

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO CIÊNCIA E TECNOLOGIA
DE MINAS GERAIS - *CAMPUS* SÃO JOÃO EVANGELISTA
BACHARELADO EM ENGENHARIA FLORESTAL

Ana Clara Gomes de Queirós

**ALTURA DOMINANTE COMO IMPULSIONADOR ESTRUTURAL DOS PERFIS
DE DIVERSIDADE EFETIVA NA AMAZÔNIA BRASILEIRA**

São João Evangelista

2026

ANA CLARA GOMES DE QUEIRÓS

**ALTURA DOMINANTE COMO IMPULSIONADOR ESTRUTURAL DOS PERFIS
DE DIVERSIDADE EFETIVA NA AMAZÔNIA BRASILEIRA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado
ao curso bacharelado em Engenharia Florestal
do Instituto Federal de Minas Gerais - *Campus*
São João Evangelista para obtenção do grau de
bacharel em Engenharia Florestal.

Orientador: Prof. Dr. Bruno Oliveira Lafetá

São João Evangelista

2026

-
- Q3a Queirós, Ana Clara Gomes de.
- Altura dominante como impulsionador estrutural dos perfis de diversidade efetiva na Amazônia brasileira/ Ana Clara Gomes de Queirós– 2026.
- 34f.: il.
- Orientador: Dr. Bruno Oliveira Lafetá.
- Trabalho de Conclusão de Curso (bacharelado em Engenharia Florestal) – Instituto Federal Minas Gerais. *Campus* São João Evangelista, 2026.
1. Estrato vertical dominante. 2. Números de Hill. 3. Inventário Florestal Nacional. 4. SHDM. I. Queirós, Ana Clara Gomes de. II. Instituto Federal de Minas Gerais *Campus* SJE. III. Título.

CDD 577.34

Catálogo: Esther Soares Cunha - CRB-6/4333

Ana Clara Gomes de Queirós

**ALTURA DOMINANTE COMO IMPULSIONADOR ESTRUTURAL DOS PERFIS
DE DIVERSIDADE EFETIVA NA AMAZÔNIA BRASILEIRA**

Trabalho de conclusão de curso, apresentado ao
Curso Bacharelado em Engenharia Florestal do
Instituto Federal de Educação Ciência e
Tecnologia de Minas Gerais – *Campus* São
João Evangelista para obtenção do grau de
Bacharel em Engenharia Florestal.

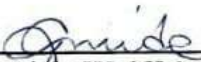
Aprovado em 23/06/2026

BANCA EXAMINADORA



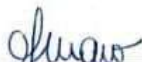
Dr. Bruno Oliveira Lafetá (Orientador)

Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia de Minas Gerais – *Campus* São João
Evangelista



Drª. Grazielle Wolff de Almeida Carvalho

Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia de Minas Gerais – *Campus* São João
Evangelista



Drª. Ana Carolina Ferraro

Instituto Federal de Educação Ciência e Tecnologia de Minas Gerais – *Campus* São João
Evangelista

RESUMO

Compreender como a estrutura florestal molda a biodiversidade continua sendo um desafio central na ecologia tropical, mas os quadros preditivos que ligam perfis contínuos de diversidade a atributos em nível de povoamento são limitados. Apresentamos o Modelo de Diversidade Estrutural de Hill (SHDM), uma abordagem não linear inovadora que prevê a diversidade efetiva (números de Hill) a partir da altura dominante das árvores nas florestas amazônicas brasileiras. Utilizando dados do Inventário Florestal Nacional de três estados amazônicos para parametrização (559 conglomerados; 133.121 fustes) e validação independente em seis estados adicionais (455 conglomerados; 102.005 fustes), avaliamos formulações hierárquicas com complexidade estrutural crescente. A SHDM integra dois processos ecológicos: saturação assintótica da diversidade com complexidade do dossel (179 espécies efetivas por 0,8 ha) e modulação do decaimento da diversidade impulsionada pela altura ao longo da série de Hill ($= 0,42$). Florestas mais altas mantêm maior diversidade e apresentam declínio mais lento sob o crescente domínio ecológico, resultando em maior uniformidade e estabilidade estrutural. Entre as ordens de diversidade, o índice de Simpson ($q = 2$) apresentou o desempenho preditivo mais consistente. Validação externa confirmou forte generalização entre tipos heterogêneos de floresta amazônica. A altura dominante das árvores emergiu como um forte motor estrutural de padrões eficazes de biodiversidade, apoiando sua aplicação em análises baseadas em sensoriamento remoto. A SHDM fornece uma estrutura parcimoniosa que unifica a diversidade estrutural e composicional para monitoramento e conservação escaláveis da biodiversidade.

Palavras-chave: Estrato vertical dominante. Números de Hill. Inventário Florestal Nacional. SHDM.

ABSTRACT

Understanding how forest structure shapes biodiversity remains a central challenge in tropical ecology, yet predictive frameworks linking continuous diversity profiles to stand-level attributes are limited. We present the Structural Hill Diversity Model (SHDM), a novel nonlinear approach predicting effective diversity (Hill numbers) from dominant tree height in Brazilian Amazon forests. Using National Forest Inventory data from three Amazonian states for parameterization (559 clusters; 133,121 stems) and independent validation across six additional states (455 clusters; 102,005 stems), we evaluated hierarchical formulations with increasing structural complexity. The SHDM integrates two ecological processes: asymptotic diversity saturation with canopy complexity (179 effective species per 0.8 ha) and height-driven modulation of diversity decay along the Hill continuum ($= 0.42$). Taller forests maintain higher diversity and exhibit slower decline under increasing ecological dominance, resulting in greater evenness and structural stability. Among diversity orders, the Simpson index ($q = 2$) showed the most consistent predictive performance. External validation confirmed strong generalizability across heterogeneous Amazonian forest types. Dominant tree height emerged as a robust structural driver of effective biodiversity patterns, supporting its application in remote sensing-based assessments. The SHDM provides a parsimonious framework unifying structural and compositional diversity for scalable biodiversity monitoring and conservation.

Keywords: Dominant vertical stratum. Hill numbers. National forest inventory. SHDM.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	7
2 MATERIAL E MÉTODOS	10
2.1 Dados para parametrização	10
2.2 Perfis de diversidade de Hill	12
2.3 Formulações exploratórias do modelo de diversidade	13
2.4 Modelagem dos perfis de diversidade.....	15
2.5 Validação externa em diferentes regiões Amazônicas	15
3 RESULTADOS	17
3.1 Parametrização e perfis de diversidade.....	17
3.2 Validação externa em diferentes regiões amazônicas	20
4 DISCUSSÃO	23
5 CONCLUSÃO.....	29
REFERÊNCIAS.....	30

1 INTRODUÇÃO

A Amazônia brasileira detém a maior floresta tropical contínua do mundo, com notável diversidade florística moldada pela interação entre clima, solo, regime hidrológico, distúrbios naturais e processos sucessionais que condicionam a composição e a estrutura biométrica ao longo do espaço e do tempo (FLORES *et al.*, 2024; CHAMBERS *et al.*, 2026). Além de seu papel na conservação da biodiversidade, esse bioma desempenha funções essenciais na regulação climática, no armazenamento de carbono, na manutenção do ciclo hidrológico e na provisão de serviços ecossistêmicos fundamentais em escala continental (MEHTA *et al.*, 2025; CHAMBERS *et al.*, 2026; COSTA *et al.*, 2026).

A compreensão das relações entre atributos estruturais e padrões de biodiversidade tornou-se tema central para a ecologia tropical e para estratégias de monitoramento ambiental em larga escala associadas ao ODS 15 (Vida Terrestre) das Nações Unidas. A diversidade arbórea destaca-se por refletir processos relacionados à coexistência de espécies, organização funcional das comunidades e estabilidade ecológica (COLINVAUX, 1987; CODDINGTON *et al.*, 2023; BAÑARES-DE-DIOS *et al.*, 2024; FLORES *et al.*, 2024). Tradicionalmente, a diversidade é representada por índices clássicos (riqueza de espécies, Shannon e Simpson) que enfatizam componentes distintos da diversidade, dificultando interpretações integradas da organização ecológica das comunidades, especialmente em florestas tropicais heterogêneas. Apesar dos avanços na quantificação da diversidade arbórea na Amazônia, ainda permanece limitada relações conceituais e analíticas entre atributos estruturais e perfis contínuos de diversidade efetiva obtidos a partir de inventários florestais e sensoriamento remoto (WAGNER *et al.*, 2025; LIU *et al.*, 2025; VALLE *et al.*, 2026).

Os perfis de diversidade baseados na série de Hill (HILL, 1973) constituem uma abordagem versátil para representação da diversidade efetiva em ecossistemas florestais. Diferentemente dos índices tradicionais analisados isoladamente, os números de Hill permitem avaliar a importância relativa das espécies ao longo de um gradiente de sensibilidade ecológica controlado pela ordem q (CHAO *et al.*, 2014). Valores baixos de q atribuem maior peso às espécies raras, enquanto valores elevados enfatizam espécies dominantes. Essa série também expressa a diversidade como número equivalente de espécies e incorpora índices clássicos em uma estrutura matemática unificada (CHIU; CHAO, 2014); o que favorece sua aplicação em estudos da diversidade em ecossistemas complexos, incluindo florestas tropicais (LIMA *et al.*, 2023; PINTO *et al.*, 2025; SOUZA *et al.*, 2026).

Atributos estruturais têm sido amplamente utilizados em inventários e estudos ecológicos por sua capacidade de representar a organização e a heterogeneidade das florestas (COSTA *et al.*, 2026; VALLE *et al.*, 2026). Entre esses atributos, a altura dominante constitui uma variável estrutural do povoamento associada à estratificação vertical, à competição entre árvores, à disponibilidade de recursos e às condições ambientais relacionadas à dinâmica da floresta (LOETSCH *et al.*, 1973; LIU *et al.*, 2025). Essa variável é rotineiramente empregada na classificação da produtividade do sítio e na modelagem do crescimento de povoamentos equiâneos devido à sua estabilidade em relação à densidade do povoamento e à forte associação com a capacidade produtiva do sítio (LAFETÁ *et al.*, 2024; ZHAO *et al.*, 2026). Em florestas naturais tropicais, a altura dominante também reflete gradientes estruturais associados à ocupação do dossel e coexistência de estratégias ecológicas distintas (CODDINGTON *et al.*, 2023; BAÑARES-DE-DIOS *et al.*, 2024). Estudos recentes demonstram o potencial de métricas de altura do dossel para estimar estoques de carbono, estratificar fitofisionomias e subsidiar o manejo florestal sustentável na Amazônia (WAGNER *et al.*, 2025; FERREIRA *et al.*, 2025; MOHAN *et al.*, 2026).

Recentemente, Costa *et al.* (2026) demonstraram que a altura de árvores dominantes prediz adequadamente a distribuição de diâmetros em florestas naturais da Amazônia Ocidental, observando que sítios com maior dominância vertical apresentam estruturas diamétricas mais heterogêneas. Paralelamente, estudos com LiDAR e fotogrametria (OLIVEIRA *et al.*, 2024, 2025; WINSTANLEY *et al.*, 2024; FERREIRA *et al.*, 2025; WAGNER *et al.*, 2025; VALLE *et al.*, 2026) demonstram o potencial de métricas de altura do dossel para caracterizar a organização estrutural, a dinâmica da vegetação e padrões ecológicos em florestas tropicais. Entretanto, permanecem escassas formulações paramétricas contínuas capazes de descrever simultaneamente a estrutura vertical do dossel e o comportamento de perfis de diversidade.

Este estudo propõe uma abordagem inédita de modelagem não linear, denominada Modelo de Diversidade Estrutural de Hill (SHDM), para representar perfis de diversidade da série de Hill em função da altura dominante em florestas da Amazônia brasileira. A formulação reúne, em uma única estrutura paramétrica, a saturação assintótica da diversidade com o aumento da complexidade estrutural e a modulação do decaimento da diversidade ao longo do gradiente de dominância ecológica. O modelo também incorpora o efeito moderador da altura dominante sobre a redução da diversidade efetiva entre sítios com diferentes condições de dominância vertical, mantendo coerência ecológica dos perfis estimados. A validação independente com dados do Inventário Florestal Nacional em diferentes estados amazônicos

amplia a robustez e a capacidade de generalização da abordagem proposta.

Com base nessas considerações, foram testadas as seguintes hipóteses:

a) a diversidade efetiva apresenta resposta positiva e assintótica à altura dominante, refletindo o aumento da complexidade estrutural do povoamento;

b) o aumento da altura dominante reduz a taxa de declínio da diversidade ao longo do gradiente da série de Hill, indicando maior manutenção da uniformidade relativa das espécies sob maior dominância vertical;

c) a diversidade efetiva pode ser adequadamente descrita por uma função não linear única dependente simultaneamente da altura dominante e da ordem q , capturando de forma consistente os perfis de diversidade em diferentes condições estruturais na Amazônia.

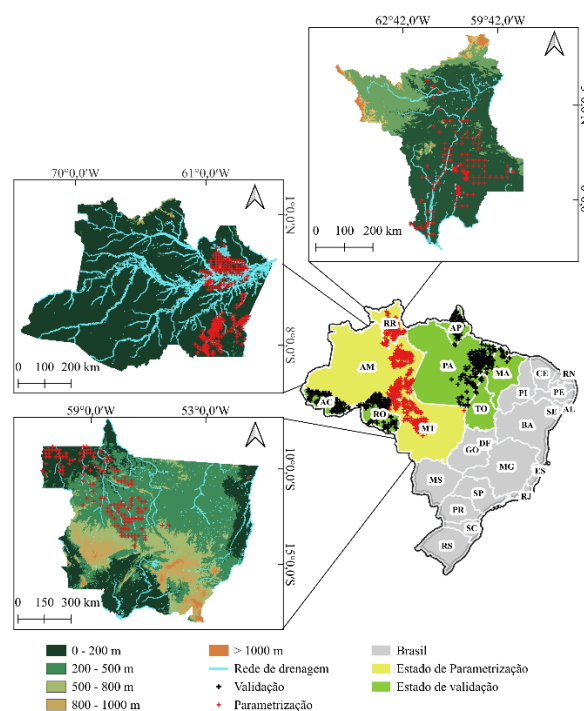
O objetivo foi desenvolver e validar uma abordagem contínua para descrever os perfis de diversidade efetiva da série de Hill ao longo de gradientes de altura dominante em sítios com diferentes condições de dominância vertical na Amazônia brasileira.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Dados para parametrização

Os dados biométricos e florísticos utilizados neste estudo foram obtidos do Inventário Florestal Nacional, coordenado pelo Serviço Florestal Brasileiro e disponibilizado publicamente por meio do Sistema Nacional de Informações Florestais (SFB, 2026). Os povoamentos amostrados utilizados na etapa de parametrização correspondem a florestas tropicais nativas do bioma Amazônia, localizados em 17 municípios do estado do Amazonas, 20 de Mato Grosso e 12 de Roraima. A seleção desses estados administrativamente adjacentes baseou-se em critério geográfico, visando abranger ampla variação fitofisionômica, com extensão de aproximadamente 1.980 km no sentido norte-sul (gradiente latitudinal) e 1.200 km no sentido leste-oeste (gradiente longitudinal).

Figura 1 - Localização geográfica dos conglomerados do Inventário Florestal Nacional na Amazônia brasileira, com uma visão detalhada (zoom) dos 298 conglomerados no estado do Amazonas (AM), 133 em Mato Grosso (MT) e 128 em Roraima (RR) usados para parametrização de modelos. O mapa também destaca a rede de drenagem e a variação de altitude. Conjuntos de dados de validação foram obtidos em Acre (AC), Amapá (AP), Maranhão (MA), Pará (PA), Rondônia (RO) e Tocantins (TO), compreendendo, respectivamente, 95, 109, 23, 124, 98 e 6 conglomerados.



Fonte: Elaborado pela autora, 2026.

Os municípios avaliados apresentam ampla diversidade fitofisionômica, com predominância de Floresta Ombrófila Aberta em diferentes tipologias, incluindo formações com palmeiras, sororoca e bambu, além da ocorrência de áreas de Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Semidecidual, florestas aluviais sazonalmente inundáveis e formações de Campinarana. As áreas de estudo abrangeram diferentes categorias de manejo e proteção, incluindo Unidades de Conservação de proteção integral (por exemplo, parques estaduais), Florestas Nacionais e Estaduais de uso sustentável, Assentamentos Agroextrativistas e propriedades privadas com ou sem Planos de Manejo Florestal Sustentável aprovados.

O conjunto de dados de parametrização foi composto por 559 conglomerados sistematicamente distribuídos nos estados do Amazonas, Mato Grosso e Roraima (Tabela 1). De acordo com a metodologia do Inventário Florestal Nacional brasileiro (SFB, 2026), um conglomerado é instalado em cada ponto amostral da grade sistemática nacional, composta por pontos espaçados em 20 km (malha 20×20 km), admitindo-se adensamentos amostrais em regiões ecologicamente estratégicas para aumentar a representatividade de diferentes fitofisionomias. Cada conglomerado seguiu um arranjo em cruz de Malta, constituído por quatro subparcelas retangulares de área fixa (20×100 m; 0,2 ha cada), dispostas perpendicularmente em torno de um ponto central e orientadas em direção aos pontos cardeais, totalizando 2.236 subparcelas. A distância do ponto central até cada subparcela foi de 50 m.

Tabela 1 - Estatísticas descritivas da altura dominante na Amazônia brasileira, discriminadas em conjuntos de parametrização e validação.

Estado	Conglomerados	Fustes	Altura dominante (m)			
			Média	DP	Min	Max
----- Parametrização -----						
Amazonas	298	71,603	26.89	3.96	15.79	38.43
Mato Grosso	133	29,675	23.90	5.62	10.13	39.98
Roraima	128	31,843	23.85	5.83	6.73	37.40
----- Validação -----						
Acre	95	21,545	24.60	2.99	11.19	30.17
Amapá	109	25,461	27.45	3.50	19.59	37.37
Maranhão	23	4,473	17.69	5.03	12.21	26.20
Pará	124	27,362	24.97	5.31	14.62	37.83

Rondônia	98	22,028	23.80	3.99	14.22	36.96
Tocantins	6	1,136	18.83	3.02	15.62	24.13

DP = desvio padrão; Min = mínimo; Max = máximo.

Fonte: Elaborado pela autora, 2026.

Todos os fustes com diâmetro à altura do peito (DAP, cm) $\geq 10,0$ cm foram identificados em nível de espécie, conforme o protocolo do Serviço Florestal Brasileiro (SFB, 2026), totalizando 133.121 indivíduos no conjunto de parametrização. A altura total (Ht, m), definida como a distância linear entre o nível do solo e o ápice da árvore, foi obtida com vara graduada. A altura dominante (Hd) de cada conglomerado foi definida como a altura média das 20% árvores mais altas por hectare (LOETSCH *et al.*, 1973). Essa variável estrutural em nível de povoamento foi utilizada como descritor da dominância vertical e da condição produtiva do sítio. Essa abordagem adota uma representação parcimoniosa da estrutura do dossel, favorecendo sua aplicação em análises comparativas em escala espacial ampla.

2.2 Perfis de diversidade de Hill

A diversidade efetiva para a série de Hill (HILL, 1973) foi estimada para todos os conglomerados. Essa série foi adotada neste estudo devido à sua interpretação direta dos diferentes componentes da diversidade, como riqueza, equitabilidade e dominância, em uma única formulação matemática capaz de descrever simultaneamente padrões ecológicos em ecossistemas florestais. Os perfis foram calculados para as ordens discretas $q = 0, 1, 2, 3, 4$ e 5 , abrangendo desde forte influência de espécies raras ($q = 0$) até cenários dominados por espécies abundantes ($q = 5$), conforme:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}} \quad (1)$$

Em que qD representa a diversidade efetiva de ordem q , p_i corresponde à abundância proporcional da espécie i , e S representa a riqueza de espécies. A ordem q controla a sensibilidade do índice às espécies raras ou dominantes: quando $q=0$, todas as espécies recebem o mesmo peso e ${}^0D=S$ (riqueza de espécies); para $q=1$, a expressão converge para $e^{H'}$ (exponencial da entropia de Shannon); e, para $q=2$, obtém-se o inverso do índice de Simpson (λ^{-1}), que atribui maior peso às espécies abundantes.

As diversidades efetivas correspondentes a cada ordem de Hill foram submetidas à análise estatística descritiva, incluindo média, desvio-padrão mínimo, máximo e, pelo método dos momentos, assimetria e curtose.

2.3 Formulações exploratórias do modelo de diversidade

Formulações não lineares exploratórias foram avaliadas com o propósito de investigar como os perfis de diversidade efetiva da série de Hill respondem simultaneamente ao gradiente de dominância ecológica e à estrutura vertical representada pela altura dominante em florestas da Amazônia brasileira. As formulações foram organizadas progressivamente, representando diferentes níveis de complexidade ecológica associados à organização estrutural e composicional dos sítios florestais.

A primeira formulação (M0) correspondeu a um modelo basal não estrutural, no qual a diversidade efetiva variou exclusivamente em função da ordem q da série de Hill, sem incorporação da altura dominante. Sua forma funcional descreve o decaimento monotônico da diversidade ao longo da série de Hill:

$${}^qD = 1 + (\alpha - 1)e^{-\gamma q^\theta} \quad (2)$$

Em que α representa o limite assintótico da diversidade efetiva sob baixa influência da dominância ecológica, γ controla a intensidade do decaimento da diversidade ao longo da série de Hill, e θ define a curvatura da resposta da diversidade em função da ordem q .

A potência “ q^θ ” foi inspirada em modelos de decaimento estendido (LAHERRÈRE; SORNETTE, 1998), permitindo flexibilidade para representar desde reduções graduais ($\theta < 1$) até quedas abruptas ($\theta > 1$) na diversidade com o aumento da dominância. O termo constante aditivo (+1) foi incorporado para garantir que, sob condições extremas de elevada dominância, o modelo convirja assintoticamente para o valor 1 (uma única espécie efetiva). Essa formulação foi utilizada como modelo de referência para avaliação dos ganhos explicativos da inclusão de componentes estruturais.

A segunda formulação (M1) incorporou o efeito estrutural da altura dominante sobre o potencial de diversidade efetiva, mantendo constante a taxa de decaimento ao longo da série de Hill:

$${}^qD = 1 + [\alpha(1 - e^{-\beta Hd}) - 1]e^{-\gamma q^\theta} \quad (3)$$

Em que Hd corresponde à altura dominante do povoamento e β representa a taxa de saturação da diversidade em função da estrutura vertical da floresta. O termo assintótico “ $1 - e^{-\beta Hd}$ ”, dependente de altura dominante, foi inspirado em funções clássicas de crescimento florestal com comportamento saturante (RICHARDS, 1959; CHAPMAN, 1961; MITSCHERLICH, 1919), frequentemente utilizadas para representar respostas ecológicas limitadas por restrições ambientais. Esse termo descreve o aumento da diversidade potencial com o incremento da altura dominante, aproximando-se assintoticamente de um valor máximo de diversidade em condições florestais altamente produtivas.

A terceira formulação (SHDM) incluiu adicionalmente um efeito moderador da altura dominante sobre a taxa de decaimento da diversidade ao longo do gradiente da série de Hill:

$${}^qD = 1 + [\alpha(1 - e^{-\beta Hd}) - 1]e^{-\gamma Hd^{-\delta} q^\theta} \quad (4)$$

Em que δ controla o efeito moderador da altura dominante sobre a redução da diversidade efetiva associada ao aumento da dominância ecológica. A inclusão do termo “ $Hd^{-\delta}$ ” permite que a altura dominante module a intensidade do decaimento da diversidade ao longo do perfil de Hill. Valores positivos de δ indicam que florestas mais altas e estruturalmente mais complexas mantêm maior equitabilidade e menor redução da diversidade com o aumento da dominância, sugerindo maior estabilidade dos perfis de diversidade ao longo do gradiente de dominância ecológica. As estimativas paramétricas foram restringidas a $\alpha > 0$, $\beta > 0$, $\gamma > 0$, $\delta > 0$ e $\theta > 0$, garantindo monotonicidade matemática e coerência ecológica.

Essa última formulação foi desenvolvida pela necessidade de representar conjuntamente dois processos ecológicos convencionalmente tratados de forma independente:

- a) o aumento da diversidade potencial associado à produtividade e à complexidade estrutural da floresta;
- b) a redução sistemática da diversidade efetiva à medida que a ordem de Hill atribui maior peso às espécies dominantes.

A estrutura multiplicativa adotada permite representar esses processos como componentes funcionais distintos, porém interativos, preservando interpretação ecológica consistente dos efeitos da estrutura vertical e do gradiente de dominância.

Diferentemente de abordagens baseadas no ajuste independente de modelos para ordens discretas da série de Hill, a formulação contínua adotada neste estudo trata q como variável contínua dentro de uma única função paramétrica. Essa estratégia preserva a monotonicidade da diversidade efetiva (${}^qD \geq {}^{q+1}D$), evita a discretização arbitrária da série de Hill, permite estimativa de perfis para ordens intermediárias não amostradas ($q = 0,5; 1,5$), assegura convergência assintótica sob a suposição de dominância extrema de uma única espécie ($D \rightarrow 1$ quando $q \rightarrow \infty$), e reduz a complexidade paramétrica, favorecendo uma interpretação ecológica integrada dos perfis de diversidade.

2.4 Modelagem dos perfis de diversidade

Os perfis de diversidade foram modelados por meio das formulações não lineares descritas na seção 2.3 (M0, M1 e SHDM). Os parâmetros de cada formulação foram estimados pelo método dos mínimos quadrados não lineares, utilizando o algoritmo iterativo de Levenberg–Marquardt. Os intervalos de confiança dos parâmetros foram obtidos pelo método delta, com base na matriz de covariância assintótica dos estimadores de mínimos quadrados não lineares. De forma exploratória, foram avaliados diferentes limites máximos de iteração (1000, 2000, 3000, 4000 e 5000). Diante da estabilidade convergente do algoritmo, adotou-se o limite máximo de 1000 iterações para o processo final de otimização.

A qualidade de ajuste das formulações propostas foi avaliada por meio da significância dos parâmetros (teste t), da raiz do erro quadrático médio (RMSE), do erro médio absoluto (MAE) e do viés (diferença média entre diversidades efetivas estimadas e observadas). O MAE expressa a magnitude média dos erros absolutos, sendo menos sensível a valores extremos, enquanto o RMSE penaliza mais fortemente grandes desvios. O viés indica a direção e a magnitude de superestimações (valores positivos) ou subestimações (valores negativos). Menores valores de MAE e RMSE, associados a viés próximo de zero, indicam melhor precisão e maior capacidade preditiva da formulação em representar os perfis empíricos de diversidade. A formulação de melhor desempenho foi então selecionada para validação externa.

2.5 Validação externa em diferentes regiões Amazônicas

Para avaliar a capacidade de generalização da formulação de melhor desempenho preditivo, foi realizada uma validação independente (*out-of-sample*) utilizando dados do Inventário Florestal Nacional oriundos dos estados brasileiros do Acre (20 municípios), Amapá

(12 municípios), Maranhão (15 municípios), Pará (42 municípios), Rondônia (27 municípios) e Tocantins (5 municípios), todos inseridos de forma total ou parcialmente no domínio da Amazônia brasileira (Figura 1). O grupo de validação contou com 455 conglomerados, 1820 subparcelas e 102.005 fustes amostrados (Tabela 1), seguindo o mesmo delineamento amostral em cruz de Malta e os mesmos critérios de inclusão ($DAP \geq 10,0$ cm) adotados no conjunto de parametrização. As áreas de validação abrangeram amplitude fitofisionômica semelhante à observada no conjunto de parametrização.

Três classes de dominância vertical foram definidas com base na amplitude de altura dominante observada no conjunto de parametrização. A amplitude total foi dividida em três intervalos de mesma largura, resultando nas seguintes classes: Classe I (alta) – $Hd > 27,61$ m; Classe II (média) – $23,7 < Hd \leq 27,61$ m; e Classe III (baixa) – $Hd \leq 23,7$ m. Os mesmos limites de classes foram aplicados ao conjunto de validação visando garantir comparabilidade e permitir a avaliação da transferibilidade da abordagem entre diferentes regiões amazônicas.

O conjunto de validação foi utilizado exclusivamente para avaliação externa do desempenho preditivo do modelo não linear proposto. Os parâmetros estimados no conjunto de parametrização foram mantidos fixos e aplicados diretamente aos dados independentes de validação, sem reparametrização ou ajuste adicional do modelo. A comparação entre valores preditos e observados seguiu as mesmas métricas descritas na seção 2.4 (RMSE, MAE e Bias), estratificada por ordem de Hill e classes de dominância vertical.

A avaliação gráfica do desempenho preditivo do modelo não linear proposto incluiu a análise da distribuição dos resíduos padronizados nos conjuntos de parametrização e validação, bem como das superfícies de resposta da diversidade efetiva estimada em função das ordens de Hill e da altura dominante.

Para inferência estatística, foi adotado nível de significância de 5%. As análises estatísticas foram realizadas no software R versão 4.6.0 (R CORE TEAM, 2026), utilizando os pacotes Metrics (HAMNER; FRASCO, 2026), minpack.lm (ELZHOV *et al.*, 2026) e stats (R CORE TEAM, 2026).

3 RESULTADOS

3.1 Parametrização e perfis de diversidade

O inventário florestal amostrou 133.121 fustes nos estados do Amazonas, Mato Grosso e Roraima (conjunto de parametrização), com pelo menos 30 unidades amostrais por subunidade de conglomerado. A diversidade efetiva apresentou os seguintes valores médios por conglomerado: $^0D = 71,62 \pm 27,75$ (intervalo: 13–172; assimetria = 1,01; curtose = 4,37), $^1D = 45,30 \pm 22,74$ (intervalo: 5,04–140,97; assimetria = 1,23; curtose = 5,11), $^2D = 29,53 \pm 16,62$ (intervalo: 2,72–113,94; assimetria = 1,49; curtose = 6,38), $^3D = 22,21 \pm 12,72$ (intervalo: 2,23–94,01; assimetria = 1,58; curtose = 7,04), $^4D = 18,63 \pm 10,55$ (intervalo: 2,05–80,27; assimetria = 1,57; curtose = 7,17) e $^5D = 16,63 \pm 9,28$ (intervalo: 1,96–70,87; assimetria = 1,55; curtose = 7,09).

As formulações exploratórias avaliadas apresentaram convergência estável em todas as configurações testadas. O algoritmo de otimização de Levenberg–Marquardt convergiu de forma consistente sob diferentes limites máximos de iteração (1000 a 5000 iterações), sem variação nos parâmetros estimados ou nas métricas de ajuste, indicando robustez numérica do processo de estimação independentemente da complexidade funcional adotada.

Todos os parâmetros estimados foram estatisticamente significativos ($p < 0,01$) e apresentaram sinais positivos (Tabela 2), indicando capacidade explicativa dos componentes funcionais e coerência ecológica das relações propostas. Os intervalos de confiança a 95% permaneceram inteiramente positivos para todos os parâmetros estimados, reforçando a estabilidade numérica das formulações avaliadas. Em particular, o parâmetro δ apresentou intervalo entre 0,250 e 0,593, não incluindo zero, confirmando efeito moderador positivo da altura dominante sobre a taxa de decaimento da diversidade ao longo da série de Hill.

Tabela 2 - Estimativas de parâmetros, erros padrão, e 95% intervalos de confiança das formulações não lineares exploratórias ajustadas aos perfis de diversidade efetiva na Amazônia brasileira.

Parâmetro	Estimado	Erro padrão	t-valor	p-valor	IC 2.5%	IC 97.5%
M0 (RMSE = 17.9460, MAE = 12.0724, Bias = -0.0554)						
α	71.8358	0.7580	94.7654	<0.0001	70.3571	73.3154
γ	0.5113	0.0182	28.1057	<0.0001	0.4767	0.5467

θ	0.7265	0.0280	25.9093	<0.0001	0.6730	0.7820
M1 (RMSE = 16.1746, MAE = 11.0356, Bias = 0.1455)						
α	364.9878	120.5833	3.0269	0.0025	237.9375	968.3275
β	0.0086	0.0032	2.6870	0.0072	0.0030	0.0145
γ	0.5009	0.0160	31.3270	<0.0001	0.4705	0.5320
θ	0.7361	0.0251	29.3813	<0.0001	0.6882	0.7855
SHDM (RMSE = 16.1189, MAE = 10.9837, Bias = 0.0074)						
α	178.8183	29.3634	6.0898	<0.0001	139.7406	263.1889
β	0.0204	0.0045	4.5723	<0.0001	0.0125	0.0288
γ	2.0017	0.5557	3.6019	0.0003	1.1400	3.5158
δ	0.4209	0.0847	4.9717	<0.0001	0.2498	0.5930
θ	0.7363	0.0250	29.4322	<0.0001	0.6885	0.7856

Fonte: Elaborado pela autora, 2026.

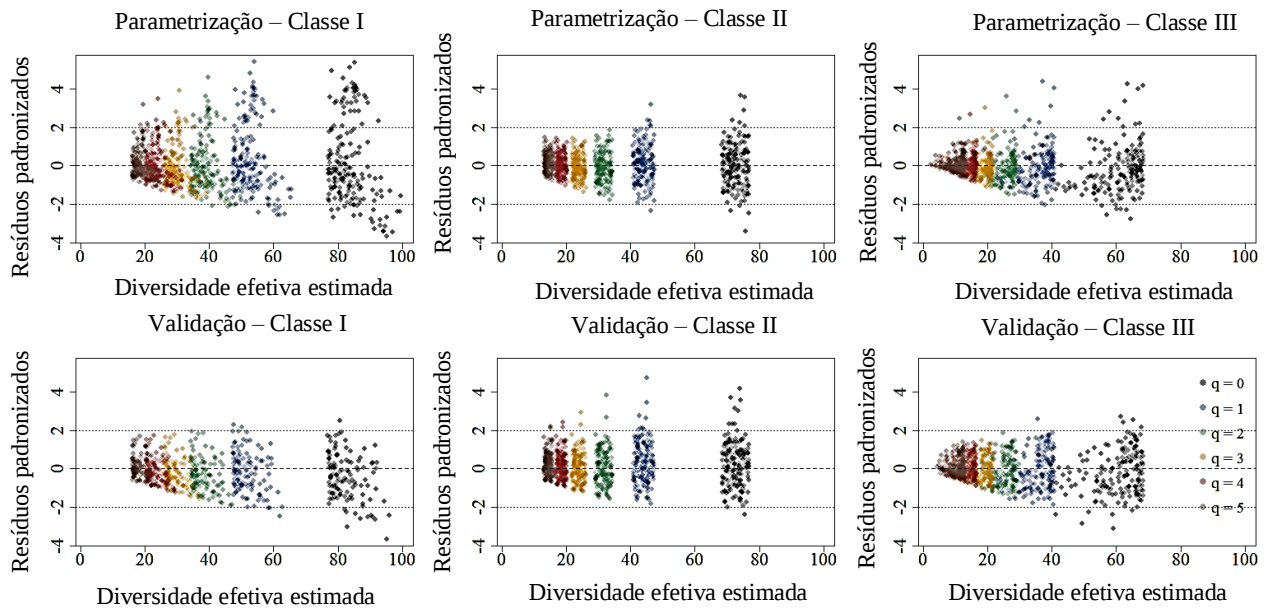
A comparação entre as formulações exploratórias evidenciou melhoria progressiva do desempenho preditivo com a incorporação sucessiva de componentes estruturais ao modelo basal (Tabela 2). Em relação ao modelo não estrutural M0, a inclusão da altura dominante no componente assintótico da diversidade (M1) reduziu o RMSE em 9,9% e o MAE em 8,6%, demonstrando que a estrutura vertical do dossel contribui substancialmente para a representação dos perfis de diversidade efetiva.

A formulação completa (SHDM), ao incorporar adicionalmente o efeito moderador da altura dominante sobre o decaimento da diversidade ao longo da série de Hill, apresentou os menores valores globais de RMSE, MAE e Bias entre as formulações avaliadas. Embora as reduções adicionais em relação ao M1 tenham sido discretas (RMSE: -0,3%; MAE: -0,5%), observou-se redução expressiva do Bias absoluto (de 0,1455 para 0,0074; ~94,9%), indicando melhora na ausência de viés sistemático. Simultaneamente, ocorreu expressiva redução da amplitude do intervalo de confiança associado ao parâmetro α , acompanhada da estimativa positiva e significativa de δ . Em conjunto, esses resultados indicam que a inclusão do componente moderador aumentou substancialmente a estabilidade inferencial e a coerência ecológica da formulação proposta, evidenciando que a altura dominante influencia não apenas o potencial de diversidade, mas também a intensidade do seu decaimento ao longo do gradiente de dominância ecológica.

Considerando o desempenho global observado, a formulação completa (SHDM) foi selecionada para validação externa e análises gráficas. A simetria da distribuição dos resíduos

padronizados em torno de zero (Figura 2), associada ao Bias global próximo da nulidade (Tabela 2), não revelou tendências sistemáticas de superestimativa ou subestimativa da diversidade efetiva ao longo dos gradientes de altura dominante e das ordens da série de Hill.

Figura 2 – Distribuição dos resíduos padronizados do Modelo de Diversidade Estrutural de Hill (SHDM) para perfis de diversidade efetiva nas florestas da Amazônia brasileira, estratificado por classes de dominância vertical e os dados de parametrização e validação.



Cada painel apresenta os resíduos padronizados em função da diversidade efetiva predita, com os pontos coloridos de acordo com a ordem de Hill ($q = 0$ a 5). As classes de dominância vertical foram definidas com base na altura dominante (Hd): Classe I (alta), $Ad > 27,61$ m; Classe II (média), $23,70 < Hd \leq 27,61$ m; e Classe III (baixa), $Hd \leq 23,70$ m.

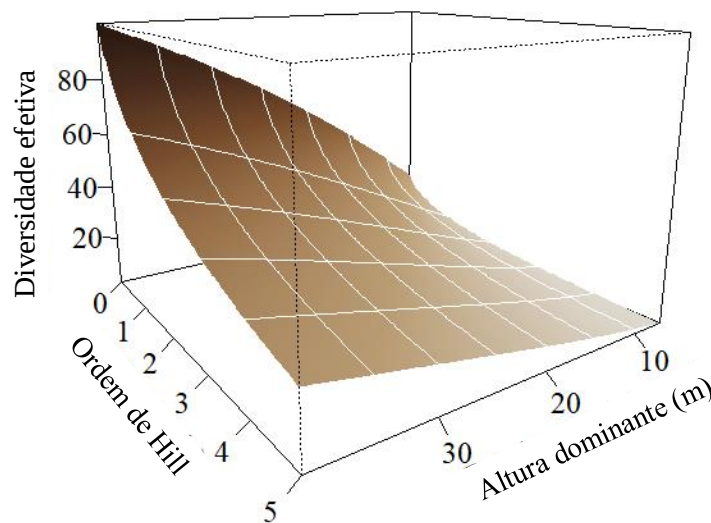
Fonte: Elaborado pela autora, 2026.

Os resíduos concentraram-se predominantemente no intervalo entre -2 e 2 desvios-padrão, corroborando a consistência do modelo na representação dos perfis de diversidade observados (Tabela 2; Figura 2). Observou-se redução progressiva da magnitude dos resíduos padronizados das menores para as maiores ordens da série de Hill, com os menores desvios concentrados entre $q = 2$ e $q = 5$. Esse comportamento implica em maior estabilidade preditiva do modelo nas ordens mais influenciadas pela equitabilidade e pela dominância ecológica. Em contraste, os maiores desvios observados em $q = 0$ indicam maior variabilidade associada à riqueza de espécies ao longo dos diferentes gradientes estruturais e florísticos representados no conjunto dos dados de parametrização.

A parametrização do modelo não linear proposto resultou em uma superfície de resposta (Figura 3) assintoticamente congruente com a teoria dos números de Hill, com a diversidade efetiva convergindo para o limite inferior teórico de 1 (uma única espécie efetiva)

à medida que a dominância ecológica aumenta ($q \rightarrow \infty$). Essa restrição é necessária para o realismo biológico dos perfis de diversidade ao longo de toda a variação da altura dominante e da ordem da série de Hill, evitando extrapolações não ecológicas.

Figura 3 – Superfície de resposta da diversidade efetiva ao longo das ordens de Hill e os gradientes da altura dominante preditos pelo Modelo de Diversidade Estrutural de Hill (SHDM) para florestas amazônicas brasileiras.



Fonte: Elaborado pela autora, 2026.

A superfície de resposta obtida denotou interação não linear clara entre altura dominante e ordem da série de Hill. Sítios com maiores valores de altura dominante apresentaram maior amplitude de variação da diversidade efetiva ao longo do gradiente de dominância ecológica, resultando em superfícies mais inclinadas entre as menores e maiores ordens de Hill. Em contrapartida, menores alturas dominantes estiveram associadas a perfis de diversidade mais homogêneos e com menor variação entre as ordens da série.

3.2 Validação externa em diferentes regiões amazônicas

A diversidade efetiva calculada para o conjunto de validação exibiu padrões descritivos semelhantes aos observados durante a etapa de parametrização, com redução progressiva da diversidade média e da variabilidade à medida que aumentaram as ordens da série de Hill. Os valores médios da diversidade efetiva por conglomerado corresponderam a ${}^0D = 68,80 \pm 21,43$ (intervalo: 3,00–141,00; assimetria = $-0,03$; curtose = 3,09), ${}^1D = 43,16 \pm 18,15$ (intervalo: 1,73–121,11; assimetria = 0,24; curtose = 3,11), ${}^2D = 28,31 \pm 14,06$ (intervalo:

1,47–94,19; assimetria = 0,52; curtose = 3,53), $^3D = 21,58 \pm 11,30$ (intervalo: 1,37–71,34; assimetria = 0,65; curtose = 3,59), $^4D = 18,27 \pm 9,69$ (intervalo: 1,33–57,86; assimetria = 0,71; curtose = 3,61) e $^5D = 16,40 \pm 8,70$ (intervalo: 1,31–50,41; assimetria = 0,74; curtose = 3,66).

O modelo SHDM proposto manteve, no conjunto independente de validação, o padrão de redução da diversidade efetiva com o aumento da dominância ecológica observado na etapa de parametrização, com acurácia e capacidade de generalização satisfatórias. As estatísticas globais de ajuste foram semelhantes às obtidas na etapa de parametrização, com RMSE = 13,4042, MAE = 10,3101 e Bias = 0,2670 (Tabela 3), denotando estabilidade da estimativa da diversidade efetiva e boa capacidade de generalização da formulação proposta para diferentes condições fitofisionômicas da Amazônia brasileira.

No conjunto de validação, os resíduos padronizados apresentaram maior concentração em torno da nulidade em comparação à etapa de parametrização, com redução aparente da dispersão residual ao longo do aumento das ordens da série de Hill (Figura 2). Os desvios permaneceram predominantemente contidos no intervalo entre -2 e 2 desvios-padrão, sem formação de padrões direcionais consistentes entre classes de dominância vertical, caracterizando manutenção da estabilidade das estimativas em dados independentes.

A análise estratificada por ordem da série de Hill corroborou os padrões observados durante a etapa de parametrização, com redução gradual das métricas de desvio à medida que aumentou o peso atribuído às espécies dominantes (Tabela 3). Os maiores valores de RMSE e MAE permaneceram concentrados em $q = 0$, sobretudo na classe I de dominância vertical ($H_d > 27,61$ m), refletindo a elevada heterogeneidade florística e a ampla variação espacial da riqueza de espécies em florestas estruturalmente mais complexas. Contudo, as ordens mais elevadas da série apresentaram menor magnitude de desvios e menor amplitude residual, especialmente entre $q = 2$ e $q = 5$, indicando maior estabilidade das estimativas associadas às componentes da diversidade mais relacionadas à equitabilidade e à dominância ecológica.

Tabela 3 – Performance preditiva do Modelo de Diversidade Estrutural de Hill (SHDM) entre as ordens de Hill e Classes de dominância vertical em conjuntos de dados de parametrização e validação independente de florestas amazônicas brasileiras.

Dominância	Congl.	RMSE	MAE	Bias	Congl.	RMSE	MAE	Bias
vertical	----- Parametrização -----				----- Validação -----			
-----ordem de Hill = 0 -----								
Classe I	186	34.2175	27.2275	-1.8806	117	20.3513	16.3009	7.1348

Classe II	186	17.0738	13.1599	-0.0440	169	18.7528	14.6881	-3.5671
Classe III	187	19.0705	14.5713	3.3938	169	18.5426	15.4690	3.4145
----- ordem de Hill = 1 -----								
Classe I	186	28.3127	21.2618	-4.5454	117	16.5190	13.4559	2.7772
Classe II	186	14.4476	11.0867	-1.7652	169	17.2050	13.3158	-5.0313
Classe III	187	14.9804	10.9992	1.6121	169	15.1672	12.8158	1.4227
----- ordem de Hill = 2 -----								
Classe I	186	20.8116	16.1887	1.2701	117	14.1407	11.5506	5.5657
Classe II	186	11.1717	8.8103	1.6664	169	13.7431	10.9809	-0.5949
Classe III	187	11.2756	8.4672	2.9008	169	11.8409	10.0335	2.6054
----- ordem de Hill = 3 -----								
Classe I	186	16.1404	12.6324	1.9901	117	11.6137	9.5271	4.4870
Classe II	186	8.9010	7.1093	1.0738	169	11.2756	8.9604	-0.6581
Classe III	187	8.6031	6.3728	1.4563	169	9.4233	7.8820	1.0935
----- ordem de Hill = 4 -----								
Classe I	186	13.2686	10.1488	0.4392	117	9.4924	7.5663	2.1142
Classe II	186	7.6256	5.9601	-0.7687	169	9.9693	7.7246	-2.2199
Classe III	187	7.1509	5.0989	-0.4254	169	8.1487	6.6242	-0.8245
----- ordem de Hill = 5 -----								
Classe I	186	11.7093	8.5020	-1.5549	117	8.3058	6.2690	-0.2734
Classe II	186	7.3189	5.5910	-2.6476	169	9.6095	7.2979	-3.9372
Classe III	187	6.6878	4.6039	-2.0735	169	7.7531	5.9846	-2.4859

Classes de dominância vertical baseadas na altura dominante (Hd): Classe I (alta), Hd > 27,61 m; Classe II (média), 23,70 < Hd ≤ 27,61 m; e Classe III (baixa), Hd ≤ 23,70 m. Congl. = Conglomerado; RMSE = raiz do erro quadrático médio; MAE = erro médio absoluto; Bias = erro médio da predição.

Fonte: Elaborado pela autora, 2026.

Os valores de Bias permaneceram próximos da nulidade na maior parte das combinações entre classes de dominância vertical e ordens de Hill, sem indicação de tendências persistentes ao longo dos diferentes estratos florestais avaliados. Mesmo nas situações em que ocorreram desvios médios mais elevados, especialmente em q = 0 na classe I, os resíduos mantiveram distribuição visualmente equilibrada, sem concentração sistemática em regiões específicas da superfície de resposta.

4 DISCUSSÃO

A altura dominante mostrou-se um preditor estrutural robusto dos perfis de diversidade efetiva da série de Hill em florestas da Amazônia brasileira. A relação entre essa variável e a diversidade é positiva e assintótica, com incremento progressivo da diversidade associado ao aumento da complexidade vertical do dossel até a aproximação de um limite ecológico de saturação. Esse comportamento é um indicativo de que a organização vertical da floresta se associa a múltiplos processos ecológicos simultâneos, como partição de luz, estratificação de nichos e modulação da competição interespecífica, em consonância com evidências clássicas de ecologia tropical que relacionam estrutura tridimensional do dossel à manutenção de alta diversidade (CODDINGTON *et al.*, 2023; DE CONTO *et al.*, 2024; WAGNER *et al.*, 2025; VALLE *et al.*, 2026).

Nesse contexto, a altura dominante pode ser compreendida como um *proxy* funcional da complexidade estrutural do habitat, por sintetizar gradientes de produtividade, desenvolvimento do dossel e organização vertical da comunidade. Essa interpretação alinha-se com a teoria da complexidade estrutural, segundo a qual a diversidade biológica emerge da heterogeneidade tridimensional do sítio (DE CONTO *et al.*, 2024). Em sistemas mais complexos, a ampliação do espaço de nichos e a diversificação de microambientes favorecem a coexistência por segregação vertical e funcional, reduzindo a intensidade da exclusão competitiva direta e permitindo a persistência de espécies com diferentes estratégias ecológicas (TILMAN, 2004; LARUE *et al.*, 2019; CODDINGTON *et al.*, 2023; BAÑARES-DE-DIOS *et al.*, 2024; DE CONTO *et al.*, 2024).

A confirmação da primeira hipótese indica que sítios com maior altura dominante apresentam maior capacidade de suporte à diversidade efetiva, com limite assintótico elevado no SHDM ($\alpha \approx 179$ espécies efetivas por conglomerado de 0,8 ha; Tabela 2), valor próximo da máxima riqueza observada nos dados empíricos (172 espécies na parametrização e 141 na validação). A formulação não estrutural M0 por sua vez, descreveu a diversidade potencial sem incorporar variações associadas à organização vertical da floresta, enquanto M1 apresentou elevada incerteza associada ao parâmetro α , refletida pela ampla amplitude do intervalo de confiança. A inclusão simultânea do componente estrutural e do efeito moderador da altura dominante no SHDM reduziu substancialmente essa incerteza inferencial, produzindo estimativas mais coerentes com a magnitude observada da diversidade nos sítios amazônicos avaliados.

Ecologicamente, esses achados sugerem que a diversidade na Amazônia não aumenta indefinidamente com a sua complexidade estrutural, mas tende a estabilizar-se em um patamar imposto por restrições ecológicas e evolutivas, incluindo competição interespecífica e saturação de nichos. Esse comportamento é condizente com a teoria de saturação da diversidade em sistemas altamente produtivos, amplamente discutida em ecologia de comunidades (TILMAN *et al.*, 1997; LOREAU; HECTOR, 2001; ISBELL *et al.*, 2017; FLORES *et al.*, 2024). O formato assintótico indica ainda que incrementos iniciais na complexidade do dossel exercem maior impacto sobre a diversidade do que variações adicionais em florestas estruturalmente maduras, indicando rendimentos ecológicos decrescentes associados à organização vertical.

A segunda hipótese também se confirma ao evidenciar que a altura dominante não apenas modula o nível de diversidade, mas também sua estrutura ao longo do gradiente da série de Hill ($p \leq 0,05$; Tabela 2). O parâmetro δ positivo do SHDM descreve essa relação ao indicar que florestas mais altas apresentam menor taxa de redução da diversidade efetiva com o aumento do peso atribuído às espécies dominantes (maiores valores de q). Como consequência, sítios estruturalmente mais complexos mantêm maior equitabilidade relativa entre espécies, mesmo sob maior influência da dominância ecológica. Tal comportamento está em conformidade com a teoria de partição de nicho (TILMAN *et al.*, 1997; LOREAU; HECTOR, 2001), na qual a estratificação vertical amplia a disponibilidade de recursos e microambientes ao longo do dossel, reduzindo a concentração funcional da comunidade em poucas espécies dominantes (BAÑARES-DE-DIOS *et al.*, 2024; LIU *et al.*, 2025).

A significância estatística dos parâmetros do SHDM ($p \leq 0,05$; Tabela 2), associada à positividade dos estimadores e à ausência de sobreposição dos intervalos de confiança com zero, fornece suporte inferencial dos resultados. A estimativa positiva de δ confirma que o efeito moderador da altura dominante sobre o decaimento da diversidade efetiva permanece consistente ao longo do domínio amostral. Esse padrão demonstra que a relação entre estrutura vertical e estabilidade ecológica não depende de subconjuntos específicos dos dados, mantendo-se recorrente em diferentes condições fitofisionômicas da Amazônia (ISBELL *et al.*, 2017; DE CONTO *et al.*, 2024). A estabilidade dos intervalos de confiança dos demais parâmetros reforça a coerência estatística do SHDM e a articulação funcional entre os componentes responsáveis pela saturação da diversidade e sua modulação ao longo do gradiente de dominância ecológica.

A formulação SHDM integrou dois processos ecológicos complementares. O primeiro corresponde à saturação estrutural da diversidade em função da altura dominante,

capturada pelo termo assintótico do modelo, que representa a relação entre complexidade do dossel e capacidade de suporte à diversidade. O segundo diz respeito ao decaimento da diversidade ao longo da série de Hill, controlado pela ordem q , que expressa a transição entre regimes dominados por espécies raras e aqueles dominados por espécies abundantes. A interação entre esses componentes permitiu representar a diversidade como um contínuo dependente simultaneamente de estrutura e composição.

A comparação com as formulações simplificadas evidencia o papel funcional de cada componente do SHDM. O M0, ao excluir a altura dominante, não incorpora variações associadas à organização vertical da floresta e à diversidade potencial. O M1 introduz o efeito estrutural sobre o nível de diversidade, mas assume invariância na taxa de decaimento ao longo da ordem de Hill. A superioridade relativa do modelo completo decorre da incorporação do efeito moderador da estrutura vertical sobre o próprio gradiente de dominância, permitindo que a altura dominante influencie simultaneamente o nível e a forma dos perfis de diversidade.

A derivada parcial do SHDM em relação à ordem q permanece negativa em todo o domínio paramétrico do modelo, uma vez que todos os coeficientes estimados assumiram valores positivos. A derivada parcial da diversidade efetiva em relação à ordem q pode ser expressa como:

$$\frac{\partial(^qD)}{\partial q} = -[\alpha(1 - e^{-\beta Hd}) - 1]e^{-\gamma Hd^{-\delta}q^\theta} (\gamma Dh^{-\delta}q^{\theta-1}) \quad (5)$$

Essa expressão evidencia que o declínio da diversidade efetiva com o aumento da ordem q é sempre negativo, embora sua intensidade dependa diretamente da altura dominante. Em sítios de menor altura dominante, a magnitude desse declínio é mais acentuada, com maior sensibilidade à dominância ecológica e redução mais intensa da equitabilidade. Todavia, florestas mais altas apresentam redução mais gradual da diversidade e maior estabilidade estrutural. Assim, a altura dominante atua não apenas como preditor da diversidade, mas como modulador da estabilidade da comunidade ao longo do gradiente de dominância ecológica (HILL, 1973; ISBELL *et al.*, 2017; DE CONTO *et al.*, 2024).

A leitura conjunta dos perfis de Hill revela três interpretações ecológicas, com extensão progressiva do regime de dominância em valores elevados de q . Primeiramente, em baixos valores de ordem ($q \rightarrow 0$), a diversidade efetiva representa o potencial de ocupação de nichos e a riqueza regional de espécies, sendo altamente sensível à heterogeneidade ambiental, à raridade e ao histórico de distúrbios. Nesse regime, a riqueza de espécies ($q = 0$) apresentou

a maior dispersão entre conglomerados e os erros de predição mais elevados (Figura 2; Tabela 3), refletindo sua sensibilidade a espécies raras e à variação do esforço amostral. Essa característica limita seu uso em comparações operacionais entre áreas com intensidades amostrais distintas, embora mantenha relevância para a caracterização da diversidade potencial regional (HILL, 1973; JOST, 2006; CHAO *et al.*, 2014).

Em valores intermediários ($q \approx 1$), a diversidade descreve uma condição de transição entre a influência de espécies raras ($q = 0$) e a dominância de espécies abundantes ($q \geq 2$), sintetizando a organização média da comunidade. O exponencial da entropia de Shannon (1D) apresentou comportamento equilibrado entre sensibilidade ecológica e estabilidade preditiva (Figura 2; Tabela 3), com menor influência de espécies raras e maior estabilidade em relação a $q=0$, sendo mais adequado para comparações gerais da diversidade em diferentes condições estruturais, embora ainda responda a variações associadas às espécies menos abundantes da comunidade. Essa propriedade torna o índice preferencialmente adequado para comparações amplas da diversidade em gradientes ambientais, pois integra simultaneamente componentes de riqueza e equitabilidade em uma única métrica contínua. Valores elevados desse índice estão associados a maior equitabilidade, menor dominância ecológica e maior compartilhamento de recursos entre espécies (HILL, 1973; MAGURRAN, 2004; JOST, 2006).

Em ordens maiores da série de Hill ($q \geq 2$), a diversidade passa a ser predominantemente determinada pela estrutura de abundância das espécies dominantes e pela estabilidade funcional da comunidade. O índice de Simpson ($q = 2$) apresentou baixos desvios residuais e a maior estabilidade preditiva entre as classes de dominância vertical (Figura 2; Tabela 3). Esse desempenho é parcialmente justificado devido a maior estabilidade estatística de métricas centradas em espécies dominantes, uma vez que o índice reduz a influência de espécies raras, tipicamente responsáveis por alta variabilidade amostral em inventários tropicais (HILL, 1973; CHAO *et al.*, 2014).

Para $q > 2$, a diversidade passa a ser determinada predominantemente por espécies dominantes, com redução progressiva da contribuição de espécies raras e intermediárias. A métrica torna-se mais sensível à estrutura de abundância extrema da comunidade, aproximando-se de um cenário de forte hierarquização ecológica (HILL, 1973; JOST, 2006; ISBELL *et al.*, 2017; DE CONTO *et al.*, 2024). Variações na dominância de poucas espécies exercem influência desproporcional sobre a diversidade efetiva, aumentando sua dependência da organização do estrato superior do dossel. A série de Hill, sob valores elevados de q , passa então a representar principalmente a estabilidade estrutural do estrato dominante do dossel, com menor contribuição da riqueza total e da equitabilidade. Essa propriedade amplia o potencial de

aplicação da abordagem em monitoramento florestal e avaliação de integridade ecológica, uma vez que alterações estruturais associadas à exploração seletiva ou a distúrbios antrópicos tendem a ser detectadas com maior sensibilidade nesse domínio da série (BARLOW *et al.*, 2016; DE CONTO *et al.*, 2024).

A superfície de resposta do SHDM (Figura 3) sustenta a interpretação de que a organização vertical da floresta influencia não apenas a magnitude da diversidade efetiva, mas também a forma como a comunidade responde ao gradiente de dominância ecológica (WAGNER *et al.*, 2025). Em florestas com maior altura dominante, os perfis de Hill tornam-se cada vez mais diferenciados ao longo das ordens q , indicando que a complexidade do dossel intensifica a distinção entre os componentes associados à raridade, equitabilidade e dominância (VALLE *et al.*, 2026). Esse comportamento vincula-se à maior estratificação vertical do dossel, favorecendo a ampliação de nichos e o aumento da heterogeneidade ecológica da comunidade arbórea (CODDINGTON *et al.*, 2023; LIU *et al.*, 2025). Enfatiza-se, portanto, que a resposta da diversidade ao aumento da ordem q se torna mais fortemente condicionada pela complexidade estrutural da floresta, respaldando o papel da altura dominante como um *proxy* ecológico da estabilidade e da organização da comunidade arbórea.

Os achados indicam que a altura dominante pode ser utilizada como um determinante estrutural essencial para a priorização de áreas voltadas à conservação em escalas regionais, especialmente em abordagens baseadas em sensoriamento remoto. Sítios com maior altura dominante concentraram maior diversidade efetiva e apresentaram menor redução da diversidade sob aumento da dominância ecológica, evidenciando maior estabilidade estrutural da comunidade. A preservação do estrato superior do dossel é determinante para a manutenção da diversidade porque a remoção seletiva de árvores dominantes intensifica o decaimento da diversidade ao longo da série de Hill e favorece comunidades mais simplificadas e menos diversas (BARLOW *et al.*, 2016; FERREIRA *et al.*, 2025; WAGNER *et al.*, 2025).

Algumas restrições devem ser consideradas nos resultados obtidos. A altura dominante não incorpora variações horizontais da estrutura florestal nem diferenças funcionais entre espécies, sendo uma representação agregada do componente vertical do dossel (COSTA *et al.*, 2026). A formulação assume consistência da relação entre estrutura e diversidade ao longo do espaço amostrado, o que pode variar em contextos de forte distúrbio ou elevada heterogeneidade ambiental (MEHTA *et al.*, 2025; CHAMBERS *et al.*, 2026). A definição do limiar de inclusão de diâmetro do fuste restringe a análise ao estrato arbóreo adulto, não contemplando processos associados à regeneração natural. Os parâmetros estimados

representam propriedades emergentes da comunidade e descrevem padrões ecológicos em escala agregada, sem implicação de causalidade direta.

Em síntese, o SHDM representa uma abordagem integradora e parcimoniosa para representar a diversidade efetiva em florestas tropicais, ao conectar estrutura vertical, dominância ecológica e perfis contínuos de diversidade. A estabilidade verificada para o índice de Simpson ($q = 2$) sugere que este nível da série de Hill pode ser o mais operacional para aplicações em larga escala, enquanto a formulação completa amplia a compreensão da organização ecológica da Amazônia. No entanto, a generalização do *framework* requer cautela, uma vez que sua formulação se baseia em regularidades empíricas derivadas de inventários florestais extensivos e não implica inferência causal. Estudos futuros devem incorporar variáveis ambientais adicionais, dinâmicas temporais e validações em outros biomas tropicais para testar sua robustez e aplicabilidade externa.

5 CONCLUSÃO

A altura dominante demonstrou-se um preditor robusto dos perfis de diversidade efetiva da série de Hill em florestas da Amazônia brasileira, capturando de forma integrada variações na riqueza, equitabilidade e dominância ao longo de gradientes estruturais. O modelo SHDM evidenciou relação positiva e assintótica entre altura dominante e diversidade, indicando que o aumento da complexidade vertical do dossel eleva a diversidade até um limite ecológico de saturação.

Além de influenciar o nível de diversidade, a altura dominante modulou sua estabilidade ao longo do gradiente de dominância ecológica, reduzindo a taxa de decaimento da diversidade em florestas mais altas. Esse comportamento indica que sítios estruturalmente mais desenvolvidos não apenas concentram maior diversidade efetiva, mas também mantêm maior equilíbrio entre espécies raras e dominantes, refletindo maior estabilidade ecológica.

A validação independente confirmou a capacidade de generalização do modelo em diferentes regiões amazônicas, com desempenho consistente e ausência de vieses sistemáticos relevantes. Entre os níveis da série de Hill, o índice de Simpson ($q = 2$) apresentou maior estabilidade preditiva, destacando-se como o nível mais operacional para aplicações em larga escala.

Em conjunto, os resultados evidenciam que a altura dominante captura de forma consistente a organização da diversidade efetiva ao longo do gradiente de dominância ecológica, consolidando-se como um atributo estrutural central para a interpretação de padrões de diversidade em florestas tropicais. O SHDM fornece uma representação contínua e integrada da diversidade florestal, com potencial para apoiar análises ecológicas e aplicações em escala regional.

REFERÊNCIAS

- BAÑARES-DE-DIOS, G. *et al.* Woody plant taxonomic, functional, and phylogenetic diversity decrease along elevational gradients in Andean tropical montane forests: Environmental filtering and arrival of temperate taxa. **Plant Diversity**, v. 46, n. 4, p. 491-501, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.pld.2024.03.005>. Acesso em: 02 abr. 2026.
- BARLOW, J. *et al.* Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, Londres, v. 535, p. 144-147, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature18326>. Acesso em: 05 abr. 2026.
- CHAMBERS, J. Q. *et al.* Hot droughts in the Amazon provide a window to a future hypertropical climate. **Nature**, Londres, v. 649, p. 1190-1196, 2026. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09728-y>. Acesso em: 02 abr. 2026.
- CHAO, A.; CHIU, C.-H.; JOST, L. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, Palo Alto, v. 45, p. 297-324, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>. Acesso em: 06 abr. 2026.
- CHAPMAN, D. G. **Statistical problems in dynamics of exploited fisheries populations**. In: NEYMAN, J. (ed.). *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*. Berkeley: University of California Press, 1961. v. 4, p. 153-168. Disponível em: https://digicoll.lib.berkeley.edu/record/112981/files/math_s4_v4_article-10.pdf. Acesso em: 06 abr. 2026.
- CHIU, C.-H.; CHAO, A. Distance-based functional diversity measures and their decomposition: A framework based on Hill numbers. **PLOS ONE**, San Francisco, v. 9, n. 7, e100014, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100014>. Acesso em: 13 abr. 2026.
- CODDINGTON, C. P. J. *et al.* Forest structure predicts species richness and functional diversity in Amazonian mixed-species bird flocks. **Biotropica**, Lawrence, v. 55, p. 467-479, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/btp.13201>. Acesso em: 09 abr. 2026.
- COLINVAUX, P. Amazon diversity in light of the paleoecological record. **Quat. Sci. Rev.**, Oxford, v. 6, n. 2, p. 93-114, 1987. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/0277-3791\(87\)90028-X](https://doi.org/10.1016/0277-3791(87)90028-X). Acesso em: 04 maio 2026.
- COSTA, L. F. N. *et al.* Dominant tree height for predicting diameter distribution in the Brazilian Western Amazon. **For. Ecol. Manage.**, Amsterdam, v. 615, 123861, 2026. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2026.123861>. Acesso em: 02 abr. 2026.
- DE CONTO, T.; ARMSTON, J.; DUBAYAH, R. Characterizing the structural complexity of the Earth's forests with spaceborne lidar. **Nat. Commun.**, Londres, v. 15, 8116, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-024-52468-2>. Acesso em: 01 abr. 2026.
- ELZHOV, T. V. *et al.* Interface to the Levenberg–Marquardt nonlinear least-squares algorithm found in MINPACK, plus support for bounds. [S. l.: s. n.], 2026. Disponível em:

<https://cran.r-project.org/web/packages/minpack.lm/minpack.lm.pdf>. Acesso em: 31 mar. 2026.

FERREIRA, L. *et al.* Assessing the impacts of selective logging on the forest canopy in the Amazon using airborne LiDAR. **For. Ecol. Manage.**, Amsterdam, v. 597, 123114, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.123114>. Acesso em: 04 maio 2026.

FLORES, B. M. *et al.* Critical transitions in the Amazon forest system. **Nature**, Londres, v. 626, p. 555-564, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06970-0>. Acesso em: 04 maio 2026.

HAMNER, B.; FRASCO, M. **Metrics**: evaluation metrics for machine learning. [S. l.: s. n.], 2026. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/Metrics/Metrics.pdf>. Acesso em: 31 mar. 2026.

HILL, M. O. **Diversity and evenness**: a unifying notation and its consequences. **Ecology**, Washington, v. 54, n. 2, p. 427-432, 1973. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/1934352>. Acesso em: 31 mar. 2026.

ISBELL, F. *et al.* Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. **Nature**, Londres, v. 546, p. 65-72, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature22899>. Acesso em: 04 maio 2026.

JOST, L. Entropy and diversity. **Oikos**, Lund, v. 113, n. 2, p. 363-375, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>. Acesso em: 05 abr. 2026.

LAFETÁ, B. O. *et al.* Eucalypt production in different rotations, sites and spatial arrangements. **For. Ecol. Manage.**, Amsterdam, v. 571, 122222, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122222>. Acesso em: 09 maio 2026.

LAHERRÈRE, J.; SORNETTE, D. Stretched exponential distributions in nature and economy: "fat tails" with characteristic scales. **Eur. Phys. J. B**, Berlin, v. 2, p. 525-539, 1998. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s100510050276>. Acesso em: 08 maio 2026.

LARUE, E. A. *et al.* Structural diversity as a predictor of ecosystem function. **Environ. Res. Lett.**, Bristol, v. 14, n. 11, 114011, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab49bb>. Acesso em: 17 maio 2026.

LIMA, R.B. *et al.* Giants of the Amazon: How does environmental variation drive the diversity patterns of large trees? **Glob. Change Biol.** 29(17), 4861–4879, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/gcb.16821>. Acesso em: 05 maio 2026.

LIU, S. *et al.* Environmental drivers of spatial variation in tropical forest canopy height: Insights from NASA's GEDI spaceborne LiDAR. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 122(10), e2401755122, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.2401755122>. Acesso em: 13 maio 2026.

LOETSCH, F., ZÖHRER, F., HALLER, K.E., 1973. **Forest inventory**, 2nd ed. [s.n.], Munich.

LOREAU, M., HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature** 412, 72–76, 2001. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/35083573>. Acesso em: 09 maio 2026.

MAGURRAN, A.E., 2004. **Measuring Biological Diversity**. Blackwell Publishing, Oxford, 256 p.

MEHTA, D., RIGHI, C.A., KUMAR, C., PEREIRA, C.R. Systematic review on carbon and biodiversity in forest ecosystems of Amazonia. **Environ. Monit. Assess.** 197, 1307, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10661-025-14751-7>. Acesso em: 05 abr. 2026.

MITSCHERLICH, E.A., 1919. **Problems of plant growth**. Landwirtschaftliche Jahrbücher 53, 167–182.

MOHAN, M. *et al.* Water availability modulates maximum canopy heights of low-elevation Amazonian second-growth forests. **Trop. Ecol.** 67, 68–83, 2026. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s42965-025-00412-w>. Acesso em: 17 abr. 2026.

OLIVEIRA, A.H.M. *et al.* Monitoring sustainable forest management plans in the Amazon: Integrating LiDAR data and PlanetScope imagery. **Remote Sens. Appl.** 38, 101535, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2025.101535>. Acesso em: 09 maio 2026.

OLIVEIRA, P.V.C., ZHANG, H.K., ZHANG, X. Estimating Brazilian Amazon canopy height using Landsat reflectance products in a Random Forest model with LiDAR as reference data. **Remote Sens.** 16(14), 2571, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/rs16142571>. Acesso em: 05 abr. 2026.

PINTO, R.C. *et al.* Natural regeneration responses of tree species at the end of the first timber harvesting cycle in the Eastern Amazon. **For. Ecol. Manage.** 594, 122947, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122947>. Acesso em: 19 maio 2026.

R CORE TEAM, 2026. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 31 mar. 2026.

RICHARDS, F.J. A flexible growth function for empirical use. **J. Exp. Bot.** 10(2), 290–301, 1959. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/jxb/10.2.290>. Acesso em: 10 abr. 2026.

SERVIÇO FLORESTAL BRASILEIRO (SFB), 2026. Sistema Nacional de Informação Florestal. Disponível em: <https://snif.florestal.gov.br/pt-br/temas-florestais/ifn>. Acesso em: 31 mar. 2026.

SOUZA, L.M. *et al.* Tree richness shapes weevil diversity during early post-mining forest regeneration in Eastern Amazonia. **Community Ecology**. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s42974-026-00306-4>. Acesso em: 29 abr. 2026.

TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 101(30), 10854–10861, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.0403458101>. Acesso em: 29 abr. 2026.

TILMAN, D., LEHMAN, C.L., THOMSON, K.T. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 94(5), 1857–1861, 1997. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.94.5.1857>. Acesso em: 29 abr. 2026.

VALLE, D. *et al.* Characterizing the vertical structure of forests in the Brazilian Amazon. **Commun. Earth Environ.** 7, 25, 2026. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s43247-025-02976-w>. Acesso em: 07 abr. 2026.

WAGNER, F.H. *et al.* Wall-to-wall Amazon forest height mapping with Planet NICFI, aerial LiDAR, and a U-Net regression model. **Remote Sens. Ecol. Conserv.** v.12 (3), 323-348, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/rse2.70041>. Acesso em: 05 abr. 2026.

WINSTANLEY, P. *et al.* Post-logging canopy gap dynamics and forest regeneration assessed using airborne lidar time series in the Brazilian Amazon with attribution to gap types and origins. **Remote Sens.** 16(13), 2319, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/rs16132319>. Acesso em: 29 abr. 2026.

ZHAO, D. *et al.* Modeling loblolly pine plantations across planting densities and management intensities: I. dominant height and site index models. **For. Ecol. Manage.** 615, 123860, 2026. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2026.123860>. Acesso em: 02 abr. 2026.