



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

**EFEITOS DO SOLO E NÍVEL DO LENÇOL FREÁTICO SOBRE A
VARIAÇÃO DA GRAVIDADE ESPECÍFICA DA MADEIRA EM
MESOESCALA NO NORTE DA AMAZÔNIA**

DANILO BOANERGES SOUZA

Manaus, Amazonas

Abril, 2014

DANILO BOANERGES SOUZA

**EFEITOS DO SOLO E NÍVEL DO LENÇOL FREÁTICO SOBRE A
VARIAÇÃO DA GRAVIDADE ESPECÍFICA DA MADEIRA EM
MESOESCALA NO NORTE DA AMAZÔNIA**

Orientação:

Dr. Henrique Eduardo Mendonça Nascimento

Dr. José Júlio de Toledo

Fonte financiadora: **“Taxas anuais de crescimento de árvores em florestas do extremo norte da Amazônia brasileira”**. (Coordenadora: **Carolina Volkmer de Castilho, Embrapa Roraima**).

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, do Instituto de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus, Amazonas

Abril, 2014

Relação da banca julgadora



Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA

Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado de **DANILO BOANERGES SOUZA** aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 7 de abril de 2014.

Aos sete do mês de abril de 2014, às 09h00min, na Sala de Aula do Programa de PG em Ciências de Florestas Tropicais, PPG-CFT, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: “EFEITOS DO SOLO E NÍVEL DO LENÇOL FREÁTICO SOBRE A VARIAÇÃO DA GRAVIDADE ESPECÍFICA DA MADEIRA EM MESOESCALA NO NORTE DA AMAZÔNIA” em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA) como parte final de seu trabalho para a obtenção do título de **MESTRE EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**, área de concentração em **Manejo Florestal**. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: JOCHEN SCHONGART (INPA), REINALDO IMBROZIO BARBOSA (INPA) e ALBERTO VICENTINI (INPA). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dr. Henrique Eduardo Mendonça Nascimento (orientador (a)-INPA), deu início à sessão convidando os senhores membros e o (a) Mestrando (a) a tomarem seus lugares e informou sobre os procedimentos a serem observados para o prosseguimento do exame. A palavra foi, então, facultada ao (à) Mestrando (a) que apresentou uma síntese do seu estudo e respondeu às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Depois da apresentação e arguição, a referida Banca Examinadora se reuniu e decidiu por

Aprovar a defesa

A sessão foi encerrada às 11:00 e, para constar eu, Valdecira Azevedo, Secretária do PPG-CFT lavrei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora. Em Manaus (AM), 7 de abril de 2014.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. : JOCHEN SCHONGART

Prof. Dr. : REINALDO IMBROZIO BARBOSA

Prof. Dr. ALBERTO VICENTINI

Prof. Dr. Henrique Eduardo
Mendonça Nascimento
(Presidente da Banca)

Dr. José Júlio de Toledo
Co-orientador (a)

Dr. José Francisco de C. Gonçalves
Coordenador do PPG-CFT

PPG CFT
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS
Mestrado e Doutorado



Av. André Araújo, 2936 - Aleixo
CEP: 69.060-010 - Manaus, AM, Brasil
Fone/Fax: +55(92)3643-1838
www.cft.inpa.gov.br - email: cft@inpa.gov.br



S729 Souza, Danilo Boanerges
Efeitos do solo e nível do lençol freático sobre a variação da gravidade específica da madeira em mesoescala no norte da Amazônia / Danilo Boanerges Souza. --- Manaus: [s.n], 2014. vii, 47 f. : il.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2014.
Orientador : Henrique Eduardo Mendonça Nascimento.
Coorientador : José Júlio de Toledo.
Área de concentração : Manejo Florestal.

1. Plasticidade fenotípica. 2. Densidade da madeira. 3. Mesoescala.
I. Título.

CDD 634.9285

Sinopse:

Estudaram-se os efeitos das propriedades físicas e químicas do solo e do nível do lençol freático sobre a variação da gravidade específica da madeira em florestas inundáveis e não inundáveis no Parque Nacional do Viruá, no Estado do Roraima, Brasil.

Palavras-chave: densidade da madeira, característica funcional, comunidade arbórea

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Inpa) e ao curso de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) por permitir a utilização da infraestrutura no sítio de coleta Parque Nacional (PARNA) do Viruá (RR). e a Tânia Pimentel e Gabriel Damasco por disponibilizar a base de dados ambientais e biológicos.

Ao projeto de pesquisa “Taxas anuais de crescimento de árvores em florestas do extremo norte da Amazônia brasileira” aprovado pelo CNPq e coordenado pela Dr. Carolina Castilho (Embrapa Roraima) pelo financiamento da pesquisa.

Aos Gestores do PARNA Viruá, em especial a Analista do ICMBio Beatriz de Aquino Ribeiro Lisboa. Aos meus auxiliares de campo Wicles Santos Batista “doquinha”, Sebastião Salvino de Souza “Sabá” e Agnaldo Nogueira de Souza “caçula” pela ajuda inestimável. Seu Iran Chagas Almeida pela dedicação e cuidados com nossa equipe na sede do Viruá. As acadêmicas de Biologia da UFRR Lilia Cristina Cruz Pereira, Mayara Bianca Pereira Rodrigues e Alessany Leal Rodrigues pela ajuda nas coletas.

Ao amigo Ricardo de Oliveira Perdiz por dividir suas experiências em coletas e pela identificação do material botânico.

Aos membros avaliadores do projeto de dissertação, Dr. Euler Nogueira, e. da dissertação Dr. Alberto Vicentini, Dr. Jochen Schongart e Reinaldo Imbrozio.Barbosa.

Aos orientadores Dr. Henrique E. M. Nascimento e Dr. José Júlio de Toledo, pela dedicação e compreensão durante o período de mestrado. E principalmente por dividirem comigo suas experiências adquiridas em anos de pesquisa na Amazônia.

A minha família que me apoiou mesmo a distância em especial a minha mãe Maria Helena Martins, meus irmãos Wagner Kreuz e Deisi Daniela Martins Bachi, e meu cunhado Rodrigo Bachi.

RESUMO

As áreas de contato entre as florestas ombrófilas densas de terra-firme e campinaranas ao norte da Amazônia apresentam um amplo gradiente edáfico e de inundação periódica, porém os efeitos desses gradientes sobre a variação da gravidade específica da madeira (WSG) em mesoescala ainda não foram totalmente elucidados. Para tal, foram utilizadas 20 parcelas permanentes de 0,25 ha de tamanho (10 × 250 m) distribuídas ao longo de uma escala espacial de 25 km² dentro do Parque Nacional do Viruá, estado de Roraima, Brasil, dentro das quais indivíduos arbóreos 10 cm ≤ DAP ≤ 30 cm foram amostrados. Modelos de regressão múltipla mostraram que a fertilidade do solo (SB – soma de bases), a textura (teor de argila) e o nível de inundação explicaram 27-38% da variação da WSG entre parcelas, porém apenas a SB apresentou relação significativa e negativa com a WSG, indicando que solos mais férteis apresentaram menor WSG. Através de uma análise de caminhos foi mostrado que a WSG foi afetada diretamente pela fertilidade do solo, não sendo associada com diferenças na composição florística baseada em dados de abundância. Por outro lado, houve efeito indireto da fertilidade do solo sobre a WSG através da composição florística baseada em dados de presença e ausência. Os resultados deste estudo destacam que as diferenças na composição florística associadas às espécies mais abundantes são muito pequenas ao longo dos gradientes ambientais, contribuindo muito pouco para a variação espacial da WSG no nível de comunidade. Isto sugere que a fertilidade do solo influencia a variação intraespecífica da WSG das espécies mais abundantes. Ao contrário, o efeito indireto da fertilidade do solo sobre a WSG através da composição florística baseada em dados de presença e ausência indica que as espécies com baixa densidade demográfica, que representam a maior parte dos indivíduos nas florestas tropicais, governam as diferenças da WSG associadas à variação filogenética. Desta forma, a plasticidade fenotípica e a variação filogenética são importantes para explicar as variações na WSG associada principalmente ao gradiente ambiental de fertilidade do solo. Modelos de biomassa que utilizam estimativas da WSG baseados em dados taxonômicos podem levar à estimativas enviesadas, devido à variação intraespecífica das espécies mais abundantes em mesoescala. Sugere-se, portanto um maior esforço para obtenção de medidas de WSG para as espécies mais abundantes com o objetivo de captar tal variação intraespecífica.

Palavras-chave: Plasticidade fenotípica, densidade da madeira, característica funcional, comunidade arbórea, mesoescala

ABSTRACT

Contact areas between upland tropical rain forests and white-sand vegetation (termed Campinaranas) in the north of Amazonia may exhibit a wide edaphic and waterlogging variation, but the effects of such gradients on the wood specific gravity (WSG) at mesoscale have not yet been assessed. To do this, we used 20 0.25-ha (10×250 m) permanent plots distributed across a 25 km² landscape within the Viruá National Park, State of Roraima, Brazil, in which all trees $10 \text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 30 \text{ cm}$ were sampled. Multiple regression models showed that soil fertility (SB), texture (clay content), and flooding level explained 27-38% of the variation in WSG among plots, but only SB was significantly and negatively related to WGS, indicating that more fertile soils had lower WGS. Path analysis showed that WGS was directly affected by soil fertility, but it was not associated with differences in floristic composition based on abundance data. On the other hand, there was an indirect effect of soil fertility on the WGS through floristic composition based on presence and absence data. Our results demonstrate that the differences in floristic composition associated with the most abundant species are very small along the environmental gradients, contributing very little to the spatial variation of WSG at community level. This suggests that soil fertility influences intraspecific variation of the WSG for the most abundant tree species. In contrast, the indirect effect of soil fertility on WSG based on presence and absence data indicates that species of low density of stems per area, which represent the majority of the species in tropical forests, drives the differences of the WSG associated with phylogenetic variation. Thus, phenotypic plasticity and phylogenetic variation are both important to explain the variations in WSG mainly associated to environmental gradient of soil fertility. The implication of this study is that biomass models that incorporate WSG estimated by taxonomic data may lead to biased biomass estimates due to intraspecific variation of the most abundant species. Therefore, we suggest an effort to obtain more data on WSG for the most abundant species in order to taking into account such intraspecific variation at mesoscale.

Key-words: Phenotypic plasticity, wood density, functional trait, tree community, mesoscale

SUMÁRIO

OBJETIVOS	9
Título: Efeitos do solo e nível do lençol freático sobre a variação da gravidade específica da madeira em mesoescala no norte da Amazônia.....	10
Introdução	11
Materiais e Métodos	12
Área de estudo	12
Delineamento amostral.....	13
Gravidade específica da madeira.....	15
Solo e lençol freático.....	16
Coleta do material botânico.....	17
Análise de dados.....	17
Resultados	18
Densidade dos galhos e dos caules.....	18
Efeito das variáveis ambientais sobre a variação da gravidade específica da madeira em nível de comunidade.....	19
Efeitos das variáveis ambientais sobre a variação da gravidade específica da madeira das espécies mais frequentes	21
Discussão	22
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29
ANEXOS	36

OBJETIVOS

Objetivo Geral

A presente dissertação visa testar a magnitude dos efeitos das variáveis do solo e nível de inundação sobre a variação da gravidade específica da madeira em mesoescala no norte da Amazônia.

Objetivos específicos

- 1) Analisar a variação da gravidade específica da madeira em relação à variação de solos e nível do alagamento dentro da comunidade e dentro das espécies mais frequentes em nível de comunidade.
- 2) Determinar os efeitos diretos e indiretos via composição florística das variáveis ambientais sobre a variação da gravidade específica da madeira.

Título: Efeitos do solo e nível do lençol freático sobre a variação da gravidade específica da madeira em mesoescala no norte da Amazônia.

Introdução

A bacia amazônica abriga a maior extensão contínua de florestas tropicais do mundo, sendo que boa parte da bacia está inserida em território brasileiro. Nela predominam as florestas de terra firme, ou florestas ombrófilas (*sensu* Veloso *et al.* 1991) que ocupam cerca de 70% da superfície da bacia, porém coexistem com outras fitofisionomias que estão relacionadas às variações edáficas, climáticas e antrópicas, dentre as quais destacam-se as campinaranas, igapós e várzeas (IBGE 1992; Ab' Saber 2002; Junk *et al.* 2011). Embora esse contínuo possa indicar uma homogeneidade do ponto de vista físico e biológico, há consenso de que, em escala regional, há um gradiente na composição florística e diversidade de espécies arbóreas ao longo da bacia (ter Steege *et al.* 2000, 2006; Coronado *et al.* 2009). Esse gradiente ambiental coincide com os gradientes de solo e clima. A parte mais ao oeste é caracterizada por um clima de maior precipitação e menor sazonalidade e solos mais férteis quando comparado a parte mais a leste da bacia que se caracteriza por forte sazonalidade climática e solos menos férteis (Marengo *et al.* 2005; Quesada *et al.*, 2011). Por sua vez, a variação na composição florística ao longo da bacia é reflexo das variações em atributos da estrutura e dinâmica florestal, tais como a mortalidade arbórea (Phillips *et al.* 2004), produtividade e crescimento (Malhi *et al.* 2004; Baker *et al.* 2009), e biomassa (Houghton *et al.* 2001; Baker *et al.* 2004; Malhi *et al.* 2006). Finalmente, estas diferenças estão também refletidas no gradiente de densidade da madeira, em que as florestas da parte oeste de maior mortalidade arbórea, 'turnover', crescimento e produtividade e menor biomassa apresentam menor densidade da madeira comparativamente às florestas da parte leste com maior densidade de madeira (Baker *et al.* 2004; Phillips *et al.* 2004; Quesada *et al.* 2012).

Nos níveis de escala local e mesoescala, o papel das variáveis ambientais para explicar as variações nos atributos das comunidades de plantas pode ser melhor avaliado, pois para ambas as escalas a variação ambiental dissocia-se dos possíveis efeitos históricos, biogeográficos e da variação climática que ocorre em grande escala. Vários estudos mostram que à variação da biomassa arbórea (Laurance *et al.* 1999; Clark & Clark, 2000; Castilho *et al.* 2006) e distribuição das espécies de plantas (Phillips *et al.* 2004; Costa *et al.* 2005; Bohlman *et al.* 2008; Damasco *et al.* 2013) se relacionam com à variação de solos e topografia em mesoescala. Além disso, a heterogeneidade ambiental influencia também na dinâmica da floresta, em termos de produtividade (Castilho *et al.* 2006; Ferry *et al.* 2010) e

mortalidade de árvores (Toledo *et al.* 2011, 2012). Estes estudos mostram que solos alagados com alto teor de areia em sítios de menor elevação apresentam menor biomassa arbórea, maior mortalidade e produtividade do que em solos mais argilosos das partes mais elevadas do relevo onde a biomassa é maior, porém menor a mortalidade e produtividade. Portanto, infere-se que este padrão pode estar associado à variação na composição de espécies arbóreas e, por inferência, na variação da gravidade específica da madeira.

Embora diversos estudos abordem as relações entre variáveis ambientais e os atributos da floresta em mesoescala, existem ainda lacunas sobre a natureza e magnitude dessas relações na floresta amazônica, principalmente com respeito à gravidade específica da madeira. A gravidade específica da madeira é um atributo funcional indicador da estratégia de vida das árvores, com importância direta para estudos ambientais (Muller-Landau 2004; Larjavaara & Muller-Landau 2010). Ela está correlacionada com variáveis morfológicas, fisiológicas, ecológicas e propriedades mecânicas, sendo considerado o melhor atributo para descrever as características da madeira das espécies (Chave *et al.* 2006, 2009) e o comportamento funcional da planta (Chao *et al.* 2008). É um atributo com alta herdabilidade (Cornelius 1994; ter Steege 2001; Muller-Landau 2004) associado às características químicas e físicas do solo (Baker *et al.* 2004; Chao *et al.* 2008; Baraloto *et al.* 2011) e está relacionado com a resistência das árvores às perturbações mecânicas e exógenas (King *et al.* 2006; Chao *et al.* 2008; Anten & Schieving 2010) e à taxa de crescimento e produtividade (Muller-Landau 2004; Nascimento *et al.* 2005; Baker *et al.* 2009). No entanto, existe relativa escassez de conhecimentos sobre os padrões de variação da gravidade específica da madeira entre as espécies de árvores tropicais e como a gravidade específica pode estar relacionada com a heterogeneidade ambiental. Neste contexto, busca-se com esse trabalho adquirir informações sobre a gravidade específica da madeira de espécies arbóreas amostradas em parcelas permanentes alocadas sobre uma área de 25 km² no Parque Nacional do Viruá, Roraima, relacionando este atributo com variáveis de solo (textura e fertilidade) e nível de alagamento.

Materiais e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional (PARNA) do Viruá, situado na região centro-sul do estado de Roraima, no município de Caracará (coordenadas 01°46'34'' N; 61°02'06'' O, Figura 1). O clima na região apresenta duas estações bem definidas: uma

estação seca de novembro a abril e uma estação chuvosa de maio a outubro. Dados mostram uma variação da precipitação anual entre 1291 a 2623 mm (média de 2025 mm) e temperaturas variando entre 22 e 32.7 °C (média anual de 27°C) (INMET 2014).

O PARNA Viruá ocupa uma área de 227.000 ha e está localizado na depressão do baixo rio Branco - rio Negro, classificada nos estudos geológicos como Formação Içá (Schaefer *et al.* 2009). O relevo é predominantemente plano com altitudes ao redor de 46 m, com formações residuais (pontões, *inselbergs* e rampas pediplanadas) ao norte e planícies inundáveis com formação de lagoas na região oeste e sul (Schaefer *et al.* 2009). Os solos em sua maioria são arenosos e hidromórficos, pertencentes às subordens dos Espodossolos Hulmilúvios e Neossolos Quartzarênicos (Mendonça 2011) oriundos de sedimentos do período Quaternário provenientes do Escudo das Guianas (Ab'Saber 2002; Haffer & Prance 2002).

Existe grande heterogeneidade vegetacional associada à variação espacial dos solos e do lençol freático na área (Damasco *et al.* 2013). As Campinaranas são abundantes sobre os solos arenosos e hidromórficos das planícies de influência do rio Branco e rio Anauá (Velo *et al.* 1991; Schaefer *et al.* 2009; Damasco *et al.* 2013), ao passo que nos núcleos residuais de rochas salientes predominam as Florestas Ombrófilas Densas e Florestas Abertas (Mendonça 2011). Variações na textura e fertilidade do solo estão relacionadas com a substituição de Campinaranas Florestadas em áreas mais argilosas e siltosas férteis por formações arbóreo-arbustivas, gramíneo-lenhosas e herbáceas em áreas de solos arenosos mais pobres (Damasco *et al.* 2013).

Delineamento amostral

Em 2006 o Programa de Pesquisas em Biodiversidade – PPBio (<http://ppbio.inpa.gov.br/>) instalou um sistema de trilhas de acesso composto de 6 trilhas no sentido leste-oeste e 6 trilhas no sentido norte-sul separadas entre si por 1 km, formando uma grade de trilhas que cobre uma área de 25 km² (5 × 5 km). Ao longo das trilhas leste-oeste foram instaladas 30 parcelas permanentes em intervalos de 1 km (Figura 1C). As parcelas foram instaladas conforme o método de Diagnóstico Rápido e Pesquisa de Longa Duração (RAPELD), seguindo a curva de nível do terreno para mitigar variações internas de topografia, solo e lençol freático (Magnusson *et al.* 2005).

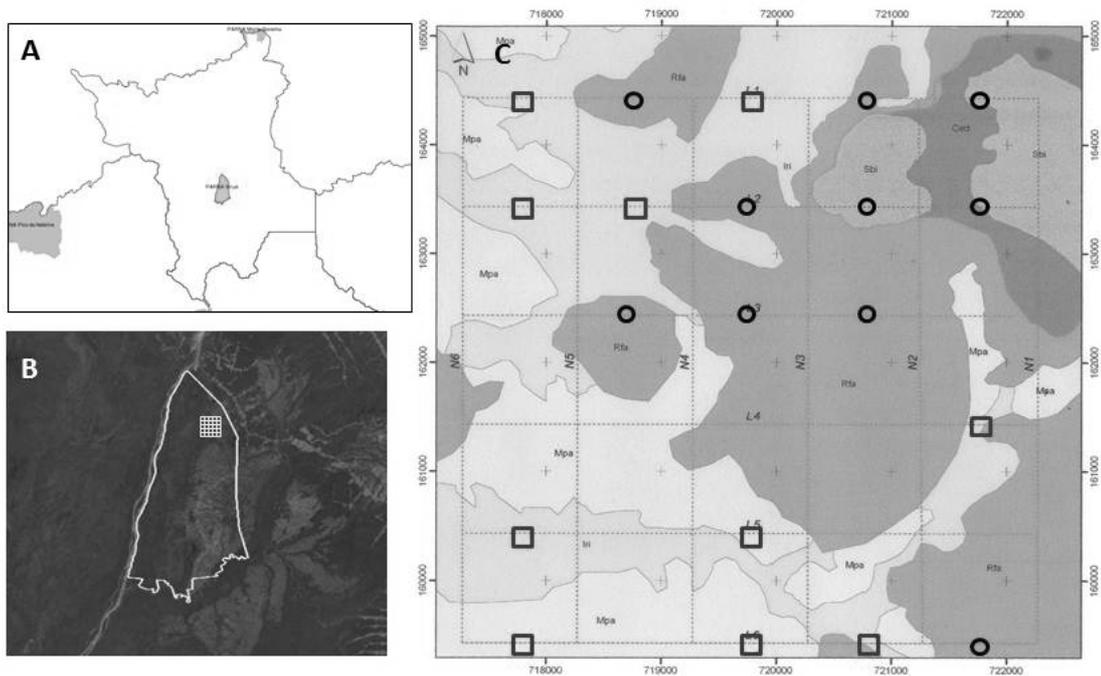


Figura 1. (A) Localização do Parque Nacional do Viruá no estado de Roraima. Fonte: www.icmbio.gov.br; (B) Limite do Parque Nacional do Viruá. Fonte: Google Earth; (C) Localização das parcelas permanentes utilizadas para este estudo distribuídas no sistema de trilhas do PPBio (círculos: não inundadas e quadrados: inundadas). Fonte: Unidades Geoambientais do PARNA Viruá segundo Schaefer *et al.* (2009).

Dois inventários foram conduzidos nas parcelas permanentes do PARNA Viruá: o primeiro entre 2006 e 2007 e o segundo entre 2011 e 2012 (C.V. Castilho e R. O. Perdiz, comunicação pessoal). Todos os indivíduos arbóreos com Diâmetro à Altura do Peito (DAP; medido a 1,3 m acima do solo) ≥ 1 cm foram amostrados em uma área de 0,1 ha (4 m \times 250 m). Árvores com DAP ≥ 10 cm foram amostradas em uma área de 0,5 ha (20 \times 250 m), e indivíduos com DAP ≥ 30 cm foram amostrados em uma área de 1 ha (40 m \times 250 m). Todas as árvores foram medidas, mapeadas e marcadas com plaquetas de alumínio. Uma amostra de material botânico de cada indivíduo foi coletada para identificação junto aos herbários do INPA, UFRR (Universidade Federal de Roraima) e MIRR (Museu Integrado de Roraima). Para o presente estudo, foram selecionadas 20 parcelas que abrangem um gradiente vegetacional desde Campinaranas sazonalmente inundáveis até Florestas Ombrófilas Densas sobre solos bem drenados (Figura 1C).

Gravidade específica da madeira

Nas parcelas selecionadas, todas as árvores com $10 \text{ cm} \leq \text{DAP} \leq 30 \text{ cm}$ dentro de uma faixa de $10 \times 250 \text{ m}$ (5 m de cada lado da linha central) foram amostradas. Um escalador profissional munido de podão coletou de cada árvore um ramo pequeno e preferencialmente exposto ao sol, do qual foi extraído um segmento de aproximadamente 2 cm de diâmetro e comprimento (Sarmiento *et al.* 2011). No final de 16 parcelas, uma faixa de $10 \times 100 \text{ m}$ (0,1 ha) foi delimitada, onde todas as árvores com $10 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 30 \text{ cm}$ foram inventariadas seguindo o protocolo descrito no Delineamento Amostral. De cada uma dessas árvores foi retirada uma amostra de galho utilizando um podão e também uma amostra do caule utilizando um trado de Pressler. As amostras do caule mediam $\sim 0,5 \text{ mm}$ de diâmetro e comprimento variável dependente da espessura do tronco. Todas as amostras coletadas foram acondicionadas em sacos plásticos e mantidas a uma temperatura aproximada de 0°C no campo e em seguida conduzidas ao laboratório.

Em laboratório todas as amostras de ramos tiveram a casca e floema removidos. Ramos com medula $\geq 1 \text{ mm}$ também tiveram a mesma retirada. A gravidade específica da madeira (WSG) de ramos e caules de cada árvore foi estimada pela relação: massa seca em estufa/volume verde em g cm^{-3} (Sarmiento *et al.* 2011). Para estimar o volume, dispôs-se um recipiente cheio de água sobre uma balança de precisão (0.001 g) e em seguida, mergulhou-se a amostra de madeira na água. O peso aferido com a inserção da amostra foi considerado igual ao volume da mesma, considerando a densidade da água como 1 g cm^{-3} . As amostras posteriormente foram secas em estufa a uma temperatura entre 103 e 105°C até se obter peso constante.

Os dados de WSG de galhos e caules, provenientes das árvores coletadas nas extensões das 16 parcelas, foram utilizados para gerar equações visando determinar a WSG dos caules através da WSG dos galhos. Modelos lineares simples cujos parâmetros foram estimados através do método dos mínimos quadrados foram empregados em dados das árvores amostradas em 7 extensões de parcelas inundáveis ($\text{WSG Caule} = 1.10075 \times \text{WSG Galho} - 0.02942$, $F_{1,373} =$, $P < 0.001$, $r^2 = 0.57$) e 9 extensões não inundáveis ($\text{WSG Caule} = 0.70972 \times \text{WSG Galho} + 0.24262$, $F_{1,379} =$, $P < 0.001$, $r^2 = 0.39$). Esses modelos foram usados para estimar os valores de WSG dos caules através de WSG dos galhos coletados nas árvores de 20 parcelas (10 inundáveis e 10 não inundáveis). A média aritmética com todos os indivíduos (WSG_{stem}) e a média ponderada pela área basal (WSG_{BA}) para cada parcela foi determinada com os dados de WSG predita para o caule de cada indivíduo. Os dados serão

disponibilizados no repositório de dados do PPBio (<http://ppbio.inpa.gov.br/repositorio>) (Anexo I: Tabela A).

Solo e lençol freático

Os dados de solo foram obtidos a partir do repositório de dados do PPBio (veja <http://ppbio.inpa.gov.br/knb/metacat/menger.233.2/ppbio>) e os de nível do lençol freático (inundação) foram cedidos por Gabriel Damasco e Tânia Pimentel. As variáveis físico-químicas do solo (granulometria, pH em água, macro e micronutrientes) foram obtidas a partir de 6 sub-amostras retiradas em intervalos de 50 m na linha central das parcelas, em uma profundidade máxima de 15 cm. As amostras foram misturadas formando uma amostra composta por parcela, para as quais foram determinados 13 atributos físico-químicos. As análises foram realizadas no Laboratório Temático de Solos e Plantas (LTSP) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).

No presente estudo, selecionou-se a percentagem de argila para representar a textura do solo, pois a argila está fortemente relacionada com areia ($r = -0.94$, $P < 0.001$) e a soma das frações de argila e areia representam em média 81.73 ± 6.12 % do solo local. Como medida de fertilidade foi usada a somatória de três cátions disponíveis, Ca^{2+} , Mg^{2+} e K^+ (Soma de Bases - SB), por ser considerada forte indicadora de fertilidade mineral em solos tropicais. Fósforo é alegado como principal elemento limitante nos solos tropicais, porém, a sua forma prontamente disponível pode não representar todo o reservatório acessível para as plantas (Quesada *et al.* 2010), tendo em vista que as espécies tropicais possuem adaptações que as permitem sobreviver sob baixas concentrações e permitem extraí-lo das partículas de argila. Além disso, existe uma forte relação positiva entre a soma de bases e fósforo total nos solos ao longo da Bacia Amazônica (Fyllas *et al.* 2009; Quesada *et al.* 2012).

A análise granulométrica do solo foi realizada considerando o diâmetro das partículas de areia entre 2.00 – 0.05 mm, de silte com 0.05 – 0.002 mm e de argila < 0.002 mm. Primeiramente a fração de areia foi separada por peneiramento e em seguida as frações de argila e silte foram separadas através do método do hidrômetro. Os cátions Ca^{+2} , Mg^{+2} e K^+ foram determinados por Espectrofotometria de Absorção Atômica. O teor de argila variou entre 0.5 e 57.8 % (média \pm desvio padrão = 25.8 ± 17.03) e as concentrações de Ca^{+2} , Mg^{+2} e K^+ variaram entre 15 e 90.5 mg.kg^{-1} (33.2 ± 18.87), 10 e 28 mg.kg^{-1} (16.9 ± 5.42) e 3.5 e 43.1 mg.kg^{-1} (26 ± 10.87), respectivamente. SB variou entre 34 e 159.6 mg.kg^{-1} (76.16 ± 30.72).

O nível do lençol freático e o nível de alagamento superficial foram registrados mensalmente por meio de piezômetros manuais medindo 60 mm de diâmetro e comprimento variável, dependendo da profundidade da camada impermeável do horizonte Espódico (Damasco *et al.* 2013). Os piezômetros foram instalados no início de cada parcela e medidas do nível da água em relação à superfície do solo foram tomadas durante o período de setembro de 2009 a dezembro de 2010. Devido ao horizonte Espódico (camada impermeável) presente no perfil do solo, nem todos os piezômetros foram instalados na mesma profundidade. Desta forma, o nível máximo de alagamento superficial é a variável que melhor reflete o período de inundação nas parcelas (Damasco *et al.* 2013). O valor de profundidade máxima do piezômetro foi utilizado quando não foi registrada elevação do lençol freático na parte mais profunda do cano. A inundação máxima variou de -3.05 a 0.7 m (-0.9 ± 1.25), sendo que valores positivos representam cotas acima da superfície do solo e valores negativo abaixo da superfície.

Coleta do material botânico

As coletas botânicas foram realizadas somente nas extensões das parcelas, durante os meses de março e abril de 2013. As amostras foram herborizadas e o material fértil depositado nos herbários do INPA e UFRR. Ambas as amostras, férteis e inférteis, serão fotografadas e depositadas em herbário virtual. Na Tabela B (Anexo I) está listado o material testemunho e os nomes taxonômicos utilizados no presente estudo. A identificação dos morfotipos foi feita por comparação com exsicatas do herbário do INPA, e por consulta à especialistas e parataxônomos.

Análise de dados

A relação entre a variação interespecífica da gravidade da madeira em nível de comunidade e as variáveis ambientais (Argila, SB e inundação) foi analisada através de modelos de regressão linear múltipla. A tolerância foi usada como uma medida de multicolinearidade entre variáveis independentes nos modelos. Os valores de tolerância variam entre 0 e 1, e quanto menor o valor, maior é o grau de multicolinearidade entre as variáveis independentes. Inicialmente, todas as variáveis ambientais (argila, SB e inundação máxima) foram inseridas em um só modelo de regressão múltipla. No entanto, os valores de tolerância foram relativamente baixos entre a argila e inundação máxima, e assim, dois modelos de regressão múltipla foram criados: i) para analisar os efeitos do teor de argila e da

SB; ii) e o efeitos do lençol freático e da SB. Para todos os casos, os valores de tolerância ficaram acima de 0.8.

Depois que os modelos foram analisados, análises de caminho foram utilizadas para determinar os efeitos diretos e indiretos das variáveis ambientais significativas sobre a WSG no nível de comunidade via composição florística. Devido à falta de identificação taxonômica dos indivíduos das parcelas, foram utilizados os dados de composição florística coletados nas extensões das parcelas (Anexo I: Tabela A). Para representar a composição florística foi utilizado o primeiro eixo de ordenação extraído através da NMDS (Non-Metric Multidimensional Scaling) dos dados de abundância e presença e ausência das espécies.

A relação da variação intraespecífica da WSG dos caules com as variáveis ambientais foi testada também para as espécies que apresentaram pelo menos um indivíduo em no mínimo sete extensões de parcelas. Regressões lineares simples foram empregadas utilizando a SB, teor de argila e inundação como variáveis preditoras.

A premissa de normalidade dos dados foi testada através do teste de Shapiro-Wilk. Os dados de inundação máxima foram transformados em $\log_{10}(x+5)$ para tornar todos os valores positivos. A homogeneidade de variâncias foi avaliada através da distribuição dos resíduos padronizados. Todas as análises foram realizadas na plataforma estatística R 3.0.1 (R Core Team 2013) usando os pacotes *vegan* (Oksanen *et al.* 2013), *car* (Fox & Weisberg 2011) e *lavaan* (Rosseel 2012).

Resultados

Densidade dos galhos e dos caules

Nas 16 extensões (10 × 100 m) de parcelas foram amostrados um total de 756 indivíduos entre 10.0 e 29.9 cm de DAP (16.0 ± 5.1), distribuídos em 41 famílias botânicas, 89 gêneros e 195 morfotipos. As famílias mais abundantes foram Chrysobalanaceae (14.5% do total de indivíduos, com cinco gêneros e 13 espécies), Burseraceae (10%, três gêneros e 10 espécies) e Sapotaceae (8%, três gêneros e 9 espécies). As espécies mais abundantes foram *Licania heteromorpha* (3.4% do total de indivíduos, Chrysobalanaceae), *Licania micranta* (3.3%, Chrysobalanaceae) e *Amanoa* sp.1 (3.3%, Phyllanthaceae). A WSG dos galhos variou de 0.3 a 1.0 ($0.65 \pm 0.10 \text{ g cm}^{-3}$) e dos caules entre 0.31 e 1.24 ($0.70 \pm 0.13 \text{ g cm}^{-3}$). A média aritmética da WSG dos caules calculada por parcela variou de 0.61 a 0.76 ($0.70 \pm 0.05 \text{ g cm}^{-3}$) e após a ponderação pela área basal dos caules variou de 0.62 a 0.79 ($0.70 \pm 0.05 \text{ g cm}^{-3}$).

Nas 20 parcelas (10×250 m) foram amostrados um total de 1486 indivíduos com DAP entre 10.0 e 29.9 cm (média \pm desvio padrão = 15.70 ± 4.89 cm de DAP), cuja WSG dos galhos variou de 0.32 a 0.93 g cm^{-3} (média \pm desvio-padrão = 0.67 ± 0.10 g cm^{-3}). Após aplicação das equações de conversão de WSG dos galhos em WSG dos caules, a densidade variou de 0.42 a 0.99 (0.72 ± 0.09 g cm^{-3}). A média aritmética calculada por parcela (WSG_{Stem}) variou de 0.66 a 0.76 (0.71 ± 0.03 g cm^{-3}) e após ponderação pela área basal dos caules (WSG_{BA}) variou entre 0.65 e 0.76 (0.71 ± 0.03 g cm^{-3}).

Efeito das variáveis ambientais sobre a variação da gravidade específica da madeira em nível de comunidade

As variáveis ambientais explicaram melhor a variação de WSG_{BA} (38 e 35% para modelos com argila e com inundação, respectivamente) do que de WSG_{Stem} (34 e 27%), provavelmente devido ao efeito mais pungente do solo e inundação sobre a área basal do que sobre o número de árvores por parcela (Tabela 1). No entanto, somente a fertilidade do solo (SB) foi relacionada significativamente com a WSG, influenciando negativamente a WSG_{BA} ($t > -2.1$, $P < 0.05$) em ambos os modelos que a SB foi inserida juntamente com argila e inundação. Por outro lado, houve um efeito marginalmente significativo da SB sobre WSG_{Stem} ($t = -2.01$, $P = 0.061$), mas somente no modelo que inclui inundação. A relação negativa de SB com WSG indica que na média há mais indivíduos com madeira de baixa densidade em solos mais férteis e indivíduos com madeira mais densa sobre solos com baixo teor de nutrientes (Figura 2). A WSG_{BA} e WSG_{Stem} não foram relacionadas significativamente com argila ($t < -1.7$, $P > 0.1$) e inundação máxima ($t < 1.0$, $P > 0.3$).

Tabela 1. Resultados das regressões múltiplas testando os efeitos dos gradientes de textura (argila), fertilidade do solo (SB) e inundação máxima sobre a média aritmética da gravidade específica da madeira (WSG_{Stem}) e média da gravidade específica da madeira ponderada pela área basal (WSG_{BA}) para 20 parcelas (10×250 m) no PARNA Viruá.

Modelo	WSG	Coeficientes padronizados (b)			F†	P	R ²	R ² Adj.	Tolerância
		Argila	SB	Inundação					
1°	WSG_{BA}	-0.25	-0.51**		5.12	0.02	0.38	0.30	0.85
1°	WSG_{Stem}	-0.35	-0.36		4.43	0.03	0.34	0.26	0.85
2°	WSG_{BA}		-0.49**	0.20	4.49	0.03	0.35	0.27	0.92
2°	WSG_{Stem}		-0.43*	0.19	3.20	0.07	0.27	0.19	0.92

*: $P < 0.1$; e **: $P < 0.05$. † 2 e 17 graus de liberdade para todos os modelos.

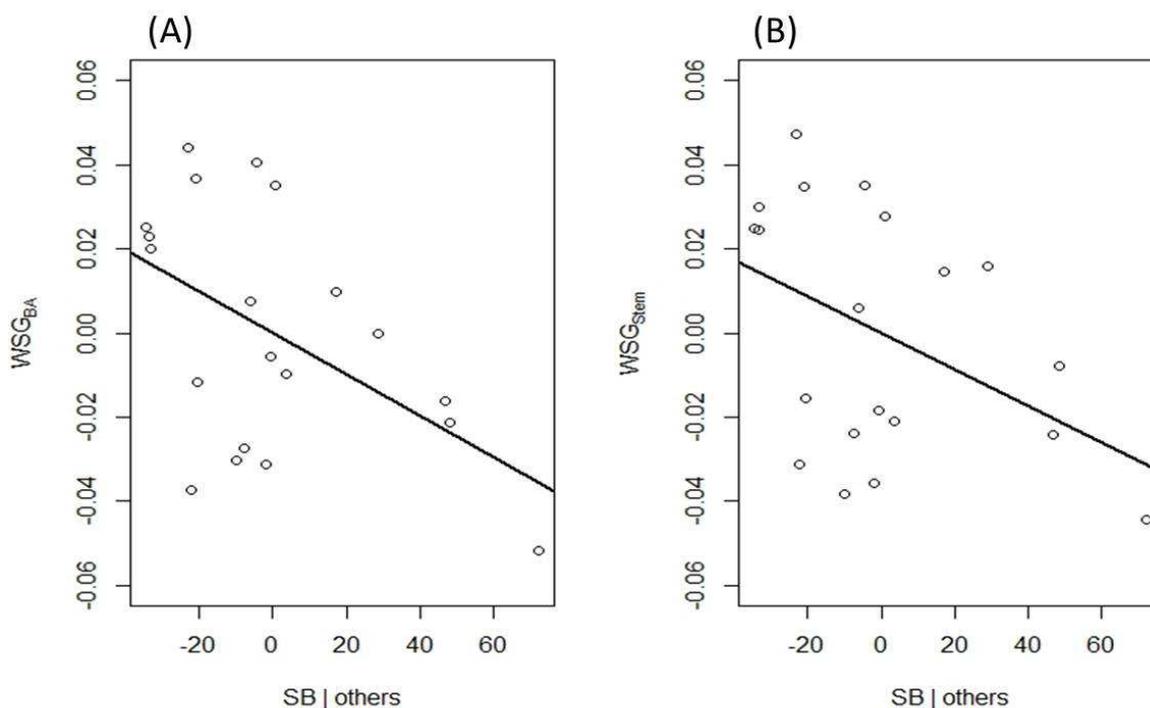


Figura 2. Regressões parciais para o efeito da fertilidade do solo (SB) sobre a (A) média da gravidade específica da madeira ponderada pela área basal (WSG_{BA}) e (B) média por indivíduo (WSG_{Stem}). Ambas parciais referem-se ao segundo modelo que inclui inundação máxima (veja Tabela 1). As retas indicam regressões parciais significativas ($P = 0.028$ e $P = 0.061$ em A e B, respectivamente).

A solução de um eixo da NMDS capturou 46 % (stress = 0.30) da variação das distâncias originais dos dados de abundância e 52 % (stress = 0.28) dos dados de presença e ausência das espécies coletadas nas 16 extensões de parcelas. As mudanças na composição florística entre as parcelas baseada em dados quantitativos capturada pelo eixo 1 da NMDS não foram relacionadas diretamente (teste de Wald - $Z = -0.01$, $P = 0.64$) com WSG_{BA} (Figura 3A). Da mesma forma, a composição florística não foi diretamente influenciada pela fertilidade ($Z = -0.10$, $P = 0.68$). No entanto, WSG_{BA} foi diretamente relacionada com SB ($Z = -0.55$, $P = 0.009$).

Mudanças na composição florística baseada em dados de presença e ausência afetaram diretamente ($Z = -0.44$, $P = 0.035$) a WSG_{BA} (Figura 3B), indicando que a variação da composição florística governada pelas espécies raras contribui para a variação espacial da WSG_{BA} . Além disso, houve um efeito indireto da fertilidade sobre WSG_{BA} através da composição florística (b Fertilidade \times b Composição = ± 0.198), mostrando que o gradiente de fertilidade pode influenciar a densidade da madeira através de mudanças na composição florística associadas às espécies raras.

Os resultados das análises de caminhos utilizando WSG_{Stem} (Figura C e D) apresentaram padrões similares aos modelos com WSG_{BA} , porém, as relações entre WSG_{Stem} e

as variáveis preditivas foram mais fracas e o efeito direto da composição florística sobre WSG_{Stem} das espécies raras não foi significativo ($Z = -0.38$, $P = 0.1$).

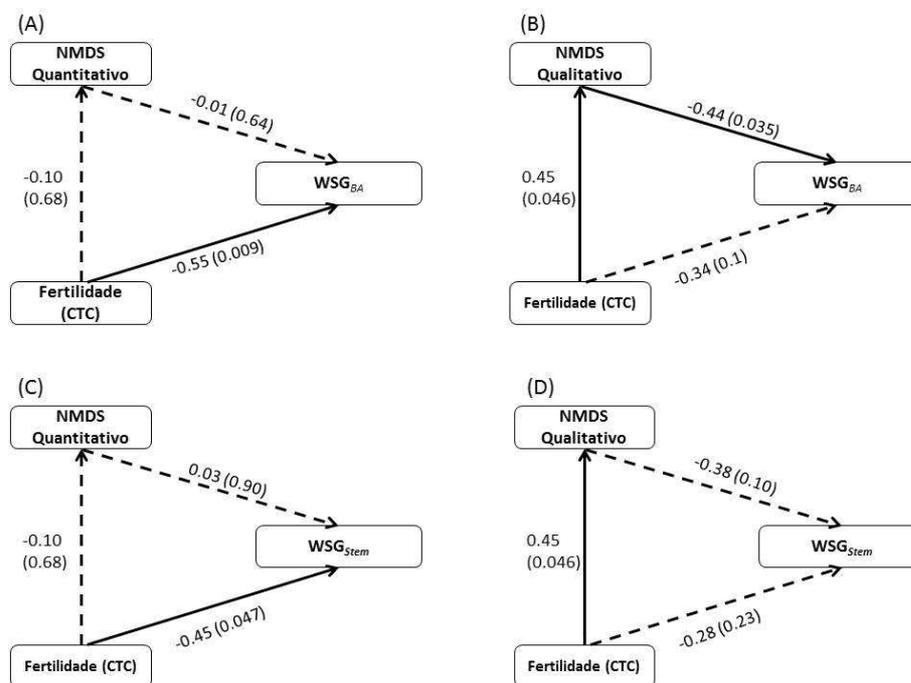


Figura 3. Fluxogramas dos efeitos diretos e indiretos das variáveis fertilidade (SB) e composição florística (A e C) quantitativa (primeiro eixo do NMDS para abundância) e (B e D) qualitativa (primeiro eixo do NMDS para presença e ausência) sobre a média da gravidade específica da madeira ponderada pela área basal (WSG_{BA}) e a média por indivíduo (WSG_{Stem}) em 16 parcelas (10×250 m) no PARNA Viruá. Os eixos do NMDS são advindos de dados das extensões das parcelas (10×100 m). As setas apontam para a variável resposta e são seguidas de coeficientes padronizados e respectivas probabilidades estimadas, entre parênteses, pelo teste de Wald. Linhas contínuas indicam coeficientes significativos ($P < 0.05$) e as linhas tracejadas os não significativos.

Efeitos das variáveis ambientais sobre a variação da gravidade específica da madeira das espécies mais frequentes

A gravidade específica da madeira de amostras coletadas diretamente dos caules nas extensões de parcelas foi relacionada significativamente com SB para duas espécies das cinco espécies mais comuns, *Licania heteromorpha* ($P = 0.01$, $r^2 = 0.63$) e *Protium sagotianum* ($P = 0.07$, $r^2 = 0.44$). No entanto, não houve relação significativa entre nenhuma das espécies com o teor de argila no solo e nível de inundação, corroborando com os resultados anteriores os quais mostraram que a fertilidade do solo é o principal preditor que explica a variação da WSG entre parcelas (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados das regressões lineares simples testando os efeitos dos gradientes de textura (argila), fertilidade do solo (SB) e inundação máxima sobre a gravidade específica da madeira dos caules das espécies ocorrentes em no mínimo sete extensões de parcelas (10 × 100m). Cinco espécies foram selecionadas: *Licania micrantha* (LM); *Licania heteromorpha* (LH); *Lecythis corrugata* (LC); *Protium sagotianum* (PS); e *Tetragastris panamensis* (TP).

Espécie	Intercepto	Coeficiente angular		n	F	P	r ²
	(a)	(b)					
		Argila					
LM	0.8536	-0.00053		8	0.222	0.65	0.03
LH	0.8319	-0.00061		8	2.623	0.16	0.34
LC	0.7456	0.00025		7	0.039	0.85	0.00
PS	0.6138	-0.00066		8	1.416	0.28	0.19
TP	0.7270	-1.836 × 10 ⁻⁵		10	0.0004	0.98	0.00
		SB					
LM	0.8542	-0.00017		8	0.067	0.80	0.01
LH	0.8603	-0.00070**		8	10.17	0.01	0.63
LC	0.7693	-0.00016		7	0.022	0.89	0.00
PS	0.5501	0.00046*		8	4.674	0.07	0.44
TP	0.7116	0.00016		10	0.117	0.74	0.01
		Inundação					
LM	0.7391	0.15230		8	0.5043	0.50	0.07
LH	0.7953	0.04159		8	1.34	0.29	0.18
LC	0.7894	-0.07160		7	0.754	0.42	0.13
PS	0.5902	-0.00495		8	0.009	0.92	0.00
TP	0.7610	-0.07150		10	1.287	0.29	0.14

*: P < 0.1; e **: P < 0.05.

Discussão

Relações entre a WSG e gradientes ambientais e/ou climáticos já foram mostradas em diversos estudos em grande escala (Wiemann & Williamson 2002; Baker *et al.* 2004; Chave *et al.* 2006; Zhang *et al.* 2011). No entanto, este estudo avaliou os efeitos de variáveis ambientais sobre a variação da WSG em mesoescala (25 km²), dissociado assim de possíveis efeitos climáticos. Particularmente, a WSG foi relacionada negativamente com a fertilidade do solo, corroborando os resultados de trabalhos em escala regional que mostraram que a WSG (de troncos e galhos) tende a ser menor em florestas sobre solos mais férteis (Baker *et al.* 2004; Muller-Landau 2004; ter Steege *et al.* 2006; Chave *et al.* 2006; Nogueira *et al.* 2007; Patiño *et al.* 2012). Além disso, nesse estudo as estimativas da média da WSG ao nível de comunidade foram realizadas através de uma amostra substancial (1486 árvores) coletada *in situ*, diferentemente da maioria das estimativas feitas através da identidade taxonômica, com as quais os padrões regionais foram identificados. Portanto, as variações encontradas nesse estudo não refletem somente uma representação filogenética, mas também a plasticidade fenotípica em resposta aos gradientes ambientais (veja Patiño *et al.* 2012). Em nossa área de estudo, Damasco *et al.* (2013) evidenciaram forte influência da fertilidade do solo sobre a área

basal arbórea, mas não detectaram efeito significativo sobre a densidade de indivíduos arbóreos ≥ 10 cm de DAP, o que explica o porquê da fertilidade do solo estar relacionada mais fortemente com a média de WSG ponderada pela área basal ao invés da média de WSG calculada por indivíduos no presente estudo. Sendo assim, existe uma grande influência de solo e inundação sobre a biomassa que é desproporcionalmente alocada em indivíduos maiores.

Espécies que apresentam crescimento mais rápido geralmente apresentam densidade da madeira mais baixa (Muller-Landau 2004; Nascimento *et al.* 2005). Todavia, pode haver variabilidade intraespecífica no crescimento relacionada à disponibilidade de nutrientes, em especial K^+ e Ca^{2+} (Fromm 2010). O fornecimento de K^+ na constituição da madeira pode afetar o tamanho dos vasos celulares (Langer *et al.* 2002). A deficiência de Ca^{2+} afeta o incremento de madeira, o tamanho dos vasos e o comprimento das fibras (Lautner *et al.* 2007). Desta forma, um aumento nos espaços intracelulares pode significar uma diminuição na densidade da madeira, pois a mesma relaciona massa seca/volume fresco. O aumento na taxa de crescimento pode significar um decréscimo na densidade da madeira e é bem demonstrado experimentalmente em plantações florestais (*e.g.*, Beets *et al.* 2001; Wang & Aitken 2001; Thomas *et al.* 2005), embora haja discordâncias principalmente em plantações de *Eucalyptus sp.* (veja DeBell *et al.* 2001), onde a adubação não causa diminuição na densidade. Na bacia Amazônica, existe um gradiente de produtividade associado com a fertilidade dos solos, sendo que florestas na parte oeste são mais produtivas que as da porção leste da bacia (Malhi *et al.* 2004; Baker *et al.* 2009). Apesar das variações dos atributos funcionais das árvores (densidade da madeira e altura) também estarem correlacionados com a produtividade, os estudos sugerem que fatores ambientais são preponderantes em determinar a produtividade. Portanto, é provável que o crescimento rápido das árvores na parte oeste da bacia seja proporcionado também pela maior fertilidade dos solos afetando indiretamente a densidade da madeira.

Até o momento os experimentos que avaliaram o efeito de nutrientes em florestas tropicais demonstraram que diferentes nutrientes limitam o crescimento das plantas de diversas formas (Mirmanto *et al.* 1999; Newbery *et al.* 2002; Wright *et al.* 2011). Analisando os dados da adição crônica de nutrientes durante 11 anos em Barro Colorado, Wright *et al.* (2011) mostraram que a adição de potássio reduziu a alocação de biomassa para raízes e aumentou o crescimento da parte aérea de plântulas (1 – 2.5 cm de DAP), que foi ainda expandido para as arvoretas < 10 cm de DAP quando houve combinação com nitrogênio. No entanto, a resposta à fertilização com potássio e nitrogênio não foi interativa para árvores > 10

cm de DAP (*i.e.*, não houve aceleração do crescimento quando adicionados juntos) e a adição de fósforo não alterou o crescimento caulinar, mas aumentou a produtividade de liteira fina dominada pelas árvores grandes. A importância da nutrição na variação da WSG em grande escala na Amazônia foi descrita por Quesada *et al.* (2012) com numa associação negativa de K^+ e Mg^{2+} com a gravidade específica da madeira. O potássio apresenta uma forte relação entre a sua concentração foliar e a gravidade específica da madeira dos galhos (Patiño *et al.* 2012). Devido às relações entre a WSG de galhos e caules este cátion se apresenta como principal candidato a ter efeito sobre a WSG dos caules (Quesada *et al.* 2012). A associação entre este cátion e a WSG pode estar ligada ao aumento do transporte de água. Espécies com menor densidade apresentam uma maior capacidade de transporte no alburno que as espécies de alta densidade (Meinzer *et al.* 2003; Scholz *et al.* 2007). Fromm *et al.* (2010) descreve um provável efeito do K^+ sobre na regulação do transporte de água do alburno, já que apresenta mobilidade, é osmoticamente ativo e tem efeitos positivos conhecidos sobre a atividade cambial do alburno. Esses resultados sugerem que as respostas das árvores tropicais aos nutrientes são diferenciadas, dependentes da ontogenia e provavelmente das espécies presentes. Dessa forma, se as variações na densidade da madeira são afetadas por nutrientes, os valores desse atributo podem variar em nível de comunidade de acordo com a capacidade de cada espécie em responder aos nutrientes.

Grande contraste de crescimento e densidade da madeira associado à fertilidade do solo descrito para a Amazônia ocorre entre as florestas inundáveis ao longo das margens dos Rios Solimões e Negro. As florestas de Igapó às margens do Rio Negro crescem sobre solos arenosos muito pobres e apresentam árvores com madeira mais densa do que as florestas de Várzea ao longo do Solimões que crescem sobre sedimentos aluviais ricos em nutrientes (Parolin & Ferreira 1998; Parolin *et al.* 1998; Parolin & Worbes 2000). As diferenças também são significativas dentro da mesma espécie. Parolin & Ferreira (1998) mostraram que *Tabebuia barbata* apresenta um valor médio de densidade 15% maior nos igapós do que na várzea, embora Schöngart *et al.* (2005) tenha revelado o contrário para *Macrolobium acaciifolium*. Além disso, as árvores do Igapó apresentam maior idade do que aquelas das Várzeas para um mesmo DAP, o que é evidenciado através do espessamento dos anéis de crescimento, muito menores nas árvores de igapó (Schöngart *et al.* 2005; Fonseca *et al.* 2009). Entre as parcelas do PARNA Viruá as diferenças na concentração de nutrientes são menores se comparadas àquelas encontradas entre igapó e várzea ou ao longo da Bacia Amazônica. No presente estudo as concentrações de fósforo e SB variaram em uma ordem de 20 e 5 vezes, respectivamente. As concentrações de SB podem variar 40 ordens de magnitude entre várzea

e igapó; 4 mmol kg⁻¹ no Igapó e 159 mmol kg⁻¹ na Várzea (Furch 1997) e ao longo da bacia Amazônica 30 vezes para o fósforo disponível e > 50 vezes para a SB (Quesada *et al.* 2010). Portanto, evidencia-se que diferenças moderadas na concentração de nutrientes nos solos podem gerar diferenças na densidade da madeira ao nível de comunidade. Esse processo é mediado pelo ajustamento das plantas à disponibilidade de nutrientes principalmente através de mudanças na composição de espécies, mas também através da plasticidade fenotípica, muito bem evidenciada nas áreas inundáveis.

A análise de caminhos mostrou que a WSG foi afetada diretamente pela fertilidade do solo, mas não foi associada com diferenças na composição florística baseada em dados de abundância. Como, provavelmente as diferenças na composição florística associadas às espécies mais abundantes são muito pequenas ao longo dos gradientes ambientais, essas diferenças contribuem muito pouco para a variação espacial da WSG no nível de comunidade. Esse resultado sugere que a fertilidade do solo influencia a variação intraespecífica da WSG das espécies mais abundantes. De fato, o efeito significativo da fertilidade sobre a WSG em duas das cinco espécies mais comuns demonstra que a plasticidade fenotípica contribui para a variabilidade espacial da WSG ao nível de comunidade. A WSG tem sido considerada como uma característica filogeneticamente conservada na história de algumas linhagens de plantas na Amazônia, não variando significativamente dentro de indivíduos da mesma espécie (Cornelius 1994; Grattapaglia *et al.* 1996; Chave *et al.* 2006). Não obstante, a plasticidade de algumas espécies em termos de WSG como resposta às variações ambientais já foi documentada por estudos conduzidos em florestas alagáveis de várzea e igapó (Schöngart *et al.* 2005; Wittmann *et al.* 2006) e de terra-firme (Patiño *et al.* 2009; Siliprandi *et al.* dados não publicados) na Amazônia. Certamente a WSG está associada à identidade taxonômica em florestas tropicais, afetando a hidráulica, mecânica, arquitetura e principalmente os custos de manutenção associados à história de vida de cada espécie. Porém, as variações na WSG podem ser melhor explicadas em termos de resistência, custos de construção e manutenção da área de superfície do tronco, sendo que as espécies de baixa WSG exibem menores custos de construção e maiores custos de manutenção, mas mantêm a mesma resistência (Anten & Schieving 2010; Larjavaara & Muller-Landau 2010). Assim, se a WSG é resultado de um balanço entre custos de manutenção e construção, é esperado que as espécies mais abundantes tendessem a manter esse balanço mesmo sob diferentes condições edáficas e climáticas, o que resultará em uma variação na WSG dependente da variabilidade ambiental. Disponibilidade de nutrientes e de água, altitude e temperatura são apontadas como variáveis que influenciam a variação intraespecífica da WSG (Beets *et al.* 2001; Schöngart *et al.* 2005; Wittmann *et al.*

2006; Patiño *et al.* 2009). Sob baixos níveis de nutrientes no solo espera-se que as plantas aloquem mais carbono para construção de tecido de sustentação e flexibilidade do que em manutenção da casca, pois não há suporte nutricional que permita crescer rapidamente e produzir propágulos com vigor, o que por sua vez demandaria maior investimento em tecido floemático. A competição nesse ambiente favoreceria indivíduos longevos e resistentes que consigam permanecer vivos sob menores custos nutricionais. Essas demandas podem funcionar como um filtro para as espécies, mas provavelmente também induzem a expressão fenotípica diferenciada, visualizada através da variabilidade da WSG para as espécies mais abundantes. A variabilidade intraespecífica também é observada através da altura, relações alométricas e variação na concentração de nutrientes nas folhas de árvores na Amazônia. Almeida (2013) realizou um estudo nas florestas do interflúvio entre os Rios Purus e Madeira ao longo de 600 km da rodovia BR-319, encontrou que a variação da altura das árvores foi relacionada diretamente com nível do lençol freático em maior intensidade do que com a composição florística, sugerindo alta plasticidade fenotípica para esse atributo. De forma pungente, Siliprandi *et al.* (dados não publicados) mostraram que as relações alométricas em *Goupia glabra*, uma espécie abundante de interesse comercial, foram muito diferentes entre florestas densas sobre solos pobres e florestas abertas sobre solos mais férteis e isto refletiu na densidade da madeira. Fyllas *et al.* (2009) também sugere que parte da variabilidade residual, encontrada para concentração de nutrientes (principalmente nitrogênio e magnésio) nas folhas de árvores ao longo da bacia Amazônica, que não foi explicada pela filogenia e espaço pode ser atribuída à variabilidade intraespecífica. Isso indica que as espécies tropicais exibem consumo luxuriante, o que é consonante aos resultados que mostram aumento das concentrações de nutrientes nos tecidos das árvores submetidas à adição de nutrientes (Mirmanto *et al.* 1999; Newbery *et al.* 2002; Wright *et al.* 2011). Estes resultados indicam que a plasticidade fenotípica pode se processar em diversos atributos funcionais das espécies arbóreas tropicais. Além disso, a variação na WSG não pode ser explicada somente através da herança genética e, por conseguinte, a sua variação espacial não pode ser interpretada exclusivamente através de mudanças na composição florística nas diferentes escalas espaciais.

O efeito indireto da fertilidade do solo sobre a WSG através da composição florística baseada em dados de presença e ausência indica que as espécies de baixa densidade, que representam a maior parte dos indivíduos nas florestas tropicais, governam as diferenças da WSG associadas à variação florística. Assim, sugere-se que a variação da WSG associada à variação florística em escala regional (*e. g.*, Baker *et al.* 2004; Chave *et al.* 2006) seja resultado do efeito da mudança na composição das espécies raras. Apesar da gravidade

específica da madeira estar supostamente filogeneticamente conservada para as espécies raras, desvios nos resultados provenientes de equações de biomassa que levam em conta dados taxonômicos de WSG serão inevitáveis, devido ao peso que as espécies abundantes têm na média da WSG utilizada nas equações. Considerando ainda que na Amazônia encontram-se várias espécies amplamente distribuídas ao longo da bacia (Pitman *et al.* 2001; Pitman *et al.* 2013; ter Steege *et al.* 2013), os resultados deste estudo e dos outros acima citados (Schöngart *et al.* 2005; Wittmann *et al.* 2006; Patiño *et al.* 2009; Siliprandi *et al.* dados não publicados) ressaltam a importância da plasticidade fenotípica como determinante da variação na WSG entre sítios. Em áreas com grande heterogeneidade ambiental, segundo a teoria das oligarquias de espécies de Pitman *et al.* (2001) o número de espécies oligarcas deve ser baixo, pois uma espécie para ser comum deve ser tolerante a uma ampla gama de condições ambientais (Brown 1984, 1995). Diferentes condições ambientais podem levar a mudanças nas espécies abundantes ao longo da paisagem (Pitman *et al.* 2013), portanto, espécies não devem ser classificadas como abundantes ou raras de forma generalizada. Desta forma, o uso de dados taxonômicos de WSG em equações de biomassa pode resultar em um viés devido à variação intraespecífica dentro de algumas espécies abundantes e a mudança entre as espécies abundantes. As estimativas de densidade serão imprevisíveis dependendo da magnitude de diferenças nas condições ambientais entre os locais onde as amostras de WSG foram coletadas e os locais onde se pretende estimar a WSG através da identidade taxonômica dos indivíduos.

Os resultados deste estudo têm implicações contundentes para as estimativas de biomassa, mostrando que os efeitos do solo sobre a densidade da madeira se processam de forma diferenciada, propagando-se indiretamente na seleção de espécies raras com ajustes diferenciados dos atributos funcionais e diretamente sobre a plasticidade fenotípica das espécies abundantes. Os modelos de biomassa arbórea que incorporam dados de WSG podem resultar em erros de estimativa em escala regional, pois tais modelos não levam em consideração a plasticidade fenotípica deste atributo em mesoescala (*e.g.*, Chave *et al.* 2005). Além disso, a utilização de uma média de densidade da madeira por local ou região (Nogueira *et al.* 2008) também fornecerá valores enviesados, pois geralmente os inventários para densidade não englobam número suficiente de indivíduos de uma mesma espécie; muitas vezes a amostra consiste de um indivíduo por espécie. Cornelissen *et al.* (2003) sugerem que cinco indivíduos são um mínimo necessário para estimativa de WSG, mas tendo em vista a variabilidade intraespecífica observada em diversas escalas, talvez seja requerido mais esforço para obter uma média razoável. Sendo assim, a fim de aprimorar as estimativas de biomassa,

sugere-se que os inventários em parcelas permanentes incluam medidas da densidade da madeira, ao menos das espécies mais abundantes, para que esses dados possam ser usados nas estimativas de biomassa, garantindo medidas mais precisas. Estimativas acuradas serão importantes no cenário de mudanças climáticas e valoração dos serviços ambientais fornecidos pelas florestas tropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'saber, A.N. 2002. Bases para o estudo dos ecossistemas da Amazônia brasileira. *Estudos Avançados* 16: 7-30.
- Almeida, J.S. 2013. *Interações entre floresta, chuva e solo em áreas de lençol freático superficial na Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 144p.
- Anten N.P.R.; Schieving, F. 2010. The role of wood mass density and mechanical constraints in the economy of tree architecture. *American Naturalist*, 175: 250-260.
- Baker, T.R.; Phillips, O.L.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Di Fiore, A.; Killeen, T.J.; Laurance, S.G.; Laurance, W.F.; Lewis, S.L. *et al.* 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10: 545-562.
- Baker, T.R.; Phillips, O.L.; Laurance, W.F.; Pitman, N.C.A.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Higuchi, N.; Killeen, T.J. *et al.* 2009. Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences*, 6: 297-307.
- Baraloto, C.; Rabaud, S.; Molto, Q.; Hérault, B.; Blanc, L.; Fortunel, C.; Davila, N.; Mesones, I.; Rios, M.; Valderrama, E.; Fine, P.V.A. 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology*, 17: 2677-2688.
- Beets, P.N.; Gilchrist, K.; Jeffreys, M.P. 2001. Wood density of radiata pine: effect of nitrogen supply. *Forest Ecology and Management*, 145: 173-180.
- 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: 863-874.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124: 255-279.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. Univ. of Chicago Press. Chicago, 1995, 270p.
- Castilho, C.V.; Magnusson, W.E.; Araújo, R.N.O.; Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Lima, 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: 85-96.
- Chao, K.J.; Phillips, O.L.; Gloor, E.; Monteagudo, A.; Torres-Lezama, A.; Vásquez Martínez, R. 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology*, 96: 281-292.

- Chave, J.; Andalo, C.; Brown, S.; Cairns, M.A.; Chambers, J.Q.; Eamus, D.; Fölster, H.; Fromard, F.; Higuchi, N.; Kira, T. *et al.* 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145:87-99.
- Chave, J.; Muller-Landau, H.C.; Baker, T.R.; Easdale, T.A.; ter Steege, H.; Webb, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16: 2356-2367.
- Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G.; Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12: 351-366.
- Clark, D.B.; Clark, D.A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137: 185-198.
- Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.E.; Reich, P.B.; ter Steege, H.; Morgan, H.D.; van der Heijden, M.G.A.; Pausas, J.G.; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335–380.
- Cornelius, J. 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24:372-379.
- Coronado, E.N.H.; Baker, T.R.; Phillips, O.L.; Pitman, N.C.A.; Pennington, R.T.; Vasquez Martínez, R.; Monteagudo, A.; Mogollon, H.; Dávila Cardozo, N.; Ríos, M. *et al.* 2009. Multi-scale comparisons of tree composition in Amazonian terra firme forests. *Biogeosciences*, 6(11): 2719-2731.
- Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E; Luizão, R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93: 863-878.
- 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.
- DeBell, D.S., Keyes, C.R. Gartner, B.L. 2001. Wood density of *Eucalyptus saligna* grown in Hawaiian plantations: effects of silvicultural practices and relation to growth rate. *Australian Forestry*, 64(2): 106-110.
- 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: 106-116.
- Fonseca Jr., S.F. da; Piedade, M.T.F.; Schöngart, J. 2009. Wood growth of *Tabebuia barbata* (E. Mey.) Sandwith (Bignoniaceae) and *Vatairea guianensis* Aubl. (Fabaceae) in Central Amazonian black-water (igapó) and white-water (várzea) floodplain forests. *Trees-Structure and Function*, 23:127-134.
- Fox, J.; Weisberg, S. 2011. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>.

- Fromm, J. 2010. Wood formation in trees in relation to potassium and calcium nutrition. *Tree Physiology*, 30: 1140-1147.
- Furch, K. 1997. Chemistry of várzea and igapó soils and nutrient inventory of their floodplains forests, in W. J. Junk (Ed.), *The Central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system*. Ecological Studies, Springer, Berlin, 126: 47-67.
- Fyllas, N.M.; Patiño, S.; Baker, T.R.; Bielefeld Nardoto, G.; Martinelli, L.A.; Quesada, C.A.; Paiva, R.; Schwarz, M.; Horna, V.; Mercado, L.M. *et al.* 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, 6(11): 2677-2708.
- Grattapaglia, D.; Bertolucci, F.L.G.; Penchel, R.; Sederoff, R.R. 1996. Genetic mapping of quantitative trait loci controlling growth and wood quality traits in *Eucalyptus grandis* using a maternal half-sib family and RAPD markers. *Genetics*, 144: 1205-1214.
- Haffer, J.; Prance, G.T. 2002. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados*, 16: 175-206.
- 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. *Global Change Biology*, 7: 731-746.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). 1992. Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro, *Manual Técnico em Geociências*. 92 p.
- Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep>> Acesso em: 14 de fevereiro de 2014
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Schöngart, J.; Cohn-Haft, M.; Adeney, M.; Wittmann, F. 2011. A classification of major Amazonian wetlands. *Wetlands*, 31(4): 623-640.
- King, D.A.; Davies, S.J.; Tan, S.; Noor, N.S.M. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94: 670-680.
- Langer, K., Ache, P.; Geiger, D.; Stinzling, A.; Arend, M.; Wind, C.; Regan, S.; Fromm, J.; Hedrich, R. 2002. Poplar potassium transporters capable of controlling K⁺ homeostasis and K⁺-dependent xylogenesis. *The Plant Journal*, 32:997-1009.
- Larjavaara, M.; Muller-Landau, H.C. 2010. Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology*, 24: 701-705.
- Laurance, W.F.; Fearnside, P.M.; Laurance, S.G.; Delamonica, P.; Lovejoy, T.E.; Rankin de Merona, J.; Chambers, J.Q.; Gascon, C.; 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118: 127-138.

- Lautner, S.; Ehling, B.; Windeisen, E.; Rennenberg, H.; Matyssek, R.; Fromm, J. 2007. Calcium nutrition has a significant influence on wood formation in poplar. *New Phytologist*, 174:743-752.
- Magnusson, W.E.; Lima, A.P.; Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F.R.C.; Castilho, C.V; Kinupp, V.F. 2005. Rapeld: a modification of the gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5: 2-6.
- Malhi, Y.; Baker, T.; Phillips, O.L.; Almeida, S.; Alvarez, E.; Arroyo, L.; Chave, J.; Czimczik, C.; Di Fiore, A.; Higuchi, N. *et al.* 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10: 1-29.
- Malhi, Y.; Wood, D.; Baker, T.R.; Wright, J.; Phillips, O.L.; Cochrane, T.; Meir, P.; Chave, J.; Almeida, S.; Arroyo, L. *et al.* 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, 12: 1107-1138.
- 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. *Journal of Climate*, 21: 495-516.
- Meinzer, F.C.; James, S.A.; Goldstein, G.; Woodruff, D. 2003. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees, *Plant Cell Environment*, 26, 1147-1155.
- Mendonça, B.A.F. de 2011. *Campinaranas Amazônicas: Pedogênese e Relações Solo-Vegetação*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa/Programa de Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas, Viçosa, Minas Gerais. 110p.
- Mirmanto, E.; Proctor, J.; Green, J.; Nagy, L.; Suriantata. 1999. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization in a lowland evergreen rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 354:1825-1829.
- Muller-Landau, H.C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36 (1), 20-32.
- Nascimento, H.E.M.; Laurance, W.F.; Condit, R.; Laurance, S.G.; Angelo, S. Andrade, A. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science*, 16: 625-634.
- Newbery, D.M.; Chuyong, G.B.; Green, J.J.; Songwe, N.C.; Tchuenteu F.; Zimmermann, L. 2002. Does low phosphorus supply limit seedling establishment and tree growth in groves of ectomycorrhizal trees in a central African rainforest? *New Phytologist*, 156: 297-311.
- Nogueira, E.M.; Fearnside, F.M.; Nelson, B.W.; França, M.B. 2007. Wood density in forests of Brazil's 'arc of deforestation': Implications for biomass and flux of carbon from land-use change in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 248: 119-135.

- Nogueira, E.M.; Fearnside, P.M.; Nelson, B.W. 2008. Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. *Forest Ecology and Management*, 6(5): 990-996.
- Oksanen, J.; Blanchet F. G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Wagner H. 2013. *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-8*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Parolin P.; Ferreira L.V. 1998. Are there differences in specific wood gravities between trees in várzea and igapó (Central Amazonia)? *Ecotropica*, 4: 25-32.
- Parolin P.; Ferreira L.V.; Junk W.J. 1998. Central Amazonia floodplains: effect of two water types on the wood density of trees. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 26:1106-1112.
- Parolin, P.; Worbes, M. 2000. Wood density of trees in black water floodplains of Rio Jaú National Park, Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica*, 30: 441-448.
- Patiño, S.; Lloyd, J.; Paiva, R.; Baker, T.R.; Quesada, C.A.; Mercado, L.M.; Schmerler, J.; Schwarz, M.; Santos, A.J.B.; Aguilar, A. *et al.* 2009. Branch xylem density variations across the Amazon Basin, *Biogeosciences*, 6(4): 545-568.
- Patiño, S.; Fyllas, N.M.; Baker, T.R.; Paiva, R.; Quesada, C.A.; Santos, A.J.B.; Schwarz, M.; ter Steege, H.; Phillips, O.L.; Lloyd, J. 2012. Coordination of physiological and structural traits in Amazon forest trees, *Biogeosciences*, 9(2): 775-801.
- 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. *et al.* 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Biological Sciences*, 359: 381-407.
- Pitman, N.; Terborgh, J.; Silman, M.; Núñez, P.; Neill, D.; Cerón, C.; Palacios, W.; Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82: 2101-2117.
- Pitman, N.C.A.; Silman, M.R.; Terborgh, J.W. 2013. Oligarchies in Amazonian tree communities: A ten-year review. *Ecography*, 36: 114-123.
- PPBio - Programa de Pesquisa em Biodiversidade. 2014. (<http://ppbio.inpa.gov.br/repositorio/dados>). Acesso: 10/11/2013.
- Quesada, C.A.; Lloyd, J.; Schwarz, M.; Patiño, S.; Baker, T.R.; Czimczik, C.; Fyllas, N.M.; Martinelli, L.; Nardoto, G.B.; Schmerler, J. *et al.* 2010 Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis, *Biogeosciences*, 7(5): 1515-1541.
- Quesada, C.A.; Lloyd, J.; Anderson, L.O.; Fyllas, N.M.; Schwarz, M.; Czimczik, C.I. 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the Rainfor sites. *Biogeosciences*, 8(6): 1415-1440.
- Quesada, C.A.; Phillips, O.L.; Schwarz, M.; Czimczik, C.; Baker, T.R.; Patiño, S.; Fyllas, N.M.; Hodnett, M.G.; Herrera, R.; Almeida, S. *et al.* 2012. Basin-wide variations in

- Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9(6): 2203-2246.
- R Core Team. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rosseel, Y. 2012. lavaan: An R package for Structural Equation Modeling. *Journal of Statistical Software*, 48(2): 1- 36.
- Sarmiento, C.; Patiño, S.; Paine, C.E.T.; Beauchene, J.; Thibaut, A.; Baraloto, C. 2011. Within individual variation of trunk and branch xylem density in tropical trees. *American Journal of Botany*, 98: 140–149.
- Schaefer, C.E.G.R.; Mendonça, B.A.F.; Fernandes Filho, E.I. 2009. Geoambientes e paisagens do Parque Nacional do Viruá – RR. Esboço de integração da geomorfologia, climatologia, solos, hidrologia e ecologia. *Relatório Técnico*. 56 p.
- Scholz, F.G.; Bucci, S.J.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C.; Miralles-Wilhelm, F. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees, *Plant Cell Environment*, 30: 236-248.
- Schöngart, J., Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Junk, W.J.; Worbes, M. 2005. Wood growth patterns of *Macaranga acaciifolia* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia*, 145: 450–461.
- ter Steege, H.; Sabatier, D.; Castellanos, H.; Van Andel, T.; Duivenvoorden, J.; De Oliveira, A.A.; Ek, R.; Lilwah, R.; Maas, P.; Mori, S. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 801-828.
- ter Steege, H.; Hammond, D.S. 2001. Character convergence, diversity and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology*, 82: 3197-3212.
- ter Steege, H.; Pitman, N.C.A.; Phillips, O.L.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; Molino, J. F.; Prevoost, M.F.; Spichiger, R.; Castellanos, H.; von Hildebrand, P.; Vasquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443: 444-447.
- ter Steege, H.; Pitman, N.C.A.; Sabatier, D.; Baraloto, C.; Salomão, R.P.; Guevara, J.G.; Phillips, O.L.; Castilho, C.V.; Magnusson, W.E.; Molino, J. *et al.* 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 342 (6156) *in press*.
- Thomas, D.S.; Montagu, K.D.; Controy, J.P. 2005. Why does phosphorus limitation increase wood density in *Eucalyptus grandis* seedlings? *Tree Physiology*, 26: 35-42.
- Toledo, J.J.; Magnusson, W.E.; Castilho, C.V.; Nascimento, H.E.M. 2012. Tree mode of death in Central Amazonia: Effects of soil and topography on tree mortality associated with storm disturbances. *Forest Ecology and Management*, 263:253-261.

- Toledo, J.J.; Magnusson, W.E.; Castilho, C.V.; Nascimento, H.E.M. 2011. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *Forest Ecology and Management*, 262: 331-338.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R.; Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Wang, T.; Aitken, S.N. 2001. Variation in xylem anatomy of selected populations of lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 2049- 2057.
- Wiemann, M.; Willianson, G.B. 2002. Geographic variation in wood specific gravity: effects of latitude, temperature and precipitation. *Wood Fiber Science*, 34: 96-107.
- Wittmann, F.; Schöngart, J.; Parolin, P.; Worbes, M.; Piedade, M.T.F.; Junk, W.J. 2006. Wood specific gravity of trees in Amazonian white-water forests in relation to flooding. *IAWA Journal*, 27 (3): 255–268.
- Wright, S.J.; Yavitt, J.B.; Wurzburger, N.; Turner, B.L.; Tanner, E.V.J.; Sayer, E.J.; Santiago, L.S.; Kaspari, M.; Hedin, L.O.; Harms, K.E.; Garcia, M.N.; Corre, M.D. 2011. Potassium, phosphorus or nitrogen limit root allocation, tree growth and litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*, 92: 1616-1625.
- Zhang, S.; Slik, J.W.F.; Zhang, J.; Cao, K. 2011. Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 20 (2): 241-250.

ANEXOS

Anexo I

Tabela A. Lista florística das espécies vegetais e WSG dos caules coletados nas extensões de parcelas em florestas inundadas e não inundadas situadas no sítio PPbio, Parque Nacional do Viruá, Roraima.

Família/Espécie	Parcelas	Indivíduos	WSG Média	Desvio Padrão
Achariaceae	1	1	0.59	-
<i>Lindackeria paludosa</i> (Benth.) Gilg	1	1	0.59	-
Anacardiaceae	7	9	0.60	0.08
<i>Anacardium giganteum</i> W. Hancock ex Engl.	2	3	0.54	0.05
<i>Astronium</i> aff. <i>lecointei</i> Ducke	1	1	0.71	-
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	4	4	0.60	0.06
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	1	1	0.71	-
Annonaceae	14	44	0.59	0.13
<i>Annona densicoma</i> Mart.	4	14	0.50	0.05
Annonaceae sp.1	1	1	0.50	-
Annonaceae sp.2	2	3	0.46	0.03
Annonaceae sp.3	1	1	0.58	-
Annonaceae sp.4	1	1	0.55	-
Annonaceae sp.5	1	1	0.32	-
<i>Bocageopsis multiflora</i> (Mart.) R.E. Fr.	4	10	0.68	0.03
<i>Guatteria</i> sp.1	1	2	0.60	0.02
<i>Guatteria</i> sp.2	1	1	0.55	-
<i>Onychopetalum amazonicum</i> R.E. Fr.	2	2	0.63	0.03
<i>Xylopia barbata</i> Mart.	1	1	0.89	-
<i>Xylopia calophylla</i> R.E. Fr.	2	2	0.53	0.01
<i>Xylopia</i> sp.2	1	2	0.79	0.11
<i>Xylopia</i> sp.6	1	1	0.59	-
<i>Xylopia</i> sp.7	2	2	0.84	0.01
Apocynaceae	14	28	0.63	0.14
<i>Aspidosperma</i> sp.1	1	1	0.77	-
<i>Aspidosperma</i> sp.2	1	1	0.74	-
<i>Aspidosperma</i> sp.3	1	2	0.84	0.05
<i>Aspidosperma</i> sp.4	2	5	0.77	0.03
<i>Aspidosperma</i> sp.5	1	1	0.68	-
<i>Aspidosperma</i> sp.6	2	2	0.82	0.02
<i>Lacmellea arborescens</i> (Müll. Arg.) Markgr.	4	4	0.59	0.02
<i>Parahancornia fasciculata</i> (Poir.) Benoist	3	3	0.49	0.03
<i>Parahancornia oblonga</i> (Benth. ex Müll. Arg.) Monach.	3	3	0.47	0.08
<i>Parahancornia</i> sp.1	2	6	0.50	0.03

Boraginaceae	3	5	0.41	0.03
<i>Cordia</i> sp.1	1	3	0.40	0.04
<i>Cordia</i> sp.2	2	2	0.43	0.00
Burseraceae	12	76	0.64	0.10
Burseraceae	3	5	0.56	0.09
<i>Protium</i> aff. <i>crassipetalum</i> Cuatrec.	1	1	0.50	-
<i>Protium crassipetalum</i> Cuatrec.	3	3	0.61	0.03
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	3	8	0.68	0.06
<i>Protium sagotianum</i> Marchand	8	19	0.59	0.06
<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	4	4	0.57	0.04
<i>Protium unifoliolatum</i> Engl.	2	3	0.67	0.03
<i>Protium</i> sp.2	3	5	0.56	0.04
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	10	24	0.73	0.08
<i>Trattinnickia lancifolia</i> (Cuatrec.) Daly	3	3	0.53	0.03
<i>Trattinnickia</i> sp.1	1	1	0.48	-
Calophyllaceae	2	3	0.56	0.11
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	2	3	0.56	0.11
Chrysobalanaceae	15	111	0.81	0.08
Chrysobalanaceae	1	8	0.87	0.04
<i>Couepia</i> sp.1	1	1	0.78	-
<i>Exellodendron coriaceum</i> (Benth.) Prance	1	1	0.90	-
<i>Hirtella bicornis</i> Ducke	2	5	0.74	0.06
<i>Hirtella</i> sp.1	1	1	0.76	-
<i>Licania</i> cf. <i>densiflora</i> Kleinh.	1	2	0.77	0.06
<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	8	26	0.83	0.04
<i>Licania kunthiana</i> Hook. f.	2	4	0.80	0.05
<i>Licania micrantha</i> Miq.	8	25	0.83	0.06
<i>Licania mollis</i> Benth.	1	11	0.82	0.07
<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze	3	13	0.77	0.04
<i>Licania</i> sp.2	2	2	0.82	0.06
<i>Licania</i> sp.3	3	11	0.81	0.15
<i>Parinari excelsa</i> Sabine	1	1	0.58	-
Clusiaceae	6	9	0.75	0.14
<i>Tovomita</i> sp.1	1	1	0.81	-
<i>Tovomita</i> sp.2	2	4	0.78	0.07
<i>Tovomita</i> sp.3	2	2	0.64	0.08
<i>Tovomita</i> sp.4	1	1	0.82	-
<i>Tovomita</i> sp.5	1	1	0.77	-
Combretaceae	3	5	0.69	0.04
<i>Buchenavia</i> sp.3	3	3	0.70	0.05
<i>Buchenavia</i> sp.4	1	1	0.71	-
Combretaceae	1	1	0.67	-
Ebenaceae	2	4	0.55	0.03
<i>Diospyros</i> sp.1	2	4	0.55	0.03
Elaeocarpaceae	2	2	0.83	0.02

<i>Sloanea</i> sp.1	2	2	0.83	0.02
Erythroxylaceae	1	1	0.72	-
<i>Erythroxylum</i> sp.2	1	1	0.72	-
Euphorbiaceae	6	21	0.60	0.07
<i>Euphorbiaceae</i> sp.1	1	1	0.80	-
<i>Euphorbiaceae</i> sp.2	1	1	0.71	-
<i>Hevea</i> cf. <i>microphylla</i> Ule	5	19	0.58	0.05
Goupiaceae	2	2	0.73	0.00
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	2	2	0.73	0.00
Humiriaceae	3	11	0.78	0.04
<i>Sacoglottis</i> sp.1	3	11	0.78	0.04
Icacinaceae	1	1	0.75	-
<i>Emmotum</i> sp.1	1	1	0.75	-
Indeterminada	1	6	0.73	0.03
Indeterminada sp.2	1	5	0.74	0.03
Indeterminada sp.4	1	1	0.70	-
Lauraceae	12	53	0.65	0.08
<i>Aniba</i> sp.1	1	1	0.61	-
<i>Aniba</i> sp.2	1	1	0.51	-
Lauraceae sp.1	1	1	0.49	-
Lauraceae sp.2	1	1	0.64	-
Lauraceae sp.3	2	16	0.65	0.05
Lauraceae sp.4	2	8	0.60	0.05
<i>Mezilaurus</i> cf. <i>itauba</i> (Meisn.) Taub. ex Mez	2	9	0.79	0.04
<i>Mezilaurus crassiramea</i> (Meisn.) Taub. ex Mez	1	1	0.71	-
<i>Ocotea</i> sp.1	5	15	0.62	0.05
Lecythidaceae	11	51	0.74	0.09
<i>Couratari</i> aff. <i>multiflora</i> Ducke & R. Knuth	2	4	0.52	0.02
<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	1	1	0.60	-
<i>Eschweilera parvifolia</i> (Aubl.) Miers	3	21	0.79	0.04
<i>Eschweilera</i> sp.3	1	1	0.66	-
<i>Eschweilera</i> sp.6	1	1	0.78	-
<i>Eschweilera</i> sp.7	1	1	0.85	-
<i>Eschweilera</i> sp.8	1	1	0.72	-
<i>Eschweilera</i> sp.9	1	1	0.78	-
<i>Eschweilera</i> sp.10	1	1	0.79	-
<i>Eschweilera</i> aff. sp.5	1	1	0.81	-
<i>Gustavia augusta</i> L.	1	4	0.65	0.03
<i>Lecythis corrugata</i> (Spruce ex O. Berg) S.A. Mori	7	14	0.75	0.06
Leguminosae	12	46	0.71	0.12
<i>Andira</i> cf. <i>trifoliolata</i> Ducke	2	6	0.72	0.02
<i>Andira</i> sp.1	2	6	0.73	0.04
cf. <i>Swartzia</i>	1	1	0.72	-
<i>Diploptropis</i> sp.2	2	5	0.88	0.04
<i>Enterolobium schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	1	1	0.64	-

Fabaceae	8	9	0.66	0.14
<i>Inga</i> sp.2	1	1	0.63	-
<i>Inga</i> sp.3	1	2	0.65	0.01
<i>Inga</i> sp.5	1	1	0.64	-
<i>Inga</i> sp.6	1	1	0.73	-
<i>Inga</i> sp.7	1	1	0.82	-
<i>Inga</i> sp.9	1	1	0.45	-
<i>Inga</i> sp.11	1	1	0.81	-
<i>Inga</i> aff. sp.7	1	1	0.76	-
<i>Inga</i> aff. sp.9	1	1	0.58	-
<i>Ormosia</i> sp.3	1	1	0.48	-
<i>Tachigali</i> cf. <i>guianensis</i> (Benth.) Zarucchi & Herend.	1	1	0.52	-
<i>Tachigali</i> sp.1	1	1	0.44	-
<i>Zygia</i> sp.1	3	5	0.77	0.10
Linaceae	2	4	0.84	0.03
<i>Hebepetalum humiriifolium</i> (Planch.) Benth.	2	4	0.84	0.03
Malpighiaceae	3	3	0.64	0.10
<i>Bunchosia argentea</i> (Jacq.) DC.	1	1	0.76	-
<i>Byrsonima</i> sp.1	1	1	0.60	-
<i>Byrsonima</i> sp.2	1	1	0.57	-
Malvaceae	5	5	0.50	0.06
<i>Eriotheca globosa</i> (Aubl.) A. Robyns	2	2	0.46	0.02
Malvaceae sp.1	2	2	0.56	0.07
<i>Pachira</i> sp.1	1	1	0.49	-
Melastomataceae	4	4	0.66	0.13
Melastomataceae sp.1	1	1	0.62	-
<i>Bellucia</i> sp.1	1	1	0.52	-
<i>Miconia</i> sp.1	1	1	0.82	-
<i>Miconia</i> sp.3	1	1	0.68	-
Meliaceae	3	6	0.76	0.02
<i>Trichilia</i> cf. <i>cipo</i> (A. Juss.) C. DC.	3	6	0.76	0.02
Moraceae	11	50	0.62	0.07
<i>Brosimum acutifolium</i> Huber	2	2	0.56	0.06
<i>Brosimum utile</i> (Kunth) Oken	3	6	0.53	0.06
<i>Brosimum</i> sp.2	1	2	0.78	0.01
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	3	4	0.58	0.02
<i>Helicostylis scabra</i> (J.F. Macbr.) C.C. Berg	4	7	0.65	0.06
<i>Maquira guianensis</i> Aubl.	3	5	0.66	0.02
<i>Maquira</i> sp.1	1	2	0.57	0.04
cf. <i>Maquira</i>	1	3	0.65	0.02
Moraceae sp.1	1	2	0.67	0.01
<i>Pseudomedia laevis</i> (Ruiz & Pav.) J.F. Macbr.	3	16	0.63	0.05
<i>Pseudomedia</i> sp.1	1	1	0.67	-
Myristicaceae	6	19	0.45	0.10
<i>Iryanthera</i> sp.1	1	3	0.62	0.03

<i>Virola</i> cf. <i>mollissima</i> (Poepp. ex A. DC.) Warb.	2	2	0.55	0.08
<i>Virola surinamensis</i> (Rol. Ex Rottb.) Warb.	3	14	0.40	0.05
Myrtaceae	2	10	0.76	0.06
<i>Eugenia</i> sp.1	1	5	0.72	0.03
Myrtaceae sp.1	1	4	0.81	0.02
Myrtaceae sp.3	1	1	0.82	-
Nyctaginaceae	1	1	0.55	-
<i>Neea</i> sp.1	1	1	0.55	-
Ochnaceae	3	5	0.75	0.05
<i>Ouratea</i> aff. <i>castaneifolia</i> (DC.) Engl.	2	3	0.76	0.07
<i>Ouratea</i> sp.1	1	2	0.75	0.04
Olacaceae	2	2	0.52	0.01
<i>Chaunochiton angustifolium</i> Sleumer	1	1	0.53	-
<i>Chaunochiton kappleri</i> Ducke	1	1	0.51	-
Peraceae	8	16	0.82	0.09
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i> (Kuntze) Pax & K. Hoffm.	6	13	0.83	0.09
<i>Pera</i> aff. sp.1	1	1	0.76	-
<i>Pera</i> sp.1	1	1	0.67	-
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	1	1	0.83	-
Phyllanthaceae	7	29	0.84	0.09
<i>Amanoa</i> sp.1	5	25	0.88	0.04
Phyllanthaceae sp.1	2	3	0.67	0.02
<i>Richeria grandis</i> Vahl	1	1	0.58	-
Polygonaceae	1	1	0.54	-
<i>Triplaris</i> sp.1	1	1	0.54	-
Rubiaceae	8	18	0.71	0.05
<i>Amaioua</i> aff. <i>guianensis</i> Aubl.	2	2	0.67	0.05
<i>Duroia eriopila</i> L. f	1	1	0.78	-
<i>Duroia genipoides</i> Hook. f. ex K. Schum.	1	1	0.82	-
<i>Duroia nitida</i> Steyerm.	1	1	0.79	-
<i>Faramea</i> sp.1	1	1	0.68	-
<i>Ferdinandusa schultesii</i> Steyerm.	2	7	0.71	0.04
<i>Pagamea</i> cf. <i>coriacea</i> Spruce ex Benth.	1	1	0.63	-
<i>Platicarpum</i> sp.1	2	3	0.71	0.03
Rubiaceae sp.1	1	1	0.70	-
Salicaceae	1	2	0.76	0.08
<i>Casearia</i> cf. <i>javitensis</i> Kunth	1	2	0.76	0.08
Sapindaceae	3	4	0.83	0.06
<i>Cupania</i> sp.1	1	1	0.78	-
<i>Matayba</i> sp.1	1	2	0.81	0.04
<i>Matayba</i> sp.2	1	1	0.91	-
Sapotaceae	10	61	0.81	0.08
<i>Chrysophyllum</i> sp.1	1	1	0.81	-
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	1	1	0.64	-
<i>Micropholis</i> sp.1	1	1	0.49	-

<i>Pouteria</i> sp.1	3	4	0.76	0.06
<i>Pouteria</i> sp.2	1	1	0.60	-
<i>Pouteria</i> sp.3	2	2	0.76	0.04
<i>Pouteria</i> sp.4	2	2	0.87	0.06
<i>Pouteria</i> sp.5	5	23	0.84	0.05
<i>Pouteria venosa</i> T.D. Penn.	3	25	0.82	0.06
Sapotaceae sp.1	1	1	0.66	-
Simaroubaceae	1	1	0.40	-
<i>Simaba</i> sp.1	1	1	0.40	-
Ulmaceae	2	2	0.65	0.02
<i>Ampelocera edentula</i> Kuhl.	2	2	0.65	0.02
Urticaceae	1	1	0.40	-
<i>Coussapoa</i> sp.1	1	1	0.40	-
Vochysiaceae	8	23	0.62	0.17
<i>Qualea</i> sp.1	2	3	0.60	0.07
<i>Ruizterania</i> cf. <i>retusa</i> (Spruce ex Warm.) Marc.-Berti	2	5	0.77	0.19
<i>Ruizterania</i> sp.1	1	1	0.75	-
<i>Ruizterania</i> sp.4	1	1	0.77	-
<i>Vochysia</i> aff. <i>ferruginea</i> Mart.	4	5	0.44	0.04
<i>Vochysia</i> sp.1	1	2	0.65	0.05
<i>Vochysia</i> sp.2	1	1	0.57	-
<i>Vochysia</i> sp.3	1	1	0.38	-
<i>Vochysia</i> sp.4	1	3	0.70	0.16
Vochysiaceae sp.1	1	1	0.58	-

Tabela B. Informações correspondentes às exsicatas de herbário utilizadas como referência para a identificação taxonômica dos morfotipos. (Nº = número de registro da exsicata no herbário).

Família/Espécie	Coletor (Número de coleta)	Herbário	Nº de tombo
Achariaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Lindackeria paludosa</i> (Benth.) Gilg	R.O.Perdiz (1236)	UFRR	3242
Anacardiaceae (4 gêneros; 4 espécies)			
<i>Anacardium giganteum</i> W. Hancock ex Engl.	R.O.Perdiz (1736)	UFRR	3559
<i>Astronium</i> aff. <i>lecointei</i> Ducke	D.C.Daly (7225)	INPA	181355
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	R.O.Perdiz (1778)	UFRR	3650
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	R.O.Perdiz (1067)	UFRR	3104
Annonaceae (5 gêneros; 10 espécies)			
<i>Annona densicoma</i> Mart.	R.O.Perdiz (2007)	UFRR	3843
Annonaceae sp.1			
Annonaceae sp.2			
Annonaceae sp.3			
Annonaceae sp.4			
Annonaceae sp.5			

<i>Bocageopsis multiflora</i> (Mart.) R.E. Fr.	R.O.Perdiz (1135)	UFRR	3141
<i>Guatteria</i> sp.1			
<i>Guatteria</i> sp.2			
<i>Onychopetalum amazonicum</i> R.E. Fr.	R.O.Perdiz (1772)	UFRR	3664
<i>Xylopia barbata</i> Mart.	R.O.Perdiz (1262)	UFRR	3268
<i>Xylopia calophylla</i> R.E. Fr.	R.O.Perdiz (1634)	UFRR	3493
<i>Xylopia</i> sp.2			
<i>Xylopia</i> sp.6			
<i>Xylopia</i> sp.7			
Apocynaceae (3 gêneros; 10 espécies)			
<i>Aspidosperma</i> sp.1			
<i>Aspidosperma</i> sp.2			
<i>Aspidosperma</i> sp.3			
<i>Aspidosperma</i> sp.4			
<i>Aspidosperma</i> sp.5			
<i>Aspidosperma</i> sp.6			
<i>Lacmellea arborescens</i> (Müll. Arg.) Markgr.	R.O.Perdiz (1205)	UFRR	3211
<i>Parahancornia fasciculata</i> (Poir.) Benoist	R.O.Perdiz (1284)	UFRR	3290
<i>Parahancornia oblonga</i> (Benth. ex Müll. Arg.) Monach.	R.O.Perdiz (1476)	UFRR	3437
<i>Parahancornia</i> sp.1			
Boraginaceae (1 gênero; 2 espécies)			
<i>Cordia</i> sp.1			
<i>Cordia</i> sp.2			
Burseraceae (3 gêneros; 10 espécies)			
Burseraceae			
<i>Protium</i> aff. <i>crassipetalum</i> Cuatrec.			
<i>Protium crassipetalum</i> Cuatrec.	R.O.Perdiz (1053)	UFRR	3090
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	R.O.Perdiz (1685)	UFRR	3525
<i>Protium sagotianum</i> Marchand	R.O.Perdiz (1719)	UFRR	3542
<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	R.O.Perdiz (1723)	UFRR	3546
<i>Protium unifoliolatum</i> Engl.	R.O.Perdiz (1442)	UFRR	3403
<i>Protium</i> sp.2			
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	R.O.Perdiz (1764)	UFRR	3636
<i>Trattinnickia lancifolia</i> (Cuatrec.) Daly	R.O.Perdiz (1274)	UFRR	3280
<i>Trattinnickia</i> sp.1			
Calophyllaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	G.Damasco (176)	INPA	250085
Chrysobalanaceae (5 gêneros; 13 espécies)			
Chrysobalanaceae sp.1			
<i>Couepia</i> sp.1			

<i>Exellodendron coriaceum</i> (Benth.) Prance	P.A.Pereira (125)	INPA	242335
<i>Hirtella bicornis</i> Ducke	R.O.Perdiz (1148)	UFRR	3154
<i>Hirtella</i> sp.1			
<i>Licania</i> cf. <i>densiflora</i> Kleinh.	G.T.Prance (15397)	INPA	33613
<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	R.O.Perdiz (1416)	UFRR	3377
<i>Licania kunthiana</i> Hook. f.	R.O.Perdiz (1292)	UFRR	3298
<i>Licania micrantha</i> Miq.	R.O.Perdiz (1603)	UFRR	3462
<i>Licania mollis</i> Benth.	G.Damasco (1178)	INPA	250220
<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze	R.O.Perdiz (1856)	UFRR	3651
<i>Licania</i> sp.2			
<i>Licania</i> sp.3			
<i>Parinari excelsa</i> Sabine	C.A.C.Ferreira (7291)	INPA	140678
Clusiaceae (1 gênero; 5 espécies)			
<i>Tovomita</i> sp.1			
<i>Tovomita</i> sp.2			
<i>Tovomita</i> sp.3			
<i>Tovomita</i> sp.4			
<i>Tovomita</i> sp.5			
Combretaceae (1 gênero; 2 espécies)			
<i>Buchenavia</i> sp.3			
<i>Buchenavia</i> sp.4			
Combretaceae			
Ebenaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Diospyros</i> sp.1			
Elaeocarpaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Sloanea</i> sp.1			
Erythroxylaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Erythroxylum</i> sp.2			
Euphorbiaceae (2 gêneros; 3 espécies)			
<i>Euphorbiaceae</i> sp.1			
<i>Euphorbiaceae</i> sp.2			
<i>Hevea</i> cf. <i>microphylla</i> Ule	R.O.Perdiz (2008)	UFRR	3844
Goupiaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	R.O.Perdiz (1982)	UFRR	3781
Humiriaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Sacoglottis</i> sp.1			
Icacinaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Emmotum</i> sp.1			
Lauraceae (3 gêneros; 5 espécies)			

<i>Aniba</i> sp.1			
<i>Aniba</i> sp.2			
Lauraceae sp.1			
Lauraceae sp.2			
Lauraceae sp.3			
Lauraceae sp.4			
<i>Mezilaurus</i> cf. <i>itauba</i> (Meisn.) Taub. ex Mez	J.F.Ramos (1876)	INPA	177271
<i>Mezilaurus</i> <i>crassiramea</i> (Meisn.) Taub. ex Mez	R.O.Perdiz (2061)	UFRR	3910
<i>Ocotea</i> sp.1			

Lecythidaceae (4 gêneros; 12 espécies)

<i>Couratari</i> aff. <i>multiflora</i> Ducke & R. Knuth	R.O.Perdiz (1601)	UFRR	3460
<i>Couratari</i> <i>guianensis</i> Aubl.	N.Cunha (344)	INPA	198880
<i>Eschweilera</i> <i>parvifolia</i> (Aubl.) Miers	R.O.Perdiz (1625)	UFRR	3484
<i>Eschweilera</i> sp.3			
<i>Eschweilera</i> sp.6			
<i>Eschweilera</i> sp.7			
<i>Eschweilera</i> sp.8			
<i>Eschweilera</i> sp.9			
<i>Eschweilera</i> sp.10			
<i>Eschweilera</i> aff. sp.5			
<i>Gustavia</i> <i>augusta</i> L.	R.O.Perdiz (1340)	UFRR	3306
<i>Lecythis</i> <i>corrugata</i> (Spruce ex O. Berg) S.A. Mori	R.O.Perdiz (2006)	UFRR	3842

Leguminosae (7 gêneros; 15 espécies)

<i>Andira</i> cf. <i>trifoliolata</i> Ducke	R.O.Perdiz (1599)	UFRR	3458
<i>Andira</i> sp.1			
cf. <i>Swartzia</i>			
<i>Diploptropis</i> sp.2			
<i>Enterolobium</i> <i>schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	R.O.Perdiz (1270)	UFRR	3276
Fabaceae			
<i>Inga</i> sp.2			
<i>Inga</i> sp.3			
<i>Inga</i> sp.5			
<i>Inga</i> sp.6			
<i>Inga</i> sp.7			
<i>Inga</i> sp.9			
<i>Inga</i> sp.11			
<i>Inga</i> aff. sp.7			
<i>Inga</i> aff. sp.9			
<i>Ormosia</i> sp.3			
<i>Tachigali</i> sp.1			

<i>Tachigali</i> sp.2			
<i>Zygia</i> sp.1			
Linaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Hebepetalum humiriifolium</i> (Planch.) Benth.	R.O.Perdiz (1154)	UFRR	3160
Malpighiaceae (2 gêneros; 3 espécies)			
<i>Bunchosia argentea</i> (Jacq.) DC.	R.O.Perdiz (1774)	UFRR	3646
<i>Byrsonima</i> sp.1			
<i>Byrsonima</i> sp.2			
Malvaceae (2 gêneros; 2 espécies)			
<i>Eriotheca globosa</i> (Aubl.) A. Robyns	R.O.Perdiz (1254)	UFRR	3260
Malvaceae sp.1			
<i>Pachira</i> sp.1			
Melastomataceae (2 gêneros; 2 espécies)			
Melastomataceae sp.1			
<i>Bellucia</i> sp.1			
<i>Miconia</i> sp.1			
<i>Miconia</i> sp.3			
Meliaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Trichilia</i> cf. <i>cipo</i> (A. Juss.) C. DC.	R.O.Perdiz (992)	UFRR	3042
Moraceae (5 gêneros; 9 espécies)			
<i>Brosimum acutifolium</i> Huber	H.C.Lima (3235)	INPA	181608
<i>Brosimum utile</i> (Kunth) Oken	J.G.C.Sobrinho (944)	INPA	225992
<i>Brosimum</i> sp.2			
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	P.C.L.Assunção (690)	INPA	191458
<i>Helicostylis scabra</i> (J.F. Macbr.) C.C. Berg	R.O.Perdiz (1257)	UFRR	3263
<i>Maquira guianensis</i> Aubl.	R.O.Perdiz (1742)	UFRR	3565
<i>Maquira</i> sp.1			
cf. <i>Maquira</i>			
Moraceae sp.1			
<i>Pseudomedia laevis</i> (Ruiz & Pav.) J.F. Macbr.	G.T.Prance (6219)	INPA	22979
<i>Pseudomedia</i> sp.1			
Myristicaceae (2 gêneros; 3 espécies)			
<i>Iryanthera</i> sp.1			
<i>Virola</i> cf. <i>mollissima</i> (Poepp. ex A. DC.) Warb.	W.Rodrigues (6833)	INPA	15379
<i>Virola surinamensis</i> (Rol. Ex Rottb.) Warb.	C.A.C.Ferreira (6625)	INPA	138259
Myrtaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Eugenia</i> sp.1			
Myrtaceae sp.1			
Myrtaceae sp.3			

Nyctaginaceae (1 gênero; 1 espécie)				
<i>Neea</i> sp.1				
Ochnaceae (1 gênero; 2 espécies)				
<i>Ouratea</i> aff. <i>castaneifolia</i> (DC.) Engl.	W.Milliken (M27)	INPA	167257	
<i>Ouratea</i> sp.1				
Olacaceae (1 gênero; 2 espécies)				
<i>Chaunochiton angustifolium</i> Sleumer	J.L.Santos (737)	INPA	122143	
<i>Chaunochiton kappleri</i> Ducke	R.O.Perdiz (1620)	UFRR	3479	
Peraceae (3 gêneros; 3 espécies)				
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i> (Kuntze) Pax & K. Hoffm.	R.O.Perdiz (1726)	UFRR	3546	
<i>Pera</i> aff. sp.1				
<i>Pera</i> sp.1				
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	R.O.Perdiz (1298)	UFRR	3304	
Phyllanthaceae (2 gêneros; 2 espécies)				
<i>Amanoa</i> sp.1				
Phyllanthaceae sp.1				
<i>Richeria grandis</i> Vahl	R.O.Perdiz (1149)	UFRR	3155	
Polygonaceae (1 gênero; 1 espécie)				
<i>Triplaris</i> sp.1				
Rubiaceae (6 gêneros; 8 espécies)				
<i>Amaioua</i> aff. <i>guyanensis</i> Aubl.	L.O.A. Teixeira (1334)	INPA	105071	
<i>Duroia eriopila</i> L. f	L.A.Teixeira (8)	UFRR	3801	
<i>Duroia genipoides</i> Hook. f. ex K. Schum.	C.A.Cid (11616)	INPA	182085	
<i>Duroia nitida</i> Steyerem.	Dávila,N.C. (5824)	INPA	236205	
<i>Faramea</i> sp.1				
<i>Ferdinandusa schultesii</i> Steyerem.	Dávila,N.C. (5919A)	INPA	236216	
<i>Pagamea</i> cf. <i>coriacea</i> Spruce ex Benth.	R.O.Perdiz (1739)	UFRR	3562	
<i>Platicarpum</i> sp.1				
Rubiaceae sp.1				
Salicaceae (1 gênero; 1 espécie)				
<i>Casearia</i> cf. <i>javitensis</i> Kunth	O.Huber (6365)	INPA	124448	
Sapindaceae (2 gêneros; 3 espécies)				
<i>Cupania</i> sp.1				
<i>Matayba</i> sp.1				
<i>Matayba</i> sp.2				
Sapotaceae (3 gêneros; 9 espécies)				
<i>Chrysophyllum</i> sp.1				
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	C.E.Zartman (8480)	INPA	242199	
<i>Micropholis</i> sp.1				

<i>Pouteria</i> sp.1			
<i>Pouteria</i> sp.2			
<i>Pouteria</i> sp.3			
<i>Pouteria</i> sp.4			
<i>Pouteria</i> sp.5			
<i>Pouteria venosa</i> T.D. Penn.	R.O.Perdiz (1768)	UFRR	3640
Sapotaceae sp.1			
Simaroubaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Simaba</i> sp.1			
Ulmaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Ampelocera edentula</i> Kuhl.	C.A.Sothers (696)	INPA	190069
Urticaceae (1 gênero; 1 espécie)			
<i>Coussapoa</i> sp.1			
Vochysiaceae (3 gêneros; 9 espécies)			
<i>Qualea</i> sp.1			
<i>Ruizterania</i> cf. <i>retusa</i> (Spruce ex Warm.) Marc.-Berti	R.O.Perdiz (1078)	UFRR	3115
<i>Ruizterania</i> sp.1			
<i>Ruizterania</i> sp.4			
<i>Vochysia</i> aff. <i>ferruginea</i> Mart.	R.O.Perdiz (1762)	UFRR	3634
<i>Vochysia</i> sp.1			
<i>Vochysia</i> sp.2			
<i>Vochysia</i> sp.3			
<i>Vochysia</i> sp.4			
Vochysiaceae sp.1			