



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

WILLIAMAR RODRIGUES SILVA

FILTROS AMBIENTAIS, INTERAÇÕES BIÓTICAS E VARIABILIDADE
CLIMÁTICA AFETANDO O CRESCIMENTO, RECRUTAMENTO E
MORTALIDADE DE ÁRVORES EM FLORESTAS DE ECÓTONO NA ILHA DE
MARACÁ, RORAIMA

Boa Vista, RR

2020

WILLIAMAR RODRIGUES SILVA

FILTROS AMBIENTAIS, INTERAÇÕES BIÓTICAS E VARIABILIDADE
CLIMÁTICA AFETANDO O CRESCIMENTO, RECRUTAMENTO E
MORTALIDADE DE ÁRVORES EM FLORESTAS DE ECÓTONO NA ILHA DE
MARACÁ, RORAIMA

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Recursos Naturais - PRONAT da Universidade Federal de Roraima, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Ambientais. Área de Concentração: Manejo e Conservação de Bacias Hidrográficas.

Orientador: Prof. Dr. Reinaldo Imbrozio Barbosa

Coorientador: Prof. Dr. Valdinar Ferreira Melo

Boa Vista, RR

2020

WILLIAMAR RODRIGUES SILVA

FILTROS AMBIENTAIS, INTERAÇÕES BIÓTICAS E VARIABILIDADE
CLIMÁTICA AFETANDO O CRESCIMENTO, RECRUTAMENTO E
MORTALIDADE DE ÁRVORES EM FLORESTAS DE ECÓTONO NA ILHA DE
MARACÁ, RORAIMA

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Recursos Naturais - PRONAT da Universidade Federal de Roraima, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Ambientais. Área de concentração: Manejo e Conservação de Bacias Hidrográficas.

Orientador: Prof. Dr. Reinaldo Imbrozio Barbosa
Coorientador: Prof. Dr. Valdinar Ferreira Melo

Dr. Reinaldo Imbrozio Barbosa
Orientador/ INPA

Dra. Elizete Celestino Holanda
Membro titular da banca/UFRR

Dr. Paulo Eduardo Barni
Membro titular da banca/UERR

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

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

Dr. Tiago Monteiro Condé
Membro titular da banca/UERR

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto “Crescimento e mortalidade de árvores em florestas ecotonais de Roraima: efeito das condicionantes ambientais e da variabilidade climática (Proc. CNPq n. 403591/2016-3)”.

Ao Projeto PELD (CNPq / CAPES / FAPs / BC-Fundo Newton; Proc. N. 441575/2016-1) pela concessão da minha bolsa de estudo.

Ao INPA pelo apoio financeiro prestado através do projeto institucional “Ecologia e Manejo dos Recursos Naturais das Florestas e Savanas de Roraima (PPI-INPA 015/122)”.

Ao Núcleo de Roraima (NAPRR) do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, base física do meu doutoramento, por todo aporte e apoio logístico ao longo de meu período de estudos.

Ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais - PRONAT da Universidade Federal de Roraima que me possibilitou cursar o doutorado.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) representado por Bruno Campos, Benjamin Luz e Marcelo Carvalho que prestaram todo o apoio logístico nas campanhas de campo na ESEC Maracá, bem como as autorizações oficiais para este estudo (Autorização ICMBio, número 52071- 4).

Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade – PPBio pela disponibilização do sítio de pesquisa para realização do estudo.

Ao meu orientador Prof. Dr. Reinaldo Imbrozio Barbosa (INPA/Roraima) ao qual tenho admiração pela pessoa e profissional que é. O professor Reinaldo me orientou, ensinou e acreditou na minha capacidade de realizar bons trabalhos. Aprendi muito com ele a cada conversa que tivemos, seja falando de trabalho ou da vida pessoal, pois tenho ouvido os seus conselhos e sugestões. Ele é a pessoa que não mediu esforços para que eu pudesse cursar o doutorado e sempre esteve torcendo por minhas vitórias. Por essas e outras razões, serei grato por toda a minha vida.

Ao Prof. Dr. Valdinar Ferreira Melo (UFRR/POSAGRO) por contribuir no desenvolvimento do trabalho. O professor Valdinar me propiciou conhecimentos voltados para a ciência do solo, tendo a oportunidade de cursar disciplinas e discutir alguns conceitos sobre pedologia. Além disso, ele sempre esteve à disposição de me ajudar no que precisei ao longo desses quatro anos.

Ao Prof. Dr. Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno (INPA/Roraima) pelos ensinamentos e por contribuir profundamente no desenvolvimento do trabalho. Pedro foi um dos principais parceiros no apoio do desenvolvimento das análises estatísticas da tese. Tenho aprendido muito e adquirido muita experiência com o ele. Pedro é uma pessoa que sempre esteve à disposição para me ajudar e pelo qual também serei muito grato.

A Prof. Dra. Mariane Bosholn (colaboradora do INPA/Roraima) pelos ensinamentos e por contribuir em vários momentos do trabalho. Mariana uma colaboradora ativa no desenvolvimento do estudo sobre dinâmica florestal. Foi muito bom trabalhar e aprender várias nuances científicas com ela. Serei sempre muito grato a ela.

A Prof. Dra. Lidiany Camila da Silva Carvalho que junto com o Prof. Reinaldo concebeu e deu início ao projeto que derivou a execução de diferentes caminhos de pesquisa em Maracá. Apesar da distância por estar morando na Inglaterra, saliento que aprendi muito e adquiri vasta experiência com seus ensinamentos. Lidiany também é uma das pessoas pelas quais sempre serei muito grato.

Ao Prof. Dr. Rodrigo Leonardo Costa de Oliveira (Universidade Estadual de Roraima - UERR) pelos ensinamentos e por contribuir profundamente para a minha aquisição de experiência em docência no ensino superior. Rodrigo foi um dos principais parceiros durante o meu doutoramento, proporcionando espaços e saberes para que eu pudesse fortalecer a minha base científica. Tenho aprendido muito com o ele. Rodrigo é uma pessoa que sempre esteve à disposição para me ajudar e pelo qual também serei muito grato.

Aos professores do PRONAT que contribuíram profundamente por meio da aplicação das disciplinas.

Aos meus colegas de projeto, Hugo Leonardo Sousa Farias, Carlos Darwin Angulo Villacorta, Arthur Camurça Citó, Ricardo Oliveira Perdiz e Andressa Sampaio Oliveira,

que contribuíram disponibilizando informações e dados de suas atividades acadêmicas particulares (campo e laboratório) para o bom desenvolvimento da tese.

Aos auxiliares de campo Ricardo Patricio de Souza e Glebison Calixto da Silva, ambos da Comunidade Indígena do Boqueirão, pelo imenso serviço prestado com responsabilidade, além de sempre garantirem nossa segurança no sítio de pesquisa.

A minha mãe Zilda Rodrigues Silva que sempre foi o alicerce de toda a minha caminhada concedendo-me muito amor e carinho. A minha mãe é um exemplo de pessoa a qual serve de espelho para a minha caminhada, tanto pessoal quanto profissional.

A minha filha Dara Hadassa que tem sido fonte de inspiração por meio do seu amor e carinho. Ela é a pessoa que me incentiva a lutar a cada dia. Seus sorrisos, abraços e beijos me tornam uma pessoa feliz em todos os momentos da minha vida.

Aos meus irmãos, irmã e sobrinhas que me apoiam a cada tomada de decisão que eu tenha.

A Deus que tem proporcionado para minha vida: saúde, paz, amor, perseverança etc. Sem ele, eu não chegaria até aqui e a minha vida não teria sentido.

Enfim, a todos que direta ou indiretamente buscaram ajudar ou contribuir com as atividades desta pesquisa, muito obrigado.

RESUMO

Efeitos das mudanças climáticas sobre a estrutura, crescimento e mortalidade de árvores em florestas tropicais sob distintas condicionantes ambientais precisam ser melhor elucidados em toda a Amazônia brasileira. Os estudos de monitoramento espaço-temporais da demografia arbórea vêm sendo crucial para entender como a estrutura e a composição das espécies de florestas tropicais respondem às variações climáticas globais. Nesse sentido, este estudo teve por objetivo determinar o efeito das condicionantes ambientais e da variação climática sobre as taxas vitais (crescimento, recrutamento e mortalidade) de indivíduos arbóreos de florestas ecotonais do centro-oeste de Roraima entre os anos de 2016-2020. As taxas vitais desse período foram correlacionadas à luz de variáveis independentes: (i) estruturais (diâmetro, densidade de indivíduos, altura, riqueza e composição de espécies), (ii) ambientais (textura e fertilidade do solo, topografia) e (iii) climáticas (cumulative water déficit = CWD, sea surface temperature = SST). Tanto as variáveis dependentes (taxas vitais) quanto as variáveis independentes estruturais e ambientais foram derivadas de 129 parcelas (10 m x 50 m; 6.45 ha) instaladas em um gradiente hidro-edáfico caracterizado por florestas de ecótono (florestas ombrófilas + sazonais) dispersas no leste da Ilha de Maracá, estado de Roraima. As variáveis independentes climáticas foram obtidas livremente de bancos de dados disponibilizados na rede mundial de computadores. Censos demográficos anuais foram realizados nas 129 parcelas, onde todos os indivíduos arbóreos (árvores + palmeiras; diâmetro do caule $\geq 10\text{cm}$) foram medidos e identificados taxonomicamente. Para alcançar o objetivo geral do estudo, a investigação cumpriu quatro objetivos específicos que representam capítulos individuais do trabalho: (i) composição florística; (ii) estrutura florestal (densidade e altura das árvores); (iii) estruturação da comunidade (riqueza e composição de espécies) e (iv) dinâmica florestal (taxas vitais). Os resultados do capítulo I revelaram que a composição florística das parcelas utilizadas como amostras é caracterizada por 42 famílias botânicas e 140 espécies e morfo-espécies. *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae), *Pradosia surinamensis* (Eyma) T. D. Penn. (Sapotaceae) e *Ecclinusa guianensis* Eyma (Sapotaceae) foram as espécies com maior índice de importância (~25%), correspondendo a mais de 36% de dominância. O capítulo II demonstrou que a matéria orgânica do solo e a soma das bases explicaram 16% da variação na densidade das árvores, enquanto a própria densidade das árvores e a soma das bases extraíveis explicaram 13% da variação na altura média das árvores. O

capítulo III indicou que a riqueza e composição das espécies responderam aos mesmos fatores ambientais: altitude, teor de argila e soma dos micronutrientes no solo. Essas variáveis afetaram a composição das espécies direta e indiretamente, através da abundância de *P. gracilipes*. Em particular, esta última suprimiu a riqueza de espécies, independentemente das condições do solo. Esses resultados sustentam a hipótese de que filtros abióticos e interações bióticas moldam as comunidades arbóreas estudadas e que *P. gracilipes* pode ser considerada uma espécie indicadora de condições hidro-edáficas, mas também deve ser vista como uma propulsora da estrutura da comunidade arbórea. Por fim, o capítulo IV indicou que a dinâmica florestal variou anualmente em função do número de caules e da biomassa viva acima do solo (AGB) levando em consideração o período entre janeiro/2016 a janeiro/2020 nas 129 parcelas permanentes. O número de indivíduos vivos foi reduzido em 4,6%, passando de 3041 (2016) para 2902 (2020) considerando os três grupos arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*) definidos para a floresta de ecótono estudado. O total de AGB, considerando os três grupos arbóreos, decaiu de 295,76 Mg ha⁻¹ para 287,97 Mg ha⁻¹ (-7,79 Mg ha⁻¹; -2,63%). Essa redução foi decorrente de uma alta taxa de mortalidade no período (1,94%) associada ao baixo recrutamento (R = 0,77%). A taxa de mudança total de AGB dos três grupos arbóreos foi condicionada pela soma dos micronutrientes (Fe, Zn, Mn, B, Cu; mg kg⁻¹). Quando os grupos arbóreos foram analisados separadamente, observou-se que cada um respondeu a diferentes fatores ambientais. O conteúdo de fósforo (P) afetou a taxa de mudança de AGB das Palmeiras enquanto o teor de argila e a soma de nutrientes afetou o grupo das Árvores. A taxa de mudança total da AGB dos grupos arbóreos não foi condicionada estatisticamente pelos descritores climáticos (CWD, SST), muito embora a resposta gráfica tenha indica um tempo de retardo (1-2 anos) na resposta da floresta aos estresses climáticos, em especial os de anos secos. Os resultados gerais da investigação melhoram nosso entendimento sobre a dinâmica (crescimento, recrutamento e mortalidade) das florestas de ecótono do norte da Amazônia brasileira, podendo serem utilizados como base de informações para construção de políticas públicas direcionadas à mitigação dos efeitos negativos do aquecimento global nas áreas florestais da Amazônia.

Palavras-Chave: inventário florestal, dinâmica florestal, censo arbóreo, gradiente hidro-edáfico, estrutura da comunidade, biomassa, carbono

ABSTRACT

Effects of climate change on the structure, growth and mortality of trees in tropical forests under different environmental conditions need to be better elucidated throughout the Brazilian Amazon. Spatio-temporal monitoring studies of tree demography have been crucial to understand how the structure and composition of tropical forest species respond to global climate variations. In this sense, this study aimed to determine the effect of environmental conditions and climate variation on the vital rates (growth, recruitment and mortality) of arboreal individuals from ecotonal forests in the central-west of Roraima between the years 2016-2020. The vital rates of this period were correlated in the light of independent variables: (i) structural (diameter, density of individuals, height, richness and composition of species), (ii) environmental (texture and soil fertility, topography) and (iii) (cumulative water deficit = CWD, sea surface temperature = SST). Both the dependent variables (vital rates) and the structural and environmental independent variables were derived from 129 plots (10 mx 50 m; 6.45 ha) installed in a hydro-edaphic gradient characterized by ecotone forests (ombrophilic + seasonal forests) dispersed in the east of Maracá Island, state of Roraima. The climate independent variables were obtained freely from databases available on the world wide web. Annual demographic census surveys were carried out on 129 plots, where all tree individuals (trees + palms; stem diameter $\geq 10\text{cm}$) were measured and identified taxonomically. To reach the general objective of the study, the investigation fulfilled four specific objectives that represent individual chapters of the work: (i) floristic composition; (ii) forest structure (density and height of trees); (iii) community structuring (species richness and composition) and (iv) forest dynamics (vital rates). The results of chapter I revealed that the floristic composition of the plots used as samples is characterized by 42 botanical families and 140 species and morpho-species. *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae), *Pradosia surinamensis* (Eyma) T. D. Penn. (Sapotaceae) and *Ecclinusa guianensis* Eyma (Sapotaceae) were the species with the highest importance index ($\sim 25\%$), corresponding to more than 36% dominance. Chapter II demonstrated that the organic matter of the soil and the sum of the bases explained 16% of the variation in the density of the trees, while the density of the trees and the sum of the extractable bases explained 13% of the variation in the average height of the trees. Chapter III indicated that the species richness and composition responded to the same environmental factors: altitude, clay content and the sum of

micronutrients in the soil. These variables affected species composition directly and indirectly, through the abundance of *P. gracilipes*. In particular, the latter suppressed species richness, regardless of soil conditions. These results support the hypothesis that abiotic filters and biotic interactions shape the studied tree communities and that *P. gracilipes* can be considered an indicator species of hydro-edaphic conditions, but it should also be seen as a propeller of the structure of the tree community. Finally, Chapter IV indicated that the forest dynamics varied annually according to the number of stems and the above-ground living biomass (AGB) taking into account the period between January/2016 to January/2020 in the 129 permanent plots. The number of living individuals was reduced by 4.6%, from 3041 (2016) to 2902 (2020) considering the three arboreal groups (Palms, Trees and *P. gracilipes*) defined for the studied ecotone forest. The total AGB, considering the three tree groups, decreased from 295.76 Mg ha⁻¹ to 287.97 Mg⁻¹ (-7.79 Mg ha⁻¹; -2.63%). This reduction was due to a high mortality rate in the period (1.94%) associated with low recruitment (R = 0.77%). The rate of total AGB change of the three tree groups was conditioned by the sum of the micronutrients (Fe, Zn, Mn, B, Cu; mg kg⁻¹). When the tree groups were analyzed separately, it was observed that each responded to different environmental factors. The content of phosphorus (P) affected the rate of change of AGB of the Palmeiras while the clay content and the sum of nutrients affected the group of Trees. The total rate of change of AGB of tree groups was not statistically conditioned by the climatic descriptors (CWD, SST), although the graphical response indicates a delay time (1-2 years) in the forest's response to climatic stresses, especially in those of dry years. The general results of the investigation improve our understanding of the dynamics (growth, recruitment and mortality) of ecotone forests in northern Brazilian Amazon, and can be used as an information base for the construction of public policies aimed at mitigating the negative effects of global warming in forest areas in the Amazon.

Keywords: forest inventory, forest dynamics, arboreal census, hydro-edaphic gradient, community structure, biomass, carbon

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1. FLORISTIC COMPOSITION IN ECOTONE FORESTS IN NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA: PRELIMINARY DATA

Figure 1 Study area with emphasis on the PPBio research grid (Maracá), Roraima, northern Brazilian Amazonia..... 26

ARTIGO 2. EFFECT OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND BIOTIC INTERACTIONS IN THE FOREST STRUCTURE OF A NORTHERN AMAZONIA ECOTONE

Figure 1 Geographic location of 129 permanent plots on the eastern of Maracá Island, state of Roraima, northern Brazilian Amazonia. 51

Figure 2 Relationship between tree density and (A) soil organic matter content, and (B) soil base sum in an ecotonal landscape in Northern Amazonia. Each point represents one sampling plot (n = 129). Lines represent regression fits. 55

Figure 3 Relationship between mean tree height and (A) tree density, and (B) soil base sum in an ecotonal landscape in Northern Amazonia. Each point represents one sampling plot (n = 129). Lines represent regression fits. 56

Figure 4 Path diagram showing hypothetical relations between forest structure and topographic and soil features in an ecotonal landscape in Northern Amazonia (n = 129). Each arrow represents one hypothetical effect. Grey arrows indicate statistically non-supported effects ($P > 0.05$); black arrows indicate statistically supported, positive effects; and red arrows indicate statistically supported, negative effects. Arrow width is proportional to effect size, given by the standardized regression (or path) coefficients (numbers near arrows). SOM = soil organic matter. 57

ARTIGO 3. ENVIRONMENTAL FILTERS AFFECTING SPECIES RICHNESS AND SPECIES COMPOSITION IN ECOTONE FORESTS OF NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA

Figure 1 Geographic location of 129 permanent plots on the eastern of Maracá Island, state of Roraima, northern Brazilian Amazonia. 51

Figure 2 Relationship between tree density and (A) soil organic matter content, and (B) soil base sum in an ecotonal landscape in Northern Amazonia. Each point represents one sampling plot (n = 129). Lines represent regression fits. 55

Figure 3 Relationship between mean tree height and (A) tree density, and (B) soil base sum in an ecotonal landscape in Northern Amazonia. Each point represents one sampling plot (n = 129). Lines represent regression fits. 56

Figure 4 Path diagram showing hypothetical relations between forest structure and topographic and soil features in an ecotonal landscape in Northern Amazonia (n = 129). Each arrow represents one hypothetical effect. Grey arrows indicate statistically non-supported effects ($P > 0.05$); black arrows indicate statistically supported, positive effects; and red arrows indicate statistically supported, negative effects. Arrow width is proportional to effect size, given by the standardized regression (or path) coefficients (numbers near arrows). SOM = soil organic matter. 57

ARTIGO 4. THE ROLE OF ENVIRONMENTAL FILTERS AND CLIMATE VARIABILITY ON THE RATE OF CHANGE OF BIOMASS/CARBON IN ECOTONIC FORESTS IN NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA

Figure 1 Área de estudo indicando a grade do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) e localização geográfica de 129 parcelas permanentes distribuídas em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. 103

Figure 2 Distribuição de caules e biomassa total acima do solo (AGB) em classes de diâmetro de três grupos arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*) nas 129 parcelas permanentes distribuídas em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. 110

Figure 3 Variação das taxas de recrutamento (R), mortalidade (M) e de rotatividade (ChN) de caules e variação das taxas de ganho (GainAB), perda (LostAB) e de mudança (ChAGB) da biomassa dos diferentes grupos arbóreos entre os anos 2016-2020 nas 129 parcelas permanentes distribuídas em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. 112

Figure 4 Relação parcial entre a taxa de mudança de biomassa e a soma de micronutrientes em plantas (palmeiras, árvores e *P. gracilipes*) em 129 parcelas de uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. Os valores do eixo x encontram-se na escala original, enquanto os valores do eixo y representam os resíduos controlados para as demais variáveis preditoras (altitude, argila, fosforo e soma de bases). A linha azul representa a linha de tendência. 115

Figure 5 Relação parcial entre a taxa de mudança de biomassa e fósforo em palmeiras amostradas em 129 parcelas de uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. Os valores do eixo x encontram-se na escala original, enquanto os valores do eixo y representam os resíduos controlados para as demais variáveis preditoras (altitude,

argila, soma de bases, e soma de micronutrientes). A linha azul representa a linha de tendência..... 116

Figure 6 Relação parcial entre a taxa de mudança de biomassa, (A) porcentagem de argila, e (B) soma de micronutrientes do solo em árvores amostradas em 129 parcelas de uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. Os valores do eixo x encontram-se na escala original, enquanto os valores do eixo y representam os resíduos controlados para as demais variáveis preditoras (altitude, argila e soma de bases). A linha azul representa a linha de tendência. 116

Figure 7 Relação entre taxas de mudança no estoque de biomassa/carbono e variação das condições climáticas tomando como base o déficit acumulativo de água (CWD) em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. 118

Figure 8 Relação entre taxas de mudança no estoque de biomassa/carbono e os episódios de anomalias da temperatura da superfície do mar (SST) no Atlântico tropical N/S (episódios frios, episódios normais e episódios quentes) em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. 118

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1. FLORISTIC COMPOSITION IN ECOTONE FORESTS IN NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA: PRELIMINARY DATA

Table 1 List of the most important arboreal families observed for eastern Maracá Island, where: Abundance = number of stems ≥ 10 cm in diameter; BA = total basal area (m²); ReAb = relative abundance (%); ReFq = relative frequency (%); ReDo = relative dominance (%); FIV = family importance value (%) representing the mean between ReAb, ReFq and ReDo. Raw data can be accessed on the GBIF website (Silva et al. 2019). 30

Table 2 List of the most important arboreal species (stem diameter ≥ 10 cm) observed on eastern Maracá Island, northern Brazilian Amazonia, where: Density = stem density (absolute and relative), Dominance = BA in m² (absolute and relative). Frequency = number of plots where the species was observed (relative), IVI = importance value index (mean between %Density, % Dominance, %Frequency). The raw data can be accessed on the GBIF website (Silva et al. 2019). 31

Table 3 Mean and standard deviation of structural parameters (stem diameter and total height) observed in ecotone forests of eastern Maracá Island, northern Brazilian Amazonia..... 33

ARTIGO 2. EFFECT OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND BIOTIC INTERACTIONS IN THE FOREST STRUCTURE OF A NORTHERN AMAZONIA ECOTONE

Table 1. Regression models relating descriptors of forest structure to topographic and soil features in an ecotonal landscape in Northern Amazonia (n = 129). Model coefficients are unstandardized. Numbers in bold represent statistically significant effects (P < 0.05). SOM = soil organic matter. 57

ARTIGO 3. ENVIRONMENTAL FILTERS AFFECTING SPECIES RICHNESS AND SPECIES COMPOSITION IN ECOTONE FORESTS OF NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA

Table 1. Regression models relating descriptors of forest structure to topographic and soil features in an ecotonal landscape in Northern Amazonia (n = 129). Model coefficients are unstandardized. Numbers in bold represent statistically significant effects (P < 0.05). SOM = soil organic matter. 57

ARTIGO 4. THE ROLE OF ENVIRONMENTAL FILTERS AND CLIMATE VARIABILITY ON THE RATE OF CHANGE OF BIOMASS/CARBON IN ECOTONIC FORESTS IN NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA

Table 1 Estimativas do número total de caules (N) e biomassa total acima do solo (AGB, Mg ha⁻¹) dos componentes arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*) nas 129 parcelas permanentes distribuídas nas florestas ecotonais do leste da Ilha de Maracá. 109

Table 2 Variação das taxas de recrutamento (R), mortalidade (M) e de rotatividade (ChN) de caules e variação das taxas de ganho (GainAB), perda (LostAB) e de mudança (ChAGB) da biomassa dos diferentes grupos arbóreos entre os anos 2016-2020 nas 129 parcelas permanentes distribuídas nas florestas ecotonais do leste da Ilha de Maracá. 113

Table 3 Modelos de regressão relacionando a taxa de mudança da biomassa de plantas entre os censos 1 e 5. Os modelos (total, palmeira, Árvores e *P. gracilipes*) foram realizados usando a taxa de mudança média de cada parcela (n = 129) em paisagem de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. Os coeficientes dos modelos são padronizados. Os números em negrito representam efeitos estatisticamente significativos (P <0.05). 114

Table 4 Relação entre taxas de mudança da biomassa (ChAGB) e variação das condições climáticas tomando como base o déficit acumulativo de água (CWD) em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira.....117

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	16
2 ARTIGO 1 - FLORISTIC COMPOSITION IN ECOTONE FORESTS IN NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA: PRELIMINARY DATA.....	19
2.1 ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA BIODIVERSITY DATA JOURNAL ..	19
2.1.1 (Qualis CAPES Classificação B1 na Área Interdisciplinar).	19
3 ARTIGO 2 - EFFECT OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND BIOTIC INTERACTIONS IN THE FOREST STRUCTURE OF A NORTHERN AMAZONIA ECOTONE	44
3.1 ARTIGO EM PREPARAÇÃO PARA SER ENVIADO PARA À REVISTA ACTA AMAZÔNICA	44
3.1.1 (Qualis CAPES Classificação B1 nas Áreas de Ciências Ambientais e Interdisciplinar).....	44
4 ARTIGO 3. ENVIRONMENTAL FILTERS AFFECTING SPECIES RICHNESS AND SPECIES COMPOSITION IN ECOTONE FORESTS OF NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA.....	70
4.1 ARTIGO EM PREPARAÇÃO PARA SER ENVIADO AO BOLETIM DO MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI (CIÊNCIAS NATURAIS).....	70
4.1.1 Qualis CAPES Classificação B3 na Área de Ciências Ambientais	70
5 ARTIGO 4. EFEITO DOS FILTROS AMBIENTAIS E DA VARIABILIDADE CLIMÁTICA NO CRESCIMENTO, MORTALIDADE E RECRUTAMENTO DE ÁRVORES EM FLORESTAS DO ECÓTONO NORTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA	94
5. 1 ARTIGO EM PREPARAÇÃO PARA SER ENVIADO À REVISTA FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT	94
5.1.1 Qualis CAPES Classificação A2 na Área Interdisciplinar	94
CONCLUSÃO GERAL	141

1 INTRODUÇÃO GERAL

Efeitos das mudanças climáticas sobre o crescimento e a mortalidade de árvores em florestas tropicais sob distintas condicionantes ambientais precisam ser melhor elucidados em toda a Amazônia brasileira. Os avanços que vêm sendo realizados nos últimos anos na região têm indicado, na média, uma provável redução dos estoques de carbono florestais e a conseqüente perda do poder mitigador do aquecimento global. Por outro lado, no nível da análise individual de cada ecossistema, os resultados não seguem totalmente esse padrão, com algumas regiões e tipos florestais apresentando resultado inverso. Esse fato vem sendo creditado às características ambientais divergentes entre os diferentes ecossistemas amazônicos que, em sinergia com as mudanças climáticas, pode proporcionar resultados discrepantes da média geral para a região.

Os grandes conjuntos de dados ainda são carentes de espacialidade (maior número de ecossistemas estudados), temporalidade (maior número de anos de investigação) e abundância de parcelas permanentes monitoradas (maior número de unidades amostrais), para que a modelagem dos efeitos micro e macrorregionais seja capaz de prever com maior acurácia a dinâmica do carbono florestal no longo prazo. Neste contexto, as florestas ecotonais (áreas de tensão ecológica em zonas de contato entre florestas ombrófilas, decíduais, semidecíduais e savanas) são os ecossistemas mais pobremente estudados na região, embora constituam aproximadamente 15% do total de ecossistemas florestais da Amazônia. Este conjunto de tipos florestais é um dos mais afetados por extração seletiva de madeira, desmatamento e incêndios florestais, em especial aqueles situados nas zonas periféricas representadas pelos Arcos Sul e Norte do Desmatamento na Amazônia.

No estado de Roraima (Arco Norte), as florestas ecotonais são historicamente mais propensas a distúrbios antropogênicos devido à expansão do desmatamento regional estar ligado aos grandes eixos rodoviários e à proximidade de centros urbanos locais. Essa característica espacial faz com que este conjunto de tipos florestais fique ainda mais sensível ao efeito das mudanças climáticas (por exemplo, maior mortalidade e menor taxa de crescimento) devido à própria resposta ecossistêmica diante de condicionantes adversas mais frequentes (por exemplo, estações secas mais longas) associada com a atividade humana de alto impacto na floresta (desmatamentos e

incêndios). Por causa disso, os dados dos estoques e da dinâmica do carbono nos ecossistemas florestais locais podem ser considerados incompletos e as estimativas locais carregadas de maiores incertezas, sendo amplificadas pelo déficit de conhecimento sobre as relações do solo e do clima com o tipo florestal.

Apesar dos avanços realizados desde 2006/2007 com a instalação de duas grades de pesquisa do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio; ESEC Maracá e PARNA Viruá) em Roraima, o monitoramento e as estimativas de biomassa viva e morta acima do solo em florestas do ecótono não perturbadas ainda são em número reduzido, e merecem maior esforço devido ao ritmo acelerado de alterações antropogênicas na região. Monitorar a demografia arbórea, espacialmente e temporalmente, é crucial para entender como a estrutura e a composição das espécies de florestas ecotonais responderão às novas condições climáticas (e.g. mais extremas). Neste contexto, é importante entender também como essa resposta irá comprometer a dinâmica dos estoques de carbono dentro de distintas condicionantes ambientais. A geração de informações mais precisas sobre os efeitos de diferentes condicionantes ambientais e mudanças climáticas no incremento, recrutamento e mortalidade arbórea em florestas ecotonais de Roraima são úteis para subvencionar os relatórios de dinâmica do carbono em ecossistemas florestais da Amazônia. Além disso, o melhor entendimento da dinâmica do carbono nos ecossistemas ecotonais do extremo norte da Amazônia, também pode subsidiar medidas mais eficazes de conservação ambiental, combate ao efeito estufa e mitigação dos efeitos da antropização na região, em especial dentro da temática relacionada aos impactos do aquecimento global nas florestas locais/regionais. Por fim, a valoração, dentro do conceito geral dos serviços ambientais, do conjunto de tipos florestais ecotonais em Roraima é uma forma de resgatar a importância ambiental destes ecossistemas na Amazônia e uma tentativa de evitar sua rápida erosão.

Com o intuito de reduzir o déficit de informações em zonas florestais do ecótono norte da Amazônia, esse estudo construiu a seguinte hipótese de trabalho: filtros (condicionantes) ambientais e variabilidade climática afetam o crescimento, a mortalidade e o recrutamento de árvores em florestas ecotonais no norte de Roraima. A distribuição dessas florestas é determinada pela variação hidro-edáfica (periodicidade do lençol freático e textura/fertilidade do solo), onde fitofisionomias florestais

estabelecidas nas áreas com maiores restrições (maior período de inundação, solos mais pobres e arenosos) resultam em parâmetros estruturais (e.g. diâmetro do caule) distintos dos de menores restrições, com a variação climática afetando de forma diferenciada crescimento, recrutamento e mortalidade de árvores. Para testar essa hipótese a investigação foi realizada em 129 parcelas permanentes com área amostral individual de 500 m², com ampla distribuição espacial ao longo das trilhas de caminhada leste-oeste da grade de pesquisa do PPBio situada na ESEC Maracá. Este conjunto de parcelas é aditivo às 30 parcelas permanentes padrão (1 ha cada uma) já instaladas nesta grade do PPBio, servindo não apenas para aumentar o número de indivíduos arbóreos monitorados, mas também para propiciar análises temporais anuais (curto prazo) que possibilitam averiguar de melhor forma os efeitos da variabilidade climática nas taxas vitais de espécies mais/menos tolerantes a eventos extremos pontuais (e.g. El Niño).

Para testar a hipótese supracitada, o estudo foi dividido em quatro capítulos (artigos) que correspondem aos seguintes objetivos específicos: (1) composição florística (artigo 1), onde foram investigados quais elementos florísticos compõem as parcelas permanentes amostradas; (2) estrutura da floresta (densidade e altura das árvores) (artigo 2), onde foram investigados os efeitos do solo (textura e fertilidade) e da topografia (altitude) nos parâmetros estruturais; (3) papel da espécie *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae) na estruturação da comunidade (artigo 3), averiguando o efeito da abundância de *P. gracilipes* sobre riqueza e composição de espécies; e (4) dinâmica florestal (artigo 4), onde foram analisados os efeitos das condicionantes ambientais e da variabilidade climática nas taxas vitais dos elementos arbóreos amostrados.

**2 ARTIGO 1 - FLORISTIC COMPOSITION IN ECOTONE FORESTS IN
NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA: PRELIMINARY DATA**

2.1 ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA BIODIVERSITY DATA JOURNAL

2.1.1 (Qualis CAPES Classificação B1 na Área Interdisciplinar).

Floristic composition in ecotone forests in northern Brazilian Amazonia: preliminary data

Williamar Rodrigues Silva[‡], Carlos Darwin Angulo Villacorta[§], Ricardo Oliveira Perdiz[|], Hugo Leonardo S. Farias[‡], Andressa Sampaio Oliveira[‡], Arthur Camurça Citó[¶], Lidiany Camila Silva Carvalho[#], Reinaldo Imbrozio Barbosa

[‡] UFRR/PRONAT, Boa Vista-RR, Brazil

[§] Centro de Investigación, Enseñanza y Producción Agroforestal - CEPIAGRY, Yurimaguas, Peru

[|] INPA/PPGBOT, Manaus-AM, Brazil

[¶] INPA/NAPRR, Boa Vista-RR, Brazil

[#] University of Exeter, Exeter, United Kingdom

Citation: Silva WR, Villacorta CDA, Perdiz RO, Farias HLS, Oliveira AS, Citó AC, Carvalho LCS, Barbosa RI (2019) Floristic composition in ecotone forests in northern Brazilian Amazonia: preliminary data. *Biodiversity Data Journal* 7:e47025. <https://doi.org/10.3897/BDJ.7.e47025>

Abstract

Background

Ecotone has been defined as “*a multi-dimensional environmentally stochastic interaction zone between ecological systems with characteristics defined in space and time, and by the strength of the interaction*” (Hufkens et al. 2009). This is a known concept to define transitional zones between two or more ecological communities, ecosystems or biotic regions. Ecotone forests, dispersed in northern Brazilian Amazonia, are natural formations which have been largely affected by anthropogenic impacts, such as deforestation and fire. Maracá Ecological Station, State of Roraima, Brazil, is a protected area with extensive representations of ecotone forests in this region of the Amazonia. Forest inventories and floristic surveys are important as they extend

our knowledge (1) of forest structure and tree species composition and (2) of tree and palm species ecology in this region of the Amazonia. Both improve our ability to predict changes in plant diversity, considering the future scenarios of climate change in comparison with previous surveys performed in Maracá.

New information

We present a forest inventory carried out in 129 plots (10 m x 50 m; 6.45 ha in total) dispersed in a grid (5 km x 5 km) located in a forest zone ecotone in the eastern part of Maracá Ecological Station. All stems (tree + palm) with diameter at breast height ≥ 10 cm were recorded, identified and measured. A total of 3040 stems were recorded (tree = 2815; palm = 225), corresponding to 42 botanic families and 140 identified species. Seven families and 20 genera contained unidentified taxa (12.2%). Sapotaceae (735 stems; 10 species), Leguminosae (409; 24) and Rubiaceae (289; 12) were the most abundant families. *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae), *Pradosia surinamensis* (Eyma) T.D.Penn. (Sapotaceae) and *Ecclinusa guianensis* Eyma (Sapotaceae) were the species with the highest importance value index ($\sim 25\%$). The dominance (m ha) of these species corresponds to $> 36\%$ of the total value observed in the forest inventory. Our dataset provides complementary floristic and structure information on tree and palm in Maracá, improving our knowledge of this Amazonian ecotone forest.

Keywords: Amazon, Brazil, forest inventory, Maracá Island, palms, Roraima, tree species

Introduction

The Pan-Amazon or Continental Amazon has the largest tropical forest area on the planet with > 6 million km (MapBiomias 2019, WWF 2019). Estimates based on $>$

1,100 permanent plots scattered throughout the region indicate that the tree richness ranges between 7-10,000 species occupying a great diversity of habitats (Cardoso et al. 2017, ter Steege et al. 2019). Brazilian Amazonia accounts for the largest physical area of this region (Salati and Vose 1984; $> 5 \times 10^6$ km²). However, it has been long threatened by a series of anthropogenic impacts, such as the replacement of native forest by pasture and soybean planting (Almeida et al. 2016, Fearnside 2006), combined with an increase in burned areas of primary and secondary forests (Alencar et al. 2015, Aragão et al. 2018, Barni et al. 2015). Modern anthropogenic activities, associated with global warming, have a negative effect on tree diversity and reduce the conservation status of Amazonian forests (Barlow et al. 2016, Esquivel-Muelbert et al. 2019). Despite having large areas of ombrophilous forests, the ecotone forests are important ecological areas because they occupy the peripheral zone to the Amazon basin (Central Amazonia) and are considered as the forest formations most impacted by anthropogenic activities in the Southern (Marques et al. 2019, Nogueira et al. 2015) and Northern (Barni et al. 2015, Santos et al. 2013) Amazonian "arcs of deforestation". The accelerated increase of anthropogenic activities within the Amazonian ecotones has been a major contributor to the fact that the region as a whole is now approaching to the "tipping point", limiting forest growth and potentially favouring low-density environments when compared to those currently supported by the region (Lovejoy and Nobre 2018).

Several floristic surveys and forest inventories have been carried out in these peripheral regions, especially from 1980-1990 (Nelson and Oliveira 2001). However, this period was insufficient to accumulate realistic information on forest structure and floristic in view of the continuous advance of anthropogenic activities. This impedes the

reliable characterization of plant diversity in these peripheral Amazonian regions. One such area is the State of Roraima, located in the northern part of the Brazilian Amazonia. This ~225,000 km area contains ecotone forest zones of great geocological importance because they are located between Guiana Shield (highland savannas and tropical dry forests) and Central Amazonia (lowland tropical forests) (Barbosa and Bacelar-Lima 2008, Oliveira et al. 2017), which gives them a unique phylogeographical and ecoevolutionary history, where a high degree of endemism is observed and unique vegetation sets exist (Nascimento and Proctor 1997, Milliken and Ratter 1998). However, the region has received few forest inventories and floristic surveys (Suppl. material 1); main of them are associated with the monodominant forests (Nascimento and Proctor 1997, Nascimento et al. 1997), campinas and campinaranas (Barbosa and Ferreira 2004, Damasco et al. 2013) and forest fragments dispersed in savannas (Sette-Silva 1993, Santos et al. 2013, Jaramillo 2015).

In an attempt to expand studies on plant diversity in this part of the Amazon, two PPBio (Biodiversity Research Program, <https://ppbio.inpa.gov.br>) 25-km research grids were installed in areas defined as ecotone forests in Roraima taking into account the Brazilian Vegetation Classification System (Brazil-IBGE 2012): Maracá Ecological Station and Viruá National Park. Both are protected areas under Brazilian government management. Surveys of structure (vertical and horizontal) and tree species composition of the main forest types of these research grids have been expanded in Maracá (Nascimento et al. 2014, Nascimento et al. 2017, Villacorta 2017) and Viruá (Damasco et al. 2013, Barbosa et al. 2017). Accordingly, the current study provides preliminary data from a forest inventory carried out in the Maracá research grid. These data expand

the scale of floristic and structural observations in this northern Amazonian ecotone zone from those initiated by Milliken and Ratter (1998) and Nascimento et al. (1997).

Project description

Title: "*Tree growth and mortality in Roraima ecotonal forests*" (Crescimento e mortalidade de árvores em florestas ecotonais de Roraima). The dataset is associated with the PhD thesis of Williamar Rodrigues Silva (Analysis of environmental conditions and climate variability on tree growth and mortality in ecotonal forests of Maracá Island, Roraima), PRONAT/UFRR, Boa Vista, Roraima, Brazil.

Personnel: Williamar Rodrigues Silva

Study area description: The dataset was constructed from a forest inventory conducted in the ecotone forests of eastern Maracá Island, state of Roraima, northern Brazilian Amazonia: 3.360086 N to 3.405148 N/-61.44169 W to -61.48583 W (Fig. 1; figure was constructed using QGIS 2019 free software). A mosaic of ombrophilous and seasonal (deciduous and semideciduous) forest types predominates in this region. Maracá Island is part of the Maracá Ecological Station, a Brazilian protected area (~ 101,000 ha), located between two channels of the Rio Uraricoera (Maracá and Santa Rosa). The study region is a continuum of ecotone forests that have contact with the largest savanna area in northern Brazilian Amazonia (Barbosa et al. 2007, Barbosa and Campos 2011). Although it was inhabited until the mid-1970s (Proctor and Miller 1998) and there has been an increase in anthropogenic pressures in adjacent regions (Couto-Santos et al. 2014), the conservation status of Maracá remains excellent and the area may be considered an important representative of mature forest tree species diversity for the region. Eastern Maracá soil classes are directly related to drainage and relief (51-99 m

a.s.l.). These local constraints determine different forest types that occupy such seasonal flooding-free areas as moist lowlands and rocky slopes (Villacorta 2017). Well-drained soils are situated in areas of higher reliefs (Ultisols) or on slopes dominated by base-rich rocky soils. Soils occupying the lower-lying areas are poorly drained with a dominance of typical hydromorphic sandy soils (Nortcliff and Robison 1998). Regional climate is characterised as a transition between Aw/Am climate subtypes by the Köppen classification (Barbosa 1997). Average annual rainfall is ~ 1900 mm (1986-2010), with a rainy season between April and September (140-420 mm month) and a dry season between October and March (40-130 mm month) (Couto-Santos et al. 2014).

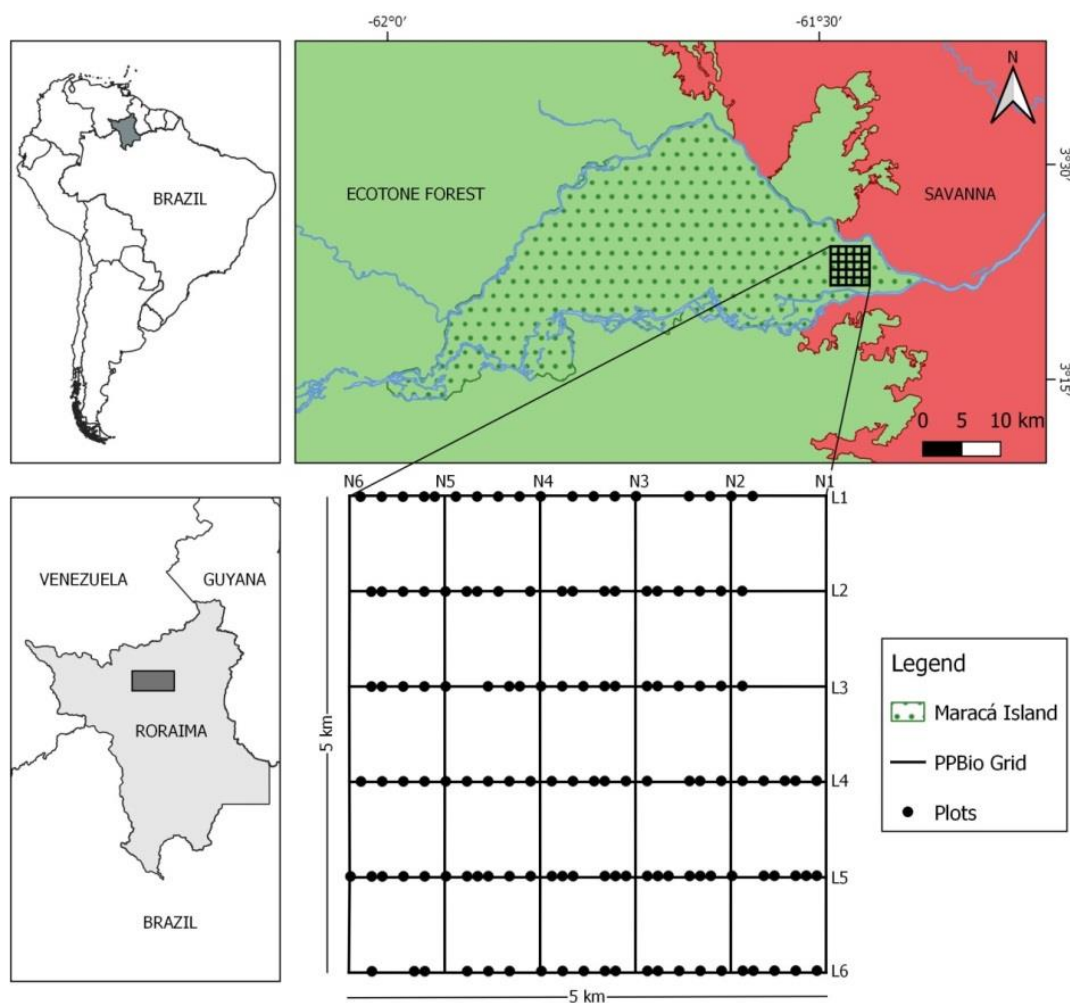


Figure 1 Study area with emphasis on the PPBio research grid (Maracá), Roraima, northern Brazilian Amazonia.

Funding: CNPq (Proc. CNPq 403591/2016-3) funded data collection.

Sampling methods

Study extent: The floristic survey was carried in March and December 2017.

Sampling description: The PPBio research grid was installed between 2005-2006 in eastern Maracá Island (see details in <https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca/infra>). The grid is formed by 12 x 5-km trails (six parallel trails in N-S direction and six in E-W direction, forming a 1-km resolution grid (Magnusson et al. 2005, Pezzini et al. 2012). A floristic survey was conducted within the grid in two periods (March and December 2017) to sample tree and palm species richness and composition in the ecotone forest mosaic. The floristic survey was carried out in 129 plots (10 m x 50 m each one; 6.45 ha in total), distributed on the six E-W trails (Fig. 1; Suppl. material 2). Each plot was systematically arranged along each trail with a minimum distance of 150 m between them to avoid pseudoreplication. This method was adopted to better cover the great environmental heterogeneity, characteristic of ecotone forests. The floristic survey included measurements of stem diameter (diameter tape - precision 0.1 cm), collecting botanical material and general description of the individuals/species, following standardised tree measurement methods established for PPBio grids and modules (Castilho et al. 2004). Palm height was estimated with Android technology using the Measure Height App (Oü 2014), while trees height was estimated by regression using a Maracá-specific allometric model (Barbosa et al. 2019).

Analysis: We calculated abundance (number of stems) and richness (number of species) for all arboreal stems ≥ 10 cm in diameter (tree and palm) recorded in the floristic inventory. Frequency and dominance (absolute and relative) were also calculated to estimate the importance value indexes for family (FIV) and species (IVI). All stems

were classified by diameter size and total height classes to analyse the horizontal-vertical structure. We tabulated all floristic composition and diameter data (n = 129 plots) using a multiple interacting spreadsheet programme (Excel Office 365) and applied the vegetation analysis methods described in Kent and Coker (1994) to calculate frequency, dominance and importance value indexes (family and species).

Quality control: All observed individuals were collected and morphotyped in the field, then subsequently botanically identified. Vouchers representing most of the inventoried species were deposited in the herbarium of the INPA (Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia), MIRR (Museu Integrado de Roraima) and UFRR (Universidade Federal de Roraima). The species identification was performed by Antônio Tavares Mello by comparison with exsiccates in the INPA Herbarium and by R.O. Perdiz and R. I. Barbosa, taking into account comparison with exsiccates in the INPA, UFRR and MIRR herbariums and material available via the digitised collection of project REFLORA (Reflora – Virtual Herbarium, available at <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>). Species scientific names were checked and corrected by comparison with data from Brazil Flora Group (BFG 2015). Family-level delineations followed APG-IV (2016).

Step description: The floristic survey described here was done in two periods (March and December 2017).

Geographic coverage

Description: Data was collected in 129 plots across PPBio-Maracá research grid located on the eastern end of Maracá Ecological Station (see Fig. 1). All permanent plots are located on coordinates: 3.40515 N and -61.48583 W; 3.36009 N and -61.44169 W (Datum WGS 84).

Taxonomic coverage

Description: We observed a total of 3040 stems (tree = 2815; palm = 225) in the floristic inventory (129 plots = 6.45 ha), corresponding to 42 families, 119 genera and 140 identified species (Table 1). Seven families and 20 genera contained unidentified taxa (12.2% of total), all of which occurred due to a lack of appropriate taxonomic material (individuals dormant or without fertile material) to provide a definite determination. Sapotaceae (735 stems; 10 species), Leguminosae (409; 24) and Rubiaceae (289; 12) were the most important families with the highest family importance values (FIV = 42.4%). *P. gracilipes* Ducke (Leguminosae), *P. surinamensis* (Eyma) T.D.Penn. (Sapotaceae) and *E. guianensis* Eyma (Sapotaceae) were the species with the highest importance value index; ~ 25% in total (Table 2). Dominance (m ha^{-1}) of these species corresponds to > 36% of the total observed in the forest inventory.

Table 1 List of the most important arboreal families observed for eastern Maracá Island, where: Abundance = number of stems ≥ 10 cm in diameter; BA = total basal area (m^2); ReAb = relative abundance (%); ReFq = relative frequency (%); ReDo = relative dominance (%); FIV = family importance value (%) representing the mean between ReAb, ReFq and ReDo. Raw data can be accessed on the GBIF website (Silva et al. 2019).

Family (1)	Genus	Species	Abundance	BA	ReAb	ReFq	ReDo	FIV
Sapotaceae	4	10	735	4597.95	24.2	10.4	27.1	20.5
Leguminosae	18	24	409	3615.21	13.5	7.8	21.3	14.2
Rubiaceae	9	11	289	860.76	9.5	8.5	5.1	7.7
Arecaceae	6	6	225	1228.04	7.4	7.4	7.2	7.4
Lecythidaceae	5	6	239	880.84	7.9	7.2	5.2	6.7
Burseraceae	2	8	160	705.41	5.3	5.7	4.2	5.0
Chrysobalanaceae	7	7	116	831.58	3.8	5.1	4.9	4.6
Apocynaceae	2	4	114	402.16	3.8	4.9	2.4	3.7
Moraceae	7	8	91	344.19	3.0	4.5	2.0	3.2
Annonaceae	3	5	86	214.72	2.8	3.0	1.3	2.4
other 33	56	52	576	3286.97	18.9	35.5	19.4	24.6
Total	119	141	3040	16967.83	100	100	100	100

Table 2 List of the most important arboreal species (stem diameter ≥ 10 cm) observed on eastern Maracá Island, northern Brazilian Amazonia, where: Density = stem density (absolute and relative), Dominance = BA in m (absolute and relative). Frequency = number of plots where the species was observed (relative), IVI = importance value index (mean between %Density, % Dominance, %Frequency). The raw data can be accessed on the GBIF website (Silva et al. 2019).

Species	Family	Abundance (ind)	Density		Dominance		Frequency	IVI
			ind ha ⁻¹	%	m ² ha ⁻¹	%	%	
<i>Peltogyne gracilipes</i> - Ducke	Leguminosae	299	46.4	9.84	4.7	17.92	3.39	10.38
<i>Pradosia surinamensis</i> (Eyma) T.D.Penn.	Sapotaceae	170	26.4	5.59	3.0	11.22	4.96	7.26
<i>Ecclinusa guianensis</i> (Eyma)	Sapotaceae	276	42.8	9.08	1.9	7.09	4.58	6.92
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	Arecaceae	156	24.2	5.13	1.5	5.86	4.33	5.15
<i>Lecythis corrugata</i> subsp. <i>rosea</i> (Spruce ex O.Berg) S.A.Mori	Lecythidaceae	178	27.6	5.86	0.9	3.47	4.02	4.45
<i>Alseis longifolia</i> Ducke	Rubiaceae	160	24.8	5.26	0.9	3.56	3.58	4.13
<i>Pouteria surumuensis</i> Baehni	Sapotaceae	113	17.5	3.72	0.8	2.99	3.26	3.32
<i>Pouteria hispida</i> Eyma	Sapotaceae	85	13.2	2.80	1.0	3.73	3.01	3.18
<i>Protium stevensonii</i> (Standl.) Daly	Burseraceae	98	15.2	3.22	0.8	2.95	2.82	3.00
<i>Licania discolor</i> Pilg.	Chrysobalanaceae	72	11.2	2.37	1.0	3.80	2.70	2.96
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson	Apocynaceae	100	15.5	3.29	0.5	1.93	3.14	2.78

<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	Sapotaceae	62	9.6	2.04	0.4	1.38	2.20	1.87
<i>Simaba orinocensis</i> Kunth	Simaroubaceae	30	4.7	0.99	0.8	3.06	1.51	1.85
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	Moraceae	48	7.4	1.58	0.2	0.71	2.13	1.47
<i>Duroia eriopila</i> L.f.	Rubiaceae	47	7.3	1.55	0.1	0.46	1.88	1.30
<i>Astrocarium aculeatum</i> G.Mey	Arecaceae	37	5.7	1.22	0.2	0.76	1.63	1.20
<i>Pochota fendleri</i> (Seem) W.S. Alverson & M.C. Duarte	Malvaceae	9	1.4	0.30	0.7	2.59	0.38	1.09
<i>Guatteria schomburgkiana</i> Mart.	Annonaceae	30	4.7	0.99	0.2	0.74	1.51	1.08
<i>Duguetia lepdota</i> (Miq.) Pulle	Annonaceae	47	7.3	1.55	0.1	0.43	1.19	1.06
<i>Quiina rhytidopus</i> Tull.	Ochnaceae	26	4.0	0.86	0.1	0.21	1.51	0.86
Other 120	-	997	154.6	32.80	6.6	25.15	46.26	34.74
Total	43	3040	471.3	100	26.3	100	100	100

Palm stems (225) were observed only amongst the 10-40 cm diameter size classes, with the main distribution concentrated in the 20-30 cm class (62.2%) (Table 3). Most tree stems fell within the 10-20 cm class (56.7%), with the largest diameter class (> 50 cm) representing 5.9% of measured stems. The species with the largest structural parameters were *Laetia procera* – Salicaceae (stem diameter = 89.3 cm; total height = 33.5 m; stems = 1), *Pochota fendleri* (Seem) W.S. Alverson & M.C. Duarte – Malvaceae (63.4 cm; 25.6 m; 9) and

Anacardium giganteum Hancock ex Engl. - Anacardiaceae (63.3 cm; 30.2 m; 2), all of these being encountered at low abundance. Thirty-four species were represented by a single stem.

Table 3 Mean and standard deviation of structural parameters (stem diameter and total height) observed in ecotone forests of eastern Maracá Island, northern Brazilian Amazonia.

Classes (cm)	Palm			Tree		
	Height (m)	Diameter (cm)	Abundance (n)	Height (m)	Diameter (cm)	Abundance (n)
10-20	15.0±4.0	16.8±2.6	32	13.5±1.9	13.8±2.8	1598
20-30	15.4±5.3	25.4±2.8	138	19.2±1.4	23.8±3.0	591
30-40	19.7±5.7	32.1±1.7	55	23.3±1.0	34.0±2.9	297
40-50				26.2±0.8	43.9±3.0	159
> 50				29.8±2.0	62.5±13.1	170
Total	16.4±5.6	25.8±5.3	225	17.4±5.4	22.7±14.1	2815

Additional information

Discussion

Our floristic composition results for ecotone forests on eastern Maracá Island complement previous investigations carried out at the macro (Milliken and Ratter 1998) and micro (Thompson et al. 1992, Nascimento et al. 1997, Nascimento and Proctor 1997) sampling scale at this location. Although our study was not conducted to differentiate the forest types comprising this ecotone region, the broad dispersion of 129 small plots (0.05 ha each) over a wide area (25 km), aids understanding of the various forest types present in the area. This occurred since small plots were better suited to the environmental variability scale of this ecotone region, because they covered specific sampling areas of each forest type comprising the ecotonal mosaic. Use of plots smaller than those commonly used in tropical forest inventories (0.5-1.0 ha; e.g. Phillips et al. 2016) may be an alternative for floristic surveys or forest inventories in regions with high environmental variability. However, sampling, using small plots in Maracá, followed basic rules: (i) sampling design maintained the independence of each sampling unit, (ii) large number of samples (> 100) to adequately represent the environment and (iii) annual tree censuses. All these recommendations are important to reduce the coefficient of variation between samples and to avoid temporal measurement problems associated with the descriptors of floristic composition, dynamics and forest structure (Keller et al. 2001, Wagner et al. 2010).

Our study recorded stem density (471 stems ha⁻¹) as the basal area (26.3 m² ha⁻¹) values compatible with those of Thompson et al. (1992) (range 340-476 ind ha⁻¹; 21.7-26.7 m² ha⁻¹) and Nascimento et al. (2014) (408-512 ind ha⁻¹; 26.0-32.5 m² ha⁻¹), both

studies also being performed in eastern Maracá, but using smaller sampling areas. Overall, our study indicates that the main families described in previous inventories, such as Arecaceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae, Leguminosae, Rubiaceae and Sapotaceae (Milliken and Ratter 1998, Nascimento et al. 1997), retained the proportional representation they had in surveys two decades earlier – indicating the site had little anthropic impact in the intervening time period. Additionally, the similarity of our larger sample to smaller-scale efforts of the past indicates that compositional units repeat, underscoring the near-fractal nature of the vegetation mosaic. The main families observed in Maracá are common throughout the Amazon, are always present in forest inventories and floristic surveys and almost always have the largest number of species, so that they are considered to be hyperdominant in the region (ter Steege et al. 2013). For example, Leguminosae and Sapotaceae (Condé and Tonini 2013) and Burseraceae, Chrysobalanaceae and Leguminosae (Alarcón and Peixoto 2007) were also families with high importance value indices in other Roraima forest types. We emphasise that the importance of each family in these surveys differs from Maracá, indicating that the ecotone forests of this region have their own composition and dynamics, so differing from mosaics or forest types observed elsewhere in the State of Roraima.

As with the families, most plant species, described in past inventories, are also present in our list, especially those with higher IVI (*P. gracilipes*, *P. surinamensis*, *E. guianensis*), besides *Lecythis corrugata* subsp. *rosea* (Lecythidaceae), *Attalea maripa* (Arecaceae) and *Licania discolor* (Chrysobalanaceae), all of which were strongly represented in previous surveys. The case of *L. discolor* Pilg. is the most interesting because the individuals attributed to this species in our work were largely attributed to *L. kunthiana* Hook.f. in previous surveys, a very similar taxonomic species, but were far

less abundant at Maracá. The proportion and spatial distribution of species inventoried in Maracá ecotone forests are conditioned by a variety of environmental filters. For example, *P. gracilipes* is a deciduous species endemic to this area of the northern Amazonia that can form monodominant agglomerations (Nascimento and Proctor 1997). However, the monodominance of this species occurs only in seasonally flooded areas in bottom lands, with high Fe^+ concentration in the soil (Nascimento et al. 2017). Such conditions are non-existent or rare in fertile and flood-free soils (Villacorta 2017). These distinct *P. gracilipes*-associated environmental characteristics reveal an ecotone region where forest types are intertwined with topographic, edaphic and hydrological constraints. The species *P. gracilipes* plays an important ecological role (IVI = 10.4%) and it has been used to delimit forest types on Maracá. For example, Milliken and Ratter (1998) used this species to define forests monodominant with *Peltogyne* as “*Peltogyne gracilipes* forest”. Similarly, Nascimento et al. (1997) used this species to divide the Maracá ecotone zone into three forest types: (i) PRF (*Peltogyne*-rich Forest) or forests monodominated with *P. gracilipes*, (ii) FWP (Forest without *Peltogyne*) or types where this species do not occur and (iii) PPF (*Peltogyne*-poor Forest), which are mixed types with low *P. gracilipes* abundance. The three types correspond analogously to the Deciduous Seasonal Forest (= PRF), Semideciduous Seasonal Forest (= PPF) and Open Ombrophilous Forest (= FWP) of the Brazilian Vegetation Classification System (Brazil-IBGE 2012), all with distinct hydroedaphic and topographic characteristics (Carvalho et al. 2018). These forest types definitions have enhanced the understanding of variation in biomass/carbon stocks estimates for the Maracá Island (Nascimento et al. 2007, Nascimento et al. 2014).

Conclusion

The results of this study agree with data from previous investigations, indicating that the environmental heterogeneity of the ecotone forests of eastern Maracá Island influences floristic richness and structural distinctions, with *P. gracilipes* abundance acting as a descriptor variable for forest types. Consequently, the floristic survey conducted by this study is important because it expands our knowledge of forest structure and tree species composition in ecotone zones of the northern Brazilian Amazonia, improving our ability to predict changes in species composition and plant diversity when we take into account comparisons between previous forest inventories performed in Maracá. Finally, this study contributes to the local floristic knowledge, complements the herbarium collections with new collections, allows the development of similar studies and also enables the elaboration of management plans for the conservation of the local biota.

Acknowledgements

This study was supported by two projects: (i) Crescimento e mortalidade de árvores em florestas ecotonais de Roraima: efeito das condicionantes ambientais e da variabilidade climática (Proc. CNPq n. 403591/2016-3) and (ii) Ecologia e Manejo dos Recursos Naturais das Florestas e Savanas de Roraima (PPI-INPA 015/122). The Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) provided a fellowship for R.I. Barbosa (CNPq 304204/2015-3) and a Ph.D. scholarship to R.O. Perdiz (CNPq 142243/2015-9). W.R. Silva and H.L.S. Farias were supported by postgraduate fellowships from PELD Program (CNPq/CAPES/FAPs/BC-Fundo Newton; Proc. n. 441575/2016-1), C.D.A. Villacorta by the Organization of American States (OAS), A.S.

Oliveira by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), and L.C.S. Carvalho by CAPES/PNPD (Programa Nacional de Pós-Doutorado). Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) provided permits for the study (SISBIO n. 52071). Two reviewers provided helpful comments.

References

Alarcón JGS, Peixoto AL (2007) Florística e fitossociologia de um trecho de um hectare de floresta de terra firme, em Caracarái, Roraima, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Ciências Naturais)* 2 (2): 33-60. URL: http://scielo.iec.gov.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1981-81142007000200004

Alencar A, Brando P, Asner G, Putz F (2015) Landscape fragmentation, severe drought and the new Amazon forest fire regime. *Ecological Applications* 25 (6). <https://doi.org/10.1890/14-1528.1>

Almeida CA, Coutinho AC, Esquerdo JCDM, Adami M, Venturieri A, Diniz CG, Dessay N, Durieux L, Gomes AR (2016) High spatial resolution land use and land cover mapping of the Brazilian Legal Amazon in 2008 using Landsat-5/TM and MODIS data. *Acta Amazonica* 46 (3): 291-302. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201505504>

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. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Aragão L, Anderson LO, Fonseca MG, Rosan TM, Vedovato LB, Wagner FH, Silva CVJ, Silva Junior CHL, Arai E, Aguiar AP, Barlow J, Berenguer E, Deeter MN, Domingues LG, Gatti L, Gloor M, Malhi Y, Marengo JA, Miller JB, Phillips OL, Saatchi S (2018) 21st Century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. *Nature communications* 9 (1). <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02771-y>

Barbosa RI (1997) Distribuição das chuvas em Roraima. In: Barbosa RI, Ferreira EFG, Castellon EG (Eds) *Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brazil, 613 pp. [ISBN 8521100086].

Barbosa RI, Ferreira CA (2004) Biomassa acima do solo de um ecossistema de “campina” em Roraima, norte da Amazônia Brasileira. *Acta Amazonica* 34: 577-586. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672004000400009>

Barbosa RI, Campos C, Pinto F, Fearnside P (2007) The “Lavrados” of Roraima: Biodiversity and Conservation of Brazil’s Amazonian Savannas. *Functional Ecosystems and Communities* 1 (1): 29-41. URL:

[http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOnline/images/0706/FEC_1\(1\)/FEC_1\(1\)29-41o.pdf](http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOnline/images/0706/FEC_1(1)/FEC_1(1)29-41o.pdf)

Barbosa RI, Bacelar-Lima CG (2008) Notes on plant diversity and phytophysionomies in Roraima through herbarium INPA's database. *Amazônia: Ciência & Desenvolvimento* 4 (7): 131-154.

Barbosa RI, Campos C (2011) Detection and geographical distribution of clearing areas in the savannas (‘lavrado’) of Roraima using Google Earth web tool. *Journal of Geography and Regional Planning* 4 (3): 122-136. URL:

<https://www.semanticscholar.org/paper/Detection-and-geographical-distribution-of-clearing-Barbosa-Campos/a4ac528277a5712a6dd4b5316b3054ddb1097599>

Barbosa RI, Castilho CV, Perdiz RO, Damasco G, Rodrigues R, Fearnside PM (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. *Forest Ecology and Management* 397: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.026>

Barbosa RI, Ramírez-Narváez PN, Fearnside PM, Villacorta CDA, Carvalho LCS (2019) Allometric models to estimate tree height in northern Amazonian ecotone forests. *Acta Amazonica* 49 (2): 81-90. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201801642>

Barlow J, Lennox GD, Ferreira J, Berenguer E, Lees AC, Mac Nally R, Thomson JR, Ferraz SF, Louzada J, Oliveira VH, Parry L, Solar RR, Vieira IC, Aragao LE, Begotti RA, Braga RF, Cardoso TM, de Oliveira RCJ, Souza Jr CM, Moura NG, Nunes SS, Siqueira JV, Pardini R, Silveira JM, Vaz-de-Mello FZ, Veiga RC, Venturieri A, Gardner TA (2016) Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 535 (7610): 144-7. <https://doi.org/10.1038/nature18326>

Barni PE, Pereira VB, Manzi AO, Barbosa RI (2015) Deforestation and forest fires in Roraima and their relationship with phytoclimatic regions in the Northern Brazilian Amazon. *Environmental Management* 55 (5): 1124-1138. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0447-7>

BFG (2015) Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66 (4): 1085-1113. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>

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. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro, Brazil. 2^{sd.} ed. 275 p. URL: ftp://geoftp.ibge.gov.br/documentos/recursos_naturais/manuais_tecnicos/manual_tecnico_vegetacao_brasileira.pdf

Cardoso D, Sarkinen T, Alexander S, Amorim AM, Bittrich V, Celis M, Daly DC, Fiaschi P, Funk VA, Giacomini LL, Goldenberg R, Heiden G, Iganci J, Kellogg CL, Knapp S, Cavalcante de Lima H, Machado AFP, Dos Santos RM, Mello-Silva R, Michelangeli FA, Mitchell J, Moonlight P, de Moraes PLR, Mori SA, Nunes TS, Pennington TD, Pirani JR, Prance GT, de Queiroz LP, Rapini A, Riina R, Rincon CAV, Roque N, Shimizu G, Sobral M, Stehmann JR, Stevens WD, Taylor CM, Trovo M, van den Berg C, van der Werff H, Viana PL, Zartman CE, Forzza RC (2017) Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114 (40): 10695-10700.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1706756114>

Carvalho LCS, Fearnside PM, Nascimento MT, Barbosa RI (2018) Amazon soil charcoal: Pyrogenic carbon stock depends of ignition source distance and forest type in Roraima, Brazil. *Global Change Biology* 24 (9): 4122-4130.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14277>

Castilho CV, Schietti J, Freitas MA, Araújo MC, Coelho F, Magnusson W, Costa F (2004) Manual para medição e marcação de árvores em grades e módulos RAPELD do PPBio. Repositório de Dados do PPBio. PPBio Amazônia Ocidental, Manaus, AM, Brazil. URL:
https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/Protocolo_estrutura_vegetacao_2014_0.pdf

Condé TM, Tonini H (2013) Fitossociologia de uma floresta ombrófila densa na Amazônia Setentrional, Roraima, Brasil. *Acta Amazonica* 43 (3): 247-260.
<https://doi.org/10.1590/S0044-59672013000300002>

Couto-Santos F, Luizão F, 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.
<https://doi.org/10.1590/S0044-59672014000200005>

Damasco G, Vicentini A, Castilho C, Pimentel T, Nascimento HM (2013) Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. *Journal of Vegetation Science* 24 (2).
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01464.x>

Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dexter KG, Lewis SL, Brien RJW, Feldpausch TR, Lloyd J, Monteagudo-Mendoza A, Arroyo L, Alvarez-Davila E, Higuchi N, Marimon BS, Marimon-Junior BH, 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 MJP, Ter Steege H, Vos VA, Zuidema PA, Almeida E, Almeida de Oliveira E, Andrade A, Vieira SA, Aragao L, Araujo-Murakami A, Arets E, Aymard CG, Baraloto C, Camargo PB, Barroso JG, Bongers F, Boot R, Camargo JL, Castro W, Chama Moscoso V, Comiskey J, Cornejo Valverde F, Lola da Costa AC, Del Aguila Pasquel J, Di Fiore A, Fernanda Duque L, Elias F, Engel J, Flores Llompazo G, Galbraith D, Herrera Fernandez R, Honorio Coronado E, Hubau W, Jimenez-Rojas E, Lima AJN, Umetsu RK, Laurance W, Lopez-Gonzalez G, Lovejoy T, Aurelio Melo Cruz O, Morandi PS, Neill D, Nunez Vargas P, Pallqui Camacho NC, Parada Gutierrez

A, Pardo G, Peacock J, Pena-Claros M, Penuela-Mora MC, Petronelli P, Pickavance GC, 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 PJ, van der Heijden G, van der Hout P, Vasquez Martinez R, Vela C, Vieira ICG, Phillips OL (2019) Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biology* 25 (1): 39-56. <https://doi.org/10.1111/gcb.14413>

Fearnside PM (2006) Desmatamento na Amazônia: dinâmica, impactos e controle. *Acta Amazonica* 36 (3): 395-400. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672006000300018>

Hufkens K, Scheunders P, Ceulemans R (2009) Ecotones in vegetation ecology: methodologies and definitions revisited. *Ecological Research* 24: 977-986. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0584-7>

Jaramillo MMA (2015) Estrutura, biomassa arbórea e composição florística de ilhas de mata da savana de Roraima, Norte da Amazônia Brasileira. MSc. Thesis, UFRR - PRONAT, Boa Vista, Roraima, Brazil. URL: http://bdtd.ibict.br/vufind/Record/UFRR_7f0b9955cdd438aabdb34036bc47394c

Keller M, Palace M, Hurtt G (2001) Biomass estimation in the Tapajós National Forest, Brazil: examination of sampling and allometric uncertainties. *Forest Ecology and Management* 154: 371-382. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00509-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00509-6)

Kent M, Coker P (1994) *Vegetation description and analysis: a practical approach*. Wiley & Sons, Chichester. [ISBN 0471948101]

Lovejoy T, Nobre C (2018) Amazon tipping point. *Science Advances* 4 (2): eaat2340. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat2340>

Magnusson W, Lima A, Luizão R, Luizão F, Costa FC, Castilho CV, Kinupp VF (2005) RAPELD: A modification of the Gentry Method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5 (2): 19-24. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032005000300002>

MapBiomias (2019) Amazonia - Datos de la cobertura del suelo. Rede MapBiomias URL: <http://plataforma.amazonia.mapbiomas.org/map>

Marques E, Marimon-Junior BH, Marimon B, Matricardi ET, Mews H, Colli G (2019) Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01720-z>

Milliken W, Ratter JA (1998) The vegetation of the Ilha de Maracá. In: Milliken W, Ratter JA (Eds) *Maracá: the biodiversity and environment of an Amazonian rainforest*. Wiley, Chichester, UK, 508 pp. [ISBN 0471979171].

Nascimento M, Proctor J (1997) Population dynamics of five tree species in a monodominant *Peltogyne* forest and two other forest types on Maracá Island, Roraima,

Brazil. *Forest Ecology and Management* 94 (1-3): 115-128.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03968-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03968-0)

Nascimento MT, Proctor J, Villela DM (1997) Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 54: 1-38. <https://doi.org/10.1017/S096042860000384X>

Nascimento MT, Barbosa RI, Villela DM, Proctor J (2007) Above-ground biomass changes over an 11-year period in an Amazon monodominant forest and two other lowland forests. *Plant Ecology* 192 (2): 181-191. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9303-z>

Nascimento MT, Carvalho LC, Barbosa RI, Villela DM (2014) Variation in floristic composition, demography and above-ground biomass over a 20-year period in an Amazonian monodominant forest. *Plant Ecology & Diversity* 7 (102): 293-303. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.772673>

Nascimento MT, Barbosa RI, Dexter K, Castilho CV, Silva Carvalho LC, Villela DM (2017) Is the *Peltogyne gracilipes* monodominant forest characterised by distinct soils? *Acta Oecologica* 85: 104-107. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.10.001>

Nelson B, Oliveira A (2001) Área Botânica. In: Capobianco JPR, Veríssimo A, Moreira A, Sawyer D, Santos I, Pinto LP (Eds) *Biodiversidade na Amazônia: avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios*. Instituto Socioambiental, São Paulo, 21 pp. [ISBN 8585994134].

Nogueira EM, Yanai AM, Fonseca FO, Fearnside PM (2015) Carbon stock loss from deforestation through 2013 in Brazilian Amazonia. *Global Change Biology* 21: 1271-1292. <https://doi.org/10.1111/gcb.12798>

Nortcliff S, Robison D (1998) The soils of the Ilha de Maracá. In: Milliken W, Ratter J (Eds) *Maracá: The Biodiversity & Environment of an Amazonian Rainforest*. Wiley, Chichester, UK, 508 pp. [ISBN 0471979171].

Oliveira RLC, Farias HLS, Perdiz RO, Scudeller VV, Barbosa RI (2017) Structure and tree species composition in different habitats of savanna used by indigenous people in the Northern Brazilian Amazon. *Biodiversity Data Journal* (5). <https://doi.org/10.3897/BDJ.5.e20044>

Oü D (2014) Measure Height Application (Version 1.4). Google Play URL: https://play.google.com/store/apps/details?id=ee.deskis.android.height&hl=pt_BR

Pezzini F, Melo PHA, Oliveira DMS, Amorim RX, Figueiredo FOG, Drucker DP, Rodrigues FRO, Zuquim G, Emilio T, Costa FRC, Magnusson WE, Sampaio AF, Lima AP, Garcia ARM, Manzatto AG, Nogueira A, Costa CP, Barbosa CEA, Bernardes C, Castilho CV, Cunha CN, Freitas CG, Cavalcante CO, Brandão DO, Rodrigues DJ, Santos ECPR, Baccaro FB, Ishida FY, Carvalho FA, Moulatlet GM, Guillaumet JB, Pinto JLPV, Schiatti J, Vale JD, Belger L, Verdade LM, Pansonato MP, Nascimento

MT, Santos MCV, Cunha MS, Arruda R, Barbosa RI, Romero RL, Pansini S, Pimentel TP (2012) The Brazilian Program for Biodiversity Research (PPBio) Information System. *Biodiversity & Ecology* 4: 265-274. <https://doi.org/10.7809/b-e.00083>

Phillips O, Baker T, Feldpausch T, Brien R (2016) RAINFOR Field Manual for plot establishment and remeasurement. University of Leeds, Leeds, UK. URL: http://www.rainfor.org/upload/ManualsEnglish/RAINFOR_field_manual_version_2016.pdf

Proctor J, Miller R (1998) Human occupation on the Ilha de Maracá: preliminary notes. In: Milliken W, Ratter J (Eds) *Maracá: The biodiversity & environment of an Amazonian Rainforest*. Wiley, Chichester, UK, 508 pp. [ISBN 0471979171].

QGIS (2019) QGIS Geographic Information System (QGIS 3.8 Zanzibar). Open Source Geospatial Foundation Project URL: <http://qgis.osgeo.org>

Salati E, Vose P (1984) Amazon Basin: a system in equilibrium. *Science* 255 (4658): 129-138. <https://doi.org/10.1126/science.225.4658.129>

Santos NMC, Vale Jr. JF, Barbosa RI (2013) Florística e estrutura arbórea de ilhas de mata em áreas de savana do norte da Amazônia brasileira. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Ciências Naturais)* 8 (2): 205-221. URL: https://www.researchgate.net/publication/257382499_Floristic_and_tree_structure_of_forest_islands_in_savanna_areas_of_Northern_Brazilian_Amazonia_Floristica_e_estrutura_arborea_de_ilhas_de_mata_em_areas_de_savana_do_norte_da_Amazonia_brasileira

Sette-Silva EL (1993) Inventário preliminar das espécies arbóreas das florestas dos arredores de Boa Vista (Roraima) - uma abordagem fitossociológica. MSc. Thesis, INPA/ FUA, Manaus, AM. URL: https://koha.inpa.gov.br/cgi-bin/koha/opac-detail.pl?biblionumber=5208&shelfbrowse_itemnumber=6313

Silva WR, Villacorta CD, Carvalho LC, Farias HL, Perdiz RO, Barbosa RI (2019) Tree species composition in ecotone forests of the eastern Maracá Island, Roraima, northern Brazilian Amazonia: preliminary data (version 1.3). Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira - SiBBR: Occurrence dataset. GBIF <https://doi.org/10.15468/xa5lrb>

ter Steege H, Pitman NC, Sabatier D, Baraloto C, Salomao RP, Guevara JE, Phillips OL, Castilho CV, Magnusson WE, Molino JF, Monteagudo A, Nunez Vargas P, Montero JC, Feldpausch TR, Coronado EN, Killeen TJ, Mostacedo B, Vasquez R, Assis RL, Terborgh J, Wittmann F, Andrade A, Laurance WF, Laurance SG, Marimon BS, Marimon BHJ, Guimaraes Vieira IC, Amaral IL, Brien R, Castellanos H, Cardenas Lopez D, Duivenvoorden JF, Mogollon HF, Matos FD, Davila N, Garcia-Villacorta R, Stevenson Diaz PR, Costa F, Emilio T, Levis C, Schiatti J, Souza P, Alonso A, Dallmeier F, Montoya AJ, Fernandez Piedade MT, Araujo-Murakami A, Arroyo L, Gribel R, Fine PV, Peres CA, Toledo M, Aymard CG, Baker TR, Ceron C, Engel J, Henkel TW, Maas P, Petronelli P, Stropp J, Zartman CE, Daly D, Neill D, Silveira M, Paredes MR, Chave J, Lima Filho Dde A, Jorgensen PM, Fuentes A, Schongart J,

Cornejo Valverde F, Di Fiore A, Jimenez EM, Penuela Mora MC, Phillips JF, Rivas G, van Andel TR, von Hildebrand P, Hoffman B, Zent EL, Malhi Y, Prieto A, Rudas A, Ruschell AR, Silva N, Vos V, Zent S, Oliveira AA, Schutz AC, Gonzales T, Trindade Nascimento M, Ramirez-Angulo H, Sierra R, Tirado M, Umana Medina MN, van der Heijden G, Vela CI, Vilanova Torre E, Vriesendorp C, Wang O, Young KR, Baider C, Balslev H, Ferreira C, Mesones I, Torres-Lezama A, Urrego Giraldo LE, Zagt R, Alexiades MN, Hernandez L, Huamantupa-Chuquimaco I, Milliken W, Palacios Cuenca W, Pauletto D, Valderrama Sandoval E, Valenzuela Gamarra L, Dexter KG, Feeley K, Lopez-Gonzalez G, Silman MR (2013) Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342 (6156). <https://doi.org/10.1126/science.1243092>

ter Steege H, Mota de Oliveira S, Pitman NCA, Sabatier D, Antonelli A, Guevara Andino JE, Aymard GA, Salomao RP (2019) Towards a dynamic list of Amazonian tree species. *Scientific reports* 9 (1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40101-y>

Thompson J, Proctor J, Viana V, Milliken W, Ratter JA, Scott DA (1992) Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. *Journal of Ecology* 80 (4): 689-703. <https://doi.org/10.2307/2260860>

Villacorta CDA (2017) Condicionantes edáficas para a monodominância do gênero *Peltogyne* (Fabaceae) na Ilha de Maracá, Roraima, norte da Amazônia brasileira. MSc Thesis, UFRR - PRONAT, Boa Vista, Roraima, 46 pp.

Wagner F, Rutishauser E, Blanc L, Herault B (2010) Effects of plot size and census interval on descriptors of forest structure and dynamics. *Biotropica* 42 (6): 664-671. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00644.x>

WWF (2019) Amazon places: facts. World Wildlife Fund. Washington, DC URL: <https://www.worldwildlife.org/places/amazon>

3 ARTIGO 2 - EFFECT OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND BIOTIC INTERACTIONS IN THE FOREST STRUCTURE OF A NORTHERN AMAZONIA ECOTONE

3.1 ARTIGO EM PREPARAÇÃO PARA SER ENVIADO PARA À REVISTA ACTA AMAZÔNICA

3.1.1 (Qualis CAPES Classificação B1 nas Áreas de Ciências Ambientais e Interdisciplinar)

**Effect of environmental conditions and biotic interactions in the forest structure of
a Northern Amazonia ecotone**

Williamar Rodrigues SILVA¹, Hugo Leonardo Sousa FARIAS¹, Pedro Aurélio Costa Lima PEQUENO³, Carlos Darwin Angulo VILLACORTA², Arthur Camurça CITÓ³, Andressa Sampaio OLIVEIRA¹, Valdinar Ferreira MELO⁴, Lidiany Camila da Silva CARVALHO⁵, Reinaldo Imbrozio BARBOSA^{3(*)}

1. Universidade Federal de Roraima (UFRR), Programa de Pós-graduação em Recursos Naturais (PRONAT), Av. Cap. Ene Garcez 2413 - Bairro Aeroporto, 69304-000 Boa Vista, Roraima, Brasil

2. Estación Experimental Agraria San Ramón, Dirección de Recurso Genéticos y Biotecnología. Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA), Av. Carretera Yurimaguas San Ramón Km 3.5, 16501, Yurimaguas -Loreto 25001, Perú

3. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Dinâmica Ambiental (CODAM), Núcleo de Roraima (NAPRR), Rua Coronel Pinto 315 – Centro, 69301-150 Boa Vista, Roraima, Brasil

4. Department of Soils and Agricultural Engineering, Universidade Federal de Roraima – UFRR, Boa Vista, Roraima, Brazil

5. University of Exeter, Prince of Wales Road, Exeter, Devon, UK, EX4 4SB

(*) Corresponding author: w.r.silva1984@gmail.com

Effect of environmental conditions and biotic interactions in the forest structure of a Northern Amazonia ecotone

ABSTRACT

Vegetation structure may depend on environmental filters which select species phenotypic traits, such as topography and soil type, and on biotic interactions among individuals, such as competition or facilitation. The goal of this study was to determine the extension to which environmental factors and biotic interactions explain the variability of forest structure in forests of an ecotonal zone in Roraima, Northern Brazilian Amazonia. We sampled 129 permanent plots (10 m x 50 m) over a hydro-edaphic gradient which underlies different forest types. In each plot, we measured the diameter and height of all tree+palm individuals with stem diameter ≥ 10 cm. Path analysis was used to test the direct and indirect effects of altitude (proxy for seasonal soil drainage) and soil variables (fertility and texture) on both tree density and height. We observed 3122 individuals (2897 trees and 225 palms). Soil organic matter and sum of bases explained 16% of the variation in tree density, whereas tree density and sum of extractable bases explained 13% of the variation in mean tree height. The dependence of tree height on tree density is suggestive of competition, so that environmental factors affecting tree density have indirect effects on tree height. These results indicate distinct roles for soil fertility and biotic interactions in shaping the forest structure in the studied ecotone. Our study advances the understanding about drivers of structural patterns of forest types composing this regional ecosystem, allowing for distinct estimates of carbon flux and stocks in ecotonal forests of Northern Amazonia.

KEYWORDS: Density, height, hydro-edaphic gradient, seasonal forest, Maracá Island, Roraima,

Efeito das condicionantes ambientais e das interações bióticas na estrutura florestal de um ecótono no Norte da Amazônia

RESUMO

A estrutura da vegetação pode depender de filtros ambientais, como topografia e tipo de solo, e de interações bióticas entre indivíduos, como competição ou facilitação, na seleção características fenotípicas das espécies. O objetivo deste estudo foi determinar a extensão em que fatores ambientais e interações bióticas explicam a variabilidade da estrutura florestal de uma zona de ecótono em Roraima, norte da Amazônia brasileira. Foram amostradas 129 parcelas permanentes (10 m x 50 m) em um gradiente hidroedáfico que constitui a base de diferentes tipos florestais. Em cada parcela foram medidos o diâmetro e a altura de todos os indivíduos arbóreos (incluindo palmeiras) com diâmetro do caule ≥ 10 cm. Foi utilizada uma análise de caminhos para testar os efeitos diretos e indiretos da altitude (proxy para drenagem sazonal do solo) e das variáveis do solo (fertilidade e textura) sobre densidade e altura das árvores. Foram observados 3122 indivíduos (2897 árvores e 225 palmeiras). A matéria orgânica do solo e a soma das bases explicaram 16% da variação na densidade das árvores, enquanto a densidade das árvores e a soma das bases explicaram 13% da variação na altura das árvores. O efeito da densidade na altura das árvores é sugestivo de competição, de modo que fatores ambientais que afetam a densidade das árvores têm efeitos indiretos na altura das árvores. Esses resultados indicam papéis distintos para a fertilidade do solo e interações bióticas na formação da estrutura da floresta no ecótono estudado. Nosso estudo avança no entendimento sobre fatores determinantes dos padrões estruturais dos tipos florestais que compõem esse ecossistema regional, permitindo distintas

estimativas do estoque e do fluxo de carbono nas florestas ecotonais do norte da Amazônia.

PALAVRAS-CHAVE: densidade, altura, gradiente hidro-edáfico, floresta estacional, Ilha de Maracá, Roraima

INTRODUCTION

Amazonia has a heterogeneous plant community regarding the species composition and forest structure that strongly respond to changes in climate, topography and soil type (Laurance *et al.* 1999; Esquivel-Muelbert *et al.* 2019). Large-scale studies recognize that distinct forest structure in Amazonia have different biomass allocation patterns (Houghton 2005; Saatchi *et al.* 2007; Nogueira *et al.* 2015). Variation in tree density, diameter and height determines different horizontal and vertical forest structures, affecting directly the carbon stocks (Guilherme *et al.* 2004; De Cáceres *et al.* 2019). Understanding the factors driving the structural patterns across Amazonia has been considered of high relevance to reduce uncertainties in estimating carbon stocks (Alvarez-Davila *et al.* 2017; Malhi *et al.* 2017; Storch *et al.* 2018).

Most community and dynamic forest studies are highly concentrated in Central and Eastern Amazonia, where investigations have shown that soil and topographic features affect species composition (John *et al.* 2007; Bohlman *et al.* 2008), mortality rate (Gale and Barfod 1999; Ferry *et al.* 2010), tree species growth rate (Paoli and Curran 2007) and accumulated dry biomass (Suwa *et al.* 2013). In central Amazonia, variation in forest structure occurs as a function of topographic variation (Castilho *et al.* 2006), the latter being also strongly related to soil texture. These variables could

represent the main environmental gradients over which plants and other organisms are established (Costa *et al.* 2005). Furthermore, key attributes of forest structure such as tree height and tree density can be correlated due to biotic interactions, e.g. competition for light and/or water and nutrients, which limits tree growth under high density (self-thinning) (De Cáceres *et al.* 2019). Therefore, while environmental gradients may drive species abundance and, thus, tree density, the latter may control average tree height, creating an indirect relationship between environmental gradients and tree height.

The peripheral forest zones in the Amazonia encompasses large regions of transitions between open ombrophilous forests, seasonal forests and savannahs which are distinct from the vegetation of central Amazonia (Nascimento *et al.* 2017; Marques *et al.* 2019). This mosaic is defined as ecotones by the Brazilian system vegetation classification (Brazil-IBGE 2012). The peripheral forests are examples of a poorly-studied regions which still need a better spatial resolution for information regarding tree species diversity, variation in wood density and structural patterns to support modelling of spatial tree distribution and more accurate estimates of biomass and carbon stocks (Ometto *et al.* 2014; Saatchi *et al.* 2014; Le Clec'h *et al.* 2019).

In the Northern Amazonian peripheral forests, data on the dynamics of carbon stocks and fluxes (above and belowground) have undergone a breakthrough in recent years, but are still limited to relatively small decadal time series or spatial extents (e.g. Barbosa *et al.* 2012; Nascimento *et al.* 2014; Carvalho *et al.* 2018). In this sense, general estimates may carry significant uncertainty, which is amplified by knowledge gaps on the relationships between soil, climate and forest structure (Fearnside *et al.* 2013; Barni *et al.* 2016). Consequently, the lack of information about the forest structure variation on this region may add more uncertainty to results reported by the Brazilian government

on anthropic emissions and removal of greenhouse gases (e.g. Bustamante *et al.* 2015). This occurs especially because estimates of carbon stocks and fluxes derived from different vegetation types in Amazonia are based on structural parameters and species composition, which are rarely measured for remote peripheral regions.

With the goal of improving knowledge on the factors underlying forest structure in ecotone forests in Northern Amazonia, we investigated the effects of soil (texture and fertility) and topography (altitude as a proxy) on forest structure (tree density and height) in a transitional mosaic of different forest types. Our hypothesis was that these environmental factors determine differences in structural descriptors both directly, by affecting tree density, and indirectly, as trees occurring at different densities are expected to experience varying levels of competition, thus affecting their growth and height.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study was carried out on at the eastern of Maracá Ecological Station (ESEC Maracá), a Brazilian protected area formed by Maracá Island and other minor islands in the Rio Uraricoera, State of Roraima, Northern Brazilian Amazonia (Figure 1). Prevailing climate is between wet tropical of the savannah (Aw) and monsoonal subtypes (Am) (Barbosa 1997; Alvares *et al.* 2013). According to data from the meteorological station of Maracá, mean annual cumulative rainfall is 2.086 mm, with a rainy season between May and August, and a dry season between December and March (Barbosa 1997; Couto-Santos *et al.* 2014). Maracá Island encompasses mosaic of different phytophysiognomies which are typical of a large ecotonal zone formed by the

forest-savannah transition of Northern Amazonia (Nascimento *et al.* 2007; Couto-Santos *et al.* 2014). The dominant forest ecosystems in this contact zone are open ombrophilous forest, seasonal semideciduous forest and seasonal deciduous forest (Carvalho *et al.* 2018), which occur on different soil types based on texture and drainage as Gleysols (Entisols) and Ultisols (yellow and red-yellow) (Robison and Nortcliff 1991).

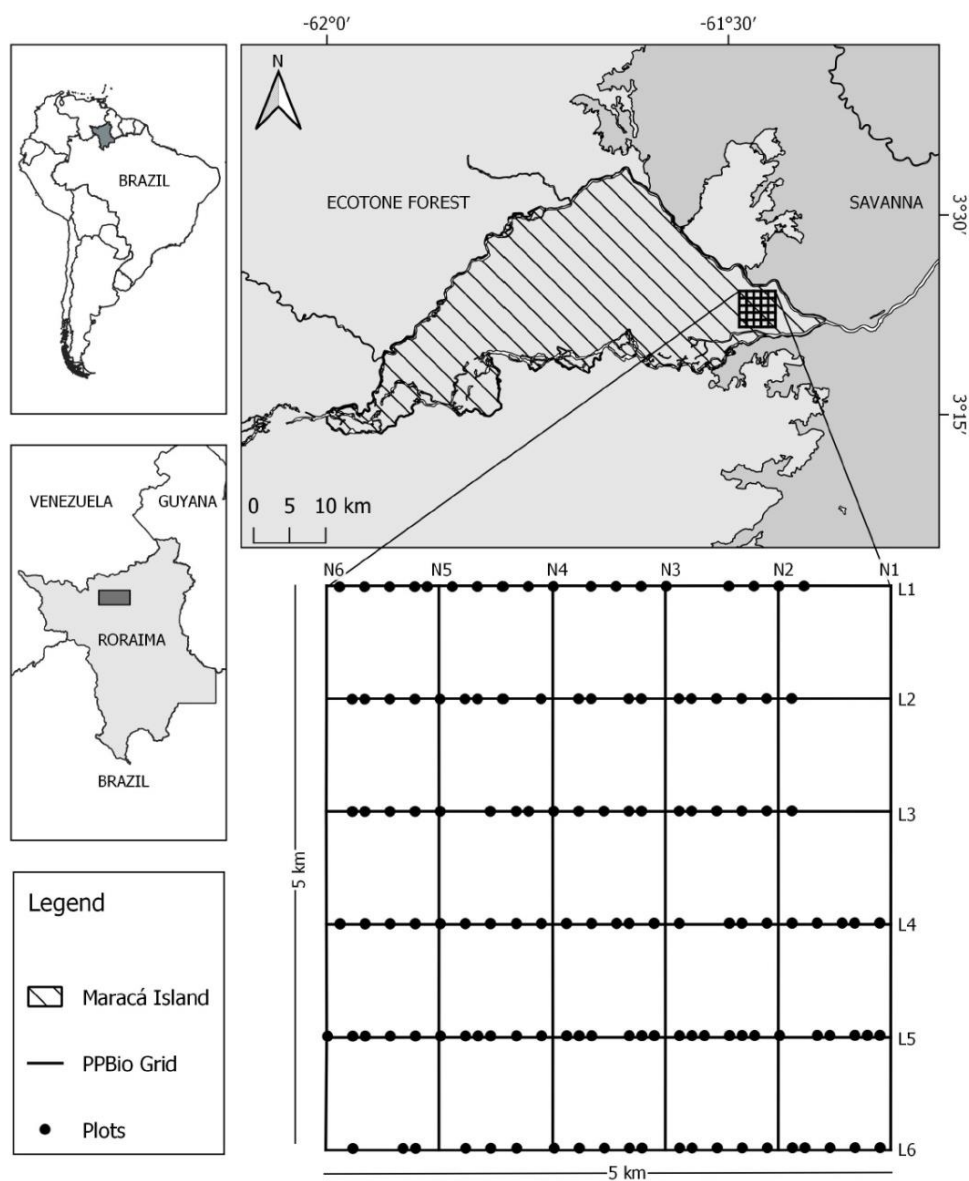


Figure 1 Geographic location of 129 permanent plots on the eastern of Maracá Island, state of Roraima, northern Brazilian Amazonia.

Sampling design

Forest structure was determined using a forest inventory carried out in 129 plots (10 m x 50 m; 6,45 ha) distributed over six parallel east-west trails (Biodiversity Research Program – PPBio grid trail; Magnusson et al 2005)., each 5 km long and distant at least 1 km from each other (Figure 1). Plots were delimited in 2015-2016, and they have relatively small dimensions in order to capture small-scale variation in forest structure and species composition along the hydro-edaphic gradient which underlies the different forest types distributed over the eastern part of Maracá Island (Silva *et al.* 2019b). Minimum distance between plots on the same trail was 150 m, based on the distance-markers located every 50 m along the trails (Vale and Romero 2015). Altitude (m) of each plot was determined using a topographic survey data available at PPBio's data repository website (Vale *et al.* 2012). Aquatic environments (swamps) and savannahs were not considered in this study.

Forest inventory

The forest inventory was performed in 2019, where all trees and palms with stem diameter equal or higher than 10 cm within each sampling plot were measured using a graduated tape (model 283D/5m) at the most suitable point of measure (POM) generally taken at 1.30 m above the base of the tree, or 0.5 m above any buttress roots, according to the manual for measuring and marking live and standing trees in PPBio grids and modules (Castilho *et al.* 2014). This survey represented the fourth census of a continuous forest inventory which is being performed annually in the eastern of Maracá Island (Silva *et al.* 2019b). The fourth census occurred in a year without extreme climatic events (e.g. El Niño/La Niña) and it can be considered within of the regional

normal rainfall curve. The biometric dataset supporting all analyses and conclusions of this study are freely available at Silva *et al.* (2019a). Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) provided official permits for this study.

Palm height was estimated using Android technology by means of the Measure Height app (Oü 2014). This software uses trigonometric equations to estimate individual height, where the observer is located at a distance that is possible to view the top of the individual's crown. Then, the distance (m) from the palm tree is checked with a tape measure. This is recorded in the application along with the height of the observer, and finally, the equipment is aimed at the top of the individual's canopy, the cell phone is stabilized, and then the height estimate (m) is made available on the screen. Tree height was estimated using a locally derived allometric models (Barbosa *et al.* (2019a). This Michaelis-Menten model is the one which best describes the relation between trunk diameter and total tree height (standard error of the estimate; Syx = 3.35 m) in the different forest types of Roraima's northern ecotone, as indicate below:

$$Y = \frac{45.8528 \times X}{32.8330 + X}$$

where Y = total height (m); X = stem diameter (cm).

Soil sampling

For the physical and chemical analyses, we analysed compound samples collected with a layer auger to a depth of 20 cm, at two points within each plot. After collection, all samples were dried at room temperature and sieved (2-mm sieve). Soil samples were analysed for texture (% of sand, silt and clay) and fertility (concentration

of macro and micronutrients, and organic matter), besides pH (H₂O) and Al. Chemical and physical data/metadata on the soil of sampled plots are available in Barbosa *et al.* (2019c).

Statistical analysis

To investigate relationships between environmental factors and vegetation structure, we used path analysis (Grace 2006). Vegetation structure was represented by tree density (individuals ha⁻¹) and by mean tree height (m). The environmental factors were represented by altitude (m), a topographic variable used as a proxy for seasonal soil drainage (see Baldek *et al.* 2013), and other five soil features: (1) soil clay content (%), (2) organic matter content (mg kg⁻¹), (3) sum of bases (K+Ca+Mg; cmol kg⁻¹), (4) total phosphorus content (mg kg⁻¹) and (5) and sum of micronutrients (Fe, Zn, Mn, Cu e B; mg kg⁻¹). Our path model considered that (1) both tree density and tree height could be directly affected by the six environmental factors, and that (2) tree height could be also directly affected by tree density. Therefore, environmental factors could affect tree height both directly and indirectly, through tree density. Variables representing nutrients (i.e. sum of bases, phosphorus and micronutrients) were analyzed in natural log scale to account for possible saturating responses by the vegetation (i.e. stronger response under nutrient shortage). To visualize significant independent effects, we used partial residuals to make conditional (or partial regression) plots (Breheny and Burchett 2017). All analyses were performed in R 3.4.4 (R Core Team 2020).

RESULTS

Effect of organic matter and sum of bases on individual density

Averages of structural descriptors were estimated from 3122 tree individuals observed in the 129 inventoried plots: mean stem diameter (22.08 ± 3.58 cm; range = 13.06-31.76 cm), mean height (16.5 ± 1.68 m; 11.96-20.22 m) and individual density (484 ind ha^{-1}). Path analyses indicated that soil organic matter (SOM) and sum of bases (K, Ca and Mg) explained 16% of the total variance in the density of tree individuals (Table 1). Tree density increased linearly with soil organic matter content and decreased nonlinearly with sum of bases (Figure 2).

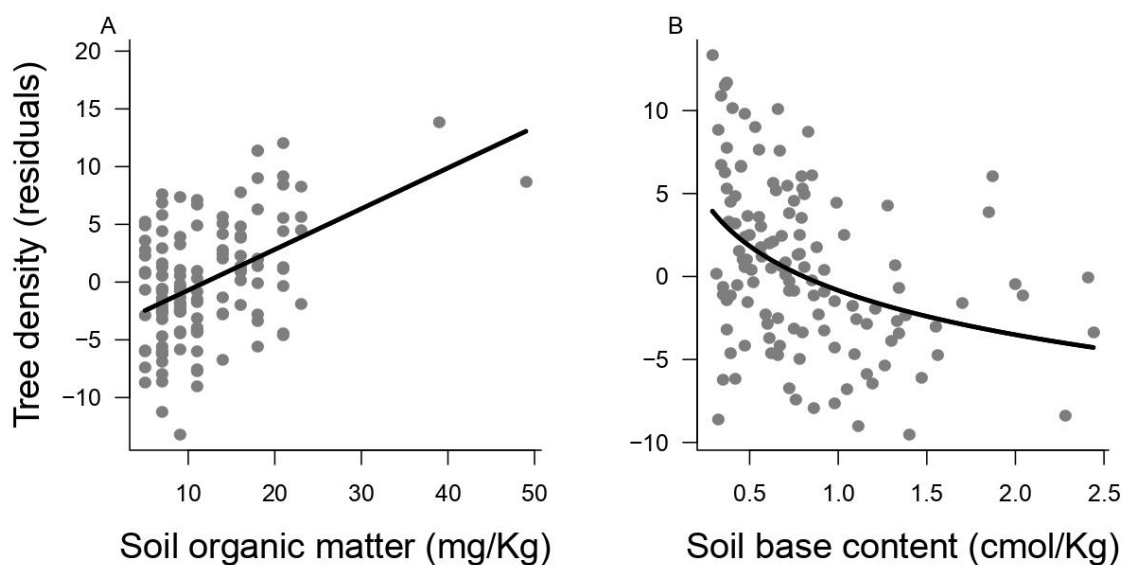


Figure 2 Relationship between tree density and (A) soil organic matter content, and (B) soil base sum in an ecotonal landscape in Northern Amazonia. Each point represents one sampling plot ($n = 129$). Lines represent regression fits.

Effect of individual density and sum of bases on mean tree height

Tree density and sum of bases explained 13% of the total variance in mean tree height (Table 1). Tree density was the strongest predictor of mean tree height, so that the latter decreased with increasing tree density (Figure 3). Sum of bases had a more subtle effect on tree height, with generally higher tree height in soil richer in extractable bases. Thus, results of path analysis were consistent with forest structure was determined both by direct and indirect effects. In particular, soil fertility (as represented by sum of bases) had direct effects on both descriptors of structure and, at the same time, had an indirect effect on mean tree height, through tree density (Figure 4).

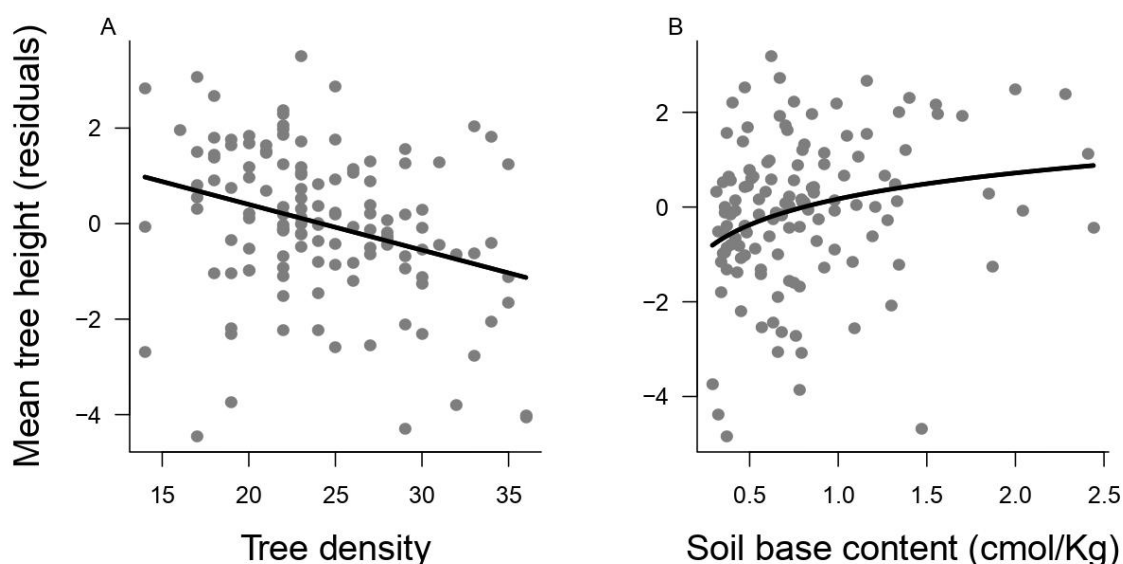


Figure 3 Relationship between mean tree height and (A) tree density, and (B) soil base sum in an ecotonal landscape in Northern Amazonia. Each point represents one sampling plot ($n = 129$). Lines represent regression fits.

Table 1. Regression models relating descriptors of forest structure to topographic and soil features in an ecotonal landscape in Northern Amazonia (n = 129). Model coefficients are unstandardized. Numbers in bold represent statistically significant effects ($P < 0.05$). SOM = soil organic matter.

Response	R^2	Predictor	Coefficient	T	P
Tree density	0.16	Intercept	11.99	-	-
		Mean altitude	0.08	1.48	0.141
		Clay contente	-0.07	-0.66	0.509
		SOM	0.35	3.91	0.0001
		Log base sum	-3.85	-4.20	0.00005
		Log P contente	1.43	1.00	0.316
		Log micronutrient sum	-0.07	-0.09	0.926
		Tree density	-0.09	-3.14	0.002
Mean tree height	0.13	Intercept	19.61	-	-
		Mean altitude	-0.00	-0.22	0.826
		SOM	-0.03	-1.16	0.247
		Clay contente	-0.01	-0.32	0.743
		Log base sum	0.79	2.39	0.018
		Log P contente	0.11	0.23	0.816
		Log micronutrient sum	0.07	0.288	0.790
		Tree density	-0.09	-3.14	0.002

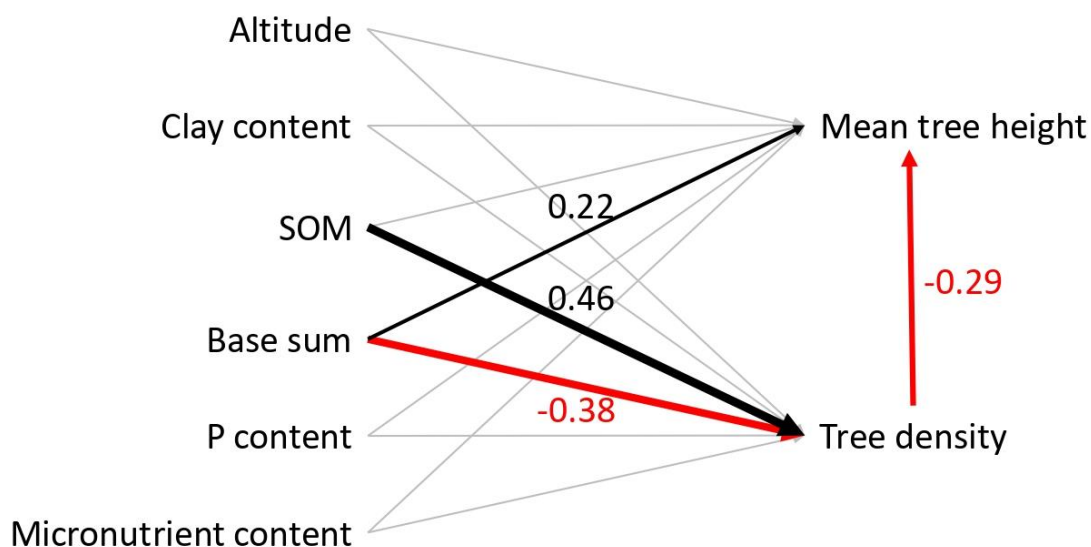


Figure 4 Path diagram showing hypothetical relations between forest structure and topographic and soil features in an ecotonal landscape in Northern Amazonia (n = 129). Each arrow represents one hypothetical effect. Grey arrows indicate statistically non-supported effects ($P > 0.05$); black arrows indicate statistically supported, positive effects; and red arrows indicate statistically supported, negative effects. Arrow width is proportional to effect size, given by the standardized regression (or path) coefficients (numbers near arrows). SOM = soil organic matter.

DISCUSSION

Our study indicated that forest structure (tree density and mean height) varied along the soil gradient (chemical and physical composition) across the different forest types (ombrophilous forest, semideciduous seasonal forest and deciduous seasonal forest) which form the forest ecotone area on the eastern portion of Maracá Island. Yet, much of the observed variation in descriptors of forest structure could not be attributed to any of investigated factors, as indicated by the low R^2 . This suggests an important role for stochasticity in the analyzed spatial scale.

The density of trees found in the studied ecotone (484 ind ha^{-1}) is intermediate to those observed in natural forest ecosystems when compared, for example, with the range-data calculated from ter Steege *et al.* (2003) (400 to 750 ind ha^{-1}) in Amazonian dense forests. The same result can be observed when our data are compared within the range (408 to 512 ind ha^{-1}) reported by Nascimento *et al.* (1997) for the same forest types in Maracá Island. However, they are lower when compared to the other Amazonian peripheral ecotone forests from State of Tocantins (646 ind ha^{-1}) (Haidar *et al.* 2013), and to “terra firme” forest in southern Roraima (525 ind ha^{-1}) (Condé and Tonini 2013).

The positive relationship found between tree density and soil organic matter content may be related to increased concentration of humic substances (i.e. the final products of plant and animal decomposition) in soils richer in organic matter. Humic substances alter the physical, chemical and biological properties of soils by interacting with clay, playing important roles in the structure and fertility of soils (Primo *et al.* 2011) and, thus, the growth of plants. These conditions involve nutrient availability (e.g. nitrogen, phosphorus, sulfur and micronutrients), water, oxygen for roots, light and

temperature (Kosobucki and Buszewski 2014). In the study area, bottom lands are prone to seasonal flooding during rainier months due to fluctuations in water table depth, which creates hydro-edaphic restrictions (e.g. anoxia and poor drainage) to microbial activity (Moreira and Siqueira 2006) and root growth (Ramírez-Narváez 2017), likely slowing decomposition down and compromising nutrient re-absorption by plants. Thus, our results in the eastern of Maracá Island corroborate with Dent *et al.* (2006) hypothesis that tree density is favoured by soils with high organic matter content, as this reflects higher nutrient availability due to faster decomposition and a better substrate structure for plant growth.

The negative effect of sum of bases on tree density may be due to competitive interactions, because tree density is generally lower in plots dominated by a single species; *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae) (Nascimento *et al.* 1997). It is possible that this species can harvest available resources faster than other species, thus having a higher fitness relative to other species and reducing their density when resources are abundant (HilleRisLambers *et al.* 2012). Also, *P. gracilipes* occurs only in seasonally flooded bottomlands with high soil Fe^{+2} content (Nascimento *et al.* 2017). The poor drainage of such soils in Maracá may result in short and poorly developed radicular systems (Ramírez-Narváez 2017), thus increasing tree fall (Gale and Barfod 1999; Quesada *et al.* 2012). Furthermore, low-density areas had taller trees, which may suppress the growth of smaller trees and sustain lower densities, as suggested by Laurance *et al.* (2010).

The negative effect of tree density on mean tree height in Maracá Island suggests is consistent with a self-thinning process, indicating increasing competition under higher densities, which generally occur in uplands. Competition may be driven by

limitation of light (Poorter *et al.* 2003), water (Grieu *et al.* 2001) and/or nutrients (Morris and Myerscough 1991). However, among these factors, light may have the strongest effect, because the closed canopy of the studied forests implies uneven interception of light by trees, so that the growth of smaller individuals is disproportionately suppressed relative to that of larger individuals (Schwinning and Weiner 1998). This creates vertical stratification among individuals in the tree community.

We found that plots with fertile soils (high sum of exchangeable bases) tended to have highest mean tree height. Remarkably, in the studied landscape, some areas are dominated by a single tree species (Nascimento *et al.* 1997), *P. gracilipes*, a slow-growing species whose maximum height (33.8 m in our data) is much higher than the average tree height in the studied landscape (16.5 m). Thus, the increase in mean tree height with soil base sum may be driven by dominance by *P. gracilipes*. In the study area, *P. gracilipes* generally occurs in bottomlands, where such areas have soils richer in organic matter (humic substances), but they are also areas with hydro-edaphic restrictions. Our result diverges from those reported for other areas in Amazonia (Phillips *et al.* 2004; Stephenson and Van Mantgem 2005), which indicate that the fertile soils tend to have smaller trees, as the nutrient surplus favours tree species with fast life histories and, thus, high mortality and turnover rates (Quesada *et al.*, 2012). By contrast, nutrient-poor soils tend to favour tree species with slow life histories, resulting in low mortality and turnover rates (Gale and Barfod 1999; Ferry *et al.* 2010). Thus, under different environmental conditions in Maracá, trees tend to be taller/smaller as a response to hydro-edaphic niches which defines the size trees that influence as species composition as forest structure, as pointed by Brum *et al.* (2018).

CONCLUSIONS

We conclude that the forest structure of the studied ecotone in Northern Amazonia is shaped both by biotic interactions and edaphic factors, particularly exchangeable bases. In general, tree height decreased with tree density, so that factors affecting the latter indirectly affected the former. Therefore, the availability of exchangeable bases increased mean tree height both directly, by favouring larger trees, and indirectly, by suppressing tree density. Yet, most of the variation in forest structure observed at the considered spatial scale was unexplained by the investigated factors, suggesting a major role either for neglected factors or stochasticity. This study contributes to the understanding of local forest and carbon dynamics in ecotonal ecosystems of northern Brazilian Amazonia.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the following projects: (i) Crescimento e mortalidade de árvores em florestas ecotonais de Roraima: efeito das condicionantes ambientais e da variabilidade climática (Proc. CNPq 403591/2016-3), (ii) Ecologia e Manejo dos Recursos Naturais da Savana de Roraima (Projeto Institucional PPI-INPA 015/122) and (iii) Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Serviços Ambientais da Amazônia (INCT ServAmb-Proc. FAPEAM/CNPq). The Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) supported W.R.S. and H.L.S.F., while C.D.A.V. was supported by a fellowship from Organization of American States (OAE). Finally, the Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) provided a productivity grant to R.I. Barbosa (Proc. CNPq 304204/2015-3), whereas L.C.S.C. and P.A.C.L.P. received fellowships

from CAPES-PNPD. Special acknowledgements for the staff of Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) from Maracá Ecological Station by the logistic support in all field campaign.

REFERENCES

- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; de Moraes Gonçalves, J.L.; Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6): 711-728.
- Alvarez-Davila, E.; Cayuela, L.; Gonzalez-Caro, S.; Aldana, A.M.; Stevenson, P.R.; Phillips, O., *et al.* 2017. Forest biomass density across large climate gradients in northern South America is related to water availability but not with temperature. *PloS one*, 12(3): e0171072.
- Barbosa, R.I. 1997. Distribuição das chuvas em Roraima. In: Barbosa, R.I.; Ferreira, E.F.G.; Castellon, E.G. (Eds.). *Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brazil, p. 325-335.
- Barbosa, R.I.; Ramírez-Narváez, P.N.; Fearnside, P.M.; Villacorta, C.D.A.; Carvalho, L.C.S. 2019a. Allometric models to estimate tree height in northern Amazonian ecotone forests. *Acta Amazonica*, 49(2): 81-90.
- Barbosa, R.I.; Santos, J.R.S.; Cunha, M.S.; Pimentel, T.P.; Fearnside, P.M. 2012. Root biomass, root: shoot ratio and belowground carbon stocks in the open savannahs of Roraima, Brazilian Amazonia. *Australian Journal of Botany*, 60: 405-416.
- Barbosa, R.I.; Villacorta, C.D.A.; Silva, W.R.; Carvalho, L.C.S. 2019b. Soil analysis data for the eastern of Maracá Island, northern Brazilian Amazonia. *Mendeley Data*, 2 (<http://dx.doi.org/10.17632/gfw5ccbrsz.2>).
- Barni, P.E.; Manzi, A.O.; Condé, T.M.; Barbosa, R.I.; Fearnside, P.M. 2016. Spatial distribution of forest biomass in Brazil's state of Roraima, northern Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 377: 170-181.
- Bohlman, S.A.; Laurance, W.F.; Laurance, S.G.; Nascimento, H.E.M.; Fearnside, P.M.; Andrade, A. 2008. Importance of soils, topography and geographic distance in

structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, 19(6): 863-874.

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.). Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro, Brazil. 275 p.

Breheny, P.; Burchett, W. 2017. Visualization of Regression Models Using visreg. *The R Journal*, 9(2): 56-71.

Brum, M.; Vadeboncoeur, M.A.; Ivanov, V.; Asbjornsen, H.; Saleska, S.; Alves, L.F., *et al.* 2018. Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. *Journal of Ecology*, 107(1): 318-333.

Bustamante, M.; Santos, M.M.O.; Shimbo, J.Z.; Cantinho, R.Z.; Bandeira de Mello, T.R.; Carvalho e Oliveira, P.V., *et al.* 2015. *Terceiro Inventário Brasileiro de Emissões e Remoções Antrópicas de Gases do Efeito Estufa (Relatórios de Referência): Setor Uso da Terra, Mudança do Uso da Terra e Florestas* Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação (MCTI), Brasília, DF, Brazil. (http://sirene.mcti.gov.br/documents/1686653/1706165/RR_LULUCF_Mudan%C3%A7%C3%A3o+de+Uso+e+Floresta.pdf/11dc4491-65c1-4895-a8b6-e96705f2717a). Accessed in December 2016. 342 pp.

Carvalho, L.C.S.; Fearnside, P.M.; Nascimento, M.T.; Barbosa, R.I. 2018. Amazon soil charcoal: Pyrogenic carbon stock depends of ignition source distance and forest type in Roraima, Brazil. *Global Change Biology*, 24(9): 4122-4130.

Castilho, C.V.; Magnusson, W.E.; Araújo, R.N.O.; Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Lima, A.P.; Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234(1-3): 85-96.

Castilho, C.V.; Schiatti, J.; Freitas, M.A.; Araújo, M.C.; Coelho, F.; Magnusson, W.; Costa, F. 2004. Manual para medição e marcação de árvores em grades e módulos RAPELD do PPBio (https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/Protocolo_estrutura_vegetacao_2014_0.pdf), Accessed in 18 February 2016.

- Condé, T.M.; Tonini, H. 2013. Fitossociologia de uma floresta ombrófila densa na Amazônia Setentrional, Roraima, Brasil. *Acta Amazonica*, 43(3): 247-260.
- Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E.; Luizão, R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93(5): 863-878.
- Couto-Santos, F.R.; Luizão, F.J.; 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.
- De Cáceres, M.; Martín-Alcón, S.; González-Olabarria, J.R.; Coll, L. 2019. A general method for the classification of forest stands using species composition and vertical and horizontal structure. *Annals of Forest Science*, 76(2): 40.
- Dent, D.H.; Bagchi, R.; Robinson, D.; Majalap-Lee, N.; Burslem, D.F.R.P. 2006. Nutrient fluxes via litterfall and leaf litter decomposition vary across a gradient of soil nutrient supply in a lowland tropical rain forest. *Plant and Soil*, 288(1-2): 197-215.
- Esquivel-Muelbert, A.; Baker, T.R.; Dexter, K.G.; Lewis, S.L.; Brien, R.J.W.; Feldpausch, T.R., *et al.* 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biology*, 25(1): 39-56.
- Fearnside, P.M.; Barbosa, R.I.; Pereira, V.B. 2013. Emissões de gases do efeito estufa por desmatamento e incêndios florestais em Roraima: fontes e sumidouros. *Agro@mbiente On-line*, 7(1): 95-111.
- Ferry, B.; Morneau, F.; Bontemps, J.-D.; Blanc, L.; Freycon, V. 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 98(1): 106-116.
- Gale, N.; Barfod, A.S. 1999. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 15(4): 415-436.
- Grace, J.B. 2006. *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. Cambridge University Press, Cambridge (UK). 365p. p.

- Grieu, P.; Lucer, D.W.; Ardiani, R.; Ehleringer, J.R. 2001. The mean depth of soil water uptake by two temperate grassland species over time subjected to mild soil water deficit and competitive association. *Plant and Soil*, 230: 197–209.
- Guilherme, F.A.G.; Morellato, L.P.C.; Assis, M.A. 2004. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic Rain Forest, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(4): 725-737.
- Haidar, R.F.; Fagg, J.M.F.; Pinto, J.R.R.; Dias, R.R.; Damasco, G.; Silva, L.C.R.; Fagg, C.W. 2013. Florestas estacionais e áreas de ecótono no estado do Tocantins, Brasil: parâmetros estruturais, classificação das fitofisionomias florestais e subsídios para conservação. *Acta Amazonica*, 43(3): 261 - 290.
- HilleRisLambers, J.; Adler, P.B.; Harpole, W.S.; Levine, J.M.; Mayfield, M.M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43: 227-248.
- Houghton, R.A. 2005. Aboveground forest biomass and the Global Carbon Balance. *Global Change Biology*, 11(6): 945-958.
- John, R.; Dalling, J.W.; Harms, K.E.; Yavitt, J.B.; Stallard, R.F.; Mirabello, M., *et al.* 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(3): 864-869.
- Kosobucki, P.; Buszewski, B. 2014. Natural Organic Matter in Ecosystems - a Review. *Nova Biotechnologica et Chimica*, 13(2): 109-129.
- Laurance, S.G.W.; Laurance, W.F.; Andrade, A.; Fearnside, P.M.; Harms, K.E.; Vicentini, A.; Luizão, R.C.C. 2010. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. *Journal of Vegetation Science*, 21: 96-106.
- Laurance, W.F.; Fearnside, P.M.; Laurance, S.G.; Delamonica, P.; Lovejoy, T.E.; Rankin-de-Merona, J.M.; Chambers, J.Q.; Gascon, C. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 18: 127-138.
- Le Clec'h, S.; Dufour, S.; Bucheli, J.; Grimaldi, M.; Huber, R.; Miranda, I.; Mitja, D.; Silva Costa, L.; Oszwald, J. 2019. Uncertainty in ecosystem services maps: the

case of carbon stocks in the Brazilian Amazon forest using regression analysis. *One Ecosystem*, 4: e28720.

- Malhi, Y.; Girardin, C.A.; Goldsmith, G.R.; Doughty, C.E.; Salinas, N.; Metcalfe, D.B., *et al.* 2017. The variation of productivity and its allocation along a tropical elevation gradient: a whole carbon budget perspective. *The New phytologist*, 214(3): 1019-1032.
- Marques, E.Q.; Marimon-Junior, B.H.; Marimon, B.S.; Matricardi, E.A.T.; Mews, H.A.; Colli, G.R. 2019. Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*.
- Moreira, F.M.S.; Siqueira, J.O. (Eds.). 2006. *Microbiologia e bioquímica do solo* (2a ed.), Editora UFLA, Lavras (MG). 744p.
- Morris, E.C.; Myerscough, P.J. 1991. Self-thinning and competition intensity over a gradient of nutrient availability. *Journal of Ecology*, 79: 903-923.
- Nascimento, M.T.; Barbosa, R.I.; Dexter, K.G.; Castilho, C.V.; Silva Carvalho, L.C.; Villela, D.M. 2017. Is the *Peltogyne gracilipes* monodominant forest characterised by distinct soils? *Acta Oecologica*, 85: 104-107.
- Nascimento, M.T.; Barbosa, R.I.; Villela, D.M.; Proctor, J. 2007. Above-ground biomass changes over an 11-year period in an Amazon monodominant forest and two other lowland forests. *Plant Ecology*, 192(2): 181-191.
- Nascimento, M.T.; Carvalho, L.C.S.; Barbosa, R.I.; Villela, D.M. 2014. Variation in floristic composition, demography and above-ground biomass over a 20-year period in an Amazonian monodominant forest. *Plant Ecology & Diversity*, 7(102): 293-303.
- Nascimento, M.T.; Proctor, J.; Villela, D.M. 1997. Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 54: 1-38.
- Nogueira, E.M.; Yanai, A.M.; Fonseca, F.O.; Fearnside, P.M. 2015. Carbon stock loss from deforestation through 2013 in Brazilian Amazonia. *Global Change Biology*, 21: 1271–1292.

- Ometto, J.P.; Aguiar, A.P.; Assis, T.; Soler, L.; Valle, P.; Tejada, G.; Lapola, D.M.; Meir, P. 2014. Amazon forest biomass density maps: tackling the uncertainty in carbon emission estimates. *Climatic Change*, 124(3): 545-560.
- Oü, D. 2014. Measure Height Application (Version 1.4): Google Play (https://play.google.com/store/apps/details?id=ee.deskis.android.height&hl=pt_BR). Accessed in 01 July 2016.
- Paoli, G.D.; Curran, L.M. 2007. Soil nutrients limit fine litter production and tree growth in mature Lowland Forest of Southwestern Borneo. *Ecosystems*, 10(3): 503-518.
- Phillips, O.L.; Baker, T.R.; Arroyo, L.; Higuchi, N.; Killeen, T.J.; Laurance, W.F., *et al.* 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 359(1443): 381-407.
- Poorter, L.; Bongers, F.; Sterck, F.J.; Wöll, H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 84(3): 602-608.
- Primo, D.C.; Menezes, R.S.C.; Silva, T.O. 2011. Substâncias húmicas da matéria orgânica do solo: uma revisão de técnicas analíticas e estudos no nordeste brasileiro. *Scientia Plena*, 7(5): 1-13.
- Quesada, C.A.; Phillips, O.L.; Schwarz, M.; Czimczik, C.I.; Baker, T.R.; Patiño, S., *et al.* 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9(6): 2203-2246.
- R Core Team. 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <<http://www.R-project.org/>> p.
- Ramírez-Narváez, P.N. 2017. *Efeito dos parâmetros biométricos e da altitude em estimativas da biomassa de raízes grossas de árvores em florestas do ecótono norte da amazônia brasileira*. Dissertação de Mestrado, UFRR, Boa Vista, Roraima. 47 p.
- Robison, D.M.; Nortcliff, S. 1991. Os solos da reserva de Maracá, Roraima: segunda aproximação. *Acta Amazonica*, 21: 409-424.

- Saatchi, S.; Houghton, R.; Alvalá, R.; Soares, J.; Yu, Y. 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology*, 13(4): 816-837.
- Saatchi, S.; Mascaró, J.; Xu, L.; Keller, M.; Yang, Y.; Duffy, P., *et al.* 2014. Seeing the forest beyond the trees. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 606-610.
- Schwinning, S.; Weiner, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113: 447-455.
- Silva, W.R.; Villacorta, C.D.A.; Farias, H.L.S.; Carvalho, L.C.S.; Barbosa, R.I. 2019a. Biometric data of arboreal individuals from ecotonal forests in eastern Maracá Island, northern Brazilian Amazonia. *Mendeley Data*, 2 (<http://dx.doi.org/10.17632/8cdwkhcsy7.2>).
- Silva, W.R.; Villacorta, C.D.A.; Perdiz, R.O.; Farias, H.L.S.; Oliveira, A.S.; Citó, A.C.; Carvalho, L.C.S.; Barbosa, R.I. 2019b. Floristic composition in ecotone forests in northern Brazilian Amazonia: preliminary data. *Biodiversity Data Journal*, 7: e47025.
- Stephenson, N.L.; Van Mantgem, P.J. 2005. Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity. *Ecology Letters*, 8(5): 524-531.
- Storch, F.; Dormann, C.F.; Bauhus, J. 2018. Quantifying forest structural diversity based on large-scale inventory data: a new approach to support biodiversity monitoring. *Forest Ecosystems*, 5(1): 34.
- Suwa, R.; Sakai, T.; Santos, J.; Silva, R.P.; Kajimoto, T.; Ishizuka, M.; Higuchi, N. 2013. Significance of topographic gradient in stem diameter-height allometry for precise biomass estimation of a tropical moist forest in the Central Amazon *JARQ*, 47(1): 109-114.
- Ter Steege, H.; Pitman, N.; Sabatier, D.; Castellanos, H.; Hout, P.V.D.; Daly, D.C., *et al.* 2003. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity & Conservation*, 12(11): 2255–2277.
- Vale, J.D.; Araujo, R.N.O.; Castilho, C.V. 2012. Cotas de altitude de 30 parcelas permanentes na Estação Ecológica de Maracá. *Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio)*, 1 (<https://ppbiodata.inpa.gov.br/metacat/metacat/menger.187.1/default>). Accessed in 01 November 2012.

Vale, J.D.; Romero, R.L. 2015. Coordenadas geográficas das 30 parcelas permanentes na Estação Ecológica de Maracá. *Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio)*, 1 (<https://ppbiodata.inpa.gov.br/metacat/metacat/menger.192.1/default>). Accessed in 12 December 2015.

4 ARTIGO 3. ENVIRONMENTAL FILTERS AFFECTING SPECIES RICHNESS AND SPECIES COMPOSITION IN ECOTONE FORESTS OF NORTHERN BRAZILIAN AMAZONIA

4.1 ARTIGO EM PREPARAÇÃO PARA SER ENVIADO AO BOLETIM DO MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI (CIÊNCIAS NATURAIS)

4.1.1 Qualis CAPES Classificação B3 na Área de Ciências Ambientais

Environmental filters affecting species richness and composition in ecotone forests of the northern Brazilian Amazonia

Williamar Rodrigues Silva^{1,*}, Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno², Hugo Leonardo Sousa Farias¹, Valdinar Ferreira Melo³, Carlos Darwin Angulo Villacorta⁴, Lidianny Camila da Silva Carvalho⁵, Ricardo Oliveira Perdiz², Arthur Camurça Citó², Reinaldo Imbrozio Barbosa²

¹ PRONAT - Programa de Pós-graduação em Recursos Naturais, Universidade Federal de Roraima - UFRR, 69310-000 Boa Vista, Roraima, Brasil; ² Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia - INPA, Núcleo de Roraima, Boa Vista, Roraima, Brasil; ³ Departamento de Solos e Engenharia Agrícola, Universidade Federal de Roraima – UFRR, Boa Vista, Roraima, Brasil; ⁴ Estación Experimental Agraria San Ramón, Dirección de Recurso Genéticos y Biotecnología. Instituto Nacional de Innovación Agrária (INIA), Yurimaguas, Peru; ⁵ University of Exeter, Exeter, UK

(*) Corresponding author: w.r.silva1984@gmail.com

Abstract

The structure of tree communities in tropical forests depends on abiotic filters and biotic interactions such as competition and facilitation, which select functional traits and influence species richness and composition. Interestingly, many ecotone forests in Northern Amazonia are populated by tree assemblages characterized by distinct abundances of a single species, *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae), which contrasts with the typically high diversity of other Amazonian forests. However, it is unclear whether this pattern solely reflects environmental filters or also antagonistic interactions among species with similar habitat requirements. The goal of this study was to determine the response of species richness and composition to environmental gradients, and analyze the role of *P. gracilipes* in structuring tree communities in ecotone forest areas of the Northern Brazilian Amazon. We sampled 129 permanent plots (10 m x 50 m; 6.45 ha) along a hydro-edaphic gradient. All trees and palms with stem diameter \geq 10cm were measured and identified. Multiple regressions were performed to test the effects of altitude (proxy for soil drainage), edaphic factors, and abundance of *P. gracilipes* on the local species richness and composition of trees. Species richness and composition responded to the same variables: altitude, soil clay content and soil sum of micronutrients. These variables affected species composition directly and indirectly, through the abundance of *P. gracilipes*. In particular, the latter suppressed species richness, independently of soil conditions. Our results support the hypothesis that both abiotic filters and biotic interactions shape the studied tree communities. *P. gracilipes* can be considered an indicator species of hydro-edaphic conditions, but also is itself a driver of tree community structure, distinguishing forest types that occur under lower (higher species richness) or higher abundance (lesser richness).

Keywords: Competition. Community Structure. Seasonal Forests. Maracá Island. Roraima.

1. Introduction

Studies in central Amazonia have shown that edaphic and topographic filters affect the species richness and composition of plants at different spatial scales (Toledo *et al.* 2017; Figueiredo *et al.* 2018; Oliveira *et al.* 2019). Most analyses have shown that species distribution is related mainly to soil macronutrient and clay contents (Fine *et al.* 2005; Quesada *et al.* 2010; Moser *et al.* 2014), which vary along topographic gradients (Bohlman *et al.* 2008; Zuleta *et al.* 2018). It is assumed that these factors represent the main environmental conditions along which plant communities are structured in Amazonia (Costa *et al.* 2015). Likewise, soil micronutrients also function as environmental filters which can affect species distribution and community structure (Baldeck *et al.* 2013). Soil micronutrient availability can be both limiting and toxic to plants (Sperotto *et al.* 2014), or even affect indirectly the availability of other nutrients that limit plant growth even on more fertile tropical soils (Kaspari *et al.* 2008; Barron *et al.* 2009).

Despite these findings on areas closer to the Amazon river channel, it is unclear what is relative importance of different environmental conditions for the structure of tree communities in terms of species richness and composition in peripheral areas of Amazonia. This is partly due to natural correlations among different environmental conditions acting alone or synergistically in the spatial distribution of plants in regions dominated by ecotones, which complicate disentangling their effects. Ecotones are ecosystems located in the northern and southern borders of Amazonia and represent

transition between open vegetation (savannas) and different forest mosaics, which are of great importance from the perspective of biological conservation (Marques *et al.* 2019). The paucity of studies is clearer in Northern Amazonia, where forest types have been increasingly threatened by anthropogenic disturbances (Barni *et al.* 2015; Almeida *et al.* 2016).

Peripheral zones of Northern Amazonia encompass much of the Brazilian state of Roraima, at the boundary with Venezuela and Guyana, where there are vast vegetation mosaics comprising transitions between ombrophilous forests, seasonal forests and savannas (Milliken and Ratter 1998; Barbosa *et al.* 2007; Santos *et al.* 2013). Woody vegetation in these forests diverges from that observed in well studied savannas sites of other parts in Amazonia (Ratter *et al.* 2003). In peripheral zones of Northern Amazonia *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae) is a common species that can dominate forest stands (Nascimento and Proctor 1997; Nascimento *et al.* 2017). Monodominance by *P. gracilipes* has been related to hydro-edaphic conditions, such as poorly drained soils and high Fe⁺² content (Nascimento *et al.* 2017; Villacorta 2017). However, it is unclear whether this pattern solely reflects exclusion of most species from such areas due to their physiological requirements, or whether competitive interactions with *P. gracilipes* can exclude other species from sites where they could occur otherwise.

To better understand the effects of environmental conditions and interactions with *P. gracilipes* in structuring tree communities in ecotone forests of Northern Amazonia, we tested the hypothesis that soil gradients shape species richness and composition both directly and indirectly. Direct effects would result from species sorting along soil gradients due to niche partitioning and local adaptation, whereas

indirect effects would result from environmentally-driven changes in *P. gracilipes* abundance, which would affect the abundances of other species due to *P. gracilipes* being a better competitor for soil resources under restrictive soil conditions. We predicted that altitude – a proxy for the risk of seasonal waterlogging – and soil micronutrient content would be the main drivers of *P. gracilipes* abundance, species richness and species composition, whereas *P. gracilipes* would have a negative effect on species richness and would change species composition independently of environmental conditions.

2. Methods

2.1 Study area

This study was performed in eastern part of Maracá Island, a conservation area managed by the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMbio). Maracá Island is part of the Maracá Ecological Station (3°15' - 3°35' N e 61°22' - 61°58' W), State of Roraima, Northern Brazilian Amazonia (Fig. 1). Maracá has moist tropical climate and is located in a region characterized by the transition between savanna (Aw) and monsoon (Am) climatic subtypes in Köppen's classification (Barbosa, 1997; Barni *et al.*, 2020). Average annual temperature and rainfall are 26°C and 2.086 ± 428 mm, respectively, with a rainier period from May to August and a drier period from December to March (Couto-Santos *et al.*, 2014). Maracá's vegetation is associated with the biogeographic and climatic transition zone between continuous forests and open vegetation plains, with predominance of savannas (Milliken and Ratter, 1998). In those areas, continuous forests are a mosaic of ombrophilous and seasonal

forests, spread over a hydro-edaphic gradient which is related to these forest types (Robison and Nortcliff, 1991; Carvalho *et al.*, 2018).

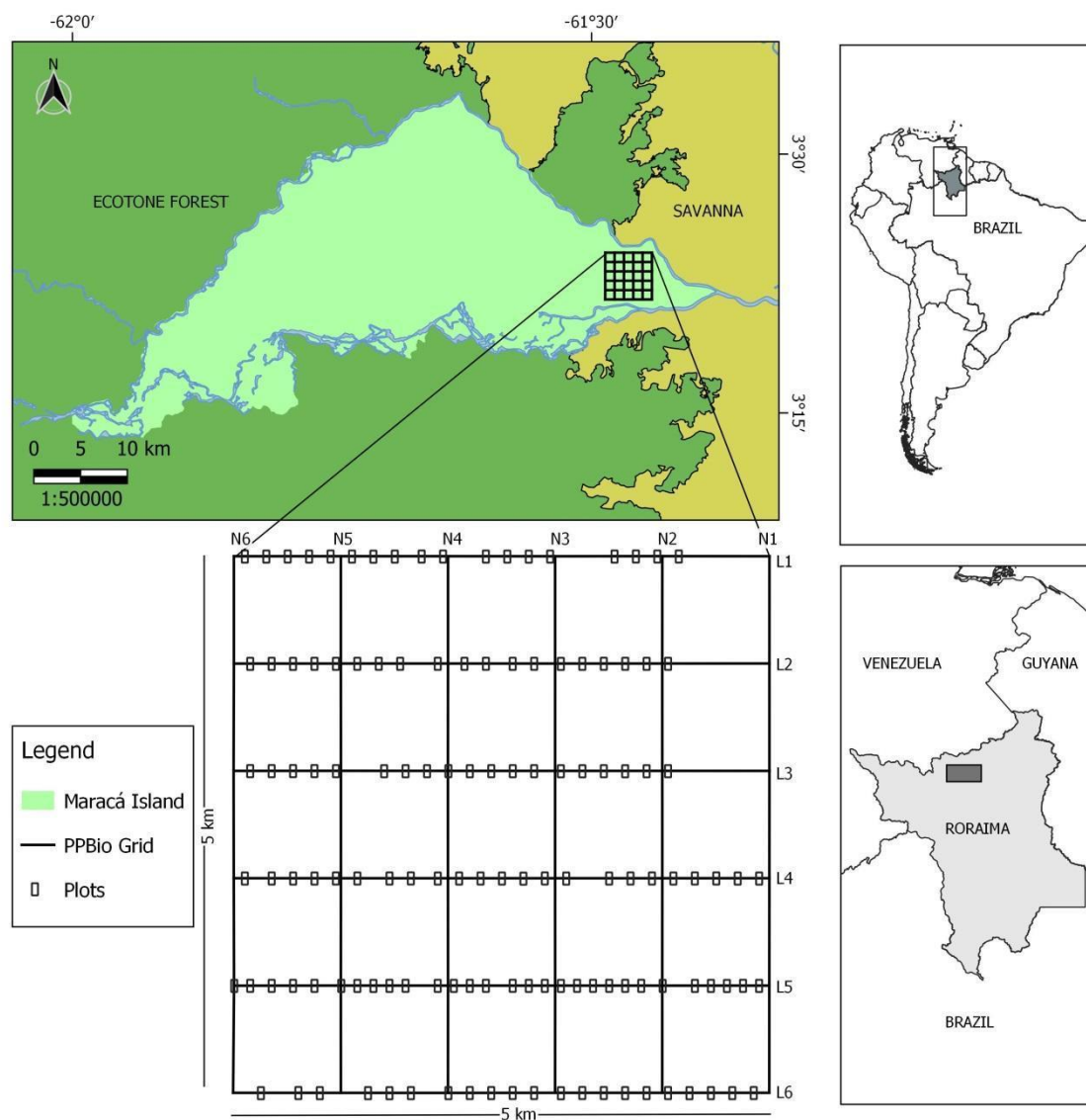


Figure 1 Study area indicating the grid of the Biodiversity Research Program (PPBio) and Geographic location of 129 permanent plots on the eastern of Maracá Island, state of Roraima, Northern Brazilian Amazonia.

2.2 Sampling design

We sampled trees in 129 permanent plots (10 m x 50 m; 6,45 ha) spread over six East-West trails belonging to a sampling grid established by the Brazilian Biodiversity

Research Program (PPBio) on the eastern of Maracá Island (<https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca>). Each trail is 5 km long, along which 18-29 plots were established in each one with at least a distance of 150 m between them. This sampling design aimed at capturing small-scale structural variation in tree communities (Silva *et al.* 2019b). Swamps and savannas were not considered in this study. All plots were georeferenced in UTM and had their altitudes determined topographically (Vale and Romero 2015). Permanent plots have been censused annually since 2015. All biometric data can be freely accessed by the Mendeley Data repository (Silva *et al.* 2019a), and ForestPlots platform (<https://www.forestplots.net/>) under the codes ETA, ETB, ETC, ETD, ETE and ETF.

2.3 Forest inventory

We obtained tree data using the protocol for forest inventory in PPBio research sites (Castilho *et al.* 2014). We sampled all trees and palms with stem diameter ≥ 10 cm, within each of the 129 sampling plots. When trees had deformities or aerial roots, stem diameter was measured 0.5 m above these features (cf. Castilho *et al.* 2014). Measurements were taken using a diameter tape (283D/5m).

All individuals were morphotyped based on field observations and collection of biological material between 15 and 23/12/2017 for posterior taxonomic identification. Collected material represented most sampled species and were deposited in the herbarium of the National Institute for Amazonia Research (INPA), Integrated Museum of Roraima (MIRR) and Federal University of Roraima (UFRR) (acronyms follow Thiers 2020 [continuously updated]). Species identification was mainly performed by A. T. Mello by comparison with material from INPA's botanical collection, with further

checking by R. O. Perdiz and R. I. Barbosa using the botanical collections of INPA, UFRR and MIRR, and consultations to the REFLORA virtual herbarium (REFLORA 2020). Scientific names were verified and corrected with reference to the species list of the Brazilian Flora (Brazil Flora Group 2015); family-level groupings followed APG-IV (2016). Species composition by sampling plot is freely available in both the Brazilian Biodiversity Information System (Silva *et al.* 2020) and Silva *et al.* (2019b).

2.4 Soil sampling and analysis

Soil samples (20-cm deep) were collected at two points within each of the 129 sampling plots. The two sub-samples were mixed to form a compound soil sample and, subsequently, each one was air-dried and sieved (2-mm mesh size). Physical (soil clay content, %), and chemical variables (contents of available K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , P, Fe, Zn, Mn, B and Cu) were obtained using standard protocols (Embrapa 2011). All soil data are freely available through Mendeley Data (Barbosa *et al.* 2019b).

2.5 Statistical analysis

Tree community structure was described as species richness (defined as the number of species found in a plot) and species composition, defined as the combination of species abundances in a plot. The latter was summarized in a single variable using the first axis of a Principal Coordinate Analysis (PCoA), based on Bray-Curtis dissimilarities computed from Hellinger-transformed species abundances (Legendre and Legendre 2012). Further, we considered the following environmental variables as potential drivers of tree species abundance: altitude (m), soil clay content (%), sum of base (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} ; $cmol\ kg^{-1}$), sum of micronutrients (Fe, Zn, Mn, B, Cu; $mg\ kg^{-1}$),

and soil available P (mg kg^{-1}). We performed three analyses: one testing for the effects of environmental variables on the abundance of *P. gracilipes*; one testing for the effects of environmental variables and *P. gracilipes* abundance on the richness of remaining species; and one testing for the effects of environmental variables and *P. gracilipes* abundance on the composition of remaining species, as represented by the first Principal Coordinate (PCo1). This allowed us to examine the extent to which *P. gracilipes* could shape community structure on its own, independently of environmental variables. Predictor effects were visualized using partial residual plots, which control for variation in remaining predictors (Breheny and Burchett 2017). All analyses were performed in R 3.6.3 (R Core Team 2020), with the aid of packages “vegan” for ordination (Oksanen *et al.* 2015) and “visreg” for partial residual plots to visualize predictor effects (Breheny and Burchett 2017).

3. Results

3.1 Response of *P. gracilipes* abundance to topographic and edaphic gradients

Mean altitude, soil Clay content and sum of micronutrients explained 49% of the variation in the abundance of *P. gracilipes* (Table 1). Abundance was lower at higher altitude, soil clay content and sum of micronutrients, the latter having the strongest effect on *P. gracilipes* abundance (Fig. 2).

Table 1 Regression models relating *Peltogyne gracilipes* abundance, species richness and species composition to topographic, edaphic and biotic drivers in an ecotone landscape in Northern Amazonia (n = 129). Bold numbers represent statistically significant effects ($P < 0.05$).

Response	R^2	Predictor	Coefficient	T	P
Abundance of <i>P. gracilipes</i>	0.49	Intercept	-	-	-

		Mean altitude	-0.15	-3.86	0.001
		Clay content	-0.19	-2.76	0.006
		SOM	0.07	1.30	
					0.196
		Log base sum	-0.76	-1.15	0.252
		Log P content	0.21	0.82	0.411
		Log micronutrient sum	0.03	6,97	0.001
Species richness	0.27	Intercept	6.24	-	-
		Mean altitude	0.08	1.97	0.050
		Clay content	-0.04	-0.61	0.539
		SOM	0.08	1.46	0.144
		Log base sum	-0.75	-1.15	0.251
		Log P content	0.41	1.63	0.103
Species Composition (PCo1)	0.65	Log micronutrient	0.00	1.16	0.869
		P. gracilipes	-0.42	-4.79	0.001
		Intercept	-5.59	-	-
		Mean altitude	8.34	4.85	0.001
		Clay content	6.38	2.07	0.039
		SOM	-1.61	-0.64	0.518
		Log base sum	-3.13	-1.13	0.259
		Log P content	6.30	0.05	0.953
		Log micronutrient sum	-1.04	-0.04	0.962
		P. gracilipes	-2.96	-7.90	0.001

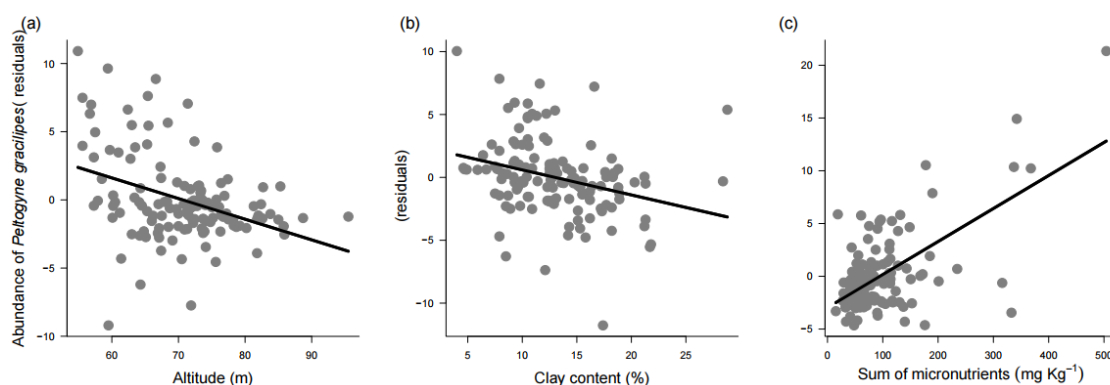


Figure 2 Relationship between abundance of *Peltogyne gracilipes* and (A) average altitude (B) clay content and (C) sum of soil micronutrients in an ecotonal landscape in North of the Brazilian Amazon. Each point represents one sampling plot (n = 129). Lines represent regression fits.

3.2 Response of species richness to environmental gradients and *P. gracilipes* abundance

Altitude and the abundance of *P. gracilipes* together explained 27% of the variation in tree species richness observed in the study area (Table 1). The abundance of *P. gracilipes* was the strongest predictor of tree species richness, which decreased with the former (Fig. 3a). Moreover, forest stands in higher areas tended to have more species (Fig. 3b).

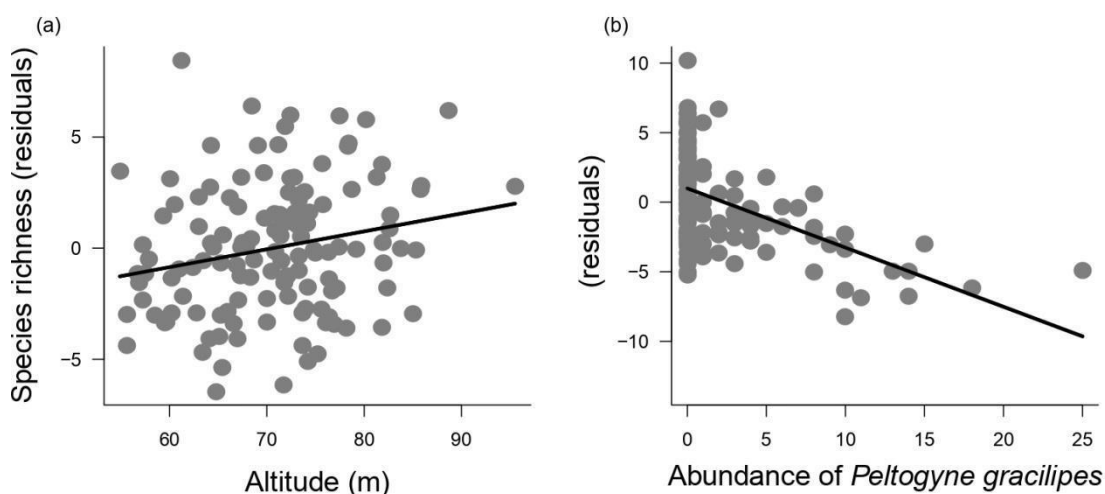


Figure 3 Relationship between species richness and (A) average altitude and (B) abundance of *Peltogyne gracilipes* in an ecotonal landscape in North of the Brazilian Amazon. Each point represents one sampling plot ($n = 129$). Lines represent regression fits.

3.3 Response of species composition to environmental gradients and *P. gracilipes* abundance

The joint effect of altitude, soil Clay content and abundance of *P. gracilipes* explained 65% of the strongest pattern of change in species compositions (as represented by PCo1) (Fig. 4). Altitude and the abundance of *P. gracilipes* were the

strongest predictors of species composition, whereas soil Clay content had a more subtle effect (Table 1).

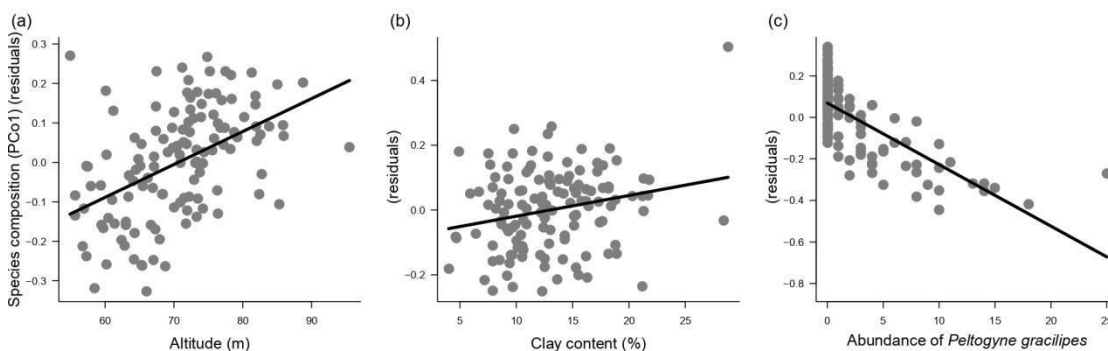


Figure 4 Relationship between species composition and (A) average altitude, (B) clay content and (C) abundance of *Peltogyne gracilipes* in an ecotonal landscape in North of the Brazilian Amazon. Each point represents one sampling plot ($n = 129$). Lines represent regression fits.

4. Discussion

4.1 Effect of altitude, soil clay content and sum of micronutrients on the abundance of *P. gracilipes*

Our results indicate a strong effect of environmental conditions (altitude, soil clay content and sum of micronutrients) on the abundance of *P. gracilipes*. The spatial distribution of this species is shaped by different environmental filters in the eastern of Maracá Island, supporting the proposals of Nascimento and Proctor (1997) and Nascimento *et al.* (2017). Seasonally flooded areas located in bottomlands with higher micronutrient content are seemingly more suitable for the occurrence of this species in the study area. These findings are similar to those of Villacorta (2017), who suggested that *P. gracilipes* would not occur or would have low abundance in non-flooded soils, but could become monodominant in areas with higher hydro-edaphic restrictions.

Poorly structured and nutrient-poor soils, as those where *P. gracilipes* is more abundant in eastern Maracá Island, can be considered limiting to the growth and survival of plants, causing root systems to be shorter and underdeveloped due to the low tolerance of most species to restrictive soils (Gale and Barfod 1999; Quesada *et al.* 2012). This was also observed by Ramírez-Narváez (2017), who found lower root biomass in areas where *P. gracilipes* is more abundant, indicating that this species has greater tolerance to environments with stronger hydro-edaphic restrictions relative to other species occurring in eastern Maracá Island. Thus, greater abundance of *P. gracilipes* is expected in more restrictive environments (e.g. seasonally flooded areas) in eastern Maracá Island and, depending on the prevalence of this species, monodominance can result, as discussed by Nascimento and Proctor (1997) and Milliken and Ratter (1998).

4.2 – Effect of altitude and abundance of *P. gracilipes* on species richness

Our results showed that altitude, used a proxy for soil drainage, and the abundance of *P. gracilipes* control tree species richness in the studied area. The positive effect of altitude on species richness is related to the fact that bottomlands have greater hydro-edaphic restrictions (hydromorphic, nutrient-poor soils), as also observed by Nascimento *et al.* (2017) and Villacorta (2017).

Our analyses are similar to those of other studies performed in different regions of tropical forest, which indicated that environments with greater hydro-edaphic restrictions tend to have lower species richness (Jones *et al.* 2008; Silva *et al.* 2010; Mosquera and Hurtado 2014). For instance, in an ecotone area between Brazilian Amazonia and “Cerrado” (savanna), Elias *et al.* (2019) also reported that tree species

richness is related to topography, indicating that hydric restrictions function as a filter to species in environments of sandy soils. Likewise, Lozada *et al.* (2012) indicated that environments with poorly drained soils in eastern Venezuela can generate restrictive hydric conditions which reduce local species richness and contribute to the formation of monodominance. This observation is similar to that found in our study area, where environments with greater hydro-edaphic restrictions featured greater abundance of *P. gracilipes*, which often achieved monodominance (sense Connell and Lowman 1989).

In this context, we suggest that monodominant aggregations of *P. gracilipes* individuals in eastern Maracá Island tend to exclude other species through competitive interactions (e.g. tolerance to seasonal anoxia), optimizing its growth and survival in environments with greater hydro-edaphic restrictions. As *P. gracilipes* is a slow-growing species (Carvalho 2014), it could have greater fitness under these conditions by being able to accumulate biomass under soil nutrient levels which tend to exclude most plant species also occurring in this area. Fitness differences among species can negatively impact species richness because abundant soil nutrients are not necessarily available to plants, as suggest by Chesson (2000).

4.3 Effect of altitude, soil Clay content and abundance of *P. gracilipes* on species composition

Tree species composition in eastern Maracá Island was related to the same predictors of species richness, varying as a function of the risk of seasonal waterlogging. These findings indicate that lower lands with lower clay content favour the survival of specialist species (e.g. *P. gracilipes*), contrary to uplands, where species composition is more diversified, as also observed by Nascimento and Proctor

(1997) and Silva *et al.* (2019b). In western Amazonia, the effect of topography on tree species composition was explained by Valencia *et al.* (2004) and Moser *et al.* (2014), who concluded that the topographic gradient imposes a restriction on species composition, even though most species are generalist relative to topographic variation. In Central Amazonia, Kinupp and Magnusson (2005) described that topography and a suite of variables (e.g. soil texture, water table depth and frequency of floods) restrict certain species to lower altitudes, although almost species occurred both in bottomlands and uplands, even when species groups were analyzed separately. Similarly, Toledo *et al.* (2017) analyzed the effect of ecological characteristics separately and concluded that soil Clay content was responsible for 50% of the variation in species composition along the altitude gradient in Reserve Ducke, Central Amazonia. This observation is analogous to that by Damasco *et al.* (2013), who showed that soil Clay content was one of the most important predictors of tree species diversity in an ecotone area between ombrophilous forest and “campinarana” open forest in the Viruá National Park, Northern Amazonia.

Studies on different tropical forests (Peh *et al.* 2011a; Peh *et al.* 2011b; Marimon-Junior *et al.* 2019) have suggested that the clustering of specialist species is not conditioned by a single factor, but rather by a suite of environmental filters of different types (chemical, physical and biological) which favour species dominance. For instance, Marimon *et al.* (2001a; 2001b) showed that a higher Mg:Ca ratio and high Fe^{+2} and Mn^{+2} contents in the soil were responsible for the dominance by *Brosimum rubescens*, which prevails in environments considered unfavourable to other species due to chemical toxicity. An effect of Fe^{+2} was also observed by Lozada *et al.* (2012) in forests of eastern Venezuela which are dominated by *Mora exelsa*. These

finds indicate strong relationship with the monodominance by *P. gracilipes* at lower altitudes in Maracá Island. These finds in other tropical regions indicate strong relationship with the monodominance by *P. gracilipes* in Maracá Island. In this light, our results also suggest synergism between higher concentrations of micronutrients in the soil (especially Fe^{+2}), and *P. gracilipes*, where sites at lower altitudes, poorly drained and clay-poor soils have as characteristic species composition dominated by *P. gracilipes*.

5. Conclusion

Tree species richness and composition of ecotone forests in eastern Maracá Island respond primarily to the same environmental filters, i.e. altitude, soil clay content and sum of micronutrients. These factors affect species composition directly and indirectly, through the abundance of *P. gracilipes*. Species richness is suppressed by both greater hydro-edaphic restrictions and abundance of *P. gracilipes*. Therefore, our results indicate that both soil nutrients and biotic interactions, in the form of competitive effects of *P. gracilipes* on other species, play a role in the structuring of tree communities in the studied ecotone area.

6 Acknowledgements

This study was supported by the following projects (i) “Crescimento e mortalidade de árvores em florestas ecotonais de Roraima: efeito das condicionantes ambientais e da variabilidade climática” (Proc. CNPq 403591/2016-3), (ii) “Ecologia e Manejo dos Recursos Naturais da Savana de Roraima” (Projeto Institucional PPI-INPA 015/122) and (iii) Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Serviços Ambientais da Amazônia (INCT ServAmb-Proc. FAPEAM/CNPq). The Brazilian Coordination for the

Improvement of Higher Education Personnel (CAPES) supported W.R.S. and H.L.S.F. Organization of American States (OAE) provided a fellowship to C.D.A.V. Finally, the Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) provided a productivity grant to R.I.B. (Proc. CNPq 304204/2015-3) and a scholarship to R.O.P. (Proc. CNPq 142243/2015- 9), whereas L.C.S.C. and P.A.C.L.P. received fellowships from CAPES-PNPD. The staff of Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMBio), Bruno Campos, Benjamin Luz and Marcelo Carvalho provided logistic support in all sampling campaign in ESEC Maracá, as well as official permits for this study (Autorização ICMBio, number 52071-4).

9 References

Almeida, C.A.; Coutinho, A.C.; Esquerdo, J.C.D.M.; Adami, M.; Venturieri, A.; Diniz, C.G.; Dessay, N.; Durieux, L.; Gomes, A.R. 2016. High spatial resolution land use and land cover mapping of the Brazilian Legal Amazon in 2008 using Landsat-5/TM and MODIS data. *Acta Amazonica*, 46(3): 291-302.

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.

Baldeck, C.A.; Harms, K.E.; Yavitt, J.B.; John, R.; Turner, B.L.; Valencia, R., *et al.* 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: 20122532.

Barbosa, R.I. 1997. Distribuição das chuvas em Roraima. In: Barbosa, R.I.; Ferreira, E.F.G.; Castellon, E.G. (Eds.). *Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brazil, p. 325-335.

Barbosa, R.I.; Mourão Jr., M.; Pereira, P.R.V.S.; Bendahan, A.B. 2007. Estratificação vertical de uma comunidade arbóreo-arbustiva em uma área de savana parque em Roraima, Amazônia Brasileira. *Mens Agitat*, 2(1): 45-52.

Barbosa, R.I.; Villacorta, C.D.; Silva, W.R.; Carvalho, L.C.S. 2019b. Soil analysis data for the eastern of Maracá Island, northern Brazilian Amazonia (2 ed.): Mendeley Data (<https://data.mendeley.com/datasets/gfw5ccbrsz/2>).

Barni, P.E.; Pereira, V.B.; Manzi, A.O.; Barbosa, R.I. 2015. Deforestation and forest fires in Roraima and their relationship with phytoclimatic regions in the Northern Brazilian Amazon. *Environmental Management*, 55(5): 1124-1138.

Barni, P. E., Pereira, V. B.; Manzi, A. O.; Barbosa, R. I. 2015. Deforestation and forest fires in Roraima and their relationship with phytoclimatic regions in the Northern Brazilian Amazon. **Environmental Management** 55(5): 1124-1138. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0447-7>

Barron, A.R.; Wurzbarger, N.; Bellenger, J.P.; Wright, S.J.; Kraepiel, A.M.L.; Hedin, L.O. 2009. Molybdenum limitation of asymbiotic nitrogen fixation in tropical forest soils. *Nature Geoscience*, 2: 42-45.

Bohlman, S.A.; Laurance, W.F.; Laurance, S.G.; Nascimento, H.E.M.; Fearnside, P.M.; Andrade, A. 2008. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, 19(6): 863-874.

Brazil Flora Group, B.F.G. 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66(4): 1085-1113.

Breheny, P.; Burchett, W. 2017. Visualization of regression models using visreg. *The R Journal*, 9(2): 56-71.

Carvalho, L.C.S. 2014. *Ecologia e estrutura filogenética de uma floresta monodominante na Amazônia*. Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, Campos dos Goytacazes, RJ. 188 p.

Carvalho, L.C.S.; Fearnside, P.M.; Nascimento, M.T.; Barbosa, R.I. 2018. Amazon soil charcoal: Pyrogenic carbon stock depends of ignition source distance and forest type in Roraima, Brazil. *Global Change Biology*, 24(9): 4122-4130.

Castilho, C.V.; Schietti, J.; Freitas, M.A.; Araújo, M.C.; Coelho, F.; Magnusson, W.; Costa, F. 2014. Manual para medição e marcação de árvores em grades e módulos RAPELD do PPBio (https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/Protocolo_estrutura_vegetacao_2014_0.pdf), Accessed in 18 February 2016.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.

Connell, J.H.; Lowman, M.D. 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *American Naturalist*, 134: 88-119.

Costa, F.V.; Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E.; Franklin, E.; Zuanon, J.; Cintra, R., *et al.* 2015. Synthesis of the first 10 years of long-term ecological research in Amazonian forest ecosystem - Implications for conservation and management. *Natureza e Conservação*, 13: 3-14.

Couto-Santos, F.R.; Luizão, F.J.; 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.

Damasco, G.; Vicentini, A.; Castilho, C.V.; Pimentel, T.P.; Nascimento, H.E.M. 2013. Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 24(2): 384–394.

Elias, F.; Marimon Junior, B.H.; de Oliveira, F.J.M.; de Oliveira, J.C.A.; Marimon, B.S. 2019. Soil and topographic variation as a key factor driving the distribution of tree flora in the Amazonia/Cerrado transition. *Acta Oecologica*, 100: 103467.

Embrapa. 2011. *Manual de Métodos de Análise de Solo* (ISSN 1517-2627). Embrapa Solos, Rio de Janeiro, RJ. 230 pp. Retrieved from <http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/104933/1/Manual-de-Mtdos-de-Anilise-de-Solo.pdf>.

Figueiredo, F.O.G.; Zuquim, G.; Tuomisto, H.; Moulatlet, G.M.; Balslev, H.; Costa, F.R.C. 2018. Beyond climate control on species range: The importance of soil data to predict distribution of Amazonian plant species. *Journal of Biogeography*, 45(1): 190-200.

Fine, P.A.; Daly, D.C.; Cameron, K.M. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the Western Amazon. *Evolution*, 59: 1464-1478.

Gale, N.; Barfod, A.S. 1999. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 15(4): 415-436.

Jones, M.M.; Tuomisto, H.; Borcard, D.; Legendre, P.; Clark, D.B.; Olivas, P.C. 2008. Explaining variation in tropical plant community composition: Influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155: 593-604.

Kaspari, M.; Garcia, M.N.; Harms, K.E.; Santana, M.; Wright, S.J.; Yavitt, J.B. 2008. Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. *Ecology Letters*, 11: 35-43.

Kinupp, V.F.; Magnusson, W.E. 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology*, 21(4): 363-374.

Legendre, P.; Legendre, L.F.J. 2012. *Numerical Ecology* (3 ed.). Elsevier, Amsterdam. 1006 p.

Lozada, J.; Soriano, P.; Costa, M. 2012. Bosques de Mora (*Mora excelsa* Benth.) en la Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*, 56: 155-166.

Marimon-Junior, B.H.; Hay, J.D.V.; Oliveras, I.; Jancoski, H.; Umetsu, R.K.; Feldpausch, T.R., *et al.* 2019. Soil water-holding capacity and monodominance in Southern Amazon tropical forests. *Plant and Soil*.

Marimon, B.S.; Felfili, J.M.; Haridasan, M. 2001a. Studies in monodominant forests in Eastern Mato Grosso, Brazil: I. A Forest of *Brosimum rubescens* Taub. *Edinburgh Journal of Botany*, 58(1): 123–137.

Marimon, B.S.; Felfili, J.M.; Haridasan, M. 2001b. Studies in monodominant forests in Eastern Mato Grosso, Brazil: II. A Forest in the Areóes Xavante Indian Reserve. *Edinburgh Journal of Botany*, 58(3): 483–497.

Marques, E.Q.; Marimon-Junior, B.H.; Marimon, B.S.; Matricardi, E.A.T.; Mews, H.A.; Colli, G.R. 2019. Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 29: 1501–1517.

Milliken, W.; Ratter, J.A. 1998. The vegetation of the Ilha de Maracá. In: Milliken, W.; Ratter, J.A. (Eds.). *Maracá: the biodiversity and environment of an Amazonian rainforest*. Wiley, Chichester, UK, p. 71-112.

Moser, P.; Oliveira, W.L.; Medeiros, M.B.; Pinto, J.R.; Eisenlohr, P.V.; Lima, I.L.; Silva, G.P.; Simon, M.F. 2014. Tree species distribution along environmental gradients

in an area affected by a hydroelectric dam in Southern Amazonia. *Biotropica*, 46: 367-376.

Mosquera, H.Q.; Hurtado, F.M. 2014. Diversidad florística arbórea y su relación con el suelo en un bosque pluvial tropical del chocó biogeográfico. *Revista Árvore*, 38: 1123-1132.

Nascimento, M.T.; Barbosa, R.I.; Dexter, K.G.; Castilho, C.V.; Silva Carvalho, L.C.; Villela, D.M. 2017. Is the *Peltogyne gracilipes* monodominant forest characterised by distinct soils? *Acta Oecologica*, 85: 104-107.

Nascimento, M.T.; Proctor, J. 1997. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maraca Island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6(5): 387-395.

Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.; O'Hara, B., *et al.* 2015. Package 'vegan' - Community Ecology Package. *R News*, 8: 48-50.

Oliveira, R.S.; Costa, F.R.C.; van Baalen, E.; de Jonge, A.; Bittencourt, P.R.; Almanza, Y., *et al.* 2019. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *The New phytologist*, 221(3): 1457-1465.

Peh, K.S.; Sonke, B.; Lloyd, J.; Quesada, C.A.; Lewis, S.L. 2011a. Soil does not explain monodominance in a Central African tropical forest. *PloS one*, 6(2): e16996.

Peh, K.S.H.; Lewis, S.L.; Lloyd, J. 2011b. Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *Journal of Ecology*, 99: 891-898.

Quesada, C.A.; Lloyd, J.; Schwarz, M.; Patiño, S.; Baker, T.R.; Czimczik, C., *et al.* 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*, 7: 1515-1541.

Quesada, C.A.; Phillips, O.L.; Schwarz, M.; Czimczik, C.I.; Baker, T.R.; Patiño, S. 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9: 2203-2246.

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

Ramírez-Narváez, P.N. 2017. *Efeito dos parâmetros biométricos e da altitude em estimativas da biomassa de raízes grossas de árvores em florestas do ecótono norte da amazônia brasileira*. Dissertação de Mestrado, UFRR, Boa Vista, Roraima. 47 p.

Ratter, J.A.; Bridgewater, S.; Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany*, 60(1): 57–109.

REFLORA. 2020. Herbário Virtual. Available from: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>.

Robison, D.M.; Nortcliff, S. 1991. Os solos da reserva de Maracá, Roraima: segunda aproximação. *Acta Amazonica*, 21: 409-424.

Santos, N.M.C.; Vale Júnior, J.F.; Barbosa, R.I. 2013. Florística e estrutura arbórea de ilhas de mata em áreas de savana do norte da Amazônia brasileira. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Ciências Naturais)*, 8(2): 205-221.

Silva, J.S.B.; Montoya, Á.J.D.; López, D.C.; Hurtado, F.H.M. 2010. Variación florística de especies arbóreas a escala local en un bosque de tierra firme en la Amazonia colombiana. *Acta Amazonica*, 40: 179-188.

Silva, W.R.; Villacorta, C.D.A.; Carvalho, L.C.S.; Farias, H.L.S.; Perdiz, R.O.; Barbosa, R.I. 2020. Tree species composition in ecotone forests of the eastern Maracá Island, Roraima, northern Brazilian Amazonia: preliminary data. Brasília: SiBBr - Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira (<https://doi.org/10.15468/xa5lrb>).

Silva, W.R.; Villacorta, C.D.A.; Farias, H.L.S.; Carvalho, L.C.S.; Barbosa, R.I. 2019a. Biometric data of arboreal individuals from ecotonal forests in eastern Maracá Island, northern Brazilian Amazonia. *Mendeley Data*, 2 (<http://dx.doi.org/10.17632/8cdwkhcsy7.2>).

Silva, W.R.; Villacorta, C.D.A.; Perdiz, R.O.; Farias, H.L.S.; Oliveira, A.S.; Citó, A.C.; Carvalho, L.C.S.; Barbosa, R.I. 2019b. Floristic composition in ecotone forests in northern Brazilian Amazonia: preliminary data. *Biodiversity Data Journal*, 7: e47025.

Sperotto, R.A.; Ricachenevsky, F.K.; Williams, L.E.; Vasconcelos, M.W.; Menguer, P.K. 2014. From soil to seed: micronutrient movement into and within the plant. *Frontiers in plant science*, 5: 438.

Thiers, B. 2020 [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed 19 May 2020)

Toledo, J.J.; Castilho, C.V.; Magnusson, W.E.; 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.

Vale, J.D.; Romero, R.L. 2015. Coordenadas geográficas das 30 parcelas permanentes na Estação Ecológica de Maracá. *Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio)*, 1 (<https://ppbiodata.inpa.gov.br/metacat/metacat/menger.192.1/default>). Accessed in 12 December 2015.

Valencia, R.; Foster, R.B.; Villa, G.; Condit, R.; Svenning, J.-C.; Hernández, C., *et al.* 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92: 214-229.

Villacorta, C.D.A. 2017. *Condicionantes edáficas para a monodominância do gênero Peltogyne (Fabaceae) na Ilha de Maracá, Roraima, norte da Amazônia brasileira*. Dissertação de Mestrado, UFRR - PRONAT, Boa Vista, Roraima. 46 p.

Zuleta, D.; Russo, S.E.; Barona, A.; Barreto-Silva, J.S.; Cardenas, D.; Castaño, N., *et al.* 2018. Importance of topography for tree species habitat distributions in a terra firme forest in the Colombian Amazon. *Plant and Soil*, 10: 1-17.

5 ARTIGO 4. EFEITO DOS FILTROS AMBIENTAIS E DA VARIABILIDADE CLIMÁTICA NO CRESCIMENTO, MORTALIDADE E RECRUTAMENTO DE ÁRVORES EM FLORESTAS DO ECÓTONO NORTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA

5. 1 ARTIGO EM PREPARAÇÃO PARA SER ENVIADO À REVISTA FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT

5.1.1 Qualis CAPES Classificação A2 na Área Interdisciplinar

Efeito dos filtros ambientais e da variabilidade climática no crescimento, mortalidade e recrutamento de árvores em florestas do ecótono norte da Amazônia brasileira

Williamar Rodrigues Silva^{1,*}, Mariane Bosholn², Hugo Leonardo Sousa Farias¹, Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno², Valdinar Ferreira Melo³, Carlos Darwin Angulo Villacorta⁴, Lidiany Camila da Silva Carvalho⁵, Ricardo Oliveira Perdiz², Arthur Camurça Citó², Philip Martin Fearnside⁶, Reinaldo Imbrozio Barbosa²

¹ PRONAT - Programa de Pós-graduação em Recursos Naturais, Universidade Federal de Roraima - UFRR, 69310-000 Boa Vista, Roraima, Brazil;

² Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia - INPA, Núcleo de Roraima, Boa Vista, Roraima, Brazil;

³ Department of Soils and Agricultural Engineering, Universidade Federal de Roraima – UFRR, Boa Vista, Roraima, Brazil;

⁴ Estación Experimental Agraria San Ramón, Dirección de Recurso Genéticos y Biotecnología. Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA), Av. Carretera Yurimaguas San Ramón Km 3.5, 16501, Yurimaguas - Loreto 25001, Perú;

⁵ University of Exeter, Exeter, UK;

⁶ Department of Environmental Dynamics, National Institute for Research in Amazonia (INPA), Av. André Araújo No 2936, 69 067-375 Manaus, Amazonas, Brazil

(*) Corresponding author: w.r.silva1984@gmail.com

Abstract

A dinâmica de florestas tropicais (mudanças nas taxas vitais) vem sendo creditada às condicionantes ambientais (e.g. topografia e variáveis edáficas) e climáticas (e.g. altas temperaturas e mudanças na precipitação). Em Roraima, estado brasileiro situado no extremo norte da Amazônia, os dados sobre a dinâmica dos ecossistemas florestais, tomando como base a biomassa/carbono, ainda podem ser considerados incompletos. As atuais estimativas estando carregadas de incertezas devido a problemas relacionados às escalas espacial (concentração e número reduzido) e temporal (intervalos longos; > 10 anos) das amostragens nos diferentes tipos florestais. O objetivo do estudo foi verificar se filtros ambientais e variabilidade climática afetaram o crescimento, a mortalidade e o recrutamento de árvores em uma zona de florestas de ecótono de Roraima, leste da Ilha de Maracá (janeiro/2016 a janeiro/2020). Foram amostradas 129 parcelas permanentes (10 m x 50 m; 6.45 ha) ao longo do gradiente hidro-edáfico que caracteriza a região de estudo. Em cada parcela foi medido anualmente o diâmetro do caule (≥ 10 cm) de todos os indivíduos arbóreos (árvores + palmeiras). Número de caules (n) e biomassa viva acima do solo (AGB; Mg ha^{-1}) foram utilizadas como variáveis dependentes para representar a variação das taxas vitais a partir de três grupos arbóreos: Palmeiras (Arecaceae), *P. gracilipes* (Leguminosae de maior importância ecológica na área de estudo) e Árvores (todas as demais espécies). Os resultados demonstraram que houve variação do número de caules e da AGB. O número de caules foi reduzido em 4,6% no período, passando de 3041 (2016) para 2902 (2020) considerando os três grupos arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*) do ecótono estudado. AGB total dos três grupos arbóreos foi reduzida de 295,76 Mg ha^{-1} para 287,97 Mg^{-1} (2,63%). Essas reduções representam taxas de mortalidade de caules de

1,94%, rotatividade de -1,18% e recrutamento de 0,77%. A taxa de mudança total dos três grupos arbóreos foi condicionada unicamente pela variável soma dos micronutrientes (Fe, Zn, Mn, B, Cu; mg kg⁻¹). Quando analisados os grupos arbóreos separadamente foi observado que cada grupo responde diferentemente quando observado o mesmo conjunto de variáveis ambientais. O conteúdo de fósforo afetou a taxa de mudança de AGB das Palmeiras enquanto a taxa de mudança de AGB do grupo das Árvores foi afetada pelo teor de argila e a soma dos micronutrientes. A taxa de mudança da AGB Total, considerando todos os grupos arbóreos, não foi condicionada por variáveis climáticas (cumulative water deficit = CWD, sea surface temperature = SST, El Niño e La Niña). Isto sugere que essa relação de causa e efeito precisa ser melhor investigada dentro de um intervalo de tempo mais longo, visto que o período de estudo (2016-2020) foi um dos mais secos das últimas duas décadas em Roraima, com registro de altas taxas de mortalidade e reduzidas taxas de recrutamento.

Keywords: biomassa, carbono, variáveis edáficas, CWD, SST, eventos climáticos

1. Introduction

As florestas tropicais estruturalmente intactas atuam como sumidouros de 40-55% do carbono terrestre, fixando-o em grande parte na biomassa vegetal (Pan et al., 2011; Phillips et al., 1998; Saatchi et al., 2011). O incremento de biomassa é um dos principais componentes da produtividade primária líquida acima do solo (Clark et al., 2001; Clark and Clark, 2001; Zhao and Running, 2010) afetando diretamente o sequestro de carbono e, conseqüentemente, o ciclo global do carbono (Barni et al., 2016; Malhi et al., 2006). Além disso, o estoque de biomassa é um parâmetro da

produtividade primária diretamente condicionado pelas variáveis ambientais, tais como clima e relações hidro-edáficas (Chave et al., 2004).

Na Amazônia, maior área contínua de florestas tropicais do planeta, as formações florestais são estimadas a armazenar cerca de 30% de todos os estoques terrestres de carbono, o que consiste em uma gigantesca reserva de carbono de aproximadamente 50-80 Gt (Malhi et al., 2002; Nogueira et al., 2015; Rödig et al., 2018). No entanto, alguns autores vem indicando que parte desta reserva está desaparecendo rapidamente nos últimos anos (Aguiar et al., 2016; Almeida et al., 2016; Amigo, 2020), pois os estoques de carbono contidos em áreas de florestas vêm sendo perdidos devido à alta taxa de conversão das florestas para usos não sustentáveis, como pastagens para a criação de gado e/ou expansão de áreas agrícolas (Fearnside, 2001; Malhi et al., 2008; Nobre et al., 2016).

A heterogeneidade ambiental das florestas tropicais e as variações climáticas são outros fatores importantes que, em sinergia com a alteração do uso do solo, influenciam no estoque de carbono/biomassa arbórea (Chave et al., 2001; Chave et al. 2003; Laurance et al., 1999). A maioria dos estudos na Amazônia tem identificado diferenças nos estoques de carbono/biomassa devido a distinções estruturais entre diferentes fitofisionomias florestais (Fearnside and Ferraz 1995; Houghton, 2005; Houghton et al., 2001). Algumas análises em menor escala têm mostrado que as características edáficas e topográficas afetam diferentemente a taxa de mortalidade, o recrutamento e o crescimento das espécies arbóreas e, portanto, nos fluxos e estoques de carbono/biomassa (Castilho et al., 2006; Chao et al., 2009; Gale and Barford, 1999; Laurance et al., 1999; Nepstad et al. 2007).

De forma geral, o monitoramento das florestas amazônicas maduras e não fragmentadas ao longo dos últimos anos, vinham indicando, até o início dos anos 2000, uma tendência de aumento do estoque de carbono como resultado do incremento nas taxas de crescimento e recrutamento (Baker et al., 2004; Phillips et al., 2008). Aumento da temperatura, radiação solar e fertilização da atmosfera devido ao aumento na concentração de dióxido de carbono (CO₂) e nitrogênio (N) estariam entre as principais causas do aumento de incorporação de carbono por essas florestas (Lewis et al., 2004). As exceções estariam associadas apenas a períodos de grandes secas, onde haveria considerável redução da precipitação anual (Gloor et al., 2013; Tomasella et al., 2013), observando-se então uma queda na produtividade primária (Shi et al., 2014; Zhao and Running, 2010) devido a redução na taxa de crescimento (Clark et al., 2010) e pelo aumento da taxa de mortalidade de árvores (Phillips et al., 2009; Nepstad et al. 2007).

Essa tendência vem sendo gradualmente contestada, pois os modelos mais recentes, englobando análises mais apuradas sobre um grande número de dados de parcelas permanentes, têm indicado que a Amazônia pode estar entrando em um período de declínio do estoque de carbono devido às mudanças climáticas estarem provocando, no médio e no longo prazo, maior mortalidade de árvores e induzindo a uma menor produtividade (Brienen et al., 2015; Feldpausch et al., 2016). Secas poderão ocorrer com maior frequência no futuro (Gloor et al., 2013; Good et al., 2013; Marengo et al., 2011) resultando no aumento do déficit hídrico (Williams et al., 2007) e na perda de áreas florestais do bioma Amazônia ocasionada pelo aumento da mortalidade de árvores. Tais consequências provocariam uma intensa modificação na estrutura e composição das espécies, afetando diretamente o estoque e os fluxos de carbono nessas florestas (Malhi et al., 2009).

Neste contexto, estudos de longa duração vêm sendo descritos como essenciais para verificar o efeito da variabilidade climática e das condicionantes ambientais sobre a dinâmica das florestas tropicais (Clark et al., 2003, 2010; Phillips et al., 2010; Schippers et al., 2015). Isso porque é necessário maior espacialidade (maior número de ecossistemas estudados), temporalidade (serie temporal anual e maior número de anos de investigação) e abundância de parcelas permanentes monitoradas para que a modelagem dos efeitos macrorregionais seja capaz de prever com maior acurácia a dinâmica do carbono florestal no longo prazo (Tejada et al., 2019).

No estado de Roraima, extremo norte do Brasil, os dados dos estoques e da dinâmica do carbono nos ecossistemas florestais locais ainda são incompletos e, por isso, as estimativas ainda são carregadas de incertezas e amplificadas pelo déficit de conhecimento sobre as relações entre variáveis edáficas e clima com os tipos florestais (Barbosa et al., 2010; Barni et al., 2016; Fearnside et al., 2013). Entre estes ecossistemas, estão as florestas ecotonais (~26.363 km²), que são áreas de tensão ecológica que representam zonas de contato entre diferentes tipos florestais e não florestais em Roraima (Barni et al., 2016). Essas zonas ecológicas que vem sendo historicamente as mais perturbadas por distúrbios antrópicos devido ao avanço do desmatamento regional estar fortemente associado à sua proximidade com os grandes centros urbanos locais e com a expansão dos grandes eixos rodoviários (Barni et al., 2015; Santos et al., 2013; Turcios et al., 2016; Xaud et al., 2013). Essa característica espacial vem fazendo com que este conjunto de tipos florestais fique ainda mais sensível ao efeito das mudanças climáticas (por exemplo, maior mortalidade e menor taxa de crescimento) devido à própria resposta ecossistêmica diante de condicionantes adversas mais frequentes (por exemplo, estações secas mais longas) associada com a

atividade humana de alto impacto (desmatamentos e incêndios) na floresta (Brando et al., 2020; Barbosa and Fearnside 1999; Alencar et al., 2015; Martins et al., 2016; Morton et al., 2013).

O objetivo deste estudo foi investigar o efeito das condicionantes ambientais e da variabilidade climática sobre as taxas vitais expressas em taxas de mudança de biomassa/carbono total acima do solo (AGB/C) de três grupos arbóreos em uma paisagem de floresta de ecótono de Roraima: Palmeiras (apenas indivíduos da família *Arecaceae*), *P. gracilipes* (composto pela espécie monodominante *Peltogyne gracilipes* Ducke – Leguminosae) e Árvores (todos os demais indivíduos arbóreos). Considerando que condicionantes ambientais gerais são compostas por variáveis que determinam a estrutura florestal local (ver Silva et al. trabalhos anteriores), foi admitida a hipótese que (i) a mudança das taxas vitais, na forma de AGB/C dos três grupos arbóreos, está associada com variáveis edáficas e topográficas (altitude), onde é previsto que o grupo formado por *P. gracilipes* situado em locais com menor altitude e maior conteúdo de micronutrientes (Fe, Zn, Mn, B, Cu mg kg⁻¹) apresentará menores taxas de mudança de AGB, pois esta é uma espécie que pode formar conglomerados monodominantes associadas a condições hidro-edáficas mais restritas e, (ii) a variação das condições climáticas entre 2016-2020 afeta as taxas de mudança de AGB (-/+), sendo previsto que em anos mais quentes e menos chuvosos (e.g. El Niño), as taxas de mortalidade tenderão a aumentar enquanto as de crescimento e recrutamento sofrerão um decréscimo.

2. Methods

2.1 Study area

Este estudo foi desenvolvido nas florestas ecotonais situadas no setor leste da Ilha de Maracá, uma área de proteção ambiental federal localizada entre 3°15' - 3°35' N e 61°22' - 61°58' W (Estação Ecológica de Maracá; ESEC Maracá), Estado de Roraima, norte do Brasil. A Ilha de Maracá possui cerca de 60 km de comprimento e 15 a 25 km de largura, com uma área total *ca.* 100.000 ha (Nascimento et al., 2014) (Fig. 1). O clima predominante da região é tropical úmido do subtipo savana (Aw) em transição para o subtipo de monções (Am), de acordo com a classificação de Köppen, apresentando uma estação seca bem definida (Alvares et al., 2013; Barbosa, 1997). Tomando como base a estação meteorológica da ESEC Maracá, as médias anuais de temperatura e precipitação registradas entre os anos de 1986 e 2010 foram de 26°C e 2.163 mm ano⁻¹, respectivamente, com os meses de maio a agosto representando o período mais chuvoso enquanto os meses entre dezembro e março o período mais seco (Barbosa, 1997; Couto-Santos et al., 2014).

A vegetação de Maraca é caracterizada por uma zona de ecótono formada pelo contato das formações florestais contínuas com a grande área de savana localizada na parte norte da Amazônia brasileira (Couto-Santos et al., 2014). Os ecossistemas florestais dominantes desta região de contato são do tipo ombrófila aberta e estacionais (semidecidual e decidual) (Barbosa et al., 2010; Carvalho et al., 2018), que estão associadas ao gradiente hidro-edáfico o que indicam ser determinante para a formação de distintos tipos florestais (Robison and Nortcliff, 1991).

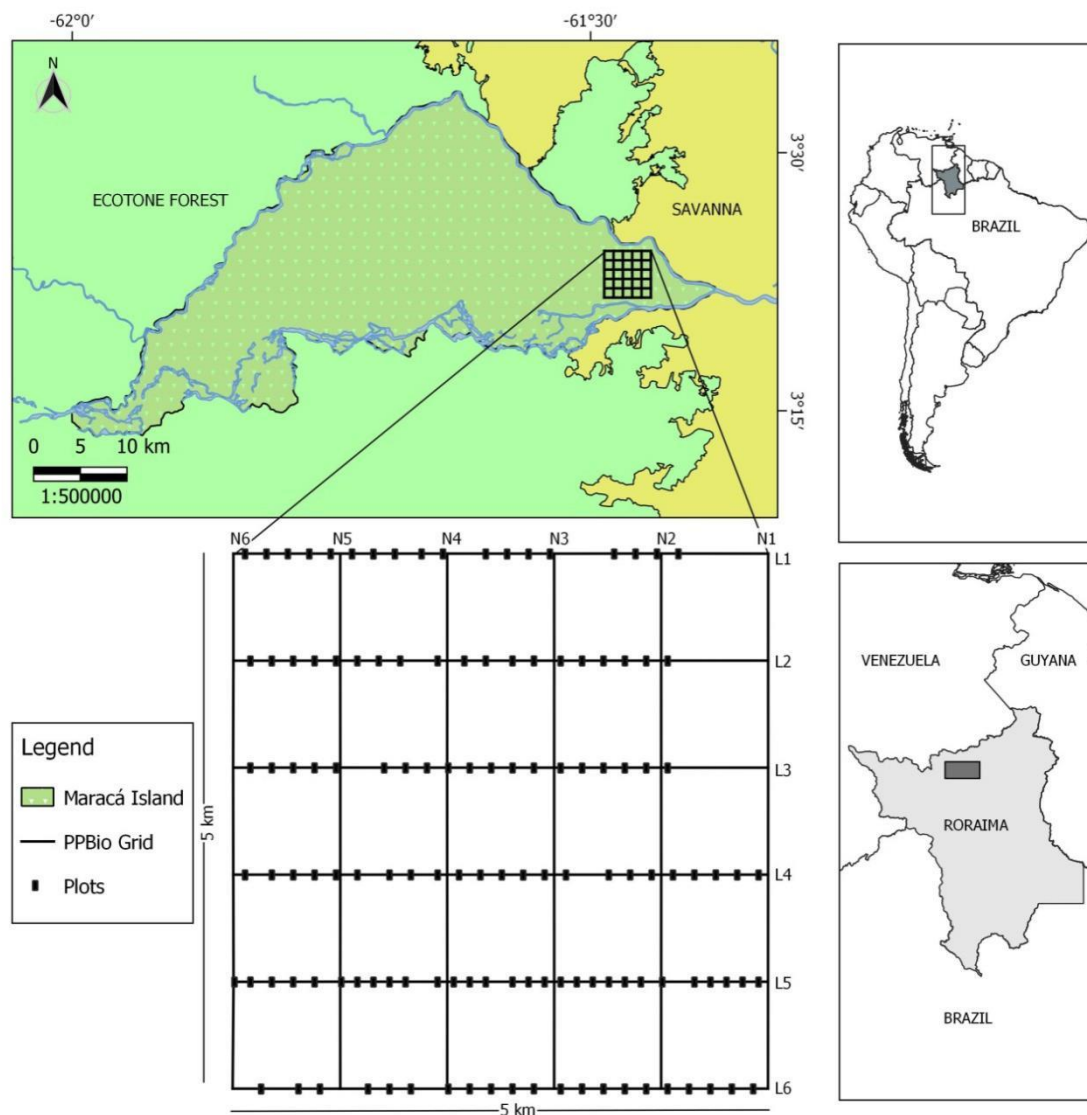


Figure 1 Área de estudo indicando a grade do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) e localização geográfica de 129 parcelas permanentes distribuídas em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira.

2.2 Sampling design

O monitoramento do crescimento, recrutamento e mortalidade de árvores foi realizado anualmente entre janeiro/2016 e janeiro/2020 com base nos censos arbóreos realizados em 129 parcelas (10 m x 50 m; 6,45 ha) instaladas nas seis trilhas de caminhada Leste-Oeste da grade de pesquisa do Programa de Pesquisa em Biodiversidade - PPBio (PPBio 2020a). Foram instaladas 20-22 parcelas em cada trilha

de caminhada distanciadas 150 m umas das outras, tomando como base os piquetes de distanciamento dispersos em todas as trilhas a cada 50 m; todos georrefenciados em UTM e com altitude definida topograficamente (Vale and Romero 2015). Esta distância entre as parcelas foi apenas ampliada em função de ambientes aquáticos (brejos) e encaves de áreas abertas (savanas), que não são configurados como ambientes florestais. Informações descritivas e com maior detalhamento de cada uma das parcelas podem ser acessadas livremente na plataforma ForestPlots.NET (<https://www.forestplots.net/>) sob os códigos ETA, ETB, ETC, ETD, ETE e ETF.

2.3 Estimates of biomass and carbon

Para a realização dos censos arbóreos foram medidos os diâmetros dos caules igual ou superior a 10 cm de todas as árvores e palmeiras encontradas em cada parcela, seguindo as normas estabelecidas pelo protocolo padronizado de inventários florestais do PPBio elaborado por Castilho et al. (2014). O POM (Point of Measure) foi utilizado como ponto de referência para a medida de diâmetro, sendo na maioria das vezes à 1,30 m acima do solo. Nas árvores com sapopemas grandes ou que apresentavam algum obstáculo para a realização da medida, o POM foi deslocada para a parte mais cilíndrica acima deste obstáculo natural (cf. Castilho et al., 2014). As medidas dos diâmetros dos caules foram realizadas através do uso de uma fita diamétrica modelo 283D/5m. A altura das palmeiras foi estimada por meio da tecnologia Android usando o aplicativo Measure Height (Oü 2014), enquanto que a altura das árvores foi estimada por regressão usando um modelo alométrico específico para Maracá (Barbosa et al., 2019a).

As taxas anuais de recrutamento, crescimento e mortalidade foram calculadas por meio da contabilidade anual dos indivíduos vivos, mortos e recrutados em cada

inventário. Essa técnica foi desenvolvida por (Sheil et al., 2000) que explicam as taxas anuais médias de mortalidade (M), recrutamento (R), perda (P) e ganho (G) em área basal.

$$\begin{aligned}
 R &= [1 - (1 - r/Nt)^{1/t}] \times 100 \\
 M &= \{1 - [(N_0 - m)/N_0]^{1/t}\} \times 100 \\
 G &= \{1 - [1 - (AGBr + AGBg)/AGBt]^{1/t}\} \times 100 \\
 P &= \{1 - [(AGBt - AGBm - AGBd)/AGB_0]^{1/t}\} \times 100 \\
 TN &= (M + R)/2 \\
 TAGB &= (P + G)/2 \\
 ChN &= [(N_t/N_0)^{1/t} - 1] \times 100 \\
 ChAGB &= [(AGB_t/AGB_0)^{1/t} - 1] \times 100
 \end{aligned}$$

R = taxa de recrutamento
 M = taxa de mortalidade
 r = recrutadas
 m = mortos
 No / AGBo = indivíduos/AGB iniciais
 Nt / AGBt = indivíduos/AGB finais
 G = ganho AGB
 P = perda AGB
 AGBr = biomassa recrutadas
 AGBg = incremento biomassa
 AGBd = decréscimo biomassa
 AGBm = biomassa morta
 T = rotatividade (turnover rate)
 Ch = taxa de mudança

Para a análise da variação da biomassa acima do solo foi utilizado a diferença entre estoque de biomassa inicial e final para um determinado intervalo de tempo, como sugerido por Clark et al. (2001). A biomassa dos grupos Árvores e *P. gracilipes* foi estimada pelo modelo alométrico desenvolvido por Chave et al. (2014) utilizando a medida de diâmetro dos caules, altura e a densidade da madeira de cada indivíduo inventariado.

$$\begin{aligned}
 AGB_{est} &= 0.0673 \times (\rho D^2 H)^{0.976} \\
 (\sigma &= 0.357, AIC=3130, df = 4002)
 \end{aligned}$$

Onde:

AGB = Estimativa da biomassa arbórea acima do solo (kg)

ρ = densidade (g cm^{-3})

D = Diâmetro à altura do peito (DAP = POM; cm)

Os dados de densidade da madeira de cada espécie foram obtidos das mesmas parcelas amostradas e estão disponíveis livremente na literatura científica (Farias et al., 2020, 2019).

A biomassa de palmeiras foi estimada pelo modelo de Goodman et al. (2013).

$$\text{Ln (AGB)} = -3,3488 + 2,7483 * \text{Ln (D)}$$

Onde:

AGB = Estimativa de biomassa arbórea acima do solo (kg)

D = Diâmetro à Altura do Peito (DAP = POM; cm)

O estoque de carbono contido nas estimativas de biomassa de árvores e palmeiras foi calculado com base no estudo de Soares et al. (2011), que inferiu o teor de carbono como um constituinte que representa 50% biomassa estimada.

$$\text{Carbono (Mg)} = \text{Biomassa (Mg)} \times 0,5$$

2.4 Soil sampling and analysis

Em cada uma das 129 parcelas, duas sub amostras de solos foram coletadas sistematicamente em dois pontos fixos (15 m e 35 m do início da parcela) na profundidade de 0-20 cm. As sub amostras de cada parcela foram misturadas e convertidas em uma amostra composta. Em seguida, todas as amostras foram armazenadas em sacos plásticos e encaminhadas ao Laboratório do Núcleo de Apoio à Pesquisas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Boa Vista, Roraima.

As amostras foram secas em temperatura ambiente (TFSA – terra fina seca ao ar) e peneirada com o auxílio de uma peneira de 2 mm. Posteriormente, estas foram enviadas ao Laboratório Agrotécnico Piracicaba Ltda. para as análises de textura (% argila), e fertilidade (conteúdo de macronutrientes e micronutrientes) seguindo a metodologia utilizada pela Embrapa (Embrapa 2009). Todos os dados físicos e químicos do solo das parcelas amostradas estão disponíveis em repositório de dados livres (Barbosa et al., 2019b).

2.5 Rainfall data

Um time delay (tempo de retardo – anos 2014 e 2015) foi usado devido ao número de observações ($n = 5$ anos; 2016 - 2020) relacionadas aos efeitos simultâneos dos eventos de seca ou chuva extrema nas taxas de mudança no estoque de biomassa/carbono. Para determinar a precipitação acumulada anualmente entre os anos de 2014 e 2020 foram utilizados dados da estação meteorológica de Maracá (estação 31902 – AGROMET; Amajari – RR) (Hidroweb 2020). Para identificar a intensidade e a duração dos períodos secos em uma série temporal longa foi utilizado o modelo (CWD – *cumulative water deficit*) também aproveitado por Aragão et al. (2007). O déficit hídrico ocorre quando os valores de precipitações são inferiores aos da evapotranspiração das plantas. Neste caso, foi calculado o déficit hídrico mensal (DHt) para cada ano, tendo como valor de referência a evapotranspiração (E) e a precipitação mensal (Pt), como proposto por Aragão et al. (2007). Além disso, foram coletados dados mensais (um valor representado as oscilações da temperatura de cada mês) de anomalias da temperatura da superfície do mar (SST) no pacífico (El Niño, La Niña e anos considerados dentro da Normal Climática), extraído do Climate Prediction Center,

associado ao National Weather Service da NOAA (https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php).

2.6. Statistical analysis

A fim de testar a hipótese de que a taxa de mudança de biomassa está associada a condicionantes ambientais, foi utilizada uma análise de regressão múltipla. As variáveis altitude (m), teor de argila do solo (%), soma da base (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} ; $cmol\ kg^{-1}$), soma dos micronutrientes (Fe, Zn, Mn, B, Cu; $mg\ kg^{-1}$) e P disponível do solo ($mg\ kg^{-1}$) são determinantes para a estrutura da vegetação em Maracá (ver Silva et al. trabalho anterior) e foram usadas como preditoras. As variáveis respostas foram a taxa de mudança de biomassa total (Árvores + Palmeiras + *P. gracilipes*) e as taxas individualizadas para biomassa de Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*. O conjunto de parcelas distribuídas no ecótono estudado foram as unidades amostrais (N=129). Os gráficos parciais para entender os efeitos preditores foram derivados da função visreg implementada no pacote visreg (Breheny and Burchett, 2017). Todas as análises foram realizadas no programa R 3.6.3 (R Development 2020).

3. Results

3.1 Dados estruturais dos grupos arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*)

Os resultados demonstraram que houve variação do número de caules e de AGB entre janeiro/2016 a janeiro/2020 levando em consideração todas as 129 parcelas permanentes. A variação do número de caules total foi reduzida em 4,6%, passando de 3041 (2016) para 2902 (2020) considerando os três grupos arbóreos do ecótono estudado (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*). Nesse mesmo sentido, a variação da

AGB por unidade de área foi de 295,76 Mg ha⁻¹ para 287,97 Mg⁻¹ resultando em uma redução de 7,79 Mg ha⁻¹ (2,63%) (Tabela 1). As estimativas de redução do número de caules e AGB foi percentualmente maior para o grupo das Árvores (114 caules = 3,75% e 5,37 Mg ha⁻¹ AGB = 1,82%), e menor tanto para o grupo das Palmeiras (14 caules = 0,46% e 0,59 Mg ha⁻¹ AGB = 0,20%) quanto para o de *P. gracilipes* (11 caules = 0,36% e 1,83 Mg ha⁻¹ AGB = 0,62%) (Tabela 1).

Table 1 Estimativas do número total de caules (N) e biomassa total acima do solo (AGB, Mg ha⁻¹) dos componentes arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*) nas 129 parcelas permanentes distribuídas nas florestas ecotonais do leste da Ilha de Maracá.

Grupos arbóreos	Número de total caules (N)		Estoque de biomassa total acima do solo (AGB; Mg ha ⁻¹)	
	Censo 1	Censo 5	Censo 1	Censo 5
Palmeiras	225	211	10,21	9,62
Árvores	2518	2404	209,25	203,87
<i>P. gracilipes</i>	298	287	76,30	74,47
Total	3041	2902	295,76	287,97

Exceto para Palmeiras, o maior número de caules foi encontrado na classe de diâmetro de 10-20 cm. Contudo, esta classe de diâmetro possui o menor acúmulo de AGB em todos os três grupos arbóreos. O grupo Palmeiras foge do padrão dos grupos Árvores e *P. gracilipes*, apresentando maior acúmulo de AGB nas maiores classes de diâmetro de 20-30 cm e 30-40 cm (Figura 2). Exceto a classe de diâmetro 20-30 de *P. gracilipes*, todas as demais classes de todos os grupos arbóreos perderam caules e AGB entre os anos de 2016 e 2020, indicando maior mortalidade de árvores nesse período em relação ao recrutamento e ao crescimento natural.

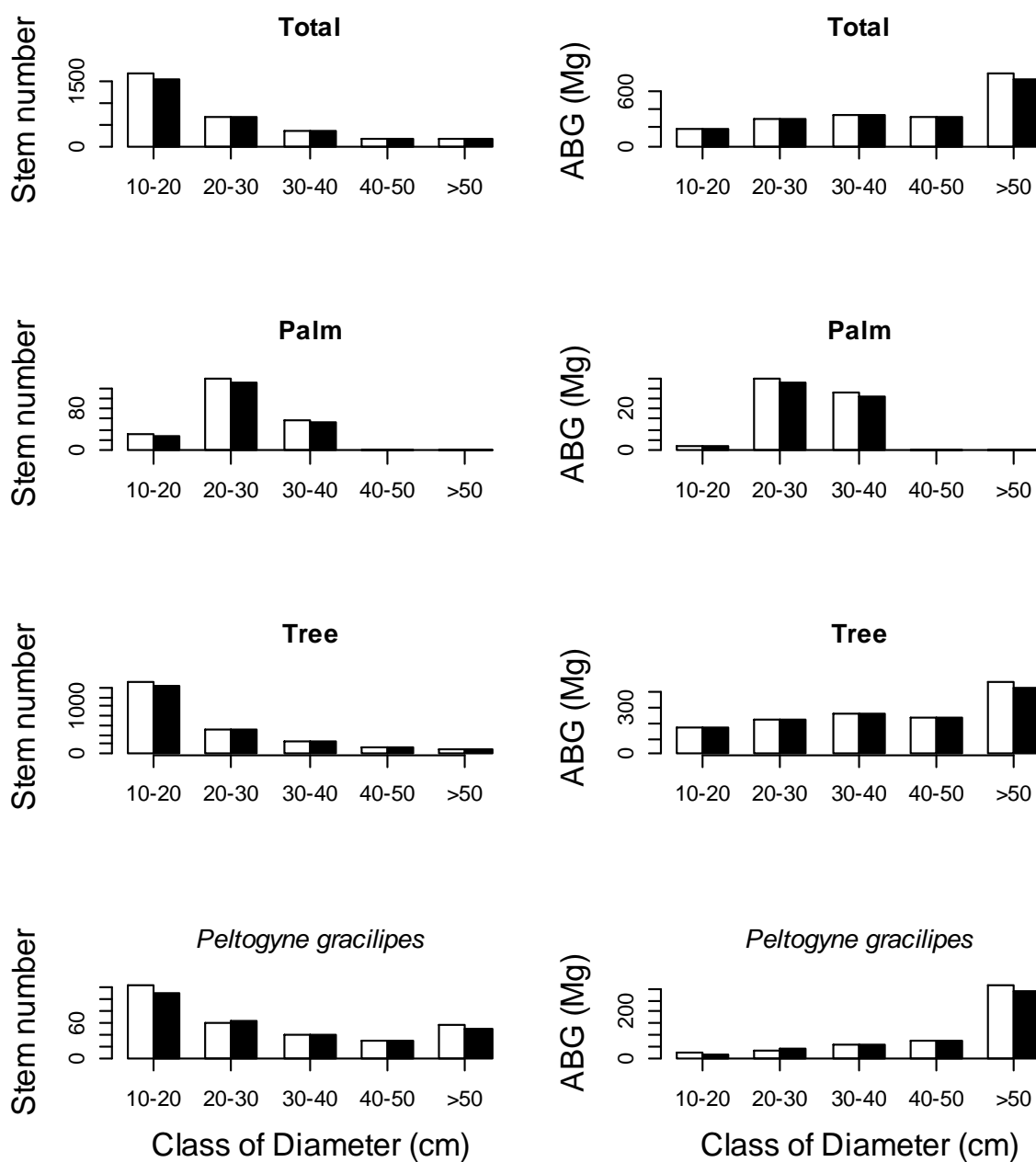


Figure 2 Distribuição de caules e biomassa total acima do solo (AGB) em classes de diâmetro de três grupos arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*) nas 129 parcelas permanentes distribuídas em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. Barras brancas representam o ano de 2016 e as pretas 2020.

3.2 Taxas de recrutamento, mortalidade e mudança

Houve variação das taxas de recrutamento, mortalidade e mudança no número de caules entre diferentes grupos arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*) ao longo

do período de estudo. Entre 2016-2020 (período total) foi observada uma taxa de mortalidade total de caules de 1,94% em associação com uma baixa taxa de recrutamento (0,77%), resultando em uma taxa de mudança total de -1,18% (Figura 3; Tabela 2). Entre os diferentes grupos arbóreos analisados, destacou-se *P. gracilipes* que apresentou a menor taxa de mortalidade (1,12%) de caules e uma baixa taxa de recrutamento (0,18%), compondo a menor taxa de mudança (-0,95%) ao longo de todo o período analisado (Tabela 2).

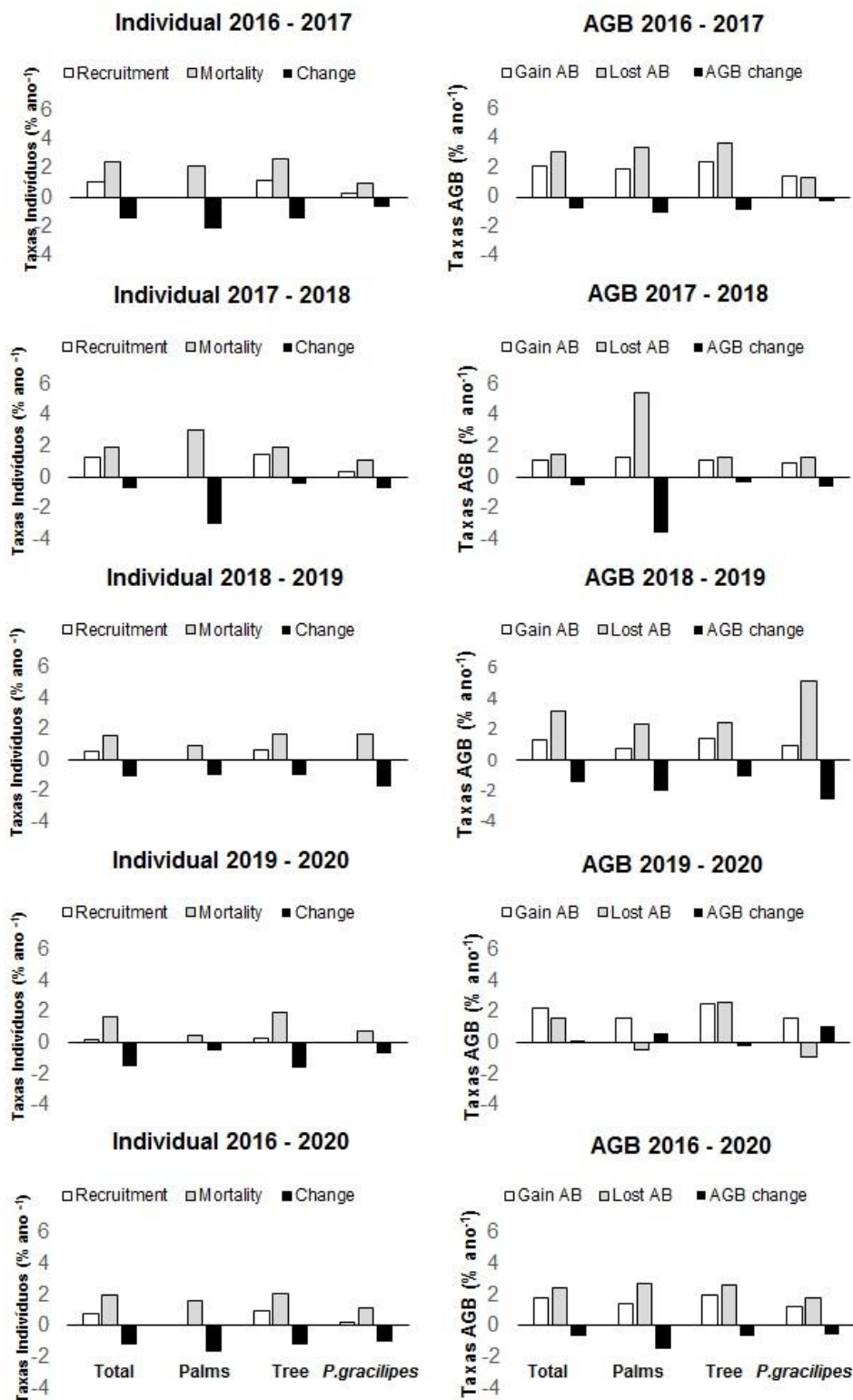


Figure 3 - Variação das taxas de recrutamento (R), mortalidade (M) e de mudança (ChN) de caules e variação das taxas de ganho (GainAB), perda (LostAB) e de mudança (ChAGB) da biomassa dos diferentes grupos arbóreos entre os anos 2016-2020 nas 129 parcelas per permanentes distribuídas em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira.

As taxas de ganho (GainAB), perda (LostAB) e de mudança (ChAGB) de ABG também variaram ao longo dos anos entre os diferentes grupos arbóreos. Considerando o período total (2016-2020) a taxa de perda de AGB total foi de 2,39%, associada a taxa de ganho de 1,74%, resultando em uma mudança líquida negativa de -0,67% da biomassa total (Tabela 2). A maior taxa de ganho de AGB entre os grupos arbóreos foi atribuída ao grupo Árvores (1,95%), enquanto a maior perda foi associada ao das Palmeiras (2,68%) e a menor taxa de mudança ao *P. gracilipes* (-0,61%) entre 2016-2020.

Table 2 Variação das taxas de recrutamento (R), mortalidade (M) e de rotatividade (ChN) de caules e variação das taxas de ganho (GainAB), perda (LostAB) e de mudança (ChAGB) da biomassa dos diferentes grupos arbóreos entre os anos 2016-2020 nas 129 parcelas permanentes distribuídas nas florestas ecotonais do leste da Ilha de Maracá.

Grupos arbóreos	Stem number (% ano ⁻¹)			AGB rates (% ano ⁻¹)		
	(2016-2017)			(2016-2017)		
	R	M	Ch N	Gain AB	Lost AB	Ch AGB
Palmeira	0,00	2,12	-2,12	1,91	3,34	-1,09
Árvores	1,19	2,66	-1,48	2,41	3,67	-0,88
<i>P. gracilipes</i>	0,32	0,96	-0,64	1,38	1,34	-0,28
Total	1,02	2,45	-1,44	2,13	3,06	-0,73
Grupos arbóreos	(2017-2018)			(2017-2018)		
	R	M	Ch N	Gain AB	Lost AB	Ch AGB
Palmeira	0,00	3,00	-3,00	1,26	5,43	-3,54
Árvores	1,47	1,91	-0,44	1,13	1,28	-0,36
<i>P. gracilipes</i>	0,37	1,11	-0,74	0,95	1,30	-0,64
Total	1,26	1,91	-0,66	1,09	1,43	-0,55
Grupos arbóreos	(2018-2019)			(2018-2019)		
	R	M	Ch N	Gain AB	Lost AB	Ch AGB
Palmeira	0,00	0,93	-0,93	0,76	2,30	-2,06
Árvores	0,61	1,61	-1,01	1,42	2,44	-1,07
<i>P. gracilipes</i>	0,00	1,69	-1,69	0,91	5,13	-2,57
Total	0,51	1,57	-1,07	1,26	3,13	-1,49
Grupos arbóreos	(2019-2020)			(2019-2020)		
	R	M	Ch N	Gain AB	Lost AB	Ch AGB
Palmeira	0,00	0,48	-0,48	1,60	-0,48	0,58
Árvores	0,25	1,92	-1,67	2,47	2,58	-0,27
<i>P. gracilipes</i>	0,00	0,70	-0,70	1,55	-0,92	1,09

Total	0,21	1,69	-1,49	2,20	1,58	0,10
Grupos arbóreos	(2016-2020)			(2016-2020)		
	R	M	Ch N	Gain AB	Lost AB	Ch AGB
Palmeira	0,00	1,62	-1,62	1,45	2,68	-1,50
Árvores	0,91	2,07	-1,17	1,95	2,61	-0,66
<i>P. gracilipes</i>	0,18	1,12	-0,95	1,23	1,77	-0,61
Total	0,77	1,94	-1,18	1,74	2,39	-0,67

3.3 Resposta das taxas de mudança (ChAGB) aos filtros ambientais

A soma dos micronutrientes (Fe, Zn, Mn, B, Cu; mg kg⁻¹) foi o único fator que afetou a ChAGB total quando analisado os grupos arbóreos conjuntamente (Tabela 3). Em solos com maior soma de micronutrientes, as taxas de mudança da AGB tenderam a ser menores (Figura 4). Quando analisados os grupos arbóreos separadamente foi observado que cada um responde a diferentes fatores ambientais. O conteúdo de fósforo (P) afetou a ChAGB das Palmeiras positivamente enquanto a ChAGB das Árvores esteve associada negativamente com o aumento do teor de argila e soma dos micronutrientes (Fig. 4, 5, 6). A ChAGB do grupo *P. gracilipes* foi a única que não esteve associada a qualquer fator do conjugado de fatores (Tabela 3).

Table 3 Modelos de regressão relacionando a taxa de mudança da biomassa (ChAGB) dos indivíduos arbóreos entre os censos 1 e 5. Os modelos (Total, Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*) foram realizados usando a taxa de mudança média de cada parcela (n = 129) em um ecótono florestal do norte da Amazônia Brasileira. Os coeficientes dos modelos são padronizados. Os números em negrito representam efeitos estatisticamente significativos ($P < 0.05$).

Response	Predictor	Coefficient	P
Total ChAGB rate	Intercept	0.05	< 0.01
	Mean altitude	< -0.01	0.18
	Clay content	<0.01	0.55
	Log P content	< -0.01	0.37
	Log base sum	< 0.01	0.42
	Log micronutrient sum	< -0.01	0.02*
Palms Ch AGB rate	Intercept	< -0.01	0.91
	Mean altitude	< -0.01	0.96
	Clay content	< 0.01	0.23

	Log P content	< 0.01	0.04*
	Log base sum	< -0.01	0.60
	Log micronutrient sum	< -0.01	0.15
Trees ChAGB rate	Intercept	< 0.01	0.22
	Mean altitude	< 0.01	0.20
	Clay content	< 0.01	< 0.01*
	Log P content	< -0.01	0.29
	Log base sum	< 0.01	0.60
	Log micronutrient sum	< -0.01	< 0.01*
<i>P. gracilipes</i> ChAGB rate	Intercept	0.17	0.13
	Mean altitude	< -0.01	0.81
	Clay content	< -0.01	0.73
	Log P content	< -0.01	0.52
	Log base sum	< -0.01	0.17
	Log micronutrient sum	< -0.01	0.20

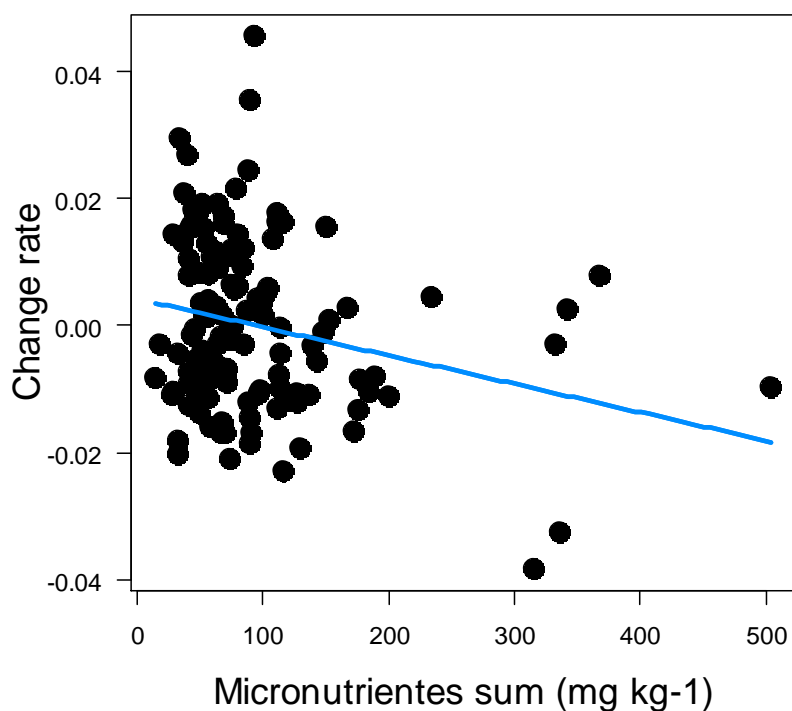


Figure 4 Relação parcial entre a taxa de mudança de biomassa (ChAGB) e a soma de micronutrientes em indivíduos arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*) em 129 parcelas de uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. Os valores do eixo x encontram-se na escala original, enquanto os valores do eixo y representam os resíduos controlados para as demais variáveis predictoras (altitude, argila, fósforo e soma de bases). A linha azul representa a linha de tendência.

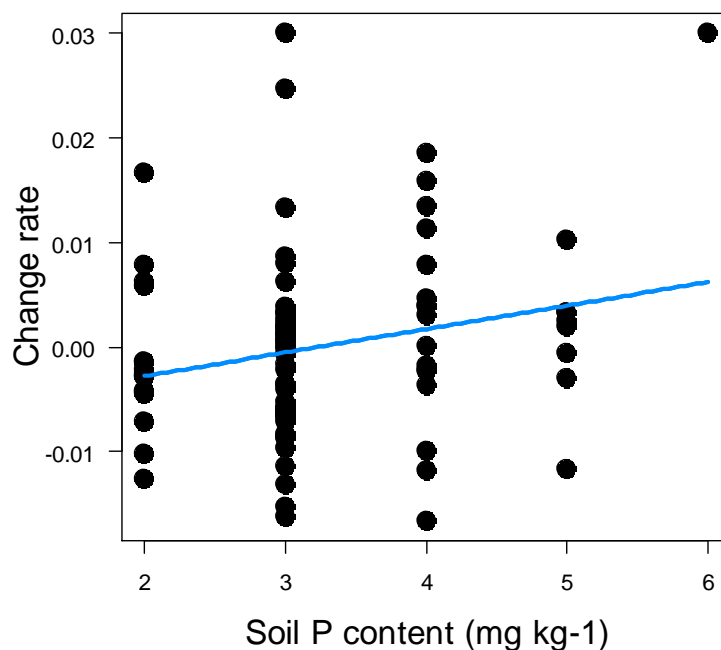


Figure 5 Relação parcial entre a taxa de mudança de biomassa (ChAGB) e fósforo (P) no grupo Palmeiras amostrado em 129 parcelas de uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. Os valores do eixo x encontram-se na escala original, enquanto os valores do eixo y representam os resíduos controlados para as demais variáveis preditoras (altitude, argila, soma de bases, e soma de micronutrientes). A linha azul representa a linha de tendência.

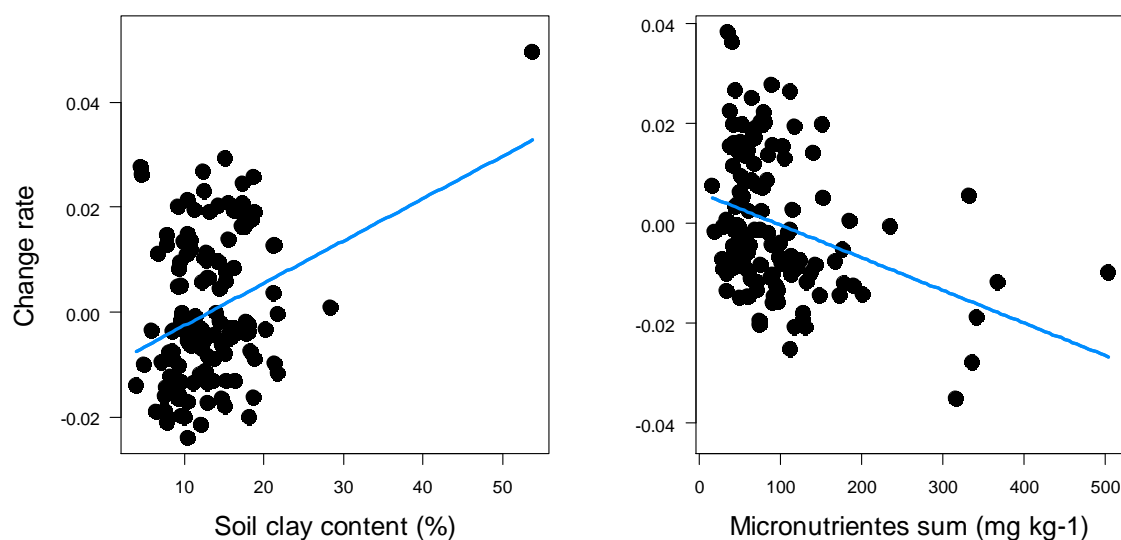


Figure 6 Relação parcial entre a taxa de mudança de biomassa (ChAGB) para (A) porcentagem de argila e (B) soma de micronutrientes do solo no grupo Árvores amostrado em 129 parcelas de uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira. Os valores do eixo x encontram-se na escala original, enquanto os valores do eixo y representam os resíduos controlados para as demais variáveis preditoras (altitude, argila e soma de bases). A linha azul representa a linha de tendência.

3.4 Resposta das taxas de mudança (ChAGB) à variação das condições climáticas

As taxas de mudança da biomassa total (ChAGB) variaram ao longo do período analisado (2016-2020; Tabelas 2, 3 e 4), mas essa variação não foi afetada significativamente pela variação das condições climáticas tomando como base o déficit acumulativo de água (CWD) e os episódios de anomalias da temperatura da superfície do mar (SST) no Pacífico (El Niño/La Niña/Normal Climática representando episódios quentes, frios e normais) (Figuras 7 e 8).

Table 4 Relação entre taxas de mudança da biomassa (ChAGB) e variação das condições climáticas tomando como base o déficit acumulativo de água (CWD) em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira.

Forest component	Model	Standard error	t value	P
Total	Change N ~ -1.08 + 0.0002*CWD	0.001	1,12	0.91
	Change AGB ~ -1.60 – 0.002*CWD	<0.01	-0.969	0.43
Palm	Change N ~ 0.21 + 0.004 *CWD	0.004	1.171	0.36
	Change AGB ~ -1.48+ 0.0001*CWD	0.008	0.013	0.99
Tree	Change N ~ -1.07 + 0.0002*CWD	0.002	0.078	0.94
	Change AGB ~ -1.07 – 0.001*CWD	0.001	-0.678	0.56
<i>Peltogyne gracilipes</i>	Change N ~ -2.13 – 0.003*CWD	<0.01	-3.757	0.07
	Change AGB ~ -3.06 – 0.006*CWD	0.005	1.19	0.356

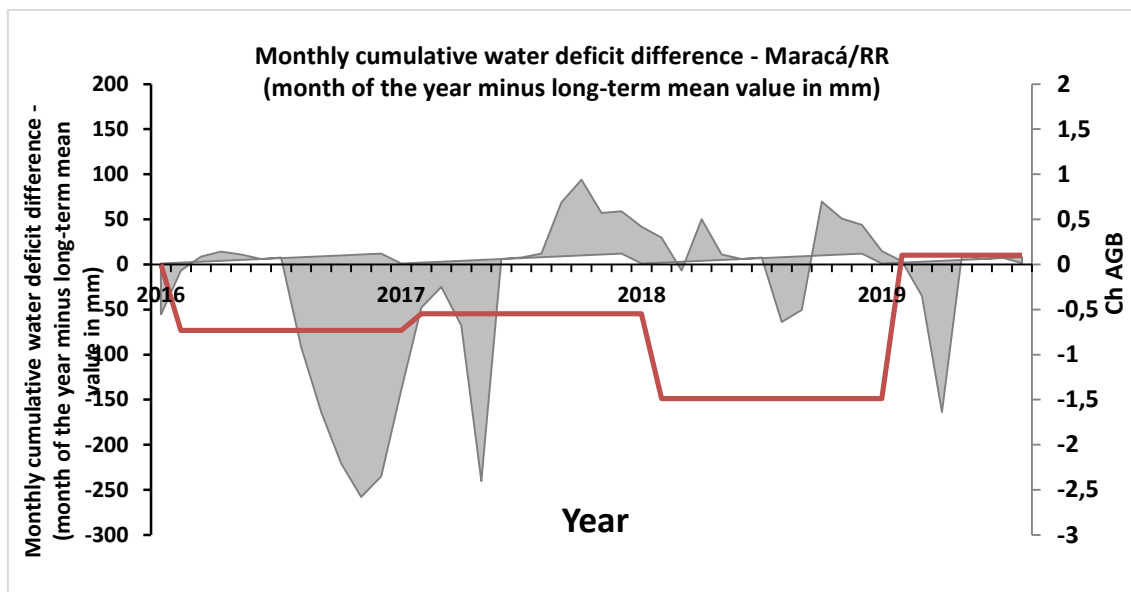


Figure 7 Relação entre taxas de mudança da biomassa (ChAGB) e variação das condições climáticas tomando como base o déficit acumulativo de água (CWD) em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira.

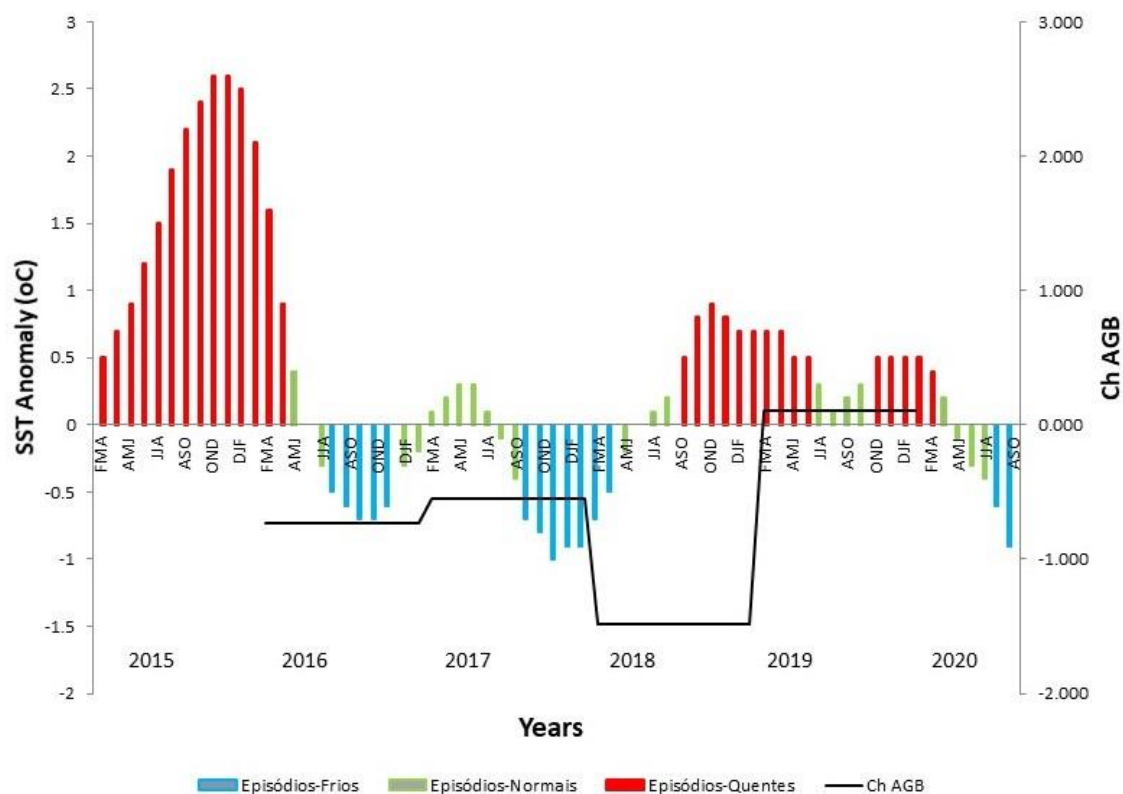


Figure 8 Relação entre taxas de mudança da biomassa (Ch AGB) e os episódios de anomalias da temperatura da superfície do mar (SST) no Atlântico tropical N/S (episódios frios, normais e quentes), por trimestre, em uma floresta de ecótono no norte da Amazônia Brasileira.

4. Discussion

4.1 Dados estruturais e de dinâmica dos grupos arbóreos (Palmeira, Árvores e *P. gracilipes*) das florestas ecotonais situadas no setor leste da Ilha de Maracá

Os resultados gerais mostraram que houve redução do número de caules e de AGB dos três grupos arbóreos ao longo de 2016-2020. As taxas de mortalidade foram maiores que as taxas de recrutamento, resultando em uma taxa total de mudança negativa levando em consideração todo o período e todos os caules dos indivíduos dos três grupos arbóreos (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*). A taxa de mortalidade média (1,91% ano⁻¹) é similar aos 1,6% % ano⁻¹ de média que foram calculados por Nascimento et al. (2007) considerando os três tipos florestais dominantes da Ilha de Maracá (todos baseados na abundância de *P. gracilipes*) em um intervalo censitário de 11 anos. A taxa de mortalidade para as florestas do leste de Maracá indicam semelhanças com outros estudos desenvolvidos em áreas de florestas tropicais, apresentando valores estimados entre 1,0-2,0% (Phillips and Gentry, 1994; Rolim et al., 2005). Apesar dos valores estarem dentro do intervalo inferido por outros autores, a comparação das taxas de mortalidade entre o estudo em tela e o de Nascimento et al. (2007) remete ao salientado por Lewis et al. (2004), indicando um possível viés de redução das taxas de mortalidade, recrutamento e rotatividade em função do aumento do intervalo censitário. Nesse caso específico de Maracá, esse efeito não pode ser verificado por causa do tempo de coleta de informações de campo ser difuso entre os dois estudos.

Entre os grupos arbóreos observados, o de *P. gracilipes* foi o de menor taxa de mortalidade de caules, divergindo da observação de Nascimento et al. (2014) que

encontram maior taxa de mortalidade em floresta rica em *P. gracilipes* (PRF) na mesma área de estudo. Como *P. gracilipes* é a espécie de maior abundância do leste de Maracá (Silva et al., 2019), isso indica que as parcelas e/ou os tipos florestais onde ele é dominante devam ser analisados separadamente, pois trata-se de um grupo tolerante à maiores restrições hidro-edáficas, como solos sazonalmente alagados e pobres em nutrientes (Nascimento et al., 2017; Villacorta, 2017). Essa característica de tolerância imprime a essa espécie uma dinâmica que pode variar de forma significativa entre períodos censitários, e mesmo entre outros grupos, como Palmeiras e demais espécies de Árvores.

A taxa de recrutamento média (0,77%) verificada entre 2016-2020 está dentro do estimado por Wagner et al. (2010) para uma área de floresta tropical próxima a Sinnamary, Guiana Francesa (0,73-1,01%). Por outro lado, os resultados verificados em Maracá estão abaixo dos valores encontrados por outras investigações em diferentes áreas de florestas na Amazônia. Por exemplo, Lewis et al. (2004) e Phillips et al. (2008) indicam que a taxa de recrutamento é consistentemente maior que a taxa de mortalidade em distintos estudos na região. Esta observação também foi realizada por Sheil et al. (2000) considerando os resultados obtidos de uma floresta de Budongo, Uganda. Contudo, nossas observações em Maracá indicaram que a taxa de recrutamento foi anualmente menor do que a de mortalidade, provavelmente devido a dois fortes períodos de seca na região (2015-2016 e 2019-2020).

Nossos resultados são análogos ao de Oliveira et al. (2018) que observaram menor taxa de recrutamento tanto em área de campinarana quanto em floresta ombrófila, indicando que mesmo para diferentes tipos de ambientes, não se pode considerar que espécies de árvores que coocorram nas duas áreas sejam

ecologicamente equivalentes, uma vez que estes habitats podem limitar o estabelecimento das espécies de maneiras diferentes. Por outro lado, Nascimento et al. (2007) encontraram maior taxa de recrutamento de caules em área de florestas sem *P. gracilipes* (FSP) na mesma localidade de estudo dessa investigação, coincidindo com nossos resultados, onde o grupo Árvores (mais abundante em áreas sem *P. gracilipes*) foi o que revelou a maior taxa de recrutamento de caules. Contudo, no nível das espécies, os autores indicaram que *P. gracilipes* foi a espécie com maior taxa de recrutamento, observação que foi confirmada anos depois por Nascimento et al. (2014). Os referidos autores sugerem que a área de floresta rica em *P. gracilipes* (PRF) determina consistentemente taxas de recrutamento e crescimento de árvores suficientes para substituir os caules e a área basal (AGB) perdida em anos menos favoráveis devido à mortalidade das árvores. Porém, os resultados não são capazes de produzir efeitos significativos no aumento do estoque de biomassa no longo prazo.

Os achados de nosso estudo demonstram que houve uma redução nas taxas de AGB em função das maiores taxas de mortalidade de caules associado a maiores taxas de mudança de AGB no leste de Maracá. Estes resultados são distintos dos resultados de outros estudos desenvolvidos nas florestas tropicais da Amazônia (e.g. Baker et al., 2004; Phillips et al., 2008), onde os autores indicam aumento da AGB e classificam as florestas tropicais como possíveis sumidouros de carbono. Por outro lado, nossas observações no leste de Maracá a partir das 129 parcelas permanentes se assemelha a lógica expressa por Nascimento et al. (2007) sobre a interdependência das taxas de recrutamento e crescimento, indicando que a redução da AGB (2016-2020) ocorreu porque as taxas de recrutamento e crescimento de árvores não foram suficientes para substituir as taxas de mortalidade de caules e perda de área basal, como também

sugerido por Johnson et al. (2016). Por fim, entre os grupos florestais foi observado que o de *P. gracilipes* foi o de menor taxa de perda de AGB, sendo discordante do apresentado por Nascimento et al. (2014) que indicaram que os valores de AGB foram similares entre três tipos de florestas por eles estudados (floresta rica em *P. gracilipes* - FRP, floresta pobre em *P. gracilipes* - FPP e floresta sem *P. gracilipes* - FSP), com os autores não tendo verificado alteração significativa após 20 anos entre censos em Maracá. A partir de nossos resultados é indicado que as florestas do leste de Maracá atuaram como fontes emissoras de carbono atmosférico entre 2016-2020 devido a redução de AGB por causa da redução das taxas de crescimento e recrutamento associada a altas taxas de mortalidade arbórea de indivíduos com diâmetro do caule \geq 10 cm.

4.2 – Efeito dos filtros ambientais (soma dos micronutrientes, conteúdo de fósforo e teor de argila) sobre a taxas de mudança de AGB/C

O estudo mostrou um efeito negativo da soma dos micronutrientes sobre a taxa de mudança total da AGB dos grupos arbóreos estudados (Palmeiras, Árvores e *P. gracilipes*), e em particular, do grupo Árvores que, separadamente, foi também positivamente afetado pelo teor de argila do solo. Nesse sentido, sugere-se que o efeito negativo da soma dos micronutrientes sobre a taxa de mudança da AGB total e do grupo Árvores ocorreu porque o maior conteúdo de micronutrientes notadamente ocorre em áreas sazonalmente inundadas e situadas em terrenos de baixa altitude. Essas áreas vem sendo caracterizadas como mais propícias para a ocorrência monodominante da espécie *P. gracilipes* (Silva et al. não publicado; Nascimento et al., 2017; Villacorta, 2017). *P. gracilipes* é uma espécie de crescimento lento (Carvalho, 2014) que possui maior

capacidade fisiológica para acumular biomassa e absorver (ou tolerar) maiores concentrações de alguns micronutrientes do solo (e.g. Fe^{+2}) que pode afetar negativamente a maioria das outras espécies que habitam a mesma área. *P. gracilipes* foi o único grupo arbóreo em que a taxa de mudança de biomassa não esteve associada a nenhum fator ambiental e, desta forma, os resultados desse estudo discordam dos apresentados por Nascimento et al. (2007) que concluíram que a maior taxa de mudança da AGB ocorreu devido a morte de árvores grandes em florestas especialmente monodominadas por *P. gracilipes* (FRP e FPP). Nesse contexto, os resultados obtidos por nosso estudo no norte da Amazônia são semelhantes ao de outras investigações realizadas na Amazônia Central (Laurance et al., 1999; Castilho et al., 2006; Castilho et al., 2010; Toledo et al., 2016) que indicaram que as características edáficas e topográficas possuem efeito direto na variação espacial da taxa de mudança da AGB das florestas da região.

Em nosso estudo foi encontrado um efeito positivo do conteúdo de fósforo sobre a taxa de mudança da AGB do grupo das Palmeiras. As Palmeiras indicaram um melhor desempenho em áreas com maior conteúdo de fósforo do que outros indivíduos arbóreos em Maracá, indicando que seu ciclo de vida pode ser mais acelerado devido ao ganho de biomassa nessas florestas. Nosso resultado é concordando ao sugerido por Paoli and Curran (2007), indicando que em florestas tropicais há uma forte relação positiva entre biomassa, crescimento basal e produtividade primária líquida com os nutrientes do solo, principalmente com o fósforo extraível. Os referidos autores concluíram que o suprimento de fósforo no solo foi o principal fator da variação espacial na produtividade primária líquida em sua área de estudo. No sentido contrário, Schiatti et al. (2016) encontraram relações negativas entre o estoque de biomassa e a

concentração de fósforo, além da soma de bases e restrições físicas do solo, em um estudo conduzido em 55 parcelas de 1 ha ao longo de um transecto de 600 km no interflúvio dos rios Purus-Madeira, sul do rio Amazonas, Amazônia central. Por outro lado, Quesada et al. (2009) relataram que em áreas de florestas tropicais da bacia Amazônica, o fósforo do solo tem sido considerado o nutriente limitante para a produção primária, sugerindo que não são apenas as formas de fósforo imediatamente disponíveis, mas provavelmente todo o *pool* de fósforo no solo que está interagindo com o crescimento da floresta em escalas de tempo mais longas (Quesada et al., 2012). Essa observação condiz com o observado por Aragão et al. (2009), indicando que as taxas de crescimento florestal são relacionadas principalmente ao fósforo disponível, sugerindo que os solos podem ser considerados o principal fator determinante no funcionamento e composição das florestas na larga escala da Bacia. Assim sendo, nossos resultados indicam que tanto o estoque quanto a dinâmica da biomassa/carbono das florestas do leste de Maracá dependem do conteúdo de fósforo, com especial destaque para o grupo arbóreo das Palmeiras, que fazem uso mais eficiente desse nutriente.

4.3 – Efeito da variação das condições climáticas sobre taxas de mudança AGB/C

Apesar de nossos resultados apresentarem resultados gráficos compatíveis de variação (aumento ou redução) das taxas vitais em relação a um tempo tardio (time-delay) de 1-2 anos para os anos secos/úmidos ocorridos na região de estudo, estatisticamente nossos resultados não mostraram significância na variação das taxas em relação ao CWD e as anomalias da temperatura (SST) entre os anos 2016 e 2020.

Nossos resultados obtidos em curto prazo de avaliação são discordantes dos resultados de outros estudos (Aleixo et al., 2019; Clark et al., 2003; Rifai et al., 2018; Rolim et al., 2005; Vilanova et al., 2018) desenvolvidos em prazos mais longos em diferentes regiões de florestas tropicais, onde foram determinados fortes efeitos significativos dos eventos climáticos extremos (SST, El Niño e La Niña) sobre as taxas vitais de ecossistemas florestais. Por exemplo, Lewis et al. (2011) e Brando et al. (2019) documentaram que secas extremas são grandes causadoras de perdas de maiores quantidades de carbono para atmosfera por meio dos impactos ocasionados nos diferentes tipos de florestas tropicais. Essas observações são coincidentes com a de Brienen et al. (2015) que observaram um declínio de carbono causado por meio das maiores taxas de mortalidade de árvores em áreas de florestas na Amazônia durante as secas de 2005 e 2010.

Outros estudos como os de Aragão et al. (2007) e Jiménez-Muñoz et al. (2016) indicaram que as recentes grandes secas (1982-1983, 1997-1998, 2005, 2010, 2015/2016) registradas na Amazônia foram associadas aos eventos de El Niño e as anomalias da temperatura da superfície do mar (SST) no Atlântico tropical, ou a uma combinação de ambos, como sugerido por Marengo et al. (2008) e Marengo e Espinoza (2016). Em todas essas ocasiões, houve grande mortalidade de árvores associada a esses eventos extremos. Em Maracá, Nascimento et al. (2014), sugeriram que as oscilações da taxa de mudança de AGB entre 1991 e 2011 podem estar associadas ao número de fortes eventos ENSO que ocorrem em Roraima nesse período, pois encontraram diferenças das taxas de AGB entre os intervalos do censo (e.g. intervalo 1991–2003 houve perda enquanto que durante 2003–2011 houve um aumento). Estes resultados são distintos dos resultados de nosso estudo que indicou que os efeitos dos eventos

climáticos extremos no curto prazo não foram suficientes para estressar significativamente a taxa de mudança de AGB.

No caso de Maracá, a maior mortalidade de indivíduos e, conseqüentemente as maiores perdas de biomassa e redução da taxa de recrutamento, foram observados em um tempo de retardo que variou de 1 a 2 anos, mas que não foi suficiente para gerar um padrão significativo. Nós sugerimos que o reduzido número de observações temporais ($n = 5$ anos) tenha tido influência nesses resultados e, desta forma, é necessário uma série temporal mais longa de observações para verificar com maior grau de acuracidade qual o padrão de ganho/perda de biomassa/carbono arbóreo no leste de Maracá. Isso é importante porque secas extremas seguidas podem diminuir consideravelmente os estoques de carbono das florestas na Amazônia no longo prazo, mas esse resultado pode passar despercebido quando o período de análise é pequeno e, por isso, são necessários vários anos de observação (Brando et al. 2008).

5. Conclusion

Houve variação anual das taxas vitais (recrutamento, mortalidade e rotatividade) de caules dos diferentes grupos arbóreos (Palmeira, Árvores e *P. gracilipes*) entre 2016-2020 nas florestas de ecótono do leste de Maracá, com redução do número total de caules e da AGB na maioria dos anos observados. A taxa de mudança da AGB dos diferentes grupos arbóreos das florestas do ecótono estudado responderam apenas à soma de micronutrientes. Quando analisados separadamente, a taxa de mudança de AGB das Palmeiras respondeu ao conteúdo de P disponível, enquanto a taxa de AGB das Árvores respondeu ao teor de argila e à soma dos micronutrientes. As taxas de mudança de AGB dos grupos arbóreos avaliados não foram significativamente

relacionados aos índices climáticos adotados pelo estudo (CWD e anomalias da temperatura SST), embora graficamente foi claramente visível identificar tempos de demora (1-2 anos) na resposta da floresta aos eventos climáticos extremos. Assim sendo, sugere-se que essa relação de causa e efeito precisa ser investigada em um prazo mais longo, mantendo uma série temporal com registros anuais das taxas vitais de AGB e das variáveis climáticas, com o objetivo de dar luz a um melhor entendimento da dinâmica florestal e do ciclo do carbono nos ecossistemas de florestas ecotonais do norte da Amazônia brasileira.

6 Acknowledgements

This study was supported by the following projects (i) “Crescimento e mortalidade de árvores em florestas ecotonais de Roraima: efeito das condicionantes ambientais e da variabilidade climática” (Proc. CNPq 403591/2016-3), (ii) “Ecologia e Manejo dos Recursos Naturais da Savana de Roraima” (Projeto Institucional PPI-INPA 015/122) and (iii) Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Serviços Ambientais da Amazônia (INCT ServAmb-Proc. FAPEAM/CNPq). The “Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior” (CAPES) supported W.R.S. and H.L.S.F. C.D.A.V. was supported by a fellowship from Organization of American States (OAS). Finally, the Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) provided a productivity grant to R.I. Barbosa (Proc. CNPq 304204/2015-3), whereas L.C.S.C. and P.A.C.L.P. received fellowships from CAPES-PNPD. The staff of “Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade” (ICMBio), Bruno Campos, Benjamin Luz and Marcelo Carvalho provided logistic

support in all sampling campaign in ESEC Maracá, as well as official permits for this study (Autorização ICMBio, number 52071-4).

9 References

- Aguiar, A.P.D., Vieira, I.C.G., Assis, T.O., Dalla-Nora, E.L., Toledo, P.M., Oliveira Santos-Junior, R.A., Batistella, M., Coelho, A.S., Savaget, E.K., Aragão, L.E.O.C., Nobre, C.A., Ometto, J.P.H., 2016. Land use change emission scenarios: Anticipating a forest transition process in the Brazilian Amazon. *Glob. Chang. Biol.* 22, 1821–1840. <https://doi.org/10.1111/gcb.13134>.
- Aleixo, I., Norris, D., Hemerik, L., Barbosa, A., Prata, E., Costa, F., Poorter, L., 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nat. Clim. Chang.* 9, 384–388. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0458-0>.
- Alencar, A.A., Brandão, P.M., Asner, G.P., Putz, F.E., 2015. Fragmentação da paisagem, seca severa e o novo regime de queima da Amazônia.pdf. *Ecol. Appl.* 25, 1493–1505. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/14-1528.1>.
- Almeida, C.A. de, Coutinho, A.C., Esquerdo, J.C. dalla M., Adami, M., Venturieri, A., Diniz, C.G., Dessay, N., Durieux, L., Gomes, A.R., 2016. High spatial resolution land use and land cover mapping of the Brazilian legal Amazon in 2008 using Landsat-5/TM and MODIS data. *Acta Amaz.* 46, 291–302. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201505504>.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Zeitschrift* 22, 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- Amigo, I., 2020. The amazon's fragile future: Scientists are trying to pin down how quickly climate change, deforestation and fires might ruin the world's largest tropical rainforest. *N* 578, 505–507.
- Agência Nacional Água - ANA <http://www.hidroweb.ana.gov.br>; (consultado no ano de 2020 e no primeiro semestre de 2020).
- Aragão, L.E.O.C., Malhi, Y., Metcalfe, D.B., Silva-Espejo, J.E., Jiménez, E., Navarrete, D., Almeida, S., Costa, A.C.L., Salinas, N., Phillips, O.L., Anderson, L.O., Baker, T.R., Goncalvez, P.H., Huamán-Ovalle, J., Mamani-Solórzano, M., Meir, P., Monteagudo, A., Peñuela, M.C., Prieto, A., Quesada, C.A., Rozas-Dávila, A., Rudas, A., Silva Junior, J.A., Vásquez, R., 2009. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences Discuss.* 6, 2441–2488. <https://doi.org/10.5194/bgd-6-2441-2009>.
- Aragão, L.E.O.C., Malhi, Y., Roman-Cuesta, R.M., Saatchi, S., Anderson, L.O., Shimabukuro, Y.E., 2007. Spatial patterns and fire response of recent Amazonian

- droughts. *Geophys. Res. Lett.* 34, 1–5. <https://doi.org/10.1029/2006GL028946>.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D.A., Patino, S., Pitman, N.C.A., Silva, J.N.M., Martínez, R.V., 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Glob. Chang. Biol.* 10, 545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00751.x>.
- Barbosa, R.I., 1997. Distribuição das chuvas em Roraima. *Homem, Ambient. e Ecol. no Estado Roraima* 325–334.
- Barbosa, R.I.; Fearnside, P.M. 1999. Incêndios na Amazônia brasileira: estimativa da emissão de gases de efeito estufa pela queima de diferentes ecossistemas de Roraima na passagem do evento “El-Niño” (1997/1998). *Acta Amaz.* 29, 513-534.
- Barbosa, R.I., Keizer, E., Pinto, F., 2010. Ecossistemas terrestres de roraima: área e modelagem espacial da biomassa. *Roraima Homem, Ambient. e Ecol.* 347–368.
- Barbosa, R.I., Ramírez-Narváez, P.N., Fearnside, P.M., Villacorta, C.D.A., Carvalho, L.C. da S., 2019a. Allometric models to estimate tree height in northern amazonian ecotone forests. *Acta Amaz.* 49, 81–90. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201801642>.
- Barbosa, R.I., Villacorta, C.D., Silva, W.R., Carvalho, L.C.S., 2019b. Soil analysis data for the eastern of Maracá Island, northern Brazilian Amazonia. *Mendeley Data* 2–5. <https://doi.org/10.17632/gfw5ccbrsz.2>.
- Barni, P.E., Manzi, A.O., Condé, T.M., Barbosa, R.I., Fearnside, P.M., 2016. Spatial distribution of forest biomass in Brazil’s state of Roraima, northern Amazonia. *For. Ecol. Manage.* 377, 170–181. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.010>.
- Barni, P.E., Pereira, V.B., Manzi, A.O., Barbosa, R.I., 2015. Deforestation and Forest Fires in Roraima and Their Relationship with Phytoclimatic Regions in the Northern Brazilian Amazon. *Environ. Manage.* 55, 1124–1138. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0447-7>.
- Brando, P.M., Nepstad, D.C., Davidson, E.A., Trumbore, S.E., Ray, D., Camargo, P., 2008. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: Results of a throughfall reduction experiment. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 1839–1848. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0031>.
- Brando, P.M., Paolucci, L., Ummenhofer, C.C., Ordway, E.M., Hartmann, H., Cattau, M.E., Rattis, L., Medjibe, V., Coe, M.T., Balch, J., 2019. Droughts, Wildfires, and Forest Carbon Cycling: A Pantropical Synthesis. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 47, 555–581. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-082517-010235>.

- Brando, P., M. Macedo, D. Silvério, L. Rattis, L. Paolucci, A. Alencar, M. Coe, and C. Amorim. 2020. Amazon wildfires: Scenes from a foreseeable disaster. *Flora* 268:151609.
- Breheny, P., Burchett, W., 2017. Package ‘visreg’ : Visualization of Regression Models. *R J.* 9, 56–71. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-046>.
- Brienen, R.J.W., Phillips, O.L., Feldpausch, T.R., Gloor, E., Baker, T.R., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Lewis, S.L., Vásquez Martínez, R., Alexiades, M., Álvarez Dávila, E., Alvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragañ, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Arets, E.J.M.M., Arroyo, L., Aymard C., G.A., Bánki, O.S., Baraloto, C., Barroso, J., Bonal, D., Boot, R.G.A., Camargo, J.L.C., Castilho, C. V., Chama, V., Chao, K.J., Chave, J., Comiskey, J.A., Cornejo Valverde, F., Da Costa, L., De Oliveira, E.A., Di Fiore, A., Erwin, T.L., Fauset, S., Forsthofer, M., Galbraith, D.R., Grahame, E.S., Groot, N., Hérault, B., Higuchi, N., Honorio Coronado, E.N., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Laurance, S., Licona, J., Magnussen, W.E., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Mendoza, C., Neill, D.A., Nogueira, E.M., Núñez, P., Pallqui Camacho, N.C., Parada, A., Pardo-Molina, G., Peacock, J., Penã-Claros, M., Pickavance, G.C., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Restrepo, Z., Roopsind, A., Rudas, A., Salomão, R.P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J.E., Silveira, M., Stropp, J., Talbot, J., Ter Steege, H., Teran-Aguilar, J., Terborgh, J., Thomas-Caesar, R., Toledo, M., Torello-Raventos, M., Umetsu, R.K., Van Der Heijden, G.M.F., Van Der Hout, P., Guimarães Vieira, I.C., Vieira, S.A., Vilanova, E., Vos, V.A., Zagt, R.J., 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* 519, 344–348. <https://doi.org/10.1038/nature14283>.
- Carvalho, L.C. da S., 2014. Ecologia e estrutura filogenética de uma floresta monodominante na Amazônia. Universidade Estadual Do Norte Fluminense – Uenf.
- Carvalho, L.C. da S., Fearnside, P.M., Nascimento, M.T., Barbosa, R.I., 2018. Amazon soil charcoal: Pyrogenic carbon stock depends of ignition source distance and forest type in Roraima, Brazil. *Glob. Chang. Biol.* 24, 4122–4130. <https://doi.org/10.1111/gcb.14277>.
- Castilho, C.V., Magnusson, W.E., Araújo, R.N.O. de, Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima, A.P., Higuchi, N., 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest : Effects of soil and topography. *For. Ecol. Manage.* 234, 85–96. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.024>.
- Castilho, C.V., Schiatti, J., Freitas, M.A., Araújo, M.C., Coelho, F., Magnusson, W.E., Costa, F.R.C., 2014. Manual para Medição e Marcação de Árvore em grades e módulos RAPELD do PPBio.
- Castilho, C.V. de, Magnusson, W.E., De Araújo, R.N.O., Luizão, F.J., 2010. Short-term temporal changes in tree live biomass in a central amazonian forest, Brazil. *Biotropica* 42, 95–103. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00543.x>.

- Chao, K.J., Phillips, O.L., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., Vásquez Martínez, R., 2009. How do trees die? Mode of death in northern Amazonia. *J. Veg. Sci.* 20, 260–268. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05755.x>.
- Chave, Jerome, Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., Perez, R., 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 359, 409–420. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1425>.
- Chave, J., Condit, R., Lao, S., Caspersen, J. P., Foster, R. B. & Hubbell, S. P. 2003 Spatial and temporal variation in biomass of a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *J. Ecol.* 91, 240–252.
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., Perez, R., 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 359, 409–420. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1425>.
- 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., Pélissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Chang. Biol.* 20, 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>.
- Chave, J., Riéra, B., Dubois, M.A., 2001. Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: Spatial and temporal variability. *J. Trop. Ecol.* 17, 79–96. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001055>.
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J., 2001. Measuring net primary production in forests: Concepts and field methods. *Ecol. Appl.* 11, 356–370. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0356:MNPPIF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0356:MNPPIF]2.0.CO;2).
- Clark, D.A., Clark, D.B., 2001. Getting to the canopy: Tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology* 82, 1460–1472. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1460:GTTCTH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1460:GTTCTH]2.0.CO;2).
- Clark, D.A., Piper, S.C., Keeling, C.D., Clark, D.B., 2003. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100, 5852–5857. <https://doi.org/10.1073/pnas.0935903100>.
- Clark, D.B., Clark, D.A., Oberbauer, S.F., 2010. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Glob. Chang. Biol.* 16, 747–759. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02004.x>.

- Costa, A.C.L. da, Galbraith, D., Almeida, S., Portela, B.T.T., da Costa, M., de Athaydes Silva Junior, J., Braga, A.P., de Gonçalves, P.H.L., de Oliveira, A.A., Fisher, R., Phillips, O.L., Metcalfe, D.B., Levy, P., Meir, P., 2010. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytol.* 187, 579–591. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03309.x>.
- Couto-Santos, F.R., Luizão, F.J., 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 Amaz.* 44, 197–206. <https://doi.org/10.1590/s0044-59672014000200005>.
- Embrapa. 2011. *Manual de Métodos de Análise de Solo* (ISSN 1517-2627). Embrapa Solos, Rio de Janeiro, RJ. 230 pp. Retrieved from <http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/104933/1/Manual-de-Mtdos-de-Anilise-de-Solo.pdf>.
- Farias, H.L.S., Silva, W.R., Carvalho, L.C.S., Barbosa, R.I., 2019. Data for: Wood density of trees in ecotone forests of the northern Brazilian Amazon. Mendeley Data 7–9. <https://doi.org/10.17632/n4kzj3d2g7.1>.
- Farias, H.L.S., Silva, W.R., Perdiz, R. de O., Citó, A.C., Carvalho, L.C. da S., Barbosa, R.I., 2020. Dataset on wood density of trees in ecotone forests in Northern Brazilian Amazonia. *Data Br.* 30, 105378. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2020.105378>.
- Fearnside, P.M.; Ferraz, J. 1995. A conservation gap analysis of Brazil's Amazonian vegetation. *Conservation Biology*, 9, 1134-1147.
- Fearnside, P.M., 2001. Soybean cultivation as a threat to the environment in Brazil. *Environ. Conserv.* 28, 23–38. <https://doi.org/https://doi.org/10.1017/S0376892901000030>.
- Fearnside, P.M., Barbosa, R.I., Pereira, V.B., 2013. Emissões de gases do efeito estufa por desmatamento e incêndios florestais em Roraima: fontes e sumidouros. *Rev. Agro@Mambiente on-Line* 7, 95. <https://doi.org/10.18227/1982-8470ragro.v7i1.971>.
- Feldpausch, T.R., Phillips, O.L., Brienen, R.J.W., Gloor, E., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Alarcón, A., Álvarez Dávila, E., Alvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragao, L.E.O.C., Arroyo, L., Aymard C., G.A., Baker, T.R., Baraloto, C., Barroso, J., Bonal, D., Castro, W., Chama, V., Chave, J., Domingues, T.F., Fauset, S., Groot, N., Honorio Coronado, E., Laurance, S., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Licona, J.C., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Mendoza Bautista, C., Neill, D.A., Oliveira, E.A., Oliveira dos Santos, C., Pallqui Camacho, N.C., Pardo-Molina, G., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Réjou-Méchain, M., Rudas, A., Saiz, G., Salomão, R.P., Silva-Espejo, J.E., Silveira, M., ter Steege, H., Stropp, J., Terborgh, J., Thomas-Caesar, R., van der Heijden, G.M.F., Vásquez Martinez, R., Vilanova, E., Vos,

- V.A., 2016. Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochem. Cycles* 30, 964–982. <https://doi.org/10.1002/2015GB005133>.
- Gale, N., Barfod, A.S., 1999. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *J. Trop. Ecol.* 15, 415–436. <https://doi.org/10.1017/S0266467499000929>.
- Gloor, M., Brienen, R.J.W., Galbraith, D., Feldpausch, T.R., Schöngart, J., Guyot, J.L., Espinoza, J.C., Lloyd, J., Phillips, O.L., 2013. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophys. Res. Lett.* 40, 1729–1733. <https://doi.org/10.1002/grl.50377>.
- Good, P., Jones, C., Lowe, J., Betts, R., Gedney, N., 2013. Comparing tropical forest projections from two generations of hadley centre earth system models, HadGEM2-ES and HadCM3LC. *J. Clim.* 26, 495–511. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00366.1>.
- Goodman, R.C., Phillips, O.L., Del Castillo Torres, D., Freitas, L., Cortese, S.T., Monteagudo, A., Baker, T.R., 2013. Amazon palm biomass and allometry. *For. Ecol. Manage.* 310, 994–1004. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.045>.
- Houghton, R.A., 2005. Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Glob. Chang. Biol.* 11, 945–958. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00955.x>.
- Houghton, R.A., Lawrence, K.T., Hackler, J.L., Brown, S., 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: A comparison of estimates. *Glob. Chang. Biol.* 7, 731–746. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00426.x>.
- Jiménez-Muñoz, J.C., Mattar, C., Barichivich, J., Santamaría-Artigas, A., Takahashi, K., Malhi, Y., Sobrino, J.A., Schrier, G. Van Der, 2016. Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. *Sci. Rep.* 6, 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep33130>.
- Johnson, M.O., Galbraith, D., Gloor, M., De Deurwaerder, H., Guimberteau, M., Rammig, A., Thonicke, K., Verbeeck, H., von Randow, C., Monteagudo, A., Phillips, O.L., Brienen, R.J.W., Feldpausch, T.R., Lopez Gonzalez, G., Fauset, S., Quesada, C.A., Christoffersen, B., Ciais, P., Sampaio, G., Kruijt, B., Meir, P., Moorcroft, P., Zhang, K., Alvarez-Davila, E., Alves de Oliveira, A., Amaral, I., Andrade, A., Aragao, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Arets, E.J.M.M., Arroyo, L., Aymard, G.A., Baraloto, C., Barroso, J., Bonal, D., Boot, R., Camargo, J., Chave, J., Cogollo, A., Cornejo Valverde, F., Lola da Costa, A.C., Di Fiore, A., Ferreira, L., Higuchi, N., Honorio, E.N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Licona, J., Lovejoy, T., Malhi, Y., Marimon, B., Marimon, B.H., Matos, D.C.L., Mendoza, C., Neill, D.A., Pardo, G., Peña-Claros, M., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Prieto, A., Ramirez-Angulo, H., Roopsind, A., Rudas, A., Salomao, R.P., Silveira, M., Stropp, J., ter Steege, H., Terborgh, J., Thomas, R., Toledo, M., Torres-Lezama, A., van der Heijden, G.M.F., Vasquez, R., Guimarães Vieira, I.C., Vilanova, E., Vos, V.A., Baker, T.R., 2016. Variation in stem mortality rates

determines patterns of above-ground biomass in Amazonian forests: implications for dynamic global vegetation models. *Glob. Chang. Biol.* 22, 3996–4013. <https://doi.org/10.1111/gcb.13315>.

- Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-de Merona, J.M., Chambers, J.Q., Gascon, C., 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass. *For. Ecol. Management* 118, 127–138. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00494-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00494-0).
- Lewis, S.L., Brando, P.M., Phillips, O.L., Van Der Heijden, G.M.F., Nepstad, D., 2011. The 2010 Amazon drought. *Science* (80-). 331, 554. <https://doi.org/10.1126/science.1200807>.
- Lewis, S.L., Phillips, O.L., Sheil, D., Vinceti, B., Baker, T.R., Brown, S., Graham, A.W., Higuchi, N., Hilbert, D.W., Laurance, W.F., Lejoly, J., Malhi, Y., 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary 929–944.
- Malhi, Y., Aragão, L.E.O.C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C., Meir, P., 2009. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 20610–20615. <https://doi.org/10.1073/pnas.0804619106>.
- Malhi, Y., Phillips, O.L., Lloyd, J., Baker, T., Wright, J., Almeida, S., Arroyo, L., Fredericksen, T., Grace, J., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, W.F., Leão, C., Lewis, S.L., Meir, P., Monteagudo, A., Neill, D., Núñez Vargas, P., Panfil, S.N., Patiño, S., Pitman, N., Quesada, C.A., Rudas-LI, A., Salomão, R., Saleska, S., Silva, N., Silveira, M., Sombroek, W.G., Valencia, R., Vásquez-Martínez, R., Vieira, I.C.G., Vinceti, B., 2002. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *J. Veg. Sci.* 13, 439–450. <https://doi.org/10.1088/0741-3335/29/10B/407>.
- Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W., Nobre, C.A., 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* (80-). 319, 169–172. <https://doi.org/10.1126/science.1146961>.
- 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., Salomão, R., Silva, J.N.M., Lezama, A.T., Terborgh, J., Martínez, R.V., Vinceti, B., 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Glob. Chang. Biol.* 12, 1107–1138. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01120.x>.
- Marengo, J.A., Espinoza, J.C., 2016. Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: Causes, trends and impacts. *Int. J. Climatol.* 36, 1033–1050. <https://doi.org/10.1002/joc.4420>.

- Marengo, J.A., Nobre, C.A., Tomasella, J., Oyama, M.D., de Oliveira, G.S., de Oliveira, R., Camargo, H., Alves, L.M., Brown, I.F., 2008. The drought of Amazonia in 2005. *J. Clim.* 21, 495–516. <https://doi.org/10.1175/2007JCLI1600.1>.
- Marengo, J.A., Tomasella, J., Alves, L.M., Soares, W.R., Rodriguez, D.A., 2011. The drought of 2010 in the context of historical droughts in the Amazon region. *Geophys. Res. Lett.* 38, 1–5. <https://doi.org/10.1029/2011GL047436>
- Martins, F. da S.R.V., dos Santos, J.R., Galvão, L.S., Xaud, H.A.M., 2016. Sensitivity of ALOS/PALSAR imagery to forest degradation by fire in northern Amazon. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 49, 163–174. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2016.02.009>.
- Morton, D.C., Le Page, Y., DeFries, R., Collatz, G.J., Hurtt, G.C., 2013. Understorey fire frequency and the fate of burned forests in southern Amazonia. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 368. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0163>.
- Nascimento, M.T., Barbosa, R.I., Dexter, K.G., de Castilho, C.V., da Silva Carvalho, L.C., Villela, D.M., 2017. Is the *Peltogyne gracilipes* monodominant forest characterised by distinct soils? *Acta Oecologica* 85, 104–107. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.10.001>.
- Nascimento, M.T., Barbosa, R.I., Villela, D.M., Proctor, J., 2007. Above-ground biomass changes over an 11-year period in an Amazonian monodominant forest and two other lowland forests. *Plant Ecol.* 192, 181–191. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9303-z>.
- Nascimento, M.T., Carvalho, L.C.S., Barbosa, R.I., 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, 293–303. <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/17550874.2013.772673>.
- Nascimento, M.T., Proctor, J., 1997. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 6, 387–395. <https://doi.org/10.2307/2997339>.
- Nepstad, D. C., Tohver, I. M., Ray, D., Moutinho, P. & Cardinot, G. 2007 Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology* 88, 2259–2269. (doi:10.1890/06-1046.1)
- NOAA /Serviço Nacional de Meteorologia Centros Nacionais de Previsão Ambiental Centro de Previsão Climática 5830 University Research Court College Park, Maryland 20740 Autor da página: Climate Prediction Center Internet Team Página (https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php) (consultado no ano de 2020 e no primeiro semestre de 2020)
- Nobre, C.A., Sampaio, G., Borma, L.S., Castilla-Rubio, J.C., Silva, J.S., Cardoso, M., 2016. Land-use and climate change risks in the amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113, 10759–

10768. <https://doi.org/10.1073/pnas.1605516113>

- Nogueira, E.M., Yanai, A.M., Fonseca, F.O.R., Fearnside, P.M., 2015. Carbon stock loss from deforestation through 2013 in Brazilian Amazonia. *Glob. Chang. Biol.* 21, 1271–1292. <https://doi.org/10.1111/gcb.12798>.
- Oliveira, W.L., Medeiros, M.B., Simon, M.F., Hay, J., Steege, H. Ter, 2018. The role of recruitment and dispersal limitation in tree community assembly in amazonian forests. *Plant Ecol. Divers.* 11, 1–12. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1474960>.
- Oii, D. 2014. Measure Height Application (Version 1.4): Google Play (https://play.google.com/store/apps/details?id=ee.deskis.android.height&hl=pt_BR). Accessed in 01 July 2016.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* (80-.). 333, 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>.
- Paoli, G.D., Curran, L.M., 2007. Soil nutrients limit fine litter production and tree growth in mature lowland forest of southwestern Borneo. *Ecosystems* 10, 503–518. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9042-y>.
- Phillips, Oliver L., Aragão, L.E.O.C., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., López-González, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C.A., Van Der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Bánki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., Chave, J., De Oliveira, Á.C.A., Cardozo, N.D., Czimczik, C.I., Feldpausch, T.R., Freitas, M.A., Gloor, E., Higuchi, N., Jiménez, E., Lloyd, G., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Neill, D.A., Nepstad, D., Patiño, S., Peñuela, M.C., Prieto, A., Ramírez, F., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Thomas, A.S., Steege, H. Ter, Stropp, J., Vásquez, R., Zelazowski, P., Dávila, E.A., Andelman, S., Andrade, A., Chao, K.J., Erwin, T., Di Fiore, A., Honorio, E.C., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Cruz, A.P., Pitman, N.C.A., Vargas, P.N., Ramírez-Angulo, H., Rudas, A., Salamão, R., Silva, N., Terborgh, J., Torres-Lezama, A., 2009. Drought sensitivity of the amazon rainforest. *Science* (80-.). 323, 1344–1347. <https://doi.org/10.1126/science.1164033>.
- Phillips, O.L., Baker, T.R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D.A., Núñez Vargas, P., Silva, J.N.M., Terborgh, J., Vásquez Martínez, R., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J., Comiskey, J.A., Czimczik, C.I., Di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M., Olivier, J., Palacios, W., Patiño, S., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Saldias, M., Torres Lezama, A., Vinceti, B., 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 359, 381–407. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1438>.

- Phillips, O.L., Gentry, A.H., 1994. Increasing Turnover Through Time in Tropical Forests. *Science* (80-). 263, 954–958. <https://doi.org/DOI:10.1126/science.263.5149.954>.
- Phillips, O.L., Heijden, G. Van Der, Lewis, S.L., Lo, G., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Almeida, S., Da, E.A., Andelman, S., Andrade, A., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Costa, L., Feldpausch, T.R., Fisher, J.B., Fyllas, N.M., Freitas, M.A., Jime, E., Keeling, H., Tim, J., Gloor, E., Higuchi, N., Lovett, J.C., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Nu, P., Prieto, A., Quesada, C.A., Peh, K.S., Pen, A., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Slik, J.W.F., Sonké, B., Sota Thomas, A., Stropp, J., Taplin, J.R., Vasquez, R., Vilanova, E., 2010. Drought–mortality relationships for tropical forests Oliver. *New Phytol.* 187, 631–646.
- Phillips, Oliver L, Higuchi, N., Vieira, S., Baker, T.R., Chao, K., Lewis, S.L., 2009. Mudanças na Biomassa, Dinâmica e Composição da Floresta Amazônica, 1980–2002. *Amaz. Glob. Chang.*
- Phillips, O.L., Lewis, S.L., Baker, T.R., Chao, K.J., Higuchi, N., 2008. The changing Amazon forest. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 1819–1827. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0033>.
- Phillips, O.L., Malhi, Y., Higuchi, N., Laurance, W.F., PV, N. #ez, RM, V. squez, Laurance, S.G., Ferreira, L. V, Stern, M., Brown, S., Grace, J., 1998. Carbon sink in neotropics: 40% of missing terrestrial sink" Changes in the Carbon Balance of Tropical Forests: Evidence from Long- Term Plots. *Science* (80-). 282, 439–442.
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Baker, T.R., Phillips, O.L., Patiño, S., Czimczik, C., Hodnett, M.G., Herrera, R., Arneth, A., Lloyd, G., Malhi, Y., Dezzeo, N., Luizão, F.J., Santos, A.J.B., Schmerler, J., Arroyo, L., Silveira, M., Priante Filho, N., Jimenez, E.M., Paiva, R., Vieira, I., Neill, D.A., Silva, N., Peñuela, M.C., Monteagudo, A., Vásquez, R., Prieto, A., Rudas, A., Almeida, S., Higuchi, N., Lezama, A.T., López-González, G., Peacock, J., Fyllas, N.M., Alvarez Dávila, E., Erwin, T., Di Fiore, A., Chao, K.J., Honorio, E., Killeen, T., Peña Cruz, A., Pitman, N., Núñez Vargas, P., Salomão, R., Terborgh, J., Ramírez, H., 2009. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discuss.* 6, 3993–4057. <https://doi.org/10.5194/bgd-6-3993-2009>.
- 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., Arneth, 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., Lloyd, J., 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* 9, 2203–2246.

<https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>.

Rifai, S.W., Girardin, C.A.J., Berenguer, E., Del Aguila-Pasquel, J., Dahlsjö, C.A.L., Doughty, C.E., Jeffery, K.J., Moore, S., Oliveras, I., Riutta, T., Rowland, L.M., Murakami, A.A., Addo-Danso, S.D., Brando, P., Burton, C., Ondo, F.E., Duah-Gyamfi, A., Amézquita, F.F., Freitag, R., Pacha, F.H., Huasco, W.H., Ibrahim, F., Mbou, A.T., Mihindou, V.M., Peixoto, K.S., Rocha, W., Rossi, L.C., Seixas, M., Silva-Espejo, J.E., Abernethy, K.A., Adu-Bredu, S., Barlow, J., Da Costa, A.C.L., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Meir, P., Metcalfe, D.B., Phillips, O.L., White, L.J.T., Malhi, Y., 2018. ENSO Drives interannual variation of forest woody growth across the tropics. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 373. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0410>.

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

Robison, D.M., Nortcliff, S., 1991. Os solos da reserva ecológica de Maracá, Roraima: segunda aproximação. *Acta Amaz.* 21, 409–424. <https://doi.org/10.1590/1809-43921991211424>.

Rödig, E., Cuntz, M., Rammig, A., Fischer, R., Taubert, F., Huth, A., 2018. The importance of forest structure for carbon fluxes of the Amazon rainforest. *Environ. Res. Lett.* 13. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aabc61>.

Rolim, S.G., Jesus, R.M., Nascimento, H.E.M., Do Couto, H.T.Z., Chambers, J.Q., 2005. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: The ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. *Oecologia* 142, 238–246. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1717-x>.

Saatchi, S.S., Harris, N.L., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard, E.T.A., Salas, W., Zutta, B.R., Buermann, W., Lewis, S.L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M., Morel, A., 2011. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 9899–9904. <https://doi.org/10.1073/pnas.1019576108>.

Santos, N.M.C. dos, Vale Júnior, J.F. do, Barbosa, R.I., 2013. Florística e estrutura arbórea de ilhas de mata em áreas de savana do norte da Amazônia brasileira. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.* 8, 205–221.

Schiatti, J., Martins, D., Emilio, T., Souza, P.F., Levis, C., Baccaro, F.B., Pinto, J.L.P. da V., Moulatlet, G.M., Stark, S.C., Sarmiento, K., de Araújo, R.N.O., Costa, F.R.C., Schöngart, J., Quesada, C.A., Saleska, S.R., Tomasella, J., Magnusson, W.E., 2016. Forest structure along a 600 km transect of natural disturbances and seasonality gradients in central-southern Amazonia. *J. Ecol.* 104, 1335–1346. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12596>.

Schippers, P., Sterck, F., Vlam, M., Zuidema, P.A., 2015. Tree growth variation in the

- tropical forest: Understanding effects of temperature, rainfall and CO₂. *Glob. Chang. Biol.* 21, 2749–2761. <https://doi.org/10.1111/gcb.12877>.
- Sheil, D., Jennings, S., Savill, P., 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *J. Trop. Ecol.* 16, 765–800. <https://doi.org/10.1017/S0266467400001772>.
- Shi, Z., Thomey, M.L., Mowll, W., Litvak, M., Brunsell, N.A., Collins, S.L., Pockman, W.T., Smith, M.D., Knapp, A.K., Luo, Y., 2014. Differential effects of extreme drought on production and respiration: Synthesis and modeling analysis. *Biogeosciences* 11, 621–633. <https://doi.org/10.5194/bg-11-621-2014>.
- Silva, W.R., Farias, H.L.S., Pequeno, P.A.C., Villacorta, C.D.A., Citó, A.C., Oliveira, A.S., Melo, V.F., Carvalho, L.C.S., Barbosa, R.I. 2020. Effect of environmental conditions and biotic interactions in the forest structure of a Northern Amazonia ecotone. Manuscrito não publicado.
- Silva, W.R., Pequeno, P.A.C., Farias, H.L.S., Melo, V.F., Villacorta, C.D.A., Carvalho, L.C.S., Perdiz, R.O., Citó, A.C., Barbosa, R.I. 2020. Environmental filters affecting species richness and species composition in ecotone forests of the northern Brazilian Amazonia. Manuscrito não publicado.
- Soares, C.P.B., Neto, F.P., Souza, A.L. *Dendrometria e inventário florestal*. 2 ed. Universidade Federal de Viçosa - UFC, 2011, 272p.
- Tejada, G., Görgens, E.B., Espírito-Santo, F.D.B., Cantinho, R.Z., Ometto, J.P., 2019. Evaluating spatial coverage of data on the aboveground biomass in undisturbed forests in the Brazilian Amazon. *Carbon Balance Manag.* 14. <https://doi.org/10.1186/s13021-019-0126-8>.
- Toledo, J.J., Castilho, C.V., Magnusson, W.E., Nascimento, H.E.M., 2016. Soil controls biomass and dynamics of an Amazonian forest through the shifting of species and traits. *Brazilian J. Biol.* 40, 451–461. <https://doi.org/10.1007/s40415-016-0351-2>.
- Tomasella, J., Pinho, P.F., Borma, L.S., Marengo, J.A., Nobre, C.A., Bittencourt, O.R.F.O., Prado, M.C.R., Rodriguez, D.A., Cuartas, L.A., 2013. The droughts of 1997 and 2005 in Amazonia: Floodplain hydrology and its potential ecological and human impacts. *Clim. Change* 116, 723–746. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0508-3>.
- Turcios, M.M., Jaramillo, M.M.A., do Vale, J.F., Fearnside, P.M., Barbosa, R.I., 2016. Soil charcoal as long-term pyrogenic carbon storage in Amazonian seasonal forests. *Glob. Chang. Biol.* 22, 190–197. <https://doi.org/10.1111/gcb.13049>.
- Vale, J.D.; Romero, R.L. 2015. Coordenadas geográficas das 30 parcelas permanentes na Estação Ecológica de Maracá. *Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio)*, 1 (<https://ppbiodata.inpa.gov.br/metacat/metacat/menger.192.1/default>). Accessed in 12 December 2015.

- Vilanova, E., Ramírez-Angulo, H., Torres-Lezama, A., Aymard, G., Gámez, L., Durán, C., Hernández, L., Herrera, R., van der Heijden, G., Phillips, O.L., Ettl, G.J., 2018. Environmental drivers of forest structure and stem turnover across Venezuelan tropical forests. *PLoS One* 13, 1–27. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198489>.
- Villacorta, C.D.A., 2017. Condicionantes ambientais para a monodominância do gênero *Peltogyne* (Fabaceae) na Ilha de Maracá, Roraima, norte da Amazônia brasileira. Thesis, MSc. PRONAT-UFRR, Boa Vista, Roraima, Brazil.
- Wagner, F., Rutishauser, E., Blanc, L., Herault, B., 2010. Effects of Plot Size and Census Interval on Descriptors of Forest Structure and Dynamics 1–8.
- Williams, J.W., Jackson, S.T., Kutzbach, J.E., 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 5738–5742. <https://doi.org/10.1073/pnas.0606292104>.
- Xaud, H.A.M., Martins, F. da S.R.V., Dos Santos, J.R., 2013. Tropical forest degradation by mega-fires in the northern Brazilian Amazon. *For. Ecol. Manage.* 294, 97–106. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.036>.
- Zhao, M., Running, S.W., 2010. Drought-Induced Reduction in Global. *Science* (80-.). 329, 940–943. <https://doi.org/10.1126/science.1192666>.

CONCLUSÃO GERAL

Os resultados do estudo da florística desta investigação corroboram com dados de estudos anteriores, indicando que a heterogeneidade ambiental das florestas ecotonais do leste da Ilha de Maracá influencia na distinção da composição florística e estrutural, com a abundância de *P. gracilipes* atuando como variável descritiva para os tipos de florestas. O levantamento florístico realizado por este estudo amplia o conhecimento sobre estrutura florestal e composição de espécies arbóreas em zonas ecotonais do norte da Amazônia brasileira, melhorando nossa capacidade de prever mudanças na composição de espécies e na diversidade de plantas quando levamos em consideração comparações entre inventários florestais anteriores realizados em Maracá. Nesse sentido, a investigação em tela indicou que a estrutura florestal do ecótono estudado é modelada por interações bióticas e por fatores edáficos, principalmente bases permutáveis. Em geral, a altura das árvores diminuiu com a densidade das árvores, de modo que os fatores que afetam a última afetaram indiretamente a primeira. Portanto, a disponibilidade de bases trocáveis influenciou no aumento da altura média das árvores, tanto diretamente, favorecendo árvores maiores, quanto indiretamente, suprimindo a densidade das árvores. A maior parte da variação da estrutura florestal observada na escala espacial considerada não foi explicada pelos fatores investigados, sugerindo um papel desconhecido de fatores negligenciados ou estocástica. O estudo também revelou que a riqueza de espécies arbóreas e a composição florística das florestas ecotonais no leste da Ilha de Maracá respondem principalmente aos mesmos filtros ambientais, ou seja, altitude, teor de argila do solo e soma de micronutrientes. Esses fatores afetam a composição das espécies direta e indiretamente, através da abundância de *P. gracilipes*. Em particular, a riqueza de espécies é suprimida tanto pelas maiores restrições hidro-edáficas quanto pela abundância de *P. gracilipes*. Portanto, os resultados indicam que os nutrientes do solo e as interações bióticas proporcionam efeitos competitivos de *P. gracilipes* e outras espécies, desempenhando um papel importante na estruturação das comunidades arbóreas na área ecotonais estudada. Por fim, foi concluído que houve variação das taxas de recrutamento, mortalidade e de rotatividade de caules dos diferentes grupos arbóreos (Palmeira, Árvores e *P. gracilipes*) analisados entre 2016-2020. Nesse contexto, houve redução do número total de caules e taxas negativas de

AGB. A taxa de mudança da AGB dos diferentes grupos arbóreos das florestas do ecótono estudado respondeu apenas à soma de micronutrientes. Quando analisados separadamente, a taxa de mudança de AGB das Palmeiras respondeu ao conteúdo de P disponível no solo, enquanto a taxa de AGB das Árvores respondeu ao teor de argila e à soma dos micronutrientes. A taxa de mudança Total da AGB dos grupos arbóreos não respondeu significativamente às variáveis climáticas (cumulative water déficit = CWD, sea surface temperature = SST) relacionadas, embora graficamente foi percebido um tempo de demora (1-2 anos) na resposta da floresta ao estresse climático, em especial em anos de seca. Isto sugere que essa relação de causa e efeito precisa ser melhor investigada no longo prazo por meio de registros anuais de dados sobre as taxas de mudança da AGB e de variáveis climáticas em séries temporais de longo período de tempo. Os resultados gerais da investigação melhoram nosso entendimento sobre a dinâmica das florestas ecotonais do extremo norte da Amazônia brasileira, podendo serem utilizados como base de informações para construção de políticas públicas direcionadas à mitigação dos efeitos negativos do aquecimento global nas áreas florestais do extremo norte da Amazônia.