



UNIVERSIDADE FEDERAL DE RORAIMA
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS NATURAIS

HUGO LEONARDO SOUSA FARIAS

**DENSIDADE DA MADEIRA DE FLORESTAS DE ECÓTONO DA ILHA DE
MARACÁ, RORAIMA, NORTE DA AMAZÔNIA**

Boa Vista, RR

2020

UNIVERSIDADE FEDERAL DE RORAIMA
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS NATURAIS

HUGO LEONARDO SOUSA FARIAS

**DENSIDADE DA MADEIRA DE FLORESTAS DE ECÓTONO DA ILHA DE
MARACÁ, RORAIMA, NORTE DA AMAZÔNIA**

Tese apresentado ao programa de Pós-graduação em Recursos Naturais, da Universidade Federal de Roraima, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Ambientais (Recursos Naturais), área de concentração em Manejo e Dinâmica de Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Reinaldo Imbrozio Barbosa.

Coorientador: Prof. Dr. Valdinar Ferreira Melo.

Boa Vista, RR

2020

HUGO LEONARDO SOUSA FARIAS

**DENSIDADE DA MADEIRA DE FLORESTAS DE ECÓTONO DA ILHA DE
MARACÁ, RORAIMA, NORTE DA AMAZÔNIA**

Tese apresentado ao programa de Pós-graduação em Recursos Naturais, da Universidade Federal de Roraima, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Ambientais (Recursos Naturais), área de concentração em Manejo e Dinâmica de Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Reinaldo Imbrozio Barbosa.

Coorientador: Prof. Dr. Valdinar Ferreira Melo.

Dr. Reinaldo Imbrozio Barbosa
Orientador/ INPA

Dra. Patrícia da Costa
Membro titular da banca/Embrapa Roraima

Dr. Paulo Eduardo Barni
Membro titular da banca/UERR

Dr. Wesley Morais
Membro titular da bancaUERR

Dr. Paulo Emilio Kaminski
Membro titular da banca/Embrapa Roraima

Dr. Rodrigo Leonardo Costa de Oliveira
Membro titular da banca/UERR

*Dedico esta tese aos meus queridos pais, avós
e amigos que sempre me apoiaram
nessa minha árdua jornada.*

AGRADECIMENTOS

Este estudo só foi possível pelo contínuo apoio financeiro fornecido pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (Proc. no. 403591/2016-3; projeto “Crescimento e mortalidade de árvores em florestas ecotonais de Roraima: efeito das condicionantes ambientais e da variabilidade climática”) em consonância com as diretrizes do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Serviços Ambientais da Amazônia (INCT-ServAmb).

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) que me forneceu financiamento de doutorado (PELD Roraima; CNPq/CAPES / FAPs/BC-Fundo Newton; Proc. N. 441575/2016-1).

O Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) forneceu autorização para o estudo (SISBIO n. 52017), além de apoio logístico ao longo de todo o estudo de campo.

À Universidade Federal de Roraima (UFRR), através do Programa de Pós-graduação em Recursos Naturais (PRONAT) pela oferta do curso de doutoramento.

Ao Dr. Reinaldo Imbrozio Barbosa pela confiança, paciência e oportunidade e orientação.

Ao Dr. Valdinar Ferreira Melo pela colaboração e coorientação.

Ao Dr. Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno (INPA/NAPRR), pelas valiosas contribuições nas análises estatísticas e pelas críticas aos manuscritos dessa tese.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Recursos Naturais (PRONAT) pelos ensinamentos e orientações ao longo do curso.

Aos colegas do grupo de pesquisa: Williamar Rodrigues Silva, Ricardo Perdiz, Luis Beltran, Clediane Souza, Carlos Darwin Villacorta, Lidiany C. Carvalho e Arthur Citó pela ajuda direta ou indireta, e pelas conversas durante os cafezinhos do intervalo de estudo.

Aos auxiliares de campo: Agnaldo Souza “Caçula”, Maxwell “Max”, Ricardo “Ricardinho” e Ícaro pela valiosa ajuda no trabalho de campo.

Aos colegas de turma pelo companheirismo e força durante as disciplinas cursadas ao longo desses quatro anos de curso.

Às secretárias do PRONAT e às auxiliares da limpeza pela constante atenção e pelos cafezinhos durante as tardes de estudo.

Um especial agradecimento à minha família que foi sempre fonte de força e incentivo.

“Crescer custa, demora, esfola, mas compensa.

É uma vitória secreta, sem testemunhas.

O adversário somos nós mesmos.”

(Martha Medeiros)

RESUMO

A densidade da madeira (DM) é expressa pela relação entre peso seco e volume fresco de uma peça amostral. O valor resultante dessa medida é uma importante variável para avaliar as propriedades funcionais da madeira, estratégias de história de vida e estimativas de estoques de biomassa/carbono de árvores tropicais. Compreender a variação da DM em função de condicionantes ambientais melhora nossas estimativas de carbono de biomassa de florestas tropicais dando ênfase no papel mitigador que esses ecossistemas possuem no tocante ao aquecimento global. O objetivo geral do estudo foi descrever a variação da densidade básica da madeira de comunidades arbóreas que ocorrem em florestas do ecótono do norte da Amazônia brasileira utilizando variáveis preditoras (i) estruturais (composição de espécies de árvores, classes de diâmetros e sítios florestais) e (ii) hidro-edáficas (altitude = proxy da drenagem e características edáficas do solo; 0-20 cm). Foram amostrados 680 indivíduos com diâmetro do caule ≥ 10 cm dispersos em 129 parcelas de 0,05 ha (6,45 ha) instaladas ao longo de um gradiente florestal situado no leste da Ilha de Maracá, estado de Roraima, norte da Amazônia brasileira. Para cada indivíduo amostrado foram medidas a espessura da casca e a DM, aqui considerada como a média ponderada entre a densidade da casca (interna+externa) e o lenho (cerne+alburno). Os resultados indicaram que a variação espacial da DM não foi afetada pelo diâmetro do caule ou pelo tipo florestal. As variáveis hidro-edáficas - altitude (drenagem), textura e soma dos micronutrientes - explicaram conjuntamente 23% da variação espacial da DM das espécies de árvores. Foi observado que a repartição da variação na DM em componentes de substituição de espécies e variação intraespecífica aumentou o poder explicativo para 26% no gradiente hidro-edáfico. Isoladamente o conteúdo de fósforo explicou apenas 14% da variação intraespecífica, indicando que as variáveis independentes testadas possuem efeito pouco divergente quando as espécies são analisadas individualmente. A análise da variabilidade interespecífica suporta que florestas que ocorrem em ambientes com maiores restrições hidro-edáficas no leste de Maracá são caracterizadas por espécies que possuem DM *ca* 4% maior em relação a ambientes com menores restrições. Os resultados alcançados nesse estudo avançam no estado da arte da temática relacionada às condicionantes ambientais que determinam a variação na DM em florestas no ecótono norte da Amazônia, proporcionando estimativas de biomassa/carbono com maior grau de confiabilidade devido ao menor viés de erro.

PALAVRAS-CHAVE: Amazônia Setentrional, gradiente hidro-edáfico, gravidade específica da madeira, massa específica da madeira

ABSTRACT

Wood density (WD) is expressed by the relationship between dry weight and fresh volume of a sample piece. The value resulting from this measure is an important variable to assess the functional properties of wood, life history strategies and estimates of biomass/carbon stocks of tropical trees. Understanding the WD variation due to environmental conditions improves our carbon estimates of tropical forest biomass by emphasizing the mitigating role that these ecosystems play in terms of global warming. The general objective of the study was to describe the variation in the basic wood density of tree communities that occur in ecotone forests in the north of the Brazilian Amazon using structural (i) structural predictor variables (composition of tree species, diameter classes and forest sites) and (ii) hydro-edaphic (altitude = drainage proxy and soil edaphic characteristics; 0-20 cm). 680 individuals were sampled with stem diameter ≥ 10 cm dispersed in 129 plots of 0.05 ha (6.45 ha) installed along a forest gradient located in the east of Maracá Island, state of Roraima, north of the Brazilian Amazon. For each individual sampled, bark thickness and WD were measured, here considered as the weighted average between bark density (internal+external) and wood (heartwood+sapwood). The results indicated that the spatial WD variation is not affected by the stem diameter or the forest type. The hydro-edaphic variables - altitude (drainage), texture and sum of the micronutrients - explained together 23% of the spatial WD variation of the tree species. It was observed that the distribution of WD variation in components of species substitution and intraspecific variation increased the explanatory power to 26% in the hydro-edaphic gradient. Phosphorus content alone explained only 14% of the intraspecific variation, indicating that the independent variables tested have little divergent effect when the species are analyzed individually. The analysis of interspecific variability supports that forests that occur in environments with greater hydro-edaphic restrictions in eastern Maracá are characterized by species that have WD *ca* 4% higher in relation to environments with less restrictions. The results achieved in this study advance the state of the art of the theme related to environmental conditions that determine the WD variation in forests in the northern ecotone of the Amazon, providing biomass/carbon estimates with a higher degree of reliability due to less error bias.

Keywords: Northern Amazon, hydro-edaphic gradient, wood specific gravity, wood specific mass

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	16
ARTIGO 1 - Dataset on wood density of trees in ecotone forests in Northern Brazilian Amazonia.....	20
ARTIGO 2 - Diâmetro do caule e espécies mais abundantes explicam parcialmente a variação da densidade da madeira em distintas formações florestais do norte da Amazônia brasileira.....	33
ARTIGO 3 - Wood density variability is driven by hydro-edaphic conditions in the northern Brazilian Amazon forests.....	58
CONCLUSÃO.....	117

1 **LISTA DE TABELAS**

2

3 **ARTIGO 1 - Dataset on wood density of trees in ecotone forests in Northern**
4 **Brazilian Amazonia**

5

6 Tree species and morphospecies wood density from ecotone forests of northern
7 Brazilian Amazonia (mean \pm SD). Samples = number of individuals sampled, Bark T =
8 bark thickness in millimeters, Bark D = bark density, Core WD = sapwood + heartwood
9 density, Weighted average WD = weighted average between Bark D and Core WD.

10

11 **ARTIGO 2 - Diâmetro do caule e espécies mais abundantes explicam parcialmente**
12 **a variação da densidade da madeira em distintas formações florestais do norte da**
13 **Amazônia brasileira**

14

15 Tabela 1 – Valores de DM por classes de diâmetros do caule em cada tipo habitat nas
16 florestas ecotonais do setor leste da Ilha de Maracá. Média \pm DP (número de indivíduos).
17 Média \pm DP (número de indivíduos).

18

19 Tabela 2 - Resultados dos testes do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) mais
20 suportados para os efeitos da Interação do DAP versus habitats na variabilidade da DM
21 das espécies mais abundantes que ocorrem ao longo das florestas ecotonais no leste da
22 Ilha de Maracá. Números em negrito representam efeitos estatisticamente significativos
23 ($P < 0,05$). As variáveis foram as seguintes: DAP, habitats (florestas ombrófilas,
24 semidecíduais e decíduais) e DAP x habitats.

25

26 **ARTIGO 3 - Wood density variability is driven by hydro-edaphic conditions in the**
27 **northern Brazilian Amazon forests**

28

29 Table 1 – Wood-density values distributed among the Brazilian Institute of the
30 Environment and Renewable Natural Resources (IBAMA) categories: very-soft wood
31 species ($< 0.350 \text{ g cm}^{-3}$), soft ($0.351\text{--}0.500 \text{ g cm}^{-3}$), medium-soft ($0.501\text{--}0.650 \text{ g cm}^{-3}$),
32 medium-hard ($0.651\text{--}0.800 \text{ g cm}^{-3}$), hard ($0.801\text{--}0.950 \text{ g cm}^{-3}$) and very-hard (> 0.951
33 g cm^{-3}). Field samples = number of individuals sampled in each category; Total trees =
34 total trees present in the forest survey (except palms and indeterminate individuals);
35 Bark WD = bark density; Core WD = sapwood + heartwood density, WD = weighted
36 average between Bark D and Core WD.

37

38 Table 2 – Regression models relating the variation in wood density to drainage
39 (altitude), and physical and soil chemical properties in ecotone forests in northern
40 Amazonia ($n = 129$). SOM = soil organic matter.

41

42 **Supplementary Table S1** - Database used in the analysis of intra- and inter-specific
43 variations in wood density in ecotone forests of the eastern of Maracá Island, State of
44 Roraima, northern Brazilian Amazon. Soil data (Barbosa *et al.* 2019b) and altitude

45 (Vale *et al.* 2012) are freely available. Plot code = specific plot code related to
46 permanent plots located on the eastern of Maracá Island - detailed information can be
47 obtained on the ForestPlots platform (<https://www.forestplots.net/>) under the codes
48 ETA, ETB, ETC, ETD, ETE and ETF. **WD** = weighted average of wood density (sensu
49 Farias *et al.* 2020), **SOM** = soil organic matter, **base sum** = sum of exchangeable bases
50 (K + Ca + Mg cmol kg⁻¹) and **soil micronutrient sum** = sum of micronutrients (Fe, Zn,
51 Mn, Cu and B; mg kg⁻¹).

52

53 **Supplementary Table S2** - Tree species and morphospecies wood density estimate to
54 ecotone forests in eastern of Maracá Island, northern Brazilian Amazonia (mean ± SD).
55 Samples = number of individuals sampled, Bark T = bark thickness in millimeters, Bark
56 WD = bark density, Core WD = sapwood + heartwood density, WD = weighted average
57 between Bark D and Core WD (sensu Farias *et al.* 2020).

58

59 **Supplementary Table S3** – Differences in the above-ground live biomass (Mg ha⁻¹) in
60 ecotone forests of the eastern of Maracá Island considering new wood density values for
61 the study area. FWP: forest without *Peltogyne*, PPF: *Peltogyne* poor forest and PRF:
62 *Peltogyne* rich forest, following definition of Nascimento *et al.* (2014).

63

64

65

66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

79 **LISTA DE FIGURAS**

80

81 **ARTIGO 1 - Dataset on wood density of trees in ecotone forests in Northern**
82 **Brazilian Amazonia**

83

84 Figure 1 - Fieldwork: (a) collection of stem samples using an increment borer; (b) detail
85 of the sample taken from the stem and (c) subdivisions of the samples that were
86 considered in this research for calculation of wood density.

87

88 Figure 2 - Localization of the PPBio research grid within the eastern part of Maracá
89 Island.

90

91 **ARTIGO 2 - Diâmetro do caule e espécies mais abundantes explicam parcialmente**
92 **a variação da densidade da madeira em distintas formações florestais do norte da**
93 **Amazônia brasileira**

94

95 Figura 1 – Localização geográfica da grade de pesquisa do PPBio na Estação Ecológica
96 de Maracá.

97

98 Figura 2: Resultados dos testes do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) mais
99 suportados para os efeitos da Interação do DAP *versus* tipos florestais na variabilidade
100 da DM de espécies que ocorrem ao longo das florestas ecotonais do norte da Amazônia.
101 As variáveis preditoras foram as seguintes: DAP, habitats (florestas ombrófilas,
102 semidecíduais e decíduais) e DAP x tipos florestais. Os gráficos usam resíduos parciais
103 da variável resposta e, portanto, mostram o efeito de uma determinada interação
104 enquanto controlam os efeitos dos preditores restantes.

105

106 Figura 3: Respostas da interação do DAP *versus* tipos florestais com a DM das espécies
107 *Peltogyne gracilipes*, *Pradosia surinamensis* e *Lecythis corrugata subsp. rosea* que
108 ocorrem ao longo das florestas ecotonais no leste da Estação Ecológica de Maracá. (a)
109 interação do DAP com a DM, (b) interação dos tipos florestais com a DM da espécie
110 *Peltogyne gracilipes*, (c) interação do DAP com a DM, (d) interação dos tipos florestais
111 com a DM da espécie *Pradosia surinamensis*. (e) interação do DAP com a DM, (d)
112 interação dos tipos florestais com a DM da espécie *Lecythis corrugata subsp. rosea*
113 conforme indicado pelo GLMM mais suportado. Os gráficos usam resíduos parciais da
114 variável resposta e, portanto, mostram o efeito de uma determinada interação enquanto
115 controlam os efeitos dos preditores restantes.

116

117 **ARTIGO 3 - Wood density variability is driven by hydro-edaphic conditions in the**
118 **northern Brazilian Amazon forests**

119

120 Figure 1 – Geographic location of the study area centered on the PPBio research grid in
121 the Maracá Ecological Station, in the northern Brazilian Amazon.

122

123 Figure 2 – Frequency distribution of wood density for (A) samples (n = 680) and (B)
124 total individuals (n = 2768) observed in ecotone forests on the eastern of Maracá Island.

125

126 Figure 3 – Mean wood density (n = 129 plots) versus (a) altitude, (b) clay content and
127 (c) soil micronutrients in ecotone forests on the east of the Maracá Island.

128

129 Figure 4 - Decomposition of the variation of wood density into components of species
130 substitution and intraspecific variation in the eastern portion of Maracá.

131

132 Figure 5 – Intra-specific variation in wood density versus soil phosphorus content in
133 ecotone forests in the eastern portion of Maracá.

134

135

136

137

138

139

140

141

142

143

144

145

146

147

148

149

150

151

152

153

154

155

156

157

158

159

160 **INTRODUÇÃO GERAL**

161

162 A densidade básica da madeira (DM) é expressa pela relação entre peso seco e
163 volume saturado de uma unidade amostral. Essa variável é importante para avaliar as
164 propriedades funcionais da madeira, sendo um parâmetro complexo, pois resulta da
165 combinação de vários fatores, como disposição dos elementos anatômicos, espessura da
166 parede celular, dimensão das fibras, volume dos vasos e parênquima, além da proporção
167 entre madeira (cerne e albúrn) e casca. É também um importante indicador do estágio
168 sucessional de árvores tropicais, variando de espécies clímax de alta densidade a
169 espécies pioneiras de baixa densidade em estágios iniciais de sucessão.

170 Fatores ambientais e climáticos influenciam as taxas de crescimento e
171 mortalidade de árvores em florestas tropicais e conseqüentemente a variabilidade da
172 densidade da madeira, já que estas estão inversamente correlacionadas. A densidade da
173 madeira, também é um indicador das estratégias de crescimento das árvores tropicais.
174 Variações nas estratégias de crescimento dentro de comunidades contribuem para
175 manutenção da diversidade e fornecem informações sobre as pressões bióticas e
176 abióticas impostas pelo ambiente, padrões sucessionais, padrões espaciais, estoque e
177 fluxo de carbono.

178 Entender a variação da densidade da madeira dentro e entre espécies e sítios
179 florestais é importante para transformar dados de volume de madeira em biomassa. Esta
180 aplicação é uma ferramenta chave para a compreensão da dinâmica do carbono em
181 ecossistemas terrestres regionais, tendo ligação direta com os acordos internacionais
182 sobre mudanças climáticas globais.

183 Neste contexto envolvendo densidade da madeira e dinâmica do carbono, as
184 florestas de ecótono ou áreas de tensão ecológica da Amazônia são os tipos florestais
185 mais pobremente estudados, embora venham sendo impactados constantemente por
186 grandes incêndios florestais e atividades antropogênicas degradantes (e.g.
187 desmatamento e exploração florestal). Em Roraima, estado brasileiro situado no
188 extremo norte da Amazônia, este tipo fitofisionômico localiza-se ao longo de toda a
189 zona de contato savana-floresta do norte-nordeste do estado, onde tipos florestais
190 ombrófilos abertos estão associados a florestas sazonais decíduais e semidecíduais. As
191 variações da densidade da madeira nesses tipos florestais ecotonais da região ainda não
192 foram investigadas e são fator de dúvidas dentro das estimativas de biomassa e estoques

193 de carbono regionais. Por exemplo, os poucos estudos que investigaram a variação da
194 biomassa nas florestas ecotonais de Roraima utilizaram dados de densidade da madeira
195 de espécies dos bancos de dados globais, que não representam as condições ambientais
196 específicas deste ambiente, acarretando erros de estimativas.

197 Gerar um banco de dados de densidade básica da madeira por espécie é
198 imprescindível para melhorar as estimativas de biomassa e estoque de carbono para o
199 ecótono do extremo norte. Diante disto, este estudo busca descrever a variação da
200 densidade da madeira de espécies arbóreas que ocorrem em florestas ecotonais do
201 extremo norte da Amazônia utilizando variáveis preditoras (i) estruturais (composição
202 de espécies de árvores, classes de diâmetros e sítios florestais) e (ii) hidro-edáficas
203 (altitude = *proxy* da drenagem e características do solo; 0-20 cm). A hipótese desse
204 trabalho é que parâmetros estruturais e variáveis ambientais (hidro-edáficos) contribuem
205 as variações na densidade da madeira em florestas ecotonais do extremo norte da
206 Amazônia brasileira.

207 Para testar essa hipótese a pesquisa em tela teve o seguinte objetivo geral:
208 Estimar a densidade da madeira de espécies arbóreas sob distintas condicionantes
209 ambientais em florestas de ecótono da Ilha de Maracá, norte de Roraima.

210 Para cumprir o objetivo geral, a pesquisa foi estruturada em três objetivos
211 específicos que foram qualificados em capítulos (artigos) da tese:

212

213 Capítulo 1 - Gerar um banco de dados de densidade da madeira por espécie de florestas
214 de ecótono no norte da Amazônia brasileira. Tal objetivo está contido no artigo “Dataset
215 on wood density of trees in ecotone forests in Northern Brazilian Amazonia”, publicado
216 na Revista *Data in Brief* (Qualis CAPES Classificação B1 nas Áreas de Ciências
217 Ambientais e Interdisciplinar).

218

219 Capítulo 2 - Determinar os efeitos dos diferentes sítios florestais e classes de diâmetro
220 na variação da densidade básica da madeira das principais espécies de árvores do
221 ecótono norte da Amazônia. O objetivo está contido no manuscrito “Diâmetro do caule
222 e espécies mais abundantes explicam parcialmente a variação da densidade da madeira
223 em distintas formações florestais do norte da Amazônia brasileira”, que será submetido
224 à Revista *Acta Amazonica* (Qualis CAPES Classificação B1 nas Áreas de Ciências
225 Ambientais e Interdisciplinar).

226

227 Capítulo 3 - Determinar os efeitos da altitude, textura e fertilidade do solo na
228 variabilidade intra e interespecífica da densidade básica da madeira de espécies arbóreas
229 que ocorrem em florestas ecotonais do norte da Amazônia brasileira. Este objetivo é
230 alvo do manuscrito “Wood density variability is driven by hydro-edaphic conditions in
231 the northern Brazilian Amazon forests”, que será submetido à Revista *Acta Amazonica*
232 (Qualis CAPES Classificação B1 nas Áreas de Ciências Ambientais e Interdisciplinar).

233

234

235

236

237

238

239

240

241

242

243

244

245

246

247

248

249

250

251

252

253

254

255

256

257

258

259

260
261
262
263
264
265
266
267
268
269
270
271
272
273
274
275
276
277
278
279
280
281
282
283
284
285
286
287
288
289
290
291

CAPÍTULO 1

Dataset on wood density of trees in ecotone forests in Northern Brazilian Amazonia

292 **Dataset on wood density of trees in ecotone forests in Northern Brazilian**
293 **Amazonia¹**
294

295 Hugo Leonardo Sousa Farias^{1*}
296 UFRR/PRONAT, Brazil – hugosousafarias@hotmail.com

297
298 Williamar Rodrigues Silva¹
299 UFRR/PRONAT, Brazil - w.r.silva1984@gmail.com

300
301 Ricardo de Oliveira Perdiz²
302 INPA/PPGBOT, Brazil - ricoperdiz@gmail.com

303
304 Arthur Camurça Citó³
305 INPA/NAPRR, Brazil – arthur.cito@inpa.gov.br

306
307 Lidiany Camila da Silva Carvalho⁴
308 University of Exeter, UK - lidycamila.carvalho@gmail.com

309
310 Reinaldo Imbrozio Barbosa³
311 INPA/NAPRR, Brazil – reinaldo@inpa.gov.br

312
313 **Corresponding author (*)**

314
315

316 **ABSTRACT**

317 Wood density is expressed by the ratio between dry weight and saturated volume of a
318 sample piece. The value of this measure is an important variable for assessing wood
319 functional properties, successional stages, and biomass/carbon stock estimates in
320 different terrestrial ecosystems. Wood density data were collected for tree species from
321 ecotone forests of the northern Brazilian Amazonia. We sampled 680 individuals with
322 stem diameter ≥ 10 cm. For each sampled individual measurements were taken for three
323 stem variables: bark thickness (mm), bark density (g cm^{-3}) and wood density (g cm^{-3}).
324 This dataset is intended to improve biomass and carbon estimates of forests in the
325 northern ecotone region of Brazilian Amazonia, an area poorly known in terms of
326 ecosystem dynamics.

327 **Keywords:** Specific gravity, Forest Ecology, Tropical Forest, Tree, Wood Technology.

328

329

¹ Artigo publicado na revista *Data in Brief*, 30, 105378 (2020).
<http://dx.doi.org/10.1016/j.dib.2020.105378>.

330 **Specifications table**

Subject	Agricultural and Biological Sciences
Specific subject area	Forestry and Plant Science
Type of data	Table and figure
How data were acquired	To obtain samples, an increment borer (Haglof Borer Auger), 400 mm in length and 5.15 mm in diameter, was used. Laboratory analyzes used precision scales (0.001 g) and an electric oven.
Data format	Raw and analysed
Parameters for data collection	Data collection only considered trees of stem diameter ≥ 10 cm, dispersed within 129 sampling plots, as a part of the research grid of the Biodiversity Research Program (PPBio) installed on the eastern side of Maracá Island, northern Brazilian Amazonia.
Description of data collection	Laboratory analysis of collected samples used as a reference for the calculation of the wood density (g cm^{-3}) the ratio of sample dry mass (g) divided by its saturated volume (cm^3) for three stem variables: bark thickness, bark density, wood density (sapwood + heartwood). Saturated volume of each sample was estimated from a wood sample immersed in distilled water in a graduated cylinder (precision scale = 0.001 g). Weight was measured when the inserted sample was considered equal to the displaced volume, taking water density to be 1 g cm^{-3} . Samples were then oven dried at $103 \pm 2^\circ\text{C}$ until a constant weight was achieved (~ 72hours).
Data source location	The dataset was based on a forest inventory conducted in ecotone forests of eastern Maracá Island located in the state of Roraima, northern Brazilian Amazonia (3.360 N a 3.405 N / -61.442 W a - 61.486 W).
Data accessibility	Repository name: Mendeley Data Data identification number: 5 Direct URL to data: http://dx.doi.org/10.17632/n4kzj3d2g7.5

331

332 **Value of the Data**

- 333 • A wood density database is essential to improve biomass and carbon stock
334 estimates at local, regional and global scales.

- 335 • The generated data are key for understanding of climate change effects on
 336 ecotonal forest dynamics in northern Brazilian Amazonia.
 337 • These data are an important reference source for research on tree species
 338 functional traits linked to diversity and spatial distribution.
-

339

340 1 Data

341 This research reports on a wood density data set for northern Brazilian Amazonia
 342 ecotonal forests. Table 1 shows the density of stem wood (sapwood + heartwood), bark
 343 density and bark thickness from 110 tree species and morphospecies (mean \pm SD)
 344 present in ecotone forests of eastern Maracá Island. Figure 1 shows the fieldwork to
 345 collect the stem samples and the subdivisions of the samples considered in this research
 346 for calculation of wood density.

347 Table 1

348 Tree species and morphospecies wood density from ecotone forests of northern
 349 Brazilian Amazonia (mean \pm SD). Samples = number of individuals sampled, Bark T =
 350 bark thickness in millimeters, Bark D = bark density, Core WD = sapwood + heartwood
 351 density, Weighted average WD = weighted average between Bark D and Core WD.

Family	Species	Samples (n)	Bark WD (g cm ⁻³)	Core WD (g cm ⁻³)	WD (g cm ⁻³)
Achariaceae	<i>Lindackeria paludosa</i>	2	0.686 \pm 0.001	0.637 \pm 0.018	0.637 \pm 0.018
Anacardiaceae	<i>Astronium lecointei</i>	3	0.691 \pm 0.062	0.778 \pm 0.145	0.777 \pm 0.144
	<i>Spondias mombin</i>	1	0.250 \pm 0.000	0.774 \pm 0.000	0.766 \pm 0.000
Annonaceae	<i>Duguetia lepidota</i>	14	0.535 \pm 0.098	0.796 \pm 0.042	0.793 \pm 0.041
	<i>Duguetia lucida</i>	3	0.407 \pm 0.105	0.732 \pm 0.019	0.728 \pm 0.018
	<i>Guatteria citriodora</i>	1	0.128 \pm 0.000	0.604 \pm 0.000	0.602 \pm 0.000
	<i>Guatteria schomburgkiana</i>	8	0.488 \pm 0.166	0.646 \pm 0.109	0.644 \pm 0.108
	<i>Xylopia amazonica</i>	2	0.533 \pm 0.093	0.669 \pm 0.065	0.668 \pm 0.064
Apocynaceae	<i>Aspidosperma nitidum</i>	1	0.418 \pm 0.000	0.828 \pm 0.000	0.826 \pm 0.000
	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	3	0.733 \pm 0.081	0.750 \pm 0.020	0.750 \pm 0.019
	<i>Himatanthus articulatus</i>	35	0.459 \pm 0.151	0.567 \pm 0.039	0.566 \pm 0.039
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i>	2	0.479 \pm 0.061	0.323 \pm 0.012	0.324 \pm 0.012

Table 1 (continued)

Family	Species	Samples (n)	Bark WD (g cm ⁻³)	Core WD (g cm ⁻³)	WD (g cm ⁻³)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus obscurus</i>	2	0.259±0.041	0.862±0.042	0.858±0.043
	<i>Handroanthus uleanus</i>	4	0.508±0.090	0.811±0.077	0.809±0.076
Bixaceae	<i>Cochlospermum orinocense</i>	3	0.520±0.260	0.424±0.120	0.424±0.121
Boraginaceae	<i>Cordia tetrandra</i>	5	0.441±0.167	0.476±0.179	0.476±0.178
Burseraceae	<i>Protium neglectum</i>	2	0.488±0.274	0.554±0.016	0.555±0.015
	<i>Protium polybotryum</i>	2	0.801±0.150	0.571±0.012	0.573±0.010
	<i>Protium rhoifolium</i>	4	0.701±0.076	0.585±0.039	0.586±0.039
	<i>Protium stevensonii</i>	22	0.705±0.151	0.709±0.071	0.709±0.070
	<i>Protium unifoliolatum</i>	8	0.614±0.144	0.692±0.046	0.691±0.045
	<i>Trattinnickia glaziovii</i>	5	0.624±0.171	0.422±0.022	0.423±0.021
	<i>Trattinnickia rhoifolia</i>	3	0.537±0.013	0.521±0.081	0.522±0.080
Caryocaraceae	<i>Caryocar villosum</i>	1	0.707±0.000	0.569±0.000	0.570±0.000
Celastraceae	<i>Maytenus guyanensis</i>	5	0.757±0.115	0.722±0.036	0.722±0.036
Chrysobalanaceae	<i>Exellodendron barbatum</i>	8	0.826±0.108	0.841±0.057	0.841±0.057
	<i>Hirtela racemosa</i>	1	0.859±0.000	0.785±0.000	0.785±0.000
	<i>Leptobalanus apetalus</i>	5	0.725±0.110	0.747±0.056	0.746±0.056
	<i>Licania kunthiana</i>	3	0.733±0.045	0.803±0.082	0.803±0.082
	<i>Licania discolor</i>	17	0.748±0.171	0.825±0.120	0.825±0.120
	<i>Moquilea minutiflora</i>	3	0.601±0.054	0.624±0.018	0.624±0.018
Clusiaceae	<i>Garcinia macrophylla</i>	1	0.962±0.000	0.674±0.000	0.676±0.000
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i>	2	0.573±0.246	0.870±0.041	0.869±0.041
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum mucronatum</i>	1	0.582±0.000	0.819±0.000	0.816±0.000
Euphorbiaceae	<i>Mabea speciosa</i> ¹	3	0.515±0.386	0.567±0.015	0.567±0.016
Lamiaceae	<i>Vitex schomburgkiana</i>	3	0.667±0.061	0.606±0.052	0.606±0.052
Lauraceae	<i>Aniba sp.</i>	1	0.507±0.000	0.622±0.000	0.621±0.000
	<i>Endlicheria dictifarinosa</i>	1	0.565±0.000	0.478±0.000	0.479±0.000
	<i>Licaria chrysophylla</i>	1	0.988±0.000	0.677±0.000	0.678±0.000

Table 1 (continued)

Family	Species	Samples (n)	Bark WD (g cm ⁻³)	Core WD (g cm ⁻³)	WD (g cm ⁻³)
	<i>Mezilaurus crassiramea</i>	3	0.541±0.174	0.697±0.017	0.697±0.018
	<i>Ocotea sandwithii</i>	7	0.649±0.227	0.664±0.042	0.664±0.041
Lecythidaceae	<i>Couratari multiflora</i>	1	0.203±0.000	0.468±0.000	0.466±0.000
	<i>Eschweilera pedicellata</i>	4	0.767±0.100	0.759±0.030	0.759±0.030
	<i>Eschweilera sp.</i> ²	9	0.628±0.209	0.738±0.026	0.737±0.027
	<i>Gustavia augusta</i>	2	0.340±0.112	0.698±0.026	0.695±0.027
	<i>Lecythis corrugata</i> subsp. <i>Rósea</i>	66	0.628±0.158	0.733±0.073	0.733±0.073
Leguminosae	<i>Albizia glabripetala</i>	1	0.398±0.000	0.622±0.000	0.621±0.000
	<i>Albizia pedicellaris</i>	1	0.598±0.000	0.405±0.000	0.406±0.000
	<i>Albizia sp.</i>	1	0.258±0.000	0.518±0.000	0.515±0.000
	<i>Andira surinamensis</i>	2	0.413±0.195	0.688±0.026	0.687±0.027
	<i>Centrolobium paraense</i>	2	0.843±0.014	0.755±0.003	0.755±0.003
	<i>Dialium guianense</i>	1	0.746±0.000	0.784±0.000	0.784±0.000
	<i>Enterolobium schomburgkii</i>	2	0.688±0.057	0.573±0.056	0.573±0.055
	<i>Hymenaea sp</i>	1	0.924±0.000	0.884±0.000	0.884±0.000
	<i>Inga splendens</i>	4	0.570±0.047	0.639±0.060	0.638±0.060
	<i>Inga cinnamomea</i>	1	0.656±0.000	0.525±0.000	0.526±0.000
	<i>Inga sp</i> ³	2	0.722±0.000	0.727±0.000	0.727±0.000
	<i>Ormosia coarctata</i>	2	0.612±0.164	0.822±0.167	0.821±0.167
	<i>Peltogyne gracilipes</i>	36	0.841±0.162	0.903±0.090	0.902±0.089
	<i>Peltogyne paniculata</i>	4	0.922±0.175	0.921±0.032	0.921±0.032
	<i>Swartzia grandifolia</i>	2	0.513±0.144	0.602±0.173	0.601±0.173
	<i>Swartzia latifolia</i>	1	0.451±0.000	0.694±0.000	0.692±0.000
	<i>Swartzia sp.</i>	1	0.699±0.000	0.778±0.000	0.777±0.000
	<i>Tachigali guianensis</i>	2	0.561±0.067	0.665±0.040	0.664±0.039
Malpighiaceae	<i>Byrsonima schomburgkiana</i>	5	0.616±0.154	0.626±0.134	0.626±0.134
Malvaceae	<i>Apeiba tibourbou</i>	6	0.353±0.064	0.345±0.113	0.346±0.111

Table 1 (continued)

Family	Species	Samples (n)	Bark WD (g cm⁻³)	Core WD (g cm⁻³)	WD (g cm⁻³)
	<i>Luehea speciosa</i>	7	0.501±0.120	0.639±0.058	0.637±0.059
	<i>Pochota fendleri</i>	2	0.324±0.039	0.367±0.025	0.367±0.024
Melastomataceae	<i>Miconia stenostachya</i>	1	0.833±0.000	0.817±0.000	0.817±0.000
Meliaceae	<i>Trichilia cipo</i>	9	0.723±0.142	0.725±0.051	0.725±0.051
Moraceae	<i>Brosimum guianense</i>	5	0.697±0.180	0.768±0.086	0.767±0.086
	<i>Clarisia racemosa</i>	3	0.806±0.156	0.675±0.037	0.675±0.037
	<i>Pseudolmedia laevigata</i>	17	0.642±0.156	0.673±0.056	0.673±0.056
Myristicaceae	<i>Virola calophylla</i>	2	0.582±0.110	0.591±0.006	0.591±0.007
Myrtaceae	<i>Eugenia essequiboensis</i>	1	0.556±0.000	0.686±0.000	0.686±0.000
	<i>Eugenia flavescens</i>	1	0.660±0.000	0.797±0.000	0.796±0.000
	<i>Eugenia omissa</i>	5	0.640±0.302	0.758±0.057	0.758±0.056
	<i>Psidium guineense</i>	1	0.861±0.000	0.829±0.000	0.829±0.000
Nyctaginaceae	<i>Neea parviflora</i>	1	0.507±0.000	0.543±0.000	0.542±0.000
Ochnaceae	<i>Quiina rhytidopus</i>	11	0.663±0.248	0.823±0.060	0.823±0.060
Olacaceae	<i>Chaunochiton kappleri</i>	2	0.403±0.051	0.616±0.139	0.614±0.138
Peraceae	<i>Pera bicolor</i>	1	0.787±0.000	0.803±0.000	0.803±0.000
Putranjivaceae	<i>Drypetes variabilis</i>	1	0.941±0.000	0.698±0.000	0.700±0.000
Rubiaceae	<i>Alseis latifolia</i>	33	0.533±0.216	0.645±0.049	0.645±0.049
	<i>Amaioua corymbosa</i>	4	0.659±0.253	0.726±0.044	0.727±0.045
	<i>Chomelia tenuiflora</i>	1	0.697±0.000	0.684±0.000	0.684±0.000
	<i>Duroia eriopila</i>	14	0.577±0.140	0.683±0.072	0.683±0.071
	<i>Guettarda macrantha</i>	3	0.538±0.156	0.541±0.048	0.541±0.048
	<i>Palicourea crocea</i>	1	0.557±0.000	0.624±0.000	0.624±0.000
	<i>Posoqueria latifolia</i>	1	0.736±0.000	0.552±0.000	0.553±0.000
	<i>Rudgea crassiloba</i>	5	0.764±0.249	0.647±0.034	0.648±0.034
	<i>Rudgea sp.</i>	2	0.301±0.092	0.575±0.024	0.574±0.024
Salicaceae	<i>Casearia spinencens</i>	1	0.645±0.000	0.588±0.000	0.589±0.000
	<i>Casearia sylvestris</i>	8	0.482±0.140	0.708±0.062	0.707±0.062

Table 1 (continued)

Family	Species	Samples (n)	Bark WD (g cm ⁻³)	Core WD (g cm ⁻³)	WD (g cm ⁻³)
	<i>Xylosma benthamii</i>	1	0.317±0.000	0.697±0.000	0.695±0.000
Sapindaceae	<i>Cupania rubiginosa</i>	2	0.653±0.029	0.764±0.008	0.763±0.008
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum sparsiflorum</i>	3	0.855±0.143	0.855±0.028	0.855±0.028
	<i>Ecclinusa guianensis</i>	70	0.650±0.154	0.661±0.043	0.661±0.043
	<i>Pouteria cuspidata</i>	3	0.429±0.051	0.717±0.040	0.715±0.041
	<i>Pouteria hispida</i>	16	0.654±0.177	0.818±0.082	0.818±0.082
	<i>Pouteria reticulata</i>	6	0.649±0.210	0.735±0.039	0.734±0.038
	<i>Pouteria sp.</i>	1	0.744±0.000	0.739±0.000	0.739±0.000
	<i>Pouteria surumuensis</i>	26	0.540±0.159	0.909±0.079	0.907±0.079
	<i>Pouteria venosa</i>	11	0.596±0.236	0.782±0.080	0.781±0.080
	<i>Pradosia surinamensis</i>	24	0.476±0.143	0.681±0.045	0.680±0.044
Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i>	10	0.615±0.189	0.422±0.034	0.423±0.034
Violaceae	<i>Leonia glycyarpa</i>	1	0.688±0.000	0.680±0.000	0.680±0.000
	<i>Rinorea pubiflora</i>	3	0.503±0.208	0.685±0.043	0.684±0.044

352 ¹ Mean of values between *Mabea speciosa* (n=2) a morphospecies of Euphorbiaceae
353 (n=1).

354 ² Mean of values for *Eschweilera* sp.1 and *Eschweilera* sp.2 morphospecies.

355 ³ Mean of values for *Inga* sp.2 and *Inga* sp.3 morphospecies.



356

357 **Fig. 1.** Fieldwork: (a) collection of stem samples using an increment borer; (b) detail of the
 358 sample taken from the stem and (c) subdivisions of the samples that were considered in this
 359 research for calculation of wood density.

360 2. Experimental design, materials and methods

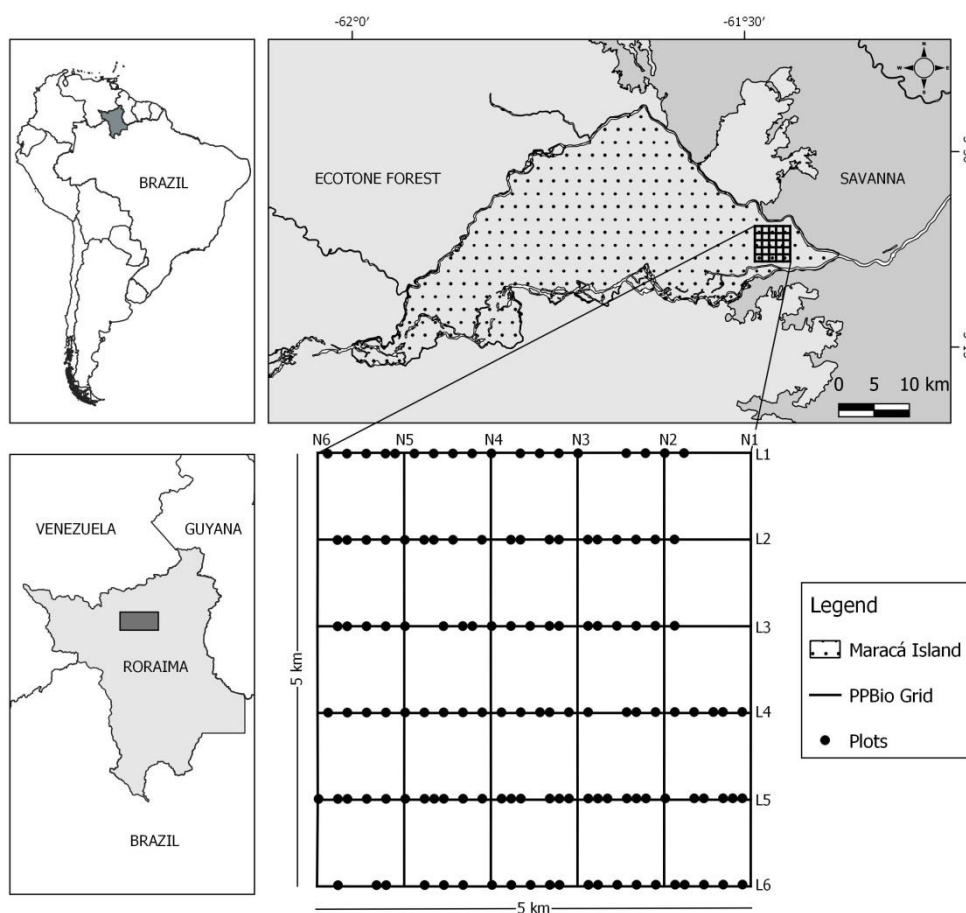
361 2.1 Sampling area description

362

363 Data were collected from the Biodiversity Research Program (PPBio) research
 364 grid, located on the east of Maracá Island (or Ilha de Maracá), which lies within the
 365 Maracá Ecological Station (3.360 N a 3.405 N / -61.442 W a -61.486 W), state of
 366 Roraima, northern Brazilian Amazonia, as showed in the Fig. 2. Maracá Island has an
 367 area of ~101,000 ha, being 60 km long and some 15-25 km wide [1,2]. This region
 368 occupies the climatic transition between Köppen classification subtypes (Aw) and
 369 (Am), with annual average temperature of 26 °C and annual average precipitation of
 370 2,086±428 mm. The wettest months (>300 mm month⁻¹) are from May to August, and
 371 the driest from December to March (<100 mm month⁻¹) [1–4].

372 The vegetation of Maracá Island includes a variety of forest and non-forest types
 373 as the main feature of the savanna-forest transition zone of north central Roraima

374 [2,5,6]. The different dominant forest types of the contact region are characterized by a
 375 mosaic of ombrophilous and seasonal forests (semideciduous and deciduous) whose
 376 composition and location are determined by distinct hydro-edaphic constraints, with the
 377 presence/absence of individuals of *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae)
 378 operating as a robust environmental indicator [4,7,8]. Other technical details and
 379 environmental information on PPBio grid installed in Maracá Island can be accessed in
 380 the official PPBio website (<https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca>).
 381



382
 383 **Fig. 2.** Localization of the PPBio research grid within the eastern part of Maracá Island.
 384

385 **2.2 Sample processing and analysis**

386 Field collection and construction of the current Dataset were derived from an
 387 existing forest inventory [8] carried out in the 25 km² grid of PPBio (Biodiversity
 388 Research Program) installed on the eastern part of Maracá Island as described above.
 389 All samples to estimate the wood density of the different tree species occurring in the
 390 ecotone forests on eastern of Maracá Island were obtained from a systematic sampling

391 of 129 plots (50 m x 10 m / 6.45 ha in total) dispersed throughout the PPBio grid. These
392 plots were intentionally established with small dimensions and with short between-plot
393 distances to obtain high spatial resolution, and so better capture the microvariations in
394 structural and species composition present across the island's altitudinal gradient; which
395 defines the distinct hydro-edaphic conditions under which the different forest types of
396 Maracá Island occur. The minimum distance between the plots was 150 m, based on the
397 distance-markers located every 50 m along the PPBio grid trails; all sampling plots are
398 georeferenced in UTM and with topographically defined altitudes. All data and
399 metadata related to trail topography is available on the official PPBio website [9,10].
400 Plots in aquatic environments (swamps) and open areas enclaves (savannas) were
401 discarded because they do not contain forest environments. The fieldwork was carried
402 out in two stages: January / 2018 (269 samples) and January / 2019 (411 samples). Both
403 fieldworks were carried out purposely at the peak of the regional dry period in order to
404 avoid the variation of wood moisture due to climatic seasonality, and a possible bias in
405 the biomass/carbon stock estimates.

406

407 **Acknowledgments**

408

409 Financial support for the research was provided by CNPq (Grant no. 403591/2016-3;
410 project "Tree growth and mortality in Roraima ecotone forests: effects of environmental
411 conditions and climate variability") and the Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia
412 dos Serviços Ambientais da Amazônia (INCT-ServAmb). The Coordenação de
413 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) provided PhD funding for
414 H.L.S. Farias and W.R. Silva (PELD Roraima; CNPq/CAPES/FAPs/BC-Fundo
415 Newton; Proc. n. 441575/2016-1). The Conselho Nacional de Desenvolvimento
416 Científico e Tecnológico (CNPq), provided a fellowship for R.I. Barbosa (CNPq
417 304204/2015-3). The Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade
418 (ICMBio) provided authorization for the work (SISBIO n. 52017).

419 **Conflict of interest**

420

421 The authors declare that they have no known competing financial interests or personal
422 relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

423

424 **Supplementary material**

425 Supplementary material associated with this article can be found, in the online version,
426 at <http://dx.doi.org/10.17632/n4kzj3d2g7.5> (Mendeley Data).

427 **References**

428

- 429 [1] M.T. Nascimento, L.C.S. Carvalho, R.I. Barbosa, D.M. Villela, Variation in
430 floristic composition, demography and above-ground biomass over a 20-year
431 period in an Amazonian monodominant forest, *Plant Ecol. Divers.* 7 (2014) 293–
432 303. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.772673>.
- 433 [2] R.I. Barbosa, P.N. Ramírez-Narváez, P.M. Fearnside, C.D.A. Villacorta, L.C.S.
434 Carvalho, Allometric models to estimate tree height in northern amazonian
435 ecotone forests, *Acta Amaz.* 49 (2019) 81–90. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201801642>.
- 437 [3] C.A. Alvares, J.L. Stape, P.C. Sentelhas, J.L. De Moraes Gonçalves, G.
438 Sparovek, Köppen's climate classification map for Brazil, *Meteorol. Zeitschrift.*
439 22 (2013) 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- 440 [4] L.C.S. Carvalho, P.M. Fearnside, M.T. Nascimento, R.I. Barbosa, Amazon soil
441 charcoal : Pyrogenic carbon stock depends of ignition source distance and forest
442 type in Roraima , Brazil, (2018) 1–9. <https://doi.org/10.1111/gcb.14277>.
- 443 [5] F.R. Couto-Santos, F.J. Luizão, A. Carneiro Filho, The influence of the
444 conservation status and changes in the rainfall regime on forest-savanna mosaic
445 dynamics in Northern Brazilian Amazonia, *Acta Amaz.* 44 (2014) 197–206.
446 <https://doi.org/10.1590/s0044-59672014000200005>.
- 447 [6] M.T. Nascimento, R.I. Barbosa, K.G. Dexter, C.V. de Castilho, L.C. da Silva
448 Carvalho, D.M. Villela, Is the *Peltogyne gracilipes* monodominant forest
449 characterised by distinct soils?, *Acta Oecologica.* 85 (2017) 104–107.
450 <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.10.001>.
- 451 [7] D.M. Robison, S. Nortcliff, Os solos da reserva ecológica de Maracá, Roraima:
452 segunda aproximação, *Acta Amaz.* 21 (1991) 409–424.
453 <https://doi.org/10.1590/1809-43921991211424>.
- 454 [8] W.R. Silva, C.D.A. Villacorta, R.O. Perdiz, H.L.S. Farias, A.S. Oliveira, A.C.
455 Citó, L.C.S. Carvalho, R.I. Barbosa, Floristic composition in ecotone forests in
456 northern Brazilian Amazonia: preliminary data, *Biodiversity Data J.* 7 (2019)

457 e47025. <https://doi.org/10.3897/BDJ.7.e47025>.

458 [9] J.D. Vale, R.L. Romero, Coordenadas geográficas das 30 parcelas permanentes
459 na Estação Ecológica de Maracá, 1 (n.d.).
460 <https://ppbiodata.inpa.gov.br/metacat/metacat/menger.192.1/default>.

461 [10] J.D. Vale, R.N.O. Araujo, C. V. Castilho, Cotas de altitude de 30 parcelas
462 permanentes na Estação Ecológica de Maracá, 1 (n.d.) 1–4.
463 <https://ppbiodata.inpa.gov.br/metacat/metacat/menger.187.1/default>.

464
465
466
467
468
469
470
471
472
473
474
475
476
477
478
479
480
481
482
483
484
485
486
487
488
489
490

491
492
493
494
495
496
497
498
499
500
501
502
503
504
505
506
507
508
509
510
511
512
513
514
515
516
517
518
519
520
521
522
523

CAPÍTULO 2

Diâmetro do caule e espécies mais abundantes explicam parcialmente a variação da densidade da madeira em distintas formações florestais do norte da Amazônia brasileira

524 **Diâmetro do caule e espécies mais abundantes explicam parcialmente a variação**
525 **da densidade da madeira em distintas formações florestais do norte da Amazônia**
526 **brasileira²**

527 Hugo Leonardo Sousa Farias^{1*}, Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno^{1,4}, Williamar
528 Rodrigues Silva¹, Valdinar Ferreira Melo², Lidiany Camila da Silva Carvalho³, Arthur
529 Camurça Citó⁴, Reinaldo Imbrozio Barbosa⁴

530 ¹ Universidade Federal de Roraima – UFRR, Programa de Pós-graduação em Recursos
531 Naturais – PRONAT, Campus Paricarana, Boa Vista – Roraima - Brasil

532 ² Universidade Federal de Roraima – UFRR, Departamento de Solos e Engenharia
533 Agrícola, Campus Cauamé, Boa Vista - Roraima - Brasil

534 ³ University of Exeter, Exeter, UK

535 ⁴ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Coordenação de Dinâmica
536 Ambiental – CODAM, Núcleo de Pesquisas de Roraima – NPRR, Boa Vista-Roraima-
537 Brasil

538

539 *Autor correspondente: hugosousafarias@hotmail.com

540

541 RESUMO

542

543 Entender como as características biométricas e o habitat influenciam na densidade da
544 madeira (DM) de espécies de árvores que ocorrem em distintos sítios florestais é
545 fundamental para melhorar as estimativas da biomassa arbórea na Amazônia brasileira.

546 Esse entendimento é importante porque os cálculos efetuados pelos relatórios nacionais
547 sobre fluxo e estoques de carbono por uso e troca do uso da terra são realizados com

548 base em tipos florestais que se distinguem por estrutura, composição de espécies e

549 macrorregião. O estudo teve como objetivo investigar as variações da DM entre

550 diferentes formações florestais que ocorrem em um gradiente hidro-edáfico em uma

551 zona de ecótono do norte da Amazônia brasileira. Foram levados em consideração

552 características biométricas (diâmetro do caule) e as três espécies mais abundantes e

553 comuns (composição) às principais formações florestais da localidade de estudo. A DM

² Manuscrito a ser submetido para a Revista *Acta Amazonica*

554 foi estimada com base na amostra de 680 indivíduos dispersos em 129 parcelas
555 permanentes situadas ao longo do gradiente. A DM de cada indivíduo amostrado foi
556 relacionada ao diâmetro do caule e o tipo da formação florestal correspondente. Os
557 resultados apontaram que a média da DM não foi relacionada ao diâmetro do caule e à
558 formação florestal. Entre as espécies de maior abundância, apenas as DMs de *Lecythis*
559 *corrugata* ($0.736 \pm 0.058 \text{ g cm}^{-3}$) e *Pradosia surinamensis* ($0.673 \pm 0.032 \text{ g cm}^{-3}$) foram
560 explicadas (18% e 32%, respectivamente) pela variação diamétrica e pelo tipo de
561 formação. Esses resultados indicam que a variabilidade da DM não é afetada pela
562 estrutura diamétrica, e que as variáveis independentes testadas possuem efeito limitado
563 sobre as espécies mais abundantes que são comuns às formações florestais avaliadas.
564 Embora os efeitos conjuntos dos tipos da formação e do diâmetro do caule possam ser
565 considerados parciais, o indicativo de que duas das espécies comuns entre as formações
566 possuem distintas DM, aponta que composição florística possui relevância na densidade
567 da madeira e pode afetar as estimativas dos estoques de biomassa/carbono arbórea em
568 ambientes florestais do ecótono norte da Amazônia brasileira.

569 PALAVRAS-CHAVE: ecótono, floresta ombrófila, floresta estacional, gravidade
570 específica, Amazônia Setentrional.

571

572 ABSTRACT

573

574 Understanding how biometric characteristics and habitat influence the density of wood
575 (WD) from different forest sites is crucial to improve tree biomass estimates in the
576 Brazilian Amazon. This understanding is important because the calculations made by
577 national reports on carbon flow and stocks by land use and land use change are made
578 based on forest types that are distinguished by structure, species composition and
579 macro-region. The study aimed to investigate the WD variations between different

580 forest formations that occur in a hydro-edaphic gradient in an ecotone zone in the north
581 of the Brazilian Amazon. Biometric characteristics (stem diameter) and tree abundant
582 species common (composition) were taken into account in the main forest formations of
583 the study site. The WD was estimated based on a sample of 680 individuals dispersed in
584 129 permanent plots located along the gradient. Each individual with the sampled WD
585 was related to the stem diameter and the type of corresponding forest formation. The
586 results showed that the WD mean was not related to stem diameter and forest formation.
587 Among the most abundant common species, only the WDs of *Lecythis corrugata* (0.736
588 $\pm 0.058 \text{ g cm}^{-3}$) and *Pradosia surinamensis* ($0.673 \pm 0.032 \text{ g cm}^{-3}$) were poorly explained
589 (18% and 32%, respectively) by the diametric variation and the type of formation.
590 These results indicate that the WD variation is not affected by the diametric structure
591 and that the independent variables tested have little effect on the most abundant species
592 that are common in the evaluated forest formations. Although the joint effects of
593 training types and capsule diameter can be considered partial, the indicator of two
594 species common among formations that have distinct WD point that species
595 composition has relevance effect on wood density and can affect estimates on
596 biomass/carbon tree stocks in forest environments in the northern Brazilian Amazon.

597 Keywords: Ecotone, ombrophilous forest, seasonal forest, specific gravity, Northern
598 Amazon.

599

600 **1. INTRODUÇÃO**

601

602 A densidade básica da madeira é expressa pela relação entre peso seco e volume
603 saturado de uma unidade amostral (Trugilho et al. 1990). Essa razão é uma importante
604 variável para avaliar as propriedades funcionais da madeira, sendo um parâmetro

605 complexo que resulta da combinação de vários fatores, como disposição dos elementos
606 anatômicos, espessura da parede celular, dimensão das fibras, volume dos vasos e
607 parênquima e proporção entre madeira do cerne e alburno (Schüller et al. 2013,
608 Osazuwa-Peters et al. 2014). Dessa forma, a densidade da madeira reflete a alocação
609 diferencial da produção metabólica, indicando mais/menos carbono e conteúdo de
610 energia por unidade de volume (Swenson and Enquist 2007).

611 A densidade da madeira (DM) é um atributo funcional chave para entender o
612 crescimento, arquitetura e mortalidade de árvores tropicais dentro/entre espécies e sítios
613 florestais (Plourde et al. 2015). Alguns estudos reconhecem que os tipos florestais e o
614 diâmetro do caule podem condicionar a DM nas florestas amazônicas (Siliprandi et al.
615 2016, Mori et al. 2019). A ausência destas informações impossibilita um entendimento
616 mais amplo sobre a variação da DM dentro e entre espécies e entre formações florestais.
617 Esse roteiro investigativo é um caminho crucial para transformar dados de volume de
618 madeira em biomassa (Fearnside 1997), apresentando-se como uma ferramenta chave
619 para a compreensão da dinâmica do carbono em ecossistemas terrestres regionais
620 (Williamson and Wiemann 2010a).

621 No Brasil, essa importância é amplificada porque o país gera relatórios
622 temporais sobre fluxo e estoques de carbono por uso e troca do uso da terra na
623 Amazônia com base em tipos ou formações florestais (e.g. Bustamante et al. 2015).
624 Uma vez que as formações são caracterizadas por distintas estruturas (e.g. diâmetros do
625 caule, altura dos indivíduos) e composição de espécies, e que diferentes zonas da
626 Amazônia geram distintas formações ecossistêmicas (Fearnside and Ferraz 1995,
627 Brazil-IBGE 2012), a ausência da DM nas estimativas de biomassa florestal pode se
628 tornar um fator de viés nos cálculos (Chave et al. 2009). Além disso, o uso de valores da
629 DM não compatíveis com a região alvo das estimativas pode acarretar problemas nos

630 cálculos, uma vez que a grande maioria dos valores de DM disponibilizados em bancos
631 de dados internacionais são provenientes de outras regiões do país ou não refletem a
632 realidade da macrorregião da Amazônia (Álvarez-Dávila et al. 2017, Farias et al. 2020).

633 Neste cenário, as florestas do ecótono norte da Amazônia são os tipos/formações
634 florestais mais pobremente estudados em se tratando do conhecimento do efeito
635 sinérgico que o ambiente florestal produz nos parâmetros biométricos e tipos florestais
636 sobre as características funcionais e morfológicas das espécies arbóreas (Barbosa et al.
637 2019; Nascimento et al. 2014). A maioria das formações de ecótono do norte da
638 Amazônia representam áreas de tensão ecológica que vem sendo fortemente impactadas
639 por incêndios florestais de grandes proporções e atividades antropogênicas degradantes
640 (Barbosa and Fearnside 1999, Santos et al. 2013, Xaud et al. 2013, Barni et al. 2015).
641 Esses tipos fitofisionômicos localizam-se majoritariamente ao longo de toda a zona de
642 contato savana-floresta do norte-nordeste do estado de Roraima, onde tipos florestais
643 ombrófilos abertos estão associados a florestas sazonais decíduais e semidecíduais
644 (Nascimento et al. 2017, Carvalho et al. 2018). As estimativas de biomassa dessas
645 formações vem avançando nos últimos anos (Barbosa et al. 2010; Barni et al. 2016;
646 Carvalho et al. 2018; Nascimento et al. 2014, 2017), mas ainda possuem uma elevada
647 carga de viés devido ao uso de modelos que adotam a variável densidade proveniente de
648 bancos de dados internacionais (e.g. Nascimento et al., 2007 usando Chave et al. 2005;
649 Nascimento et al., 2014 usando Chave et al., 2006 e Zanne et al. 2009).

650 Devido ao forte efeito das alterações antropogênicas nessa região, há uma
651 grande perda de informações associada a falta de valores de densidade da madeira que
652 representem a estrutura e a composição de espécies dessas formações florestais de
653 ecótono. Isso mantém as dúvidas sobre as estimativas de biomassa e estoques de
654 carbono para essa região da Amazônia e interfere diretamente nos relatórios nacionais

655 que o Brasil emite temporalmente. Com o intuito de obter dados regionalizados e
656 entender as variações da DM em função de distintas formações florestais da região do
657 ecótono norte, levantou-se a seguinte hipótese: DM, aqui considerada como um
658 descritor dos traços funcionais, é determinada por distinções na estrutura (e.g. diâmetro
659 do caule) e composição de espécies (e.g. as mais abundantes) de diferentes tipos
660 florestais (formações florestais) que ocorrem em uma zona de florestas de ecótono do
661 norte da Amazônia brasileira. As perguntas específicas do estudo são: (i) A DM pode
662 ser explicada por variações no do diâmetro, tipo de formação florestal, ou ainda por uma
663 interação entre estes fatores, independentemente da espécie? e (ii) a DM das espécies
664 mais comuns entre os distintos habitats florestais depende do diâmetro, da formação
665 florestal ou de uma interação entre essas variáveis?

666

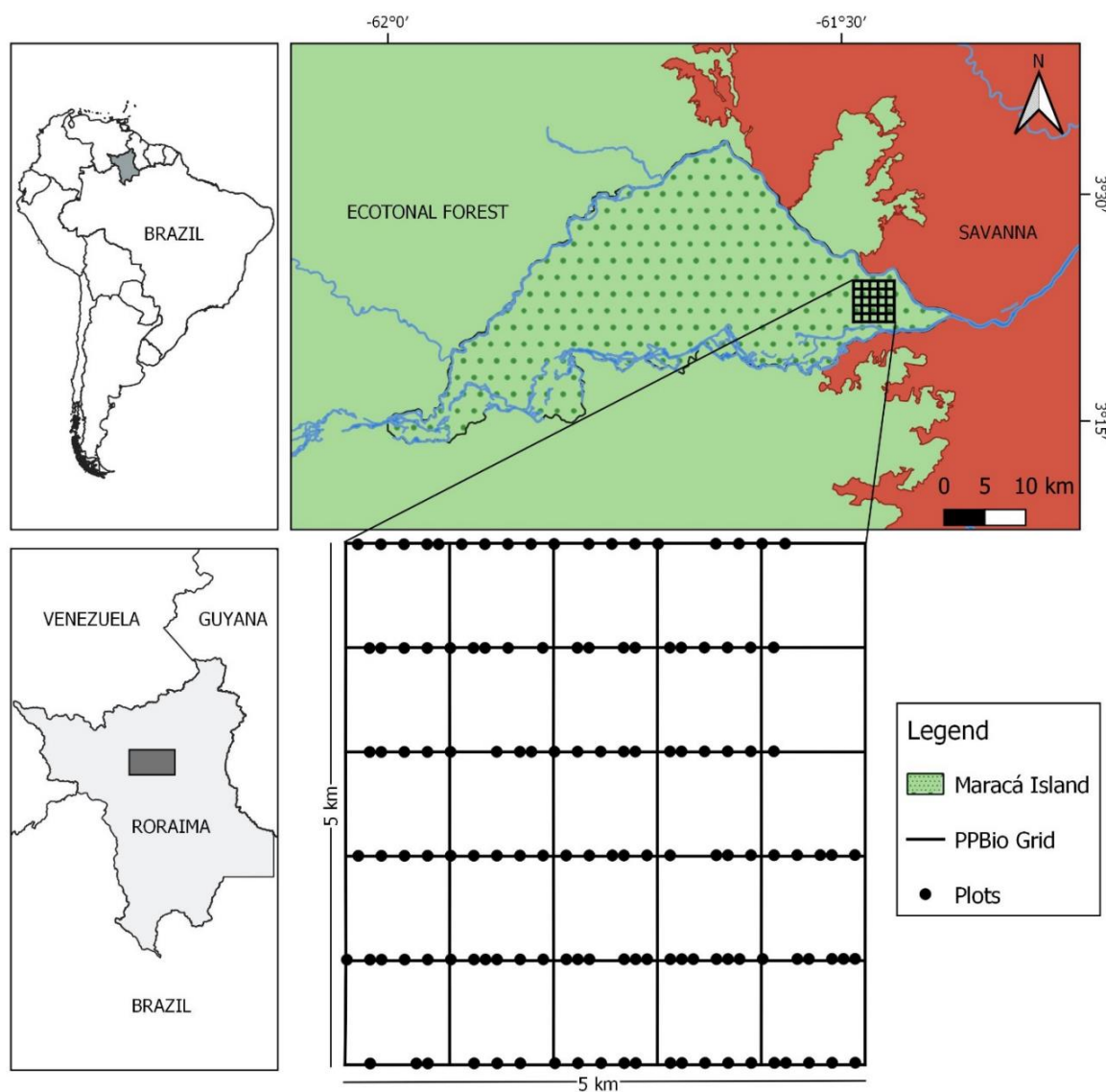
667 **2. Materiais e métodos**

668 **2.1 Área de estudo**

669

670 Este estudo foi conduzido na grade de pesquisa do Projeto de Pesquisa em
671 Biodiversidade (PPBio) instalada no leste da Estação Ecológica de Maracá (PPBio
672 2006), uma unidade de conservação brasileira situada no centro-norte do Estado de
673 Roraima (3°15' – 3°35'N e 61°22' – 61°58'W), ~135 km da capital Boa Vista, Roraima
674 (Figura 1). A Estação Ecológica é formada pela Ilha de Maracá (e outras ilhotas
675 fluviais) que totaliza uma área de ~101,000 ha, com 60 km de comprimento e 15-25 km
676 de largura (Nascimento et al. 2014; Silva et al. 2019b). A Ilha de Maracá está localizada
677 em uma área de transição climática entre os subtipos (Aw) e (Am) pela classificação de
678 Köppen, onde a precipitação e a temperatura média anual é de 2086 mm e 26 °C,
679 respectivamente (Couto-Santos et al. 2014, Barni et al. 2020). Os meses com maiores
680 concentrações de chuva (> 300 mm.mês⁻¹) ocorrem entre maio e agosto, enquanto o

681 período seco situa-se entre dezembro e março ($< 100 \text{ mm.mês}^{-1}$) (Carvalho et al. 2018,
682 Barni et al. 2020).
683



684
685 Figura 1 – Localização geográfica da grade de pesquisa do PPBio na Estação Ecológica
686 de Maracá (Fonte: Silva et al., 2019b).

687

688 O leste da Ilha de Maracá é caracterizado como uma zona de transição formada
689 por diferentes fitofisionomias florestais e não florestais que representam o ecótono
690 dessa região do norte da Amazônia (Couto-Santos et al. 2014, Nascimento et al. 2017,
691 Barbosa et al. 2019). Os tipos florestais que dominam o leste da Ilha de Maracá são

692 definidos pelo Sistema de Classificação da Vegetação Brasileira (Brazil-IBGE 2012)
693 como florestas ombrófilas e estacionais (semidecíduais e decíduais). Essas formações
694 florestais estão dispersas sobre diferentes relevos e em solos que variam de Gleissolos
695 (hidromórficos; sazonalmente alagados) a Argissolos (amarelo e vermelho-amarelo;
696 sem alagamentos) (Robison and Nortcliff 1991).

697

698 **2.2 Delineamento amostral**

699 A densidade básica da madeira dos indivíduos arbóreos foi obtida a partir de 129
700 parcelas (50 m x 10 m cada uma = 6,45 ha de área amostral) já distribuídas (entre
701 dezembro/2015 e janeiro/2016) ao longo das seis trilhas de caminhada no sentido
702 Leste-Oeste da grade do PPBio; 20-22 parcelas por trilha (Figura 1). A distância entre
703 as parcelas foi de 150 m, tomando como base os piquetes de distanciamento do PPBio
704 estabelecidos a cada 50 m ao longo das trilhas; todos georreferenciados em UTM e com
705 altitude (m a.s.l.) definida topograficamente (Vale and Romero, 2015). Ambientes
706 aquáticos (brejos) e encaves de áreas abertas (savanas) não foram configurados como
707 ecossistemas florestais e, portanto, foram descartados da amostragem.

708 Todas as árvores com o diâmetro do caule igual ou superior a 10 cm em cada
709 uma das parcelas foram inventariadas e marcadas com placas de alumínio numeradas. A
710 altura do POM (point of measure) foi adotada como referência para medida do diâmetro
711 do caule (na maioria das vezes à 1,30 m do solo), exceto quando o indivíduo arbóreo
712 possuía raízes tabulares ou algum impedimento para a realização da medida, conforme o
713 protocolo de medição de árvores adotado pelo estudo (Castilho et al. 2014). As medidas
714 de diâmetro foram realizadas com auxílio de uma fita diamétrica (modelo 283D/5m).
715 Desde 2015 as parcelas são recenseadas anualmente com todas as medidas biométricas
716 podendo ser livremente acessadas no repositório do Mendeley Data (Silva et al. 2019a).

717 Informações complementares sobre as parcelas e os censos arbóreos anuais estão
718 compartilhados na plataforma ForestPlots.net (<https://www.forestplots.net/>) sob os
719 códigos ETA, ETB, ETC, ETD, ETE e ETF.

720 Material botânico foi coletado para possibilitar a identificação de todos os
721 indivíduos arbóreos até o menor nível taxonômico possível seguindo o sistema do APG
722 IV (Chase et al. 2016). O material botânico coletado foi depositado nos Herbários INPA
723 (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), MIRR (Museu Integrado de Roraima) e
724 UFRR (Universidade Federal de Roraima). A relação das espécies identificadas em cada
725 parcela também pode ser livremente acessada no Global Biodiversity Information
726 Facility (Silva et al. 2019b) e em Silva et al. (2020).

727

728 **2.3 Densidade básica da madeira**

729 As amostras de madeira foram obtidas em duas etapas: Janeiro de 2018 (269
730 amostras; 3º censo arbóreo) e Janeiro de 2019 (411 amostras; 4º censo arbóreo). Ambas
731 as etapas foram realizadas no pico do período seco regional. Em cada uma das 129
732 parcelas foram sorteadas 25% das árvores inventariadas (n = 680 representando 110
733 espécies, 85 gêneros e 39 famílias) para retirada de uma amostra por caule (~1.30 m)
734 utilizando um trado de incremento (Suunto) de 400 mm de comprimento por 5.15 mm
735 de diâmetro. As amostras coletadas foram acondicionadas em sacos plásticos e mantidas
736 em caixa térmica com gelo para evitar a desidratação. Após esse procedimento, todas as
737 amostras seguiram para o laboratório. As amostras foram separadas em dois segmentos:
738 (i) lenho (material representativo do cerne+alburno) e (ii) casca (interna+externa =
739 material que representa o espaço entre o ritidoma e o câmbio). Ambos os segmentos
740 foram medidos separadamente como forma de obter resultados individuais e normalizar

741 os valores através de uma média ponderada da densidade da madeira para cada
742 indivíduo amostrado (Farias et al. 2020).

743 Para o cálculo da densidade básica, tanto da casca quanto do lenho, foi utilizada
744 a relação da massa seca (g) em estufa dividida pelo volume (cm^{-3}) saturado (verde) da
745 madeira em (Trugilho et al. 1990, Fearnside 1997, Williamson and Wiemann 2010b). A
746 estimativa do volume saturado de cada segmento amostral foi realizada a partir de um
747 recipiente com água destilada sobre uma balança de precisão (0.001 g). Cada segmento
748 amostrado foi mergulhado na água, onde seu peso foi aferido pelo volume deslocado,
749 considerando a densidade da água igual a 1 g cm^{-3} , conforme metodologia indicada por
750 Williamson and Wiemann (2010b). Em seguida, todos os segmentos das amostras foram
751 secos em estufa ($103 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$) até atingir peso constante.

752

753 **2.4 Classificação dos tipos florestais**

754

755 Foi utilizada a classificação adotada por Villacorta (2017), baseada nas
756 formações florestais definidas pelo Sistema de Classificação da Vegetação Brasileira
757 (Brazil-IBGE, 2012), utilizando biomassa arbórea viva acima do solo como descritor de
758 decidualidade para definir os tipos florestais dominantes: ombrófilo = sem presença
759 significativa de espécies decíduais, decidual $\geq 50\%$ de biomassa de espécies decíduais e
760 semidecidual = 20-50% de biomassa. Villacorta (2017) utilizou a biomassa arbórea viva
761 acima do solo considerando que essa variável é uma melhor representação da
762 produtividade primária, podendo ser facilmente calculada em termos de massa seca por
763 unidade de área; Mg ha^{-1} ou unidades semelhantes (GTOS 2009, FAO 2010).

764

765 **2.5 Análises estatísticas**

766

767 Foi utilizado um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) para investigar a
768 relação entre a densidade da madeira e as variáveis biométricas (diâmetros dos caules) e
769 ecológicas (formações florestais), tendo o indivíduo como unidade amostral ($n = 680$).
770 A densidade da madeira foi quantificada usando a média aritmética de densidade da
771 madeira (ponderada entre casca e lenho) de cada indivíduo arbóreo presente nas 129
772 parcelas. Assumimos erros de distribuição gama e função de ligação log, tendo as
773 espécies (intercepto e inclinação variáveis entre espécies) e as parcelas (intercepto
774 variável entre parcelas) como fatores aleatórios para contabilizar erros
775 autocorrelacionados. Também testamos Modelos Lineares Generalizados Mistos
776 (GLMMs) para investigar a relação entre a densidade da madeira e as variáveis
777 biométricas e ecológicas com as espécies *Lecythis corrugata subsp. rosea*, *Peltogyne*
778 *gracilipes* e *Pradosia surinamensis* (espécies mais abundantes e comuns nos diferentes
779 tipos florestais abordados). Todos os preditores foram padronizados com média igual a
780 zero e desvio padrão igual a um para facilitar a estimativa de
781 parâmetros. Conseqüentemente, os coeficientes estimados foram padronizados,
782 fornecendo uma medida de importância relativa do preditor. Para todos os modelos,
783 calculamos a variação explicada marginal (R^2m), que considera apenas os efeitos
784 preditores. Nesses cálculos, apenas preditores significativos foram retidos no modelo
785 para evitar a inflação da variância explicada devido a parâmetros espúrios. Para
786 visualizar os efeitos estatisticamente significativos, nós usamos gráficos condicionais
787 que mostram a variação da variável dependente em relação ao preditor controlando os
788 efeitos dos demais preditores, usando resíduos parciais (Breheny and Burchett 2017).
789 Todas as análises foram feitas na plataforma computacional R 3.6.3 (R Core Team
790 2020), com auxílio, “lme4” para GLMM (Bates et al. 2015), “MuMIn” para cálculos de

791 AIC e R^2 (Barton 2019) e “visreg” para visualização de efeitos preditores (Breheny and
 792 Burchett 2017).

793 3 RESULTADOS

794 3.1 Descrição geral dos dados

795

796 A média ponderada da densidade da madeira (média \pm DP) para a comunidade
 797 de árvores em floresta ecotonais no leste da Ilha de Maracá foi $0.721 \pm 0.129 \text{ g cm}^{-3}$
 798 (variando de 0.198 a 1.102 g cm^{-3}). As florestas decíduais apresentaram as maiores
 799 médias absolutas de DM tomando como base diferentes classes de diâmetro do caule
 800 ($0.768 \pm 0.151 \text{ g cm}^{-3}$), seguida pelas florestas semidecíduais ($0.731 \pm 0.138 \text{ g cm}^{-3}$) e
 801 ombrófilas ($0.704 \pm 0.114 \text{ g cm}^{-3}$) (Tabela 1). Dentre as espécies de maior abundância
 802 que ocorrem nos diferentes tipos de habitats (decidual, semidecidual e ombrófilo) do
 803 ecótono norte da Amazônia, a espécie *Peltogyne gracilipes* ($0.908 \pm 0.053 \text{ g.cm}^{-3}$) se
 804 destacou com o maior valor absoluto de densidade da madeira, seguida por *Lecythis*
 805 *corrugata subsp. rosea* ($0.742 \pm 0.056 \text{ g cm}^{-3}$) e *Pradosia surinamensis* (0.681 ± 0.029
 806 g cm^{-3}).

807 Tabela 1 – Valores de DM por classes de diâmetros do caule em cada tipo florestal nas
 808 florestas ecotonais do setor leste da Ilha de Maracá. Média \pm DP (número de indivíduos).
 809

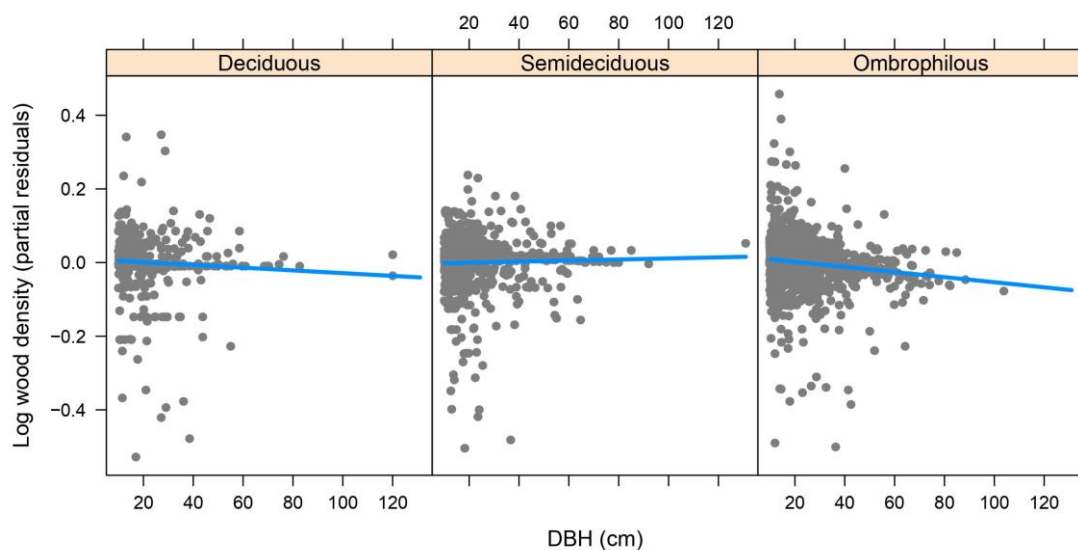
Classe de DAP	Ombrófila	Semidecidual	Decidual	DM média por classe
10-20	0.707 \pm 0.110 (864)	0.717 \pm 0.120 (452)	0.761 \pm 0.137 (211)	0.717 \pm 0.118 (1527)
20-30	0.701 \pm 0.122 (298)	0.738 \pm 0.138 (183)	0.736 \pm 0.178 (73)	0.718 \pm 0.137 (554)
30-40	0.706 \pm 0.099 (168)	0.730 \pm 0.152 (80)	0.805 \pm 0.135 (31)	0.724 \pm 0.124 (279)
40-50	0.706 \pm 0.122 (79)	0.760 \pm 0.160 (49)	0.857 \pm 0.107 (18)	0.743 \pm 0.144 (146)
> 50	0.690 \pm 0.141 (78)	0.786 \pm 0.198 (59)	0.807 \pm 0.190 (21)	0.742 \pm 0.178 (158)
Total/média	0.704 \pm 0.114 (1487)	0.731 \pm 0.138 (823)	0.768 \pm 0.151 (354)	0.721 \pm 0.129 (2664)

810

811 3.2 Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) para os efeitos dos 812 diâmetros do caule e tipos florestais na variabilidade da densidade básica da 813 madeira

814

815 Os diâmetros dos caules e tipos florestais (decidual, semidecidual e ombrófilo)
816 não explicaram a variação da densidade da madeira (Qui-quadrado = 8.061; $p = 0.017$;
817 $R^2m = 0.004$). GLMMs não revelaram relações significativas entre a DM e as variáveis
818 analisadas (Figura 2). A explicação mais provável para esses resultados (e.g. valor de p
819 significativo e um R^2m muito baixo), seria o N amostral muito grande o que acabou
820 diminuindo o valor de p e mostrando uma relação entre as variáveis predictoras e a
821 variação espacial da DM, quando na verdade essa relação é muito fraca.



822

823 Figura 2: Resultados dos testes do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) mais
824 suportados para os efeitos da Interação do DAP *versus* habitats na variabilidade da DM
825 de espécies que ocorrem ao longo das florestas ecotonais do norte da Amazônia. As
826 variáveis predictoras foram as seguintes: DAP, tipos florestais (florestas ombrófilas,
827 semideciduals e deciduals) e DAP x tipos florestais. Os gráficos usam resíduos parciais
828 da variável resposta e, portanto, mostram o efeito de uma determinada interação
829 enquanto controlam os efeitos dos preditores restantes.

830 **3.3 Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) para os efeitos do diâmetro**
 831 **do caule e tipo florestais na variação da densidade da madeira das espécies mais**
 832 **abundantes**

833

834 Os resultados dos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) revelaram
 835 interações parciais do diâmetro do caule e os tipos florestais com a variação espacial da
 836 DM das espécies de maior abundância (Tabela 2). Dentre as espécies mais abundantes,
 837 *Lecythis corrugata* e *Pradosia surinamensis* apresentaram os maiores valores de
 838 correlação 18% e 32%, respectivamente, considerados baixos (Figura 3).

839

840 Tabela 2 - Resultados dos testes do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) mais
 841 suportados para os efeitos da Interação do DAP versus tipos florestais na variabilidade
 842 da DM das espécies mais abundantes que ocorrem ao longo das florestas ecotonais no
 843 leste da Ilha de Maracá. Números em negrito representam efeitos estatisticamente
 844 significativos ($P < 0,05$). As variáveis foram as seguintes: DAP, tipos florestais
 845 (ombrófilas, semideciduais e decíduais) e DAP x tipos florestais.

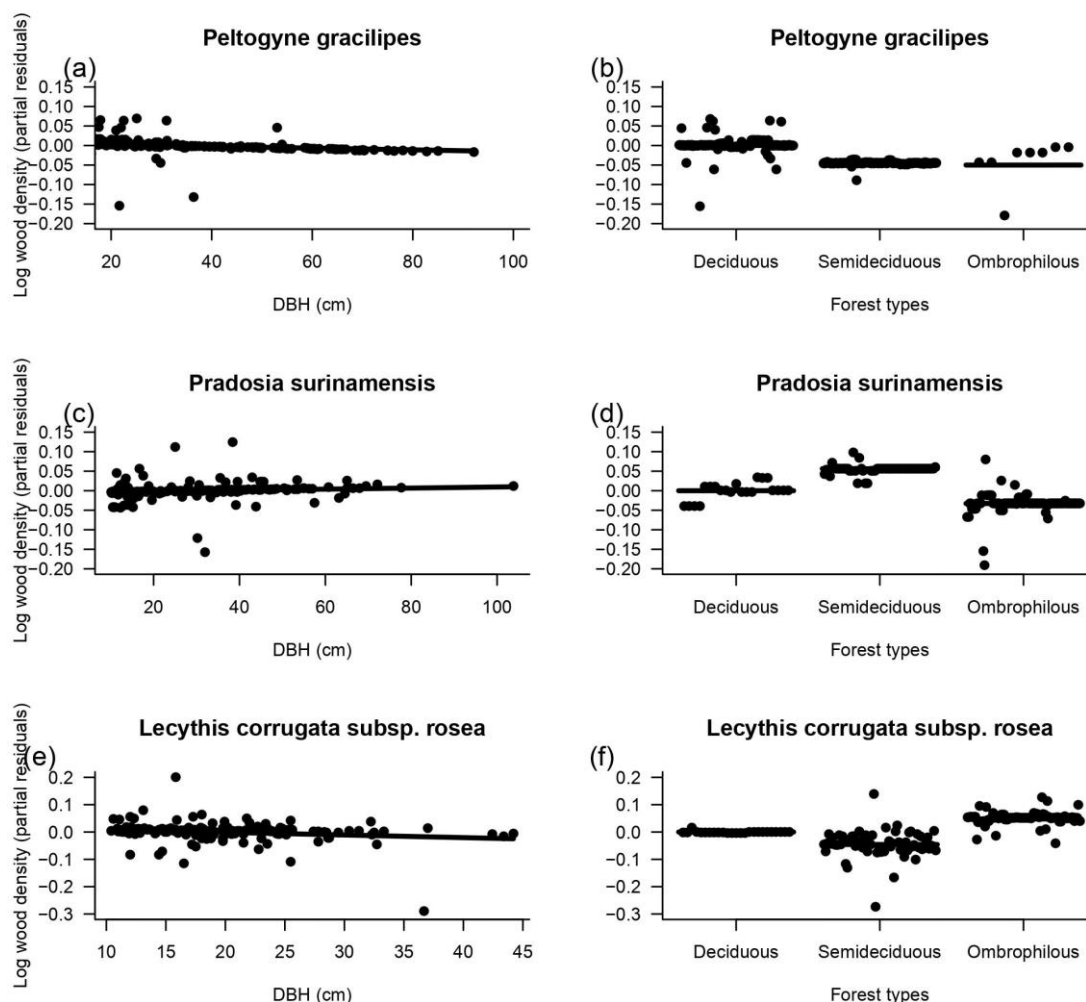
846

ESPÉCIES	DM (SD)	Preditor	R ² m	X ²	P
<i>Lecythis corrugata subsp. rosea</i>	0.736 (0.058)	DAP versus tipos florestais	0.18	11.347	0.003
		DAP	0.01	3.139	0.208
		tipos florestais	0.18	5.576	0.018
<i>Peltogyne gracilipes</i>	0.903 (0.054)	DAP versus tipos florestais	0.09	0.347	0.840
		DAP	0.01	0.089	0.764
		tipos florestais	0.09	3.001	0.223
<i>Pradosia surinamensis</i>	0.673 (0.032)	DAP versus tipos florestais	0.32	0.333	0.846

DAP	0.02	0.006	0.980
tipos florestais	0.32	20.659	0.001

847

848



849

850 Figura 3: Respostas da interação do DAP versus tipos florestais com a DM das espécies
851 *Peltogyne gracilipes*, *Pradosia surinamensis* e *Lecythis corrugata subsp. rosea* que
852 ocorrem ao longo das florestas ecotonais no leste da Estação Ecológica de Maracá. (a)
853 interação do DAP com a DM, (b) interação dos tipos florestais com a DM da espécie
854 *Peltogyne gracilipe*, (c) interação do DAP com a DM, (d) interação dos tipos florestais
855 com a DM da espécie *Pradosia surinamensis*. (e) interação do DAP com a DM, (d)
856 interação dos tipos florestais com a DM da espécie *Lecythis corrugata subsp. rosea*
857 conforme indicado pelo GLMM mais suportado. Os gráficos usam resíduos parciais da
858 variável resposta e, portanto, mostram o efeito de uma determinada interação enquanto
859 controlam os efeitos dos preditores restantes.

860 **4 DISCUSSÃO**

861 Os resultados deste estudo mostraram que a variação espacial da densidade da
862 madeira não foi afetada pelo diâmetro do caule, e tipos florestais. Dentre as espécies de
863 maior abundância e comuns entre as formações florestais avaliadas, apenas a DM de
864 *Lecythis corrugata* (18%) e *Pradosia surinamensis* (32%) foram explicadas
865 parcialmente pela variação diamétrica e tipos florestais. Esses resultados obtidos são
866 discordantes dos observados em outras regiões da Amazônia. Por exemplo, Mori et al.,
867 (2019), na Amazônia Central, encontraram uma relação negativa e significativa da DM
868 com tipos florestais (várzeas e igapós). Da mesma forma, Siliprandi et al. (2016)
869 estudando a alometria e a densidade da madeira de *Goupia glabra* na região do extremo
870 sul da Amazônia, denominada como “arco do desmatamento”, indicou que o diâmetro
871 do caule explicaria 35,8 % da variação da densidade da madeira. Entretanto, esses
872 autores empregaram uma metodologia diferente da que utilizamos nas florestas
873 ecotonais no leste da Ilha de Maracá. Mori et al., (2019), utilizaram apenas a densidade
874 da madeira de galhos, com um n amostral variando de 1 a 5 indivíduos por tipo florestal
875 e incluíram a casca nas análises, já, Siliprandi et al. (2016), fizeram análises da
876 densidade para todo o diâmetro dos indivíduos amostrados, ou seja, da casca a medula.
877 Analisou também em separado a densidade da madeira da casca, alburno e cerne, e por
878 fim, fizeram análises em diferentes alturas (0,5m; 1m; 1,3m; 2m; meio e topo) dos
879 indivíduos de *Goupia glabra*.

880 Segundo Iida et al. (2012), a DM tende a ser relacionada negativamente com o
881 diâmetro do caule, e a explicação para isso seria a alocação diferencial da produção
882 metabólica, na qual as espécies pioneiras caracterizadas por rápidas taxas de
883 crescimento e baixos custos de incremento de madeira investem em vasos de grande
884 porte para aumentar a eficiência hidráulica do xilema, como estratégia para chegar mais

885 rápido ao dossel das florestais e conferir uma vantagem competitiva por luz. As
886 florestas ecotonais do leste de Maracá indicam ser discrepantes desse padrão, o que
887 pode ser explicado pelo fato da densidade da madeira não ser condicionada diretamente
888 pelo diâmetro do caule e tipos florestais, mas, em resposta à outras variações
889 ambientais, como por exemplo, tipo de solo, sazonalidade climática, periodicidade de
890 inundação, gradientes de luminosidade (Parolin, 2002; Muller-Landau, 2004; Ilda et al.,
891 2012; Siliprandi et al. 2016). Estes comportamentos refletem na adaptação local e/ou
892 plasticidade fenotípica com a seleção de espécies tolerantes às variações ambientais (e.g
893 habitats com altas restrições hidro-edáficas) que afetam a DM.

894 Embora os efeitos conjuntos dos tipos florestais e diâmetro do caule possam
895 explicar parcialmente a variabilidade da DM nas florestas ecotonais estudadas, o
896 indicativo de que duas das espécies comuns entre os habitats possuem distintas DM,
897 aponta que composição florística possui relevância na densidade da madeira e pode
898 afetar as estimativas dos estoques de biomassa/carbono arbórea em ambientes florestais
899 do ecótono norte da Amazônia brasileira. Esse resultado implica que mesmo não
900 significativo, é mais prudente adotar os valores individuais dos tipos florestais
901 observados nesse estudo nos relatórios sobre estoques e emissões de carbono que o
902 Brasil emite temporalmente, ou invés de adotar uma média geral ou mesmo fazer uso de
903 valores de bancos de dados internacionais (e.g. Chave et al. 2006 e Zanne et al. 2009)
904 que não possuem afinidade ambiental com o norte da Amazônia.

905

906 **CONCLUSÃO**

907 A densidade da madeira das espécies de árvores que ocorrem no setor leste da
908 Ilha de Maracá não é condicionada pelo diâmetro do caule e tipos florestais.
909 Separadamente, o efeito do diâmetro do caule e dos tipos florestais (formações florestais

910 ombrófilos, semidecíduais e decíduais) na densidade da madeira das espécies *Lecythis*
911 *corrugata* e *Pradosia surinamensis* foram explicadas parcialmente pelas variáveis
912 testadas. Embora os efeitos conjuntos dos tipos florestais e do diâmetro do caule possam
913 ser considerados baixos, o indicativo de que duas das espécies mais abundantes e
914 comuns entre os tipos florestais possuem distintas DM. Esta constatação, aponta que a
915 composição florística possui relevância na densidade da madeira e pode afetar as
916 estimativas dos estoques de biomassa/carbono arbórea em ambientes florestais do
917 ecótono norte da Amazônia brasileira.

918

919 **AGRADECIMENTOS**

920

921 O apoio financeiro foi fornecido pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento
922 Científico e Tecnológico (Bolsa CNPq nº 403591 / 2016-3; projeto “Crescimento e
923 mortalidade de árvores em florestas de ecótonos de Roraima: efeitos das condições
924 ambientais e variabilidade climática”). A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal
925 de Nível Superior (CAPES) forneceu uma bolsa de pós-doutorado para P. A. C. L.
926 Pequeno. O PELD Roraima (CNPq / CAPES / FAPs / BC-Fundo Newton; Proc. N.
927 441575 / 2016-1) forneceu bolsas de doutorado para o H.L.S. Farias e W.R. Silva. O
928 CNPq também forneceu uma bolsa para R.I. Barbosa (CNPq 304204 / 2015-3). O
929 Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Serviços Ambientais da Amazônia
930 (INCT-ServAmb) e o Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio), ambos do
931 Ministério da Ciência, Tecnologia, Inovação e Comunicação (MCTIC) do Brasil,
932 forneceram suporte técnico para a pesquisa.

933

934 **Referências**

- 935 Álvarez-Dávila, E.; Cayuela, L.; González-Caro, S.; Aldana, A.M.; Stevenson, P.R.;
936 Phillips, O.; et al. 2017. Forest biomass density across large climate gradients in
937 northern South America is related to water availability but not with temperature.
938 *PLoS ONE* 12: e0171072.
- 939 Barbosa, R.I.; Fearnside, P.M. 1999. Incêndios na Amazônia Brasileira: estimativa da
940 emissão de gases do efeito estufa pela queima de diferentes ecossistemas de
941 Roraima na passagem do evento “El Nino” (1997/98). *Acta Amazonica* 29: 513–
942 534.
- 943 Barbosa, R.I.; Keizer, E.; Pinto, F. 2010. Ecossistemas terrestres de roraima: área e
944 modelagem espacial da biomassa. *Roraima: Homem, Ambiente e Ecologia*: 347–
945 368.
- 946 Barbosa, R.I.; Ramírez-Narváez, P.N.; Fearnside, P.M.; Villacorta, C.D.A.; Carvalho,
947 L.C. da S. 2019. Allometric models to estimate tree height in northern amazonian
948 ecotone forests. *Acta Amazonica* 49: 81–90.
- 949 Barni, P.E.; Pereira, V.B.; Manzi, A.O.; Barbosa, R.I. 2015. Deforestation and Forest
950 Fires in Roraima and Their Relationship with Phytoclimatic Regions in the
951 Northern Brazilian Amazon. *Environmental Management* 55: 1124–1138.
- 952 Barni, P.E.; Manzi, A.O.; Condé, T.M.; Barbosa, R.I.; Fearnside, P.M. 2016. Spatial
953 distribution of forest biomass in Brazil’s state of Roraima, northern Amazonia.
954 *Forest Ecology and Management* 377: 170–181.
- 955 Barni, P.E.; Barbosa, R.I.; Xaud, H.A.M.; Xaud, M.R.; Fearnside, P.M. 2020.
956 Precipitation in northern Amazonia: Spatial distribution in Roraima, Brazil.
957 *Sociedade & Natureza* 43: 420–436.
- 958 Barton, K. 2019. MuMIn: multi-model inference. *R Package Version 1.43.17. Available*
959 *at <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.*
- 960 Bates, D.; Mächler, M.; Bolker, B.M.; Walker, S.C. 2015. Fitting linear mixed-effects
961 models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.
- 962 Brazil-IBGE. 2012. *Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico,*

- 963 *inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções*
964 *botânicas, procedimentos para mapeamentos. In, Manuais Técnicos em*
965 *Geociências 1. Instituto Brasileiro de Geogr. Rio de Janeiro, 275p.*
- 966 Breheny, P.; Burchett, W. 2017. Package ‘visreg’ : Visualization of Regression Models.
967 *The R Journal* 9: 56–71.
- 968 Bustamante, M.; Santos, M.M.O.; Shimbo, J.Z.; Cantinho, R.Z.; Bandeira de Mello,
969 T.R.; Carvalho e Oliveira, P.V., *et al.* 2015. *Terceiro Inventário Brasileiro de*
970 *Emissões e Remoções Antrópicas de Gases do Efeito Estufa (Relatórios de*
971 *Referência): Setor Uso da Terra, Mudança do Uso da Terra e Florestas*
972 *Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação (MCTI), Brasília, DF, Brazil.*
973 ([http://sirene.mcti.gov.br/documents/1686653/1706165/RR_LULUCF_Mudan%C](http://sirene.mcti.gov.br/documents/1686653/1706165/RR_LULUCF_Mudan%C3%A7a+de+Uso+e+Floresta.pdf/11dc4491-65c1-4895-a8b6-e96705f2717a)
974 [3%A7a+de+Uso+e+Floresta.pdf/11dc4491-65c1-4895-a8b6-e96705f2717a](http://sirene.mcti.gov.br/documents/1686653/1706165/RR_LULUCF_Mudan%C3%A7a+de+Uso+e+Floresta.pdf/11dc4491-65c1-4895-a8b6-e96705f2717a)).
975 Accessed in December 2016. 342 pp.
- 976 Carvalho, L.C. da S.; Fearnside, P.M.; Nascimento, M.T.; Barbosa, R.I. 2018. Amazon
977 soil charcoal: Pyrogenic carbon stock depends of ignition source distance and
978 forest type in Roraima, Brazil. *Global Change Biology* 24: 4122–4130.
- 979 Castilho, C.V.; Schietti, J.; Freitas, M.A.; Araújo, M.C.; Coelho, F.; Magnusson, W.E.;
980 *et al.* 2014. *Manual para Medição e Marcação de Árvore em grades e módulos*
981 *RAPELD do PPBio.* 1–22p.
- 982 Chase, M.W.; Christenhusz, M.J.M.; Fay, M.F.; Byng, J.W.; Judd, W.S.; Soltis, D.E.; *et*
983 *al.* 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the
984 orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean*
985 *Society* 181: 1–20.
- 986 Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G.; Zanne, A.E. 2009.
987 Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- 988 Cosme, L.H.M.; Schietti, J.; Costa, R.C.; Oliveira, R.S. 2017. The importance of
989 hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian
990 forest. : 113–125.
- 991 Couto-Santos, F.R.; Luizão, F.J.; Carneiro Filho, A. 2014. The influence of the
992 conservation status and changes in the rainfall regime on forest-savanna mosaic

- 993 dynamics in Northern Brazilian Amazonia. *Acta Amazonica* 44: 197–206.
- 994 FAO. 2010. *Global Forest Resources Assessment 2010, Main Report*. Roma, 1–333p.
- 995 Farias, H.L.S. 2014. *Biomassa arbórea nas florestas alagadas ao longo do Rio Branco,*
996 *Roraima*. Thesis, MSc. PRONAT-UFRR, Boa Vista, Roraima, Brazil., 1–70p.
- 997 Farias, H.L.S.; Silva, W.R.; Perdiz, R. de O.; Citó, A.C.; Carvalho, L.C. da S.; Barbosa,
998 R.I. 2020. Dataset on wood density of trees in ecotone forests in Northern
999 Brazilian Amazonia. *Data in Brief* 30: 105378.
- 1000 Fearnside, P.M. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian
1001 Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90: 59–87.
- 1002 Fearnside, P.M.; Ferraz, J. 1995. A Conservation Gap Analysis of Brazils Amazonian.
1003 *Conservation Biology* 9: 1134–1147.
- 1004 Gray, E.F.; Wright, I.J.; Falster, D.S.; Eller, A.S.D.; Lehmann, C.E.R.; Bradford, M.G.;
1005 et al. 2019. Leaf:wood allometry and functional traits together explain substantial
1006 growth rate variation in rainforest trees. *AoB PLANTS* 11: 1–11.
- 1007 GTOS. 2009. *Biomass. Essential Climate Variables: Assessment of the status of the*
1008 *development of the standards for the Terrestrial Essential Climate Variables*.
1009 Roma, 1–18p.
- 1010 Héroult, B.; Bachelot, B.; Poorter, L.; Rossi, V.; Bongers, F.; Chave, J.; et al. 2011.
1011 Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species.
1012 *Journal of Ecology* 99: 1431–1440.
- 1013 Iida, Y.; Poorter, L.; Sterck, F.J.; Kassim, A.R.; Kubo, T.; Potts, M.D.; et al. 2012.
1014 Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring
1015 tropical tree species. *Functional Ecology* 26: 274–282.
- 1016 Mori, G.B.; Schiatti, J.; Poorter, L.; Piedade, M.T.F. 2019. Trait divergence and habitat
1017 specialization in tropical floodplain forests trees. *PLoS ONE* 14: e0212232.
- 1018 Muller-Landau, H.C. 2004. Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific
1019 Gravity of Tropical Trees1. *Biotropica* 36: 20.
- 1020 Nascimento, M.T.; Carvalho, L.C. da S.; Barbosa, R.I.; Villela, D.M. 2014. Variation in

- 1021 floristic composition, demography and above-ground biomass over a 20-year
1022 period in an Amazonian monodominant forest. *Plant Ecology and Diversity* 7:
1023 293–303.
- 1024 Nascimento, M.T.; Barbosa, R.I.; Dexter, K.G.; de Castilho, C.V.; da Silva Carvalho,
1025 L.C.; Villela, D.M. 2017. Is the *Peltogyne gracilipes* monodominant forest
1026 characterised by distinct soils? *Acta Oecologica* 85: 104–107.
- 1027 Nogueira, E.M.; Fearnside, P.M.; Nelson, B.W.; França, M.B. 2007. Wood density in
1028 forests of Brazil’s “arc of deforestation”: Implications for biomass and flux of
1029 carbon from land-use change in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 248:
1030 119–135.
- 1031 Osazuwa-Peters, O.L.; Wright, S.J.; Zanne, A.E. 2014. Radial variation in wood
1032 specific gravity of tropical tree species differing in growth-mortality strategies.
1033 *American Journal of Botany* 101: 803–811.
- 1034 Plourde, B.T.; Boukili, V.K.; Chazdon, R.L. 2015. Radial changes in wood specific
1035 gravity of tropical trees: Inter- and intraspecific variation during secondary
1036 succession. *Functional Ecology* 29: 111–120.
- 1037 Parolin, P., 2002. Radial gradients in wood specific gravity in trees of Central
1038 Amazonian floodplains. *IAWA Journal*. 23: 449–457.
- 1039 PPBio. 2006. *ESEC Maracá*. Repositório de Dados do Programa de Pesquisa em
1040 Biodiversidade (PPBio). (<https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca>). .
- 1041 Robison, D.M.; Nortcliff, S. 1991. Os solos da reserva ecológica de Maracá, Roraima:
1042 segunda aproximação. *Acta Amazonica* 21: 409–424.
- 1043 Santos, N.M.C. dos; Vale Júnior, J.F. do; Barbosa, R.I. 2013. Florística e estrutura
1044 arbórea de ilhas de mata em áreas de savana do norte da Amazônia brasileira. *Bol.*
1045 *Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.* 8: 205–221.
- 1046 Schüller, E.; Martínez-Ramos, M.; Hietz, P. 2013. Radial gradients in wood specific
1047 gravity, water and gas content in trees of a Mexican tropical rain forest. *Biotropica*
1048 45: 280–287.
- 1049 Siliprandi, N.C.; Nogueira, E.M.; Toledo, J.J.; Fearnside, P.M.; Nascimento, H.E.M.

- 1050 2016. Inter-site variation in allometry and wood density of *Goupia glabra* Aubl. in
1051 Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* 76: 268–276.
- 1052 Silva, W.R.; Villacorta, C.D.; Farias, H.L.S.; Carvalho, L.C. da S.; Barbosa, R.I. 2019a.
1053 Biometric data of arboreal individuals from ecotonal forests in eastern Maracá
1054 Island, northern Brazilian Amazonia. *Mendeley Data* 2.
- 1055 Silva, W.R.; Villacorta, C.D.A.; Perdiz, R.O.; Farias, H.L.S.; Oliveira, A.S.; Citó, A.C.;
1056 et al. 2019b. Floristic composition in ecotone forests in northern Brazilian
1057 Amazonia: preliminary data. *Biodiversity Data Journal*: e47025.
- 1058 Silva, W.R.; Villacorta, C.D.A.; Carvalho, L.C. da S.; Farias, H.L.S.; Perdiz, R. de O.;
1059 Barbosa, R.I. 2020. Tree species composition in ecotone forests of the eastern
1060 Maracá Island, Roraima, northern Brazilian Amazonia: preliminary data. *Sistema*
1061 *de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira - SiBBR. Occurrence dataset*
1062 1.13.
- 1063 Souza, D.B. 2014. *Efeitos do solo e nível do lençol freático sobre a variação da*
1064 *gravidade específica da madeira em mesoescala no norte da Amazônia*. Thesis,
1065 MSc. Programa de Pós- Graduação em Ciências de Florestas Tropicais-INPA,
1066 Manaus, Amazonas, Brazil., 47p.
- 1067 Sternadt, G.H. 2001. *Trabalhabilidade de 108 espécies de madeiras da região*
1068 *Amazônica*. Brasília, 106p.
- 1069 Swenson, N.G.; Enquist, B.J. 2007. Ecological and Evolutionary Determinant of a key
1070 plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across
1071 latitude and elevation. *American journal of botany (Am J Bot)* 94: 451–459.
- 1072 Trugilho, P.F.; Silva, D.A. da; Frazão, F.J.L.; Matos, J.L.M. de. 1990. Comparação de
1073 Métodos de determinação da densidade básica em madeira. *Acta Amazônica* 20:
1074 307–319.
- 1075 Vale, J.D. do; Romero, R.L. . *Coordenadas geográficas das 30 parcelas permanentes*
1076 *na Estação Ecológica de Maracá*.
1077 (<https://ppbiodata.inpa.gov.br/metacat/metacat/menger.192.1/default>). .
- 1078 Villacorta, C.D.A. 2017. *Condicionantes ambientais para a monodominância do gênero*

1079 *Peltogyne (Fabaceae) na Ilha de Maracá, Roraima, norte da Amazônia brasileira.*
1080 Thesis, MSc. PRONAT-UFRR, Boa Vista, Roraima, Brazil., 1–40p.

1081 Williamson, G.B.; Wiemann, M.C. 2010a. Age-Dependent Radial Increases in Wood
1082 Specific Gravity of Tropical Pioneers in Costa Rica. *Biotropica* 42: 590–597.

1083 Williamson, G.B.; Wiemann, M.C. 2010b. Measuring wood specific gravity... correctly.
1084 *American Journal of Botany* 97: 519–524.

1085 Xaud, H.A.M.; Martins, F. da S.R.V.; Dos Santos, J.R. 2013. Tropical forest
1086 degradation by mega-fires in the northern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and*
1087 *Management* 294: 97–106.

1088 Zanne, A.; Lopez-Gonzalez, G.; Coomes, D.; Ilic, J.; Jansen, S.; Lewis, S., *et al.* 2009.
1089 Global wood density database. *Dryad. Identifier:*
1090 <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>. Accessed in December 2019.

1091

1092

1093

1094

1095

1096

1097

1098

1099

1100

1101

1102

1103

1104

1105

1106
1107
1108
1109
1110
1111
1112
1113
1114
1115
1116
1117
1118
1119
1120
1121
1122
1123
1124
1125
1126
1127
1128
1129
1130
1131
1132
1133
1134
1135
1136
1137
1138

CAPÍTULO 3

**Wood density variability is driven by hydro-edaphic conditions in the northern
Brazilian Amazon forests**

1139

1140 **Wood density variability is driven by hydro-edaphic conditions in the northern**
1141 **Brazilian Amazon forests**

1142

1143

1144 Hugo Leonardo Sousa Farias¹, Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno^{1,4}, Williamar

1145 Rodrigues Silva¹, Valdinar Ferreira Melo², Lidiany Camila da Silva Carvalho³, Ricardo

1146 Oliveira Perdiz⁴, Arthur Camurça Citó⁵, Philip Martin Fearnside⁶, Reinaldo Imbrozio

1147 Barbosa^{5,(*)}

1148

1149 ¹ Universidade Federal de Roraima (UFRR), Programa de Pós-graduação em Recursos
1150 Naturais (PRONAT), Campus Paricarana, Boa Vista, Roraima, Brazil

1151

1152 ² Universidade Federal de Roraima (UFRR), Departamento de Solos e Engenharia
1153 Agrícola, Campus Cauamé, Boa Vista, Roraima, Brazil

1154

1155 ³ University of Exeter, Prince of Wales Road, Exeter, Devon, UK, EX4 4SB

1156

1157 ⁴ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Programa de Pós-graduação em
1158 Botânica (PPGBOT), Manaus, Amazonas, Brazil

1159

1160 ⁵ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Dinâmica
1161 Ambiental (CODAM), Núcleo de Pesquisas de Roraima (NPRR), Boa Vista, Roraima,
1162 Brazil

1163

1164 ⁶ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Dinâmica
1165 Ambiental (CODAM), Manaus, Amazonas, Brazil

1166

1167

1168 **(*) Corresponding Author:** Hugo Leonardo Sousa Farias - Email:

1169 hugosousafarias@hotmail.com

1170 **Abstract:** Wood density (WD) is a functional trait of tree species driven by hydro-
1171 edaphic conditions. Understanding WD variability as a function of environmental
1172 determinants improves our ability to estimate carbon stocks of tropical forests biomass
1173 through allometric models. However, the role of each environmental variable on WD is
1174 not entirely clear to the most forest ecosystems. In Amazonia, the largest world's
1175 tropical region, this problem is recurrent generating uncertainties in estimates related to
1176 regional carbon stocks. The aim of the study was to investigate the effects of hydro-
1177 edaphic conditions in the WD intra- and interspecific variability for tree assemblages in
1178 forests of the northern Brazilian Amazon. A single sample was extracted individually
1179 from 680 individuals (stem diameter ≥ 10 cm) dispersed among 129 permanent plots
1180 distributed along a hydro-edaphic gradient. General community-averaged WD was high
1181 in relation to other Amazonian areas (0.703 ± 0.133 g cm⁻³; range: 0.203 to 1.102 g cm⁻³)
1182 because 72% of species and 64% of individuals have high WD values (≥ 0.650 g cm⁻³).
1183 Altitude, clay and soil micronutrient content explained 23% of the spatial variation in
1184 WD. Partitioning WD variation into species-substitution (turnover) and intraspecific-
1185 variation components slightly increased the explanatory power to 26%. The analysis of
1186 interspecific variability showed that forests occurring in valleys seasonally flooded are
1187 characterized by tree assemblages with tolerant species to P-poor soils, where WD mean
1188 (0.742 g cm⁻³) *ca* 4% higher than those ones living on uplands unflooded and soils with
1189 lesser nutrient poverty (0.713 g cm⁻³). Our results represent an improvement in the
1190 estimates of biomass and carbon stocks in the northern Brazilian Amazon forests,
1191 suggesting a 1.4-16.3% bias in previous estimates.

1192 *Key words:* basic wood density, Maracá Island, environmental heterogeneity, seasonal
1193 forests, wood specific gravity.

1194

1195 **Resumo:** A densidade da madeira (DM) é uma característica funcional de espécies
1196 arbóreas impulsionada por condições hidro-edáficas. Compreender a variabilidade da
1197 DM como uma função dos determinantes ambientais melhora nossa capacidade de
1198 estimar os estoques de carbono da biomassa de florestas tropicais por meio de modelos
1199 alométricos. No entanto, o papel de cada variável ambiental na DM não é totalmente
1200 claro para a maioria dos ecossistemas florestais. Na Amazônia, maior região tropical do
1201 mundo, esse problema é recorrente, gerando incertezas nas estimativas relacionadas aos
1202 estoques regionais de carbono. O objetivo do estudo foi investigar os efeitos das
1203 condições hidro-edáficas na variabilidade intra e interespecífica da DM em assembleias
1204 de árvores em florestas do norte da Amazônia brasileira. Uma única amostra foi extraída
1205 individualmente de 680 indivíduos (diâmetro do caule ≥ 10 cm) dispersos em 129
1206 parcelas permanentes distribuídas ao longo de um gradiente hidro-edáfico. A DM média
1207 da comunidade geral foi alta em relação a outras áreas amazônicas ($0,703 \pm 0,133$ g cm⁻³
1208 ³; faixa: 0,203 a 1,102 g cm⁻³) porque 72% das espécies e 64% dos indivíduos têm
1209 valores elevados de DM ($\geq 0,650$ g cm⁻³). Altitude, argila e teor de micronutrientes do
1210 solo explicaram 23% da variação espacial na DM. A divisão da variação de DM em
1211 componentes de substituição de espécie (turnover) e variação intraespecífica aumentou
1212 ligeiramente o poder explicativo para 26%. A análise da variabilidade interespecífica
1213 mostrou que as florestas que ocorrem em vales sazonalmente inundados são
1214 caracterizadas por assembleias de árvores com espécies tolerantes a solos pobres em P,
1215 onde a DM média é ($0,742$ g cm⁻³) *ca* 4% maior do que aquelas que vivem em terras
1216 altas não inundadas em solos com menor pobreza de nutrientes ($0,713$ g cm⁻³). Nossos
1217 resultados representam uma melhoria nas estimativas de biomassa e estoques de
1218 carbono nas florestas da Amazônia setentrional brasileira, sugerindo um viés de 1,4-
1219 16,3% nas estimativas anteriores.

1220 **Palavras-chave:** densidade básica da madeira, Ilha do Maracá, heterogeneidade
1221 ambiental, florestas sazonais, densidade específica da madeira.

1222

1223

1224 **1. Introduction**

1225 The Amazon is the world's richest and largest continuous area of tropical forest
1226 and provides ecosystem services of extreme importance for the maintenance of
1227 hydrological regimes and biodiversity (Esquivel-Muelbert et al. 2019; Gloor 2019; ter
1228 Steege et al. 2019). The region also plays an important role in mitigating the harmful
1229 effects of global warming, preserving *ca* 40% of all carbon stored in the biomass of the
1230 world's tropical ecosystems (Baraloto et al. 2011; Malhi et al. 2006). However, despite
1231 advances in estimating carbon and biomass stocks in the Amazon forests, there are still
1232 uncertainties associated with calculations of biomass loss and accumulation in the
1233 different regional forest ecosystems (Ometto et al. 2014; Requena-Suarez et al. 2019;
1234 Tejada et al. 2019). This is due to the large environmental variability (e.g. soil type,
1235 climatic seasonality, flooding periodicity), which impacts functional traits of tree
1236 species in different levels (Quesada et al. 2012). Consequently, environmental
1237 heterogeneity generates structural and functional traits variations that introduce
1238 inaccuracies into general allometric models addressed to estimate carbon stocks based
1239 on forest biomass (Chave et al. 2014; Duncanson et al. 2017; Nogueira et al. 2015).

1240 Wood density (WD), also termed as specific gravity or basic wood density
1241 (Zobel and Jett 1995), is considered as one of the main variables used in allometric
1242 models for indirect calculations of tree biomass to estimate forest carbon stocks (Chave
1243 et al. 2005; Nogueira et al. 2008; Sullivan et al. 2017). While an accurate knowledge of
1244 WD variability is recognized as a functional attribute that significantly improves forest
1245 biomass prediction, it is also considered to be one of the main sources of error in the
1246 estimates (Baker et al. 2004; Chave et al. 2006; Fearnside 1997). In Amazon region, the
1247 main reason why WD is a source of error propagation in biomass estimates is related to
1248 the small number of studies associated with (i) difficulties in collecting a sufficiently

1249 large number of samples representing the main species (Fearnside 1997), (ii) obtaining
1250 samples that represent the inter- and intra-specific spatial variability between different
1251 forest types or macro ecosystems (Baker et al. 2004; Muller-Landau 2004), and (iii)
1252 standardization problems in both collecting methods and sampling analysis (Williamson
1253 and Wiemann 2010). These difficulties carry a part of the regional investigations to
1254 adopt average values derived from global databases that are freely available in
1255 international repositories. (eg Zanne et al. 2009).

1256 Biomass estimates carried out using the wood density values from global
1257 databases can be considered an advance. However, this practice can lead to divergences
1258 in estimates of Amazonian carbon stocks (Mitchard et al. 2014), because there is a
1259 general consensus that environmental variables are the main inductors affecting inter-
1260 and intra-specific patterns of wood density variability in tropical regions (Poorter et al.
1261 2019; Siliprandi et al. 2016; Slik et al. 2008). In Amazonia, some studies have shown
1262 that intraspecific variations can reflect phenotypic plasticity of the species (Parolin and
1263 Worbes 2000; Wittmann et al. 2006), or can be caused by edaphic factors which affect
1264 changes in structure and tree species composition (Muller-Landau 2004; Woodcock
1265 2000). In addition, flooding periodicity also can affect the wood density (Parolin and
1266 Ferreira 1998), probably due to the development of resistance to embolism in some tree
1267 species (Oliveira et al. 2019).

1268 Therefore, different hydro-edaphic restrictions act as a set of environmental
1269 filters, selecting individuals according to their phenotypic characteristics and shaping
1270 the structure and species composition of local tree communities; this, in turn, determine
1271 different wood densities at a regional scale (Baker et al. 2004; Cosme et al. 2017;
1272 Poorter et al. 2018).

1273 Considering this context, the aim of this study was to investigate community
1274 average wood density and its determinants in tree assemblages that occur in ecotone
1275 forests in the northern Brazilian Amazon. The specific questions for our investigation
1276 were: (i) what is the pattern of wood density spatial variability at the tree community
1277 level taking into account the hydro-edaphic characteristics in the study area?; (ii) do the
1278 inter- and intraspecific components of spatial variation in wood density respond to these
1279 same environmental conditions? The development of a regional database for the wood
1280 densities of tree species in northern Amazonian forests will provide a better way to
1281 calculate biomass and carbon stocks in a poorly studied region, where current estimates
1282 are based on databases derived from other ecological regions, such as the center and
1283 southern portion of the Amazon.

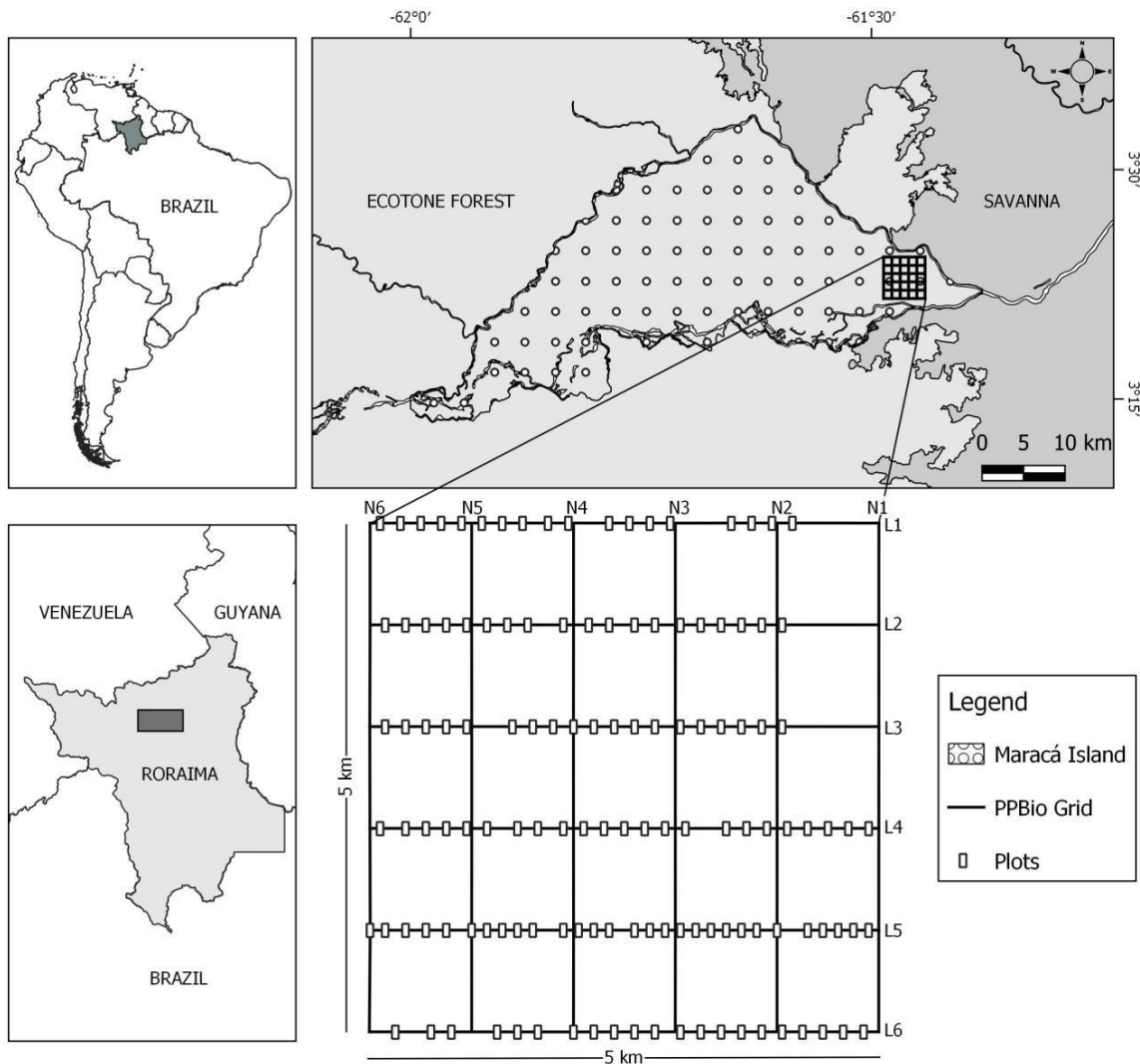
1284

1285 **2. Materials and methods**

1286 **2.1 Study area**

1287 The study was developed in the PPBio (Biodiversity Research Program)
1288 research grid installed in the eastern of the Maracá Ecological Station (PPBio 2006), a
1289 Brazilian protected area located in the northern portion of the state of Roraima (3°15' -
1290 3°35'N and 61°22' - 61°58'W), ~ 135 km from the capital Boa Vista (Fig. 1). The
1291 ecological station is formed by Maracá Island and other fluvial islets (hereafter
1292 ‘Maracá’); it is 60 km long and 15-25 km wide and has a total area of ~101,000 ha
1293 (Nascimento et al. 2007; Silva et al. 2019b). Maracá is located in an area of climatic
1294 transition between the Köppen-classification subtypes (Aw) and (Am), where rainfall
1295 and average annual temperature are 2086 mm and 26°C, respectively (Barbosa 1997;
1296 Couto-Santos et al. 2014). The rainy season (> 300 mm month⁻¹) occurs mainly between

1297 May and August, while the driest period is between December and March (< 100 mm
 1298 month⁻¹) (Carvalho et al. 2018).



1299
 1300 Figure 1 – Geographic location of the study area centered on the PPBio research grid in
 1301 the Maracá Ecological Station, in the northern Brazilian Amazon.

1302

1303 The eastern portion of Maracá is an ecotone zone characterized by a savanna-
 1304 forest contact zone where the forest types are determined by different hydro-edaphic
 1305 conditions (Carvalho et al. 2018; Nascimento et al. 2017). The forest mosaic as a whole
 1306 is an accurate representation of the large ecotone forest area in the northern portion of
 1307 Amazonia (Barbosa et al. 2019b). The forest types occurring on the east of Maracá are

1308 defined by the Brazilian Vegetation Classification System as ombrophilous and
1309 seasonal forests (Brazil-IBGE 2012). These forest formations occur on a variety of
1310 different reliefs and soils ranging from Gleysols (hydromorphic; seasonally flooded) to
1311 Ultisols (yellow and red-yellow; no flooding) (Nortcliff and Robison 1998).

1312

1313 **2.2 Sampling design**

1314 Between December 2015 and January 2016, 129 permanent plots (50 m × 10 m;
1315 6.45 ha in total) were installed along the six east-west trails of the PPBio grid (Fig. 1).
1316 The distance between individual plots was 150 m, and was measured using PPBio
1317 distance stakes established every 50 m along the trails crossing the PPBio grid; all
1318 stakes are georeferenced in UTM and with altitude data (meters above sea level: m
1319 a.s.l.) (Vale and Romero 2015). Aquatic environments (marshes) and savannas were
1320 excluded from sampling because they are not forest ecosystems.

1321 All trees with a stem diameter ≥ 10 cm in each plot were inventoried and marked
1322 with numbered aluminium tags. POM (point of measure) height was adopted as a
1323 reference for measuring stem diameter. Most of diameters were measured at 1.30 m
1324 above the ground, except when the tree individual had buttress roots, or other problems
1325 (e.g. bifurcated trees), being necessary to reconfigure the POM to 0.5 m above the
1326 physical impediment, according to the tree-measurement protocol adopted by the study
1327 (Castilho et al. 2014). A diameter tape (model 283D/5m) was used to measure stem
1328 diameters. Permanent plots have been censused annually since 2015, and all biometric
1329 measures are available through the Mendeley Data repository (Silva et al. 2019a) and
1330 ForestPlots platform (<https://www.forestplots.net/>) under the codes ETA, ETB, ETC,
1331 ETD, ETE and ETF.

1332 All individuals were morphotyped, and botanical material was collected to
1333 enable the taxonomic identification of all trees to the lowest possible taxonomic level.
1334 Specimens were prepared and deposited in the INPA, MIRR and UFRR Herbariums
1335 (acronyms of the herbariums follow Theirs (2020 [continuously updated])). Scientific
1336 names were verified and corrected through the Brazilian flora species list (Brazil Flora
1337 Group 2015). Family-level designs followed APG-IV (2016). The species list for each
1338 plot (Silva *et al.*,(2019b) can be freely accessed at the Global Biodiversity Information
1339 Facility (Silva et al. 2020).

1340

1341 **2.3 Wood Density**

1342 Fieldwork was carried out in all 129 plots in two stages: January 2018 (269
1343 samples in the 3rd tree census) and January 2019 (411 samples in the 4th tree census).
1344 Both were carried out during the dry season in order to maintain the same weather-
1345 pattern data collection. The collection of 680 samples (110 species, 85 genera, 39
1346 families; except palms) was determined randomly considering 25% of the individual
1347 trees in each plot, regardless of the diameter class or species. A single sample was
1348 removed per stem (at ~1.30 m above the ground) using an increment borer (Haglof
1349 Borer Auger), 400 mm in length and 5.15 mm in diameter. Collected samples were
1350 packed in plastic bags and kept in a cooler with ice to avoid dehydration. All samples
1351 were sent to the laboratory and separated into two segments: (i) core wood (material
1352 corresponding to heartwood + sapwood) and (ii) bark (internal + external = material
1353 corresponding to the space between the rhytidome and the cambium). The wood
1354 densities of the two segments were measured separately to obtain individual results and
1355 normalize the wood density values for each sampled tree. We applied a weighted
1356 average between bark and core wood considering the length (cm) of each segment. We

1357 followed this methodological step because the bark is generally an omitted component
1358 in wood-density studies (Williamson and Wiemann 2010). However, the bark is an
1359 important component in Amazon forest trees (Brando et al. 2011; Hadlich et al. 2018;
1360 Staver et al. 2020), and it should not be neglected in studies of wood density (Barbosa
1361 and Fearnside 2004; Nogueira et al. 2007). The weighted average of the wood densities
1362 of the two components (bark and core wood) is a more-suitable value for use in biomass
1363 and carbon estimates.

1364 To calculate wood density (bark and core wood), the ratio of oven-dried mass
1365 (g) divided by the saturated (green) volume (g cm^{-3}) was used (Trugilho et al. 1990;
1366 Fearnside, 1997; Williamson and Wiemann, 2010). Saturated volume of each sampled
1367 segment was estimated using a graduated cylinder with distilled water on a precision
1368 scale (0.001 g). Each sampled segment was immersed in water, where its weight was
1369 measured by the displaced volume, considering the water density equal to 1 g cm^{-3} ,
1370 following the methodology indicated by Williamson and Wiemann (2010). All sampled
1371 segments were dried in an oven ($103\pm 2^\circ\text{C}$) until constant weight was reached. As
1372 suggested by Barbosa *et al.* (2017), we associated all wood density values using the
1373 categories adopted by the Brazilian Institute of the Environment and Renewable Natural
1374 Resources (IBAMA) (Sternadt 2001): very-soft wood species ($< 0.350 \text{ g cm}^{-3}$), soft
1375 ($0.351\text{--}0.500 \text{ g cm}^{-3}$), medium-soft ($0.501\text{--}0.650 \text{ g cm}^{-3}$), medium-hard ($0.651\text{--}0.800 \text{ g}$
1376 cm^{-3}), hard ($0.801\text{--}0.950 \text{ g cm}^{-3}$) and very-hard ($> 0.951 \text{ g cm}^{-3}$). This categorical
1377 distribution is useful for understanding the locality's tendency to present species and/or
1378 individuals with higher ($> 0.650 \text{ g cm}^{-3}$) or lesser ($< 0.651 \text{ g cm}^{-3}$) wood density. The
1379 dataset obtained in the current study can be freely assessed in international repositories
1380 (Farias et al. 2019; Farias et al. 2020).

1381

1382 **2.4 Environmental variables**

1383 Soil samples for each plot were obtained by collection of two superficial
1384 subsamples (0-20 cm deep). The two sub-samples were homogenized (~500 g), air-
1385 dried and sieved (2 mm mesh). Values of edaphic variables were determined: clay
1386 content (%), organic matter content (mg kg^{-1}), phosphorus content (mg kg^{-1}), sum of
1387 exchangeable bases ($\text{K} + \text{Ca} + \text{Mg c}_{\text{mol kg}^{-1}}$), sum of micronutrients (Fe, Zn, Mn, Cu and
1388 B; mg kg^{-1}), and pH (H_2O). Analyses were carried out following the analytical methods
1389 in the Brazilian Agricultural Research Corporation soil chemistry analysis manual
1390 (Embrapa 2011). A dataset for chemical and physical soil analyses is freely accessible
1391 via Mendeley Data (Barbosa *et al.*, (2019a). Altitude (m a.s.l.: used here as a proxy for
1392 drainage) and planimetric coordinates (UTM) were obtained from the PPBio data
1393 repository (Vale and Romero 2015). Plots situated at ≤ 65 m a.s.l. were considered
1394 poorly drained (seasonally flooded) while those at > 65 m a.s.l. were considered to be
1395 free of flooding, following the criteria adopted by Villacorta (2017) for the eastern
1396 portion of Maracá.

1397

1398 **2.5 Statistical analysis**

1399 Regression models were adopted to investigate the relationship between the
1400 composition of the tree community in terms of wood density and considered
1401 environmental variables. Community composition was quantified using the specific
1402 average of each plot, here defined as the arithmetic mean of wood density (weighted
1403 between bark and core wood) using as reference the values (measured and estimated) of
1404 all arboreal individuals present in each plot. To obtain the specific average of each plot,
1405 we take the values of each sampled species (25% of the individuals) and replicate it for
1406 the other individuals of the same species present in the plot. The wood density of the

1407 species not sampled in the plots was resolved using the values obtained for the same
1408 species in the dominant forest type (ombrophilous, semideciduous and seasonal). When
1409 not available, we adopt the genus or family average - first within the plot and then by
1410 the dominant forest type.

1411 The specific average of each plot represents the functional composition of the
1412 community at the individual level. Therefore, differences in this mean between
1413 communities mix the effect of differences in species composition with the effect of
1414 intraspecific variation (e.g. due to phenotypic plasticity or local adaptation). To separate
1415 these sources of variation, we calculate the fixed average per plot, defined with the
1416 average of the wood density averages of the species occurring in one plot, weighted by
1417 the relative abundances of the species. The fixed average can only vary between plots if
1418 the species composition changes. Therefore, the difference between the specific average
1419 and the fixed average represents the intraspecific variation. (Lepš et al. 2011).

1420 The proportion of total variation represented independently by the two
1421 community composition components (inter- and intra-specific variation), as well as
1422 covariation between them, was estimated using an ANOVA of the median densities
1423 recorded for wood (Lepš et al. 2011). Each of the two components was used separately
1424 as a dependent variable in a multiple-regression model, with environmental variables as
1425 predictors: (i) altitude (m a.s.l.); (ii) phosphorus content (mg kg^{-1}), (iii) sum of bases (K
1426 + Ca + Mg; cmol kg^{-1}), (iv) sum of micronutrients (Fe, Zn, Mn, Cu and B; mg kg^{-1}), (v)
1427 soil clay percentage (%); (vi) soil organic matter content (mg kg^{-1}); and (vii) pH. To
1428 visualize statistically significant effects, we used conditional graphs that showed
1429 dependent variable variation in relation to the prime predictor variable, using partial
1430 residuals (Breheny and Burchett 2017). All analyses were performed using the R 3.6.3

1431 computational platform (R Core Team 2020) taking into account values specified in
 1432 Supplementary Table S1.

1433 3. Results

1434 3.1 Data description

1435 The wood density weighted average (\pm SD) for the tree assemblage in the
 1436 ecotone forest in the eastern portion of Maracá was $0.703 \pm 0.133 \text{ g cm}^{-3}$ (range: 0.203
 1437 to 1.102 g cm^{-3}) (Table 1; Supplementary Table S2). The distribution of the wood
 1438 density values of most of the individuals randomly sampled in the fieldwork (69%) was
 1439 observed for categories $> 0.650 \text{ g cm}^{-3}$ (medium-hard = 315, hard = 134, very-hard =
 1440 19) (Fig. 2a), with a direct relation to the distribution of the total number of individuals
 1441 (72%) and species (64%) present in all sampled plots (Fig. 2b).

1442

1443 Table 1. Wood-density values distributed among the Brazilian Institute of the
 1444 Environment and Renewable Natural Resources (IBAMA) categories: very-soft wood
 1445 species ($< 0.350 \text{ g cm}^{-3}$), soft ($0.351\text{--}0.500 \text{ g cm}^{-3}$), medium-soft ($0.501\text{--}0.650 \text{ g cm}^{-3}$),
 1446 medium-hard ($0.651\text{--}0.800 \text{ g cm}^{-3}$), hard ($0.801\text{--}0.950 \text{ g cm}^{-3}$) and very-hard (> 0.951
 1447 g cm^{-3}). Field samples = number of individuals sampled in each category; Total trees =
 1448 total trees present in the forest survey (except palms and indeterminate individuals);
 1449 Bark thickness; Bark WD = bark density; Core WD = sapwood + heartwood density,
 1450 WD = weighted average between Bark WD and Core WD

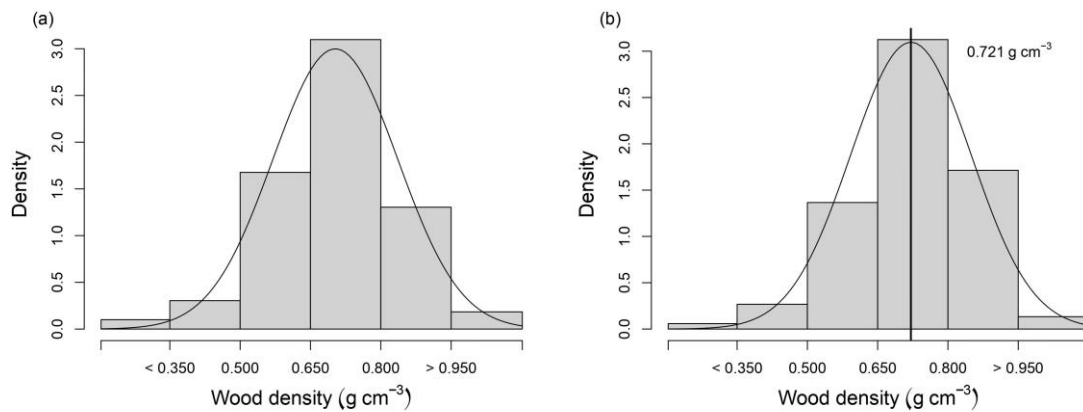
1451

WD Class	Sample (n)	Total trees in the plots	Bark thickness (mm)	Bark WD (g cm^{-3})	Core wood WD (g cm^{-3})	Weighted average WD (g cm^{-3})
< 0.350	10	23	10.1 \pm 4.9	0.371 \pm 0.080	0.295 \pm 0.038	0.296 \pm 0.037
0.351-0.500	31	107	7.9 \pm 3.9	0.529 \pm 0.174	0.431 \pm 0.034	0.432 \pm 0.034
0.501-0.650	171	619	5.8 \pm 3.5	0.552 \pm 0.194	0.595 \pm 0.038	0.595 \pm 0.038
0.651-0.800	315	1162	5.5 \pm 3.1	0.620 \pm 0.184	0.717 \pm 0.040	0.717 \pm 0.040
0.801-0.950	134	699	4.5 \pm 2.4	0.719 \pm 0.208	0.865 \pm 0.046	0.865 \pm 0.045
> 0.951	19	54	5.3 \pm 1.9	0.675 \pm 0.179	0.985 \pm 0.033	0.983 \pm 0.033
Total (mean \pm SD)	680	2664	5.6 \pm 3.3	0.616 \pm 0.201	0.704 \pm 0.134	0.703 \pm 0.133

1452

1453

1454



1455

1456 Figure 2 – Distribution of wood density for (A) samples (n = 680) and (B) total
 1457 individuals (n = 2768) observed in ecotone forests on the eastern of Maracá Island.

1458

1459 The species with the lowest wood density were *Schefflera morototoni*
 1460 (Araliaceae; $0.324 \pm 0.012 \text{ g cm}^{-3}$) and *Apeiba tibourbou* (Malvaceae; $0.346 \pm 0.111 \text{ g}$
 1461 cm^{-3}) (Supplementary Table S2), both generally associated with well-drained plots (>
 1462 65 m a.s.l.). *Peltogyne paniculata* (Leguminosae; $0.921 \pm 0.032 \text{ g cm}^{-3}$) and *Peltogyne*
 1463 *gracilipes* (Leguminosae; $0.902 \pm 0.089 \text{ g cm}^{-3}$) were the species with the highest wood
 1464 density, and they almost always occurred in plots located in seasonally flooded
 1465 environments ($\leq 65 \text{ m a.s.l.}$).

1466

1467 3.2 Wood density versus environmental variables

1468 Altitude (a proxy for drainage), clay content and sum of micronutrients in the
 1469 soil explained 23% of variation in specific mean wood density (Table 2). Regression
 1470 models indicate negative relationships with altitude (Fig. 3a) and soil clay content (Fig.
 1471 3b), and positive relationship with the sum of micronutrients (Fig. 3c). Mean wood
 1472 density in seasonally flooded plots ($\leq 65 \text{ m a.s.l.}$; n = 32; 0.742 g cm^{-3}) was higher ($t_{0.05}$
 1473 = 2.018; p = 0.0137) than that for plots in flooding-free areas (> 65 m a.s.l.; n = 97;
 1474 0.713 g cm^{-3}).

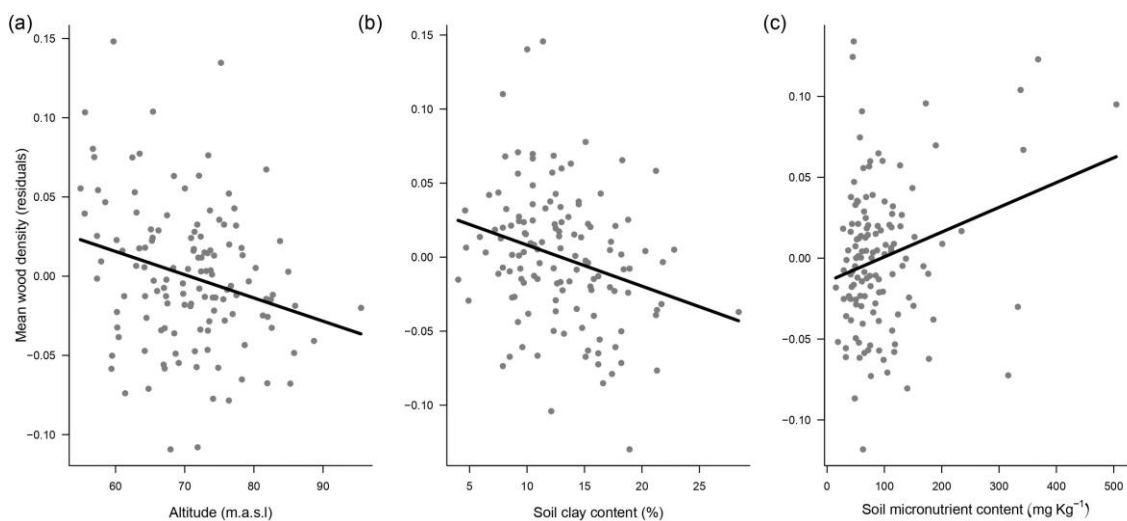
1475

1476 Table 2 – Regression models relating the variation in wood density to drainage
 1477 (altitude), and physical and soil chemical properties in ecotone forests in northern
 1478 Amazonia (n = 129). SOM = soil organic matter.
 1479

Response	R^2	Predictor	Coefficient	t	P
Mean wood density	0.23	Intercept	0.8535	-	-
		Altitude	-0.0015	-2.533	0.013**
		Clay content	-0.0028	-2.382	0.019**
		pH	-0.0036	-0.189	0.850
		SOM	0.0012	1.282	0.202
		P content	-0.0061	-1.612	0.109
		Sum of bases	-0.0251	-1.502	0.136
		Soil micronutrients	0.0001	2.110	0.037*
Mean wood density due to species turnover	0.26	Intercept	0.7856	-	-
		Altitude	-0.0015	-2.816	0.006**
		Clay content	-0.0023	-2.179	0.031*
		pH	0.0139	0.805	0.422
		SOM	0.0008	0.989	0.325
		P content	-0.0029	-0.827	0.410
		Sum of bases	-0.0204	-1.323	0.188
		Soil micronutrientst	0.0002	2.685	0.008**
Mean wood density due to intraspecific variation	0.14	Intercept	0.0679	-	-
		Altitude	-0.0000	-0.142	0.887
		Clay content	-0.0004	-1.018	0.310
		pH	-0.0104	-1.470	0.144
		SOM	0.0003	0.999	0.320
		P content	-0.0032	-2.278	0.024*
		Sum of bases	-0.0048	-0.767	0.445
		Soil micronutrients	0.0000	0.952	0.343

1480
 1481 ***: $p < 0.001$; **: $p < 0.01$; *: $p < 0.05$

1482
 1483

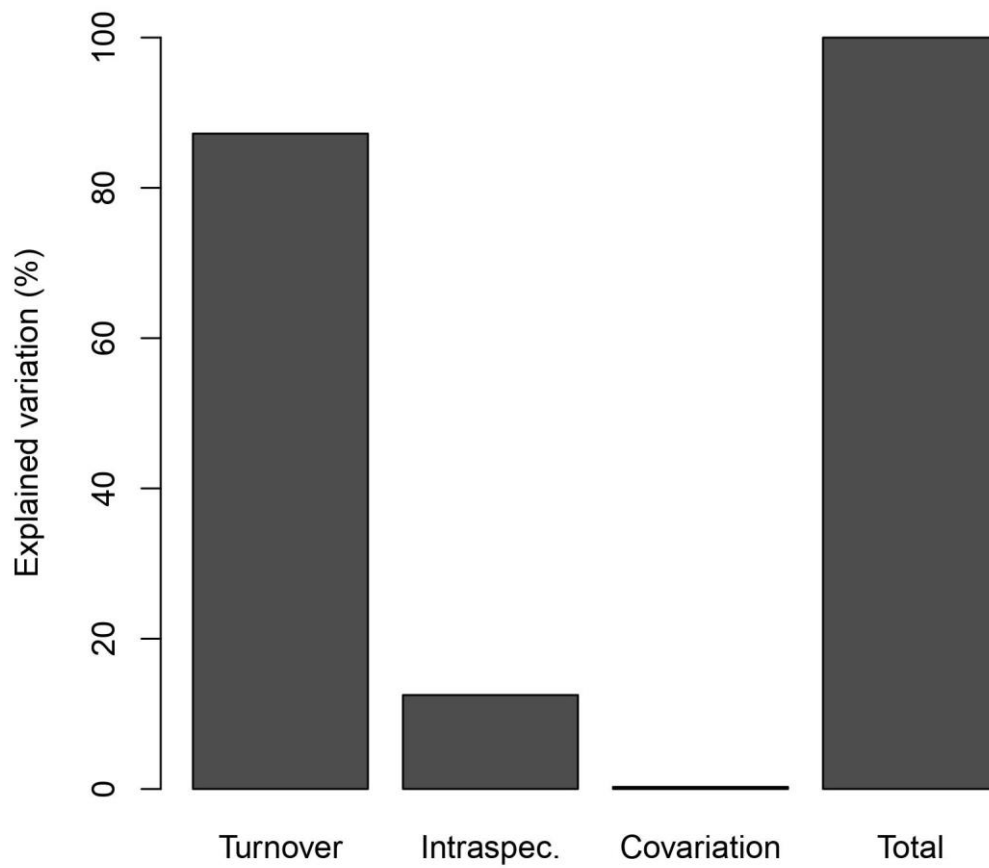


1484
 1485 Figure 3 – Mean wood density (n = 129 plots) versus (a) altitude, (b) clay content and
 1486 (c) soil micronutrients in ecotone forests on the east of the Maracá Island.

1487

1488 **3.2 Environmental conditions affecting intra- and inter-specific variability in wood**
1489 **density**

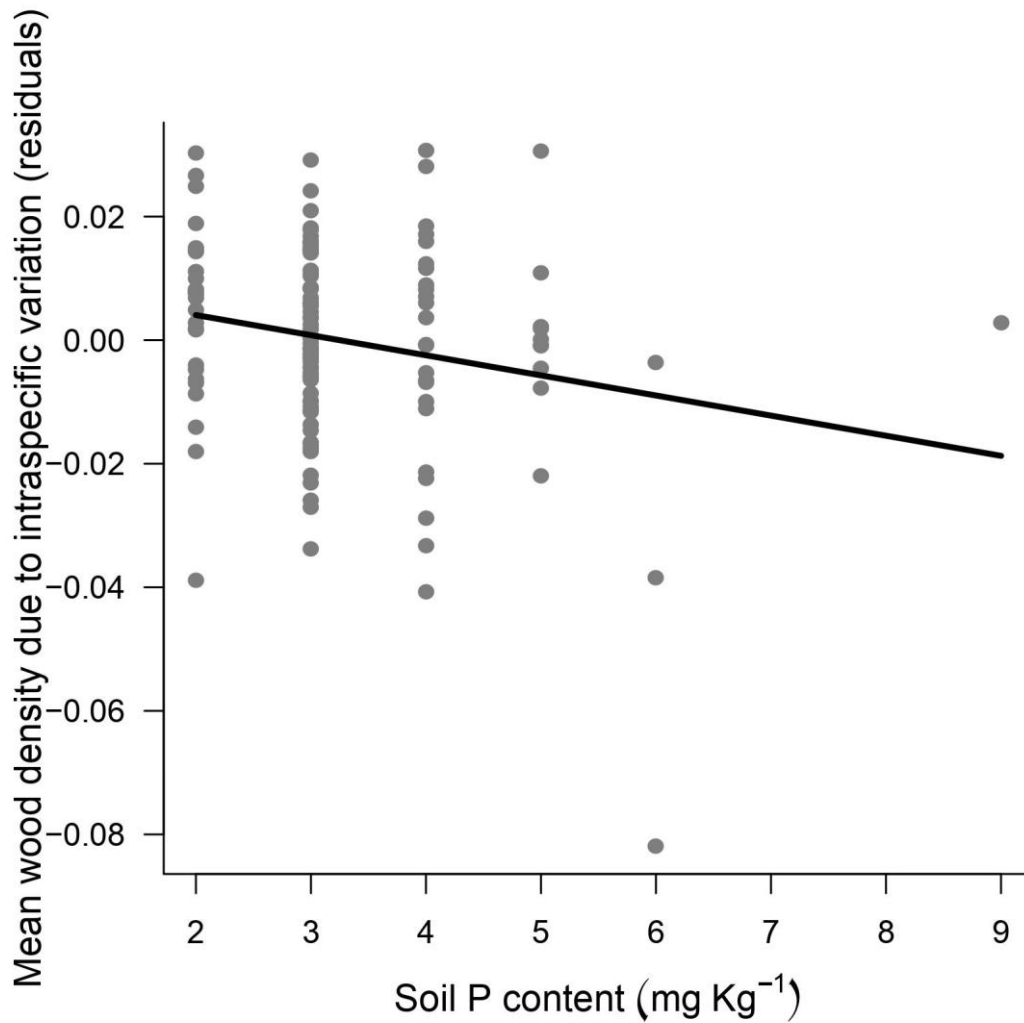
1490 Reduction of variation in wood density into components that explain the species-
1491 substitution (turnover) and intraspecific variation revealed that substitution explained
1492 most of the total variation (87%), with ~13% of the variation attributed to intraspecific
1493 variation for the wood densities sampled (Fig. 4). Species-substitution and intraspecific-
1494 variation components responded similarly to those patterns previously observed for
1495 hydro-edaphic and topographic conditions (Table 2). Thus, altitude, clay content and
1496 sum of micronutrients were slightly better predictors in the case of species substitution
1497 and explained 26% of the variation in wood density. Phosphorus content (Fig. 5)
1498 reached an explanatory level of 14% of the intraspecific variation in wood density, so
1499 that individuals occurring in more phosphorus-rich soils tended to have higher wood
1500 density.



1501

1502 Figure 4 - Decomposition of the variation of wood density into components of species
1503 substitution and intraspecific variation in the eastern portion of Maracá.

1504



1505

1506 Figure 5 – Intra-specific variation in wood density versus soil phosphorus content in
 1507 ecotone forests in the eastern portion of Maracá.

1508

1509 **4. Discussion**

1510 **4.1 Wood density versus environmental variables**

1511 Our study relating environmental conditions and spatial variation in wood
 1512 density is the first to deal with tree species assemblages that occur in ecotone forests in
 1513 the northern Brazilian Amazon. Our results indicates that average wood density of tree
 1514 communities occurring in seasonally flooded areas (low altitude) with low clay content
 1515 (sandy soils) and high sum of micronutrients (especially those related to flooding
 1516 periodicity), tend to be higher than those tree communities in flooding free habitats. Our

1517 investigation also revealed that environmental characteristics explain differences
1518 between intra- and inter-species values, as previously observed in other regions of the
1519 Amazon (Baker et al. 2004; Chave et al. 2006; Muller-Landau 2004; Poorter et al.
1520 2019). However, we also separated community-based spatial variation in wood density
1521 into categories of species substitution and intraspecific variation, revealing their
1522 divergent responses to environmental variation. This suggests the presence of
1523 overlooked patterns in tree adaptive response to hydro-edaphic variation. This
1524 integrated analytical approach helps improve understanding of how variation in wood
1525 density occurs spatially, reducing the degree of uncertainty in an especially important
1526 variable for calculating carbon and biomass stocks in Amazonian forest ecosystems
1527 (Chave et al. 2004).

1528 In general, the values we determined for each species (range: 0.198 to 1.102 g
1529 cm⁻³) lay within the ranges of values cited in databases for tropical-forest species
1530 (Chave et al. 2006; Zanne et al. 2009). However, our community-averaged mean wood
1531 density (0.719 cm⁻³) is 12% higher when compared with the general average value
1532 presented by Nogueira *et al.* (2007) for forests in Brazil's 'arc of deforestation' (0.642
1533 cm⁻³), or 7.3% (0.67 g cm⁻³) to 23,.9% (0.58 g cm⁻³) using results obtained for Baker et
1534 al. (2004) in different Amazonian regions. These differences indicate a relation to the
1535 intrinsic characteristics of the studied ecotone forests, especially the higher hydro-
1536 edaphic restrictions that characterize some lowlands areas on the eastern portion of
1537 Maracá. Most of these areas are seasonally flooded (low altitude) where poor sandy
1538 soils (< clay content) predominate that are associated with large sums of Fe, Zn, Mn and
1539 Cu. Limitation of forest productivity from toxicity caused by either deficiency or
1540 excessively high concentrations of micronutrients is not common in tropical soils
1541 (Binkley and Fisher 2019). However, higher availability of micronutrients associated

1542 with waterlogged tropical soils can reach toxic levels for some plants, conferring more
1543 restricted aspects to the habitat (Davies 1997). In addition, areas in the eastern portion
1544 of Maracá with higher environmental restrictions are generally populated by *Peltogyne*
1545 *gracilipes* (Nascimento et al. 2017; Villacorta 2017), a monodominant species
1546 characterized by high wood density (0.901 g cm^{-3}).

1547 The relationship between wood density and more/less restricted environmental
1548 characteristics has already been commented on for other regions of the Amazon (Baker
1549 et al. 2004; Parolin and Ferreira 1998; Parolin and Worbes 2000; Wittmann et al. 2006).
1550 This relationship also holds in the case of Maracá, since the species with highest
1551 abundance in the locality (*P. gracilipes*, *Ecclinusa guianensis* and *Lecythis corrugata*;
1552 Silva et al., 2019b) have high wood-density values and occur preferably in ecotone-
1553 forest areas with strong environmental restrictions. Similar results also were reported by
1554 Souza (2014) in Viruá National Park, an ecotone zone formed by contact between
1555 seasonally flooded oligotrophic ecosystems and open forests with poor soils, where a set
1556 of sampled trees had a higher mean wood density (0.700 g cm^{-3}) when compared with
1557 other Amazonian regions. Our findings imply that in ecotone forest areas with higher
1558 environmental restrictions, a group of a few species with both higher wood density and
1559 higher abundance can lead to a higher community-averaged wood density considering
1560 the entire tree assemblage.

1561

1562 **4.2 Environmental conditions affecting intra- and inter-specific variability in wood** 1563 **density**

1564 Our results showed that in trees occurring in ecotone forests in the eastern
1565 portion of Maracá, environmental variables such as altitude, clay content and soil

1566 micronutrients determined most of the variation in wood density, with ~13% of the
1567 explained variation attributed to intraspecific variation in wood density.

1568 The negative relationship between the altitudinal gradient and wood density
1569 differs from results in the central Amazon region reported by Cosme *et al.* (2017) and
1570 Toledo *et al.* (2017). These authors found that altitude controls the availability of water
1571 in the soil, and in response to water stress, plants develop physiological adaptations
1572 (e.g., smaller average stem diameter, smaller average stem area and less sapwood area),
1573 resulting in high-density wood for improved hydraulic tolerance at higher altitudes
1574 (Jucker *et al.* 2018; Oliveira *et al.* 2019). However, in our study area, the physical and
1575 soil chemical properties is acting in the opposite way. We found species with the
1576 highest wood density values in lowland areas with strong hydro-edaphic restrictions
1577 (e.g. poorly drained soils, with temporal anoxia), indicating that habitat heterogeneity is
1578 selecting species with phenotypic traits adapted to local environmental conditions
1579 (Baraloto *et al.* 2011; Castilho *et al.* 2006; Muller-Landau 2004; Swenson and Enquist
1580 2007). In Maracá those species adapted to seasonally flooded areas tend to tolerate
1581 stressful edaphic conditions.

1582 Most of the between-plot variation was due to changes in species composition,
1583 where plots located on seasonally flooded areas (0.740 g cm^{-3}) have mean wood density
1584 *ca.* 4% higher than those in flooding free areas (0.712 g cm^{-3}). However, when we
1585 isolated only intraspecific variation, wood density appears to depend on soil phosphorus
1586 levels. Condit *et al.* (2013) indicated that phosphorus availability in soils, which is a
1587 limiting resource in Amazonian forests, is primarily responsible for the distribution of
1588 species on environmental gradients. Species that have a wide distribution along the
1589 phosphorus gradient may have genetically specialized populations in P-poor habitats as
1590 part of an evolutionary strategy to improve the plant's hydraulic architecture and

1591 increase stem longevity (Oliveira et al. 2019). In the other hand, Zalamea *et al.* (2016)
1592 suggested that phosphorus-dependent growth rates provide an additional explanation for
1593 the distribution of tree pioneer species with high phosphorus demand, which, naturally,
1594 are species with lower wood density. The results in Maracá can be considered divergent
1595 because the tree assemblage that occupies the most restricted hydro-edaphic habitats
1596 (e.g. flooding free areas) is not characterized by a set of pioneer species with low wood
1597 density, instead, it is related to an evolutionary strategy where the main species of the
1598 habitat (e.g. *P. gracilipes*) have higher wood density and support poor soils
1599 characterized by low levels of phosphorus.

1600 Finally, our study promotes advances in the understanding of factors
1601 determining the wood density variability in ecotone forests of the northern Brazilian
1602 Amazon, allowing us to improve estimates of biomass and carbon stocks in this poorly
1603 studied region. For example, we recalculate the aboveground live biomass estimated by
1604 Nascimento *et al.* (2014) in Maracá using our wood-density dataset instead of the data
1605 used by the authors extracted from global repositories (Zanne et al. 2009) and from
1606 studies in different parts of Amazonia (Chave et al. 2006; Fearnside 1997; Nogueira et
1607 al. 2005; Nogueira et al. 2007). We calculated that the aboveground live biomass
1608 presented by the authors were underestimated by 1.4% to 16.3% (Supplementary Table
1609 S3). Therefore, this local example shows us that, despite the recent advances related to
1610 obtaining data on wood density, it is still necessary to improve our understanding of
1611 wood density in the forests of the northern Brazilian Amazon. This advance is needed to
1612 improve the current regional-global estimates of carbon and biomass stocks in the
1613 Amazon because, in general, wood-density data are derived from databases generated in
1614 the eastern, western or central Amazon or in other tropical regions of the world.

1615

1616 **5. Conclusion**

1617 We conclude that the wood density variation between tree communities in
1618 sampled ecotone forests is driven by hydro-edaphic conditions in the eastern portion of
1619 Maracá Island. Overall, our results indicate that most of the between-plot variation in
1620 wood density was due to changes in species composition. Analysis of interspecific
1621 variability indicates that forests that occur in environments with higher hydro-edaphic
1622 restrictions (e.g., seasonally flooded soils) contain species with higher wood density
1623 than those environments with lesser restrictions. Our study advances the understanding
1624 of factors determining the variability of the tree wood density in regional ecotone
1625 forests, allowing improvement of estimates of the biomass and carbon stocks in the
1626 forests of the northern Brazilian Amazon.

1627

1628 **Acknowledgments**

1629 Financial support was provided by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e
1630 Tecnológico (Grant CNPq n. 403591/2016-3; project “Tree growth and mortality in
1631 Roraima ecotone forests: effects of environmental conditions and climate variability”).
1632 The Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) provided
1633 a postdoctoral fellowship for P. A. C. L. Pequeno. PELD Roraima
1634 (CNPq/CAPES/FAPs/BC-Fundo Newton; Proc. n. 441575/2016-1) provided PhD
1635 fellowships for H.L.S. Farias and W.R. Silva. CNPq also provided a fellowship for R.I.
1636 Barbosa (CNPq 304204/2015-3). The Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos
1637 Serviços Ambientais da Amazônia (INCT-ServAmb), and the Biodiversity Research
1638 Program (PPBio), both of the Ministry of Science, Technology, Innovation and
1639 Communication (MCTIC) of Brazil, provided technical support for the research.

1640 Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) authorized the
1641 work in the Maracá Ecological Station (SISBIO n. 52017).

1642

Supplementary Material

1643

1644

Wood density in ecotone forests of the northern Brazilian Amazon: divergences between inter- and intra-specific spatial patterns

1648

1649 Hugo Leonardo Sousa Farias^{1(*)}, Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno^{1,4}, Williamar
1650 Rodrigues Silva¹, Valdinar Ferreira Melo², Lidiany Camila da Silva Carvalho³, Arthur
1651 Camurça Citó⁴, Philip Martin Fearnside⁵, Reinaldo Imbrozio Barbosa⁴.

1652

1653 ¹ Universidade Federal de Roraima (UFRR), Programa de Pós-graduação em Recursos
1654 Naturais (PRONAT), Campus Paricarana, Boa Vista, Roraima, Brazil

1655

1656 ² Universidade Federal de Roraima (UFRR), Departamento de Solos e Engenharia
1657 Agrícola, Campus Cauamé, Boa Vista, Roraima, Brazil

1658

1659 ³ University of Exeter, Prince of Wales Road, Exeter, Devon, UK, EX4 4SB

1660

1661 ⁴ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Dinâmica
1662 Ambiental (CODAM), Núcleo de Pesquisas de Roraima (NPRR), Boa Vista, Roraima,
1663 Brazil

1664

1665 ⁵ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Dinâmica
1666 Ambiental (CODAM), Manaus, Amazonas, Brazil

1667

1668

1669 (*) **Corresponding Author:** Hugo Leonardo Sousa Farias - Email:
1670 hugosousafarias@hotmail.com

1671 **Supplementary Table S1** - Database used in the analysis of intra- and inter-specific variations in wood density in ecotone forests of the eastern
 1672 of Maracá Island, State of Roraima, northern Brazilian Amazon. Soil data (Barbosa *et al.* 2019b) and altitude (Vale *et al.* 2012) are freely
 1673 available. Plot code = specific plot code related to permanent plots located on the eastern of Maracá Island - detailed information can be obtained
 1674 on the ForestPlots platform (<https://www.forestplots.net/>) under the codes ETA, ETB, ETC, ETD, ETE and ETF. **WD** = weighted average of
 1675 wood density (sensu Farias *et al.* 2020), **SOM** = soil organic matter, **base sum** = sum of exchangeable bases (K + Ca + Mg cmol kg⁻¹) and **soil**
 1676 **micronutrient sum** = sum of micronutrients (Fe, Zn, Mn, Cu and B; mg kg⁻¹).
 1677

Plot code	sampled trees (n)	total trees in the plot (except palm)	WD (g cm ⁻³)	altitude (m a.s.l.)	clay content (%)	pH	SOM (mg kg ⁻¹)	P content (mg kg ⁻¹)	base sum (cmol kg ⁻¹)	soil micronutrient sum (mg kg ⁻¹)
L1-0800-0850	6	21	0.690	67.48	13.10	4.70	7.00	5.00	0.47	50.70
L1-1000-1050	5	13	0.661	61.40	7.90	5.40	7.00	4.00	1.08	139.77
L1-1200-1250	6	24	0.662	67.08	16.20	5.10	16.00	3.00	0.79	98.70
L1-1400-1450	6	20	0.702	76.90	15.60	4.40	7.00	2.00	0.37	37.83
L1-2000-2050	5	20	0.746	67.43	12.90	4.70	21.00	5.00	0.89	64.13
L1-2200-2250	4	22	0.826	55.56	21.20	4.80	23.00	3.00	0.81	367.73
L1-2400-2450	5	20	0.810	56.91	12.20	5.20	14.00	4.00	0.49	189.81
L1-2600-2650	3	13	0.721	59.49	17.40	5.2	18.00	2.00	0.66	332.68
L1-3000-3050	9	33	0.727	67.36	15.80	4.60	21.00	3.00	0.83	137.31

L1-3200-3250	5	20	0.728	57.31	7.90	5.20	9.00	4.00	0.70	97.36
L1-3450-3500	9	34	0.845	54.92	22.80	4.70	39.00	3.00	0.75	504.26
L1-3650-3700	4	19	0.800	56.72	10.50	4.90	7.00	2.00	0.56	73.30
L1-3850-3900	4	19	0.733	70.90	20.30	5.00	21.00	3.00	0.98	113.71
L1-4050-4100	4	19	0.702	60.97	10.60	5.50	11.00	3.00	1.70	111.97
L1-4250-4300	4	14	0.739	62.76	18.80	5.00	9.00	3.00	1.34	79.20
L1-4450-4500	4	19	0.753	77.18	16.40	5.40	18.00	4.00	1.19	127.46
L1-4650-4700	4	14	0.772	72.05	13.80	5.60	11.00	3.00	1.26	89.27
L1-4850-4900	4	18	0.795	81.77	15.10	5.20	18.00	4.00	0.86	172.03
L2-0900-0950	9	33	0.659	59.39	16.60	4.90	18.00	6.00	0.67	177.81
L2-1100-1150	5	22	0.643	64.77	8.50	5.00	9.00	6.00	0.55	47.99
L2-1300-1350	5	18	0.723	70.48	14.20	5.00	11.00	5.00	0.60	152.67
L2-1500-1550	6	23	0.748	75.00	14.50	4.50	11.00	4.00	0.46	68.06
L2-1700-1750	6	21	0.702	75.78	10.90	4.90	14.00	4.00	0.52	90.54
L2-1900-1950	5	27	0.710	72.36	11.30	5.50	11.00	6.00	0.99	116.53

L2-2150-2200	7	22	0.731	68.31	10.40	5.00	9.00	4.00	0.56	100.12
L2-2350-2400	6	23	0.747	65.26	9.70	4.80	7.00	4.00	0.61	127.63
L2-2600-2650	4	17	0.744	63.43	9.90	5.00	9.00	3.00	0.86	101.84
L2-2800-2850	6	24	0.690	68.50	8.70	4.80	7.00	4.00	0.63	123.39
L2-3050-3100	3	12	0.648	81.92	13.20	4.30	5.00	3.00	0.47	75.39
L2-3400-3450	4	16	0.733	78.23	15.30	4.80	11.00	3.00	0.72	114.88
L2-3600-3650	4	17	0.753	71.81	17.70	4.90	9.00	2.00	0.61	100.43
L2-3800-3850	5	21	0.813	63.49	12.30	5.10	11.00	3.00	0.51	337.14
L2-4000-4050	7	28	0.793	68.41	13.00	5.00	14.00	2.00	0.71	96.50
L2-4200-4250	7	24	0.732	73.31	14.10	5.30	14.00	3.00	1.03	108.50
L2-4400-4450	6	24	0.675	78.66	15.80	5.30	9.00	3.00	0.81	143.02
L2-4600-4650	2	8	0.604	71.87	12.10	6.10	16.00	3.00	2.04	316.01
L2-4800-4850	8	30	0.679	95.46	18.20	5.60	18.00	2.00	1.87	112.41
L3-0900-0950	5	18	0.701	65.99	21.20	4.60	16.00	4.00	0.68	167.86
L3-1100-1150	1	11	0.656	71.72	16.20	4.60	11.00	3.00	0.42	56.63

L3-1300-1350	8	30	0.705	73.52	9.50	4.70	11.00	3.00	0.40	59.42
L3-1500-1550	9	28	0.750	76.43	7.50	4.90	5.00	3.00	0.32	27.81
L3-1700-1750	2	24	0.803	71.40	11.60	5.30	18.00	3.00	0.57	342.25
L3-1900-1950	5	19	0.656	76.35	9.60	4.60	7.00	3.00	0.35	76.12
L3-2150-2200	5	19	0.700	82.57	6.40	4.70	5.00	3.00	0.31	29.02
L3-2350-2400	7	25	0.712	81.77	10.30	4.60	9.00	3.00	0.42	48.69
L3-2550-2600	7	24	0.758	77.40	10.50	4.60	9.00	3.00	0.45	52.59
L3-2750-2800	5	20	0.740	83.76	12.50	4.50	7.00	3.00	0.36	53.78
L3-2950-3000	7	27	0.677	88.67	13.70	4.50	5.00	3.00	0.36	75.76
L3-3150-3200	6	19	0.705	85.93	15.10	4.60	11.00	3.00	0.50	111.83
L3-3350-3400	4	14	0.710	76.66	15.30	4.50	7.00	3.00	0.35	77.72
L3-3550-3600	5	19	0.701	68.70	12.30	5.00	16.00	3.00	0.72	185.10
L3-4000-4050	7	28	0.724	84.95	13.00	4.70	7.00	3.00	0.42	71.41
L3-4200-4250	5	19	0.635	85.28	16.30	4.90	5.00	3.00	0.59	55.68
L3-4400-4450	5	17	0.718	82.45	7.20	5.00	7.00	3.00	0.37	29.27

L3-4600-4650	9	31	0.671	82.74	28.40	4.40	9.00	3.00	0.36	87.16
L3-4800-4850	4	15	0.683	85.78	9.70	5.10	5.00	2.00	0.67	83.90
L4-0050-0100	6	25	0.654	69.14	18.20	4.50	18.00	5.00	0.66	118.30
L4-0250-0300	4	18	0.743	71.30	10.50	4.40	7.00	4.00	0.43	71.11
L4-0450-0500	3	7	0.689	72.25	14.30	4.30	9.00	3.00	0.32	80.29
L4-0650-0700	8	31	0.704	70.93	12.90	4.60	23.00	5.00	0.45	41.21
L4-0850-0900	7	23	0.672	71.45	10.10	4.60	7.00	4.00	0.29	32.56
L4-1050-1100	7	28	0.718	77.47	7.70	4.90	5.00	3.00	0.37	41.01
L4-1250-1300	4	18	0.750	78.36	6.70	5.10	7.00	3.00	0.35	40.93
L4-1450-1500	7	26	0.726	79.24	8.60	4.50	5.00	3.00	0.34	60.88
L4-1850-1900	5	18	0.703	75.58	21.70	4.30	14.00	4.00	0.39	201.05
L4-2050-2100	8	30	0.738	80.22	8.20	4.60	7.00	3.00	0.34	58.74
L4-2250-2300	8	21	0.712	69.96	10.60	4.70	9.00	3.00	0.38	65.57
L4-2450-2500	10	16	0.825	65.40	7.90	5.20	7.00	4.00	0.37	60.79
L4-2650-2700	6	28	0.712	66.99	15.50	4.40	7.00	3.00	0.37	113.95

L4-2850-2900	5	19	0.657	74.08	10.90	5.00	11.00	4.00	0.39	104.82
L4-3050-3100	5	17	0.746	73.70	12.40	4.50	11.00	3.00	0.39	88.32
L4-3300-3350	7	26	0.747	65.13	21.80	4.40	23.00	3.00	0.49	130.38
L4-3500-3550	2	22	0.791	62.44	10.50	5.50	16.00	4.00	1.21	75.29
L4-3800-3850	5	23	0.742	63.02	10.50	5.40	16.00	5.00	1.32	43.69
L4-4000-4050	5	18	0.713	67.28	9.40	5.60	7.00	3.00	0.63	57.73
L4-4200-4250	5	20	0.640	78.25	9.20	5.30	5.00	5.00	0.92	64.83
L4-4400-4450	4	25	0.684	81.29	11.10	5.30	5.00	2.00	1.28	60.68
L4-4600-4650	5	24	0.706	81.96	9.30	4.70	7.00	2.00	0.47	46.39
L4-4850-4900	5	21	0.788	76.38	9.20	4.70	21.00	3.00	0.78	63.33
L5-0050-0100	4	15	0.600	67.95	18.90	4.70	11.00	3.00	0.62	62.46
L5-0200-0250	6	21	0.731	73.65	9.20	5.80	7.00	3.00	2.00	41.66
L5-0350-0400	5	18	0.648	72.88	17.60	5.90	16.00	4.00	2.44	42.72
L5-0500-0550	6	23	0.678	73.11	18.40	5.40	11.00	3.00	1.85	50.83
L5-0650-0700	4	12	0.772	70.04	8.10	4.90	7.00	2.00	0.98	46.96

L5-0950-1000	6	21	0.725	72.08	9.70	4.20	9.00	2.00	0.47	53.29
L5-1150-1200	6	23	0.672	64.20	15.30	4.70	21.00	4.00	0.78	90.84
L5-1300-1350	7	28	0.736	72.38	9.30	4.60	7.00	3.00	0.55	49.69
L5-1450-1500	5	21	0.740	73.73	4.60	5.00	5.00	2.00	0.68	34.05
L5-1600-1650	2	13	0.720	74.25	12.50	5.40	11.00	2.00	1.47	55.67
L5-1750-1800	3	12	0.691	74.44	18.80	5.10	14.00	2.00	1.09	74.44
L5-1900-1950	5	22	0.742	75.66	14.50	5.00	7.00	2.00	0.77	49.30
L5-2050-2100	5	17	0.711	76.14	10.90	4.80	7.00	2.00	0.78	44.18
L5-2200-2250	4	16	0.728	69.71	5.90	5.00	7.00	2.00	0.70	15.12
L5-2350-2400	6	27	0.752	64.27	8.50	5.10	21.00	2.00	0.79	176.11
L5-2600-2650	4	22	0.671	66.95	15.10	5.00	14.00	2.00	0.88	117.16
L5-2750-2800	6	21	0.680	73.93	12.90	4.60	9.00	9.00	0.66	58.76
L5-2900-2950	6	24	0.671	74.81	4.90	5.20	9.00	3.00	0.92	32.80
L5-3050-3100	6	21	0.687	64.47	18.20	4.80	18.00	2.00	0.85	61.91
L5-3350-3400	5	17	0.787	57.46	12.00	4.80	23.00	4.00	1.05	148.56

L5-3500-3550	5	19	0.708	60.19	12.50	5.30	21.00	3.00	1.30	150.57
L5-3650-3700	4	14	0.720	65.33	17.20	5.10	14.00	3.00	1.40	84.95
L5-3800-3850	5	19	0.707	64.27	18.90	5.00	18.00	3.00	1.56	67.80
L5-3950-4000	6	24	0.657	69.79	21.30	5.50	18.00	3.00	2.41	90.10
L5-4200-4250	4	16	0.695	67.07	8.90	4.80	11.00	3.00	0.92	90.04
L5-4400-4450	6	28	0.705	66.59	4.00	4.90	5.00	2.00	0.53	18.72
L5-4600-4650	8	31	0.740	65.51	8.70	5.10	16.00	3.00	0.85	131.59
L5-4800-4850	7	28	0.744	62.99	14.30	4.80	21.00	5.00	0.80	234.61
L5-4950-5000	5	17	0.668	73.28	14.80	4.90	9.00	2.00	0.75	49.91
L6-0100-0150	4	15	0.662	60.46	21.30	4.70	14.00	3.00	0.65	71.57
L6-0300-0350	5	16	0.736	71.25	12.80	4.60	7.00	2.00	0.68	66.93
L6-0500-0550	6	20	0.726	72.83	14.70	4.50	7.00	3.00	0.48	51.93
L6-0700-0750	5	20	0.731	71.94	12.80	4.40	7.00	2.00	0.44	36.96
L6-0900-0950	4	18	0.722	72.28	15.50	4.90	9.00	3.00	1.10	54.03
L6-1100-1150	4	18	0.681	70.81	12.60	5.10	9.00	3.00	1.33	49.79

L6-1300-1350	4	15	0.773	73.41	18.30	5.40	9.00	2.00	1.16	57.43
L6-1500-1550	4	16	0.671	73.35	12.50	5.70	9.00	2.00	1.38	41.39
L6-1700-1750	5	21	0.680	74.04	17.20	5.50	16.00	3.00	1.55	69.00
L6-1900-1950	4	15	0.701	74.24	4.70	5.50	7.00	3.00	1.16	39.92
L6-2150-2200	6	21	0.731	66.20	17.30	4.80	18.00	4.00	0.98	69.26
L6-2350-2400	4	19	0.838	75.23	11.40	4.80	9.00	5.00	0.75	46.51
L6-2550-2600	4	15	0.717	64.14	16.20	5.00	21.00	3.00	1.11	64.78
L6-2750-2800	4	22	0.761	57.29	7.90	4.60	11.00	3.00	0.62	79.73
L6-2950-3000	7	25	0.720	61.25	7.50	5.00	5.00	2.00	0.47	33.52
L6-3300-3350	1	19	0.770	55.55	9.30	4.90	16.00	4.00	0.80	93.95
L6-3500-3550	5	19	0.743	60.15	9.80	4.90	7.00	3.00	0.72	53.96
L6-3700-3750	5	21	0.714	57.91	12.30	4.90	14.00	4.00	1.34	84.93
L6-4150-4200	3	14	0.842	59.72	10.00	4.70	9.00	4.00	0.72	44.54
L6-4350-4400	5	16	0.761	58.50	13.60	4.80	21.00	5.00	0.76	67.53
L6-4700-4750	7	26	0.686	60.24	17.70	4.90	49.00	3.00	2.28	113.24

1679 **Supplementary Table S2** - Tree species and morphospecies wood density estimate to ecotone forests in eastern of Maracá Island, northern
 1680 Brazilian Amazonia (mean \pm SD). Samples = number of individuals sampled, Bark T = bark thickness in millimeters, Bark WD = bark density,
 1681 Core WD = sapwood + heartwood density, WD = weighted average between Bark D and Core WD (sensu Farias *et al.* 2020).

1682

Family	Species	Samples (n)	Bark WD (g cm ⁻³)	Core WD (g cm ⁻³)	WD (g cm ⁻³)
Achariaceae	<i>Lindackeria paludosa</i>	2	0.686 \pm 0.001	0.637 \pm 0.018	0.637 \pm 0.018
Anacardiaceae	<i>Astronium lecointei</i>	3	0.691 \pm 0.062	0.778 \pm 0.145	0.777 \pm 0.144
	<i>Spondias mombin</i>	1	0.250 \pm 0.000	0.774 \pm 0.000	0.766 \pm 0.000
Annonaceae	<i>Duguetia lepidota</i>	14	0.535 \pm 0.098	0.796 \pm 0.042	0.793 \pm 0.041
	<i>Duguetia lucida</i>	3	0.407 \pm 0.105	0.732 \pm 0.019	0.728 \pm 0.018
	<i>Guatteria citriodora</i>	1	0.128 \pm 0.000	0.604 \pm 0.000	0.602 \pm 0.000
	<i>Guatteria schomburgkiana</i>	8	0.488 \pm 0.166	0.646 \pm 0.109	0.644 \pm 0.108
	<i>Xylopia amazonica</i>	2	0.533 \pm 0.093	0.669 \pm 0.065	0.668 \pm 0.064
Apocynaceae	<i>Aspidosperma nitidum</i>	1	0.418 \pm 0.000	0.828 \pm 0.000	0.826 \pm 0.000
	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	3	0.733 \pm 0.081	0.750 \pm 0.020	0.750 \pm 0.019
	<i>Himatanthus articulatus</i>	35	0.459 \pm 0.151	0.567 \pm 0.039	0.566 \pm 0.039

Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i>	2	0.479±0.061	0.323±0.012	0.324±0.012
Bignoniaceae	<i>Handroanthus obscurus</i>	2	0.259±0.041	0.862±0.042	0.858±0.043
	<i>Handroanthus uleanus</i>	4	0.508±0.090	0.811±0.077	0.809±0.076
Bixaceae	<i>Cochlospermum orinocense</i>	3	0.520±0.260	0.424±0.120	0.424±0.121
Boraginaceae	<i>Cordia tetrandra</i>	5	0.441±0.167	0.476±0.179	0.476±0.178
Burseraceae	<i>Protium neglectum</i>	2	0.488±0.274	0.554±0.016	0.555±0.015
	<i>Protium polybotryum</i>	2	0.801±0.150	0.571±0.012	0.573±0.010
	<i>Protium rhoifolium</i>	4	0.701±0.076	0.585±0.039	0.586±0.039
	<i>Protium stevensonii</i>	22	0.705±0.151	0.709±0.071	0.709±0.070
	<i>Protium unifoliolatum</i>	8	0.614±0.144	0.692±0.046	0.691±0.045
	<i>Trattinnickia glaziovii</i>	5	0.624±0.171	0.422±0.022	0.423±0.021
	<i>Trattinnickia rhoifolia</i>	3	0.537±0.013	0.521±0.081	0.522±0.080
Caryocaraceae	<i>Caryocar villosum</i>	1	0.707±0.000	0.569±0.000	0.570±0.000
Celastraceae	<i>Maytenus guyanensis</i>	5	0.757±0.115	0.722±0.036	0.722±0.036
Chrysobalanaceae	<i>Exellodendron barbatum</i>	8	0.826±0.108	0.841±0.057	0.841±0.057
	<i>Hirtela racemosa</i>	1	0.859±0.000	0.785±0.000	0.785±0.000

	<i>Leptobalanus apetalus</i>	5	0.725±0.110	0.747±0.056	0.746±0.056
	<i>Licania kunthiana</i>	3	0.733±0.045	0.803±0.082	0.803±0.082
	<i>Licania discolor</i>	17	0.748±0.171	0.825±0.120	0.825±0.120
	<i>Moquilea minutiflora</i>	3	0.601±0.054	0.624±0.018	0.624±0.018
Clusiaceae	<i>Garcinia macrophylla</i>	1	0.962±0.000	0.674±0.000	0.676±0.000
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i>	2	0.573±0.246	0.870±0.041	0.869±0.041
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum mucronatum</i>	1	0.582±0.000	0.819±0.000	0.816±0.000
Euphorbiaceae	<i>Mabea speciosa</i> ¹	3	0.515±0.386	0.567±0.015	0.567±0.016
Lamiaceae	<i>Vitex schomburgkiana</i>	3	0.667±0.061	0.606±0.052	0.606±0.052
Lauraceae	<i>Aniba sp.</i>	1	0.507±0.000	0.622±0.000	0.621±0.000
	<i>Endlicheria dictifarinosa</i>	1	0.565±0.000	0.478±0.000	0.479±0.000
	<i>Licaria chrysophylla</i>	1	0.988±0.000	0.677±0.000	0.678±0.000
	<i>Mezilaurus crassiramea</i>	3	0.541±0.174	0.697±0.017	0.697±0.018
	<i>Ocotea sandwithii</i>	7	0.649±0.227	0.664±0.042	0.664±0.041
Lecythidaceae	<i>Couratari multiflora</i>	1	0.203±0.000	0.468±0.000	0.466±0.000
	<i>Eschweilera pedicellata</i>	4	0.767±0.100	0.759±0.030	0.759±0.030

	<i>Eschweilera sp.</i> ²	9	0.628±0.209	0.738±0.026	0.737±0.027
	<i>Gustavia augusta</i>	2	0.340±0.112	0.698±0.026	0.695±0.027
	<i>Lecythis corrugata</i> subsp. <i>Rósea</i>	66	0.628±0.158	0.733±0.073	0.733±0.073
Leguminosae	<i>Albizia glabripetala</i>	1	0.398±0.000	0.622±0.000	0.621±0.000
	<i>Albizia pedicellaris</i>	1	0.598±0.000	0.405±0.000	0.406±0.000
	<i>Albizia sp.</i>	1	0.258±0.000	0.518±0.000	0.515±0.000
	<i>Andira surinamensis</i>	2	0.413±0.195	0.688±0.026	0.687±0.027
	<i>Centrolobium paraense</i>	2	0.843±0.014	0.755±0.003	0.755±0.003
	<i>Dialium guianense</i>	1	0.746±0.000	0.784±0.000	0.784±0.000
	<i>Enterolobium schomburgkii</i>	2	0.688±0.057	0.573±0.056	0.573±0.055
	<i>Hymenaea sp</i>	1	0.924±0.000	0.884±0.000	0.884±0.000
	<i>Inga splendens</i>	4	0.570±0.047	0.639±0.060	0.638±0.060
	<i>Inga cinnamomea</i>	1	0.656±0.000	0.525±0.000	0.526±0.000
	<i>Inga sp</i> ³	2	0.722±0.000	0.727±0.000	0.727±0.000
	<i>Ormosia coarctata</i>	2	0.612±0.164	0.822±0.167	0.821±0.167
	<i>Peltogyne gracilipes</i>	36	0.841±0.162	0.903±0.090	0.902±0.089

	<i>Peltogyne paniculata</i>	4	0.922±0.175	0.921±0.032	0.921±0.032
	<i>Swartzia grandifolia</i>	2	0.513±0.144	0.602±0.173	0.601±0.173
	<i>Swartzia latifolia</i>	1	0.451±0.000	0.694±0.000	0.692±0.000
	<i>Swartzia sp.</i>	1	0.699±0.000	0.778±0.000	0.777±0.000
	<i>Tachigali guianensis</i>	2	0.561±0.067	0.665±0.040	0.664±0.039
Malpighiaceae	<i>Byrsonima schomburgkiana</i>	5	0.616±0.154	0.626±0.134	0.626±0.134
Malvaceae	<i>Apeiba tibourbou</i>	6	0.353±0.064	0.345±0.113	0.346±0.111
	<i>Luehea speciosa</i>	7	0.501±0.120	0.639±0.058	0.637±0.059
	<i>Pochota fendleri</i>	2	0.324±0.039	0.367±0.025	0.367±0.024
Melastomataceae	<i>Miconia stenostachya</i>	1	0.833±0.000	0.817±0.000	0.817±0.000
Meliaceae	<i>Trichilia cipo</i>	9	0.723±0.142	0.725±0.051	0.725±0.051
Moraceae	<i>Brosimum guianense</i>	5	0.697±0.180	0.768±0.086	0.767±0.086
	<i>Clarisia racemosa</i>	3	0.806±0.156	0.675±0.037	0.675±0.037
	<i>Pseudolmedia laevigata</i>	17	0.642±0.156	0.673±0.056	0.673±0.056
Myristicaceae	<i>Virola calophylla</i>	2	0.582±0.110	0.591±0.006	0.591±0.007
Myrtaceae	<i>Eugenia essequiboensis</i>	1	0.556±0.000	0.686±0.000	0.686±0.000

	<i>Eugenia flavescens</i>	1	0.660±0.000	0.797±0.000	0.796±0.000
	<i>Eugenia omissa</i>	5	0.640±0.302	0.758±0.057	0.758±0.056
	<i>Psidium guineense</i>	1	0.861±0.000	0.829±0.000	0.829±0.000
Nyctaginaceae	<i>Neea parviflora</i>	1	0.507±0.000	0.543±0.000	0.542±0.000
Ochnaceae	<i>Quiina rhytidopus</i>	11	0.663±0.248	0.823±0.060	0.823±0.060
Olacaceae	<i>Chaunochiton kappleri</i>	2	0.403±0.051	0.616±0.139	0.614±0.138
Peraceae	<i>Pera bicolor</i>	1	0.787±0.000	0.803±0.000	0.803±0.000
Putranjivaceae	<i>Drypetes variabilis</i>	1	0.941±0.000	0.698±0.000	0.700±0.000
Rubiaceae	<i>Alseis latifolia</i>	33	0.533±0.216	0.645±0.049	0.645±0.049
	<i>Amaioua corymbosa</i>	4	0.659±0.253	0.726±0.044	0.727±0.045
	<i>Chomelia tenuiflora</i>	1	0.697±0.000	0.684±0.000	0.684±0.000
	<i>Duroia eriopila</i>	14	0.577±0.140	0.683±0.072	0.683±0.071
	<i>Guettarda macrantha</i>	3	0.538±0.156	0.541±0.048	0.541±0.048
	<i>Palicourea crocea</i>	1	0.557±0.000	0.624±0.000	0.624±0.000
	<i>Posoqueria latifolia</i>	1	0.736±0.000	0.552±0.000	0.553±0.000
	<i>Rudgea crassiloba</i>	5	0.764±0.249	0.647±0.034	0.648±0.034

	<i>Rudgea sp.</i>	2	0.301±0.092	0.575±0.024	0.574±0.024
Salicaceae	<i>Casearia spinencens</i>	1	0.645±0.000	0.588±0.000	0.589±0.000
	<i>Casearia sylvestris</i>	8	0.482±0.140	0.708±0.062	0.707±0.062
	<i>Xylosma benthamii</i>	1	0.317±0.000	0.697±0.000	0.695±0.000
Sapindaceae	<i>Cupania rubiginosa</i>	2	0.653±0.029	0.764±0.008	0.763±0.008
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum sparsiflorum</i>	3	0.855±0.143	0.855±0.028	0.855±0.028
	<i>Ecclinusa guianensis</i>	70	0.650±0.154	0.661±0.043	0.661±0.043
	<i>Pouteria cuspidata</i>	3	0.429±0.051	0.717±0.040	0.715±0.041
	<i>Pouteria hispida</i>	16	0.654±0.177	0.818±0.082	0.818±0.082
	<i>Pouteria reticulata</i>	6	0.649±0.210	0.735±0.039	0.734±0.038
	<i>Pouteria sp.</i>	1	0.744±0.000	0.739±0.000	0.739±0.000
	<i>Pouteria surumuensis</i>	26	0.540±0.159	0.909±0.079	0.907±0.079
	<i>Pouteria venosa</i>	11	0.596±0.236	0.782±0.080	0.781±0.080
	<i>Pradosia surinamensis</i>	24	0.476±0.143	0.681±0.045	0.680±0.044
Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i>	10	0.615±0.189	0.422±0.034	0.423±0.034
Violaceae	<i>Leonia glycyarpa</i>	1	0.688±0.000	0.680±0.000	0.680±0.000

Rinorea pubiflora

3

0.503±0.208

0.685±0.043

0.684±0.044

1683

1684 ¹ Mean of values between *Mabea speciosa* (n=2) a morphospecies of Euphorbiaceae (n=1).

1685 ² Mean of values for *Eschweilera* sp.1 and *Eschweilera* sp.2 morphospecies.

1686 ³ Mean of values for *Inga* sp.2 and *Inga* sp.3 morphospecies.

Supplementary Table S3 – Differences in the above-ground live biomass (Mg ha^{-1}) in ecotone forests of the eastern of Maracá Island considering new wood density values for the study area. FWP: forest without *Peltogyne*, PPF: *Peltogyne* poor forest and PRF: *Peltogyne* rich forest, following definition of Nascimento *et al.* (2014).

Types	Old values (Nascimento <i>et al.</i> 2014)	New values (this study)	Change in stand biomass (%)
FWP	363.35	368.29	1.36
PPF	433.88	462.65	6.63
PRF	422.97	492.14	16.35

References

- APG-IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* **181**: 1-20. doi:10.1111/boj.12385.
- Baker, T.R., Phillips, O., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Fiore, A.D., Erwin, T., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D.A., Patiño, S., Pitman, N.C.A., Silva, J.N.M., and Martinez, R.V. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biol.* **10**: 545-562. doi:10.1111/j.1529-8817.2003.00751.x.
- Baraloto, C., Rabaud, S., Molto, Q., Blanc, L., Fortunel, C., Hérault, B., Dávila, N., Mesones, I., Rios, M., Valderrama, E., and Fine, P.V.A. 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology (Bioenergy)* **17**(8): 2677-2688. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02432.x.
- Barbosa, R.I. 1997. Distribuição das chuvas em Roraima. *In Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima. Edited by R.I. Barbosa, E.F.G. Ferreira, and E.G. Castellon.* Editora INPA, Manaus, Amazonas. pp. 325-335.
- Barbosa, R.I. and Fearnside, P.M. 2004. Wood density of trees in open savannas of the Brazilian Amazon. *For. Ecol. Manage.* **199**(1): 115-123. doi:10.1016/j.foreco.2004.05.035.
- Barbosa, R.I., Villacorta, C.D.A., Silva, W.R., and Carvalho, L.C.S. 2019a. Soil analysis data for the eastern of Maracá Island, northern Brazilian Amazonia (2 ed.). Disponível em: Mendeley Data <<http://dx.doi.org/10.17632/gfw5ccbrsz.2>>. Accessed in: 15 ago. 2019.
- Barbosa, R.I., Ramírez-Narváez, P.N., Fearnside, P.M., Villacorta, C.D.A., and Carvalho, L.C.S. 2019b. Allometric models to estimate tree height in northern Amazonian ecotone forests. *Acta Amazonica* **49**(2): 81-90. doi:10.1590/1809-4392201801642.
- Barbosa, R.I., Castilho, C.V., Perdiz, R.O., Damasco, G., Rodrigues, R., and Fearnside, P.M. 2017. Decomposition rates of coarse woody debris in undisturbed Amazonian seasonally flooded and unflooded forests in the Rio Negro-Rio Branco Basin in Roraima, Brazil. *For. Ecol. Manage.* **397**: 1-9. doi:10.1016/j.foreco.2017.04.026.
- Binkley, D. and Fisher, R.F. 2019. *Ecology and Management of Forest Soils*. 5th ed. Wiley-Blackwell, USA, New Jersey. pp. 456.
- Brando, P.M., Nepstad, D.C., Balch, J.K., Bolker, B., Christman, M.C., Coe, M., and Putz, F.E. 2011. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Global Change Biol.* **18**(2): 630-641. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02533.x.
- Brazil-IBGE. 2012. Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções botânicas,

- procedimentos para mapeamentos. 2nd ed. *Manuais Técnicos em Geociências 1*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro, Brazil. pp. 275.
- Brazil Flora Group, B.F.G. 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* **66**(4): 1085-1113. doi:10.1590/2175-7860201566411.
- Breheny, P. and Burchett, W. 2017. Visualization of regression models using visreg. *The R Journal* **9**(2): 56-71.
- Carvalho, L.C.S., Fearnside, P.M., Nascimento, M.T., and Barbosa, R.I. 2018. Amazon soil charcoal: Pyrogenic carbon stock depends of ignition source distance and forest type in Roraima, Brazil. *Global Change Biol.* **24**(9): 4122-4130. doi:10.1111/gcb.14277.
- Castilho, C.V., Magnusson, W.E., Araújo, R.N.O., Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima, A.P., and Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *For. Ecol. Manage.* **234**(1-3): 85-96. doi:10.1016/j.foreco.2006.06.024.
- Castilho, C.V., Schiatti, J., Freitas, M.A., Araújo, M.C., Coelho, F., Magnusson, W., and Costa, F. 2014. Manual para medição e marcação de árvores em grades e módulos RAPELD do PPBio. Available from https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/Protocolo_estrutura_vegetacao_2014_0.pdf [18 February 2016].
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., and Perez, R. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**(1443): 409-420. doi:10.1098/rstb.2003.1425.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., Steege, H.T., and Webb, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecol. Appl.* **16**(6): 2356–2367. doi:10.1890/1051-0761(2006)016[2356:RAPVOW]2.0.CO;2.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., and Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* **145**: 87-99. doi:10.1007/s00442-0050100-x.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Péliissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., and Vieilledent, G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biol.* **20**: 3177–3190. doi:10.1111/gcb.12629.
- Condit, R., Engelbrecht, B.M.J., Pino, D., Pérez, R., and Turner, B.L. 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *PNAS - Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 5064-5068. doi:10.1073/pnas.1218042110.

- Cosme, L.H.M., Schiatti, J., Costa, R.C., and Oliveira, R.S. 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest *New Phytol* **215**(1): 113-125. doi:10.1111/nph.14508.
- Couto-Santos, F.R., Luizão, F.J., and Carneiro-Filho, A. 2014. The influence of the conservation status and changes in the rainfall regime on forest-savanna mosaic dynamics in Northern Brazilian Amazonia. *Acta Amazonica* **44**(2): 197-206. doi:10.1590/S0044-59672014000200005.
- Davies, B.E. 1997. Deficiencies and toxicities of trace elements and micronutrients in tropical soils: limitations of knowledge and future research needs. *Environ. Toxicol. Chem.* **16**(1): 75-83. doi:10.1002/etc.5620160108.
- Duncanson, L., Huang, W., Johnson, K., Swatantran, A., McRoberts, R.E., and Dubayah, R. 2017. Implications of allometric model selection for county-level biomass mapping. *Carbon Balance Manag* **12**(1): 18. doi:10.1186/s13021-017-0086-9.
- Embrapa. 2011. Manual de Métodos de Análise de Solo. *In* Documentos 132. *Edited by* G.K. Donagema, D.V.B.d. Campos, S.B. Calderano, W.G. Teixeira, and J.H.M. Viana. Embrapa Solos, Rio de Janeiro, RJ. p. 230.
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T.R., Dexter, K.G., Lewis, S.L., Brien, R.J.W., Feldpausch, T.R., Lloyd, J., Monteagudo-Mendoza, A., Arroyo, L., Alvarez-Davila, E., Higuchi, N., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Silveira, M., Vilanova, E., Gloor, E., Malhi, Y., Chave, J., Barlow, J., Bonal, D., Davila Cardozo, N., Erwin, T., Fauset, S., Herault, B., Laurance, S., Poorter, L., Qie, L., Stahl, C., Sullivan, M.J.P., Ter Steege, H., Vos, V.A., Zuidema, P.A., Almeida, E., Almeida de Oliveira, E., Andrade, A., Vieira, S.A., Aragao, L., Araujo-Murakami, A., Arets, E., Aymard, C.G., Baraloto, C., Camargo, P.B., Barroso, J.G., Bongers, F., Boot, R., Camargo, J.L., Castro, W., Chama Moscoso, V., Comiskey, J., Cornejo Valverde, F., Lola da Costa, A.C., Del Aguila Pasquel, J., Di Fiore, A., Fernanda Duque, L., Elias, F., Engel, J., Flores Llampazo, G., Galbraith, D., Herrera Fernandez, R., Honorio Coronado, E., Hubau, W., Jimenez-Rojas, E., Lima, A.J.N., Umetsu, R.K., Laurance, W., Lopez-Gonzalez, G., Lovejoy, T., Aurelio Melo Cruz, O., Morandi, P.S., Neill, D., Nunez Vargas, P., Pallqui Camacho, N.C., Parada Gutierrez, A., Pardo, G., Peacock, J., Pena-Claros, M., Penuela-Mora, M.C., Petronelli, P., Pickavance, G.C., Pitman, N., Prieto, A., Quesada, C., Ramirez-Angulo, H., Rejou-Mechain, M., Restrepo Correa, Z., Roopsind, A., Rudas, A., Salomao, R., Silva, N., Silva Espejo, J., Singh, J., Stropp, J., Terborgh, J., Thomas, R., Toledo, M., Torres-Lezama, A., Valenzuela Gamarra, L., van de Meer, P.J., van der Heijden, G., van der Hout, P., Vasquez Martinez, R., Vela, C., Vieira, I.C.G. and Phillips, O.L. 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change [Research Support, Non-U.S. Gov't]. *Global Change Biol.* **25**(1): 39-56. doi:10.1111/gcb.14413.
- Farias, H.L.F., Silva, W.R., Carvalho, L.C.S., and Barbosa, R.I. 2019. Data for: Wood density of trees in ecotone forests of the northern Brazilian Amazon. Mendeley Data. Available at <https://data.mendeley.com/datasets/n4kzj3d2g7/5>.
- Farias, H.L.S., Silva, W.R., Perdiz, R.O., Citó, A.C., Carvalho, L.C.S., and Barbosa, R.I. 2020. Dataset on wood density of trees in ecotone forests in Northern Brazilian Amazonia. *Data in Brief* **30**: 105378. doi:10.1016/j.dib.2020.105378.

- Fearnside, P.M. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *For. Ecol. Manage.* **90**: 59-87. doi:10.1016/S0378-1127(96)03840-6.
- Gloor, E. 2019. The fate of Amazonia. *Nature Climate Change* **9**(5): 355–356. doi:10.1038/s41558-019-0465-1.
- Hadlich, H.L., Durgante, F.M., dos Santos, J., Higuchi, N., Chambers, J.Q., and Vicentini, A. 2018. Recognizing Amazonian tree species in the field using bark tissues spectra. *For. Ecol. Manage.* **427**: 296-304. doi:10.1016/j.foreco.2018.06.002.
- Jucker, T., Bongalov, B., Burslem, D., Nilus, R., Dalponte, M., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Qie, L., and Coomes, D.A. 2018. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes [Research Support, Non-U.S. Gov't]. *Ecol. Lett.* **21**(7): 989-1000. doi:10.1111/ele.12964.
- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., and Doležal, J. 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* **34**(5): 856-863. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06904.x.
- Malhi, Y., Wood, D., Baker, T.R., Wright, J., Phillips, O.L., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Monteagudo, A., Neill, D.A., Vargas, P.N., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Salomao, R., Silva, J.N.M., Lezama, A.T., Terborgh, J., Martinez, R.V., and Vinceti, B. 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biol.* **12**(7): 1107-1138. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01120.x.
- Mitchard, E.T.A., Feldpausch, T.R., Brien, R.J.W., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo, A., Baker, T.R., Lewis, S.L., Lloyd, J., Quesada, C.A., Gloor, M., Steege, H.t., Meir, P., Alvarez, E., Araujo-Murakami, A., Aragão, L.E.O.C., Arroyo, L., Aymard, G., Banki, O., Bonal, D., Brown, S., Brown, F.I., Cerón, C.E., Moscoso, V.C., Chave, J., Comiskey, J.A., Cornejo, F., Medina, M.C., Costa, L.D., Costa, F.R.C., Fiore, A.D., Domingues, T.F., Erwin, T.L., Frederickson, T., Higuchi, N., Coronado, E.N.H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Levis, C., Magnusson, W.E., Marimon, B.S., Marimon-Jr., B.H., Polo, I.M., Mishra, P., Nascimento, M.T., Neill, D., Vargas, M.P.N., Palacios, W.A., Parada, A., Molina, G.P., Peña-Claros, M., Pitman, N., Peres, C.A., Poorter, L., Prieto, A., Ramirez-Angulo, H., Correa, Z.R., Roopsind, A., Roucoux, K.H., Rudas, A., Salomão, R.P., Schiatti, J., Silveira, M., Souza, P.F., Steininger, M.K., Stropp, J., Terborgh, J., Thomas, R., Toledo, M., Torres-Lezama, A., van Andel, T.R., van der Heijden, G.M.F., Vieira, I.C.G., Vieira, S., Vilanova-Torre, E., Vos, V.A., Wang, O., Zartman, C.E., Malhi, Y., and Phillips, O.L. 2014. Markedly divergent estimates of Amazon forest carbon density from ground plots and satellites. *Global Ecology and Biogeography* **23**(8): 935–946. doi:10.1111/geb.12168.
- Muller-Landau, H.C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* **36**(1): 20-32. doi:10.1646/02119.
- Nascimento, M.T., Barbosa, R.I., Villela, D.M., and Proctor, J. 2007. Above-ground biomass changes over an 11-year period in an Amazon monodominant forest and two other lowland forests. *Plant Ecol.* **192**(2): 181-191. doi:10.1007/s11258-007-9303-z.

- Nascimento, M.T., Carvalho, L.C.S., Barbosa, R.I., and Villela, D.M. 2014. Variation in floristic composition, demography and above-ground biomass over a 20-year period in an Amazonian monodominant forest. *Plant Ecol. Divers.* **7**(102): 293-303. doi:10.1080/17550874.2013.772673.
- Nascimento, M.T., Barbosa, R.I., Dexter, K.G., Castilho, C.V., Silva Carvalho, L.C., and Villela, D.M. 2017. Is the *Peltogyne gracilipes* monodominant forest characterised by distinct soils? *Acta Oecologica* **85**: 104-107. doi:10.1016/j.actao.2017.10.001.
- Nogueira, E., Nelson, B., and Fearnside, P. 2005. Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. *For. Ecol. Manage.* **208**(1-3): 261-286. doi:10.1016/j.foreco.2004.12.007.
- Nogueira, E.M., Fearnside, P.M., and Nelson, B.W. 2008. Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. *For. Ecol. Manage.* **256**(5): 990-996. doi:10.1016/j.foreco.2008.06.001.
- Nogueira, E.M., Fearnside, P.M., Nelson, B.W., and França, M.B. 2007. Wood density in forests of Brazil's 'arc of deforestation': Implications for biomass and flux of carbon from land-use change in Amazonia. *For. Ecol. Manage.* **248**(3): 119-135. doi:10.1016/j.foreco.2007.04.047.
- Nogueira, E.M., Yanai, A.M., Fonseca, F.O., and Fearnside, P.M. 2015. Carbon stock loss from deforestation through 2013 in Brazilian Amazonia. *Global Change Biol.* **21**: 1271–1292. doi:10.1111/gcb.12798.
- Nortcliff, S. and Robison, D. 1998. The soils of the Ilha de Maracá. *In* Maracá: The Biodiversity & Environment of an Amazonian Rainforest. *Edited by* W. Milliken and J. Ratter. Wiley, Chichester, UK. pp. 47-69.
- Oliveira, R.S., Costa, F.R.C., van Baalen, E., de Jonge, A., Bittencourt, P.R., Almanza, Y., Barros, F.V., Cordoba, E.C., Fagundes, M.V., Garcia, S., Guimaraes, Z.T.M., Hertel, M., Schiatti, J., Rodrigues-Souza, J., and Poorter, L. 2019. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients [Research Support, Non-U.S. Gov't]. *New Phytol* **221**(3): 1457-1465. doi:10.1111/nph.15463.
- Ometto, J.P., Aguiar, A.P., Assis, T., Soler, L., Valle, P., Tejada, G., Lapola, D.M., and Meir, P. 2014. Amazon forest biomass density maps: tackling the uncertainty in carbon emission estimates. *Climatic Change* **124**(3): 545-560. doi:10.1007/s10584-014-1058-7.
- Parolin, P. and Ferreira, L.V. 1998. Are there differences in specific wood gravities between trees in varzea and igapó (Central Amazonia)? *Ecotropica* **4**: 25-32.
- Parolin, P. and Worbes, M. 2000. Wood density of trees in black water foodplains of Rio Jaú National Park, Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica* **30**(3): 441-448. doi:10.1590/1809-43922000303448.
- Poorter, L., Castilho, C.V., Schiatti, J., Oliveira, R.S., and Costa, F.R.C. 2018. Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest

[Research Support, Non-U.S. Gov't]. *New Phytol* **219**(1): 109-121.
doi:10.1111/nph.15206.

Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J.S., Almeyda Zambrano, A.M., Alvarez, F.S., Andrade, J.L., Villa, L.F.A., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Bhaskar, R., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Cesar, R.G., Chave, J., Chazdon, R.L., Colletta, G.D., Craven, D., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Garcia, E.D., Dupuy, J.M., Duran, S.M., Espirito Santo, M.M., Fandino, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Lopez, O.R., Marin-Spiotta, E., Martinez-Ramos, M., Martins, S.V., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., de Souza Moreno, V., Muller, S.C., Munoz, R., Muscarella, R., de Oliveira Neto, S.N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Paz, H., Pena-Claros, M., Piotto, D., Ruiz, J., Sanaphre-Villanueva, L., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., Utrera, L.P., van Breugel, M., van der Sande, M.T., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vieira, I.C.G., Villa, P.M., Williamson, G.B., Wright, S.J., Zanini, K.J., Zimmerman, J.K., and Westoby, M. 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time [Research Support, Non-U.S. Gov't]. *Nat Ecol Evol* **3**(6): 928-934. doi:10.1038/s41559-019-0882-6.

PPBio. 2006. ESEC Maracá. Repositório de Dados do Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio), Sítios de Coleta <<https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca>>. Available from <https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca2019>].

Quesada, C.A., Phillips, O.L., Schwarz, M., Czimczik, C.I., Baker, T.R., Patiño, S., Fyllas, N.M., Hodnett, M.G., Herrera, R., Almeida, S., Alvarez Dávila, E., Arneeth, A., Arroyo, L., Chao, K.J., Dezzeo, N., Erwin, T., di Fiore, A., Higuchi, N., Honorio Coronado, E., Jimenez, E.M., Killeen, T., Lezama, A.T., Lloyd, G., López-González, G., Luizão, F.J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Núñez Vargas, P., Paiva, R., Peacock, J., Peñuela, M.C., Peña Cruz, A., Pitman, N., Priante Filho, N., Prieto, A., Ramírez, H., Rudas, A., Salomão, R., Santos, A.J.B., Schmerler, J., Silva, N., Silveira, M., Vásquez, R., Vieira, I., Terborgh, J., and Lloyd, J. 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* **9**(6): 2203-2246. doi:10.5194/bg-9-2203-2012.

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <<http://www.R-project.org/>>.

Requena-Suarez, D., Rozendaal, D.M.A., Sy, V.D., Phillips, O.L., Alvarez-Dávila, E., Anderson-Teixeira, K., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Baker, T.R., Bongers, F., Brienen, R.J.W., Carter, S., Cook-Patton, S.C., Feldpausch, T.R., Griscom, B.W., Harris, N., Hérault, B., Coronado, E.N.H., Leavitt, S.M., Lewis, S.L., Marimon, B.S., Mendoza, A.M., N'dja, J.K., N'Guessan, A.E., Poorter, L., Qie, L., Rutishauser, E., Sist, P., Sonké, B., Sullivan, M.J.P., Vilanova, E., Wang, M.M.H., Martius, C., and Herold, M. 2019. Estimating aboveground net biomass change for tropical and subtropical forests: Refinement of IPCC default rates using forest plot data. *Global Change Biology (Bioenergy)* **25**(11): 3609-3624. doi:10.1111/gcb.14767.

- Siliprandi, N.C., Nogueira, E.M., Toledo, J.J., Fearnside, P.M., and Nascimento, H.E. 2016. Inter-site variation in allometry and wood density of *Goupia glabra* Aubl. in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* **76**(1): 268-276. doi:10.1590/1519-6984.22514.
- Silva, W.R., Villacorta, C.D.A., Farias, H.L.S., Carvalho, L.C.S., and Barbosa, R.I. 2019a. Biometric data of arboreal individuals from ecotonal forests in eastern Maracá Island, northern Brazilian Amazonia. *In* Mendeley Data, v.2. Available at <http://dx.doi.org/10.17632/8cdwkhcsy7.2>.
- Silva, W.R., Villacorta, C.D.A., Carvalho, L.C.S., Farias, H.L.S., Perdiz, R.O., and Barbosa, R.I. 2020. Tree species composition in ecotone forests of the eastern Maracá Island, Roraima, northern Brazilian Amazonia: preliminary data. *SiBBR - Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira* <<https://doi.org/10.15468/xa5lrb>>, Brasília.
- Silva, W.R., Villacorta, C.D.A., Perdiz, R.O., Farias, H.L.S., Oliveira, A.S., Citó, A.C., Carvalho, L.C.S., and Barbosa, R.I. 2019b. Floristic composition in ecotone forests in northern Brazilian Amazonia: preliminary data. *Biodiversity Data Journal* **7**: e47025. doi:10.3897/BDJ.7.e47025.
- Slik, J.W., Bernard, C.S., Breman, F.C., M, V.A.N.B., Salim, A., and Sheil, D. 2008. Wood density as a conservation tool: quantification of disturbance and identification of conservation-priority areas in tropical forests [Research Support, Non-U.S. Gov't]. *Conserv Biol* **22**(5): 1299-1308. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.00986.x.
- Souza, D.B. 2014. Efeito do solo e nível do lençol freático sobre a variação da gravidade específica da madeira em mesoescala no norte da Amazônia. PPG-CFT, INPA, Manaus, Amazonas.
- Staver, A.C., Brando, P.M., Barlow, J., Morton, D.C., Paine, C.E.T., Malhi, Y., Araujo Murakami, A., and Del Aguila Pasquel, J. 2020. Thinner bark increases sensitivity of wetter Amazonian tropical forests to fire [Letter]. *Ecol. Lett.* **23**(1): 99-106. doi:10.1111/ele.13409.
- Sternadt, G.H. 2001. Trabalhabilidade de 108 espécies de madeiras da região Amazônica. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, Laboratório de Produtos Florestais, Brasília, DF. pp. 106.
- Sullivan, M.J., Talbot, J., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Qie, L., Begne, S.K., Chave, J., Cuni-Sanchez, A., Hubau, W., Lopez-Gonzalez, G., Miles, L., Monteagudo-Mendoza, A., Sonke, B., Sunderland, T., Ter Steege, H., White, L.J., Affum-Baffoe, K., Aiba, S.I., de Almeida, E.C., de Oliveira, E.A., Alvarez-Loayza, P., Davila, E.A., Andrade, A., Aragao, L.E., Ashton, P., Aymard, C.G., Baker, T.R., Balinga, M., Banin, L.F., Baraloto, C., Bastin, J.F., Berry, N., Bogaert, J., Bonal, D., Bongers, F., Brienen, R., Camargo, J.L., Ceron, C., Moscoso, V.C., Chezeaux, E., Clark, C.J., Pacheco, A.C., Comiskey, J.A., Valverde, F.C., Coronado, E.N., Dargie, G., Davies, S.J., De Canniere, C., Djuikouo, K.M., Doucet, J.L., Erwin, T.L., Espejo, J.S., Ewango, C.E., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Herrera, R., Gilpin, M., Gloor, E., Hall, J.S., Harris, D.J., Hart, T.B., Kartawinata, K., Kho, L.K., Kitayama, K., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Leal, M.E., Lovejoy, T., Lovett, J.C., Lukasu, F.M., Makana, J.R., Malhi, Y.,

- Maracahipes, L., Marimon, B.S., Junior, B.H., Marshall, A.R., Morandi, P.S., Mukendi, J.T., Mukinzi, J., Nilus, R., Vargas, P.N., Camacho, N.C., Pardo, G., Pena-Claros, M., Petronelli, P., Pickavance, G.C., Poulsen, A.D., Poulsen, J.R., Primack, R.B., Priyadi, H., Quesada, C.A., Reitsma, J., Rejou-Mechain, M., Restrepo, Z., Rutishauser, E., Salim, K.A., Salomao, R.P., Samsuodin, I., Sheil, D., Sierra, R., Silveira, M., Slik, J.W., Steel, L., Taedoumg, H., Tan, S., Terborgh, J.W., Thomas, S.C., Toledo, M., Umunay, P.M., Gamarra, L.V., Vieira, I.C., Vos, V.A., Wang, O., Willcock, S. and Zemagho, L. 2017. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome [Research Support, Non-U.S. Gov't]. *Sci Rep* **7**: 39102. doi:10.1038/srep39102.
- Swenson, N.G. and Enquist, B.J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional traits: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* **94**(3): 451-459. doi:10.3732/ajb.94.3.451.
- Tejada, G., Gorgens, E.B., Espirito-Santo, F.D.B., Cantinho, R.Z., and Ometto, J.P. 2019. Evaluating spatial coverage of data on the aboveground biomass in undisturbed forests in the Brazilian Amazon. *Carbon Balance Manag* **14**(1): 11. doi:10.1186/s13021-019-0126-8.
- ter Steege, H., Mota de Oliveira, S., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Antonelli, A., Guevara Andino, J.E., Aymard, G.A., and Salomao, R.P. 2019. Towards a dynamic list of Amazonian tree species. *Sci Rep* **9**(1): 3501. doi:10.1038/s41598-019-40101-y.
- Thiers, B. 2020 [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. Accessed in 19 May 2020.
- Toledo, J.J., Castilho, C.V., Magnusson, W.E., and Nascimento, H.E.M. 2017. Soil controls biomass and dynamics of an Amazonian forest through the shifting of species and traits. *Brazilian Journal of Botany* **40**: 451–461. doi:10.1007/s40415-016-0351-2.
- Vale, J.D. and Romero, R.L. 2015. Coordenadas geográficas das 30 parcelas permanentes na Estação Ecológica de Maracá. In *Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio)*, 1 (<https://ppbiodata.inpa.gov.br/metacat/metacat/menger.192.1/default>). Accessed in 12 December 2015.
- Villacorta, C.D.A. 2017. Condicionantes edáficas para a monodominância do gênero *Peltogyne* (Fabaceae) na Ilha de Maracá, Roraima, norte da Amazônia brasileira. Dissertação (Mestrado em Recursos Naturais), PRONAT, UFRR - Universidade Federal de Roraima, Boa Vista, Roraima.
- Williamson, G.B. and Wiemann, M.C. 2010. Measuring wood specific gravity ... Correctly. *American Journal of Botany* **97**(3): 519-524. doi:10.3732/ajb.0900243.
- Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P., Worbes, M., Piedade, M.T.F., and Junk, W.J. 2006. Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding. *IAWA Journal* **27**(3): 255–268. doi:10.1163/22941932-90000153.
- Woodcock, D.W. 2000. Wood specific gravity of trees and forest types in the southern Peruvian Amazon. *Acta Amazonica* **30**(4): 589-599. doi:10.1590/1809-43922000304599

- Zalamea, P.C., Turner, B.L., Winter, K., Jones, F.A., Sarmiento, C., and Dalling, J.W. 2016. Seedling growth responses to phosphorus reflect adult distribution patterns of tropical trees. *New Phytologist* **212**: 400-408. doi:10.1111/nph.14045.
- Zanne, A., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S., Miller, R., Swenson, N., Wiemann, M., and Chave, J. 2009. Global wood density database. Dryad. Identifier: <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.
- Zobel, B.J. and Jett, J.B. 1995. The importance of wood density (specific gravity) and its component parts. *In* *Genetics of Wood Production*. Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 78-97.

CONCLUSÃO GERAL

Com a base de dados construída por esta investigação, concluo que a variação da densidade da madeira entre comunidades de árvores que ocorrem nas florestas ecotonais amostradas não é condicionada pelo diâmetro do caule ou tipo florestal, e que entre as espécies mais abundantes, apenas a DM de *Lecythis corrugata* e *Pradosia surinamensis* foram parcialmente explicadas pela variação diamétrica e do habitat. Apesar dessas divergências, os resultados do estudo mostraram que, no geral, a DM é condicionada pelo gradiente hidro-edáfico, indicando que a densidade diminuiu em função da maior altitude e teor de argila, e foi maior em solos com maiores teores de micronutrientes. Além disso, os fatores que induziram a variação espacial da densidade da madeira devido à mudança de composição de espécies não afetaram a variação intraespecífica, a qual respondeu unicamente ao teor de fósforo do solo. Esses resultados indicam que a maior parte da variação da densidade da madeira entre parcelas é devido a mudança na composição de espécies. A análise da variabilidade interespecífica suporta que florestas que ocorrem em ambientes com maiores restrições hidro-edáficas (e.g. solos sazonalmente alagados) são caracterizadas por espécies que possuem, na média, DM *ca* 4% maior em relação a ambientes com menores restrições. Diante disso, essa investigação avança no entendimento sobre fatores determinantes da variabilidade da densidade básica da madeira dos diferentes tipos florestais de Maracá, permitindo melhorar as estimativas do estoque e do fluxo de carbono em florestas de ecótono do norte da Amazônia.