



# Pedoenvironments driving the monodominance of *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae) in the Northern Amazon, Brazil

## Pedoambientes impulsando a monodominância de *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae) no Norte da Amazônia brasileira

Carlos Darwin Angulo Villacorta<sup>1</sup>, Lidiany Camila da Silva Carvalho<sup>1</sup>, Marcelo Trindade Nascimento<sup>1</sup>, Reinaldo Imbrozio Barbosa\*<sup>1,4</sup>

**Abstract:** Monodominance is unusual in the tropics when compared to the high diversity of tropical forests. *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae) is a deciduous tree species that forms monodominant forests in the Brazilian Northern Amazon region. Initial research confirmed that *P. gracilipes* monodominance was associated with higher soil magnesium content, while recent studies have indicated a larger number of variables, suggesting a more complex hydro-edaphic habitat. As such, the present study aimed to describe the hydro-edaphic habitat (pedoenvironment) where *P. gracilipes* is monodominant. Edaphic and topographic variables (drainage proxy) were used in a forest inventory conducted in 129 sampling plots. Trees with a stem diameter greater than 10 cm were analyzed. Aboveground biomass was used as a descriptive variable of the different habitats in the study area. A total of 3041 individuals were sampled (298 *P. gracilipes*). Multivariate analysis demonstrated that the highest *P. gracilipes* abundance occurred in poorly drained (seasonal flooding) low-altitude habitats (<66 m), with high soil Fe<sup>+2</sup> and Mg<sup>+2</sup> concentrations. *P. gracilipes* monodominance in the study area is best described in habitats with more restricted hydro-edaphic conditions, where drainage is the primary factor and Fe<sup>+2</sup> and Mg<sup>+2</sup> are secondary agents resulting from the effect of seasonally drained soils. This study contributes to better understanding the environmental filters that characterize areas where *P. gracilipes* is more abundant, indicating that this species might potentially become monodominant in more restricted hydro-edaphic habitats in the Northern Amazon.

**Key words:** Drainage. Environmental filters. Seasonal forests. Maracá island. Roraima.

**Resumo:** Monodominância nos trópicos é incomum quando comparada à alta diversidade em florestas tropicais. *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae) é uma espécie arbórea decídua que gera formações florestais monodominantes no Norte da Amazônia Brasileira. Os primeiros estudos suportavam que a monodominância de *P. gracilipes* estava associada a maiores teores de magnésio no solo. Investigações recentes indicaram maior número de variáveis sugerindo um habitat hidro-edáfico mais complexo. Assim, objetivou-se descrever o habitat hidro-edáfico (pedoambiente) onde *P. gracilipes* ocorre na forma monodominante. Foram utilizadas variáveis edáficas e topográficas (proxy para drenagem) associadas a um inventário florestal realizado em 129 parcelas amostrais. Todos os indivíduos arbóreos com diâmetro do caule ≥10 cm foram inventariados. Biomassa viva acima do solo foi utilizada como variável descritora dos diferentes habitats que ocorrem na área de estudo. Foram amostrados 3041 indivíduos (298 de *P. gracilipes*). Análises multivariadas indicaram que maiores abundâncias de *P. gracilipes* ocorrem em habitats de baixas altitudes (<66 m), mal drenados (sazonalmente alagados) e solos com maiores concentrações de Fe<sup>+2</sup> e Mg<sup>+2</sup>. A monodominância por *P. gracilipes*, na área de estudo, é melhor descrita por pedoambientes sob condições hidro-edáficas mais restritas, onde drenagem aparece como fator primário, enquanto Fe<sup>+2</sup> e Mg<sup>+2</sup> são agentes secundários resultantes do efeito de solos sazonalmente alagados. Esse estudo avança no entendimento dos filtros ambientais que caracterizam áreas onde *P. gracilipes* ocorre em maior dominância, indicando que, de forma geral, essa espécie potencialmente se torna monodominante em pedoambientes mais restritos no Norte da Amazônia.

**Palavras-chave:** Drenagem. Filtros ambientais. Florestas sazonais. Ilha de Maracá. Roraima.

\*Corresponding author

Submitted for publication on 10/11/2021, approved on 09/12/2021 and published on 02/02/2022

<sup>1</sup>Estación Experimental Agraria San Ramón, Dirección de Recursos Genéticos y Biotecnología, Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA). E-mail: cangulovillacorta@gmail.com

<sup>2</sup>University of Exeter, Prince of Wales Road, Exeter, Devon, UK, EX4 4SB. E-mail: lidycamila.carvalho@gmail.com

<sup>3</sup>Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, Laboratório de Ciências Ambientais. E-mail: mtn@uenf.br; casamtn@gmail.com

<sup>4</sup>Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coordenação de Dinâmica Ambiental (CODAM), Núcleo de Pesquisas de Roraima (NAPRR). Endereço: Rua Coronel Pinto 315 – Centro, 69301-150 Boa Vista, Roraima, Brasil. E-mail: reinaldo@inpa.gov.br; imbrozio@gmail.com

## INTRODUCTION

Monodominant forests are ecosystems in which a single tree species dominates more than 50% of the community, where the number of individuals, basal area, biomass or canopy cover can be used as descriptors that define dominance (CONNELL; LOWMAN, 1989; HART *et al.*, 1989; HART, 1990). A forest is considered persistently monodominant when the species in question dominates all the strata and age classes (diameter) in the forest habitat, and will remain monodominant over time (TER STEEGE *et al.*, 2019). Forest types characterized as monodominant are generally adjacent to other forest formations with greater species diversity (PEH *et al.*, 2011; ELIAS *et al.*, 2018). Because they differ completely from the notion of megadiverse tropical forests, these unique formations have been studied in different Brazilian tropical regions for their considerable ecological interest in terms of the causes determining monodominance (NASCIMENTO; PROCTOR, 1997b; MARIMON *et al.*, 2001a).

The causal mechanisms of monodominance in tropical forest species remain controversial because each dominant species reacts specifically and synergistically to the environmental characteristics of its ecological habitat (TORTI; COLEY, 1999; TORTI *et al.*, 2001; KAZMIERCZAK *et al.*, 2016; NASCIMENTO *et al.*, 2017). These low diversity forests can be associated to flooded environments with higher edaphic restrictions (NASCIMENTO; CUNHA, 1989), well-drained and less restricted areas (RICHARDS, 1996), or characterized based on the competitive skills of the dominant species (PITMAN *et al.*, 2001). On the other hand, general causal mechanisms such as resistance to herbivores, high shade tolerance and associations with mycorrhizae have been proposed as intrinsic characteristics of dominant species (HENKEL, 2003; MCGUIRE, 2007; MARIMON *et al.*, 2014).

The monodominance of the tree species *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae) in the northern Brazilian Amazon is intriguing. Its purple heartwood prompted Rice (1928) to refer to forest formations dominated by this species as ‘*forest of pão roxo*’ in his expedition along the Uraricoera River in the early 20<sup>th</sup> century.

## INTRODUÇÃO

Florestas monodominantes são caracterizadas como ecossistemas que apresentam uma única espécie arbórea com mais de 50% do valor total de dominância da comunidade, onde número de indivíduos, área basal, biomassa ou cobertura do dossel podem ser utilizados como descriptores que definem a dominância (CONNELL; LOWMAN, 1989; HART *et al.*, 1989; HART, 1990). Uma floresta é considerada como persistentemente monodominante quando a espécie considerada consegue dominar todo o estrato arbóreo e todas as classes de idade (diâmetro) do habitat florestal, permanecendo monodominante ao longo do tempo (TER STEEGE *et al.*, 2019). Os tipos florestais caracterizados como monodominantes geralmente ocorrem adjacentes a outras formações florestais com maior diversidade de espécies (PEH *et al.*, 2011; ELIAS *et al.*, 2018). Por fugirem completamente da percepção de que florestas tropicais são megadiversas, essas formações singulares vem sendo estudadas em diferentes regiões tropicais brasileiras por despertarem grande interesse ecológico sobre as causas que determinam a monodominância (NASCIMENTO; PROCTOR, 1997b; MARIMON *et al.*, 2001a).

Os mecanismos causais que determinam a monodominância de espécies florestais nos trópicos ainda são alvos de controvérsias porque cada espécie dominante reage de forma específica e sinérgica com as características ambientais que definem seu habitat ecológico (TORTI; COLEY, 1999; TORTI *et al.*, 2001; KAZMIERCZAK *et al.*, 2016; NASCIMENTO *et al.*, 2017). Essas florestas de baixa diversidade podem ser associadas a ambientes alagados com maiores restrições edáficas (NASCIMENTO; CUNHA, 1989), áreas menos restritivas e bem drenadas (RICHARDS, 1996) ou caracterizadas pela habilidade competitiva da espécie considerada como dominante (PITMAN *et al.*, 2001). Por outro lado, alguns mecanismos causais gerais têm sido propostos como características intrínsecas à uma espécie dominante, como por exemplo, resistência à herbivoria, alta tolerância a sombra e associações com micorrizas (HENKEL, 2003; MCGUIRE, 2007; MARIMON *et al.*, 2014).

No extremo Norte da Amazônia brasileira a monodominância da espécie arbórea *Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae) é intrigante. Devido a cor roxa de seu cerne, as formações florestais dominadas por essa espécie foram documentadas por Rice (1928) como ‘*forest of pão roxo*’ quando de sua passagem pelo rio Uraricoera no início do século XX.

During the Maracá Project (1987-1989), Milliken and Ratter (1998) provided a detailed structural description of these forest formations on Maracá island in Midwest Roraima state. The first studies to investigate environmental conditioning factors of monodominance in this species in the northern Amazon found that high soil Mg<sup>+2</sup> content associated with a high Mg:Ca ratio are decisive environmental filters (NASCIMENTO; PROCTOR, 1997a; b; NASCIMENTO *et al.*, 1997). Subsequent research on a spatial mesoscale indicated that *P. gracilipes* monodominance is linked not only to high soil Mg<sup>+2</sup> concentrations, but other environmental variables that describe forest settings with more specific hydro-edaphic characteristics (NASCIMENTO *et al.*, 2017).

The environmental characteristics and types of hydro-edaphic restrictions in habitats where *P. gracilipes* could potentially be considered a monodominant species have yet to be clearly defined. Understanding the environmental aspects of areas that contain monodominant *P. gracilipes* forests is an important means of contributing to devising balanced management strategies for this type of forest formation exclusive to the ecotones of the Northern Amazon. As such, the present study aimed to determine the main environmental factors that best describe hydro-edaphic habitats and enhance the monodominance of *P. gracilipes* in forests in the Brazilian Northern Amazon.

Ao longo do Projeto Maracá (1987-1989), Milliken e Ratter (1998) fizeram descrição estrutural detalhada dessas formações florestais presentes na Ilha de Maracá, Norte de Roraima. Os primeiros estudos investigando as condicionantes ambientais da monodominância dessa espécie no Norte da Amazônia suportavam que altos teores de Mg<sup>+2</sup> no solo associados a maior razão Mg:Ca seriam os filtros ambientais determinantes (NASCIMENTO; PROCTOR, 1997a; b; NASCIMENTO *et al.*, 1997). Investigações posteriores realizadas na mesoescala espacial indicaram que a monodominância de *P. gracilipes* estaria associada não apenas aos altos teores de Mg<sup>+2</sup> no solo, mas também a outras variáveis ambientais que descreveriam um pedoambiente florestal com características hidro-edáficas mais específicas (NASCIMENTO *et al.*, 2017).

Ainda não estão completamente definidas quais características ambientais e tipo de restrições hidro-edáficas descrevem o pedoambiente onde *P. gracilipes* pode ser potencialmente considerada como espécie monodominante. O entendimento dos aspectos ambientais do habitat que abriga as florestas monodominantes de *P. gracilipes* é um importante caminho e oportunidade de fornecer subsídios que contribuam para traçar formas de manejo equilibradas desse tipo de formação florestal que é exclusivo das zonas de ecótono do Norte da Amazônia. Assim, objetivou-se determinar os principais fatores ambientais que melhor descrevem o pedoambiente hidro-edáfico e potencializam a monodominância do *P. gracilipes* em florestas do Norte da Amazônia brasileira.

## MATERIAL AND METHODS

### Species Description

*Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae) is a deciduous tree species endemic to the northern of the Brazilian Amazon in Roraima state, extending as far as certain border areas with the Cooperative Republic of Guyana (SILVA, 1976). The species occurs in varying abundances across different forest formations on Maracá Island and surrounding areas (CARVALHO *et al.*, 2018; SANTOS *et al.*, 2020), typically occupying semideciduous and deciduous seasonal sub-formations distinguished by their degree of deciduousness and aboveground live biomass (NASCIMENTO *et al.*, 2007; NASCIMENTO *et al.*, 2014).

## MATERIAL E MÉTODOS

### Descrição da Espécie

*Peltogyne gracilipes* Ducke (Leguminosae) é uma espécie de árvore decídua endêmica do extremo Norte da Amazônia brasileira, estado de Roraima, podendo alcançar algumas áreas fronteiriças com a República da Guiana (SILVA, 1976). A espécie ocorre sob distintas abundâncias ao longo das diferentes formações florestais que cobrem a Ilha de Maracá e adjacências (CARVALHO *et al.*, 2018; SANTOS *et al.*, 2020), geralmente ocupando as sub-formações estacionais semideciduais e deciduais que se distinguem tanto pelo grau de deciduidade quanto pela biomassa viva acima do solo (NASCIMENTO *et al.*, 2007; NASCIMENTO *et al.*, 2014).

The wood density of *P. gracilipes* is greater than 0.9 g cm<sup>-3</sup> (FARIAS *et al.*, 2020) and in areas where the species is typically monodominant (deciduous seasonal formations with low diversity), the canopy can reach up to 40 m in height (CARVALHO, 2014), with relative monodominance exceeding 60% (NASCIMENTO; VILLELA, 2010). Unlike adjacent forests, areas dominated by *P. gracilipes* show strong seasonality in litter production (VILLELA; PROCTOR, 1999). Flowering and fruiting occur during the dry season, with massive production of seeds distinguishable by their brown coloring, weight, shape and germination (SMIDERLE *et al.*, 2019).

In general, the biotic factors that determine *P. gracilipes* monodominance in the study area are related to less susceptibility to attacks by herbivores or pathogens (NASCIMENTO; PROCTOR, 2001), low seed predation rates (NASCIMENTO; PROCTOR, 1996), a high rate of regeneration and shade tolerance (NASCIMENTO *et al.*, 2007). Nascimento and Vilella (2010) also suggested that allelopathy can be considered a likely biotic factor related to *P. gracilipes* monodominance.

Os indivíduos de *P. gracilipes* possuem densidade da madeira maior que 0,9 g cm<sup>-3</sup> (FARIAS *et al.*, 2020) e, nas áreas tipicamente monodominadas pela espécie (formações estacionais deciduais com baixa diversidade), o dossel pode alcançar alturas de até 40 m (CARVALHO, 2014), com a monodominância relativa podendo ultrapassar 60% (NASCIMENTO; VILLELA, 2010). Diferente das florestas adjacentes, as áreas dominadas por *P. gracilipes* possuem forte sazonalidade na produção de liteira (VILLELA; PROCTOR, 1999). A floração e a frutificação da espécie ocorrem ao longo de todo o período seco com massiva produção de sementes que podem ser distintas por tonalidades de marrom, peso, forma e germinação (SMIDERLE *et al.*, 2019).

De forma geral, os fatores bióticos que determinam a monodominância de *P. gracilipes* na área de estudo vem sendo relacionados a menor susceptibilidade a ataques de herbívoros ou patógenos (NASCIMENTO; PROCTOR, 2001), baixa taxa de predação de sementes (NASCIMENTO; PROCTOR, 1996), além de alta taxa de regeneração e tolerância a sombra (NASCIMENTO *et al.*, 2007). Nascimento e Vilella (2010) também sugerem que allelopatia pode ser atribuído como um provável fator biótico relacionado à monodominância de *P. gracilipes*.

## Study Area

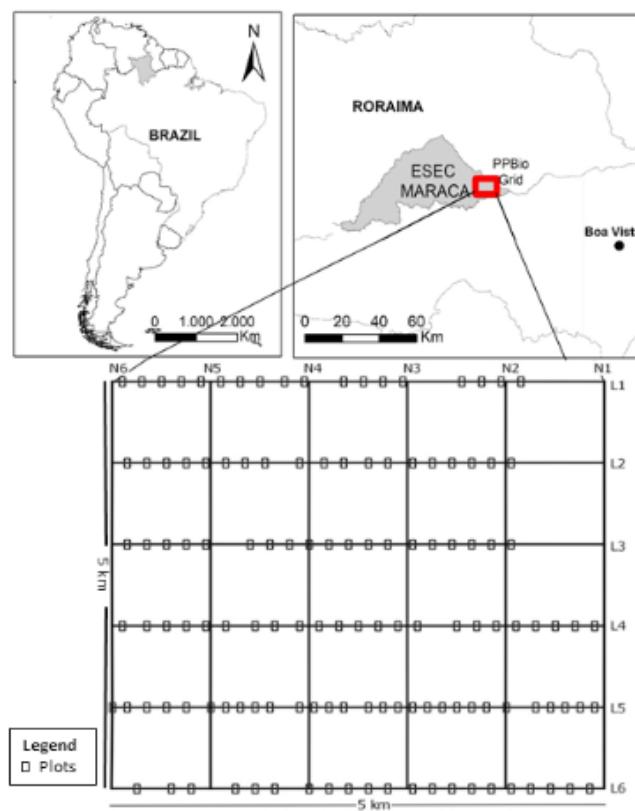
The study was carried out within the research grid of the Biodiversity Research Program (PPBio) (*Programa de Pesquisa em Biodiversidade*), located in the eastern section of the Maracá Ecological Station (ESEC) in the Northern Amazon, Roraima state, Brazil (Figure 1; PPBIO, 2006). The ESEC covers an area of ~101,000 ha, formed by Maracá Island (60 km long and 15-25 km wide) and several adjacent islets, all located in a bifurcation of the Uraricoera River delimited by two geological faults known as the Maracá and Santa Rosa channels (NASCIMENTO; PROCTOR, 1997b).

Climate in the region is classified as humid tropical, a transition between the savanna (Aw) and monsoon (Am) subtypes according to Köppen's classification (BARBOSA, 1997; BARNI *et al.*, 2020). Average annual temperature and rainfall are  $\pm 26^{\circ}\text{C}$  and  $2086 \pm 428$  mm year<sup>-1</sup>, respectively, with a dry season from December to March (CARVALHO, 2014; COUTO-SANTOS *et al.*, 2014). The eastern section of Maracá is characterized by altitudes between 51 and 99 m a.s.l., with drainage varying according to the topography, from wet plains (low altitude) to flood-free rocky slopes (high altitudes) (CARVALHO *et al.*, 2018).

## Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido na grade de pesquisa do PPBio (Programa de Pesquisa em Biodiversidade) localizada ao Leste da Estação Ecológica (ESEC) de Maracá, estado de Roraima, Norte da Amazônia brasileira (Figura 1; PPBIO, 2006). A ESEC possui área de ~101.000 ha, sendo formada pela Ilha de Maracá (60 km de comprimento e 15-25 km de largura), e várias ilhotas adjacentes, todas situadas em uma bifurcação do rio Uraricoera delimitada por duas falhas geológicas denominadas de Furos Maracá e Santa Rosa (NASCIMENTO; PROCTOR, 1997b).

O clima da região é definido como tropical úmido estabelecido em uma transição entre os subtipos savana (Aw) e monções (Am) pela classificação de Köppen (BARBOSA, 1997; BARNI *et al.*, 2020). A temperatura média anual é de  $\pm 26^{\circ}\text{C}$  e a precipitação é de  $2086 \pm 428$  mm ano<sup>-1</sup>, com o período mais seco ocorrendo entre os meses de dezembro e março (CARVALHO, 2014; COUTO-SANTOS *et al.*, 2014). O setor Leste de Maracá é caracterizado por apresentar altitudes variando entre 51 e 99 m a.s.l., onde ocorrem diferentes tipos de drenagem associados à topografia do terreno, variando de planícies úmidas (baixa altitude) à encostas rochosas livres de inundação (maiores altitudes) (CARVALHO *et al.*, 2018).



**Figure 1** - Geographic location of the Maracá Ecological Station and PPBio grid in the Northern Amazon.

**Figura 1** - Localização geográfica da Estação Ecológica de Maracá e da grade do PPBio, Norte da Amazônia.

Maracá is formed predominantly by forests (~90% of the area) and small patches of open vegetation (savannas) that cover 6% of the total area, with the remainder consisting of bodies of water (FURLEY; RATTER, 1994). The forest cover is characterized by a large mosaic of ombrophilous and seasonal forests, where *P. gracilipes* abundance varies as a function of different environmental conditioning factors (NASCIMENTO *et al.*, 1997; MILLIKEN; RATTER, 1998). In accordance with the Brazilian Vegetation Classification System (BRAZIL-IBGE, 2012), the canopy cover of ombrophilous forests is less than 20% deciduous, while seasonal stands are semideciduous (20-50%) and deciduous (greater than 50%). These forms of deciduousness are directly equivalent to the three forest types defined by Nascimento and Proctor (1997a) as a function of the presence/absence of *P. gracilipes*: (i) FSP/FWP = Forest without *Peltogyne* (ombrophilous), (ii) FPP/PPF = *Peltogyne*-poor forests (semideciduous) and (iii) FRP/PRF = *Peltogyne*-rich forests (monodominant deciduous).

Maracá é formada predominantemente por florestas (~90% da área) e por pequenas manchas de vegetação aberta (savanas) que cobrem aproximadamente 6% da área total, além de corpos d'água que cobrem o restante da área (FURLEY; RATTER, 1994). A cobertura florestal é caracterizada por um grande mosaico de florestas que podem ser distintas entre ombrófilas e estacionais, onde a abundância de *P. gracilipes* varia em função de diferentes condicionantes ambientais (NASCIMENTO *et al.*, 1997; MILLIKEN; RATTER, 1998). Tomando como base o Sistema de Classificação da Vegetação Brasileira (IBGE, 2012), as florestas ombrófilas possuem cobertura de dossel com grau de deciduidade menor que 20%, enquanto as formas estacionais são distintas como semideciduais (20-50%) e deciduais (maior que 50%). Essas formas de deciduidade possuem equivalência direta com os três tipos florestais definidos por Nascimento e Proctor (1997a) em função da presença/ausência de *P. gracilipes*: (i) FSP = florestas sem *Peltogyne* (ombrófilas), (ii) FPP = florestas pobres em *Peltogyne* (semideciduais) e (iii) FRP = florestas ricas em *Peltogyne* (deciduais monodominantes).

Soil on Maracá varies as a function of the topography and complexity of the parent material and is predominantly classified as dystrophic yellow argisol (flat terrain that never floods) combined with dystrophic red-yellow and red argisol (flat reliefs to slopes), interspersed with grey hydromorphic soils (gleysol), located in low-lying areas (seasonally flooded), all with low nutrient concentrations and acid pH (ROBISON; NORTCLIFF, 1991; NASCIMENTO; PROCTOR, 1997a; NORTCLIFF; ROBISON, 1998). Plinthosols may occur in the lower sections of the slopes, where the water table typically oscillates between seasonal waterlogging and periodic runoff (ROBISON; NORTCLIFF, 1991).

Os solos de Maracá variam em função da topografia e da complexidade do material de origem, sendo predominantemente classificados como ARGISOLO AMARELO Distrófico (dispersos em terrenos planos e nunca inundados), em associação com ARGISOLO VERMELHO-AMARELO Distrófico e ARGISOLO VERMELHO Distrófico (ambos transitando em relevos inclinados a planos), intercalados com solos Hidromórficos Cinzentos (GLEISSOLO), situados nas áreas de baixa altitude (sazonalmente alagados) - todos com baixos teores de nutrientes e pH ácido (ROBISON; NORTCLIFF, 1991; NASCIMENTO; PROCTOR, 1997a; NORTCLIFF; ROBISON, 1998). Nos terços inferiores das encostas podem ser observados solos Plínticos (PLINTOSSOLOS) onde, geralmente, ocorre oscilação do lençol freático por encharcamento ou escoamento sazonal de água (ROBISON; NORTCLIFF, 1991).

## Sample design

The PPBio grid covers a standard area of 25 km<sup>2</sup> (5 km × 5 km) and is formed by twelve 5 km-long interconnecting hiking trails (six in the North-South direction and six East-West) (PEZZINI *et al.*, 2012). A total of 129 permanent plots (50 m × 10 m; 6.45 ha; Figure 1) were distributed along the East-West trails. A larger number of smaller plots were purposely planned to detect the structural and compositional microvariations of species present along the hydro-edaphic gradient that defines the forest types of Maracá (KELLER *et al.*, 2001; WAGNER *et al.*, 2010). The minimum distance between plots was 150 m, based on georeferenced pickets (UTM), and altitude was determined topographically in line with information available in the PPBio data repository (VALE; ROMERO, 2015).

Arboreal individuals (trees and palms) with a stem diameter greater than or equal to 10 cm were marked, numbered and have been surveyed annually since 2016, in accordance with the protocol described by Castilho *et al.* (2014). Height at the point of measurement (POM) is the reference for measuring stem diameter (generally 1.30 m from the ground) with a diameter tape (model 283D/5m). Plant identification of all the individuals was based on the dendrological and taxonomic characteristics of the species.

## Delineamento Amostral

A grade do PPBio possui uma área padrão de 25 km<sup>2</sup> (5 km × 5 km), sendo formada pelo cruzamento de 12 trilhas de caminhamento com 5 km de comprimento cada uma (seis no sentido Norte-Sul e seis no Leste-Oeste) (PEZZINI *et al.*, 2012). Ao longo das seis trilhas de caminhamento que cortam a grade no sentido Leste-Oeste foram distribuídas 129 parcelas permanentes (50 m × 10 m; 6,45 ha; Figura 1). Parcelas menores e em maior quantidade foram propósitadamente planejadas com o intuito de capturar as microvariações estruturais e de composição das espécies que existem ao longo do gradiente hidro-edáfico que define os tipos florestais de Maracá (KELLER *et al.*, 2001; WAGNER *et al.*, 2010). A distância mínima entre as parcelas foi de 150 m, tomando como base piquetes georreferenciados (UTM), com altitude definida topograficamente, conforme informações disponíveis no repositório de dados do PPBio (VALE; ROMERO, 2015).

Todo o componente arbóreo (árvores e palmeiras) com diâmetro do caule igual ou superior a 10 cm foi marcado, numerado e vem sendo recenseado anualmente desde 2016, seguindo protocolo definido por Castilho *et al.* (2014). A altura do POM (point of measure) vem sendo a referência para a medição dos diâmetros dos caules (geralmente 1,30 m de distância do solo) que, por sua vez, é realizado por fitas diamétricas (modelo 283D/5m). A identificação botânica de todos os indivíduos foi realizada com base nas características dendrológicas e taxonômicas das espécies.

The plant material collected was deposited in the herbariums of the National Institute for Amazonian Research (INPA), Integrated Museum of Roraima State (MIRR) and Federal University of Roraima (UFRR) (THIERS, 2020 (continuously updated)). The scientific names were corrected using the Brazilian Flora Species List (BRAZIL FLORA GROUP, 2015), based on APG-IV (2016). The list of species identified in each plot is available free of charge from the Global Biodiversity Information Facility (SILVA *et al.*, 2020) or Silva *et al.* (2019). All the biometric measurements taken between 2016 and 2020, geographic and taxonomic information, and details of the forest survey conducted in the 129 permanent plots are available on the ForestPlots platform (<https://www.forestplots.net/>) under the codes ETA, ETB, ETC, ETD, ETE and ETF (SILVA *et al.*, 2021).

## Soil Collection

Soil samples were collected from each plot in the 0-20 cm layer (two subsamples per plot; ~500 g of soil). All the samples were homogenized, air dried and sieved (2 mm) for chemical analysis and granulometry (EMBRAPA, 2011). The soil analysis data is freely available in the study by Barbosa *et al.*, (2019).

## Data Analysis

Two groups of plots were established based on the results of the first forest survey conducted in 2016: (i) plots with *P. gracilipes* and (ii) plots without *P. gracilipes*, regardless of individual abundance. The average altitude of each plot was calculated as a proxy of drainage to determine whether the presence of *P. gracilipes* is related to flood-free (high altitude and well drained) or seasonally flooded (poor drainage) areas. Altitude was adopted as a proxy of drainage because hydrographic and topographic features are closely connected and suited to modeling environmental characteristics in the Amazon (MOULATLET *et al.*, 2014). The Student's t-test ( $\alpha = 0.05$ ) was used to differentiate between the means of the two groups.

O material botânico coletado foi depositado nos Herbários INPA, MIRR e UFRR (THIERS, 2020 (continuously updated)). Os nomes científicos foram corrigidos pela Brazilian Flora Species List (BRAZIL FLORA GROUP, 2015) segundo o APG-IV (2016). A lista das espécies identificadas em cada parcela pode ser livremente acessada diretamente no Global Biodiversity Information Facility (SILVA *et al.*, 2020) ou em Silva *et al.* (2019). Todas as medidas biométricas realizadas entre 2016-2020, informações geográficas, taxonômicas e detalhes do inventário florestal das 129 parcelas permanentes estão disponíveis na plataforma ForestPlots (<https://www.forestplots.net/>) sob os códigos ETA, ETB, ETC, ETD, ETE e ETF (SILVA *et al.*, 2021).

## Coleta de Solo

Em todas as parcelas foram coletadas amostras de solo (0-20 cm; duas subamostras por parcela; ~500 g de solo). Todas as amostras foram homogeneizadas, secas ao ar e peneiradas (2 mm) para análise química e determinação da granulometria (EMBRAPA, 2011). O conjunto de dados relativo às análises de solo pode ser livremente acessado em Barbosa *et al.* (2019).

## Análise dos Dados

Foram definidos dois grupos de parcelas a partir dos resultados do primeiro censo arbóreo realizado em 2016: (i) parcelas com presença *P. gracilipes* e (ii) parcelas sem *P. gracilipes*, independentemente da abundância de indivíduos. A altitude média de cada uma das parcelas foi computada como um proxy da drenagem no intuito de verificar se a presença de *P. gracilipes* está relacionada a áreas livres de inundações sazonais (maior altitude e bem drenadas) ou sazonalmente alagadas (mal drenadas). A adoção da altitude como um proxy da drenagem foi utilizada porque as relações hidro topográficas possuem conexão muito próxima e plenamente apropriada à modelagem de características ambientais na Amazônia (MOULATLET *et al.*, 2014). Teste t (Student;  $\alpha = 0,05$ ) foi utilizado para diferenciar as médias dos dois grupos.

Aboveground tree biomass (AGB) was used as a descriptor of the composition and structure of each parcel to better infer the relationship between *P. gracilipes* monodominance (> 50% AGB) and the edaphic factors of each plot sampled. The data were organized using an ecological matrix, calculating the biomass of three different tree groups: *P. gracilipes* (considered an environmental descriptor), Other trees (the remaining tree species) and Palms (specific to the family Arecaceae).

The AGB of Other trees and *P. gracilipes* was calculated based on the Pantropical model developed by Chave et al. (2014) [Equation 1]. The height of each individual was estimated using the H:D model described by Barbosa et al. (2019) for trees in eastern Maracá [Equation 2], and wood density “ $\rho$ ” values ( $\text{g cm}^{-3}$ ) were derived from Farias et al. (2020), who analyzed the same plots studied here.

A biomassa arbórea acima do solo (AGB) foi utilizada como descritor da composição e estrutura de cada parcela com o intuito de inferir de melhor forma a relação da monodominância de *P. gracilipes* (> 50% AGB) com os fatores edáficos de cada parcela amostrada. Os dados foram organizados usando uma matriz ecológica onde foram calculadas as biomassas de três distintos grupos do componente arbóreo: *P. gracilipes* (árvore considerada como descritora ambiental), Árvores (as demais espécies de árvores) e Palmeiras (específico para a família Arecaceae).

O cálculo da AGB das Árvores e do *P. gracilipes* foi realizado com base no modelo Pantropical elaborado por Chave et al. (2014) [Equação 1]. As alturas de cada indivíduo foram estimadas pelo modelo H:D descrito por Barbosa et al. (2019) para árvores do Leste de Maracá [Equação 2], enquanto os valores de densidade da madeira “ $\rho$ ” ( $\text{g cm}^{-3}$ ) foram derivados de Farias et al. (2020) em investigação realizada nas mesmas parcelas deste estudo.

$$\text{AGB} = 0.0673 \times (\rho \times D^2 \times H)^{0.976} \quad [\text{Eq. 1}]$$

Where:

$\text{AGB}$  = aboveground live biomass (kg)  
 $\rho$  = wood density ( $\text{g cm}^{-3}$ )  
 $D$  = stem diameter (cm)  
 $H$  = total height of the individual (m)

Onde:

$\text{AGB}$  = biomassa viva acima do solo (kg)  
 $\rho$  = densidade da madeira ( $\text{g cm}^{-3}$ )  
 $D$  = diâmetro do caule (cm)  
 $H$  = altura total do indivíduo (m)

$$H = \frac{45.8528xD}{32.8330+D} \quad [\text{Eq. 2}]$$

Where:

$D$  = stem diameter (cm)  
 $H$  = total height of the individual (m)

Onde:

$D$  = diâmetro do caule (cm)  
 $H$  = altura total do indivíduo (m)

The biomass of the Palms group was estimated using the general model developed by Goodman et al. (2013) for the family Arecaceae [Equation 3].

Para a estimativa da biomassa do grupo das Palmeiras foi utilizado o modelo geral definido por Goodman et al. (2013), para a família Arecaceae [Equação 3].

$$\ln(\text{AGB}) = -3.3488 + 2.7483 \times \ln(D) \quad [\text{Eq. 3}]$$

Where:

$\text{AGB}$  = aboveground live biomass (kg)  
 $D$  = stem diameter (cm)

Onde:

$\text{AGB}$  = biomassa viva acima do solo (kg)  
 $D$  = diâmetro do caule (cm)

Non-metric multidimensional scaling (NMDS) and the Bray-Curtis similarity index between the AGB values of the species and the edaphic variables were adopted (MCCUNE; GRACE, 2002). The goal was to reduce the number of axes representing the set of species preliminarily identified in the forest survey, with plots ordered as a function of the weight of each tree group described in the form of AGB. Ordination analysis resulted in two explanatory axes, with the values of Axis 1 (NMDS1 – greater explanatory power of the variability between plot values) used as reference to generate individualized relationships with the edaphic variables (independent). Simple linear regressions were generated by crossing the values of NMDS1 with the independent variables. All the graphs and statistical analyses were performed with R software (R CORE TEAM, 2020).

The conceptual model of the hydro-edaphic habitat characterizing *P. gracilipes* monodominance was constructed based on topographic information (altitude = proxy of drainage), edaphic variables and deciduousness. This last aspect was determined using the patterns defined by the Brazilian Vegetation Classification System (BRAZIL-IBGE, 2012): (i) deciduous forest = plots of *P. gracilipes* with AGB > 50%, considered monodominant, (i) semideciduous forest = AGB 20-50% and (iii) ombrophilous forest = AGB < 20%. The aim was to classify the forest type and determine the general environmental pattern that potentially defines *P. gracilipes* monodominance in eastern Maracá.

## RESULTS

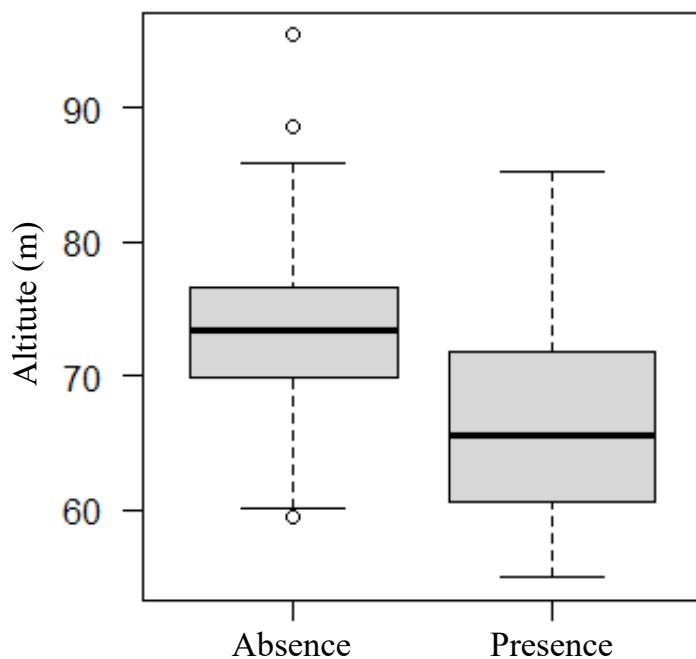
Plots without *P. gracilipes* were at higher altitudes ( $73.5 \pm 4.6$  m) than those containing these trees ( $66.7 \pm 9.4$  m) ( $t = 5.27$ ;  $p < 0.001$ ), indicating that the species prefers soils at low-altitude and potentially poorly drained soils (Figure 2).

Foi adotada a técnica de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) associado ao índice de similaridade de Bray-Curtis entre a AGB das espécies e as variáveis edáficas (MCCUNE; GRACE, 2002). O intuito foi reduzir o número de eixos que representavam o conjunto de espécies preliminarmente identificadas no inventário florestal, ordenando as parcelas amostrais em função do peso de cada grupo arbóreo descrito na forma de AGB. A análise de ordenação gerou dois eixos explicativos, onde os valores do Eixo 1 (NMDS1 - maior poder explicativo da variabilidade entre os valores das parcelas) foram tomados como referência para gerar as relações individualizadas com as variáveis edáficas (independentes). Foram geradas regressões lineares simples a partir do cruzamento dos valores do NMDS1 com as variáveis ambientais (independentes). Todos os gráficos e análises estatísticas foram executadas no software R (R CORE TEAM, 2020)

Para a construção do modelo conceitual do pedoambiente hidro-edáfico que caracteriza a monodominância de *P. gracilipes* foram tomadas como base as informações topográficas (altitude = proxy de drenagem), variáveis edáficas e grau de deciduidade. Esse último passo foi realizado utilizando os padrões definidos pelo Sistema de Classificação da Vegetação Brasileira (IBGE, 2012): (i) floresta decidual = parcelas com AGB > 50% de *P. gracilipes*, consideradas como monodominantes, (i) floresta semidecidual = AGB 20-50% e (iii) florestas ombrófilas = AGB < 20%. O intuito foi classificar o tipo florestal e determinar o padrão ambiental geral que potencialmente define a monodominância de *P. gracilipes* no leste de Maracá.

## RESULTADOS

A altitude média de onde se encontram as parcelas sem *P. gracilipes* ( $73,5 \pm 4,6$  m) foi maior ( $t = 5,27$ ;  $p < 0,001$ ) do que a das parcelas com ocorrência de *P. gracilipes* ( $66,7 \pm 9,4$  m), indicando que a espécie se encontra preferencialmente em solos de menor altitude e potencialmente mal drenados (Figura 2).



**Figure 2** - Relationship between altitude (proxy of drainage) and *P. gracilipes* occurrence (Leguminosae) in eastern Maracá Island, Roraima state, Northern Amazon, Brazil. The box-plot indicates the median value and first and third quartiles, and the bars the maximum and minimum values for the presence and absence of *P. gracilipes*.

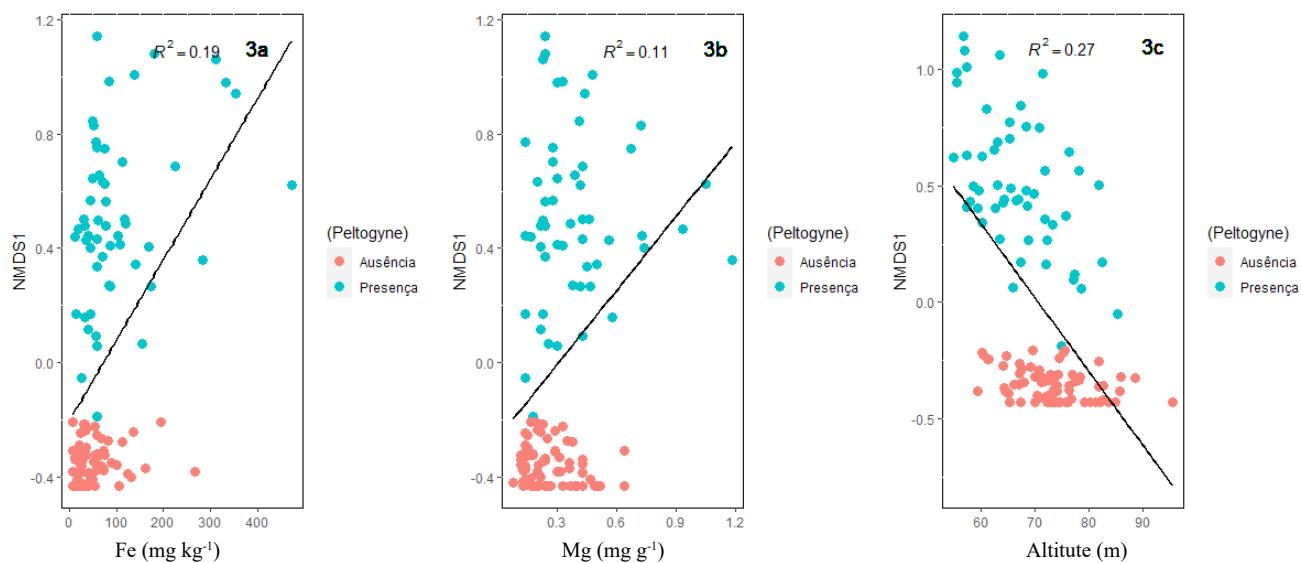
**Figura 2** - Relação entre altitude (proxy da drenagem) e ocorrência de *P. gracilipes* (Leguminosae) no Leste da Ilha de Maracá, Roraima, Norte da Amazônia brasileira. O box-plot indica o valor da mediana, o primeiro e o terceiro quartis, e as barras os valores máximo e mínimo para presença e ausência de *P. gracilipes*.

Linear regression analysis using NMDS1 as a dependent axis demonstrated that  $\text{Fe}^{+2}$  ( $R^2=0.19$ ;  $p < 0.001$ ) and  $\text{Mg}^{+2}$  ( $R^2=0.11$ ;  $p < 0.001$ ) are the edaphic variables that best explained the structural and compositional variations of species in eastern Maracá (Figures 3a and 3b). Both are inversely related to altitude (Figure 3c) ( $R^2=0.27$ ;  $p < 0.001$ ), indicating that low-lying and potentially poorly drained areas are also associated with higher  $\text{Fe}^{+2}$  and  $\text{Mg}^{+2}$  concentrations.

Plots containing *P. gracilipes* form a separate group from those without the species, suggesting a hydro-edaphic habitat conceptual model for *P. gracilipes* based preferentially on poorly drained soil (low altitudes – temporal anoxia) with high  $\text{Fe}^{+2}$  and  $\text{Mg}^{+2}$  concentrations (Figure 4).

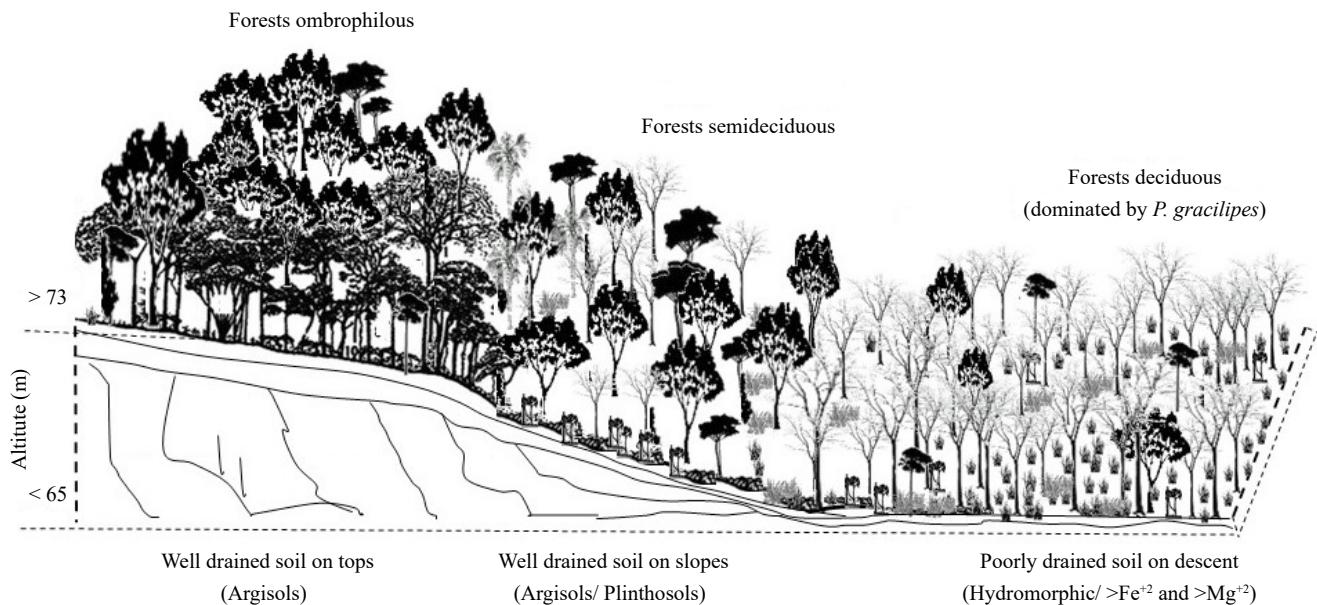
Análise de regressão linear utilizando o NMDS1 como eixo dependente indicou que  $\text{Fe}^{+2}$  ( $R^2=0,19$ ;  $p < 0,001$ ) e  $\text{Mg}^{+2}$  ( $R^2=0,11$ ;  $p < 0,001$ ) são as variáveis edáficas que melhor explicam as variações estruturais e de composição de espécies no Leste de Maracá (Figuras 3a e 3b). Ambas são inversamente relacionadas com a altitude (Figura 3c) ( $R^2=0,27$ ;  $p < 0,001$ ) indicando que áreas mais baixas e potencialmente mal drenadas estão associadas também a maiores concentrações de  $\text{Fe}^{+2}$  e  $\text{Mg}^{+2}$ .

As parcelas com presença de *P. gracilipes* formam um grupo distinto daquele orientado por parcelas onde não há ocorrência da espécie, sugerindo um modelo conceitual pedoambiental para habitats dominados por *P. gracilipes* baseado preferencialmente em solos mal drenados (baixas altitudes – anoxia temporal) associados a maiores teores de  $\text{Fe}^{+2}$  e  $\text{Mg}^{+2}$  (Figura 4).



**Figure 3** - Relationship between values on the NMDS1 axis and  $\text{Fe}^{+2}$  (3a) and  $\text{Mg}^{+2}$  (3b) concentrations along the hydro-edaphic gradient (3c) of eastern Maracá Island.

**Figura 3** - Relação entre os valores do eixo NMDS1 e teores de  $\text{Fe}^{+2}$  (3a) e  $\text{Mg}^{+2}$  (3b) no gradiente hidro-edáfico (3c) do Leste da Ilha de Maracá.



**Figure 4** - Conceptual model for areas monodominated by *P. gracilipes* in eastern Maracá Island.

**Figura 4** - Modelo conceitual dos pedoambientes adjacentes e monodominados por *P. gracilipes* no Leste da Ilha de Maracá.

Forests monodominated by *P. gracilipes* (> 50% AGB) are characterized as deciduous and may occupy more restrictive habitats adjacent to ombrophilous forests (*P. gracilipes* absent; < 20% deciduous) and/or semideciduous formations (*P. gracilipes* occurs in low abundance; 20-50% deciduous).

O modelo conceitual também sugere que florestas monodominadas por *P. gracilipes* (> 50% AGB) são caracterizadas como deciduais, ocupando habitats potencialmente mais restritivos adjacentes a florestas ombrófilas (*P. gracilipes* ausente; grau de deciduidade < 20%) e/ou formações semideciduais (*P. gracilipes* ocorre em baixa abundância; grau de deciduidade = 20-50%).

## DISCUSSION

*P. gracilipes* monodominance of the forests in eastern Maracá Island may be conditioned by poorly drained soils with predominantly high Fe<sup>+2</sup> and Mg<sup>+2</sup> content. These results differ partially from those obtained in early studies of Maracá (NASCIMENTO et al., 1997), which indicated that only high Mg<sup>+2</sup> concentrations and the Ca:Mg ratio are decisive factors in *P. gracilipes* monodominance. This initial assumption was based on a small number ( $n=9$ ) of spatially concentrated plots spaced short distances apart. On the other hand, the findings of the present study reinforce those of Nascimento et al. (2017), decisively demonstrating that drainage is the main environmental conditioning factor for *P. gracilipes* monodominance, with Fe<sup>+2</sup> and Mg<sup>+2</sup> playing a secondary role.

Drainage conditions determining evolution to monodominance in low-lying (waterlogged) soils is not unusual in the Amazon region and has been reported by Steege et al. (1993) and Degagne et al. (2009) in Guiana, with *Eperua rubiginosa*, *Micandra* spp and *Dicymbe corymbosa*, demonstrating that plant diversity and monodominance are significantly correlated with hydrological factors (drainage). These results are similar to those obtained on Maracá, indicating that habitats with poor soil drainage can lead to more restrictive hydric conditions (temporal anoxia), where tolerant species can form monodominant forests.

Due to the particularities of each habitat, different environments can be characterized by other restrictive filters, as reported by Lozada et al. (2012) in *Mora excelsa* (Moraceae) forests within a forest reserve in eastern Venezuela. For example, the association between drainage and high Fe<sup>+2</sup> concentrations in habitats monodominated by *P. gracilipes* on Maracá coincides with the findings of Marimon et al. (2001a; 2001b) in *Brosimum rubescens* forests in Nova Xavantina (Mato Grosso state). The authors reported that although high Fe<sup>+2</sup> concentrations were significantly related to *B. rubescens* monodominance, greater availability of the micronutrient was associated with seasonal groundwater fluctuation.

## DISCUSSÃO

A monodominância de *P. gracilipes* nas florestas do Leste da Ilha de Maracá é potencialmente condicionada por solos mal drenados onde predominam maiores teores de Fe<sup>+2</sup> e Mg<sup>+2</sup>. Esses resultados diferem parcialmente dos primeiros estudos realizados em Maracá (NASCIMENTO et al., 1997) indicando que apenas altas concentrações de Mg<sup>+2</sup> e a razão Ca:Mg seriam fatores determinantes para a monodominância de *P. gracilipes*. Esse pressuposto inicial foi elaborado com base em poucas parcelas amostrais ( $n=9$ ) concentradas espacialmente a curtas distâncias. Por outro lado, os resultados desse estudo reforçam os achados de Nascimento et al. (2017), indicando decisivamente que a drenagem é o principal fator ambiental que condiciona a monodominância de *P. gracilipes*, com os elementos Fe<sup>+2</sup> e Mg<sup>+2</sup> assumindo papel secundário.

As condições de drenagem determinando evolução de monodominância em solos de baixadas (encharcados) não são incomuns na Amazônia, tendo sido anteriormente abordadas por Steege et al. (1993) e Degagne et al. (2009), na Guiana, com *Eperua rubiginosa*, *Micandra* spp e *Dicymbe corymbosa*, demonstrando que a diversidade de plantas e a monodominância se correlacionam significativamente com fatores hidrológicos (drenagem). Essas observações são similares às de Maracá, indicando que pedoambientes relacionados com solos mal drenados podem gerar condições hídricas mais restritivas (anoxia temporal) onde espécies tolerantes podem formar tipos de florestas monodominantes.

Devido as particularidades de cada habitat, diferentes ambientes também podem ser caracterizados por outros filtros restritivos, como reportado por Lozada et al. (2012) ao estudar as florestas de *Mora excelsa* (Moraceae) em uma reserva florestal no Leste da Venezuela. Por exemplo, a associação de drenagem com maiores concentrações de Fe<sup>+2</sup> em habitats monodominados por *P. gracilipes* em Maracá é coincidente com os resultados reportados por Marimon et al. (2001a; 2001b) em florestas de *Brosimum rubescens* em Nova Xavantina (Mato Grosso). Esses autores indicaram que, apesar das maiores concentrações de Fe<sup>+2</sup> estarem relacionadas significativamente com a monodominância de *B. rubescens*, a maior disponibilidade desse micronutriente estava associado à flutuação sazonal do lençol freático.

Additionally, while little is known about toxic effects or limited productivity in tropical trees due to high Fe<sup>+2</sup> content (BINKLEY; FISHER, 2019), reports indicate that greater concentrations of this micronutrient can become toxic to some plant species, limiting their growth and resulting in a more restrictive environment (DAVIES, 1997). In this way, the poorly drained pedoenvironments of the East of Maracá where *P. gracilipes* monodomina show higher concentrations of Fe<sup>+2</sup> because of the seasonal fluctuation of the water table (primary effect), and that the highest concentrations of this element in the soil (effect secondary) possibly produce levels of toxicity that limit the growth of other species.

Likewise, the positive association of Fe<sup>+2</sup> with high Mg<sup>+2</sup> content suggests that this edaphic variable also plays a secondary role in *P. gracilipes* monodominance on Maracá. This is because the abundance of this species was higher in most of the low-altitude environments (subject to sedimentation) or related to plots situated on slopes (subject to leaching). This finding indicates that high Mg<sup>+2</sup> contents have acquired anomalous importance in analyses because of the geological formation of Maracá, which is based on igneous rocks with high levels of this nutrient (BRASIL-MME, 1975). These environmental characteristics were highlighted by Robison and Nortcliff (1991) and Nortcliff and Robison (1998) in reference to the overall edaphic aspect of forest formations on Maracá.

The conceptual model that emphasizes *P. gracilipes* monodominance on Maracá (Figure 4) is realistic and directly linked to the hypothesis that water storage capacity (TER STEEGE *et al.*, 2006; DAMASCO *et al.*, 2013) and low fertility (CASTILHO *et al.*, 2006; LAURANCE *et al.*, 2010) in soils may be indicative of forest habitats with low tree diversity in the Amazon. As such, the hydro-edaphic limitations established in this study are strong indicators that monodominant *P. gracilipes* forests on Maracá are directly affected by fluctuations in the water table, which reaches the surface during the rainy season and can cause anoxia in plants, while the low rainfall in the 5 to 6 month-long dry period in the region may result in drought stress. This hydrodynamic process conditions greater Fe<sup>+2</sup> availability ( RATERING; SCHNELL, 2000) and produces an environment in eastern Maracá that most tree species cannot tolerate, but favors *P. gracilipes* monodominance (TER STEEGE *et al.*, 2019).

Por outro lado, embora pouco se saiba sobre o efeito tóxico ou a limitação da produtividade em árvores tropicais devido a altas concentrações de Fe<sup>+2</sup> (BINKLEY; FISHER, 2019), existem relatos que indicam que maiores teores desse micronutriente podem alcançar níveis tóxicos para algumas espécies de plantas, limitando seu crescimento, e conferindo ao ambiente um caráter mais restritivo (DAVIES, 1997). Desta forma, os pedoambientes mal drenados do Leste de Maracá onde *P. gracilipes* monodomina indicam ter maiores concentrações de Fe<sup>+2</sup> por causa das condições de flutuação sazonal do lençol freático (efeito primário), e que as maiores concentrações desse elemento no solo (efeito secundário) possivelmente produzam níveis de toxidez que limitem o crescimento de outras espécies.

Da mesma forma que o Fe<sup>+2</sup>, a associação positiva com maiores teores de Mg<sup>+2</sup> aponta que essa variável edáfica também está relacionada de forma secundária à monodominância de *P. gracilipes* em Maracá. Isso porque as maiores abundâncias dessa espécie foram observadas na maioria dos ambientes de baixa altitude (sujeitas a sedimentação) ou relacionadas às parcelas situadas em áreas de encostas (sujeitas a lixiviação). Essa constatação indica que os maiores teores de Mg<sup>+2</sup> tenham adquirido importância anômala nas análises devido ao próprio processo de formação geológica de Maracá, que é calcado em rochas ígneas com alto desse nutriente (BRASIL-MME, 1975). Essas características ambientais haviam sido destacadas por Robison e Nortcliff (1991) e Nortcliff e Robison (1998) remetendo ao aspecto edáfico geral das formações florestais em Maracá.

O modelo conceitual que destaca a monodominância de *P. gracilipes* em Maracá (Figure 4) é realista e diretamente associado com a hipótese de que a capacidade de armazenamento de água (TER STEEGE *et al.*, 2006; DAMASCO *et al.*, 2013) e a baixa fertilidade (CASTILHO *et al.*, 2006; LAURANCE *et al.*, 2010) nos solos podem ser indicativos de habitats florestais com baixa diversidade de árvores na Amazônia. Assim sendo, as limitações hidro-edáficas definidas nesse estudo, são fortes indicativos de que as florestas monodominantes de *P. gracilipes* em Maracá sofrem a ação direta da flutuação do lençol freático, onde no período chuvoso o lençol atinge a superfície do solo e pode ocasionar anoxia as plantas e, no período seco, que na região flutua entre 5-6 meses ao ano, a baixa disponibilidade de chuva pode ocasionar déficit hídrico e afetar as plantas. Esse processo hidrodinâmico condiciona maior disponibilidade de Fe<sup>+2</sup> (RATERING; SCHNELL, 2000) e articula um ambiente no Leste de Maracá pouco tolerado pela maior parte das espécies arbóreas, mas que proporciona facilidades para a monodominância de *P. gracilipes* (TER STEEGE *et al.*, 2019).

However, as reported by Torti *et al.* (2001), monodominance by a specific species is not related to a single factor, but rather a set of abiotic and/or biotic factors acting in synergy and increasing the competitiveness of the species. In the case of *P. gracilipes*, its monodominance is primarily related to the hydro-edaphic limitations of the environment. However, according to Nascimento and Villela (2010), other important ecological characteristics should be considered in broader conceptual models, such as low leaf herbivory, predation and seed dispersal rates, as well as high regeneration and shade tolerance.

Entretanto, conforme destacado por Torti *et al.* (2001), a ocorrência de monodominância de uma determinada espécie não está relacionada a um único fator, mas a um conjunto de fatores abióticos e/ou bióticos que agem de forma sinergética aumentando o poder competitivo da espécie. No caso de *P. gracilipes* pode-se considerar que a ocorrência de sua monodominância está relacionada primariamente a limitação hidro-edáfica do pedoambiente. Porém outras importantes características ecológicas devem ser consideradas em modelos conceituais mais amplos, conforme destacado por Nascimento e Villela (2010), tais como baixas taxas de herbivoria foliar, predação e dispersão de sementes, além de alta taxa de regeneração e tolerância a sombra.

## CONCLUSION

*Peltogyne* monodominance in eastern Maracá Island is strongly linked to low-altitude environments that typically contain habitats with poorly drained soil (hydromorphic – temporal anoxia) and high Fe<sup>+2</sup> and Mg<sup>+2</sup> concentrations in relation to adjacent soils on slopes or hilltops. These environmental characteristics denote habitats with greater hydro-edaphic restrictions which, when combined with other ecological characteristics, promote *P. gracilipes* monodominance in eastern Maracá.

## CONCLUSÃO

A monodominância de *Peltogyne* no setor Leste da Ilha de Maracá está fortemente vinculada a pedoambientes de baixa altitude onde, geralmente, são encontrados habitats com solos mal drenados (hidromórficos - anoxia temporal) e altos teores de Fe<sup>+2</sup> e Mg<sup>+2</sup> em relação aos solos adjacentes como encostas ou topo de relevo. Essas características pedoambientais delimitam habitats com maiores restrições hidro-edáficas, que em conjunto com outras características ecológicas da espécie, determinam a monodominância de *P. gracilipes* no Leste de Maracá.

## ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by the National Institute for Amazonian Research (INPA) project entitled “Ecology and management of the natural resources of the savannas and forests of Roraima (PPI-INPA 015/122). The Organization of American States (OEA) and Coimbra Group of Brazilian Universities (GCUB) awarded a scholarship to C.D.A. Villacorta. L.C.S. Carvalho received a grant from CAPES/PNPD.

The National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) awarded research productivity grants to R.I. Barbosa (CNPq 304204 / 2015-3) and M.T. Nascimento (CNPq 305617/2018-4). FAPERJ awarded the “Scientist of Our State” grant to M.T. Nascimento.

## AGRADECIMENTOS

Este estudo foi apoiado pelo projeto institucional do INPA “Ecologia e manejo dos recursos naturais de savanas e florestas de Roraima (PPI-INPA 015/122). A Organização dos Estados Americanos (OEA), em parceria com o Grupo Coimbra de Universidade Brasileiras (GCUB) forneceu uma bolsa de estudo para C.D.A. Villacorta. L.C.S. Carvalho foi suportada por uma bolsa fornecida pela CAPES / PNPD.

O Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Brasil (CNPq) forneceu bolsa produtividade para R.I. Barbosa (CNPq 304204 / 2015-3) e M.T. Nascimento (CNPq 305617/2018-4). A FAPERJ implementou bolsa de “Cientista do Nosso Estado” à M.T. Nascimento.

The Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMBio) authorized the study (Licenses SISBIO: 52017-1, 52017-2 and 52017-3).

The Office of the Vice-President of Research and Graduate Studies/UFRR supported the publication of the study (EDICT 05/2021 – PRPPG/PRÓ-PESQUISA/APOIO ÀS REVISTAS CIENTÍFICAS DA UFRR – LINHA III).

O Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) forneceu autorização para o desenvolvimento da pesquisa (Licenças SISBIO: 52017-1, 52017-2 e 52017-3).

À Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação/UFRR que apoiou a publicação (EDITAL 05/2021 – PRPPG/PRÓ-PESQUISA/APOIO ÀS REVISTAS CIENTÍFICAS DA UFRR – LINHA III).

## CITED SCIENTIFIC LITERATURE

---

APG-IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1-20, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/boj.12385>.

BARBOSA, R. I. Distribuição das chuvas em Roraima. In: BARBOSA, R. I.; FERREIRA, E. F. G. (Ed.). **Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima**. Manaus, Amazonas: Editora INPA, 1997. cap. 15, p.325-335.

BARBOSA, R. I.; RAMÍREZ-NARVÁEZ, P. N.; FEARNSIDE, P. M.; VILLACORTA, C. D. A.; CARVALHO, L. C. S. Allometric models to estimate tree height in northern Amazonian ecotone forests. **Acta Amazonica**, v. 49, n. 2, p. 81-90, 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1809-4392201801642>.

BARBOSA, R. I.; VILLACORTA, C. D. A.; SILVA, W. R.; CARVALHO, L. C. S. **Soil analysis data for the eastern of Maracá Island, northern Brazilian Amazonia (2 ed.)**. Disponível em: Mendeley Data <<http://dx.doi.org/10.17632/gfw5ccbrsz.2>>. Accessed in: 15 ago. 2019.

BARNI, P. E.; BARBOSA, R. I.; XAUD, H. A. M.; XAUD, M. R.; FEARNSIDE, P. M. Precipitação no extremo norte da Amazônia: distribuição espacial no estado de Roraima, Brasil. **Sociedade & Natureza**, v. 32, p. 439-456, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.14393/SN-v32-2020-52769>.

BINKLEY, D.; FISHER, R. F. **Ecology and Management of Forest Soils**. 5th. USA, New Jersey: Wiley-Blackwell, 2019. 456 ISBN 978-1-119-45574-5.

BRAZIL-IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções botânicas, procedimentos para mapeamentos**. 2sd. Rio de Janeiro, Brazil: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), 2012. 275 Disponível em: <[ftp://geoftp.ibge.gov.br/documentos/recursos\\_naturais/manuais\\_tecnicos/manual\\_tecnico\\_vegetacao\\_brasileira.pdf](ftp://geoftp.ibge.gov.br/documentos/recursos_naturais/manuais_tecnicos/manual_tecnico_vegetacao_brasileira.pdf)>. Acesso em: 20 Aug 2013.

BRASIL-MME. **Projeto RADAMBRASIL - Levantamento de Recursos Naturais**. Rio de Janeiro: Ministério das Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, 1975.

BRAZIL FLORA GROUP, B. F. G. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, n. 4, p. 1085-1113, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201566411>.

CARVALHO, L. C. S. **Ecologia e estrutura filogenética de uma floresta monodominante na Amazônia**. 2014. 1-188 Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) (PhD). Departamento de Biociência e Biotecnologia, UENF - Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes, RJ. Disponível em: <http://uenf.br/posgraduacao/ecologia-recursosnaturais/wp-content/uploads/sites/7/2015/11/Lidiany-Carvalho-TESE-2014.pdf>. Acesso em: set. 2019.

- CARVALHO, L. C. S.; FEARNSIDE, P. M.; NASCIMENTO, M. T.; BARBOSA, R. I. Amazon soil charcoal: Pyrogenic carbon stock depends of ignition source distance and forest type in Roraima, Brazil. **Global Change Biology**, v. 24, n. 9, p. 4122-4130, 2018. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.14277>.
- CASTILHO, C. V.; MAGNUSSON, W. E.; ARAÚJO, R. N. O.; LUIZÃO, R. C. C.; LUIZÃO, F. J.; LIMA, A. P. L.; HIGUCHI, N. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. **Forest Ecology and Management**, v. 234, n. 1-3, p. 85-96, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.024>.
- CASTILHO, C. V.; SCHIETTI, J.; FREITAS, M. A.; ARAÚJO, M. C.; COELHO, F.; MAGNUSSON, W. E.; COSTA, F. Manual para medição e marcação de árvores em grades e módulos RAPELD do PPBio. Manaus, Amazonas, p. 22. Available at [https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/Protocolo\\_estrutura\\_vegetacao\\_2014\\_0.pdf](https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/Protocolo_estrutura_vegetacao_2014_0.pdf), 2014.
- CHAVE, J.; CHAVE, J.; RÉJOU-MÉCHAIN, M.; BURQUEZ, A.; CHIDUMAYO, E.; COLGAN, M. S.; DELITTI, W. B. C.; DUQUE, A.; EID, T.; FEARNSIDE, P. M.; GOODMAN, R. C.; HENRY, M.; MARTÍNEZ-YRÍZAR, A.; MUGASHA, W. A.; MULLER-LANDAU, H. C.; MENCUCCINI, M.; NELSON, B. W.; NGOMANDA, A.; NOGUEIRA, E. M.; ORTIZ-MALAVASSI, E.; PÉLISSIER, R.; PLOTON, P.; RYAN, C. M.; SALDARRIAGA, R. G.; VIEILLENDENT, G. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v. 20, p. 3177-3190, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12629>.
- CONNELL, J. H.; LOWMAN, M. D. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. **American Naturalist**, v. 134, p. 88-119, 1989. DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/284967>.
- COUTO-SANTOS, F. R.; LUIZÃO, F. J.; CARNEIRO-FILHO, A. The influence of the conservation status and changes in the rainfall regime on forest-savanna mosaic dynamics in Northern Brazilian Amazonia. **Acta Amazonica**, v. 44, n. 2, p. 197-206, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672014000200005>.
- DAMASCO, G.; VICENTINI, A.; CASTILHO, C. V.; PIMENTEL, T. P.; NASCIMENTO, H. E. M. Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 2, p. 384-394, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01464.x>.
- DAVIES, B. E. Deficiencies and toxicities of trace elements and micronutrients in tropical soils: limitations of knowledge and future research needs. **Environmental Toxicology and Chemistry**, v. 16, n. 1, p. 75-83, 1997. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/etc.5620160108>.
- DEGAGNE, R. S.; HENKEL, T. W.; STEINBERG, S. J.; III, L. F. Identifying *Dicymbe corymbosa* monodominant forests in Guyana using satellite imagery. **Biotropica**, v. 4, n. 1, p. 7-15, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00446.x>
- ELIAS, F.; MARIMON, B. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; BUDKE, J. C.; ESQUIVEL-MUELBERT, A.; MORANDI, P. S.; REIS, S. M.; PHILLIPS, O. L. Idiosyncratic soil-tree species associations and their relationships with drought in a monodominant Amazon forest. **Acta Oecologica**, v. 91, p. 127-136, 2018. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2018.07.004>
- EMBRAPA. **Manual de Métodos de Análise de Solo**. Documentos 132. DONAGEMA, G. K.; CAMPOS, D. V. B. D.; CALDERANO, S. B.; TEIXEIRA, W. G.; VIANA, J. H. M. Rio de Janeiro, RJ: Embrapa Solos: 230 p. 2011.
- FARIAS, H. L. S.; SILVA, W. R.; PERDIZ, R. O.; CITÓ, A. C.; CARVALHO, L. C. S.; BARBOSA, R. I. Dataset on wood density of trees in ecotone forests in Northern Brazilian Amazonia. **Data in Brief**, v. 30, p. 105-378, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.dib.2020.105378>
- FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. Soil and plant change at the forest-savanna boundary on Maracá Island. In: HEMMINGS, J. (Ed.). **The rainforest edge: plant and soil ecology of Maracá Island, Brazil**. New York: Manchester University Press, 1994. p. 92-114.
- GOODMAN, R. C.; PHILLIPS, O. L.; DEL CASTILLO TORRES, D.; FREITAS, L.; CORTESE, S. T.; MONTEAGUDO, A.; BAKER, T. R. Amazon palm biomass and allometry. **Forest Ecology and Management**, v. 310, p. 994-1004, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.045>

- HART, T. B. Monospecific dominance in tropical rain forests. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 5, p. 6-11, 1990. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90005-X](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(90)90005-X)
- HART, T. B.; HART, J. A.; MURPHY, P. G. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. **The American Naturalist**, v. 133, p. 613-633, 1989. DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/284941>
- HENKEL, T. W. Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (Caesalpiniaceae) from Guyana. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, n. 4, p. 417-437, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467403003468>
- KAZMIERCZAK, M.; BACKMANN, P.; FEDRIANI, J. M.; FISCHER, R.; HARTMANN, A. K.; HUTH, A.; MAY, F.; MÜLLER, M. S.; TAUBERT, F.; GRIMM, V.; GROENEVELD, J. Monodominance in tropical forests: modelling reveals emerging clusters and phase transitions. **Journal of The Royal Society Interface**, v. 13, p. 20160123, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2016.0123>
- KELLER, M.; PALACE, M.; HURTT, G. Biomass estimation in the Tapajós National Forest, Brazil: examination of sampling and allometric uncertainties. **Forest Ecology and Management**, v. 154, p. 371-382, 2001. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00509-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00509-6)
- LAURANCE, S. G. W.; LAURANCE, W. F.; ANDRADE, A.; FEARNSIDE, P. M.; HARMS, K. E.; VICENTINI, A.; LUIZÃO, R. C. C. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, p. 96-106, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01122.x>
- MARIMON, B. S.; FELFILI, J. M.; HARIDASAN, M. Studies in monodominant forests in Eastern Mato Grosso, Brazil: I. A Forest of *Brosimum rubescens* Taub. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 58, n. 1, p. 123-137, 2001a. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S096042860100049X>
- MARIMON, B. S.; FELFILI, J. M.; HARIDASAN, M. Studies in monodominant forests in Eastern Mato Grosso, Brazil: II. A Forest in the Areões Xavante Indian Reserve. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 58, n. 3, p. 483-497, 2001b. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0960428601000798>
- MARIMON, B. S.; FELFILI, J. M.; MARIMON JR, B. H.; FAGG, C. W.; SILVEIRA ANACLETO, T. C.; UMETSU, R. K.; LENZA, E.; BATISTA, J. D. Leaf herbivory and monodominance in a Cerrado–Amazonia transitional forest, Mato Grosso, Brazil. **Plant Biosystems**, v. 150, p. 124-130, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2014.983577>
- MCCUNE, B.; GRACE, J. B. **Analysis of ecological communities**. USA: MjM Software Design, 2002.
- MCGUIRE, K. L. Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. **Ecology**, v. 88, n. 3, p. 567-574, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1890/05-1173>.
- MILLIKEN, W.; RATTER, J. A. The vegetation of the Ilha de Maracá. In: MILLIKEN, W. e RATTER, J. A. (Ed.). **Maracá: the biodiversity and environment of an Amazonian rainforest**. Chichester, UK: Wiley, 1998. cap. 5, p. 71-112. ISBN 0471979171.
- MOULATLET, G. M.; RENNÓ, C. D.; COSTA, F. R. C.; EMILIO, T.; SCHIETTI, J. Mapping hydrological environments in central Amazonia: ground validation and surface model based on SRTM DEM data corrected for deforestation. **Earth System Science Data Discussions**, v. 7, n. 2, p. 441-456, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.5194/essdd-7-441-2014>
- NASCIMENTO, M. T.; BARBOSA, R. I.; DEXTER, K. G.; CASTILHO, C. V.; SILVA CARVALHO, L. C.; VILLELA, D. M. Is the *Peltogyne gracilipes* monodominant forest characterised by distinct soils? **Acta Oecologica**, v. 85, p. 104-107, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2017.10.001>
- NASCIMENTO, M. T.; BARBOSA, R. I.; VILLELA, D. M.; PROCTOR, J. Above-ground biomass changes over an 11-year period in an Amazon monodominant forest and two other lowland forests. **Plant Ecology**, v. 192, n. 2, p. 181-191, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-007-9303-z>
- NASCIMENTO, M. T.; CARVALHO, L. C. S.; BARBOSA, R. I.; VILLELA, D. M. Variation in floristic composition, demography and above-ground biomass over a 20-year period in an Amazonian monodominant forest. **Plant Ecology & Diversity**, v. 7, n. 102, p. 293-303, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2013.772673>

NASCIMENTO, M. T.; CUNHA, C. N. Estrutura e composição florística de um cambarazal no pantanal de Poconé-MT. **Acta Botanica Brasilica**, v. 3, n. 1, p. 3-23, 1989. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33061989000100001>

NASCIMENTO, M. T.; PROCTOR, J. Seed attack by beetles and leaf-cutter ants on *Peltogyne gracilipes* Ducke (Caesalpiniaceae) on Maracá Island, Brazilian Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 5, p. 723-727, 1996. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467400009901>

NASCIMENTO, M. T.; PROCTOR, J. Population dynamics of five tree species in a monodominant *Peltogyne* forest and two other forest types on Maracá Island, Roraima, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 94, n. 1-3, p. 115-128, 1997a. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03968-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03968-0)

NASCIMENTO, M. T.; PROCTOR, J. Leaf herbivory on three tree species in a monodominant and two other Terra firme forests on Maracá Island, Brazil. **Acta Amazonica**, v. 31, n. 1, p. 27-38, 2001. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1809-43922001311038>

NASCIMENTO, M. T.; PROCTOR, J. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maraca Island, Roraima, Brazil. **Global Ecology and Biogeography Letters**, v. 6, n. 5, p. 387-395, 1997b. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2997339>

NASCIMENTO, M. T.; PROCTOR, J.; VILLELA, D. M. Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 54, p. 1-38, 1997. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S096042860000384X>

NASCIMENTO, M. T.; VILLELA, D. M. As florestas de Roraima e o paradigma da monodominância de *Peltogyne*. In: BARBOSA, R. I. e MELO, V. F. (Ed.). **Roraima: Homem, Ambiente e Ecologia**. Boa Vista, Roraima: UFRR / FEMACT / INPA, 2010. p.283-299.

NORTCLIFF, S.; ROBISON, D. The soils of the Ilha de Maracá. In: MILLIKEN, W. e RATTER, J. (Ed.). **Maracá: The Biodiversity & Environment of an Amazonian Rainforest**. Chichester, UK: Wiley, 1998. cap. 4, p.47-69. ISBN 0471979171.

PEH, K. S.; SONKE, B.; LLOYD, J.; QUESADA, C. A.; LEWIS, S. L. Soil does not explain monodominance in a Central African tropical forest. **PloS one**, v. 6, n. 2, p. e16996, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0016996>

PEZZINI, F.; MELO, P. H. A.; OLIVEIRA, D. M. S.; AMORIM, R. X.; FIGUEIREDO, F. O. G.; DRUCKER, D. P.; RODRIGUES, F. R. O.; ZUQUIM, G.; EMILIO, T.; COSTA, F. R. C.; MAGNUSSON, W. E.; SAMPAIO, A. F.; LIMA, A. P.; GARCIA, A. R. M.; MANZATTO, A. G.; NOGUEIRA, A.; COSTA, C. P.; BARBOSA, C. E. A.; BERNARDES, C.; CASTILHO, C. V.; CUNHA, C. N.; FREITAS, C. G.; CAVALCANTE, C. O.; BRANDÃO, D. O.; RODRIGUES, D. J.; SANTOS, E. C. P. R.; BACCARO, F. B.; ISHIDA, F. Y.; CARVALHO, F. A.; MOULATLET, G. M.; GUILLAUMET, J.-L. B.; PINTO, J. L. P. V.; SCHIETTI, J.; VALE, J. D.; BELGER, L.; VERDADE, L. M.; PANSONATO, M. P.; NASCIMENTO, M. T.; SANTOS, M. C. V.; CUNHA, M. S.; ARRUDA, R.; BARBOSA, R. I.; ROMERO, R. L.; PANSINI, S.; PIMENTEL, T. P. The Brazilian Program for Biodiversity Research (PPBio) Information System. **Biodiversity & Ecology**, v. 4, p. 265-274, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.7809/b-e.00083>

PITMAN, N. C. A.; TERBORGH, J. W.; SILMAN, M. R.; NUÑEZ, P. V.; NEILL, D. A.; CERÓN, C. E.; PALACIOS, W. A.; AULESTIA, M. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. **Ecology**, v. 82, p. 2101-2117, 2001. DOI: [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2101:DADOTS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2101:DADOTS]2.0.CO;2)

PPBIO. ESEC Maracá. Repositório de Dados do Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio), Sítios de Coleta <<https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca>>. Boa Vista, Roraima, p. Descrição da grade de pesquisa do PPBio Maracá, 2006. Disponível em: <<https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/maraca>>.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2020. ISBN 3-900051-07-0. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>.

RATERING, S.; SCHNELL, S. Localization of iron-reducing activity in paddy soil by profile studies. **Biogeochemistry**, v. 48, p. 341-365, 2000. DOI: <http://dx.doi.org/10.1023/A:1006252315427>

RICE, H. The Rio Branco, Uraricuera, and Parima. **The Geographical Journal**, v. 71, n. 2, p. 113-143, 1928.

RICHARDS, P. W. **The Tropical Rain Forest: An Ecological Study**. 2sd. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1996. ISBN 0-521-42194-2.

ROBISON, D. M.; NORTCLIFF, S. Os solos da reserva de Maracá, Roraima: segunda aproximação. **Acta Amazonica**, v. 21, p. 409-424, 1991. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1809-43921991211424>.

SANTOS, E. H.; BARNI, P. E.; SILVA, W. R.; BARBOSA, R. I. **Dataset: geographical location of areas occurring *Peltogyne gracilipes* (Leguminosae) individuals in ecotone forests, State of Roraima, northern Brazilian Amazon**: Mendeley Data, v. 1, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.17632/82yjr4rvsm.1>

SILVA, M. F. Revisão taxonômica do gênero *Peltogyne* Vog. (Leguminosae-Caesalpinoideae). **Acta Amazonica**, v. 6, n. 1, p. 5-61, 1976. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1809-43921976061s005>.

SILVA, W. R.; PEQUENO, P. A. C. L.; FARIAS, H. L. S.; MELO, V. F.; VILLACORTA, C. D. A.; CARVALHO, L. C. S.; PERDIZ, R. O.; CITÓ, A. C.; BARBOSA, R. I. Environmental filters and biotic interactions drive species richness and composition in ecotone forests of the northern Brazilian Amazonia. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Ciências Naturais)**, v. 16, n. 2, p. 229-244, 2021. DOI: <http://dx.doi.org/10.46357/bcnaturais.v16i2.434>

SILVA, W. R.; VILLACORTA, C. D. A.; CARVALHO, L. C. S.; FARIAS, H. L. S.; PERDIZ, R. O.; BARBOSA, R. I. **Tree species composition in ecotone forests of the eastern Maracá Island, Roraima, northern Brazilian Amazonia: preliminary data**. Brasília: SiBBR - Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira. DOI: <https://doi.org/10.15468/xa5lr> 2020

SILVA, W. R.; VILLACORTA, C. D. A.; PERDIZ, R. O.; FARIAS, H. L. S.; OLIVEIRA, A. S.; CITÓ, A. C.; CARVALHO, L. C. S.; BARBOSA, R. I. Floristic composition in ecotone forests in northern Brazilian Amazonia: preliminary data. **Biodiversity Data Journal**, v. 7, p. e47025, 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/BDJ.7.e47025>

SMIDERLE, O. J.; SOUZA, A. G.; SCHWENGBER, D.; OLIVEIRA, J. M. F.; ARAÚJO, R. F.; SILVA, B. C. L. Características físicas de sementes e crescimento inicial de *Peltogyne gracilipes* em diferentes substratos. In: SANTOS, I. L. V. L. (Ed.). **Sementes: Ciência, Tecnologia e Inovação**. Ponta Grossa, Paraná: Atena Editora, 2019. cap. 3, p. 27-40.

TER STEEGE, H.; HENKEL, T. W.; HELAL, N.; MARIMON, B. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; HUTH, A.; GROENEVELD, J.; SABATIER, D.; COELHO, L. S.; FILHO, D. A. L.; SALOMAO, R. P.; AMARAL, I. L.; MATOS, F. D. A.; CASTILHO, C. V.; PHILLIPS, O. L.; GUEVARA, J. E.; CARIM, M. J. V.; CARDENAS LOPEZ, D.; MAGNUSSON, W. E.; WITTMANN, F.; IRUME, M. V.; MARTINS, M. P.; GUIMARAES, J.; MOLINO, J. F.; BANKI, O. S.; PIEDADE, M. T. F.; PITMAN, N. C. A.; MENDOZA, A. M.; RAMOS, J. F.; LUIZE, B. G.; MORAES DE LEAO NOVO, E. M.; NUNEZ VARGAS, P.; SILVA, T. S. F.; VENTICINQUE, E. M.; MANZATTO, A. G.; REIS, N. F. C.; TERBORGH, J.; CASULA, K. R.; HONORIO CORONADO, E. N.; MONTERO, J. C.; FELDPAUSCH, T. R.; DUQUE, A.; COSTA, F. R. C.; ARBOLEDA, N. C.; SCHONGART, J.; KILLEEN, T. J.; VASQUEZ, R.; MOSTACEDO, B.; DEMARCHI, L. O.; ASSIS, R. L.; BARALOTO, C.; ENGEL, J.; PETRONELLI, P.; CASTELLANOS, H.; DE MEDEIROS, M. B.; QUARESMA, A.; SIMON, M. F.; ANDRADE, A.; CAMARGO, J. L.; LAURANCE, S. G. W.; LAURANCE, W. F.; RINCON, L. M.; SCHIETTI, J.; SOUSA, T. R.; DE SOUSA FARIAS, E.; LOPES, M. A.; MAGALHAES, J. L. L.; MENDONCA NASCIMENTO, H. E.; LIMA DE QUEIROZ, H.; AYMARD, C. G.; BRIENEN, R.; REVILLA, J. D. C.; VIEIRA, I. C. G.; CINTRA, B. B. L.; STEVENSON, P. R.; FEITOSA, Y. O.; DUVENVOORDEN, J. F.; MOGOLLON, H. F.; ARAUJO-MURAKAMI, A.; FERREIRA, L. V.; LOZADA, J. R.; COMISKEY, J. A.; DE TOLEDO, J. J.; DAMASCO, G.; DAVILA, N.; DRAPER, F.; GARCIA-VILLACORTA, R.; LOPES, A.; VICENTINI, A.; ALONSO, A.; DALLMEIER, F.; GOMES, V. H. F.; LLOYD, J.; NEILL, D.; DE AGUIAR, D. P. P.; ARROYO, L.; CARVALHO, F. A.; DE SOUZA, F. C.; DO AMARAL, D. D.; FEELEY, K. J.; GRIBEL, R.; PANSONATO, M. P.; BARLOW, J.; BERENGUER, E.; FERREIRA, J.; FINE, P. V. A.; GUEDES, M. C.; JIMENEZ, E. M.; LICONA, J. C.; PENUELA MORA, M. C.; VILLA, B.; CERON, C.; MAAS, P.; SILVEIRA, M.; STROPP, J.; THOMAS, R.; BAKER, T. R.; DALY, D.; DEXTER, K. G.; HUAMANTUPA-CHUQUIMACO, I.; MILLIKEN, W.; PENNINGTON, T.; RIOS

- PAREDES, M.; FUENTES, A.; KLITGAARD, B.; PENA, J. L. M.; PERES, C. A.; SILMAN, M. R.; TELLO, J. S.; CHAVE, J.; CORNEJO VALVERDE, F.; DI FIORE, A.; HILARIO, R. R.; PHILLIPS, J. F.; RIVAS-TORRES, G.; VAN ANDEL, T. R.; VON HILDEBRAND, P.; NORONHA, J. C.; BARBOSA, E. M.; BARBOSA, F. R.; DE MATOS BONATES, L. C.; CARPANEDO, R. S.; DAVILA DOZA, H. P.; FONTY, E.; GOMEZARATE, Z. R.; GONZALES, T.; GALLARDO GONZALES, G. P.; HOFFMAN, B.; JUNQUEIRA, A. B.; MALHI, Y.; MIRANDA, I. P. A.; PINTO, L. F. M.; PRIETO, A.; RODRIGUES, D. J.; RUDAS, A.; RUSCHEL, A. R.; SILVA, N.; VELA, C. I. A.; VOS, V. A.; ZENT, E. L.; ZENT, S.; WEISS ALBUQUERQUE, B.; CANO, A.; CARRERO MARQUEZ, Y. A.; CORREA, D. F.; COSTA, J. B. P.; FLORES, B. M.; GALBRAITH, D.; HOLMGREN, M.; KALAMANDEEN, M.; NASCIMENTO, M. T.; OLIVEIRA, A. A.; RAMIREZ-ANGULO, H.; ROCHA, M.; SCUDELLER, V. V.; SIERRA, R.; TIRADO, M.; UMANA MEDINA, M. N.; VAN DER HEIJDEN, G.; VILANOVA TORRE, E.; VRIESENDORP, C.; WANG, O.; YOUNG, K. R.; AHUITE REATEGUI, M. A.; BAIDER, C.; BALSLEV, H.; CARDENAS, S.; CASAS, L. F.; FARFAN-RIOS, W.; FERREIRA, C.; LINARES-PALOMINO, R.; MENDOZA, C.; MESONES, I.; TORRES-LEZAMA, A.; GIRALDO, L. E. U.; VILLARROEL, D.; ZAGT, R.; ALEXIADES, M. N.; DE OLIVEIRA, E. A.; GARCIA-CABRERA, K.; HERNANDEZ, L.; PALACIOS CUENCA, W.; PANSINI, S.; PAULETTO, D.; RAMIREZ AREVALO, F.; SAMPAIO, A. F.; SANDOVAL, E. H. V.; VALENZUELA GAMARRA, L.; LEVESLEY, A.; PICKAVANCE, G.; MELGACO, K. Rarity of monodominance in hyperdiverse Amazonian forests. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 13822, Sep 25 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-019-50323-9>
- TER STEEGE, H.; JETTEN, V. G.; POLAK, A. M.; WERGER, M. J. Tropical rain forest types and soil factors in a watershed area in Guyana. **Journal of Vegetation Science**, v. 4, n. 5, p. 705-716, 1993. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/3236137>
- TER STEEGE, H.; PITMAN, N. C. A.; PHILLIPS, O. L.; CHAVE, J.; SABATIER, D.; DUQUE, A.; MOLINO J-F.; PRÉVOST M-F.; SPICHIGER R.; CASTELLANOS H.; VON HILDEBRAND, P.; VÁSQUEZ R. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. **Nature**, v. 443, n. 7110, p. 444-447, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nature05134>
- THIERS, B. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. **New York Botanical Garden's Virtual Herbarium**. Available at <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. Accessed in 19 May 2020., 2020 [continuously updated].
- TORTI, S. D.; COLEY, P. D. Tropical monodominance: a preliminary test of the Ectomycorrhizal Hypothesis. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 220-228, 1999. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00134.x>
- TORTI, S. D.; COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. Causes and consequences of monodominance in Tropical Lowland Forests. **The American Naturalist**, v. 157, n. 2, p. 141-153, 2001. DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/318629>
- VALE, J. D.; ROMERO, R. L. Coordenadas geográficas das 30 parcelas permanentes na Estação Ecológica de Maracá. **Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio)**, 1 (<https://ppbiodata.inpa.gov.br/metacat/metacat/menger.192.1/default>). Accessed in 12 December 2015.
- VILLELA, D. M.; PROCTOR, J. Litterfall mass, chemistry, and nutrient retranslocation in a monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 198-211, 1999.
- WAGNER, F.; RUTISHAUSER, E.; BLANC, L.; HERAULT, B. Effects of plot size and census interval on descriptors of forest structure and dynamics. **Biotropica**, v. 42, n. 6, p. 664-671, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00644.x>