

This file has been cleaned of potential threats.

If you confirm that the file is coming from a trusted source, you can send the following SHA-256 hash value to your admin for the original file.

34a15706c8cce050e9355d56251560635eb1536f86060a6167ab87520add3940

To view the reconstructed contents, please SCROLL DOWN to next page.



MINISTÉRIO DA
CIÊNCIA, TECNOLOGIA
E INOVAÇÃO



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

VARIAÇÃO DE ESPESSURA E DENSIDADE DE CASCAS
DE ÁRVORES EM AMBIENTES HIDROLÓGICOS CONTRASTANTES DE
UMA FLORESTA TROPICAL ÚMIDA

Manaus, Amazonas

Junho 2023

KELVES CÉSAR ARRUDA DA SILVA

**VARIAÇÃO DE ESPESSURA E DENSIDADE DE CASCAS
DE ÁRVORES EM AMBIENTES HIDROLÓGICOS CONTRASTANTES DE
UMA FLORESTA TROPICAL ÚMIDA**

Orientadora: Dra. Flávia Regina Capellotto Costa

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus, Amazonas

Junho, 2024

Catálogo na Publicação (CIP-Brasil)

S586v Silva, Kelves César Arruda da

Variação de espessura e densidade de cascas de árvores em ambientes hidrológicos contrastantes de uma floresta tropical úmida. / Kelves César Arruda da Silva; orientadora Flávia Regina Capellotto Costa. - Manaus: [s.l.], 2024.

793 KB

32 p. : il. color.

DOI: <https://doi.org/10.61818/ted26015>

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2024.

1. Espessura de cascas. 2. Densidade de cascas. 3. Ambiente hidrológico. I. Costa, Flávia Regina Capellotto. II. Título.

CDD 582.16

DEDICO

Este trabalho é dedicado ao meu filho
Miguel César, minha força e inspiração.
Não poderia deixar de mencionar meus Pais
Adelina Arruda e Júlio César,
meus familiares e em especial minha avó Hermina
de Alencar – (*in memoriam*) que partiu no meio
deste processo deixando muita saudade, mas
garantindo que sempre estaria orando por mim.
Gratidão por toda a inspiração e apoio e oração.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a Deus por todas as oportunidades e experiências que me foram permitidas, chegar até aqui com fé um sonho e duas mochilas.

À minha família, meu filho Miguel César, que entendeu o motivo da minha ausência física ao longo desses anos.

Aos meus pais, Júlio César e Adelina Lopes, pelos exemplos de vida, superação e por toda a assistência dada ao meu filho durante minha ausência.

Aos meus irmãos, Wellington, Simey e Rômulo, e meus sobrinhos Igor, Alana e a mais nova integrante da família, Alice. A família sempre vem primeiro. Amo vocês!

Agradeço às minhas "mães universitárias", Profa. Priscila Veiga e Profa. Michela Figueira, que me deram muitas oportunidades e conselhos.

À minha orientadora, Dra. Flávia Costa, por acolher na Família Vegetal, por toda paciência ao me reeducar cientificamente e pelo cuidado comigo desde meu ingresso no laboratório até o ataque do morcego, são tantas coisas que tenho a agradecer.

Agradeço ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais pela oportunidade de realizar este trabalho. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de pesquisa concedida.

Aos amigos da turma de Mestrado CFT 2022: Thiago, Breno, Mônica, Samara e aos amigos mais próximos da Família Vegetal: Érick, Edher, Rosa, Isa e Sinval. Todas as pessoas que ajudaram com as coletas de campo: Gabriella, Mariazinha, Neneco, Pinduca, Pinduquinha, Felipe, Adailton e Arilson. Muito obrigado!

Por fim, e não menos importante, quero agradecer aos amigos que ficaram em Santarém, por todas as palavras de incentivo, e aos amigos que fiz aqui nos grupos de orações Divina Chama e Água Viva, obrigado pelas orações e por todo o carinho.

RESUMO

A casca das árvores desempenha funções essenciais como proteção, transporte e armazenamento de matéria orgânica e água, fotossíntese, sustentação e habitat para organismos vivos. Este estudo investiga a variação das propriedades da casca – espessura e densidade – em diferentes ambientes hidrológicos de uma floresta tropical úmida na Amazônia Central, avaliando quais fatores podem influenciar na variação dessas propriedades. A pesquisa foi conduzida na Reserva Florestal Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil, utilizando 10 parcelas permanentes – cinco em ambientes de baixio (próximo do lençol freático) e cinco em platôs (distante do lençol freático). Foram analisados dados de 521 árvores, representando 30 espécies abundantes na floresta úmida. Medimos a espessura da casca mensalmente ao longo de cinco meses e removemos amostras para análise laboratorial no período seco. A densidade da casca foi calculada com base na massa seca e no volume fresco das amostras. Dados de densidade da madeira foram obtidos de estudos locais e bancos de dados globais. Modelos estatísticos foram testados para avaliar as hipóteses propostas, relacionando a espessura e densidade da casca com as variáveis preditoras, ambiente hidrológico (platô ou baixio), diâmetro das árvores e a interação entre eles. Utilizamos modelos mistos para essas análises. Usamos um modelo linear misto, para densidade da casca e outro para espessura da casca, o principal preditor foi o atributo “espécie”, que explicou, respectivamente, 33% e 75% da variância total de cada modelo. As variáveis ambiente e diâmetro explicaram 44% da variabilidade de espessura, e apenas 1% da variabilidade densidade da casca. No entanto, no platô, a densidade da casca é ligeiramente maior. Não encontramos uma relação clara entre densidade e espessura da casca. A variação entre espécies explica a maior parte das diferenças observadas, sugerindo que tanto o ambiente hidrológico quanto características específicas das espécies influenciam significativamente as propriedades da casca. Essas descobertas podem ajudar a compreender a dinâmica de variação de incremento diamétrico das árvores em resposta a condições hidrológicas variáveis.

Palavras-chave: Espessura da casca. Densidade da casca. Ambiente hidrológico. Floresta tropical úmida.

Abstract

The bark of trees plays essential roles such as protection, transportation and storage of organic matter and water, photosynthesis, support, and habitat for living organisms. This study investigates the variation of bark properties - thickness and density - in different hydrological environments of a humid tropical forest in Central Amazonia, evaluating the factors that might influence the variation of these properties. The research was conducted at the Ducke Forest Reserve, Manaus, Amazonas, Brazil, using 10 permanent plots - five in lowland environments (near the water table) and five on plateaus (above the water table). Data from 521 trees representing 30 abundant species in the humid forest were analyzed. We measured bark thickness monthly over five months and removed samples for laboratory analysis during the dry season. Bark density was calculated based on the dry mass and fresh volume of the samples. Wood density data were obtained from local studies and global databases. Statistical models were tested to evaluate proposed hypotheses, relating bark thickness and density to predictor variables such as hydrological environment (plateau or valley), tree diameter and their interaction. We used mixed models for these analyses. We used a linear mixed model for bark density and another for bark thickness, with the main predictor being the attribute "species", which explained, 33% and 75% of the total variance of each model, respectively. The variables environment and diameter explained 44% of the variability in thickness and only 1% of the variability in bark density. However, on the plateau, bark density is slightly higher. We did not find a clear relationship between bark density and thickness. The variation between species explains most of the observed differences, suggesting that both the hydrological environment and specific species characteristics significantly influence bark properties. These findings can help understand the dynamics of tree diameter increment variation in response to variable hydrological conditions.

Keywords: Bark thickness. Bark density. Hydrological environment. Humid tropical forest.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	OBJETIVO GERAL:	12
3	MÉTODOS	12
3.1	Área de estudo	12
3.2	Delineamento	14
3.3	Medida de espessura, densidade da casca e DAP	16
4	ANÁLISE DE DADOS.....	18
5	RESULTADOS	20
5.1	<i>Espessura</i>	20
5.2	<i>Densidade</i>	23
5.3	<i>Relação entre densidade da madeira e a densidade da casca</i>	24
5.4	<i>Relação entre densidade, espessura da casca e ambiente</i>	25
6	DISCUSSÃO	26
6.1	<i>Espessura da casca em resposta ao ambiente</i>	27
6.2	<i>Influência das condições hidrológicas e variabilidade interespecífica na densidade da casca</i> 28	
6.3	<i>Espessura e densidade da casca no incremento diamétrico das árvores</i>	29
7	Conclusão	31
8	Referências	31

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Distribuição das espécies selecionadas neste estudo com o número de indivíduos marcados nas 10 parcelas, e o ambiente ocupado pela espécie.	16
Tabela 2. Coeficientes padronizados da análise de regressão linear para a relação entre espessura e densidade da casca com o diâmetro da árvore, ambiente hidrológico e sua interação. Ambiente indica o ambiente hidrológico (platô ou baixio), Diâmetro indica o diâmetro da árvore. R^2_m representa o coeficiente de determinação marginal, indicando a proporção de variância explicada pelos efeitos fixos. R^2_c representa o coeficiente de determinação condicional, que engloba o efeito dos fatores fixos (diâmetro e ambiente) e aleatórios (espécie). Asteriscos (*) indicam o nível de significância estatística (* $p < 0.05$, *** $p < 0.001$).	21

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização da Reserva Florestal Ducke. Grade do projeto PPBio. Parcelas de platô em círculos brancos, parcelas de baixio representadas por círculos azuis utilizados neste estudo. Fonte: Adaptado de <https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/ducke>..... 14
- Figura 2.** Modelo de parcela que segue a curva de nível. Fonte: https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/Protocolo_estrutura_vegetacao_2014_0.pdf 15
- Figura 3.** Visualização do corte transversal da amostra de casca. A) Definições básicas e tecidos que compõem a casca de árvores lenhosas (Rosell et. al 2013), B) morfoanatomia da casca de *Eschweilera coriacea* utilizada neste estudo..... 17
- Figura 4.** Boxplot da espessura (a) e densidade da casca (b) em relação aos ambientes baixio e platô. A linha tracejada indica a média geral de espessura da casca. Interação do efeito de diâmetro das árvores e ambiente hidrológico sobre a espessura (c) e densidade das cascas (g/cm^3) (d). Pontos representam os indivíduos analisados para espessura ($n=521$) e para densidade ($n=290$). Azul indica os indivíduos de baixio, vermelho indivíduos de platô. As linhas indicam a regressão para cada ambiente. 22
- Figura 5.** Porcentagem de contribuição dos fatores na explicação de variação da espessura e densidade da casca. Modelo espessura explica 77% da variação da espessura da casca, sendo 33% espécie e 44% os fatores Ambiente, DAP e a interação entre eles. Modelo densidade explica 76% da variação da densidade da casca, sendo 75% espécie e 1% outros fatores incluídos no modelo Ambiente, diâmetro e interação entre ambiente e diâmetro. 22
- Figura 6.** Efeitos da variável aleatória (espécie) estimada para a espessura padronizada da casca em relação à espécie de referência. Eixo y = espécie, eixo x = Efeito Aleatório (Intercepto) quando comparado à média geral da espessura. Cada ponto no gráfico representa a média do intercepto gerado no modelo para cada espécie. Valores a esquerda do 0 indicam espécies com espessura menor que a média geral. Valores a direita de 0 indicam espécies com espessura de casca maior que a média geral 23
- Figura 7.** Efeitos aleatórios estimados para a densidade padronizada em relação ao intercepto de referência = 0. Eixo y = espécie, eixo x = Efeito Aleatório (Intercepto) quando comparado à média geral da densidade da casca. Cada ponto no gráfico representa a média do intercepto gerado no modelo para cada espécie. Valores a esquerda do 0 indicam espécies com espessura menor que a média geral. Valores a direita de 0 indicam espécies com espessura de casca maior que a média geral 24
- Figura 8.** Relação da densidade da casca (g/cm^3) com a densidade da madeira (g/cm^3) ao longo das 30 espécies. (a) correlação da média de densidade da casca e densidade da madeira por espécie. (b) correlação dos valores médios das espécies em cada ambiente. Pontos pretos representam valores médios das espécies. Pontos azuis representam o valor

médio das espécies presentes no baixio, e pontos vermelhos representam os valores médios dos indivíduos das espécies presentes no platô. 25

Figura 9. Gráfico de correlação de Pearson espessura e densidade das cascas. a) Correlação fraca entre densidade e espessura da casca no baixio ($n = 121$). b) Correlação inexistente entre densidade e espessura da casca no platô ($n = 169$). 26

1 INTRODUÇÃO

A casca é um tecido essencial para as plantas, caracterizado pela sua complexidade estrutural e múltiplas funções (Evert et al., 2006; Kozlowski e Pallardy, 1996). A casca é composta por várias camadas de células meristemáticas que contribuem para sua diversidade funcional (Rosell, et al. 2014). As funções da casca incluem transporte e armazenamento de matéria orgânica, transporte de água, fotossíntese, sustentação e até mesmo hábitat para pequenos organismos vivos (Morris e Jansen, 2017; Rosell, 2019). A casca também pode representar uma parte considerável da biomassa e volume das árvores (Fortier et al., 2017), aumentando a espessura de acordo com o aumento do diâmetro da árvore (Poorter et al., 2014; Rosell, 2019). Avaliar a variação das propriedades das cascas entre tipos florestais e entre espécies em relação à disponibilidade de água é necessário, pois as cascas são sensíveis à variação sazonal, o que impacta na variação da circunferência do tronco das árvores, que é um método para estimar o crescimento secundário (Oberhuber et al., 2020; Stahl et al., 2010). Medir o crescimento diamétrico das plantas com melhor acurácia é útil para entender a dinâmica populacional e as interações ecológicas das espécies florestais. Em florestas tropicais, as árvores podem apresentar grande variação entre espécies e ao longo dos diferentes estágios de vida (Clark e Clark, 1999). Essas medições são fundamentais para modelar a dinâmica das florestas, planejar estratégias de manejo e prever as respostas das florestas às mudanças climáticas.

Duas características funcionais da casca, a espessura e a densidade, são mais utilizadas para caracterizar a importância desses traços na proteção contra fogo, estresses ambientais e seca (Bauer et al., 2010; Neumann & Lawes, 2021; Pausas, 2015). Estudos realizados em ambientes secos e propensos a fogo sugerem que maiores espessuras de cascas estão relacionadas à proteção cambial. Essa característica aumenta as chances de sobrevivência de plantas que investem em cascas mais espessas (Bauer et al., 2010; Fréjaville et al., 2018; Pausas, 2015; Staver et al., 2020). No entanto, em florestas úmidas o fogo não é considerado como característica influente na espessura de cascas dada baixa sazonalidade e intensas chuvas (Paine et al., 2010), mas nesse ambiente há uma variação de espessura entre

espécies (Rosell, 2019; Rosell et al., 2015). Estudos comparativos mostram uma tendência de espessuras mais finas em florestas tropicais quando comparadas com florestas temperadas, tropicais sazonalmente secas e savanas (Pausas, 2015; Rosell e Olson, 2014). Os fatores mais indicados para a variação de espessura da casca em florestas que não são afetadas por fogo constantemente podem ser estresse hídrico ou adaptações contra pragas (Pausas, 2015), e processos evolutivos decorrentes de estratégias ecológicas de sobrevivência (Paine et al., 2010).

A densidade da casca tende a variar entre diferentes ambientes, embora nem sempre de forma expressiva. Em florestas mais secas, observa-se uma tendência a cascas mais densas quando comparadas às de florestas tropicais úmidas. Essa tendência pode estar associada à relação entre a densidade da madeira e a densidade da casca, uma vez que indivíduos com madeiras mais densas geralmente produzem cascas proporcionalmente mais densas (Poorter et al., 2014). A densidade da madeira mais alta em ambientes secos pode ser atribuído à necessidade de resistência hidráulica (Hacke et al., 2001). Cascas mais densas também apresentam menores teores de água (Stahl et al., 2010), o que pode ser uma adaptação para minimizar a perda de água e proteger os tecidos internos contra a desidratação em períodos secos. A capacidade de absorção e armazenamento de água influenciada pela densidade da madeira e densidade da casca é apontada como um dos fatores que influenciam o inchaço e encolhimento do tronco nas transições sazonais, causando viés nas medidas de crescimento secundário (Rosell, 2016; Rosell e Olson, 2014; Stahl et al., 2010).

Em florestas úmidas, a variação da composição da vegetação está fortemente ligada às características específicas do solo e à variação do ambiente hidrológico. Esses fatores moldam características específicas das espécies, influenciando a diversidade de espécies e suas adaptações às alterações climáticas (Costa et al., 2023; Esteban et al., 2021). Portanto, é necessário avaliar características funcionais ao nível de indivíduo para compreender melhor como esses organismos respondem às pressões ambientais (Poorter et al., 2018).

Da necessidade de entender a variação das propriedades das cascas em diferentes ambientes hidrológicos para auxiliar a interpretação das variações de incremento diamétrico entre ambientes florestais, surgiu a questão motivadora deste

projeto: Existe variação entre espessura e densidade da casca entre os ambientes hidrológicos de uma floresta úmida, sem incidência de fogo? A partir deste questionamento, buscamos compreender as características das cascas nos ambientes platô e baixio, testando as hipóteses alternativas: 1) Não há variação relevante na espessura e densidade da casca entre ambientes hidrológicos. Esta hipótese deriva da expectativa de que as propriedades da casca são uma resposta ao regime de fogo nos ecossistemas (Pausas, 2015) e, portanto, em ambientes sem fogo, não haveria pressão seletiva para uma variação entre habitats; 2) Espessura da casca é maior em ambientes localmente mais secos (platôs). Esta hipótese deriva da expectativa de que a casca atue como um redutor na perda de água do tronco em períodos de seca (Neumann & Lawes, 2021; Poorter et al., 2014a; Rosell, 2016). Como a densidade da casca e madeira tendem a ser positivamente relacionadas e havendo relação negativa entre densidade da casca e espessura, derivamos a hipótese de que 3) no ambiente de baixio haverá menor densidade e maior espessura da casca do que no platô. Essa hipótese está baseada nos estudos de Toledo et al., (2017) e Esteban et al., (2021), que mostram maior densidade da madeira no platô que no baixio.

2 OBJETIVO GERAL:

Compreender a variação da espessura e densidade da casca, bem como a densidade da madeira, entre diferentes ambientes hidrológicos (platô e baixio) em uma floresta tropical úmida na Amazônia Central, e suas relações com o diâmetro à altura do peito (DAP) para 30 espécies arbóreas.

Em uma floresta da Amazônia Central, perguntamos:

- (1) Como os atributos “espécie”, “DAP” e “ambiente” (platô bem drenado versus baixio mal drenado) afetam a densidade e a espessura da casca de árvores?
- (2) Qual a relação entre densidade da casca e densidade da madeira?

3 MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido na Reserva Florestal Ducke (RFD), na rodovia estadual AM-026, ao norte da cidade de Manaus, Amazonas, Brasil (02° 55'51''S, 59° 58'59''W), uma extensão de 100 km² (Figura 1). O clima é classificado como tropical úmido, tendo estação chuvosa geralmente entre novembro a junho e estação seca entre julho a setembro com precipitação inferior a 100 mm/mês (Marques-Filho et al., 1982). A topografia abrange altitudes que variam de 40 a 140 m acima do nível do mar (Ribeiro et. al., 1999). Ainda de acordo com Ribeiro et.al., (1999) Podemos encontrar na RFD quatro tipos de ambientes onde suas estruturas e a vegetação são definidas de acordo com tipo de solo e relevo: platô, vertente, campinarana e baixio. Neste estudo, analisamos apenas indivíduos presentes nos ambientes de platô, que possui solos argilosos com alta retenção de água e nutrientes, enquanto que no ambiente de baixio o solo é arenoso ficando encharcado em períodos de maior pluviosidade e apresentam baixas concentrações de nutrientes como fósforo, cálcio, magnésio, sódio e potássio (Luizao et al., 2004). A vegetação no platô é composta por árvores provavelmente mais antigas com dossel variando entre 35 e 40 m, já no baixio o dossel varia entre 20 e 30 m com poucas árvores emergentes, apresentando muitas árvores com raízes superficiais ou escoras (Ribeiro et. al., 1999; (Hopkins, 2005). A floresta da Reserva Ducke possui características estruturais de vegetação madura não perturbada (Marques Filho & Dallarosa, 2000).

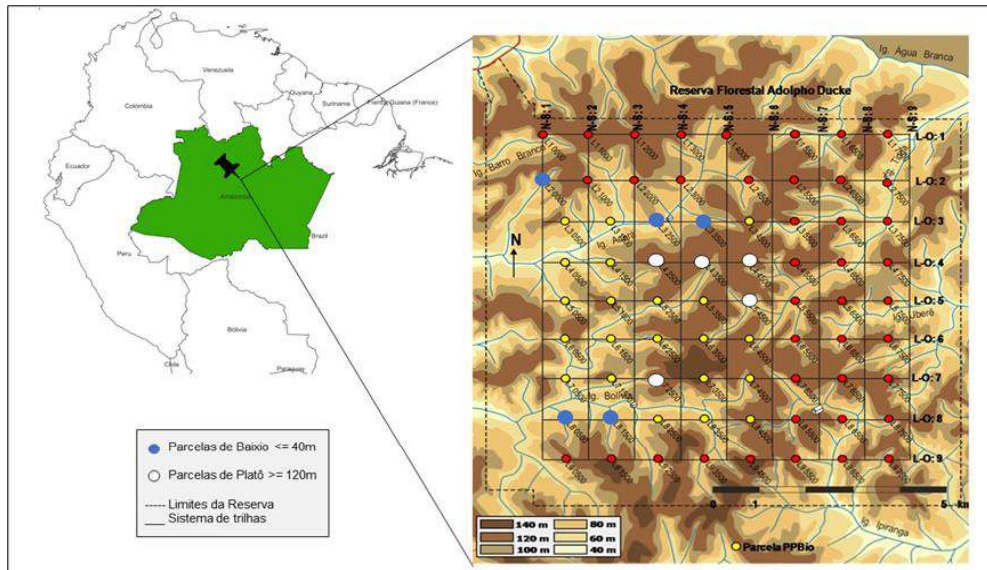


Figura 1. Localização da Reserva Florestal Ducke. Grade do projeto PPBio. Parcelas de platô em círculos brancos, parcelas de baixo representadas por círculos azuis utilizados neste estudo. Fonte: Adaptado de <https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/ducke>

3.2 Delineamento

Para este estudo foram usadas 10 parcelas permanentes, estabelecidas pelo programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) e gerenciadas pelo Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD-IAFA). Cinco parcelas estão em ambientes de baixo, e cinco em ambientes de platô. Cada parcela possui 250 metros de comprimento e 40 metros de largura, seguindo uma curva altitudinal para minimizar variações hidrológicas e estão localizadas a uma distância mínima de 1 km uma da outra (Figura 2).

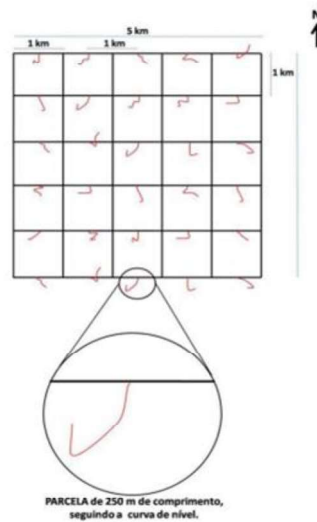


Figura 2. Modelo de parcela que segue a curva de nível. Fonte:

https://ppbio.inpa.gov.br/sites/default/files/Protocolo_estrutura_vegetacao_2014_0.pdf

No âmbito do projeto 'The Other Side of Drought' (Universidade Estadual de Michigan/INPA), em cada parcela foram selecionadas cerca de 100 árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) acima de 10 cm e equipadas com dendrômetros de banda metálica. Atualmente, aproximadamente 1045 árvores têm seu crescimento mensal monitorado através dos dendrômetros. Para este estudo, foram selecionados 526 destes indivíduos, representando um pouco mais de 50% do total de árvores equipadas com dendrômetros nas parcelas. A seleção desses indivíduos baseou-se em um levantamento das espécies mais abundantes na Reserva Ducke, presentes nas parcelas permanentes. As espécies selecionadas pertencem a 15 famílias, 24 gêneros e 30 espécies (Tabela 1). Além da abundância de espécies, os indivíduos selecionados possuíam um diâmetro à altura do peito (DAP) de no mínimo 10 cm. A seleção das espécies também foi baseada no número de indivíduos, como, por exemplo, a quantidade mínima de indivíduos de *Virola pavanis* (N=5) e a quantidade máxima de indivíduos de *Eschweilera coriacea* (N=68). A distribuição dos indivíduos da mesma espécie em ambos os ambientes também foi um critério importante para nossa amostragem.

Tabela 1. Distribuição das espécies selecionadas neste estudo com o número de indivíduos marcados nas 10 parcelas, e o ambiente ocupado pela espécie.

Família	Espécie	Indivíduos/ ambiente	Total
Apocynaceae	<i>Couma guianensis</i> Aubl.	1 - platô / 5 - baixo	6
	<i>Geissospermum argenteum</i> Woodson	16 - platô	16
Burseraceae	<i>Protium apiculatum</i> Swart	8 - platô	8
	<i>Protium hebetatum</i> Daly	18 - platô / 1 baixo	19
Caryocaraceae	<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Pers.	5 - platô / 3 - baixo	8
Chrysobalanaceae	<i>Licania heteromorpha</i> Benth	6 - platô / 1 - baixo	7
	<i>Licania oblongifolia</i> Standl.	1 - platô / 6 - baixo	7
Combretaceae	<i>Buchenavia grandis</i> Ducke	6 - platô / 3- baixo	9
	<i>Conceveiba guianensis</i> Aubl.	6 - platô / 5 - baixo	11
Euphorbiaceae	<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	1 - platô / 11 - baixo	12
	<i>Micrandra siphonioides</i> Benth.	21 - baixo	21
	<i>Eperua duckeana</i> R.S.Cowan	10 - baixo	10
Fabaceae	<i>Eperua glabriflora</i> (Ducke) R.S.Cowan	19 - platô / 35 - baixo	54
Goupiaceae	<i>Goupia glabra</i> Aubl.	8 - platô / 2 - baixo	10
Lamiaceae	<i>Vitex sprucei</i> Briq	6 - baixo	6
	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	32 - platô / 36 - baixo	68
Lecythidaceae	<i>Eschweilera truncata</i> A.C.Sm.	27 - platô / 8 - baixo	35
	<i>Lecythis prancei</i> S.A.Mori	8 - platô	8
Malvaceae	<i>Scleronema micranthum</i> (Ducke) Ducke	25-platô/23-baixo	48
	<i>Brosimum parinarioides</i> Ducke	8 - platô / 1 - baixo	9
Moraceae	<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	17 - platô / 10 - baixo	27
	<i>Helicostylis scabra</i> (J.F.Macbr.) C.C.Berg	7 - platô / 3 - baixo	10
	<i>Osteophloeum platyspermum</i> (Spruce ex A.DC.) Warb.	5 - platô / 1 - baixo	6
Myristicaceae	<i>Virola pavonis</i> (A.DC.) A.C.Sm.	5 - baixo	5
	<i>Virola venosa</i> (Benth.) Warb.	7 - platô / 1 - baixo	8
	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	1 - platô / 26 - baixo	27
Sapotaceae	<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	14 – platô / 14 - baixo	28
	<i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.) A.Chev.	9 - platô	9
	<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	9 - platô / 10 - baixo	19
Urticaceae	<i>Pourouma ovata</i> Trécul	10 - baixo	10

3.3 Medida de espessura, densidade da casca e DAP

A medição da espessura das cascas foi realizada ao longo de cinco meses em 521 indivíduos utilizando o medidor Barktax e agulha de aço adaptada para avaliar a variação de espessura no intervalo mensal. No quinto mês de medidas, durante o período crítico de seca (setembro de 2023), não havendo notável variação na

espessura, duas amostras de casca de 3 cm² foram removidas de cada indivíduo, com base no protocolo de coleta de cascas sugerido por (Cornelissen et al., 2003), em lados horizontalmente opostos a uma de distância de até 30 cm acima ou abaixo da banda dendrométrica instalada a 1.30 m do solo. Para efetuar a remoção da casca foi utilizada uma ferramenta similar a um cinzel de aço, com 3 cm de largura e 5 mm de espessura. As amostras foram cuidadosamente armazenadas em sacos ziplock e levadas ao laboratório de Ecologia Vegetal do INPA. No laboratório, as amostras foram preparadas para análises, incluindo a remoção de quaisquer vestígios de madeira (alburno) com auxílio de estilete e lupa. Medimos a espessura da casca em laboratório utilizado paquímetro digital de aço inoxidável (Mitutoyo, 500-196-20) de alta precisão em três momentos: amostras frescas, hidratadas e secas. Neste estudo, foi considerado como casca o conjunto de tecidos desde o câmbio até o ritidoma (Figura 3).

O Diâmetro das árvores foi medido com fita diamétrica em entre agosto e setembro de 2023.

As análises das cascas incluíram medição de peso, volume e espessura.

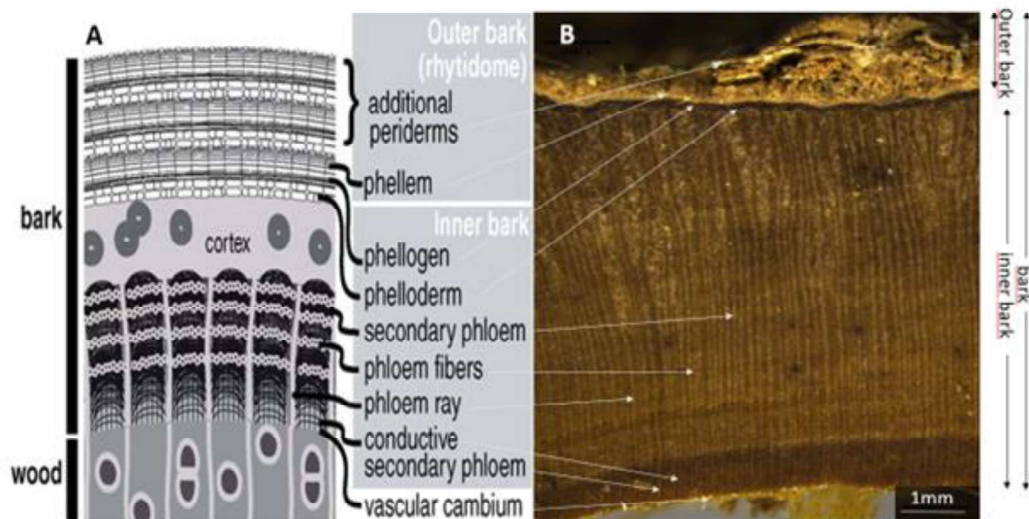


Figura 3. Visualização do corte transversal da amostra de casca. A) Definições básicas e tecidos que compõem a casca de árvores lenhosas (Rosell et. al 2013), B) morfoanatomia da casca de *Eschweilera coriacea* utilizada neste estudo.

Para calcular a densidade das cascas, seguimos o método de Poorter et al., (2014) que envolveu medir a massa seca (em gramas) da casca e dividir pelo seu volume fresco (em centímetros cúbicos). Utilizamos uma balança de precisão de 0,01 g em três estágios de pesagem das amostras: fresca, completamente hidratada (dois dias submersas em água destilada) e seca após 5 dias em estufa a 65°C, garantindo que as amostras estivessem suficientemente desidratadas.

A densidade da casca foi calculada para 290 indivíduos, devido às dificuldades em obter o volume fresco de algumas amostras de cascas que se partiram ou deterioraram durante o processo tratamento da amostra e imersão em água.

Os dados de densidade da madeira foram obtidos a partir de estudos anteriores para densidade da madeira a nível de espécie localizadas em floresta úmida da Amazônia Central. Das 30 espécies estudadas, 26 estão presentes no conjunto de dados compilados na dissertação de Ramirez (2018). Na ausência de informações para quatro espécies, complementamos com informações do banco de dados global de densidade da madeira (Zanne et al., 2009). Para garantir a relevância e precisão dos dados, aplicamos filtros para selecionar apenas os indivíduos presentes na região da Amazônia Central.

4 ANÁLISE DE DADOS

Antes da análise dos dados, uma revisão minuciosa foi realizada para identificar possíveis erros de digitação ou inconsistências que pudessem distorcer a representação real das medidas. Posteriormente, foram gerados gráficos para visualização e revisão dos dados, com o objetivo de detectar a presença de outliers ou valores discrepantes.

Em seguida, foram testados modelos estatísticos para avaliar as hipóteses propostas, relacionando entre a espessura e densidade da casca das árvores com as variáveis preditoras, ambiente hidrológico (platô ou baixio), diâmetro das árvores e a interação entre eles. Para a relação da espessura de casca e ambiente interagindo com o diâmetro testamos um modelo misto, baseado na equação:

$$\text{espessura} = \beta_0 + \beta_1 \times \text{amb} + \beta_2 \times \text{diametro} + \beta_3 \times (1|\text{especie}) + \epsilon$$

onde:

- β_0 é o intercepto,
- β_1 é o coeficiente associado ao ambiente,
- β_2 é o coeficiente associado ao diâmetro da árvore,
- β_3 é o coeficiente associado à espécie,
- amb é a variável que representa o ambiente,
- $especie$ é a variável que representa a espécie,
- ϵ é o erro aleatório.

Além disso, o termo $(1|especie)$ indica a inclusão de um efeito aleatório para cada espécie.

Para o modelo que analisa a variação da densidade das cascas em relação ao ambiente e ao diâmetro, a equação é similar:

$$\text{densidade} = \beta_0 + \beta_1 \times amb + \beta_2 \times \text{diametro} + \beta_3 \times (1|especie) + \epsilon$$

mantendo-se as definições da equação de espessura.

A relação entre densidade da casca e densidade da madeira foi feita de duas formas. Na primeira, calculamos a média da espessura da casca para cada espécie e relacionamos com sua respectiva densidade da madeira. Na segunda maneira, identificamos as espécies que ocorrem em ambos os ambientes: platô e baixo. Para essas espécies, calculamos a média de densidade da casca para os indivíduos que estão no platô e para os que estão no baixo. Por fim, foram feitas regressões lineares nos dois contextos: uma considerando a densidade média da casca (independente do ambiente) e outra considerando a densidade média da casca específica para cada ambiente (platô e baixo).

Investigamos a relação entre espessura e a densidade da casca. Para isso, ajustamos um modelo linear múltiplo com interação entre espessura e ambiente hidrológico.

Todas as análises estatísticas e gráficos foram realizados no ambiente estatístico R (R Core Team., 2018), utilizando os pacotes dplyr e tidy para a manipulação eficiente dos dados, lme4 para o ajuste de modelos lineares mistos, MuMIn para extrair as estimativas de ajuste dos modelos mistos, ggplot2 e sjplot para a criação de gráficos.

5 RESULTADOS

5.1 Espessura

Os resultados da análise do modelo misto para a espessura da casca em diferentes ambientes hidrológicos indicam que há variação na espessura entre os ambientes (Figura 4a), o que contraria uma das hipóteses alternativas, de que não haveria variação devido à ausência de incêndios na RFD. Em ambos os ambientes, a espessura da casca tende a aumentar com o diâmetro (Figura 4c). O modelo proposto mostrou que, para cada 1 cm de aumento no diâmetro, há um aumento médio de 0,6 mm na espessura da casca. Controlando o efeito do diâmetro, a espessura difere entre os ambientes hidrológicos, apresentando maiores valores nos ambientes próximos ao lençol freático (Figura 4a). Em média, as cascas são 1.03 mm mais espessas no baixio. No entanto, a diferença de espessura entre ambientes depende do diâmetro das árvores (Figura 4c). Na faixa de 10 a 20 cm de diâmetro, a diferença não é expressiva, mas torna-se evidente em árvores com mais de 20cm de diâmetro, aumentando progressivamente. Nas classes subsequentes, a espessura no baixio é, em média, maior que no platô: 0.87 mm na classe 20-30 cm, 1.54mm na classe 30-45cm, e 1.70mm na classe 45-85 cm. Além disso o modelo indicou que ambiente, diâmetro e interação entre ambiente e diâmetro têm efeitos estatisticamente significativos sobre a variação de espessura da casca (Tabela 2) e que 33% da variação total da espessura está associada à variação entre espécies (Figura 5).

Tabela 2. Coeficientes padronizados da análise de regressão linear para a relação entre espessura e densidade da casca com o diâmetro da árvore, ambiente hidrológico e sua interação. Ambiente indica o ambiente hidrológico (plato ou baixo), Diâmetro indica o diâmetro da árvore. R^2m representa o coeficiente de determinação marginal, indicando a proporção de variância explicada pelos efeitos fixos. R^2c representa o coeficiente de determinação condicional, que engloba o efeito dos fatores fixos (diâmetro e ambiente) e aleatórios (espécie). Asteriscos (*) indicam o nível de significância estatística (* $p < 0.05$, *** $p < 0.001$).

Variável					
Dependente	Ambiente	Diâmetro	Amb:Diâmetro	R^2m	R^2c
Espessura	0.124*	0.600***	0.159**	0.44	0.77
Densidade	-0.238**	-0.046	-0.076	0.01	0.76

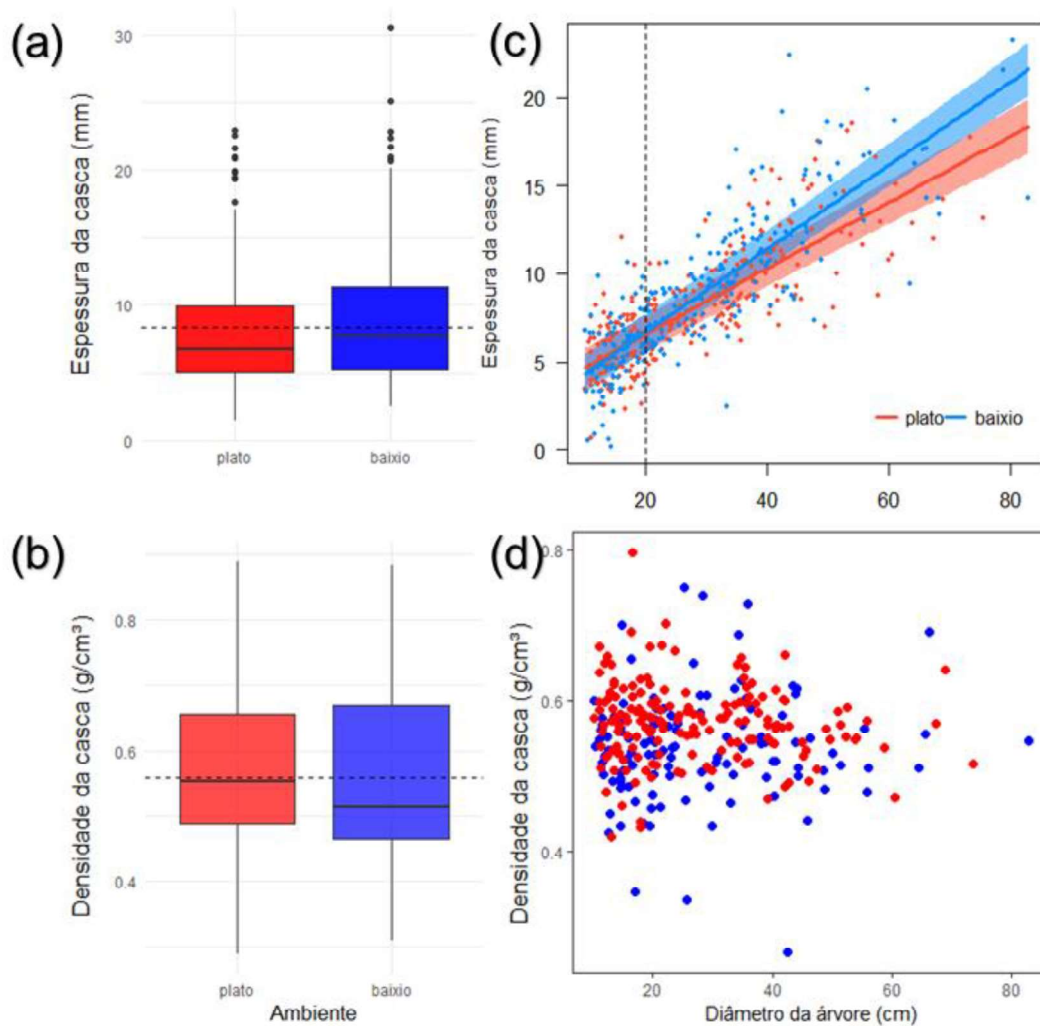


Figura 4. Boxplot da espessura (a) e densidade da casca (b) em relação aos ambientes baixio e platô. A linha tracejada indica a média geral de espessura da casca. Interação do efeito de diâmetro das árvores e ambiente hidrológico sobre a espessura (c) e densidade das cascas (g/cm^3) (d). Pontos representam os indivíduos analisados para espessura ($n=521$) e para densidade ($n=290$). Azul indica os indivíduos de baixio, vermelho indivíduos de platô. As linhas indicam a regressão para cada ambiente.

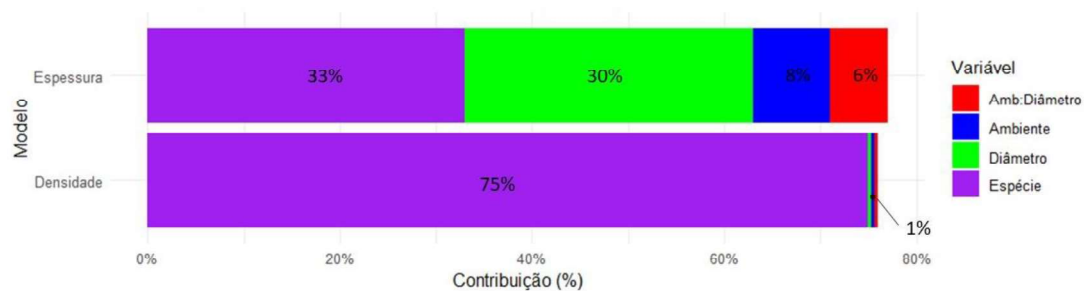


Figura 5. Porcentagem de contribuição dos fatores na explicação de variação da espessura e densidade da casca. O modelo para espessura explica 77% da variação da espessura da casca, sendo 33% por espécie e 44% pelos fatores Ambiente, DAP e a interação entre eles. O modelo para densidade explica 76% da variação da densidade da casca, sendo 75% por espécie e 1% por outros fatores incluídos no modelo Ambiente, diâmetro e interação entre ambiente e diâmetro.

Para entender a influência da variação de espessura da casca explicada pelo fator espécie, extraímos os coeficientes associados ao fator randômico do modelo (Figura 6). Os coeficientes nos mostram como a espessura da casca de cada espécie se compara à média geral, assumindo que todas espécies estão crescendo em condições iguais. Por exemplo, a espécie *Couma guianensis* geralmente tem uma casca que é cerca de 1,82 mm mais espessa do que a média de todas as espécies estudadas (Intercepto). Por outro lado, a espécie *Buchenavia grandis* tem uma casca que é cerca de - 1,16 mm em relação à média (Intercepto).

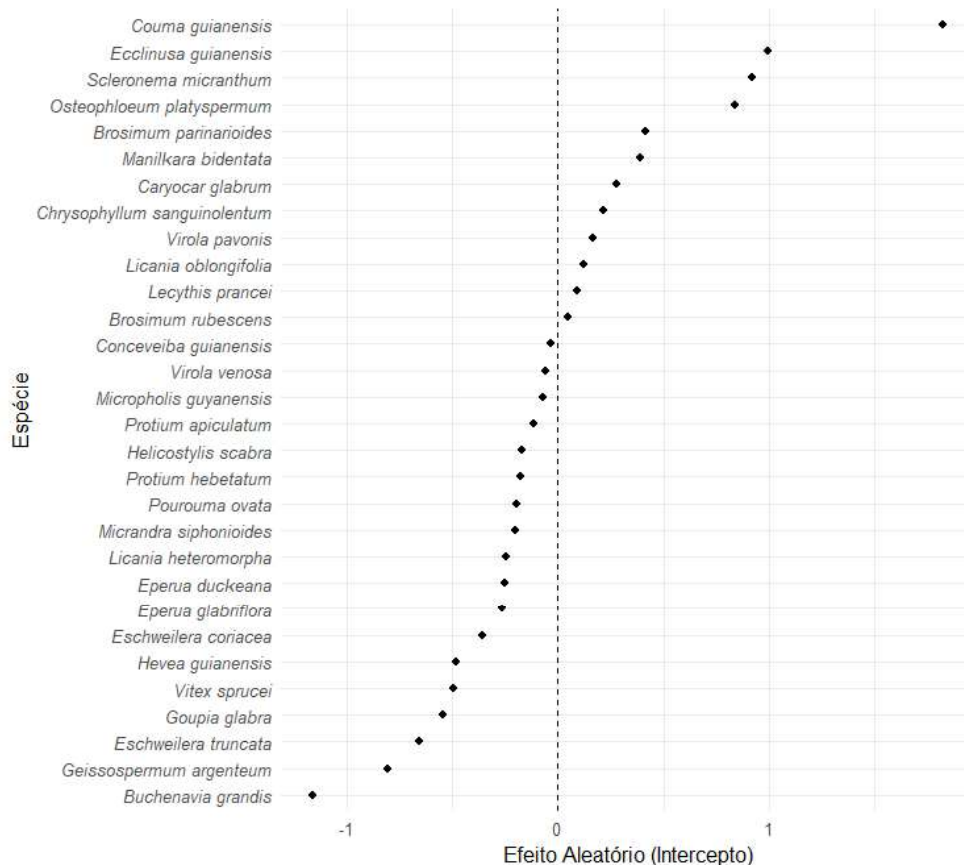


Figura 6. Efeitos da variável aleatória (espécie) estimada para a espessura padronizada da casca em relação à média geral das espécies. Eixo y = espécie, eixo x = Efeito Aleatório (Intercepto) quando comparado à média geral da espessura. Cada ponto no gráfico representa a média do intercepto gerado no modelo para cada espécie. Valores a esquerda do 0 indicam espécies com espessura menor que a média geral. Valores a direita de 0 indicam espécies com espessura de casca maior que a média geral

5.2 Densidade

A densidade da casca não foi afetada pelo diâmetro da árvore, mas sim pelo ambiente hidrológico (Tabela 2). Há uma pequena diferença de densidade da casca entre os ambientes hidrológicos, que é maior nos platôs (Figura 4b). A interação entre ambiente e diâmetro não teve um efeito significativo na densidade da casca. Com isso, a contribuição dos efeitos fixos determinando a densidade é baixa comparada com outras fontes de variação ($R^2_m=0.01$). Entretanto o R^2_c geral do modelo é de 0.77 (Tabela 2). Isso indica que a variação entre as espécies (efeito randômico) explica a maior parte (75%) da variação na densidade (Figura 5), com alta variabilidade entre

as espécies (Figura 7). Dentre as 30 espécies analisadas, 14 têm densidade de casca mais alta que a média, assumindo que todas espécies estão crescendo em condições iguais ao longo do tempo. Isso significa que essas 14 espécies tendem a ter cascas mais densas em comparação a média geral das espécies estudadas.

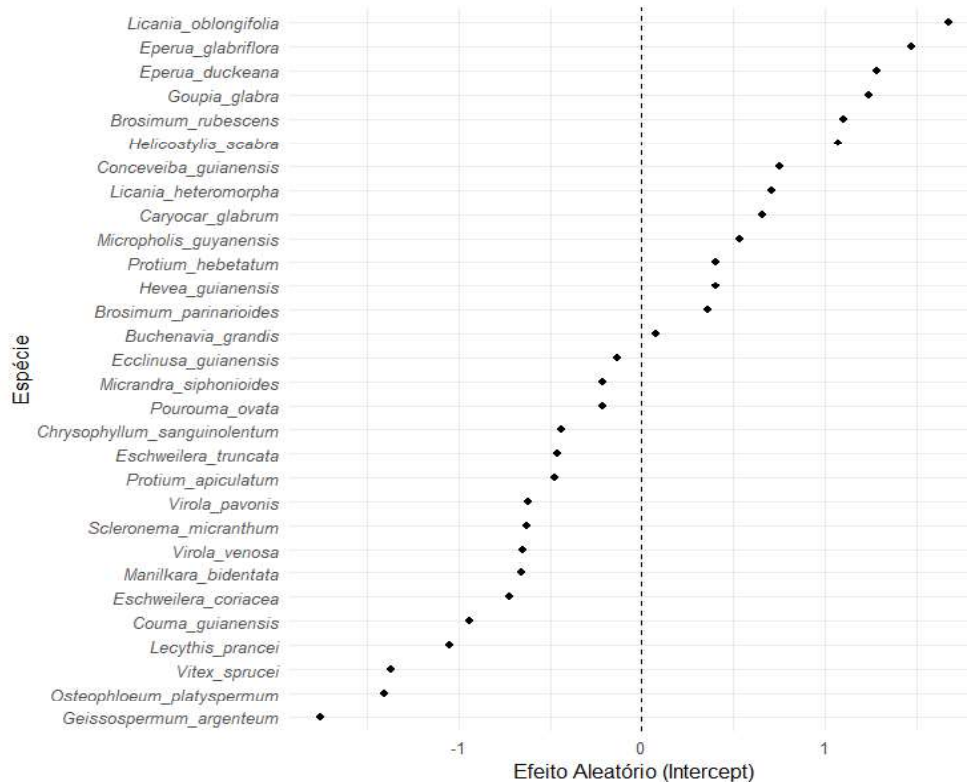


Figura 7. Efeitos aleatórios estimados para a densidade padronizada em relação ao intercepto de referência = 0. Eixo y = espécie, eixo x = Efeito Aleatório (Intercepto) quando comparado à média geral da densidade da casca. Cada ponto no gráfico representa a média do intercepto gerado no modelo para cada espécie. Valores a esquerda do 0 indicam espécies com espessura menor que a média geral. Valores a direita de 0 indicam espécies com espessura de casca maior que a média geral

5.3 Relação entre densidade da madeira e a densidade da casca

No geral, espécies com maior densidade da madeira tendem a ter também maior densidade de casca (Figura 7a). No entanto, essa correlação é moderada ($r^2 = 0.33$) e muda entre os ambientes (Figura 7b). No baixio, espécies com maior densidade da madeira tem maior densidade da casca, enquanto que no platô a relação é muito fraca.

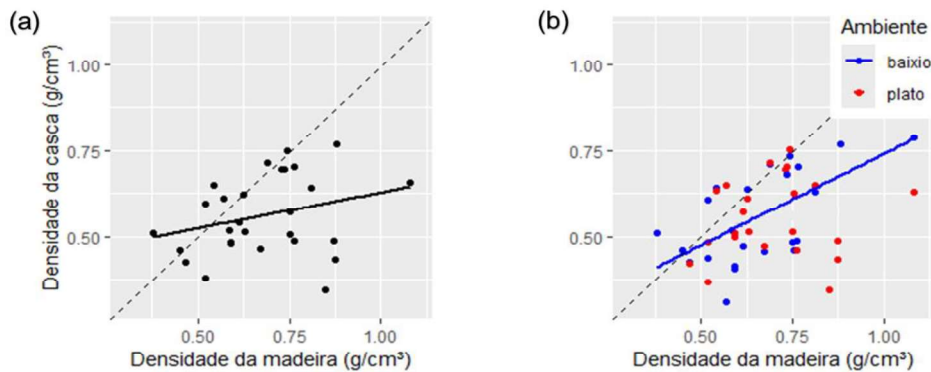


Figura 8. Relação da densidade da casca (g/cm^3) com a densidade da madeira (g/cm^3) ao longo das 30 espécies. (a) correlação da média de densidade da casca e densidade da madeira por espécie. (b) correlação dos valores médios das espécies em cada ambiente. Pontos pretos representam valores médios das espécies. Pontos azuis representam o valor médio das espécies presentes no baixio, e pontos vermelhos representam os valores médios dos indivíduos das espécies presentes no platô.

Esses resultados indicam que, embora exista uma correlação geral entre a densidade da madeira e a densidade da casca, essa relação é modulada pelo ambiente em que as os indivíduos se encontram. As adaptações específicas a diferentes pressões ambientais podem levar a variações significativas nessa correlação.

5.4 Relação entre densidade, espessura da casca e ambiente

Diante da variação de espessura e densidade da casca entre ambientes hidrológicos, analisamos como as variáveis se relacionam utilizando modelo linear simples com interação entre espessura e ambiente. Os resultados para este teste mostraram uma variabilidade residual padrão de 0.122 e um $r^2 = 0.19$ ($p = 0.132$), indicando que apenas cerca de 1,94% da variação da densidade da casca pode ser explicada pela espessura e pelo ambiente. Esses resultados estão em concordância com os achados do modelo misto, o qual evidenciou uma diferença discreta de densidade entre os ambientes, com valores ligeiramente superiores no platô e destaque na predominância do fator espécie como principal fonte de variação na densidade da casca.

Além disso, calculamos as correlações de Pearson para cada ambiente separadamente. No ambiente de baixio, a correlação foi de -0.19, indicando uma correlação negativa fraca, de significância moderada ($p = 0.03$) entre a espessura e a densidade da casca. No ambiente de platô, a correlação foi de -0.01 e indicando uma correlação não significativa ($p = 0.86$) (Figura 8b).

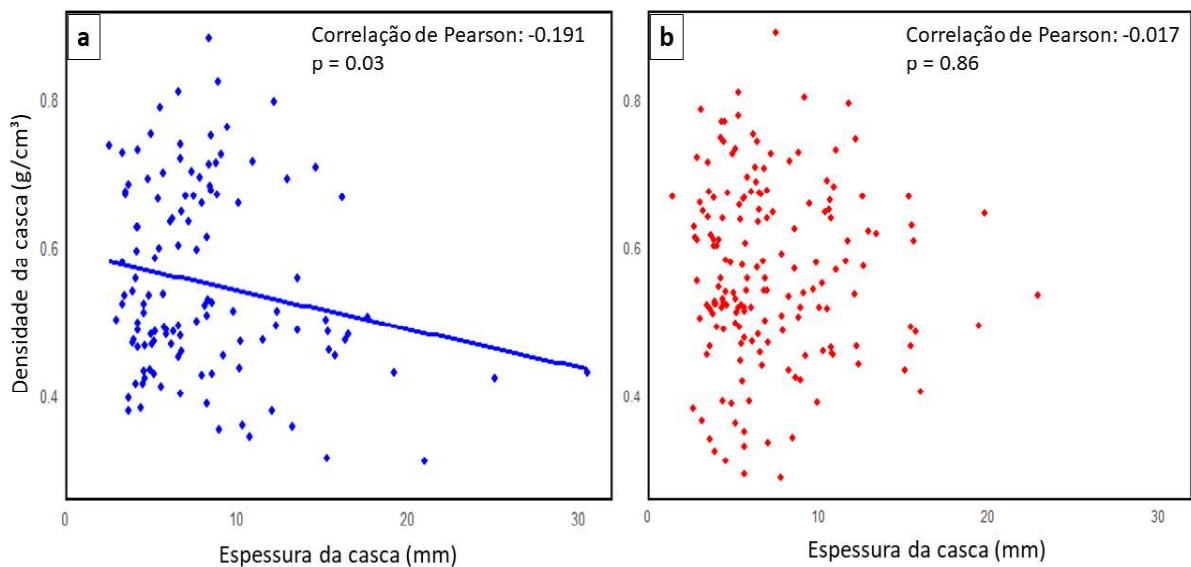


Figura 9. Gráfico de correlação de Pearson espessura e densidade das cascas. a) Correlação fraca entre densidade e espessura da casca no baixio ($n = 121$). b) Correlação inexistente entre densidade e espessura da casca no platô ($n = 169$).

6 DISCUSSÃO

Neste estudo, investigamos as variações de espessura e densidade da casca de árvores entre dois ambientes hidrológicos de uma floresta tropical úmida e como essas variáveis se relacionam entre si, ao diâmetro da árvore e à densidade da madeira. Nossa abordagem difere de outros estudos que comparam ambientes florestais distintos, já que investigamos características de indivíduos dentro de uma mesma floresta com características distintas de solo e disponibilidade hídrica. Esse tipo de abordagem contribui para a compreensão das estratégias de sobrevivência das plantas, destacando a influência de fatores ambientais e intrínsecos (Poorter et al., 2018). Nossos resultados indicam que: 1) A espessura da casca é maior no

baixio do que no platô, 2) A espessura da casca aumenta com o aumento do diâmetro, porém o diâmetro não afeta de forma significativa a densidade da casca, 3) a densidade da casca é levemente maior no platô do que no baixio, enquanto que a variação entre as espécies explica a maior parte da variação tanto na espessura quanto na densidade, 4) A densidade da casca aumenta de acordo com a densidade da madeira, de forma mais acentuada no baixio que no platô. Concluímos que os ambientes hidrológicos influenciam as propriedades da casca das árvores, mas a maior parte da variação é dada por variações intrínsecas, relativas ao tamanho e espécie dos indivíduos.

6.1 *Espessura da casca em resposta ao ambiente*

Para interpretar esses resultados, é importante considerar as hipóteses iniciais do estudo. Na literatura, é comum encontrar a hipótese de que a espessura da casca está fortemente relacionada ao fogo, com maiores espessuras funcionando como uma resposta adaptativa a incêndios frequentes, proporcionando proteção (Uhl & Kauffman, 1990; Whellan, 1995; Bauer et al., 2010; Pausas, 2015; Lawes et al., 2011). No entanto, como não há incidência de fogo na floresta úmida, não se esperaria uma diferença significativa na espessura da casca entre ambientes. Contudo, nossos resultados contradizem essa hipótese, pois mostram variação na espessura entre os ambientes, embora pequena (Tabela 2).

Essa variação sugere que a espessura da casca pode estar sendo modelada por pressões ambientais locais distintas entre os ambientes de baixio e platô. Estes ambientes diferem em seu regime hidrológico e nas propriedades do solo, que podem atuar como filtros para as propriedades funcionais da casca, afetando a resistência das árvores a fatores bióticos e abióticos. Assim, a segunda hipótese avaliada foi a de que a variação na espessura seria uma resposta à exposição diferencial à seca entre baixios e platôs. Em ambientes sem incidência de fogo, espera-se que a espessura da casca seja maior em ambientes secos, potencialmente para melhorar o isolamento, proteção e prevenção da perda de água (Rosell, 2016). Neste caso, esperaríamos maiores espessuras no platô. No entanto, os resultados mostram maiores espessuras no baixio, contrariando essa hipótese (Figura 4 a-b).

Uma possível explicação para a espessura da casca ser mais alta no baixo pode estar relacionada ao fato de que, em ambientes sem incêndio, cascas espessas podem oferecer proteção contra pragas, patógenos, proteção mecânica e armazenamento de água (Paine, 2010; Poorter, 2013; Rosell et al., 2014). Nas florestas úmidas, durante anos climáticos considerados "normais", a taxa de mortalidade pode ser maior (Costa et al., 2022). Esses eventos de mortalidade podem levar à queda de galhos e colisões entre indivíduos, resultando em lesões e feridas nos caules. Investir em cascas mais espessas pode ser uma estratégia para proteger contra esses danos e facilitar o fechamento rápido de feridas (Rosell & Olson, 2014; Romero & Bolker, 2008).

6.2 Influência das condições hidrológicas e variabilidade interespecífica na densidade da casca

A quantidade de amostras para a análise da densidade foi limitada a um mínimo de 6 amostras por indivíduo devido à metodologia de coleta e mensuração. Apesar dessa limitação, nossos dados mostram que a densidade da casca foi maior nos platôs, embora haja uma grande variação entre indivíduos e espécies. Essa característica da casca está coordenada com a densidade da madeira: uma maior densidade da madeira pode gerar cascas mais densas, e essa densidade da casca, por sua vez, relaciona-se negativamente com a espessura da casca, ou seja, cascas mais densas geralmente são menos espessas (Rosell, 2016; Poorter, 2014). Se essa hipótese estivesse correta, encontraríamos espessuras maiores e cascas menos densas no baixo, e a densidade da casca teria uma relação positiva com a densidade da madeira. Nossos resultados são consistentes com essa hipótese, pois, em média, a espessura da casca é maior no baixo, onde a densidade da casca tende a ser menor (Figura 4 a-c), e a densidade da madeira e da casca são correlacionadas de maneira geral (Figura 8 a). Isso pode ser explicado pelo fato de que investimentos maiores na densidade da madeira são indicados como um mecanismo de resistência à cavitação (Hacke et al., 2001) em resposta ao déficit hídrico. Geralmente, a madeira mais densa está associada a uma casca mais densa (Poorter, 2014). Portanto, nossos achados também são condizentes com estudos que indicam maior densidade de madeira associada a florestas mais secas (Chave et al., 2006; Muller-Landau, 2004; Esteban, 2020).

A ausência de uma relação clara entre densidade da casca e diâmetro (Figura 4d) e a predominância da variação entre espécies (Figuras 5 e 6), evidenciada pelos efeitos aleatórios, indica que as estratégias de investimento em espessura e densidade variam amplamente entre espécies coabitantes. Isso sugere que outros fatores podem desempenhar um papel importante na determinação dessas características. Desconsiderar a variabilidade interespecífica poderia levar à interpretação equivocada de que fatores ambientais exercem influência uniforme sobre todas as espécies, mascarando diferenças adaptativas importantes nos padrões de investimento em tecido de casca. Análises que não consideram esses efeitos podem superestimar a influência de fatores ambientais uniformes e subestimar a complexidade das interações ecológicas entre as espécies (Poorter & Bongers, 2006; Chave et al., 2009). Portanto, incorporar a variabilidade interespecífica é crucial para entender plenamente a ecologia das cascas das árvores em diferentes ambientes e para fornecer uma base mais sólida para o desenvolvimento de modelos ecológicos (Swenson & Enquist, 2007; Poorter et al., 2018).

6.3 Potencial influência da Espessura e densidade da casca no incremento diamétrico das árvores

Os resultados do nosso estudo indicam que a espessura da casca no ambiente estudado é mais fortemente influenciada pelo ambiente hidrológico, diâmetro e variabilidade de espécies, enquanto a densidade da casca é fortemente influenciada pela variabilidade da entre espécies. Esses resultados podem ser relevantes na interpretação das medidas de incremento do diâmetro das árvores ao longo do tempo, devido à variação na correlação dessas características em diferentes ambientes. Estudos anteriores, como os de Melgaço (2014) e Ramirez (2018), mostraram que o crescimento das árvores em florestas tropicais úmidas varia conforme o gradiente topo-hidrográfico e a densidade da madeira. Por exemplo, Melgaço observou que árvores em solos argilosos, afastadas do lençol freático, apresentam maiores incrementos no final da estação chuvosa, enquanto as árvores nos baixios têm maiores taxas de crescimento no início da estação seca. Ramirez (2018) demonstrou que, durante uma seca severa em 2015-2016, árvores em platôs sofreram reduções significativas no incremento diamétrico, enquanto as árvores nos baixios foram menos afetadas. Além disso, o estudo de Esteban (2020) evidenciou que o excesso ou déficit

hídrico afeta significativamente o crescimento e a mortalidade das árvores, com impactos modulados pela topografia e características funcionais das espécies.

A variação nas características da casca, como espessura e densidade, desempenha um papel crucial na adaptação das árvores a diferentes ambientes hidrológicos. Em ambientes úmidos, as árvores tendem a desenvolver cascas mais espessas e de menor densidade, o que proporciona isolamento térmico e proteção contra patógenos e herbívoros (Rosell et al., 2014; Poorter et al., 2010). Por outro lado, em ambientes secos, as árvores apresentam cascas mais finas e densas, que são mais eficientes na conservação de água e na proteção contra estresses climáticos (Worbes, 1999; Chave et al., 2009). Essas adaptações refletem estratégias evolutivas que otimizam o crescimento e a sobrevivência das espécies sob diferentes condições ambientais.

Embora os estudos citados abordem fatores hidrológicos e funcionais, nenhum deles considerou diretamente o efeito da casca sobre as variações no diâmetro. Stahl et al. (2010) sugere que a taxa de mudança sazonal na circunferência do tronco das árvores é influenciada pela combinação de crescimento secundário (multiplicação celular) e propriedades da casca (conteúdo de água, espessura), que são influenciadas tanto pelas condições de água do solo quanto atmosféricas. Ele destaca que em árvores de floresta tropical, as flutuações na circunferência durante períodos secos ou úmidos podem ser parcialmente explicadas por mudanças nas propriedades higroscópicas da casca, já que a umidade relativa do ar induz uma contração (nas estações secas) ou um inchaço (nas estações úmidas) dos tecidos da casca. Além disso, espessuras de casca inferiores a 4 mm registram mais a contração e expansão higroscópica do tecido da casca, o que pode amplificar as flutuações de inchaço e encolhimento (Oberhuber et al., 2020).

Diante disso, é possível que os efeitos da casca sobre o aumento do diâmetro, especialmente em árvores de platô, tornem essas árvores mais vulneráveis às variações sazonais de umidade. Essa vulnerabilidade pode, por sua vez, influenciar as medidas de diâmetro e levar a interpretações imprecisas sobre a influência do ambiente hidrológico e das características da planta no crescimento das árvores. Já para as árvores situadas nos baixios, as medidas podem apresentar maior consistência e precisão, possivelmente devido às maiores espessuras de casca e,

consequentemente, à menor flutuação higroscópica. No entanto, essa hipótese será investigada com base na análise dos dados de resposta das cascas obtidos no experimento.

7 Conclusão

Nosso estudo revela que a espessura e a densidade da casca das árvores em uma floresta tropical úmida são influenciadas por uma combinação de fatores ambientais e específicos das espécies. A espessura da casca é maior no baixio do que no platô e tende a aumentar com o diâmetro da árvore, enquanto a densidade da casca é maior no platô e correlaciona-se com a densidade da madeira. Essas variações indicam que tanto o ambiente hidrológico quanto às características específicas das espécies, desempenham papéis cruciais na determinação dessas propriedades da casca. Ademais, nossos achados sugerem que a variação na espessura e densidade da casca pode ter implicações significativas na interpretação das medidas de incremento diamétrico das árvores, especialmente em resposta a condições hidrológicas variáveis.

Estudos futuros podem aprofundar a investigação dos mecanismos subjacentes a essa variação e como ela influencia o incremento e crescimento diamétrico, principalmente nos períodos de seca e chuva intensa, devido às propriedades higroscópicas (Stahl et al., 2010; Oberhuber et al., 2020). Assim, poderemos compreender melhor a influência da casca com crescimento de árvores de floresta úmida.

8 Referências

- Bauer, G., Speck, T., Blömer, J., Bertling, J., & Speck, O. (2010). Insulation capability of the bark of trees with different fire adaptation. *Journal of Materials Science*, 45(21), 5950–5959. <https://doi.org/10.1007/s10853-010-4680-4>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351-366.
- Clark, D. A., & Clark, D. B. (1999). Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications*, 9(3), 981-997.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., & Poorter, H. (2003). A

- handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. In *Australian Journal of Botany* (Vol. 51, Issue 4, pp. 335–380). <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- dplyr: Hadley Wickham, Romain François, Lionel Henry, and Kirill Müller (2023). dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Esteban, E. J. L., Castilho, C. V., Melgaço, K. L., & Costa, F. R. C. (2021). The other side of droughts: wet extremes and topography as buffers of negative drought effects in an Amazonian forest. *New Phytologist*, 229(4), 1995–2006. <https://doi.org/10.1111/nph.17005>
- Fortier, J., Truax, B., Gagnon, D., & Lambert, F. (2017). Allometric equations for estimating compartment biomass and stem volume in mature hybrid poplars: General or site-specific? *Forests*, 8(9). <https://doi.org/10.3390/f8090309>
- Fréjaville, T., Vilà-Cabrera, A., Curt, T., & Carcaillet, C. (2018). Aridity and competition drive fire resistance trait covariation in mountain trees. *Ecosphere*, 9(12). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2493>
- ggplot2: Hadley Wickham (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Hopkins, M. J. G. (2005). *FLORA DA RESERVA DUCKE, AMAZONAS, BRASIL*. www.inpa.gov.br/projetos/ducke/.
- lme4: Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Luizao, R. C. C., Luizao, F. J., Paiva, R. Q., Monteiro, T. F., Sousa, L. S., & Kruijt, B. (2004). Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10(5), 592–600. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00757.x>
- MuMIn: Barton K (2020). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuumIn>
- Morris, H., & Jansen, S. (2017). *Bark*.
- Neumann, M., & Lawes, M. J. (2021). Quantifying carbon in tree bark: The importance of bark morphology and tree size. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(4), 646–654. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13546>
- Oberhuber, W., Sehr, M., & Kitz, F. (2020). Hygroscopic properties of thin dead outer bark layers strongly influence stem diameter variations on short and long time scales in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Agricultural and Forest Meteorology*, 290. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108026>
- Paine, C. E. T., Stahl, C., Courtois, E. A., Patiño, S., Sarmiento, C., & Baraloto, C. (2010). Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology*, 24(6), 1202–1210. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01736.x>
- Pausas, J. G. (2015). Bark thickness and fire regime. In *Functional Ecology* (Vol. 29, Issue 3, pp. 315–327). <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12372>

- Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733–1743.
- Poorter, L., Castilho, C. V., Schiatti, J., Oliveira, R. S., & Costa, F. R. C. (2018). Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. *New Phytologist*, 219(1), 109–121. <https://doi.org/10.1111/nph.15206>
- Poorter, L., Mcneil, A., Hurtado, V. H., Prins, H. H. T., & Putz, F. E. (2014b). Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology*, 28(1), 232–242. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12158>
- tidy: Hadley Wickham (2017). tidy: Tidy Data. R package version 1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=tidy>
- Rosell, J. A. (2016). Bark thickness across the angiosperms: More than just fire. *New Phytologist*, 211(1), 90–102. <https://doi.org/10.1111/nph.13889>
- Rosell, J. A. (2019). Bark in Woody Plants: Understanding the Diversity of a Multifunctional Structure. *Integrative and Comparative Biology*, 59(3), 535–547. <https://doi.org/10.1093/icb/icz057>
- Rosell, J. A., Castorena, M., Laws, C. A., & Westoby, M. (2015). Bark ecology of twigs vs. main stems: functional traits across eighty-five species of angiosperms. *Oecologia*, 178(4), 1033–1043. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3307-5>
- Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2014). The evolution of bark mechanics and storage across habitats in a clade of tropical trees. *American Journal of Botany*, 101(5), 764–777. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400109>
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- sjplot: Lüdecke D (2023). sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science. R package version 2.8.13. <https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>
- Stahl, C., Burban, B., Bomp, F., Jolin, Z. B., Sermage, J., & Bonal, D. (2010). Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 26(4), 393–405. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000155>
- Staver, A. C., Brando, P. M., Barlow, J., Morton, D. C., Paine, C. E. T., Malhi, Y., Araujo Murakami, A., & del Aguila Pasquel, J. (2020). Thinner bark increases sensitivity of wetter Amazonian tropical forests to fire. In *Ecology Letters* (Vol. 23, Issue 1, pp. 99–106). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/ele.13409>
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3), 451–459.
- Toledo, J. J., Castilho, C. V., Magnusson, W. E., & Nascimento, H. E. M. (2017). Soil controls biomass and dynamics of an Amazonian forest through the shifting of species and traits. *Revista Brasileira de Botanica*, 40(2), 451–461. <https://doi.org/10.1007/s40415-016-0351-2>