

DETERMINANTES EDÁFICOS DA HIPERDOMINÂNCIA DE BIOMASSA EM ÁRVORES DE GRANDE PORTE NA AMAZÔNIA

EDAPHIC DETERMINANTS OF BIOMASS HYPERDOMINANCE IN LARGE TREES OF THE AMAZON

Manuelle da Costa Pereira¹
Diego Armando Silva da Silva²
Jorge Luis Reategui-Betancourt³

RESUMO: As árvores de grande porte da Amazônia atuam como elementos centrais dos ecossistemas florestais, armazenando uma fração desproporcional da biomassa acima do solo. No entanto, essas árvores não estão distribuídas aleatoriamente na paisagem, sendo esperado que atributos edáficos influenciem a composição florística, a estrutura florestal e a biomassa da vegetação. Neste estudo, investigou-se como a variação nas propriedades químicas e físicas do solo afeta a diversidade e a biomassa de árvores de grande porte. Foram realizados inventários florestais em cinco sítios localizados em unidades de conservação nos estados do Pará e do Amapá. A biomassa acima do solo foi estimada por meio de equações alométricas, enquanto amostras de solo foram analisadas quanto às suas propriedades físicas e químicas. Foram aplicados índices de diversidade, rarefação, Análise de Redundância e Modelos Aditivos Generalizados. Variáveis edáficas, como pH do solo, matéria orgânica, fósforo e alumínio, estiveram associadas à composição florística e à biomassa desses indivíduos. Árvores com diâmetro à altura do peito maior ou igual a 70 cm representaram até 80% da biomassa total, revelando um padrão de hiperdominância da biomassa. Os resultados indicam que a ocorrência de árvores de grande porte está relacionada a atributos edáficos e estruturais, como densidade de indivíduos e distribuição de tamanhos, sugerindo que esses indivíduos não estão distribuídos aleatoriamente ao longo dos gradientes de solo. A compreensão desses padrões é essencial para o aprimoramento de modelos ecológicos, extrapolações de biomassa e estratégias de manejo voltadas à conservação da Floresta Amazônica.

Palavras-chave: Bacia Amazônica; biomassa florestal; conservação florestal; árvores de grande porte; interações solo-vegetação.

ABSTRACT Amazonian large trees act as central elements of forest ecosystems, storing a disproportionate fraction of aboveground biomass. However, these trees are not randomly distributed across the landscape, and it is expected that edaphic attributes influence floristic composition, forest structure, and vegetation biomass. In this study, we investigated how variation in soil chemical and physical properties affects the diversity and biomass of large trees. Forest inventories were conducted at five sites within protected areas in the states of Pará and Amapá. Aboveground biomass was estimated using allometric equations, while soil samples were analyzed for their physical and chemical properties. Diversity indices, rarefaction, Redundancy Analysis, and Generalized Additive Models were applied. Edaphic variables such as soil pH, organic matter, phosphorus, and aluminum were associated with floristic composition and the biomass of these individuals. Trees with a diameter at breast height

1 Acadêmica do curso de Engenharia Florestal. Email: cmanu043@gmail.com.

2 Orientador, Doutor em Ciências florestais. Docente do Instituto Federal do Amapá. Email: diego.armando@ifap.edu.br

3 Coorientador, Doutor em Ciências florestais. Pós-doutorando na Universidade do Estado do Amapá. Email: jorgereategui91@gmail.com.

greater than or equal to 70 cm accounted for up to 80% of total biomass, revealing a pattern of biomass hyperdominance. The results indicate that the occurrence of large trees is related to edaphic and structural attributes, such as tree density and size distribution, suggesting that these individuals are not randomly distributed along soil gradients. Understanding these patterns is essential for improving ecological models, biomass extrapolations, and management strategies aimed at conserving the Amazon rainforest.

Keywords: Amazon basin; forest biomass; forest conservation; large trees; soil–vegetation interactions.

Data de apresentação: 18/ 12 / 2025.

1 INTRODUÇÃO

A Amazônia, a maior floresta tropical contínua do planeta, abriga uma diversidade biológica e estrutural incomparável, moldada por interações complexas entre um clima relativamente estável, elevada disponibilidade hídrica e gradientes edáficos heterogêneos (Marengo *et al.*, 2018; Quesada *et al.*, 2020). Em conjunto, esses fatores sustentam comunidades vegetais altamente especializadas, incluindo árvores de grande porte que se destacam não apenas por suas dimensões excepcionais, mas também por seu papel central na regulação ecológica e climática (Pinho *et al.*, 2020).

No contexto da paisagem amazônica, as árvores de grande porte (Enquist *et al.*, 2020) são definidas como indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 70 cm (Lima *et al.*, 2023). Esses indivíduos possuem relevância cultural para comunidades locais, desempenham funções ecológicas essenciais e sustentam uma ampla gama de organismos associados (Pinho *et al.*, 2020). Além disso, armazenam uma parcela substancial da biomassa florestal, exercendo papel fundamental no estoque de carbono e na manutenção da integridade estrutural das florestas tropicais (Lima *et al.*, 2025). Esse limiar de DAP tem sido amplamente adotado em estudos sobre estrutura florestal e distribuição da biomassa em ecossistemas tropicais, bem como em redes globais de monitoramento e no protocolo proposto por Harris *et al.* (2021) para pesquisas florestais na República do Congo. Levantamentos recentes na Amazônia (Lima *et al.*, 2025) também utilizam esse critério, uma vez que ele delimita a classe de tamanho a partir da qual os indivíduos passam a concentrar uma fração desproporcional da biomassa acima do solo (Slik *et al.*, 2013; Bradford; Murphy *et al.*, 2019). Essa padronização favorece comparações entre estudos e reforça a importância funcional das árvores de grande porte na sustentação dos estoques de carbono e da estrutura florestal.

Estudos recentes identificaram regiões com elevada concentração de árvores gigantes nos estados do Pará e do Amapá, Brasil (Lima *et al.*, 2025; Gorgens *et al.*, 2019). Essa região apresenta marcantes gradientes de unidades geomorfológicas, tipos de solo e condições hidrológicas, configurando-se como um cenário ecologicamente estratégico para investigar os fatores que determinam a ocorrência de árvores de grande porte (QUESADA *et al.*, 2020; Lima *et al.*, 2025; Quesada *et al.*, 2012). Do ponto de vista ecológico, esses indivíduos atuam como “engenheiros do ecossistema”, influenciando a estrutura e a diversidade das comunidades vegetais e contribuindo de forma desproporcional para a biomassa acima do solo e para os estoques de carbono (Pinho *et al.*, 2020; Lima *et al.*, 2025). Seu papel no armazenamento de carbono reforça ainda mais sua relevância no contexto das mudanças climáticas globais.

As árvores de grande porte representam uma fração expressiva da biomassa acima do solo em florestas tropicais, exemplificando o fenômeno da hiperdominância da biomassa, descrito por Slik *et al.* (2013), no qual um pequeno número de indivíduos ou espécies é responsável por uma parcela desproporcional do estoque de carbono. Esse padrão é recorrente em florestas amazônicas (Draper *et al.*, 2021) e é corroborado por evidências pantropicais que indicam que aproximadamente 1% das espécies pode concentrar até metade da biomassa total e da produtividade de carbono (Fauset *et al.*, 2015). Sob uma perspectiva funcional, árvores com DAP ≥ 60 –70 cm podem representar entre um terço e quase metade da biomassa viva (Bradford; Murphy, 2019; Lutz *et al.*, 2018), atuando como elementos estruturais-chave para a estabilidade florestal e o armazenamento de carbono.

Apesar de sua elevada importância ecológica, as condições ambientais que possibilitam o estabelecimento, a persistência e o crescimento dessas árvores ainda são pouco compreendidas, especialmente no que se refere aos fatores edáficos. As propriedades físicas e químicas do solo são determinantes fundamentais da estrutura florestal tropical, pois regulam a disponibilidade de nutrientes, a retenção de água, o desenvolvimento radicular e a competição interespecífica (Quesada *et al.*, 2020). No entanto, vastas áreas da Amazônia permanecem

cientificamente pouco exploradas, o que limita a compreensão de sua heterogeneidade ecológica (Carvalho *et al.*, 2023). Essa lacuna de conhecimento é particularmente evidente na Amazônia Oriental, onde predominam mosaicos edáficos complexos e onde o papel da heterogeneidade do solo na distribuição da biomassa florestal e na dominância de árvores de grande porte ainda não está plenamente elucidado.

Diante desse contexto, o presente estudo avalia se a heterogeneidade edáfica está associada à variação espacial na ocorrência, diversidade e biomassa acima do solo de árvores de grande porte (DAP ≥ 70 cm) na Amazônia Oriental. Especificamente, testou-se a hipótese de que a variação nas propriedades físicas e químicas do solo está estatisticamente associada tanto à diversidade quanto à biomassa acima do solo de indivíduos de grande porte.

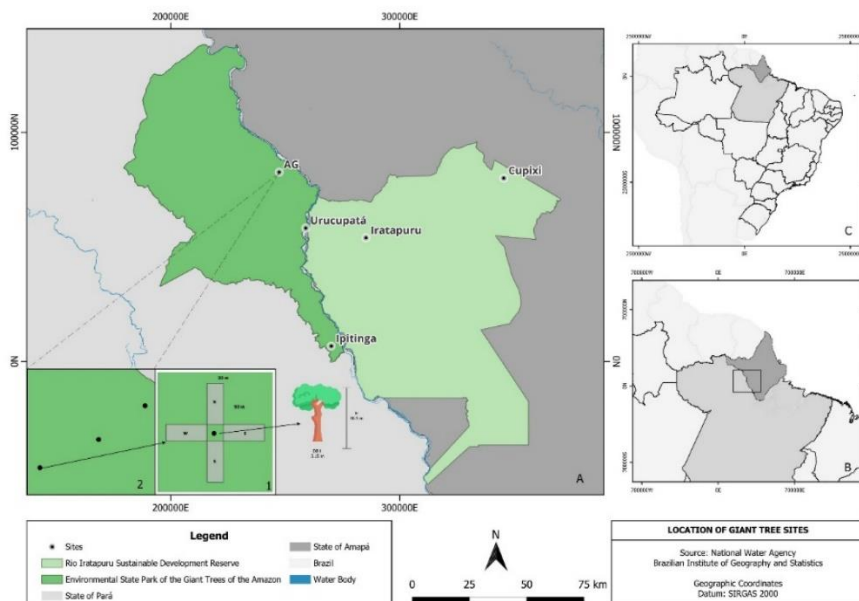
2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Descrição e localização da área de estudo

O estudo foi conduzido em cinco sítios com elevada ocorrência de árvores gigantes na região norte da Amazônia, localizados nos estados do Amapá e do Pará, Brasil (AG, Urucupatá, Ipitinga, Iratapuru e Cupixi). Esses sítios foram selecionados com base em avaliações recentes em larga escala que identificaram a Amazônia Oriental, especialmente os estados do Pará e do Amapá, como regiões com algumas das maiores densidades de árvores gigantes da bacia Amazônica (Lima *et al.*, 2025). Além disso, todos os sítios de estudo estão inseridos em unidades de conservação legalmente protegidas, o que possibilitou a implantação e a manutenção de parcelas florestais permanentes.

Embora os sítios selecionados não tenham como objetivo representar toda a região Amazônica, eles abrangem paisagens ambientalmente heterogêneas inseridas em uma área reconhecida como hotspot de árvores gigantes. Os dados de inventário florestal e de solos foram coletados e analisados entre os anos de 2019 e 2024. Três dos sítios de estudo estão localizados no Parque Estadual das Árvores Gigantes da Amazônia (0°41'29" N, 53°28'41" O), e dois sítios situam-se na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Iratapuru (0°19'05" N, 52°43'29" O) (Figura 1).

Figura 1 – Localização e delineamento amostral das áreas de estudo na Amazônia Oriental, Brasil.



Fonte: Autores (2025).

Nota: (A) Delimitação das áreas protegidas de estudo, representadas por diferentes cores conforme a legenda da figura, incluindo o Parque Estadual Ambiental das Árvores Gigantes da Amazônia e a Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Iratapuru. (1) Representação esquemática do delineamento amostral, ilustrando a disposição dos conglomerados amostrais centrados em uma árvore gigante de referência e a orientação das subparcelas ao longo das direções cardeais. (2) Arranjo espacial dos conglomerados amostrais dentro de cada área de estudo. (B) Mapa de referência regional indicando a localização das áreas de estudo no norte do Brasil (moldura preta). (C) Mapa do Brasil mostrando o contexto geográfico da região de estudo na América do Sul.

Ambas as áreas se encontram no domínio da Floresta Ombrófila Densa Amazônica, sob clima classificado como Af, segundo a classificação de Köppen, caracterizado por regime equatorial úmido, com elevada pluviosidade ao longo do ano, temperaturas médias anuais superiores a 25 °C e precipitação anual geralmente acima de 2.500 mm (Alvares *et al.*, 2013).

2.2 Coleta de dados

2.2.1 Inventário florístico

Em cada sítio de estudo foi adotado um delineamento amostral em conglomerados (amostragem em clusters). Foram estabelecidos três conglomerados amostrais por sítio, cada um centrado em uma árvore gigante, utilizada como ponto de referência central (Figura 1A). Cada conglomerado foi composto por quatro subparcelas retangulares dispostas nas quatro direções cardeais (norte, leste, sul e oeste), com dimensões de 20 × 50 m (1.000 m²; 0,1 ha).

Esse delineamento resultou em 12 subparcelas por sítio e em uma área amostrada total de 1,2 ha por sítio, totalizando 6,0 ha nos cinco sítios estudados. A utilização de subparcelas de 20 × 50 m segue as diretrizes metodológicas do Serviço Florestal Brasileiro (SFB/IFN) (Brasil, 2021) e representa uma estratégia amostral operacionalmente eficiente e cientificamente robusta para florestas amazônicas, especialmente em condições de acesso limitado e relevo complexo. Quando aplicada em um delineamento em conglomerados centrado em árvores de grande porte, essa dimensão de parcela assegura adequada representação da estrutura florestal e da biomassa acima do solo, mantendo a viabilidade operacional em campo.

Foram mensurados todos os indivíduos lenhosos com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 10 cm, limiar amplamente adotado em inventários florestais tropicais voltados à avaliação da estrutura florestal e da biomassa acima do solo. A altura das árvores foi estimada com auxílio de hipsômetro, exceto para as árvores gigantes que serviram como referência central dos conglomerados, cujas alturas foram obtidas a partir de dados LiDAR (*Light Detection and Ranging*) (Gorgens *et al.*, 2019). Classes de diâmetro inferiores não foram incluídas nas análises por contribuírem menos para a biomassa total e por serem mais comumente utilizadas em estudos de dinâmica florestal e regeneração, os quais, embora relevantes, não constituíram o foco principal deste trabalho.

A identificação botânica foi realizada com o apoio de parataxonomistas locais experientes, com base em características dendrológicas, tais como folhas, forma da copa, tronco e casca. Os nomes científicos e as famílias botânicas foram validados por meio da base de dados Flora e Funga do Brasil (<https://reflora.jbrj.gov.br/reflora/>, acesso em 6 ago. 2025). As coordenadas geográficas de cada indivíduo foram registradas com receptor GPS (Garmin 65 CSx; Garmin Ltd., Olathe, KS, EUA).

2.2.2 Amostragem e análise de solo

A amostragem de solo seguiu as recomendações da EMBRAPA, que indicam a coleta mínima de oito amostras simples por subparcela, posteriormente combinadas em uma amostra composta representativa (Coelho, 2003). Cada subparcela foi subdividida em quadrantes de 25 m², dos quais oito foram selecionados de forma sistemática para a coleta de solo na camada de 0–20 cm. As amostras simples foram homogeneizadas, formando uma amostra composta representativa de cada subparcela (Guaçoni *et al.*, 2017). As análises físicas e químicas foram realizadas nos Laboratórios de Solos da EMBRAPA dos estados do Amapá e do Pará, seguindo os protocolos descritos por Teixeira *et al.* (2017).

2.2.3 Estimativa de biomassa

A estimativa da biomassa acima do solo foi realizada por meio de modelos alométricos regionais implementados no pacote BIOMASS (versão 2.2.4-1) (Réjou-Méchain *et al.*, 2017). Foi utilizada a equação alométrica proposta por Chave *et al.* (2014), que incorpora como variáveis independentes o diâmetro à altura do peito (DBH, em cm), a altura da árvore (H, em m) e a densidade da madeira (WD, em g cm⁻³), expressa da seguinte forma: $AGB = 0,0673 \times (WD \times DBH^2 \times H)^{0,976}$, em que AGB representa a biomassa acima do solo de cada árvore (em kg). A biomassa total de cada unidade amostral foi posteriormente convertida para biomassa por área (Mg ha⁻¹), considerando a área efetivamente amostrada em cada parcela.

2.2.4 Análise de dados

Para avaliar a relação entre a biomassa de árvores com DAP ≥ 70 cm, a diversidade florística geral (riqueza de espécies e índice de Shannon) e a estrutura florestal (densidade de indivíduos, em indivíduos ha⁻¹), foi aplicado o coeficiente de correlação de Spearman.

A associação entre a composição florística e os atributos edáficos ao longo dos sítios foi investigada por meio de Análise de Redundância (RDA). Essa técnica de ordenação multivariada combina elementos da Análise de Componentes Principais com regressão linear múltipla (Legendre; Legendre, 2012), permitindo a avaliação simultânea de múltiplos atributos do solo como variáveis explicativas da variação na composição florística entre parcelas. A matriz de abundância de espécies arbóreas foi construída com base no número de indivíduos lenhosos por parcela e transformada pelo método de Hellinger (Legendre; Gallagher, 2001).

As variáveis edáficas contínuas foram padronizadas (média = 0; desvio padrão = 1), a fim de garantir comparabilidade entre escalas. Para reduzir a multicolinearidade entre os preditores, foi aplicado um procedimento de seleção progressiva (forward selection), baseado em significância estatística ($p < 0,05$), utilizando a função `forward.sel` do pacote `adespatial` (versão 0.3-28) (Dray *et al.*, 2016). A RDA foi conduzida por meio da função `rda()` do pacote `vegan` (versão 2.7-2) (Oksanen *et al.*, 2019). A significância dos eixos canônicos e das variáveis explicativas foi testada por permutações (999 iterações). O coeficiente de determinação ajustado (R^2 ajustado) foi utilizado para quantificar o poder explicativo do modelo.

Para avaliar se as características físicas e químicas do solo influenciaram a variação da biomassa de árvores de grande porte, foi inicialmente ajustado um Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição Gama e função de ligação logarítmica, apropriado para dados contínuos e estritamente positivos. A partir do modelo completo, as variáveis edáficas foram selecionadas por meio de um procedimento *stepwise* bidirecional baseado no Critério de Informação de Akaike (AIC), com o objetivo de reduzir a colinearidade entre preditores e evitar o sobreajuste do modelo (Burnham; Anderson, 2002). Foram utilizadas as funções `glm()` e `step()` do pacote `stats` (R Core Team, 2024).

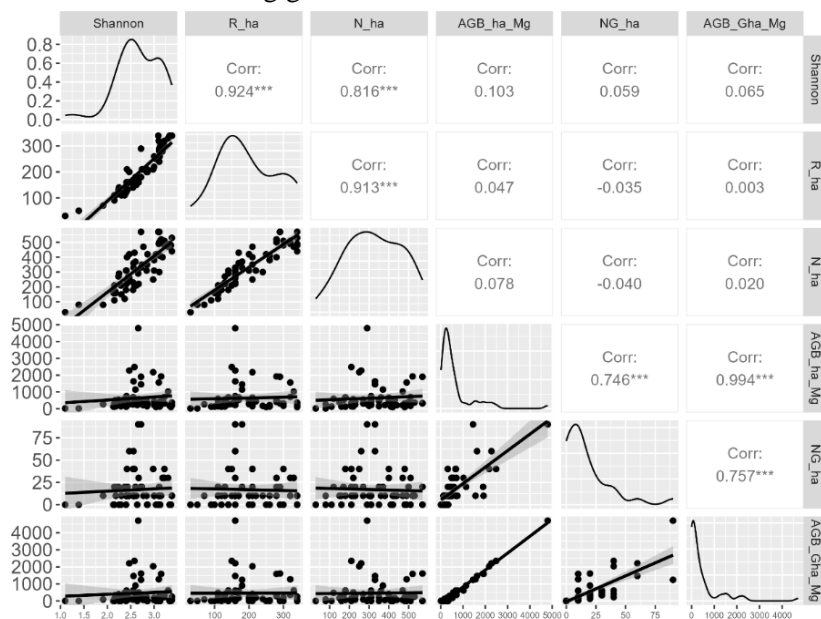
As variáveis selecionadas foram posteriormente empregadas no ajuste de um Modelo Aditivo Generalizado (GAM) com família Gaussiana, que incorpora funções de suavização (splines) para modelar relações não lineares entre atributos do solo e biomassa arbórea (Wood, 2017). Essa abordagem não impõe uma forma funcional rígida às relações analisadas, oferecendo maior flexibilidade para a descrição de padrões ecológicos complexos (Guisan; Zimmermann, 2000). O modelo foi ajustado utilizando a função `gam()` do pacote `mgcv` (versão 1.9-4) (Wood, 2017). A análise considerou apenas parcelas com valores positivos de biomassa de árvores de grande porte, sendo excluídas 17 parcelas com valor zero, de modo a atender às premissas da distribuição Gama e concentrar a inferência em áreas com ocorrência efetiva desses indivíduos.

3 RESULTADOS

Foram registrados, nas áreas amostradas, 101 indivíduos arbóreos de grande porte (DAP ≥ 70 cm), pertencentes a 52 espécies distribuídas em 21 famílias botânicas, sendo um indivíduo não identificado. Esses indivíduos apresentaram valores de DAP variando entre 70,03 e 321,49 cm, e alturas entre 11 e 79 m. A biomassa individual variou de aproximadamente 0,002 a 0,209 Mg. Um resumo dos atributos estruturais desses indivíduos é apresentado na Tabela A1.

Os resultados indicam que a biomassa, especialmente a biomassa associada às árvores de grande porte, depende mais fortemente da abundância desses indivíduos ($r = 0,75$; $p < 0,001$) do que da diversidade florística total (Figura 2). Esse resultado era esperado, uma vez que o acúmulo de biomassa está diretamente relacionado ao número de indivíduos de grande porte presentes nas parcelas amostradas. Observou-se, ainda, uma forte correlação entre a biomassa de árvores de grande porte e a biomassa total da floresta ($r = 0,99$; $p < 0,001$), evidenciando que um número reduzido de indivíduos concentra uma parcela substancial do estoque total de biomassa nos sítios avaliados.

Figura 2 – Correlação entre diversidade, estrutura da vegetação e biomassa em sítios com ocorrência de árvores gigantes na Amazônia Oriental, Brasil.



Fonte: Autores (2025).

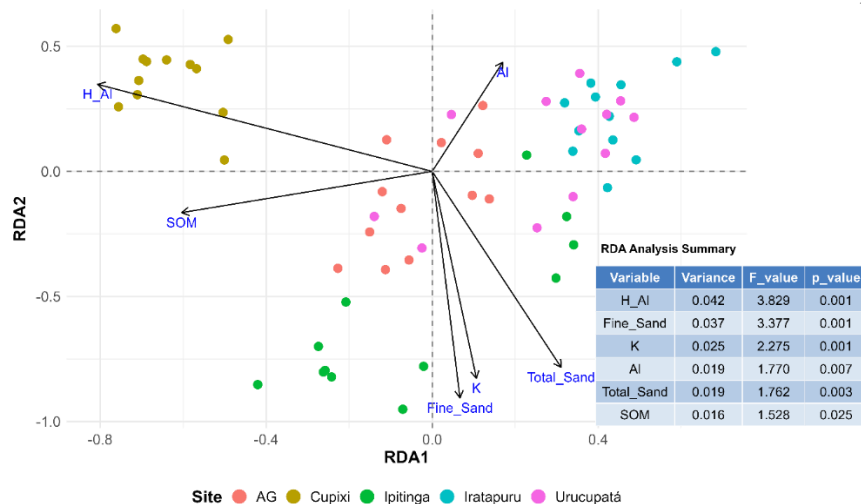
Nota: Correlações entre o índice de diversidade de Shannon, a riqueza total de espécies por hectare (R_ha), a densidade total de árvores por hectare (N_ha), a biomassa acima do solo

total por hectare (AGB_ha_Mg; Mg ha⁻¹), a densidade de árvores de grande porte por hectare (NG_ha) e a biomassa acima do solo de árvores de grande porte por hectare (AGB_Gha_Mg; Mg ha⁻¹) nos sítios com ocorrência de árvores gigantes na Amazônia Oriental (Pará e Amapá, Brasil). Os níveis de significância são indicados da seguinte forma: *** p < 0,001.

A hiperdominância da biomassa foi impulsionada por um número reduzido de espécies. Considerando todos os sítios avaliados, seis espécies foram responsáveis por uma parcela desproporcional da biomassa acima do solo por hectare entre as árvores de grande porte: *Swartzia polyphylla* (n = 1), *Dinizia excelsa* (n = 4), *Inga auristellae* (n = 2), *Terminalia amazonia* (n = 3), *Inga* sp. (n = 4) e *Bertholletia excelsa* (n = 6) (Tabela A1). Embora representadas por poucos indivíduos, essas espécies contribuíram de forma expressiva para a biomassa total, evidenciando o caráter espécie-específico da hiperdominância da biomassa. Esse padrão é reforçado pela distribuição da biomassa acima do solo em nível de sítio, a qual demonstra a contribuição desproporcional de um pequeno número de indivíduos de grande porte para a biomassa total (Figura A1).

Com o objetivo de aprofundar a investigação sobre os fatores ambientais associados à composição florística, a Análise de Redundância (RDA) revelou que seis variáveis edáficas, acidez potencial (H⁺ + Al³⁺), teor de areia fina, potássio (K⁺), alumínio (Al³⁺), areia total e matéria orgânica do solo (SOM), explicaram conjuntamente 21,5% da variação na composição de espécies arbóreas (Figura 3), com coeficiente de determinação ajustado (R² ajustado) de 12,6%. Os eixos canônicos (RDA1 e RDA2) representaram os principais gradientes edáficos entre as parcelas. O eixo RDA1 esteve associado a menores concentrações de H⁺ + Al³⁺ e de SOM, e a maiores teores de Al³⁺, K⁺, areia total e areia fina. Em contraste, o eixo RDA2 esteve relacionado a maiores concentrações de H⁺ + Al³⁺ e Al³⁺, e a menores valores de SOM, K⁺, areia fina e areia total.

Figura 3 - Análise de Redundância (RDA) da composição florística em função de variáveis edáficas em sítios amazônicos localizados nos estados do Pará e do Amapá, Brasil.



Fonte: Autores (2025).

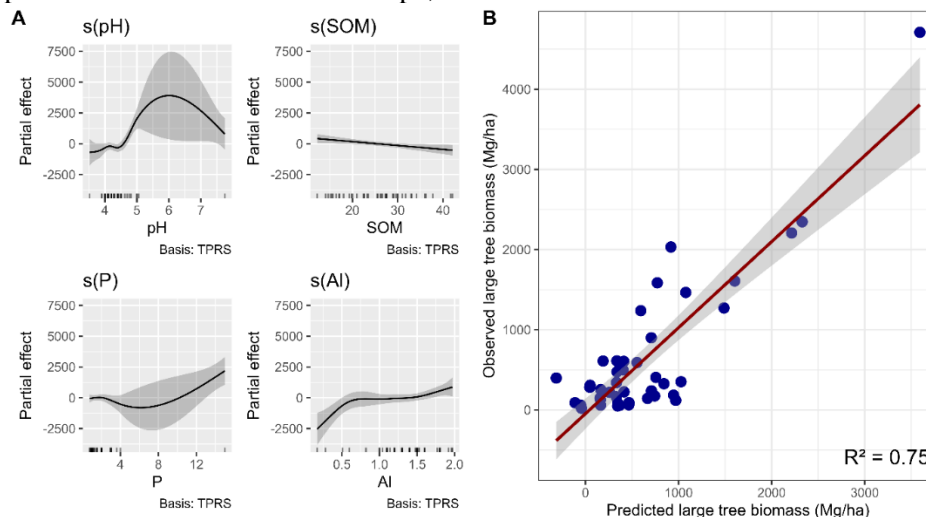
Nota: A ordenação baseia-se em uma matriz de abundância de espécies arbóreas transformada pelo método de Hellinger. A tabela associada resume as variáveis edáficas retidas pelo procedimento de seleção progressiva (forward selection), incluindo a proporção da variância explicada, F-values e P-values para cada atributo. H_Al = acidez potencial (H⁺

+ Al^{3+}); Fine_Sand = areia fina; K = potássio (K^+); Al = alumínio (Al^{3+}); Total_Sand = areia total; e SOM = matéria orgânica do solo.

Todas as variáveis selecionadas foram estatisticamente significativas na análise, de acordo com os testes de permutação do procedimento de seleção progressiva (forward selection) aplicado na RDA, indicando a presença de gradientes ambientais que afetam a composição de espécies arbóreas. Entre os sítios analisados, o Cupixi destacou-se por sua forte associação com o gradiente de acidez potencial ($\text{H}^+ + \text{Al}^{3+}$), posicionando-se no extremo negativo do eixo RDA1. Todas as variáveis selecionadas apresentaram significância estatística individual, reforçando que os fatores edáficos desempenham papel central na conformação da estrutura e da composição florística da área estudada.

O Modelo Aditivo Generalizado (GAM) indicou efeitos não lineares significativos do pH do solo, da matéria orgânica do solo (SOM), do fósforo (P) e do alumínio (Al^{3+}) sobre a biomassa de árvores de grande porte ($\text{DAP} \geq 70$ cm), com diferentes graus de suavização e suporte estatístico (Tabela A4). O modelo explicou 74,6% da variância total (pseudo- R^2 ajustado = 0,631), demonstrando bom ajuste aos dados (Figura 4).

Figura 4 - Efeitos suavizados das variáveis edáficas pH ($p = 0,00107$), SOM ($p = 0,01410$), P ($p = 0,00426$) e Al ($p = 0,00235$) sobre a biomassa de árvores de grande porte ($\text{DAP} \geq 70$ cm) na Amazônia Oriental, de acordo com o Modelo Aditivo Generalizado (GAM) ajustado para os estados do Pará e do Amapá, Brasil.



Fonte: Autores (2025).

Nota: Em (A), são apresentados os efeitos não lineares de cada atributo do solo sobre a biomassa (Mg ha^{-1}), enquanto (B) Mostra a relação entre os valores observados e os valores preditos. A linha vermelha representa os valores estimados pelo GAM, e a área sombreada em cinza indica o intervalo de confiança de 95%. O modelo explicou 74,6% da variância total (pseudo- R^2 ajustado = 0,631).

As respostas não lineares estimadas pelo GAM revelaram faixas funcionais bem definidas para as principais variáveis edáficas (Tabela A5). A biomassa de árvores de grande porte aumentou dentro de uma faixa de pH do solo de aproximadamente 3,52 a 6,17, indicando condições ótimas de acidez leve a moderada. A biomassa também apresentou resposta marginal positiva à disponibilidade de fósforo entre 1,60 e 6,50 mg kg^{-1} , a partir da qual a resposta tendeu à estabilização, em vez de declínio. O alumínio apresentou efeito positivo dentro de uma faixa intermediária (0,73–1,42 cmolc kg^{-1}), sugerindo a existência de uma janela de tolerância característica de espécies adaptadas a solos amazônicos ácidos, em vez de um simples limiar

de toxicidade. Por sua vez, a matéria orgânica do solo não apresentou um limiar bem definido nem uma resposta monotônica, indicando influência fraca ou não linear sobre a biomassa de árvores de grande porte.

4 DISCUSSÃO

4.1 Controles edáficos sobre a biomassa de árvores de grande porte

A biomassa total apresentou forte associação com a abundância de árvores de grande porte, confirmando o padrão de hiperdominância da biomassa na Amazônia (Slik *et al.*, 2013). Esse fenômeno reflete a contribuição desproporcional de um número reduzido de indivíduos para os estoques totais de biomassa, indicando que árvores emergentes exercem papel estrutural central na estabilidade e no funcionamento dos ecossistemas florestais tropicais (Lutz *et al.*, 2018; Guisan; Zimmermann, 2000). Em alguns sítios, um único indivíduo foi responsável por até 82% da biomassa viva, corroborando estudos que destacam a relevância das árvores de grande porte como reservatórios-chave de carbono e reguladoras da dinâmica florestal (Lima *et al.*, 2025).

A acidez potencial, o teor de areia fina, o potássio, o alumínio, a areia total e a matéria orgânica do solo explicaram uma proporção estatisticamente significativa, porém moderada, da variação na composição florística (Figura 3). Embora a variância explicada pela Análise de Redundância (RDA) tenha sido relativamente baixa, esse resultado é esperado em florestas tropicais altamente diversas, nas quais a elevada heterogeneidade ambiental, processos demográficos estocásticos e interações bióticas não mensuradas limitam o poder explicativo de métodos de ordenação constrangida. Nesse contexto, os gradientes edáficos identificados devem ser interpretados como eixos dominantes de filtragem ambiental, e não como determinantes exaustivos da estrutura das comunidades arbóreas.

Esse padrão reflete a fertilidade intrinsecamente baixa da maioria dos solos amazônicos (Stephenson *et al.*, 2014), condição que limita tanto a diversidade quanto o crescimento das espécies, em consonância com estudos que evidenciam a influência direta das propriedades edáficas sobre a composição e a distribuição das espécies arbóreas (Quesada *et al.*, 2012; Luizão *et al.*, 2009; Quesada *et al.*, 2010). A forte associação do sítio Cupixi com a acidez potencial ($H^+ + Al^{3+}$) sugere que níveis mais elevados de acidez do solo podem atuar como um filtro ambiental restritivo, contribuindo para a menor composição florística observada nesse sítio (Figura 3). Tais condições podem limitar o recrutamento e a coexistência de espécies, especialmente daquelas menos tolerantes a substratos ácidos e ricos em alumínio.

Entre os atributos analisados, o pH do solo destacou-se como um dos preditores mais relevantes da biomassa de árvores de grande porte. Essa tendência pode ser explicada pelo papel do pH na regulação da disponibilidade de nutrientes essenciais (Sayer; Banin *et al.*, 2016; Mccauley; Jones; Jacobsen, 2009). Esse padrão é consistente com estudos que relatam uma associação entre menor acidez do solo e maior produção de biomassa acima do solo (Poggio *et al.*, 2021; Van Der Sande *et al.*, 2018), uma vez que o pH influencia diretamente a disponibilidade de nutrientes essenciais (Sayer; Banin *et al.*, 2016; Hornink *et al.*, 2025). Em escala amazônica, isso sugere que áreas inseridas nessa faixa de acidez podem atuar como hotspots de produtividade, nos quais variações relativamente pequenas na química do solo induzem respostas substanciais na biomassa florestal.

O fósforo total apresentou efeito marginal positivo sobre a biomassa de árvores de grande porte, após o qual a resposta tendeu à estabilização, indicando a existência de uma faixa funcional de resposta, e não de um único valor limiar. Esse resultado está de acordo com estudos que apontam o fósforo como um dos principais fatores edáficos associados à produção de madeira grossa e à biomassa em florestas amazônicas (Quesada *et al.*, 2012). Assim, a faixa de

fósforo identificada neste estudo sugere que o reservatório de fosfato do solo desempenha papel fundamental na sustentação do crescimento de árvores de grande porte sob condições de limitação nutricional.

A região de estudo encontra-se predominantemente sobre Latossolos e Argissolos distróficos (Isa *et al.*, 2023; IBGE, 2004), solos tipicamente oxídicos, caracterizados por baixa disponibilidade de fósforo, baixa capacidade de troca de cátions (CTC) e elevados teores de alumínio (Stephenson *et al.*, 2014). Essas condições restringem a disponibilidade de nutrientes e explicam a forte influência do fósforo sobre a variação da biomassa. A faixa de fósforo identificada neste estudo representa, portanto, uma janela de disponibilidade ótima, capaz de sustentar o crescimento de árvores de grande porte mesmo em solos altamente intemperizados.

O alumínio apresentou efeito marginal positivo sobre a biomassa dentro de uma faixa intermediária de concentração, indicando tolerância fisiológica, e não apenas toxicidade. Essa resposta sugere a presença de mecanismos adaptativos em espécies arbóreas amazônicas que habitam solos ácidos. Estudos indicam que plantas tolerantes ao alumínio podem alterar a composição da parede celular e ativar mecanismos de sequestro intracelular, reduzindo seus efeitos tóxicos (IBGE, 2008). Essa tolerância pode favorecer o desempenho de espécies adaptadas a ambientes ácidos, particularmente espécies heliófilas, para as quais o alumínio já foi associado positivamente ao crescimento (Kochian *et al.*, 2015). Em conjunto, esses resultados indicam que parte da flora amazônica desenvolveu estratégias adaptativas que permitem a persistência e o crescimento sob condições edáficas ácidas e ricas em alumínio.

A relação com a matéria orgânica do solo (SOM) manteve-se relativamente estável ao longo do gradiente, indicando que, apesar de seu papel central na fertilidade, ela não se configurou como uma variável limitante para a biomassa. A SOM funciona como um reservatório estratégico de nutrientes tanto para as plantas quanto para os microrganismos (Reategui-Betancourt *et al.*, 2025). Sua manutenção depende fortemente do aporte de serapilheira e dos processos de decomposição, os quais são regulados pela qualidade do material depositado e pelas condições ambientais (Poggio *et al.*, 2021). Entretanto, a dinâmica de produção e decomposição da serapilheira em ecossistemas florestais tropicais é complexa e ainda pouco compreendida (Lange *et al.*, 2024). Essa estabilidade sugere que a biomassa das árvores de grande porte responde menos a flutuações de curto prazo na MOS e mais a processos de longo prazo relacionados à ciclagem de nutrientes, mecanismos-chave que sustentam a resiliência dos ecossistemas amazônicos.

Por fim, é importante ressaltar que os resultados devem ser interpretados considerando as limitações do delineamento amostral. As conclusões não podem ser extrapoladas para toda a bacia Amazônica, em razão da cobertura espacial restrita, da amostragem em conglomerados centrada em árvores de grande porte e da elevada heterogeneidade ambiental que caracteriza a região. Fatores como microtopografia, regime hidrológico, histórico de distúrbios e conectividade da paisagem não foram explicitamente considerados e podem modificar as relações entre solo e biomassa em outros contextos. Assim, os padrões identificados representam respostas ecológicas específicas dos sítios estudados, inseridos em uma região reconhecida como hotspot de ocorrência de árvores de grande porte.

4.2 Limitações e perspectivas para pesquisas futuras

Este estudo avança na compreensão dos controles edáficos sobre a biomassa de árvores de grande porte; entretanto, também evidencia lacunas metodológicas e conceituais relevantes, que representam importantes oportunidades para pesquisas futuras.

A biomassa acima do solo foi estimada por meio de equações alométricas pantropicais, amplamente recomendadas para estudos comparativos em florestas tropicais, mas que podem não capturar plenamente a variabilidade estrutural local, especialmente no caso de árvores

extremamente grandes. Investigações futuras que integrem modelos alométricos calibrados localmente, medições repetidas de altura e dados LiDAR terrestre ou aerotransportado de alta resolução poderão reduzir substancialmente as incertezas nas estimativas de biomassa e aprimorar a representação de árvores gigantes em avaliações de carbono.

Os valores de densidade da madeira foram obtidos a partir de bases de dados globais, sendo utilizados valores médios em nível de espécie ou de gênero quando informações específicas não estavam disponíveis. Embora essa abordagem esteja de acordo com as melhores práticas atuais, ela reforça a necessidade de ampliar medições de densidade da madeira em campo nas florestas amazônicas, especialmente para espécies dominantes e hiperdominantes que contribuem de forma desproporcional para a biomassa total.

O delineamento amostral constitui outro desafio metodológico. As subparcelas relativamente pequenas utilizadas neste estudo podem não captar adequadamente a extensão espacial, as interações competitivas e os efeitos de vizinhança associados às árvores de grande porte, cujas copas e sistemas radiculares operam em escalas superiores às unidades convencionais de inventário florestal. A combinação de parcelas permanentes de maior dimensão com abordagens espacialmente explícitas pode aprimorar a compreensão da dinâmica de árvores de grande porte em paisagens ambientalmente heterogêneas.

De forma mais ampla, os resultados evidenciam uma lacuna metodológica importante: atualmente não existe um protocolo padronizado especificamente voltado ao estudo de árvores gigantes em florestas amazônicas. A maioria dos métodos de inventário florestal é orientada para a caracterização da estrutura média do povoamento, e não para o crescimento, a mortalidade e o papel ecológico de indivíduos extremamente grandes. O desenvolvimento de protocolos específicos para o monitoramento de árvores gigantes representa um passo fundamental para aprimorar as estimativas de biomassa e aprofundar a compreensão da dinâmica do carbono florestal.

Além disso, os processos hidrológicos não foram avaliados explicitamente neste estudo e podem atuar como filtros ecológicos relevantes nas paisagens amazônicas. A integração de dados edáficos e hidrológicos, aliada a uma seleção mais ampla de sítios que inclua áreas onde árvores gigantes são raras ou ausentes, será essencial para avançar em uma compreensão mais abrangente dos fatores que controlam a ocorrência de árvores de grande porte em toda a Amazônia.

5 CONCLUSÕES

Para além de associações gerais, os resultados deste estudo identificam condições edáficas quantitativas associadas à biomassa acima do solo de árvores de grande porte. A biomassa dessas árvores aumentou em solos ácidos a moderadamente ácidos, especialmente dentro da faixa de pH do solo entre 3,52 e 6,17, sob níveis de fósforo disponível entre 1,60 e 6,50 mg kg⁻¹, e em concentrações intermediárias de alumínio entre 0,73 e 1,42 cmolc kg⁻¹. Esses limiares indicam que as árvores de grande porte não estão distribuídas de forma aleatória ao longo dos gradientes edáficos e sugerem que a filtragem edáfica desempenha papel relevante na estruturação dos padrões de biomassa.

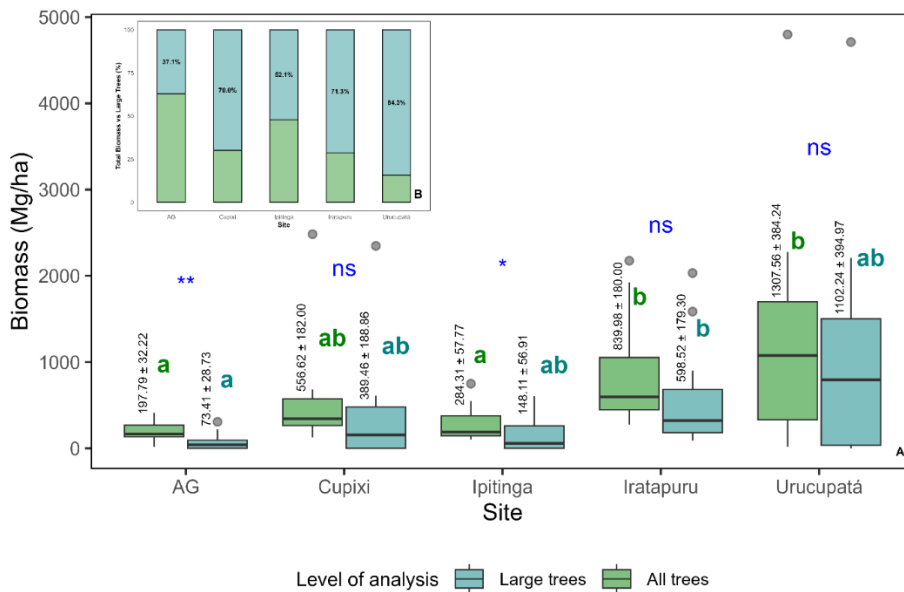
Sob a perspectiva do manejo e da conservação, esses achados fornecem critérios operacionalmente relevantes para a identificação de áreas com maior potencial de manutenção de populações de árvores de grande porte e de elevados estoques de biomassa. Florestas que ocorrem sob essas condições edáficas podem representar alvos prioritários para o planejamento da conservação, para a implementação de práticas de manejo florestal de baixo impacto e para estratégias de restauração voltadas à preservação da complexidade estrutural e da capacidade de armazenamento de carbono.

Em síntese, a biomassa de árvores de grande porte na Amazônia resulta da interação entre a composição edáfica e as respostas funcionais das espécies ao longo dos gradientes de solo. Essa relação evidencia o papel do solo como componente estruturante da heterogeneidade ecológica e reforça a necessidade de incorporar parâmetros edáficos em modelos preditivos e em políticas de manejo e conservação voltadas à manutenção de florestas tropicais de alta biomassa.

APÊNDICE A

A biomassa de todas as árvores e a biomassa das árvores de grande porte também apresentaram variações significativas entre os sítios avaliados, seguindo um padrão semelhante (Figura A1). Ao comparar esses dois níveis dentro de cada sítio, não foram observadas diferenças estatisticamente significativas entre os valores médios de biomassa de todas as árvores e aqueles referentes apenas às árvores de grande porte nos sítios Urucupatá, Iratapuru e Cupixi. Esse resultado reforça a ideia de que, nessas localidades, as árvores de grande porte concentram uma parcela expressiva da biomassa armazenada.

Figura A1 - A biomassa de todas as árvores e a biomassa das árvores de grande porte apresentaram variação significativa entre os sítios avaliados, seguindo um padrão semelhante.



Fonte: Autores (2025).

Nota: Em (A), os diagramas de caixa (boxplots) ilustram a distribuição da biomassa de todas as árvores e das árvores de grande porte em cada sítio, com indicação dos valores médios de biomassa e de sua variabilidade associada (desvio padrão). Letras minúsculas (a, b) distinguem os sítios de acordo com diferenças estatísticas. Asteriscos indicam os níveis de significância estatística (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$), e ns indica diferença não significativa ($p \geq 0,05$). Na comparação entre os dois componentes de biomassa dentro de cada sítio, não foram observadas diferenças estatisticamente significativas entre a biomassa média de todas as árvores e a biomassa das árvores de grande porte nos sítios Urucupatá, Iratapuru e Cupixi. Em (B), é apresentada a proporção da biomassa acima do solo representada pelas árvores de grande porte, expressa como porcentagem da biomassa total de todas as árvores. Esse resultado reforça a ideia de que, nessas localidades, as árvores de grande porte são responsáveis por uma parcela substancial da biomassa armazenada.

A importância relativa das árvores de grande porte na composição da biomassa florestal variou consideravelmente entre os sítios avaliados. Em Urucupatá, 84,3% da biomassa total de todas as árvores foi atribuída às árvores de grande porte, seguido por Iratapuru (71,3%), Cupixi (70,0%) e Ipitinga (52,1%). Esses resultados indicam que, em alguns sítios, as árvores de grande porte desempenham papel dominante na estrutura e na acumulação da biomassa florestal.

Tabela A1 - Síntese das espécies de árvores de grande porte (DAP \geq 70 cm) registradas nos sítios amazônicos estudados. Para cada espécie, são apresentadas a família taxonômica, o número de indivíduos (N), a densidade (ind. ha⁻¹), o diâmetro médio à altura do peito (DBH \pm SD), a altura média (H \pm SD) e a biomassa acima do solo (AGB \pm SD, Mg ha⁻¹).

Espécies	Família	N (Indivíduos)	Densidade (ind. ha ⁻¹)	DBH (cm)	Altura (m)	AGB (Mg ha ⁻¹)
<i>Andira</i> sp.	Fabaceae	1	0,167	79,6	33	0,001
<i>Aspidosperma carapanauba</i>	Apocynaceae	1	0,167	79,6	47	0,002
<i>Aspidosperma paraensis</i>	Apocynaceae	1	0,167	88,5	34	0,002
<i>Bertholletia excelsa</i>	Lecythidaceae	6	1	164,4 \pm 65,3	48 \pm 11,3	0,009 \pm 0,009
<i>Bowdichia nitida</i>	Fabaceae	3	0,5	85,6 \pm 17,4	20,3 \pm 15	0,001 \pm 0,001
<i>Bowdichia virgilioides</i>	Fabaceae	1	0,167	95,5	35	0,002
<i>Brosimum parinarioides</i>	Moraceae	2	0,333	94,7 \pm 27,7	35,5 \pm 3,5	0,002 \pm 0,001
<i>Caryocar villosum</i>	Caryocaraceae	3	0,5	131,7 \pm 54,1	37,7 \pm 16,3	0,005 \pm 0,005
<i>Cedrelinga cateniformis</i>	Meliaceae	2	0,333	101,1 \pm 41,6	59,5 \pm 7,8	0,003 \pm 0,002
<i>Chrysophyllum lucentifolium</i>	Sapotaceae	1	0,167	79,6	33	0,001
<i>Corythophora riSOMa</i>	Lecythidaceae	1	0,167	90,7	18	0,001
<i>Coutarea hexandra</i>	Rubiaceae	1	0,167	79,6	47	0,001
<i>Dinizia excelsa</i>	Fabaceae	4	0,667	197,8 \pm 34,5	59,2 \pm 16,4	0,017 \pm 0,007
<i>Dipteryx odorata</i>	Fabaceae	2	0,333	130,8 \pm 27,5	46,5 \pm 7,8	0,006 \pm 0,001
<i>Enterolobium schomburgkii</i>	Fabaceae	3	0,5	88,1 \pm 18,1	37,7 \pm 16,2	0,002 \pm 0,000
<i>Eschweilera apiculata</i>	Lecythidaceae	2	0,333	85,9 \pm 9,0	48,5 \pm 2,1	0,002 \pm 0,001
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	1	0,167	111,4	52	0,002
<i>Geissospermum sericeum</i>	Apocynaceae	1	0,167	71,6	45	0,002
<i>Goupia glabra</i>	Goupiaceae	6	1	90,2 \pm 13,3	39,5 \pm 9	0,002 \pm 0,001
<i>Guarea carinata</i>	Meliaceae	1	0,167	75,4	46	0,001
<i>Inga auristellae</i>	Fabaceae	2	0,333	189,9 \pm 160,5	43,5 \pm 13,4	0,012 \pm 0,015
<i>Inga</i> sp.	Fabaceae	4	0,667	176,6 \pm 99,6	42,8 \pm 9,1	0,009 \pm 0,009
<i>Inga striata</i>	Fabaceae	1	0,167	73,2	48	0,001
<i>Laetia procera</i>	Salicaceae	1	0,167	109,8	62	0,004
<i>Lecythis lurida</i>	Lecythidaceae	1	0,167	79,6	47	0,002
<i>Manilkara paraensis</i>	Sapotaceae	2	0,333	84,4 \pm 15,8	48 \pm 2,8	0,003 \pm 0,001
<i>Maquira sclerophylla</i>	Moraceae	1	0,167	144,8	41	0,004
<i>Minuartia guianensis</i>	Coulaceae	1	0,167	95,5	60	0,004

Tabela A1 – Síntese das espécies de árvores de grande porte ($DAP \geq 70$ cm) registradas nos sítios amazônicos estudados. Para cada espécie, são apresentadas a família taxonômica, o número de indivíduos (N), a densidade (ind. ha^{-1}), o diâmetro médio à altura do peito (DBH \pm SD), a altura média (H \pm SD) e a biomassa acima do solo (AGB \pm SD, Mg ha^{-1}).

(Continua)

Espécies	Família	N (Indivíduos)	Densidade (ind. ha^{-1})	DBH (cm)	Altura (m)	AGB (Mg ha^{-1})
<i>Myrciaria floribunda</i>	Myrtaceae	5	0,833	141,2 \pm 21,2	40,6 \pm 2,3	0,005 \pm 0,002
N.I	N.I	2	0,333	75,3 \pm 6,1	39,5 \pm 10,6	0,001 \pm 0,001
<i>Nadenanthera peregrina</i>	Fabaceae	1	0,167	124,1	54	0,004
<i>Naucleopsis</i> sp.	Moraceae	1	0,167	157,6	42	0,006
<i>Ocotea</i> sp.	Lauraceae	1	0,167	89,1	59	0,002
<i>Parkia multijuga</i>	Fabaceae	1	0,167	102,5	36	0,001
<i>Pouteria</i> sp.	Sapotaceae	2	0,333	175,1 \pm 78,8	35 \pm 18,4	0,008 \pm 0,009
<i>Pouteria vernicosa</i>	Sapotaceae	1	0,167	79,7	47	0,002
<i>Protium altsonii</i>	Burseraceae	4	0,667	101,7 \pm 24,1	39,5 \pm 5,6	0,002 \pm 0,001
<i>Protium decandrum</i>	Burseraceae	2	0,333	140,5 \pm 78,1	37,5 \pm 10,6	0,004 \pm 0,004
<i>Protium</i> sp.	Burseraceae	1	0,167	141,6	41	0,004
<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i>	Fabaceae	4	0,667	87,3 \pm 9,4	50 \pm 11,9	0,002 \pm 0,001
<i>Qualea paraensis</i>	Vochysiaceae	2	0,333	105,2 \pm 18,2	44 \pm 8,5	0,003 \pm 0,000
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	2	0,333	95,5 \pm 22,5	49,5 \pm 3,5	0,002 \pm 0,001
<i>Swartzia polyphylla</i>	Fabaceae	1	0,167	321,5	63	0,035
<i>Tachigali myrmecophila</i>	Fabaceae	3	0,5	114,8 \pm 42,6	37,7 \pm 4,6	0,002 \pm 0,002
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	3	0,5	155,1 \pm 110,0	53,3 \pm 8,7	0,009 \pm 0,011
<i>Tetragastris panamensis</i>	Burseraceae	1	0,167	70,0	11	0,000
<i>Theobroma subincanum</i>	Malvaceae	2	0,333	149,6 \pm 56,3	41 \pm 5,7	0,004 \pm 0,003
<i>Toulicia acutifolia</i>	Sapindaceae	1	0,167	73,2	32	0,001
<i>Trattinnickia rhoifolia</i>	Burseraceae	1	0,167	80,1	33	0,001
<i>Virola</i> sp.	Myristicaceae	2	0,333	128,1 \pm 21,4	47 \pm 12,7	0,003 \pm 0,002
<i>Virola surinamensis</i>	Myristicaceae	1	0,167	144,8	41	0,003
<i>Vochysia guianensis</i>	Vochysiaceae	1	0,167	86,9	49	0,002

Fonte: Autores (2025).

Tabela A2 - Média (\pm SD) das propriedades químicas e físicas do solo nos cinco sítios de estudo. As diferenças entre os sítios foram avaliadas por meio de análise de variância (one-way ANOVA) ou do teste de Kruskal–Wallis χ^2 , com comparações post hoc de Tukey ou de Wilcoxon. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas ao nível de 95%.

Variável	AG	Cupixi	Ipitinga	Iratapuru	Urucupatá	Estatística	P-Value
pH	4,37 \pm 0,21 a	4,05 \pm 0,08 b	4,36 \pm 0,47 ab	4,33 \pm 0,21 a	4,75 \pm 1,00 a	$\chi^2 = 18,559$	<0,001
SOM	30,11 \pm 8,19 a	28,92 \pm 3,58 a	26,69 \pm 4,30 a	16,51 \pm 2,53 b	27,50 \pm 4,95 a	F = 13,716	<0,001
P	2,50 \pm 1,15 a	3,17 \pm 4,09 ab	1,37 \pm 0,59 bc	2,08 \pm 0,90 ab	1,00 \pm 0,23 c	$\chi^2 = 18,980$	<0,001
K	0,04 \pm 0,01 a	0,02 \pm 0,00 b	29,06 \pm 9,09 c	0,02 \pm 0,01 b	17,40 \pm 5,91 d	$\chi^2 = 50,764$	<0,001
Ca_Mg	0,43 \pm 0,15 a	0,08 \pm 0,08 b	0,52 \pm 0,53 ac	0,18 \pm 0,07 cd	0,17 \pm 0,15 bd	$\chi^2 = 27,973$	<0,001
Al	1,30 \pm 0,25 ab	1,30 \pm 0,19 ab	1,05 \pm 0,57 b	1,33 \pm 0,31 ab	1,60 \pm 0,32 a	F = 3,790	0,009

Tabela A2 - Média (\pm SD) das propriedades químicas e físicas do solo nos cinco sítios de estudo. As diferenças entre os sítios foram avaliadas por meio de análise de variância (one-way ANOVA) ou do teste de Kruskal–Wallis χ^2 , com comparações post hoc de Tukey ou de Wilcoxon. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas ao nível de 95%.

(Continua)

Variável	AG	Cupixi	Ipitinga	Iratapuru	Urucupatá	Estatística	P-Value
H_Al	6,72 \pm 1,44 a	7,62 \pm 1,04 a	4,03 \pm 0,68 b	3,93 \pm 1,29 b	4,61 \pm 0,61 b	F = 30,041	<0,001
CTC_pH 7	7,17 \pm 1,47 a	7,71 \pm 1,02 a	10,97 \pm 12,31 ab	4,12 \pm 1,27 b	9,68 \pm 8,95 ab	$\chi^2 = 23,145$	<0,001
BS	6,58 \pm 2,35 ab	1,08 \pm 1,16 c	28,15 \pm 31,33 a	5,00 \pm 2,63 b	24,34 \pm 35,02 ab	$\chi^2 = 28,831$	<0,001
AS	74,08 \pm 7,70 a	94,42 \pm 5,20 b	52,04 \pm 38,52 a	87,58 \pm 5,37 c	65,50 \pm 39,43 ac	$\chi^2 = 25,839$	<0,001
Clay	309,99 \pm 51,33 a	460,00 \pm 40,47 b	309,17 \pm 140,55 a	300,08 \pm 93,05 a	480,75 \pm 98,37 b	$\chi^2 = 29,459$	<0,001
Coarse_S and	337,33 \pm 49,76 a	290,83 \pm 30,92 a	298,58 \pm 117,44 a	313,75 \pm 73,10 a	255,83 \pm 131,54 a	F = 1,361	0,259
Fine_San d	124,83 \pm 16,27 a	51,83 \pm 15,40 b	240,08 \pm 122,92 c	105,50 \pm 15,80 d	174,50 \pm 124,29 acd	$\chi^2 = 33,879$	<0,001
Total_San d	462,17 \pm 59,42 ab	342,67 \pm 25,18 c	538,67 \pm 102,64 a	419,25 \pm 80,61 bc	430,33 \pm 102,44 bc	F = 9,568	<0,001
Silt	227,84 \pm 40,42 a	197,33 \pm 33,62 a	152,17 \pm 92,00 b	280,67 \pm 51,09 c	88,92 \pm 32,60 b	$\chi^2 = 38,387$	<0,001

Fonte: Autores (2025).

Tabela A3 - Abreviações, denominações completas e unidades de medida das propriedades químicas e físicas do solo analisadas no estudo. As propriedades químicas incluem pH, matéria orgânica, fósforo disponível, cátions trocáveis, capacidade de troca de cátions (CTC) em pH, saturação por bases e saturação por alumínio. As propriedades físicas correspondem às frações texturais do solo.

Abreviação	Nome completo	Unidade
pH	pH do solo (H ₂ O)	–
SOM	Matéria orgânica do solo	g kg ⁻¹
P	Fósforo disponível	mg kg ⁻¹
K	Potássio trocável	cmolc kg ⁻¹
Ca_Mg	Cálcio + magnésio	cmolc kg ⁻¹
Al	Alumínio trocável	cmolc kg ⁻¹
H_Al	Acidez potencial	cmolc kg ⁻¹
CTC_pH 7	Capacidade de troca catiônica (pH 7)	cmolc kg ⁻¹
BS	Saturação por bases	%
AS	Saturação por alumínio	%
Clay	Teor de argila	%
Silt	Teor de silte	%
Coarse_Sand	Areia grossa	%
Fine_Sand	Areia fina	%
Total_Sand	Areia total	%

Fonte: Autores (2025).

Tabela A4 - Resultados do Modelo Aditivo Generalizado (GAM) para os efeitos das variáveis edáficas sobre a biomassa de árvores de grande porte (DAP \geq 70 cm). edf = graus de liberdade efetivos; F_value = estatística F aproximada; p_value = nível de significância; desvio explicado (%) = proporção do desvio explicada pelo modelo.

Variável	edf	F_Value	p_Value	Desvio explicado (%)
pH	5,02	5,33	0,001	
SOM	1,00	6,82	0,014	
P	2,66	5,43	0,004	74.6
Al	4,43	4,75	0,002	

Fonte: Autores (2025).

Tabela A5 - Limiares quantificados e padrões de resposta das variáveis edáficas que influenciam a biomassa de árvores de grande porte, derivados da análise por Modelo Aditivo Generalizado (GAM). Os limiares foram identificados por meio da análise da primeira derivada das funções de suavização do GAM. Os intervalos de resposta positiva correspondem às faixas em que a derivada foi significativamente maior que zero, indicando aumento da biomassa de árvores de grande porte.

Variável edáfica	Limite funcional	Unidade
pH	3,52–6,17	–
P	1,60–6,50	mg kg ⁻¹
Al	0,73–1,42	cmolc kg ⁻¹
SOM	Sem limite definido	g kg ⁻¹

Fonte: Autores (2025).

REFERÊNCIAS

ALVARES, Clayton Alcarde *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 26, n. 6, p. 711–728, 2013. Disponível em: <http://143.107.18.37/material/mftandra2/ACA0225/>. Acesso em: 12 ago. 2025.

BRADFORD, Matt; MURPHY, Helen T. The importance of large-diameter trees in the wet tropical rainforests of Australia. **PLOS ONE**, v. 14, n. 5, e0208377, maio 2019. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208377>. Acesso em: 14 ago. 2025

BRASIL. Serviço Florestal Brasileiro. **Inventário Florestal Nacional (IFN): metodologia**. Brasília, DF: Serviço Florestal Brasileiro, [s.d.]. Disponível em: <https://www.gov.br/florestal/pt-br/assuntos/ifn/metodologia>. Acesso em: 31 dez. 2025.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Pará – mapa exploratório de solos em escala 1:5.000.000**. Disponível em: https://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/pedologia/mapas/. Acesso em: 14 nov. 2025.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Amapá – Mapa Exploratório de Solos em escala 1:5.000.000**. Disponível em: https://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/pedologia/mapas/unidades_da_federacao/ap_pedologia.pdf. Acesso em: 14 nov. 2025.

BURNHAM, Kenneth P.; ANDERSON, David R. Advanced Issues and Deeper Insights. In: **Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach**. New York, NY: Springer, 2002. p. 267–351.

CARVALHO, Raquel L. *et al.* Pervasive gaps in Amazonian ecological research. **Current Biology**, v. 33, n. 16, p. 3495–3504.e4, 21 ago. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.06.077>. Acesso em: 29 ago. 2025.

CHAVE, Jérôme *et al.* Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v. 20, n. 10, p. 3177–3190, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>. Acesso em: 2 set. 2025

COELHO, A. M. **Amostragem de solos: a base para aplicação de corretivos e fertilizantes**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2003. 73 p. (Comunicado Técnico).

- DRAPER, Frederick C. *et al.* Amazon tree dominance across forest strata. **Nature Ecology & Evolution**, v. 5, n. 6, p. 757–767, jun. 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01418-y>. Acesso em: 18 ago. 2025.
- DRAY, Stéphane *et al.* **adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis**. , 24 maio 2016. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>. Acesso em: 1 ago. 2025.
- ENQUIST, Brian J. *et al.* The megabiota are disproportionately important for biosphere functioning. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 699, 4 fev. 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14369-y>. Acesso em: 22 ago. 2025.
- FAUSET, Sophie *et al.* Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. **Nature Communications**, v. 6, n. 1, p. 6857, 28 abr. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms7857>. Acesso em: 22 ago. 2025.
- GORGENS, Eric Bastos *et al.* The giant trees of the Amazon basin. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 17, n. 7, p. 373–374, set. 2019. DOI: [doi:10.1002/fee.2085](https://doi.org/10.1002/fee.2085). Acesso em: 1 ago. 2025.
- GUARÇONI, André *et al.* Fundamentação teórica dos sistemas de amostragem de solo de acordo com a variabilidade de características químicas. **Terra Latinoamericana**, v. 35, n. 4, p. 343–352, dez. 2017. Disponível em: https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0187-57792017000400343&script=sci_arttext&tlng=pt. Acesso em: 19 ago. 2025.
- GUISAN, Antoine; ZIMMERMANN, Niklaus E. Predictive habitat distribution models in ecology. **Ecological Modelling**, v. 135, n. 2, p. 147–186, 5 dez. 2000. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9). Acesso em: 25 set. 2025.
- HARRIS, David J. *et al.* Large trees in tropical rain forests require big plots. **PLANTS, PEOPLE, PLANET**, v. 3, n. 3, p. 282–294, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1002/ppp3.10194>. Acesso em: 01 out. 2025.
- HORNINK, Bruna *et al.* Biomass production of tropical trees across space and time: The shifting roles of diameter growth and wood density. **Journal of Ecology**, v. 113, n. 11, p. 3141–3158, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.70147>. Acesso em: 29 ago. 2025.
- ISA, Nurrunuha *et al.* Relationship between the Floristic Composition and Soil Characteristics of a Tropical Rainforest (TRF). **Forests**, v. 14, n. 2, p. 306, fev. 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/f14020306>. Acesso em: 28 set. 2025.
- KOCHIAN, Leon V. *et al.* Plant Adaptation to Acid Soils: The Molecular Basis for Crop Aluminum Resistance. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 66, p. 571–598, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114822>. Acesso em: 31 out. 2025.
- LANGE, D. Frederik *et al.* Cycling of dissolved organic nutrients and indications for nutrient limitations in contrasting Amazon rainforest ecosystems. **Biogeochemistry**, v.

167, n. 12, p. 1567-1588, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10533-024-01187-3>. Acesso em: 8 set. 2025.

LEGENDRE, Pierre; LEGENDRE, Louis. **Numerical ecology**. Elsevier, 2012..

LEGENDRE, Pierre; GALLAGHER, Eugene D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, v. 129, n. 2, p. 271–280, 1 out. 2001. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420100716>. Acesso em: 12 ago. 2025.

LIMA, Robson Borges *et al.* Giants of the Amazon: How does environmental variation drive the diversity patterns of large trees? **Global Change Biology**, v. 29, n. 17, p. 4861–4879, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.16821>. Acesso em: 4 nov. 2025.

LIMA, Robson Borges de *et al.* **Mapping giant-tree density in the Amazon**. bioRxiv, , 1 mar. 2025. Acesso em: 5 mar. 2025. DOI: <https://doi.org/10.1101/2025.02.25.640223>. Acesso em: 31 ago. 2025.

LUIZÃO, Flávio J. *et al.* The maintenance of soil fertility in Amazonian managed systems. In: KELLER, Michael *et al.* (Orgs.). **Geophysical Monograph Series**. Washington, D. C.: American Geophysical Union, 2009. v. 186 p. 311–336. DOI: 10.029/2008GM000742. Acesso em: 07 set. 2025.

LUTZ, James A. *et al.* Global importance of large-diameter trees. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 7, p. 849–864, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12747>. Acesso em: 12 set. 2025.

MARENGO, Jose A. *et al.* Changes in climate and land use over the Amazon region: current and future variability and trends. **Frontiers in Earth Science**, v. 6, p. 228, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/feart.2018.00228>. Acesso em: 06 ago. 2025.

MCCAULEY, Ann; JONES, Clain; JACOBSEN, Jeff. **Soil pH and organic matter**. Nutrient management module, v. 8, n. 2, p. 1-12, 2009. Disponível em: <https://wwwtest.certifiedcropadviser.org/files/certifications/certified/education/self-study/exam-pdfs/38.pdf>. Acesso em: 22 set. 2025.

OKSANEN, Jari *et al.* Package ‘vegan’. **Community ecology package, version**, v. 2, n. 9, p. 1-295, 2013. Disponível em: <https://vegandevs.github.io/vegan/>. Acesso em 30 ago. 2025.

PINHO, Bruno X. *et al.* Chapter Seven - Critical role and collapse of tropical mega-trees: A key global resource. In: DUMBRELL, Alex J.; TURNER, Edgar C.; FAYLE, Tom M. (Orgs.). **Advances in Ecological Research**. Tropical Ecosystems in the 21st Century. [S.l.]: Academic Press, 2020. v. 62 p. 253–294. DOI: <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2020.01.009>. Acesso em: 13 ago. 2025.

POGGIO, Laura *et al.* SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. **SOIL**, v. 7, n. 1, p. 217–240, 14 jun. 2021. DOI: <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>. Acesso em: 03 set. 2025.

QUESADA, C. A. *et al.* Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, n. 6, p. 2203–2246, 2012. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-9-2203-2012>. Acesso em: 05 set. 2025.

QUESADA, CA *et al.* Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. **Biogeosciences**, v. 7, p. 1515–1541, 2010. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-7-1515-2010>. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-7-1515-2010>. Acesso em: 05 set. 2025.

QUESADA, Carlos Alberto *et al.* Variations in soil chemical and physical properties explain basin-wide Amazon forest soil carbon concentrations. **SOIL**, v. 6, n. 1, p. 53–88, 11 fev. 2020. DOI: <https://doi.org/10.5194/soil-6-53-2020>. Acesso em: 05 set. 2025.

R CORE TEAM. **R**: The R Project for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2025. Disponível em: <https://www.r-project.org/>. Acesso em: 25 out. 2025.

REATEGUI-BETANCOURT, Jorge Luis *et al.* Species grouping and diameter growth of trees in the Eastern Amazon: Influence of environmental factors after reduced-impact logging. **Forest Ecology and Management**, v. 578, p. 122465, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122465>. Acesso em: 27 set. 2025.

RÉJOU-MÉCHAIN, Maxime *et al.* biomass: an r package for estimating above-ground biomass and its uncertainty in tropical forests. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 9, p. 1163-1167, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12753>. Acesso em: 27 ago. 2025.

SAYER, E. J.; BANIN, L. F. Tree nutrient status and nutrient cycling in tropical forest—lessons from fertilization experiments. In: **Tropical tree physiology: Adaptations and responses in a changing environment**. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 275-297. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_13. Acesso em: 13 out. 2025.

SLIK, JW Ferry *et al.* Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. **Global ecology and biogeography**, v. 22, n. 12, p. 1261-1271, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12092>. Acesso em: 9 out. 2025.

STEPHENSON, Nathan L. *et al.* Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. **Nature**, v. 507, n. 7490, p. 90-93, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature12914>. Acesso em: 02 nov. 2025.

TEIXEIRA, P. C. *et al.* **Manual de métodos de análise de solo**. [S.l.]: Embrapa Solos, 2017. Disponível em: <https://www.embrapa.br/busca-de-publicacoes/-/publicacao/1085209/manual-de-metodos-de-analise-de-solo>. Acesso em: 3 nov. 2025.

VAN DER SANDE, Masha T. *et al.* Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. **Functional Ecology**, v. 32, n. 2, p. 461-474, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12968>. Acesso em: 23 set. 2025.

WOOD, Simon N. **Generalized additive models: an introduction with R**. Chapman and Hall/CRC, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-statistics-112723-034249>. Acesso em: 29 ago. 2025.

AGRADECIMENTOS

A Deus, minha eterna gratidão pela vida, pela saúde e por me conceder força, serenidade e propósito para concluir esta etapa tão significativa da minha formação. Sem Sua presença, nada disso seria possível.

Ao meu orientador, Professor Diego Armando Silva da Silva, registro meu profundo agradecimento pela orientação dedicada, pela confiança e pelo apoio constante desde o início do curso. Sua postura generosa, paciente e comprometida foi essencial para o desenvolvimento deste trabalho e para o meu crescimento acadêmico.

Ao meu coorientador, Jorge Luis Reategui-Betancourt, cuja presença na minha trajetória foi recente, mas profundamente marcante, agradeço pela disponibilidade, incentivo e acolhimento. Além de orientador, tornou-se um grande amigo, cuja parceria e escuta atenta fizeram toda a diferença neste percurso.

Ao Instituto Federal do Amapá (IFAP), manifesto minha sincera gratidão por oferecer uma educação pública de qualidade, inclusiva e transformadora. Foi nesta instituição que encontrei o ambiente necessário para crescer, aprender, sonhar e ampliar minhas perspectivas. A cada oportunidade vivenciada, reforçou-se em mim a certeza de que a educação tem o poder de modificar destinos.

Agradeço também a todos os meus professores, que acompanharam minha caminhada acadêmica com dedicação, paciência e incentivo. Cada ensinamento recebido, em sala de aula ou fora dela, contribuiu profundamente para a profissional e a pessoa que me tornei.

À minha família, base e alicerce da minha vida, expresso minha gratidão mais profunda. Aos meus pais, Francinete da Costa Pereira e Manoel Rodrigues Pereira, por acreditarem de forma inabalável na educação, por me apoiarem em cada escolha e por me ensinarem o valor da dedicação e da perseverança. Aos meus irmãos, Francielly e Paulo Henrique, pelo amor, companhia e incentivo constante.

Ao Grupo de Estudos em Ecologia e Manejo na Amazônia, que me acolheu desde o início da graduação e ao qual devo grande parte da minha formação acadêmica e humana. Foi nesse grupo que encontrei mentores, oportunidades e amizades valiosas. Agradeço, de forma especial, à Elisama, pela amizade construída e fortalecida ao longo dos anos.

Registro também um agradecimento cheio de carinho à minha cachorrinha Kelly, que nos deixou, mas que foi minha companheira fiel por tantos anos. Sua presença amorosa, desde os meus 12 anos, foi um conforto constante ao longo da graduação. Levo comigo a doçura da sua memória e o quanto ela iluminou meus dias nos momentos mais desafiadores.

Às minhas amigas (Camila, Elisama, Jackilene, Sandriane, Vitória e Rafaella) agradeço pelo apoio, pela torcida e pela amizade que atravessa fases, distâncias e mudanças. Cada palavra e cada gesto de vocês contribuíram para que eu permanecesse firme até aqui.

Por fim, deixo meu sincero agradecimento a todas as pessoas que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho, oferecendo palavras, gestos ou exemplos que fortaleceram minha caminhada. A todas elas, minha profunda gratidão.