysiology. *Trends in Plant Science*, 20(6), 335–343. doi: 10.1016/J.TPLANTS.2015.03.015
- Suralta, R. R., & Yamauchi, A. (2008). Root growth, aerenchyma development, and oxygen transport in rice genotypes subjected to drought and waterlogging. *Environmental and Experimental Botany*, 64(1), 75–82. doi: 10.1016/J.ENVEXPBOT.2008.01.004

- Tabarelli, M., Aguiar, A. V., Girão, L. C., Peres, C. A., & Lopes, A. V. (2010). Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. *Conservation Biology*, 24(6), 1654–1663. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01529.x
- Tabarelli, M., Lopes, A. V., & Peres, C. A. (2008). Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica*, 40(6), 657–661. doi: 10.1111/j.1744-7429.2008.00454.x
- Taubert, F., Fischer, R., Groeneveld, J., Lehmann, S., Müller, M. S., Rödig, E., ... Huth, A. (2018). Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature*, 554(7693), 519–522. doi: 10.1038/nature25508
- Ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... Silman, M. R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156). doi: 10.1126/science.1243092
- Tng, D. Y. P., Apgaua, D. M. G., Ishida, Y. F., Mencuccini, M., Lloyd, J., Laurance, W. F., & Laurance, S. G. W. (2018). Rainforest trees respond to drought by modifying their hydraulic architecture. *Ecology and Evolution*, 8(24), ece3.4601. doi: 10.1002/ece3.4601
- Uriarte, M., Muscarella, R., & Zimmerman, J. K. (2018). Environmental heterogeneity and biotic interactions mediate climate impacts on tropical forest regeneration. *Global Change Biology*, 24(2), e692–e704. doi: 10.1111/gcb.14000
- van der Sande, M. T., Zuidema, P. A., & Sterck, F. (2015). Explaining biomass growth of tropical canopy trees: the importance of sapwood. *Oecologia*, 177(4), 1145–1155. doi: 10.1007/s00442-015-3220-y
- Veneklaas, E. J., & Poorter, L. (1998). Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. (pp. 337–361). pp. 337–361. Retrieved from <http://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/346517>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Von Oheimb, G., Lang, A. C., Bruelheide, H., Forrester, D. I., Wäsche, I., Yu, M., & Härdtle, W. (2011). Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: The role of local neighbourhood competition. *Forest Ecology and Management*, 261(3), 499–507. doi: 10.1016/j.foreco.2010.10.035
- Wagner, F., Rossi, V., Aubry-Kientz, M., Bonal, D., Dalitz, H., Gliniars, R., ... Hérault, B. (2014). Pan-tropical analysis of climate effects on seasonal tree growth. *PloS One*, 9(3), e92337. doi: 10.1371/journal.pone.0092337

- Wagner, F., Rossi, V., Stahl, C., Bonal, D., & Hérault, B. (2012). Water Availability Is the Main Climate Driver of Neotropical Tree Growth. *PLoS ONE*, 7(4), e34074. doi: 10.1371/journal.pone.0034074
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 125–159. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J. B., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., ... Zanne, A. E. (2010). Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91(12), 3664–3674. doi: 10.1890/09-2335.1
- Wronski, E. B., Holmes, J. W., & Turner, N. C. (1985). Phase and amplitude relations between transpiration, water potential and stem shrinkage. *Plant, Cell and Environment*, 8(8), 613–622. doi: 10.1111/j.1365-3040.1985.tb01700.x
- 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.
- Zuidema, P. A., Baker, P. J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M., & Sterck, F. (2013). Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science*, 18(8), 413–419. doi: 10.1016/J.TPLANTS.2013.05.006

TABELAS

Tabela 1. Espécies selecionadas para o estudo, número de indivíduos em cada habitat e tipo de fenologia foliar. FC: Floresta contínua. FF: Fragmento florestal. NE: Não encontrado.

Família	Espécie	FC	FF	Fenologia foliar
Burseraceae	<i>Protium apiculatum</i> Swart	5	8	Perenifólia ¹
	<i>Protium hebetatum</i> Daly	14	10	Perenifólia ¹
Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori *	9	9	Perenifólia ²
	<i>Eschweilera pseudodecolorans</i> S.A.Mori	5	6	NE
	<i>Eschweilera truncata</i> A.C.Sm.	17	7	Perenifólia ¹
	<i>Eschweilera wachenheimii</i> (Benoist) Sandwith	16	14	Perenifólia ¹
Moraceae	<i>Naucleopsis caloneura</i> (Huber) Ducke	5	5	Perenifólia ³
Olacaceae	<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.**	9	7	Perenifólia ²
Total	---	80	66	---

*Terceira espécie mais abundante (Ter Steege, *et al.* 2013), e segunda no ranque de dominância por biomassa na Amazônia (Fauset, *et al.* 2015). **Vigésima espécie mais dominante por biomassa da Amazônia (Fauset, *et al.* 2015). ¹ Kattge *et al.* 2011; ² Lorenzi 1998; ³ Cardoso 2011.

Tabela 2. Resumo das características funcionais incluído, o tipo de característica, abreviação, unidades, média, 5th percentil, 95th percentil, e coeficiente de variação (CV) dos valores de características de 146 indivíduos e oito pares de espécies em florestas maduras contínuas (linha superior) e fragmentos florestais (linha inferior).

Categoria da característica	Característica funcional	Abreviação	Unidades	Média	Percentis		CV (%)
					5 th	95 th	
Planta inteira	Relação Altura:Diâmetro	HD	m.cm ⁻¹	1,05	0,605	1,575	29,90
				1,06	0,598	1,440	26,52
Caule	Relação Área de xilema ativo:Área da copa	SATC	cm ² .m ²	5,51	1,362	14,134	75,36
				6,32	1,381	16,315	89,80
	Proporção de xilema ativo	SAP	%	54,30	21,14	93,83	42,76
				66,85	31,23	97,35	33,31
Densidade da madeira	WDC	g,cm ⁻³	0,74	0,537	0,886	16,13	
			0,72	0,543	0,865	15,70	
Ramo	Conteúdo de água na madeira	WWCC	%	36,66	30,90	44,64	11,52
				36,63	31,71	41,52	9,13
Folha	Densidade da madeira	WDR	g,cm ⁻³	0,69	0,539	0,789	12,26
				0,67	0,524	0,776	11,41
Folha	Conteúdo de água na madeira	WWCR	%	40,76	34,24	49,41	11,32
				40,83	36,56	47,37	8,99
	Área foliar	LA	cm ²	28,01	9,43	61,67	60,36
				34,64	11,68	87,94	72,41
Conteúdo de matéria seca na folha	SLA	cm ² ,g ⁻¹	44,52	28,90	60,63	22,57	
			59,67	31,65	110,44	45,67	
LDMC	mg,g	mg,g	462,07	230,5	565,4	22,32	
			483,31	403,9	553,9	11,30	

Tabela 3. Visão geral de nove modelos sobre como o ambiente (P, PP, TN max e VWC max), características funcionais (HD e SATC) e a exposição à luz (IIC) afetam os incrementos diamétricos de 146 árvores em habitats de florestas maduras contínuas e fragmentos florestais de terra firme na Amazônia Central.

Modelo	AIC	dAIC	R² fixo	R² aleatório	HD	SATC* habitat	IIC	P	PP	TN max	VWC max* habitat	N obs
HD + SATC*habitat + (1 indivíduos/espécie)	-11359,1	0	0,06	0,11	0,19***	0,33***	-	-	-	-	-	1192
HD + SATC*habitat + P + (1 indivíduos/espécie)	-11357,1	2,0	0,06	0,11	0,19***	0,33***	-	NS	-	-	-	1192
HD + SATC*habitat + P + IIC + (1 indivíduos/espécie)	-11355,9	3,2	0,06	0,11	0,20***	0,35***	NS	NS	-	-	-	1192
HD + SATC*habitat + VWC*habitat + (1 indivíduos/espécie)	-2404,8	0	0,23	0,32	NS	0,70***	-	-	-	-	0,60***	238
HD + SATC*habitat + TN max + (1 indivíduos/espécie)	-2402,4	2,4	0,22	0,31	NS	0,70**	-	-	-	0,15**	-	238
HD + SATC*habitat + PP + (1 indivíduos/espécie)	-2396,5	8,3	0,20	0,32	NS	0,68**	-	-	NS	-	-	238

Os modelos são classificados com base no critério de informação de Akaike (AIC). A quantidade de variação explicada pelas variáveis preditoras (R² fixo) e, pelos indivíduos e espécies (R² aleatório) e os tamanhos de efeito dos preditores significativos são mostrados. As variáveis preditoras incluem: relação altura por diâmetro (HD), interação da relação área de xilema ativo por área de copa com habitat (SATC*habitat), índice de iluminação de copa (IIC), precipitação regional (P), precipitação local (PP), temperatura noturna máxima (TNmax) e interação do conteúdo volumétrico máximo de água no solo com habitat (VWCmax*habitat). N obs indica o número de observações disponíveis de acordo com os dados climáticos locais; O traço indica que as variáveis não foram incluídas no modelo; β padronizados e p-values são mostrados (NS: não significativo; *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001).

Tabela 4. Visão geral de nove modelos sobre como o ambiente (P, PP, T max e VWC max), características funcionais (HD, SATC e SAP) e a exposição à luz (IIC) afetam os encolhimentos diamétricos de 146 árvores em habitats de florestas maduras contínuas e fragmentos florestais de terra firme na Amazônia Central.

Modelo	AIC	ΔAIC	R² fixo	R² aleatório	HD	SATC* habitat	SAP* habitat	IIC	P* habitat	PP	T max	VWC max *habitat	N obs
HD + SATC*habitat + SAP*habitat + P*habitat+ (1 indivíduos/espécie)	-7468,4	0	0,10	0,10	0,17**	0,25*	0,22*	-	0,30***	-	-	-	693
HD + SATC*habitat + SAP*habitat + P*habitat + IIC + (1 indivíduos/espécie)	-7468,4	0	0,10	0,10	0,15*	0,22*	0,20*	NS	0,30***	-	-	-	693
HD + SATC*habitat + SAP*habitat + (1 indivíduos/espécie)	-7429,6	38,8	0,07	0,10	0,16**	0,23*	0,20*	-	-	-	-	-	693
HD + SAP*habitat + T max + IIC + (1 indivíduos/espécie)	-1560,3	0	0,32	0,09	0,19*	-	0,36*	NS	-	-	0,32** *	-	138
HD + SAP*habitat + P + IIC + (1 indivíduos/espécie)	-1549,1	11,2	0,26	0,09	0,20*	-	0,35*	NS	-	-	-	-	138
HD + SAP*habitat + VWC max*habitat + IIC + (1 indivíduos/espécie)	-1543,3	17,0	0,24	0,18	NS	-	0,37*	NS	-	0,25***	-	NS	138

Os modelos são classificados com base no critério de informação de Akaike (AIC). A quantidade de variação explicada pelas variáveis preditoras (R² fixo) e, pelos indivíduos e espécies (R² aleatório) e os tamanhos de efeito dos preditores significativos são mostrados. As variáveis preditoras incluem: relação altura por diâmetro (HD), interação da relação área de xilema ativo por área de copa com habitat (SATC*habitat), interação da proporção da área de xilema ativo com habitat (SAP*habitat), índice de iluminação de copa (IIC), precipitação regional (P), precipitação local (PP), temperatura máxima (Tmax) e interação do conteúdo volumétrico máximo de água no solo com habitat (VWCmax*habitat). N obs indica o número de observações disponíveis de acordo com os dados climáticos locais; O traço indica que as variáveis não foram incluídas no modelo; β padronizados e p-values são mostrados (NS: não significativo; *p < 0.05; **p < 0.01; ***p < 0.001).

FIGURAS

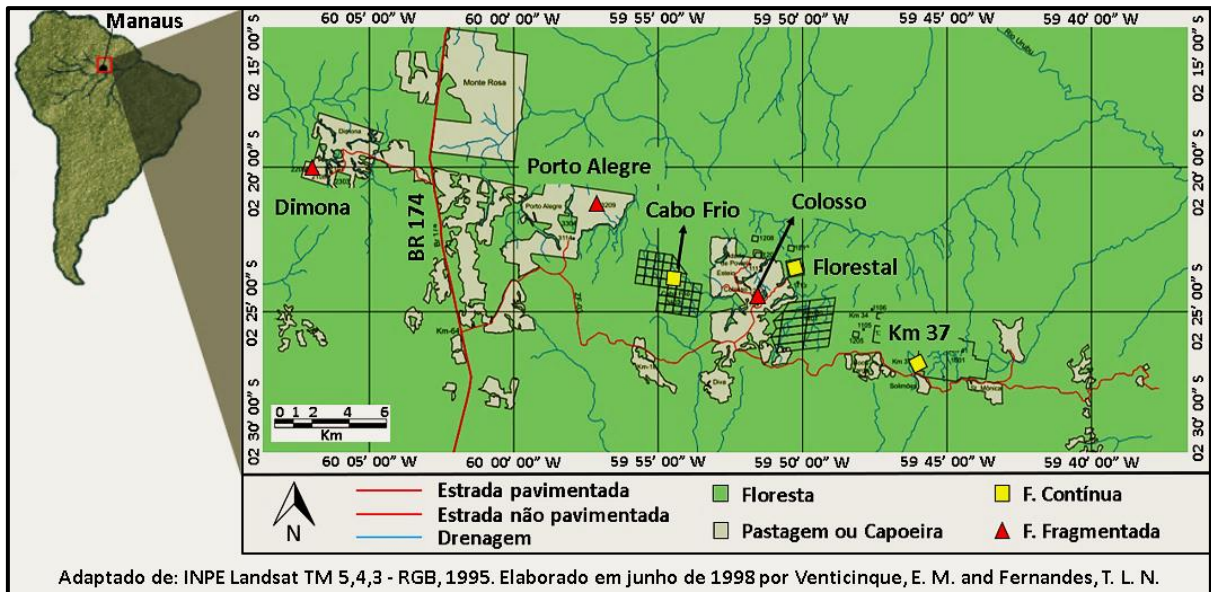


Figura 1. Área experimental do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) indicando as seis áreas de coleta deste estudo - Dimona, Porto Alegre, Cabo Frio, Colosso, Florestal e Km 37. Em amarelo, parcelas na floresta madura contínua e em vermelho, parcelas nos fragmentos florestais.

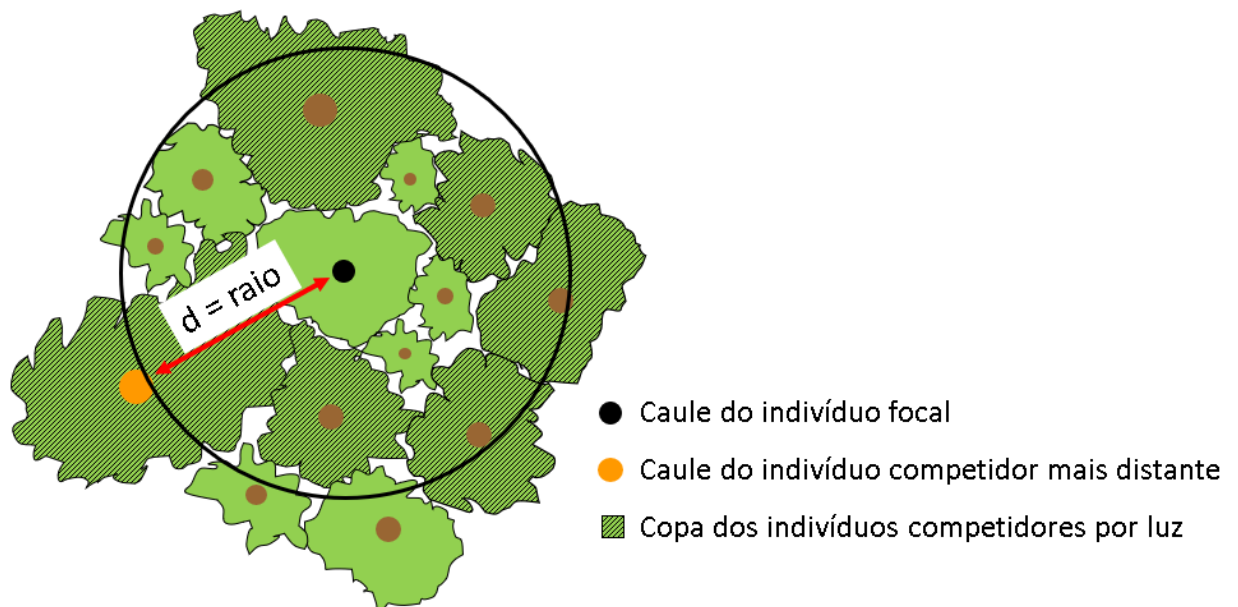


Figura 2. Esquema da metodologia utilizada no índice de competição por luz (ICL). Foram considerados como indivíduos competidores por luz todas as árvores com DAP \geq

DAP do indivíduo focal em uma parcela circular de raio variável. O raio de cada parcela foi definido como a distância (d) entre o caule do indivíduo focal e o caule mais distante que teve sua copa tocando ou cobrindo parte da copa do indivíduo focal.

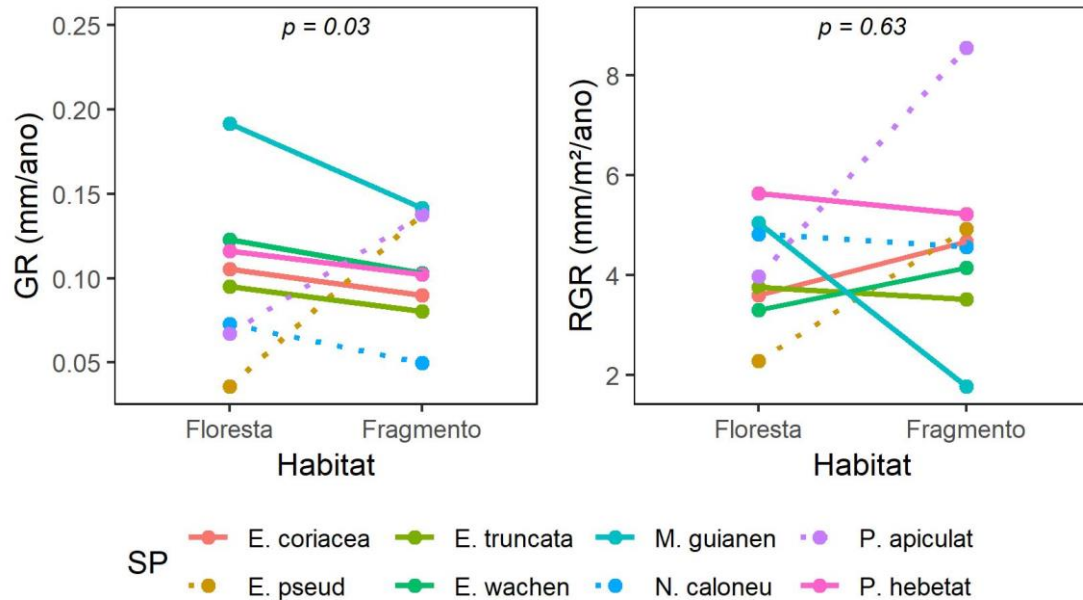


Figura 3. Taxa de crescimento anual (esquerda), taxa de crescimento relativo anual (direita), para oito espécies com indivíduos ocorrendo em habitats contrastantes ("Florestas" são áreas florestais maduras e contínuas, e "Fragmentos" são áreas florestais perturbadas (10 ha), que foram isoladas da floresta no passado). As linhas conectam valores médios de crescimento de indivíduos da mesma espécie em habitats diferentes. As linhas pontilhadas indicam espécies com menos de cinco indivíduos apresentando crescimento em um dos habitats no período de dois anos. Os valores de significância para o teste t pareado excluem essas espécies que não apresentaram mais de cinco indivíduos com crescimento.

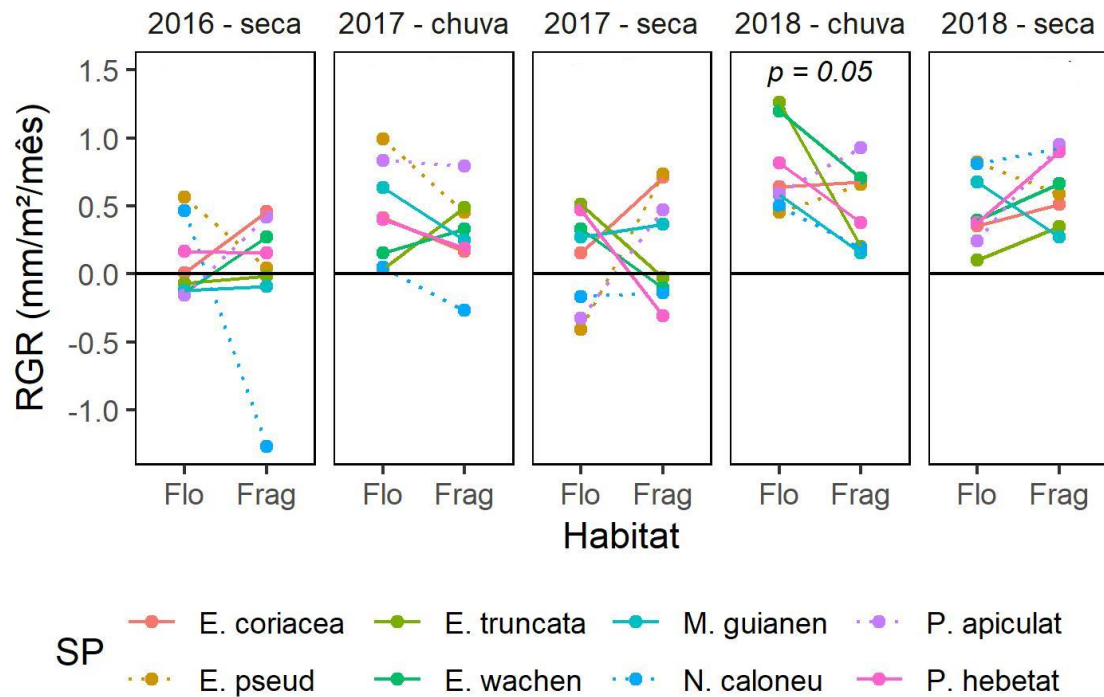


Figura 4. Taxa de crescimento relativo sazonal (RGRs) para oito espécies com indivíduos ocorrendo em habitats contrastantes ("Florestas" são áreas florestais maduras e contínuas, e "Fragmentos" são áreas florestais perturbadas (10 ha), que foram isoladas da floresta no passado). A "seca" (julho-setembro) e a "chuva" (novembro-janeiro) correspondem aos intervalos de menor e maior precipitação acumulada no ano corrente, respectivamente. As linhas conectam valores médios de crescimento de indivíduos da mesma espécie em habitats diferentes. As linhas pontilhadas indicam espécies com menos de cinco indivíduos apresentando crescimento em um dos habitats no período de dois anos. Os valores de significância para o teste *t* pareado excluem essas espécies que não apresentaram mais de cinco indivíduos com crescimento.

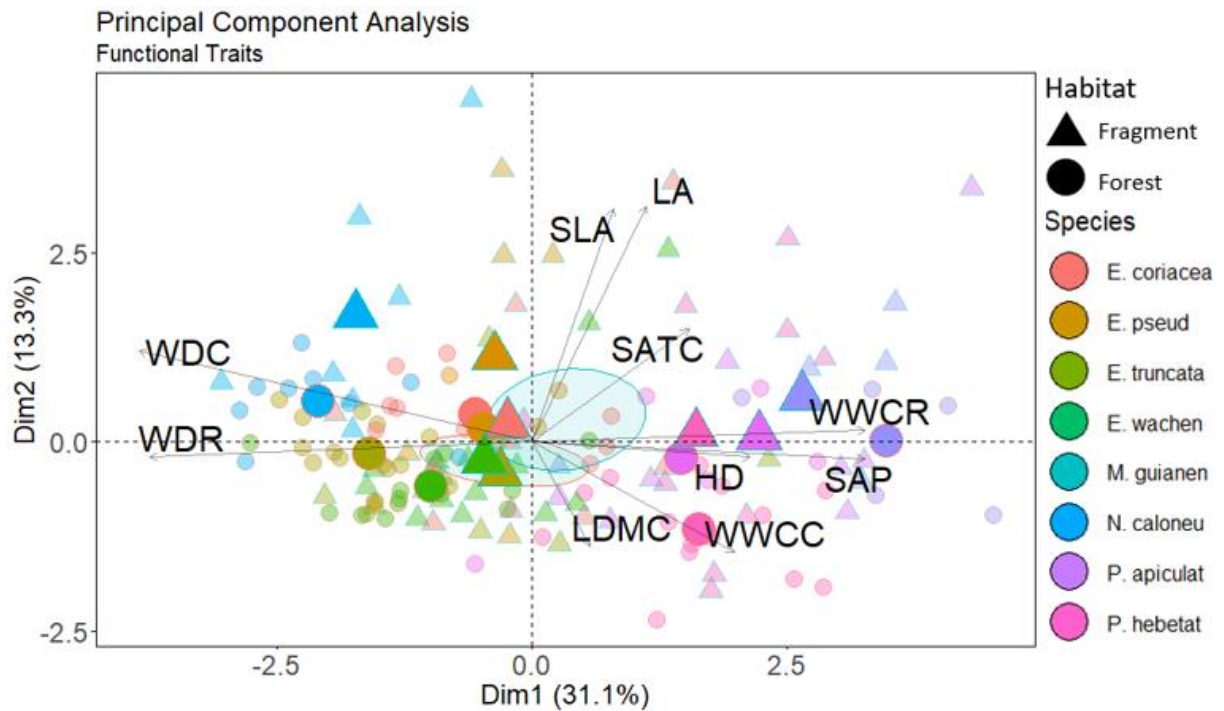


Figura 5. Análise de componentes principais para as características funcionais dos 146 indivíduos de oito espécies ocorrendo em floresta madura contínua e fragmentos florestais. As formas separam os indivíduos e espécies de diferentes habitats (círculo = floresta madura contínua e triângulo = fragmento florestal). As elipses no centro indicam a direção em que os indivíduos se separam em relação aos diferentes habitats de acordo com suas características funcionais (elipse vermelha = floresta madura contínua e elipse azul = fragmento florestal).

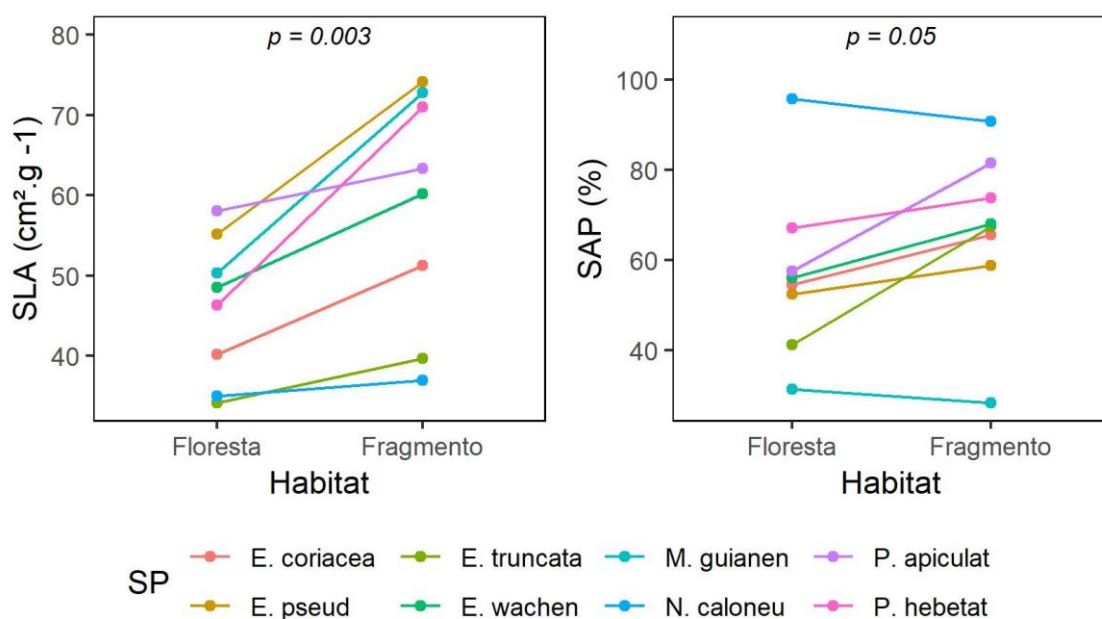


Figura 6. Área foliar específica (esquerda) e proporção de área de xilema ativo (direita) tendem a ser maiores em indivíduos da mesma espécie ocorrendo em fragmentos florestais do que em florestas maduras contínuas. As linhas conectam valores médios de características de indivíduos da mesma espécie em habitats diferentes. Os valores de significância para o teste *t* pareado são mostrados para cada comparação.

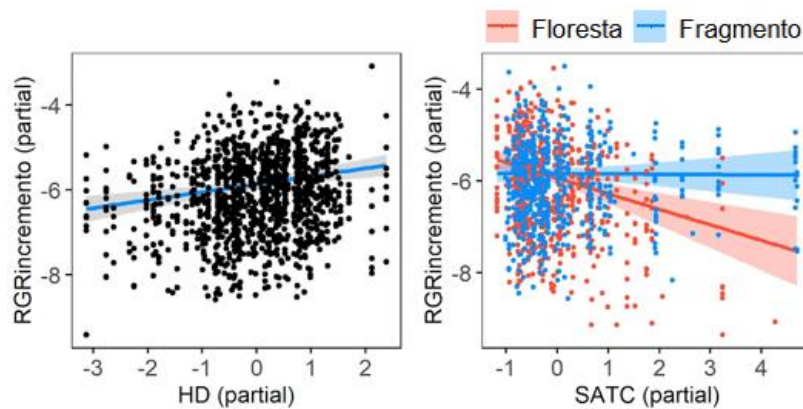


Figura 7. Parciais do modelo de incremento diamétrico utilizando o melhor conjunto de características funcionais. Todas as variáveis são apresentadas aqui como valores parciais da regressão múltipla, e não valores absolutos. RGRincremento são valores positivos da taxa de crescimento relativo. Quanto maior os valores desse eixo, maiores foram os incrementos observados. HD: razão altura:diâmetro. SATC*habitat: interação da razão área de xilema ativo:área de copa com o habitat.

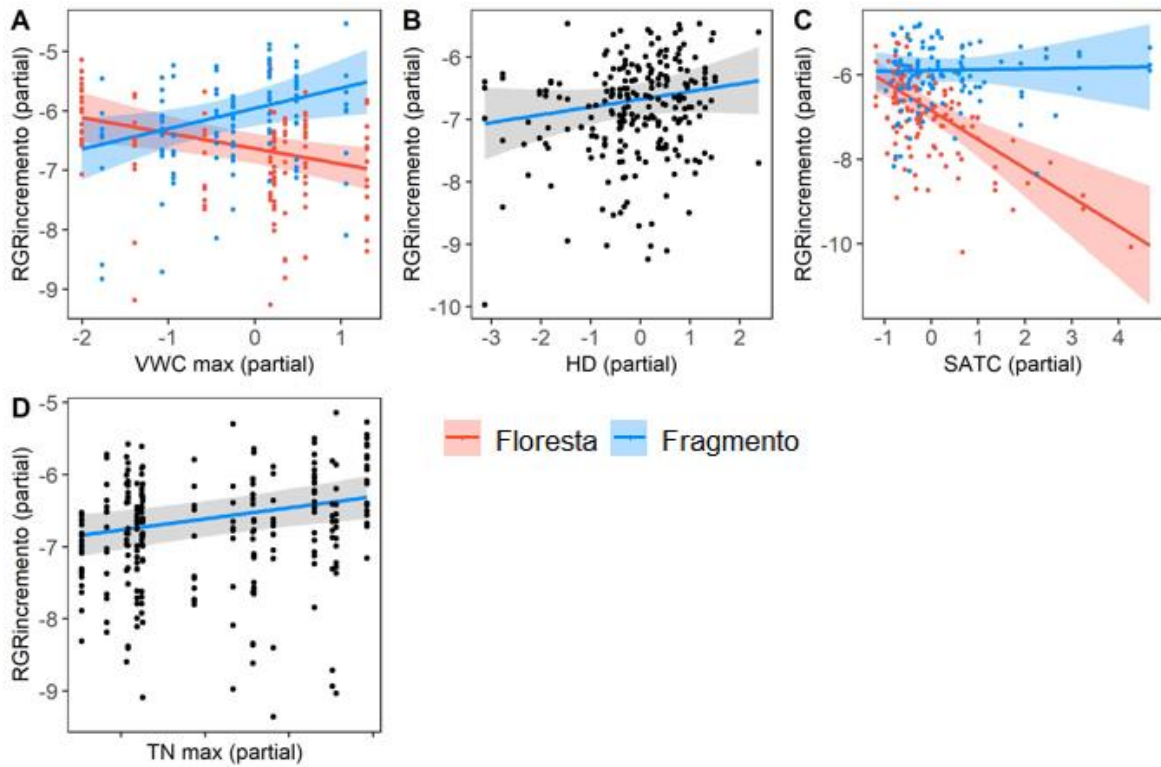


Figura 8. Parciais do modelo de incremento diamétrico utilizando dados locais de conteúdo volumétrico máximo de água no solo (VWC max, A), o melhor conjunto de características funcionais e interação com habitat (B e C) e, parcial do segundo melhor modelo utilizando dados locais de temperatura máxima noturna (TN max, D). Todas as variáveis são apresentadas aqui como valores parciais da regressão múltipla, e não valores absolutos. RGRincremento são valores positivos da taxa de crescimento relativo. Quanto maior os valores desse eixo, maiores foram os incrementos observados. HD: razão altura:diâmetro. SATC*habitat: interação da razão área de xilema ativo:área de copa com o habitat (Floresta contínua e Fragmento).

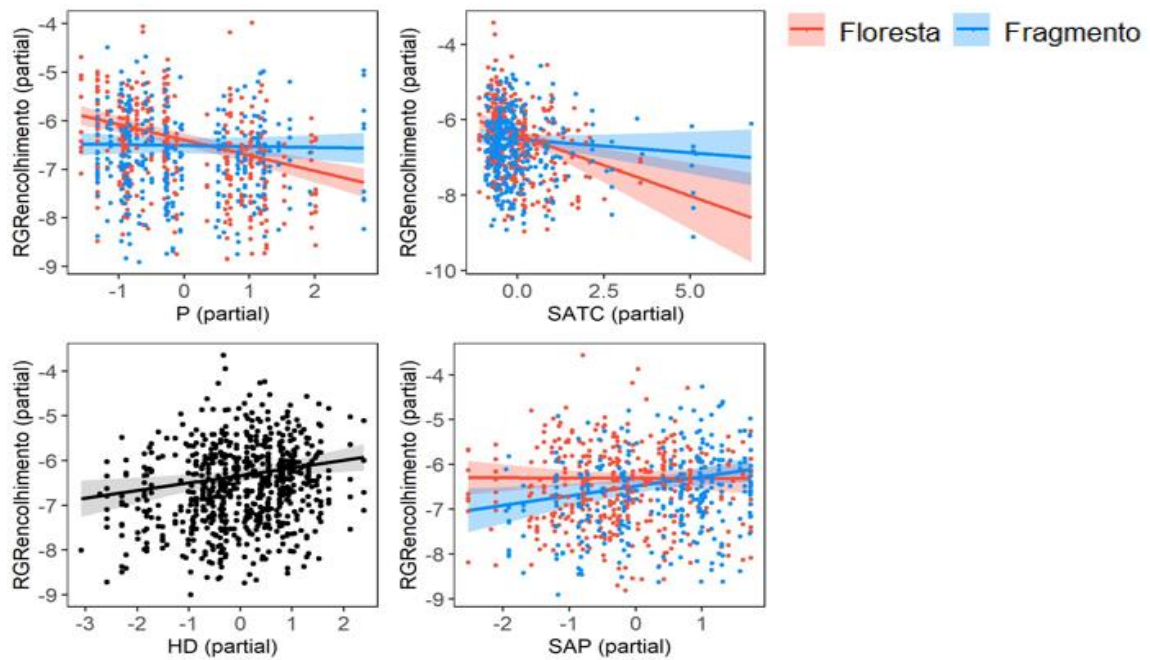


Figura 9. Parciais do modelo de encolhimento diamétrico utilizando dados regionais de precipitação (P), melhor conjunto de características funcionais e índice de iluminação de copa (IIC). Todas as variáveis são apresentadas aqui como valores parciais da regressão múltipla, e não valores absolutos. RGRencolhimento são valores negativos da taxa de crescimento relativo. Quanto maior os valores desse eixo, maiores foram os encolhimentos observados. SATC*habitat: interação da razão área de xilema ativo:área de copa com o habitat. HD: razão altura:diâmetro. SAP*habitat: interação da proporção de área de xilema ativo com habitat.

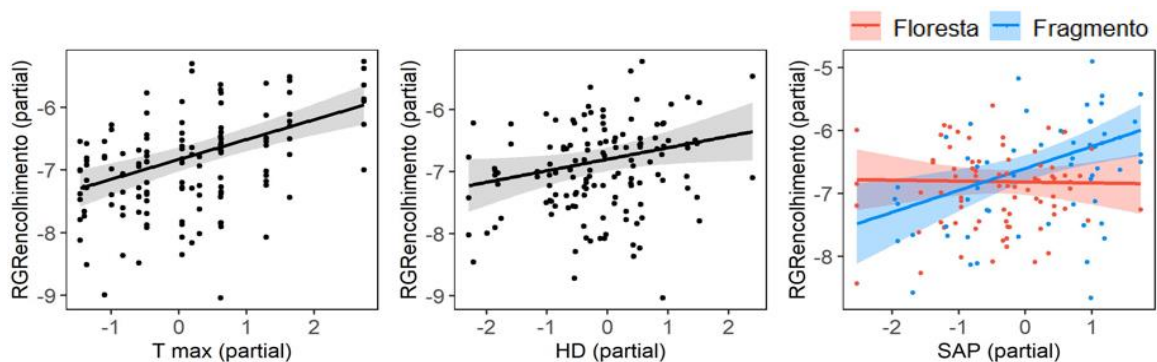


Figura 10. Parciais do modelo de encolhimento diamétrico utilizando dados locais de temperatura máxima (T max) e melhor conjunto de características funcionais (SAP e HD). Todas as variáveis são apresentadas aqui como valores parciais da regressão múltipla, e não valores absolutos. RGRencolhimento são valores negativos da taxa de crescimento relativo. Quanto maior os valores desse eixo, maiores foram os encolhimentos observados. HD: razão altura:diâmetro. SAP*habitat: interação da proporção de área de xilema ativo com habitat.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Localização, data de instalação e tempo de medição das estações climáticas e dos dataloggers instalados na área de estudo. N: Número das estações climáticas e dataloggers. E: Estação climática. D: Datallogger. FF: Fragmento florestal. FC: Floresta contínua.

N	Local	Habitat	Latitude	Longitude	Instalação	Tempo de medição
E1	Dimona	FF	S 2°20'	W 60°06'	Ago 2016	Set 2016 - Abr 2017
E2	Colosso	FF	S 2°24'	W 59°51'	Ago 2016	Set 2016 - Abr 2017
E3	Porto Alegre	FF	S 2°22'	W 59°58'	Ago 2016	Set 2016 - Abr 2017
E4	Km 41	FC	S 2°26'	W 59°46'	Ago 2016	Set 2016 - Abr 2017
D1	Cabo Frio	FC	S 02°39'05''	W 59°91'54''	20/08/2016	Ago 2016 – Mai 2017
D2	Florestal	FC	S 02°39'26''	W 59°84'83''	19/08/2016	Ago 2016 – Mai 2017
D3	Colosso	FF	S 02°40'83''	W 59°87'21''	19/08/2016	Ago 2016 – Mai 2017
D4	Porto Alegre	FF	S 02°33'39''	W 60°07'06''	19/08/2016	Ago 2016 – Mai 2017

Tabela S2. Informações técnicas das variáveis climáticas testadas nos modelos N obs: Número de observações. Variável climática regional (P: precipitação regional acumulada). Variáveis climáticas locais (PP: Precipitação local acumulada. T (mín, méd e máx): Temperatura mínima, média e máxima. TN (mín, méd e máx): Temperatura noturna mínima, média e máxima. VWC (mín, méd e máx): conteúdo volumétrico mínimo, médio e máximo de água no solo).

Método de registro	Variável	Intervalos bimestrais	N obs	Locais
Modelos Incrementos				
Satélite (TRMM 2b42)	P	13 (todos)	1192	Todos
Estação climática	PP	4 (set/2016 - mar/2017)	238*	Exceto Dimona e Km37
Sensor VP-4	T e TN (mín, méd e máx)			
Sensor 5TE	VWC (mín, méd e máx)			
Modelos Encolhimentos				
Satélite (TRMM 2b42)	P	13 (todos)	693	Todos
Estação climática	PP	4 (set/2016 - mar/2017)	138*	Exceto Dimona e Km37
Sensor VP-4	T e TN (mín, méd e máx)			
Sensor 5TE	VWC (mín, méd e máx)			

* Dados uniformizados a partir do número de intervalos de medição em que abrangemos todas as variáveis climáticas locais para tornar os modelos comparáveis.

Tabela S3. Resumo das características físicas do solo em florestas maduras contínuas e fragmentos florestais. PS: porosidade do solo. VWC: volume de água no solo.

Local	Habitat	Intervalo bimestral	PS (m³/m³)	Média VWC (m³/m³)	Percentis VWC (m³/m³)	
					5th	95th
Colosso	Fragmento florestal	Jul-Set	0,32	0,275	0,25	0,3
		Set-Nov		0,254	0,23	0,29
		Nov-Jan		0,269	0,23	0,3
Porto Alegre	Fragmento florestal	Jan-Mar		0,282	0,257	0,31
		Jul-Set	0,31	0,179	0,15	0,23
		Set-Nov		0,155	0,14	0,19
Cabo Frio	Floresta contínua	Nov-Jan		0,181	0,14	0,23
		Jan-Mar		0,211	0,17	0,25
		Jul-Set	0,34	0,268	0,22	0,31
Florestal	Floresta contínua	Set-Nov		0,252	0,22	0,3
		Nov-Jan		0,268	0,23	0,32
		Jan-Mar		0,314	0,29	0,34
Florestal	Fragmento florestal	Jul-Set	0,27	0,166	0,14	0,2
		Set-Nov		0,146	0,13	0,17
		Nov-Jan		0,202	0,136	0,264
		Jan-Mar		0,247	0,19	0,29

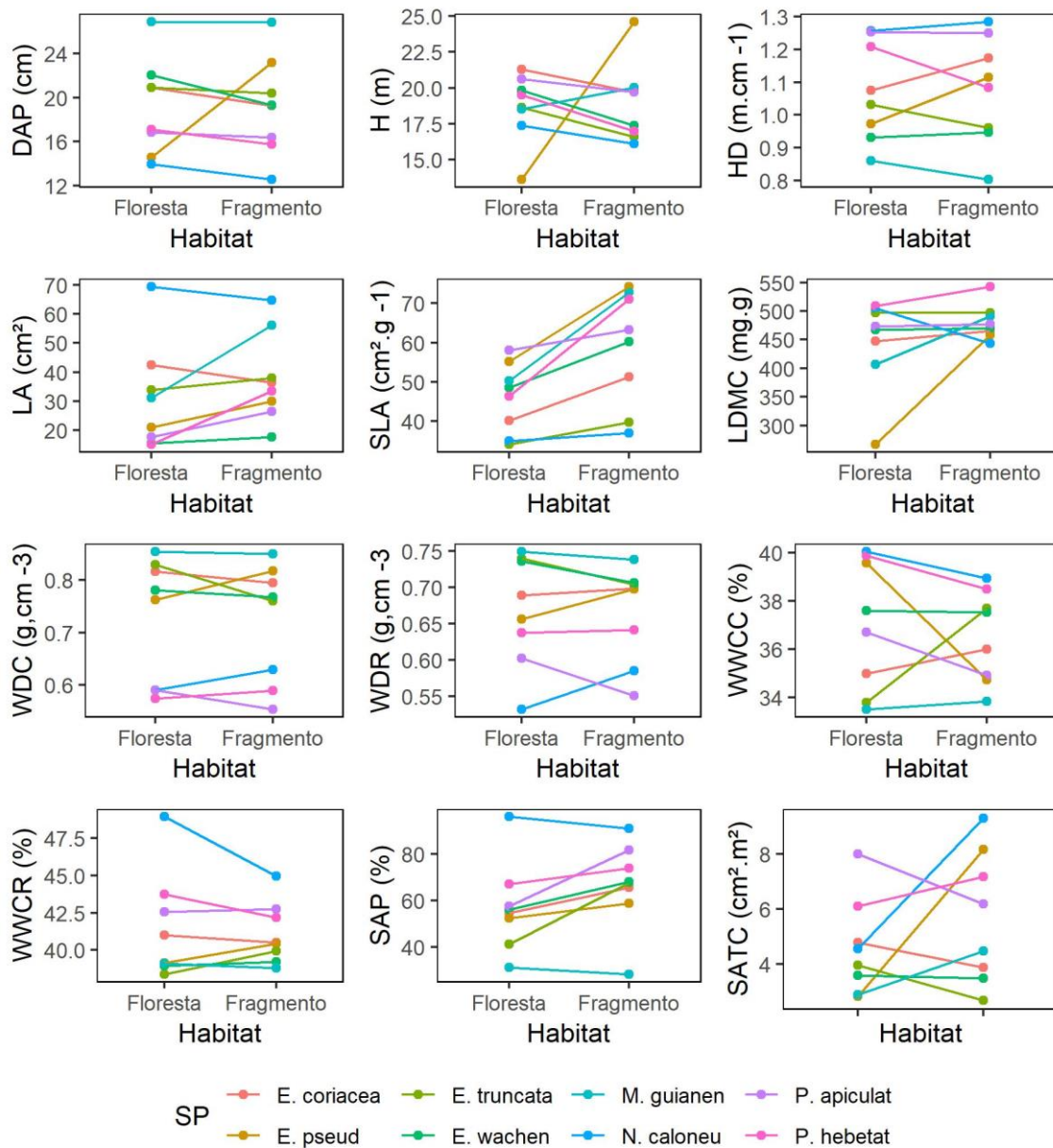


Figura S1. Todas as características funcionais para oito espécies com indivíduos ocorrendo em florestas maduras contínuas e fragmentos florestais. As linhas conectam valores médios de características de indivíduos da mesma espécie em habitats diferentes. DAP: diâmetro a 1,30 m acima do solo, H: altura, HD: relação altura:diâmetro, LA: área foliar, SLA: área foliar específica, LDMC: conteúdo de matéria seca na folha, WDC: densidade da madeira do caule, WWCC: conteúdo de água na madeira do caule, WDR: densidade da madeira do ramo, WWCR: conteúdo de água na madeira do ramo, SAP: proporção de área de xilema ativo, SATC: relação área de xilema ativo:área da copa.

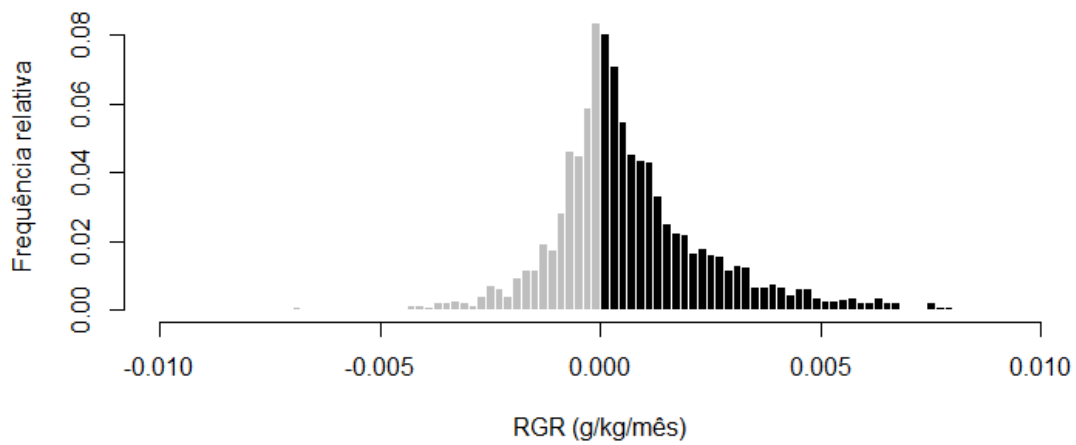


Figura S2. Histograma de distribuição de frequência relativa de medidas positivas (incrementos, 1192 observações) em preto e negativas (encolhimentos, 693 observações) em cinza das taxas de crescimento relativo (RGR).