

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS**  
**Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos**  
**Naturais – PIPG-BTRN**

**Diversidade Beta na Floresta Ombrófila Densa da**  
**Amazônia Brasileira**

**Juliana Santiago Ortega**

**Manaus - AM**

**Março, 2008**

**JULIANA SANTIAGO ORTEGA**

**Diversidade Beta na Floresta Ombrófila Densa da  
Amazônia Brasileira**

**Orientador: Prof. Dr. Bruce Walker Nelson**

Pré-Dissertação apresentada à  
Coordenação do Programa de Pós-  
Graduação em Biologia Tropical e  
Recursos Naturais, como parte dos  
requisitos para obtenção do título de  
Mestre em Ciências Biológicas, área de  
concentração em Ecologia.

**Manaus - AM**

**Março, 2008**

**FICHA CATALOGRÁFICA:**

O77

Ortega, Juliana Santiago

Diversidade beta na floresta ombrófila densa da Amazônia brasileira /  
Juliana Santiago Ortega .--- Manaus : [s.n.], 2008.  
xii + 55 f. : il.

Dissertação (mestrado) --- INPA/UFAM, Manaus, 2008  
Orientador : Bruce Walker Nelson  
Área de concentração : Ecologia

1. Diversidade beta. 2. Floresta Amazônica. 3. Projeto RADAM. I. Título.

CDD 19. ed. 634.9

**SINOPSE:** Foram utilizados inventários do Projeto RADAMBRASIL localizados na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, compostos por árvores de dossel identificadas em nível de gênero. A composição florística foi sintetizada em dois eixos de NMDS e relacionada com as variáveis ambientais Sazonalidade, Fertilidade e Altitude e com as variáveis geográficas Latitude e Longitude, indicando que a variação composicional (diversidade beta) apresenta um gradiente leste-oeste na Amazônia Central, além de sub-grupos definidos pela Sazonalidade e Altitude. A variação da diversidade beta foi avaliada por meio de regressões de matrizes, e foram utilizados os mesmos preditores. A variação ambiental foi mais importante que a geográfica para dados quantitativos.

**Palavras-chave:** Diversidade Beta, Floresta Densa Amazônica, Projeto RADAM.

**Key-words:** Beta diversity, Amazonian Dense Forest, RADAM Project

**Dedico este trabalho aos meus pais,  
cujo apoio foi crucial para que conseguisse  
chegar a este momento.**

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço ao Pedro por estar sempre ao meu lado, preparando chá de boldo pras dores de estômago e brindando cada etapa vencida. A melhor parte desses dois anos de mestrado (e da minha vida) começou depois que nos encontramos. Ainda bem que o mundo dá voltas...

À toda família Santiago Ortega Lobão, obrigada por todo incentivo! Todos os telefonemas, emails e visitas de vocês foram muito importantes pra continuar animada por aqui. Principalmente quando chegava o carregamento de pão de mel... À minha mãe/vó Maria, obrigada por sempre se lembrar de mim nas suas orações.

Aos amigos, obrigada por todos os abraços, em todos os momentos. Aos que ficaram distantes fisicamente, obrigada por provar que para a amizade a distância não existe. Aos amigos de Manaus, por tornar a os dias mais agradáveis e nunca deixar "o samba morrer"! E também por melhorar a qualidade da alimentação nas nossas reuniões (menos no dia da batatada frita...)!

Obrigada a todos que contribuíram com este trabalho, seja na discussão de idéias, seja com valiosas sugestões. A alguns desses, devo agradecimentos extras: à Thaíse Emílio, pelos pontos da Floresta Aberta, à Juliana Schietti por ensinar os primeiros passos do ArcGIS, ao Sylvain Desmoulière e Felipe Costa por tornarem acessíveis as bases do RADAM, ao Victor Landeiro por ser a legenda do R, ao Bill Magnusson e à Flávia Costa por me salvarem tantas vezes das dúvidas estatísticas.

Ao Bruce Nelson, meu orientador, pela presença importantíssima em todas as etapas do trabalho. Esteve sempre disposto a me receber, a discutir idéias, e sempre sorrindo! Você é um exemplo.

Ao Arnaldo Carneiro, por ter proporcionado a oportunidade de desenvolver esse trabalho.

Aos avaliadores do plano: Alexandre Adalardo de Oliveira, Flávia Costa e Veridiana Scudeller.

À Coordenação de Pesquisas em Ecologia e ao SigLab pela infra-estrutura.

Ao CNPq pela bolsa de estudo.

**"Como um rio, que nasce  
de outros, saber seguir  
junto com outros sendo  
e noutros se prolongando  
e construir o encontro  
com as águas grandes  
do oceano sem fim.**

**Mudar em movimento,  
Mas sem deixar de ser  
O mesmo ser que muda.  
Como um rio."**

**Thiago de Mello**

## RESUMO

É motivo de intenso debate a identidade dos fatores que dirigem a diversidade beta de florestas tropicais. O consenso não foi atingido dada a obtenção de resultados que corroboram as diferentes explicações sobre a mudança na composição florística ao longo do espaço geográfico. Apesar dessa questão ainda estar em aberto, as fitofisionomias são freqüentemente utilizadas como *proxies* de diversidade beta na escolha de áreas de conservação. O objetivo deste trabalho é avaliar a validade dessa prática, além de verificar como se altera a composição florística da fitofisionomia de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FTB) ao longo do espaço geográfico e ao longo dos gradientes ambientais de altitude, sazonalidade climática e fertilidade do solo. A variação na composição florística ao nível de gênero para árvores grandes (> 31,2 cm DAP) foi examinada dentro da FTB da Amazônia brasileira utilizando inventários do Projeto RADAM agrupados em 49 objetos, cada um com uma média de 260 árvores. Após a introdução de objetos de uma fitofisionomia distinta (Floresta Aberta com Palmeiras) e ordenamento por NMDS em dois eixos, os dois grupos não puderam ser distintos por ANOVA. Isso indica que, ao menos ao nível de gênero, essas fitofisionomias não devem ser vistas como um bom *proxy* de diversidade beta. As variáveis ambientais e geográfica foram utilizadas em árvores de regressão aplicadas aos objetos da FTB, que indicaram a existência de uma variação composicional no sentido leste-oeste, além de grupos determinados por altitude e sazonalidade. As contribuições da distância geográfica e ambiental foram examinadas por meio de regressão entre matrizes, constituídas por pares de objetos. Dois conjuntos de objetos foram examinados – um completo e outro sem 14 objetos que excederam o limite de altitude e sazonalidade definido para FTB. Para a distância florística quantitativa e o conjunto completo de objetos, o efeito simples da distância ambiental (35%) foi maior que o efeito simples de distância geográfica (26%), mas houve grande sobreposição dos dois efeitos, que juntos explicaram 38% da variação total na composição. Para o conjunto reduzido de objetos, os dois fatores juntos explicaram apenas 22% da variação, sendo que a distância geográfica simples (10,5%) teve um efeito um pouco maior que a ambiental (7,2%), com sobreposição muito reduzida (4%). Dados qualitativos (presença/ausência) tiveram comportamento similar aos quantitativos, tanto para o conjunto completo como para o grupo reduzido de objetos. O GDM (*Generalized Dissimilarity Modelling*) é uma extensão não linear da regressão de matrizes, e forneceu resultados muito diferentes dos obtidos com as técnicas anteriores. Isso poderia evidenciar sua capacidade de isolar as correlações entre variáveis, entretanto, dadas as limitações da função disponibilizada, seus resultados devem ser interpretados com cautela.

## ABSTRACT

The drivers of the tropical forest beta diversity are still a matter of intense debate. No consensus has been reached; different studies have led to different conclusions. Nonetheless, mapped forest types are frequently used by conservation planners to represent change in floristic composition. The object of this work is to evaluate this practice, and to verify how the composition of Dense Lowland Forest (FTB) changes through geographic space and along environmental gradients of climate seasonality, soil fertility and altitude. Floristic composition variation of FTB at the genus level for canopy trees (> 31,2 cm DAP) was examined using the RADAMBRASIL Project's inventory plots, grouped into 49 objects with ~260 trees each. After the introduction of objects from a different forest type (Open Forest with Palms), no significant compositional difference between these two vegetation types was by ANOVA tested in a 2-dimensional NMDS ordination space. For canopy trees at the genus level, these two forest types are therefore poor proxies for beta diversity. The environmental and geographic variables were then used in regression trees applied to FTB data only, that indicated the existence of a compositional separation on the east-west axis, and groups determined by altitude and seasonality. The contributions of geographical and environmental distances were examined through regressions between matrices, that consisted of all objects pairs. Two sets of points were examined – a complete one and another without 14 objects that exceeded the limit of altitude and climate defined for FTB. For the quantitative floristic distance and full set of points, environmental and geographical distances together explained 38% of the total variation in composition. The simple effect of environment distance (35%) was larger than that of geographic distance alone (26%). When the number of objects was reduced, both distances explained together only 22% on the variation, overlap was much less (4%) and the simple effect of geographic distance exceeded the simple effect of environmental distance. Analyses with qualitative data (presence/absence) led to similar results, for both the complete and the reduced sets of objects. Generalized Dissimilarity Modelling (GDM), a non linear approach to matrix regression, gave results very different from those obtained with linear techniques. This could be a consequence of the GDM's capacity for isolating the correlations between variables, but given the limitations of the model version presently available, the results should be interpreted with caution.

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS .....	iv
RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	ix

### Diversidade Beta na Floresta Ombrófila Densa da Amazônia Brasileira

INTRODUÇÃO .....	1
MATERIAIS E MÉTODOS.....	3
1) Banco de Dados Utilizado .....	3
2) Dados Ambientais.....	5
3) Análise dos Dados .....	7
RESULTADOS .....	10
1) Aspectos Gerais.....	10
2) Variabilidade interna da FTB.....	12
3) Relações entre Variáveis Independentes .....	15
4) Modelos de Regressão .....	16
5) Abordagem de Distâncias – Dados Quantitativos .....	24
6) Abordagem de Matrizes – Dados Qualitativos .....	32
7) Partição de Variâncias .....	33
8) GDM – <i>Generalized Dissimilarity Modelling</i> .....	35
DISCUSSÃO.....	38
CONCLUSÃO.....	45
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	47
APÊNDICE.....	53

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – A.** Os pequenos pontos amarelos correspondem aos 220 pontos de inventário que ocorrem na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FTB). Cada quatro inventários foram agrupados formando 49 polígonos, indicados em preto. Os grandes pontos no centro dos polígonos correspondem aos centróides. **B.** Os pontos amarelos correspondem à unidade amostral, nomeados segundo sua localização geográfica: AC: Acre; AM: Amazonas; AC\_AM: divisa entre Acre e Amazonas; MA: Maranhão; MaTp: interflúvio Madeira-Tapajós; PuMa: interflúvio Purus-Madeira; CoPu: interflúvio Coari-Purus; TfCo: interflúvio Tefé-Coari; JrTf: interflúvio Juruá-Tefé; JtJr: interflúvio Jutai-Juruá; MI\_EPu: Mini-interflúvio entre o rio Purus e seu afluente Cuniá; RR: Roraima. Pontos sobre Mosaico da Amazônia Legal (Landsat TM).....5
- Figura 2 –** Eixos 1 e 2 resultantes da ordenação por NMDS, em que observa-se uma relativa preservação do real posicionamento geográfico dos pontos. Circulados estão os pontos MA1 e PuMa4, que apresentaram um grande deslocamento. .... 11
- Figura 3 – A.** Interpolação do eixo 1 de ordenação. **B.** Interpolação do eixo 2 de ordenação. Em ambas, os tamanhos dos círculos correspondem ao valor do escore do eixo: quanto maior o valor do escore, maior o tamanho do círculo. .... 12
- Figura 4 – A.** Diagrama de dispersão entre as variáveis ambientais. O eixo y representa as variáveis sazonalidade e fertilidade, indicadas conforme as cores da legenda. Observa-se que nas grandes altitudes ocorrem também os valores no extremo das escalas de fertilidade e sazonalidade. **B.** Diagrama de dispersão entre fertilidade e sazonalidade, indicando que a variação dessas duas variáveis não é linear. As retas foram traçadas com LOWESS..... 15
- Figura 5 –** Gráfico de dispersão do Eixo 1 do NMDS com as variáveis ambientais Altitude (A), Fertilidade (B) e Sazonalidade (representada pelo Índice de Walsh) (C). Foram nomeados os pontos com maior valor altitudinal. (D) Localização de todos os pontos da FTB sobre o gradiente altitudinal, com destaque aos pontos identificados nos gráficos. A paleta de cores de B aplica-se a C. .... 17
- Figura 6 –** Gráfico de dispersão do Eixo 2 do NMDS com as variáveis ambientais sazonalidade (A) (representada pelo Índice de Walsh), altitude (B) e fertilidade (C). Foram rotulados os pontos mais sazonais da FTB. Com exceção de MA1, esses pontos possuem os maiores escores do eixo 2. **D.** Localização de todos pontos da FTB sobre o mapa de sazonalidade, com destaque aos pontos identificados nos gráficos A, B e C. A paleta de cores de B aplica-se a C. .... 18
- Figura 7 – A.** Árvore de regressão em que os escores do eixo 1 do NMDS foram separados em grupos com a menor soma dos quadrados a partir das variáveis ambientais de sazonalidade, altitude e fertilidade. **B.** Localização geográfica dos pontos agrupados pela árvore de regressão. Os símbolos no canto superior esquerdo de cada agrupamento em A correspondem aos símbolos no mapa, que estão sobre o gradiente do Índice de Walsh. **C.** Árvore de regressão apenas com as duas variáveis geográficas, idêntica à obtida com todas as cinco variáveis. **D.** Localização geográfica dos grupos formados, que seguem a simbologia indicada no canto superior esquerdo de cada grupo individualizado em C. .... 19
- Figura 8 –** Pontos da FTB sobre interpolação do eixo 1 do NMDS. A simbologia segue a Figura 9C e D. .... 20
- Figura 9 – A.** Árvore de regressão com o eixo 2 do NMDS e as 3 variáveis ambientais. **B.** Localização geográfica dos pontos com a simbologia do grupo a que

- pertencem, conforme indicado no canto superior esquerdo em A, sobre o gradiente altitudinal. C. Árvore de regressão com todas as 5 variáveis independentes. D. Localização geográfica dos pontos com a coloração do grupo a que pertencem, conforme indicado no canto superior esquerdo em C. ....21
- Figura 10** – Interpolação dos escores do eixo 2 do NMDS, e sobre ela os pontos da FTB com a simbologia que receberam após a divisão em grupos pela árvore de regressão da figura 11C. ....22
- Figura 11** – Subdivisões composicionais da FTB, indicando que a diversidade beta não possui uma variação linear. A principal divisão é longitudinal, indicando uma variação no sentido leste-oeste. No sudoeste, um agrupamento determinado pelas grandes altitudes. No noroeste, a latitude corresponde à sazonalidade e determina um agrupamento no local com os maiores valores do Índice de Walsh. A quarta divisão é ao norte, possivelmente agrupando as menores fertilidades. ....23
- Figura 12** – **A.** Gráfico de dispersão entre as distâncias composicional (DGENS) e geográfica (DGEO). As cores indicam a distância altitudinal (DALT) dos pares representados, e o tamanho dos símbolos indica a diferença de sazonalidade a que estão submetidos (DWALSH). Os pontos azuis à direita da reta pontilhada representam pares de pontos em que um dos componentes é MA1. Devido às suas características ambientais, está muito distante geograficamente e sazonalmente dos outros pontos, mas por estar dentro da altitude média, a diferença altitudinal é pequena. *Inset:* Destaque para as menores distâncias. Podem ser observados resíduos  $\sim 0,2$  para cada valor de distância geográfica. A reta foi traçada por LOWESS. **B.** Idem A com a distância geográfica transformada em log, base 10 ( $r^2 = 0,26$ ,  $p < 0,001$ ). A legenda de DWALSH e DALT se aplicam a A. ....25
- Figura 13** – **A.** Gráfico de dispersão entre distância composicional (DGENS) e distância altitudinal (DALT), com destaque aos pares compostos por pontos altos, sazonais e férteis. O tamanho dos símbolos corresponde à distância de sazonalidade (DWALSH) e a cor, à distância de fertilidade (DFERT). Os pares de pontos com maior dissimilaridade florística possuem grande diferença tanto na sua altitude quanto na sazonalidade. A linha pontilhada separa à direita alguns dos pares que possuem AC1 como um dos componentes. **B.** Gráfico de dispersão entre distância altitudinal (DALT) e distância geográfica (DGEO). Em destaque, nuvem de pontos em que AC1 é um dos componentes do par. O tracejado separa à direita os pontos em que MA1 compõe o par. Apesar da distância geográfica ter sido transformada em log para as análises de regressão, este gráfico a mostra sem transformação para evidenciar as características de sua relação com a distância altitudinal mencionadas no texto. ....26
- Figura 14** – Gráfico de dispersão entre distância composicional (DGENS) e distância altitudinal (DALT) após seleção de pontos segundo o critério de Veloso *et al.*, (1991) para definição da FTB. O tamanho dos símbolos corresponde à distância de sazonalidade (DWALSH) e a cor, à distância de fertilidade (DFERT). A retirada de pontos reduz o valor máximo das distâncias ambientais, e estas se distribuem de forma mais homogênea pelo gráfico, indicando uma menor influência sobre a variável dependente. ....29
- Figura 15** – **A.** Gráfico de dispersão entre as distâncias ambientais de sazonalidade (DWALSH) e fertilidade (DFERT) e distância geográfica (DGEO). **B.** Gráfico de dispersão entre distâncias altitudinal (DALT) e geográfica (DGEO), que apresentaram correlação reduzida após a retirada de pontos. As retas dos gráficos foram traçadas por LOWESS. ....29

- Figura 16** – A. Gráfico de dispersão entre distâncias composicional (DGENS) e geográfica (DGEO) após a retirada dos pontos que não corresponderam ao critério de Veloso *et al.*, (1991). B. Idem A, com a distância geográfica transformada em log (LOG10\_DGEO). As retas dos gráficos foram traçadas por LOWESS. ....30
- Figura 17** – Gráfico de dispersão entre distância composicional com dados qualitativos (DGENS\_PA) e: A. distância geográfica nos valores originais (DGEO) e B. distância geográfica transformada em log, base 10 (LOG10\_DGEO). As retas foram traçadas por LOWESS. ....32
- Figura 18** – Partição de variâncias entre os modelos Ambiental, Geográfico e Total. A. Partição de variância quando todos os pontos da FTB foram considerados, dados quantitativos. B. Partição de variâncias após a exclusão de pontos que estiveram fora da definição de FTB estabelecida por Veloso *et al.*,(1991), dados quantitativos. C. Partição de variâncias de todos os pontos da FTB, dados qualitativos. D. Partição de variâncias dos pontos que seguiram os critérios mencionados, dados qualitativos. As variâncias estão indicadas nos gráficos, em porcentagem: VEA = Variância Exclusivamente Ambiental; VEG = Variância Exclusivamente Geográfica; VS = Variância Simultânea; VI = Variância Inexplicada. ....35
- Figura 19** – Gráficos fornecidos pelo GDM para avaliação da resposta da comunidade às variáveis independentes consideradas. ALT=Distância Altitudinal; FERT=Distância de Fertilidade; WALSH=Distância de Sazonalidade; Geographic=Distância Geográfica em metros.....36
- Figura 20** – A. Partição de variâncias após transformação pelo GDM para a FTB. B. Partição de variâncias após transformação pelo GDM para os pontos que atendem o critério de Veloso *et al.*, (1991).....38

De acordo com as normas do PIPG-BTRN,  
a dissertação deve ser redigida em formato de artigo.

As páginas seguintes seguem as normas da revista

Forest Ecology and Management.

Na ocasião do envio à publicação,  
será incluído o *Abstract* (página vii).

## DIVERSIDADE BETA NA FLORESTA OMBRÓFILA DENSE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA

Ortega, J.S. & Nelson, B.W.

### INTRODUÇÃO

Por muito tempo acreditou-se que a Floresta Amazônica permaneceu sob condições ambientais estáveis durante milhões de anos, e que esta era a explicação para a diversidade de espécies encontrada na região (Fisher, 1960). Entretanto, estudos palinológicos mostram que estabilidade não é a melhor palavra para definir o ecossistema amazônico, uma vez que indicam a substituição de vegetação de florestas fechadas por savanas abertas em períodos pretéritos (Absy & Van der Hammen, 1976; Absy *et al.*, 1989, de Freitas *et al.*, 2001).

Na década de 80, foram feitos importantes levantamentos florísticos na Floresta Amazônica. Gentry (1988) tentou estabelecer um paralelo entre a composição florística e características ambientais, e notou que nos locais com maior precipitação da Amazônia Ocidental estavam as florestas com a maior diversidade alfa mensurada até então. A noção de zonação altitudinal da vegetação foi introduzida por Alexander von Humboldt, e ainda é essencial para compreender variações florísticas da Floresta Amazônica (Ab'Saber, 2002). Segundo Prance (1978), a diversidade de espécies na Amazônia pode ser atribuída, entre outros fatores, à adaptação a nichos ecológicos.

A diferença na composição florística que pode ser observada em áreas distintas é reflexo da substituição de espécies entre essas áreas, ou seja, da diversidade beta. Muitos estudos na Amazônia ocidental têm demonstrado que sobre ela atuam fatores como heterogeneidade de habitats e capacidade de dispersão, sendo este último um efeito da variação geográfica (Phillips *et al.*, 1994; Terborgh & Andersen, 1998; Tuomisto *et al.*, 2003a; ter Steege *et al.*, 2000).

A heterogeneidade de habitats é o centro da hipótese do determinismo ambiental. No que diz respeito à morfologia e à sedimentação, as mudanças ambientais que ocorreram há 25 milhões de anos atrás durante o período Neogeno podem ser, segundo Rossetti *et al.*, (2005), responsáveis pela heterogeneidade observada em grande parte da Bacia Amazônica, cujas formações estão distribuídas

em mosaico e remetem a diferentes períodos. Anteriormente, Räsänen *et al.*, (1987) afirmaram que o fato das florestas de terra firme crescerem sobre um mosaico litológico pode ser a chave para o entendimento da sua composição florística. De fato, diversos trabalhos mostram que, em grandes escalas, os gradientes edáficos são importantes para a distribuição de espécies de plantas (Ruokolainen *et al.*, 1997; Tuomisto & Ruokolainen, 1994; Phillips *et al.*, 2003; Tuomisto *et al.*, 2003a; ter Steege *et al.*, 2006).

Além da influência do tipo de solo, ter Steege *et al.*, (2003) em trabalho amplo realizado na Amazônia e no Escudo da Guiana sugerem que a riqueza local de plantas também pode ser determinada pela duração da estação seca. Em trabalho mais recente (ter Steege *et al.*, 2006) mostram que esse fator, em conjunto com a fertilidade, apresentam relação com a diversidade beta. Assim, a variação das características ambientais explica as variações observadas na composição da comunidade, e as diferenças climáticas e edáficas entre as áreas de estudo agem sobre a substituição de espécies de plantas (Clark *et al.*, 1999; Oliveira & Nelson, 2001; Tuomisto *et al.*, 2003a), determinando sua distribuição heterogênea.

A Teoria Neutra (Hubbell, 1997), por sua vez, sugere que todos os indivíduos podem ser considerados funcionalmente equivalentes. Esse modelo abre uma nova possibilidade sobre a estruturação das comunidades de plantas, baseada na limitação da dispersão. A limitação da dispersão pode ser expressa por meio da distância geográfica que, portanto, pode ser considerada como possível determinante da composição florística.

Alguns estudos mostram que áreas próximas, mesmo diferentes nas características ambientais, podem ser mais similares (ao menos em nível de gênero e de família) do que áreas distantes com a mesma fitofisionomia (Terborgh & Andresen, 1998; Oliveira & Nelson, 2001). Por outro lado, também podem existir grandes diferenças composicionais entre áreas separadas por uma pequena distância geográfica (Tuomisto *et al.*, 1995; Tuomisto & Ruokolainen, 1997).

Tuomisto & Ruokolainen (1997) observaram que áreas até então consideradas similares possuem diferenças florísticas e são heterogêneas ecologicamente, sendo que, apenas para a Amazônia peruana, a partir de imagens de Landsat, foram contabilizados mais de 100 biótopos (Tuomisto *et al.*, 1995). A existência de diferenças reais entre áreas próximas torna perigosa a extrapolação de resultados sobre composição florística para locais onde não foram realizadas

amostragens (Tuomisto *et al.*, 1995), o que faz com que o papel de reguladores do padrão de distribuição atribuído a certos fatores varie de acordo com o local dos trópicos em que foi realizado o trabalho e com a escala utilizada (Poulsen *et al.*, 2006). Assim, certas associações entre espécies e habitats na Amazônia podem ser, na verdade, resultado de amostragem em áreas com dimensões insuficientes para que seja evidenciada a maneira como realmente se comportam as diferentes regiões (Pitman *et al.*, 1999; Tuomisto, 1998; Ruokolainen *et al.*, 1997).

A existência de tantas explicações sobre as causas da diversidade beta é certamente causada pelo restrito volume de dados (Nelson *et al.*, 1990; Pitman *et al.*, 1999, ter Steege *et al.*, 2000), o que mostra a importância da realização de mais estudos sobre esse tema, desde que realizados com uma vasta amostragem padronizada e sobre ampla área. Essas requisições foram atendidas pelo Projeto RADAMBRASIL, que realizou levantamentos florísticos ao longo da Amazônia Legal.

Dado que a fitofisionomia é utilizada como referência da diversidade na ausência de dados sobre a distribuição de espécies (Peres, 2005) e como um dos parâmetros para decisão do posicionamento geográfico de reservas (Oliveira & Nelson, 2001; Peres, 2005), o objetivo do trabalho foi testar a hipótese de que a classificação fitofisionômica Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas não é um bom indicador de diversidade beta uma vez que responde a fatores geográficos e ambientais (sazonalidade do clima, fertilidade do solo e altitude) que alteram a composição florística entre pontos de forma a impossibilitar generalizações para outras regiões não estudadas por mais que sejam da mesma fitofisionomia. Também foram realizadas análises a partir de matrizes de dissimilaridade dos dados florísticos, ambientais e geográficos, a fim de testar a hipótese de que a variação na diversidade beta acompanha a variação nas características ambientais e na distância geográfica entre pares de pontos.

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

### **1) Banco de Dados Utilizado**

Foram utilizados neste trabalho os pontos de inventário amostrados pelo Projeto RADAM em áreas de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FTB). O Projeto RADAM foi desenvolvido nas décadas de 70 e 80 e teve como objetivo o levantamento integrado de recursos naturais. Os dados coletados permitiram a

elaboração, por Veloso e Góes-Filho (1982), de uma nova classificação da vegetação brasileira sobre bases fisionômico-ecológicas e a identificação de regiões fitoecológicas (IBAMA, 2006). De acordo com essa classificação, a Floresta Ombrófila Densa pode ser dividida em três sub-formações: Floresta Ombrófila Densa Aluvial, Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Floresta Ombrófila Densa Submontana.

A *Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas* possui estrutura bastante uniforme e desenvolvida, composta por árvores altas e grossas, com grande número de emergentes (Projeto RADAMBRASIL, 1982). De acordo com Veloso *et al.*, (1991) essa fitofisionomia é restrita aos sítios de terra firme com solos argilosos, situados entre 5 e 100m sobre o nível do mar.

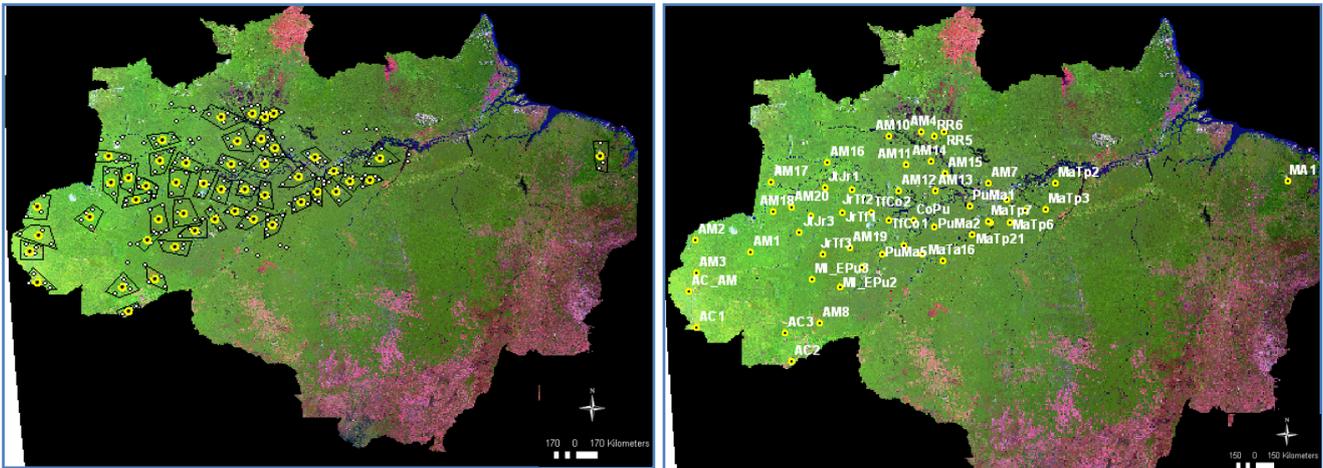
A identificação das espécies de plantas foi feita em campo apenas com seu nome popular, sob responsabilidade do técnico da equipe de botânica. Este fato, associado à existência de várias equipes de campo, deixa a lista de espécies envolta em incertezas quanto à sua precisão. A classificação em gêneros, por outro lado, gera resultados mais seguros, diminuindo a probabilidade de equívoco (ter Steege *et al.*, 2006).

Devido aos bons resultados obtidos a partir da utilização de classificações supra-específicas para a correspondência fitofisionômica (Oliveira, 1997; Terborgh & Andresen, 1998; Oliveira e Nelson, 2001; ter Steege *et al.*, 2000) e devido à boa correspondência com resultados obtidos ao nível de espécie (Higgins & Ruokolainen, 2004), as análises foram realizadas em nível de gênero.

Os inventários selecionados possuem área de 1 hectare, e os indivíduos considerados possuem circunferência à altura do peito (CAP) mínima de 100 cm (~31,8 cm de DAP). Como foram consideradas apenas árvores de dossel, é possível que a variação composicional entre os pontos seja superestimada caso eles sejam considerados individualmente. Para obter uma amostra mais completa, foram formados grupos de quatro inventários, separados por, no máximo, 150 km. Pontos isolados foram desconsiderados e os interflúvios foram respeitados, de forma que não existe grupo com pontos separados pelos grandes rios.

Os pontos de cada grupo foram ligados, formando um polígono. Cada polígono teve seu centróide calculado, e as coordenadas geográficas dos centróides foram utilizadas como coordenadas dos grupos, considerados como as unidades amostrais (Figura 1A). Assim, o banco de dados foi constituído por 196 inventários

(24 foram desconsiderados), divididos em 49 grupos (Figura 1B). Os grupos serão chamados de "pontos" neste trabalho.



**Figura 1 – A.** Os pequenos pontos amarelos correspondem aos 220 pontos de inventário que ocorrem na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FTB). Cada quatro inventários foram agrupados formando 49 polígonos, indicados em preto. Os grandes pontos no centro dos polígonos correspondem aos centróides. **B.** Os pontos amarelos correspondem à unidade amostral, nomeados segundo sua localização geográfica: AC: Acre; AM: Amazonas; AC\_AM: divisa entre Acre e Amazonas; MA: Maranhão; MaTp: interfúvio Madeira-Tapajós; PuMa: interflúvio Purus-Madeira; CoPu: interflúvio Coari-Purus; TfCo: interflúvio Tefé-Coari; JrTf: interflúvio Juruá-Tefé; JtJr: interflúvio Jutai-Juruá; MI\_EPu: Mini-interflúvio entre o rio Purus e seu afluente Cuniá; RR: Roraima. Pontos sobre Mosaico da Amazônia Legal (Landsat TM).

Uma alternativa para avaliar a variabilidade interna da FTB é examinar o valor de fitofisionomias como *proxies* para a diversidade beta incluindo pontos pertencentes a uma ou mais fitofisionomia(s) distinta(s). Se após a inclusão desses pontos externos a FTB mostrar-se agrupada, o tipo fitofisionômico poderá ser considerado como uma unidade. Por outro lado, se a inclusão de pontos pertencentes a outras fitofisionomias mesclarem com os pontos em estudo, fica confirmada a heterogeneidade composicional da FTB e essa fitofisionomia passa a ser questionável como preditor da composição ao nível taxonômico de gênero. Assim, a FTB também foi analisada em conjunto com outros 30 pontos da Floresta Aberta com Palmeiras (Abp), também obtidos pelo projeto RADAMBRASIL.

## 2) Dados Ambientais

Os fatores ambientais considerados neste trabalho como possíveis determinantes da composição florística são intensidade e duração da estação seca, fertilidade do solo, altitude e posição geográfica.

A duração e a intensidade da estação seca ao longo do ano foram reunidas no Índice de Walsh (Walsh, 1996). Essa variável será chamada de sazonalidade neste trabalho. Os dados utilizados na sua elaboração foram os de precipitação mensal ao longo de 30 anos obtidas no site WorldClim (<http://www.worldclim.org>), disponíveis na resolução espacial de 10 minutos de latitude-longitude. Os valores do índice foram obtidos da seguinte maneira: às células em que o volume mensal de chuva foi inferior a 50 mm foi dado o valor de -2, -1 para células com chuva entre 50 e 100 mm, +1 entre 100 e 200 mm e +2 quando excedeu 200 mm. Os doze valores mensais foram somados para cada célula e foi acrescentado o valor de 0,5 para cada mês do ano com chuva de mais de 100 mm seguido por um mês com menos de 100 mm. Essa é uma correção para o número de vezes que a estação seca se inicia, já que dois períodos secos são menos estressantes que uma única estação seca. Para a Amazônia Legal, os valores das células encontram-se entre -10,5, no norte de Roraima, e +24, no oeste da Amazônia (Anexo 1).

A fertilidade do solo foi dividida em 6 níveis, de acordo com a classificação de Sombroek (2000) (Anexo 2). A disponibilidade de imagens de radar permitiu que esse autor fizesse uma síntese esquemática e a descrição dos tipos de solo predominantes.

A altitude dos pontos foi obtida a partir de dados de SRTM (*Shuttle Radar Topography Mission*). Este projeto é fruto de um convênio das agências norte-americanas NASA e NGA, e obteve dados da superfície da Terra por sensoriamento remoto a partir de um radar interferométrico acoplado a uma nave espacial, fornecendo a altitude com resolução horizontal de aproximadamente 90 m no equador (0,000833 graus) e precisão vertical de 1m, um nível de detalhamento sem precedentes para uma área tão vasta (CGIAR-CSI, 2008) (Anexo 3). O valor de todas as variáveis ambientais dos grupos foi obtido pela média dos valores dos quatro pontos que os compõem.

Para diminuir o erro no cálculo das distâncias geográficas devido à curvatura planetária, foi utilizada a projeção Sinusoidal, de forma que os valores de Latitude e Longitude foram reprojatados. O trabalho com as bases de dados digitais foi feito

com o auxílio do programa ArcGis 9.1 (ESRI,2004), o que incluiu a geração de figuras e execução de interpolações.

### **3) Análise dos Dados**

A composição florística foi ordenada pela técnica de NMDS (*Non-Metric Multidimensional Scaling*) após padronização pelo total das linhas com a utilização do índice de Bray-Curtis para os dados de abundância. As análises de ordenação foram feitas com o software PCOrd (McCune & Mefford, 1999, versão 4.25). Para a análise da variabilidade interna da FTB, foi feita uma ordenação nesses moldes após a inclusão dos pontos da Abp.

A partir dos escores dos dois eixos de ordenação foram elaboradas duas superfícies geográficas de composição florística, interpoladas pela técnica de IDW (*Inverse Distance Weighting*). A interpolação prediz valores para locais onde não foram realizadas amostras a partir dos que foram mensurados. Parte da premissa de que pontos mais próximos são mais semelhantes e sujeitos a uma influência local que diminui com a distância.

Os escores dos eixos de NMDS foram utilizados como variáveis dependentes em regressões múltiplas com as variáveis ambientais sazonalidade (representada pelo Índice de Walsh), fertilidade e altitude. Também foram utilizadas variáveis geográficas, representadas pelas coordenadas dos pontos em projeção sinusoidal. As regressões foram feitas pelo programa Systat 8.0 (Wilkinson, 1990), que também gerou os gráficos. A colinearidade das variáveis independentes foi avaliada por correlações de Pearson e probabilidades de Bonferroni, mas a permanência de uma variável no modelo foi definida pela tolerância, cujo valor deve ser superior a 3.

Um método exploratório bastante interessante é a construção de árvores de regressão. Por ser um método não paramétrico, é robusto para algumas características que por vezes prejudicam a performance de métodos paramétricos. A variável dependente – nesse caso os escores dos eixos do NMDS - é particionada iterativamente e de maneira dicotômica a partir de limiares das variáveis independentes fornecidas em busca de sub-grupos mais homogêneos, ou seja, com a menor soma dos quadrados possível. As subdivisões são feitas até que seja atingido o critério de parada, estabelecido como o número mínimo de 5 pontos por

ramo e 0,05 de proporção mínima de redução de erro permitida em cada quebra. A árvore foi construída com o programa Systat 8.0 (Wilkinson, 1990).

A relação entre variação composicional, distância ambiental e distância geográfica também foi testada em um segundo nível de abstração (Tuomisto & Ruokolainen, 2006) a partir de uma abordagem de matrizes de distância, obtidas pelo programa PCOrd (McCune & Mefford, 1999, versão 4.25). Para os dados de abundância (quantitativos) foi utilizado o índice de Bray-Curtis, e para os de presença/ausência (qualitativos) o índice de Sørensen. As matrizes de dissimilaridade ambiental e geográfica foram obtidas por distância euclidiana e atuaram como variáveis independentes em três modelos de regressão.

No Modelo Ambiental, foi testada apenas a influência da variação ambiental sobre a variação na composição florística. Neste modelo de regressão múltipla, as variáveis independentes são as matrizes das três variáveis ambientais. No entanto, a variância explicada por este modelo inclui uma parte do efeito geográfico devido à correlação entre as distâncias ambientais e geográficas. Este é o efeito misto. No Modelo Geográfico, foi incluída apenas a distância geográfica como variável independente, o que também inclui o mesmo efeito misto. Por fim, no Modelo Total foi testada a influência das variáveis ambientais e geográfica em conjunto. A medida utilizada para distância geográfica foi o quilômetro, e essa variável foi transformada em log para linearizar a relação com distância florística quando foram feitas análises com todos os grupos da FTB.

Cada uma dessas regressões produziu um coeficiente de determinação ( $r^2$ ), que indica o quanto as variáveis independentes influem sobre a variável dependente em questão. A partir desses coeficientes foi obtida a contribuição relativa das variáveis, ou seja, a variância explicada por elas. Essa é uma extensão da proposta de Borcard *et al.*, (1992) para regressão entre matrizes (Duivenvoorden *et al.*, 2002; Tuomisto *et al.*, 2003a). Foi repartida a variância entre as variáveis ambientais e geográficas, com a obtenção de efeitos puros para ambas, além do efeito da combinação entre eles (efeitos simultâneos, mistos).

A variância explicada exclusivamente pelo ambiente (VEA) pode ser obtida pela subtração entre os coeficientes de determinação do modelo total ( $r^2_T$ ) e do modelo geográfico ( $r^2_G$ ). De maneira similar, a variância explicada exclusivamente pela distância geográfica (VED) pode ser obtida pela subtração entre os coeficientes de determinação do modelo total ( $r^2_T$ ) e do modelo ambiental ( $r^2_A$ ). A variância

explicada pelo efeito simultâneo das variáveis (VS), por sua vez, pode ser obtida pela subtração entre o coeficiente de determinação do modelo total e a soma dos coeficientes de determinação dos modelos ambiental e geográfico. A parte da variância que permanecer inexplicada (VI) corresponde ao complemento do coeficiente de correlação do modelo total ( $r^2_T$ ). A lógica de repartição de variância é ilustrada pela figura e pelas equações no Anexo 1.

As possíveis correlações entre as matrizes foram testadas pelo teste de Mantel, com 10.000 permutações para a avaliação da significância. Essa análise foi feita pelo programa R (R Development Core Team, 2007), e permitiu a detecção de autocorrelação, ou seja, a correlação entre uma matriz (composicional ou ambiental) e a matriz de distância geográfica.

Uma extensão não linear da regressão de matrizes é chamada GDM (*Generalized Dissimilarity Modelling*, Faith & Ferrier, 2002). Um dos tipos de não-linearidade freqüentemente encontrado em dados ecológicos relaciona-se à taxa de substituição de espécies ao longo dos gradientes ambientais. Os modelos de regressão assumem que essa taxa é fixa ao longo de todo o gradiente, e a quebra dessa premissa prejudica a percepção e modelagem da relação. O segundo tipo de não linearidade é devido ao fato dos índices de dissimilaridade composicional limitarem-se a valores entre 0 e 1. O aumento nas diferenças ambientais e geográficas é refletido como aumento na dissimilaridade, até o ponto em que não haja mais compartilhamento algum. A partir desse ponto, por mais que continuem aumentando as diferenças ambientais e geográficas, os pares de pontos permanecerão com dissimilaridade igual a 1. Dessa forma, a relação entre a dissimilaridade composicional e ambiental (ou geográfica) é, na verdade, curvilínea (Ferrier *et al.*, 2007). Essas duas não-linearidades são acomodadas no modelo de GDM que, primeiramente, modela a dissimilaridade composicional a partir dos preditores ambientais e, em um segundo momento, transforma as variáveis a partir do ajuste calculado inicialmente. Os valores transformados das variáveis ambientais foram utilizados em regressões múltiplas de matrizes com o banco de dados composicional e tiveram sua variância particionada. Os dados de composição florística devem ser binários (presença/ausência). As funções do GDM foram disponibilizadas na internet pelos autores (<http://www.biomaps.net.au/gdm>) como um pacote do programa R.

## RESULTADOS

### 1) Aspectos Gerais

Será chamado de "ponto" o conjunto de quatro inventários de um hectare. Foi obtida uma média de 216 indivíduos por ponto amostral, e esse valor não apresentou grandes variações entre os pontos (desvio padrão = 36).

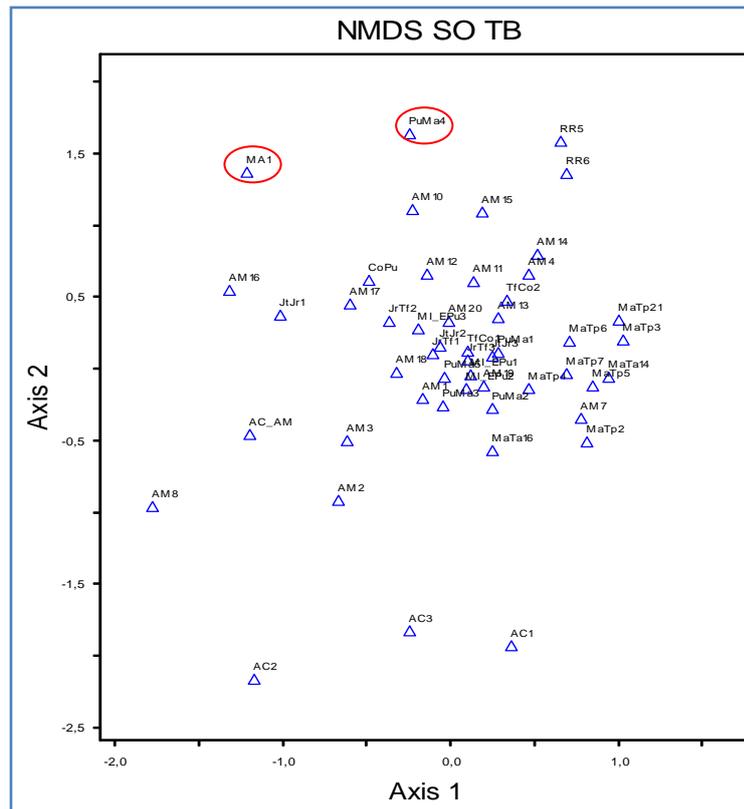
Ao todo foram identificados 10811 indivíduos, distribuídos em 218 gêneros e 51 famílias. Desses gêneros, três são os mais comuns por abundância: *Pouteria* (7,6%), *Eschweilera* (6,5%) e *Licania* (4,6%). Vinte e um dos gêneros (9,6%) ocorrem apenas uma vez em toda a amostra. Cinquenta e três gêneros (24,3%) foram encontrados em mais da metade dos pontos, distribuídos de forma ampla sobre toda a região.

As famílias mais abundantes foram Fabaceae *sensu lato*, com 20,7% dos indivíduos, Sapotaceae (12,6%) e Lecythidaceae (11,9%). A quarta família mais abundante é Chrysobalanaceae, mas sua expressão é bastante inferior em relação às anteriores (6,5%).

Curiosamente, a principal família (Fabaceae) possui *Tachigali* como gênero mais abundante, mas este gênero representa apenas 1,6% dos indivíduos. Isso indica que a dominância das Fabaceae se dá pelo grande número de gêneros pertencentes a essa família, e não pela expressão de poucos. De fato, existem no banco de dados 53 gêneros pertencentes às Fabaceae, enquanto Lecythidaceae, Sapotaceae e Chrysobalanaceae possuem 8, 6 e 4 gêneros, respectivamente.

Quando a dimensão das comunidades foi reduzida a dois eixos por NMDS, 78,2% da variação total na composição da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas pôde ser explicada. Esses dois eixos apresentam 99,8% de ortogonalidade.

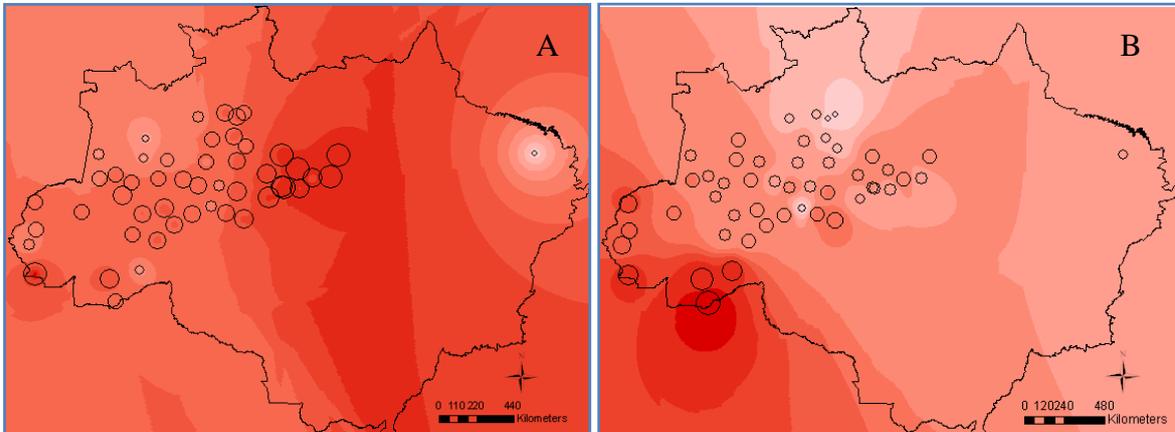
O NMDS busca preservar a ordem das distâncias entre os pares de pontos (e não os valores dessas distâncias). Pela Figura 2, nota-se que a maioria dos pontos está posicionada de maneira semelhante ao real posicionamento geográfico.



**Figura 2** – Eixos 1 e 2 resultantes da ordenação por NMDS, em que observa-se uma relativa preservação do real posicionamento geográfico dos pontos. Circulados estão os pontos MA1 e PuMa4, que apresentaram um grande deslocamento.

A composição florística do ponto do Maranhão (MA1) e do ponto PuMa4 apresentaram incongruências com sua posição geográfica. O ponto PuMa4 é o que reúne com maior número os indivíduos do gênero *Jacaranda* (Bignoniaceae): possui 16 indivíduos, enquanto o segundo ponto com maior ocorrência possui apenas seis. O gênero *Bellucia* (Melastomataceae), que aparece em apenas dois pontos amostrais com 1 indivíduo em cada local, está presente em PuMa4. Por outro lado, é o ponto com a menor quantidade de *Pouteria* (Sapotaceae), o gênero mais abundante. Na base de dados utilizada neste trabalho, o interflúvio Purus-Madeira é representado por 5 pontos que, com exceção de PuMa4, permanecem próximos no gráfico de ordenação. Como explicações para este fato, temos que ou existe uma composição florística peculiar localizada nas proximidades dos quatro inventários que geraram este ponto, ou ocorreu um equívoco na classificação fitofisionômica do Projeto RADAM. Essa última possibilidade fica reforçada pelo fato de ser o único ponto a ter 10 indivíduos do gênero *Piranhea* (Euphorbiaceae), provavelmente correspondente à espécie *P. trifoliolata*, cujo nome popular é "piranheira", restrita à área de várzea.

A interpolação espacial dos escores dos dois eixos de ordenação resulta nos mapas abaixo, em que os círculos representam os pontos amostrais e o tamanho atribuído corresponde ao escore da ordenação (Figura 3).

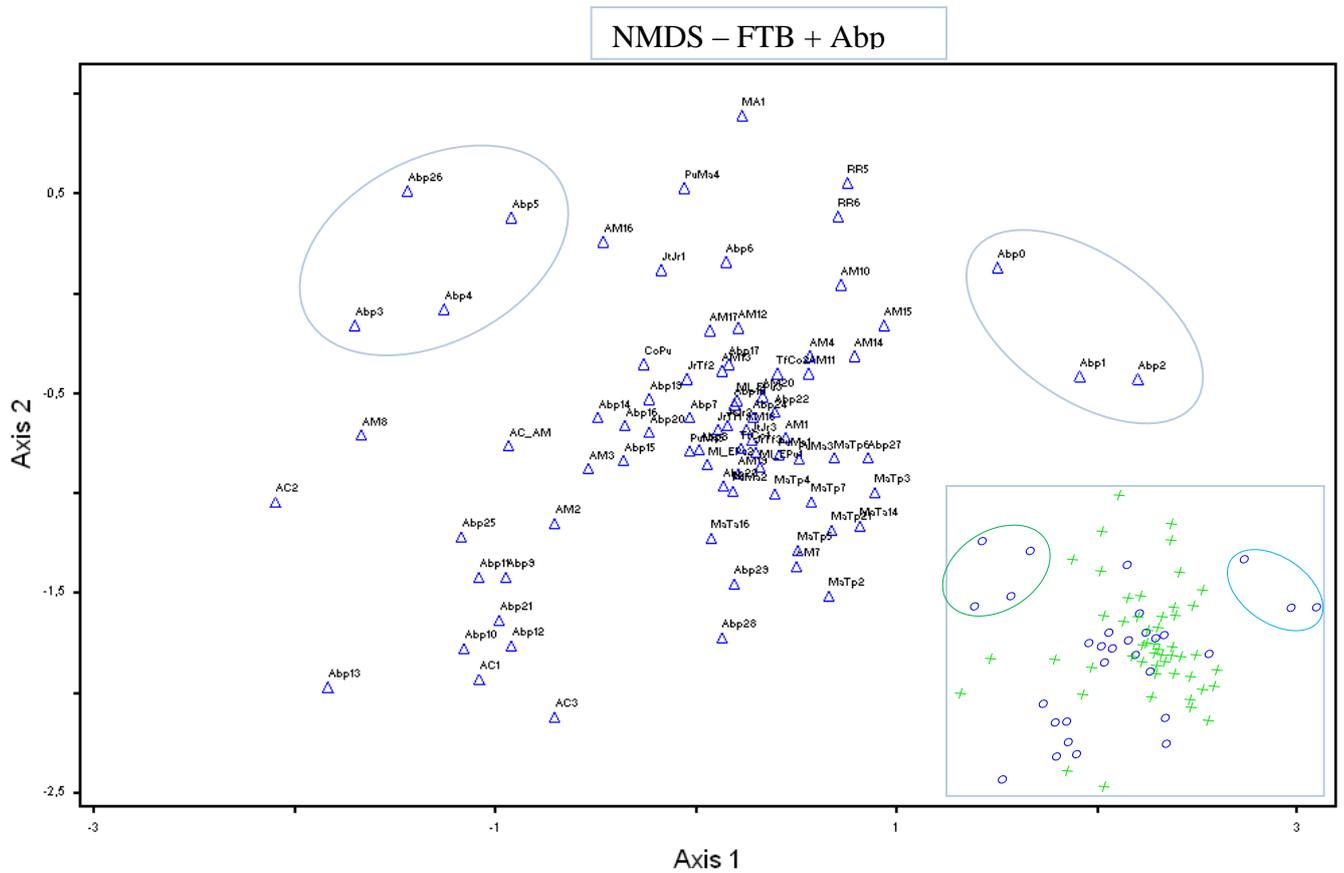


**Figura 3 – A.** Interpolação do eixo 1 de ordenação. **B.** Interpolação do eixo 2 de ordenação. Em ambas, os tamanhos dos círculos correspondem ao valor do escore do eixo: quanto maior o valor do escore, maior o tamanho do círculo.

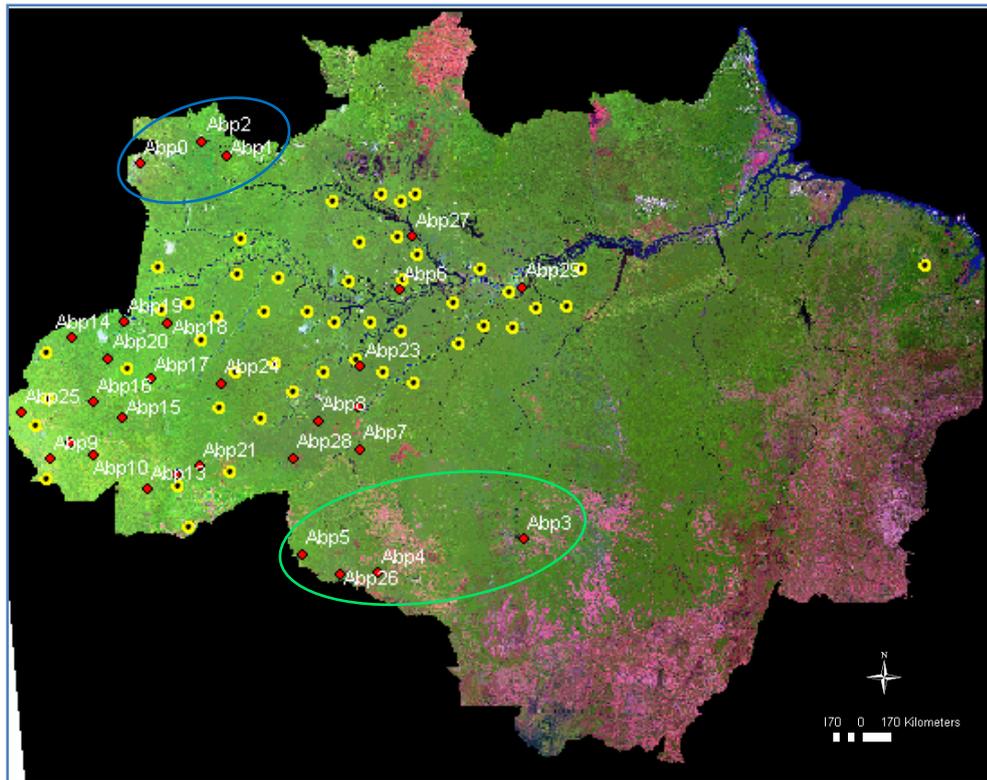
## 2) Variabilidade interna da FTB

Pela ordenação em conjunto dos pontos da FTB e Abp observa-se a ocorrência de sobreposição entre os pontos das duas fitofisionomias (Figura 4). Os pontos de Abp localizados na região do Acre, por exemplo, mesclam com os pontos de FTB desta mesma região.

Em azul estão destacados pontos de Abp na região do alto Rio Solimões, que mudaram de posição no gráfico de ordenação, mas permaneceram como um subgrupo. O mesmo ocorreu com o subgrupo destacado em verde (Figuras 4 e 5).



**Figura 4** - Gráfico de dispersão dos dois eixos do NMDS após a inclusão dos 30 pontos de Floresta Aberta com Palmeiras (Abp). Os pontos circulados são os mesmos da figura 5. **Inset** –Gráfico de dispersão dos eixos de NMDS sem as legendas para melhor visualização da distribuição dos pontos. As cruces verdes representam os pontos da FTB, e os círculos azuis, os da Abp.



**Figura 5** - Localização geográfica dos pontos da FTB (em amarelo) e da Abp (em vermelho, com as respectivas legendas). Em verde e azul estão indicados dois grupos que se mantiveram conspícuos no gráfico de ordenação.

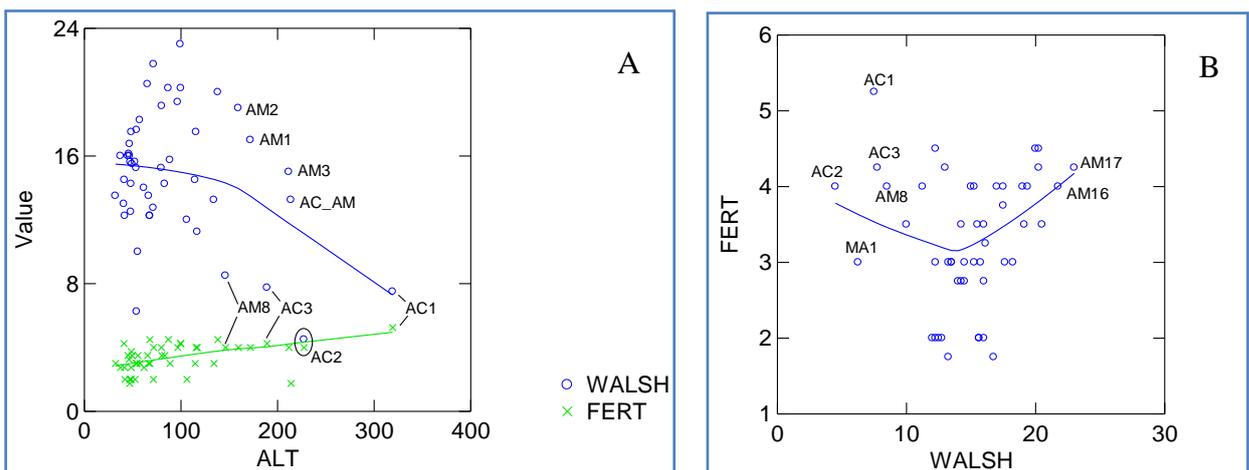
É interessante notar que o gráfico de ordenação indica um gradiente de fertilidade no sentido sudoeste-nordeste, ou seja, da região mais fértil do Acre para a região de solo mais pobre das proximidades das áreas de florestas abertas próximas ao Rio Solimões (Sombroek, 1983), o que também pode ser notado pela interpolação do eixo 2 (Figura 3B).

Os gráficos de ordenação obtidos para cada fitofisionomia separadamente pouco se alteram após o ordenamento em conjunto, e a análise de variância (MANOVA) confirma que não possuem composição significativamente diferente (Pillai Trace = 0,118).

A diversidade beta pode ser medida em *half-changes*, ou seja, a quantidade de mudança composicional que resulta em 50% de similaridade (McCune & Grace, 2002). A FTB possui 1,29 *half-change*. Se considerados também os pontos da Abp, esse valor sofre um pequeno aumento e passa para 1,31, reforçando a sobreposição composicional entre essas duas fitofisionomias consideradas ao nível de gênero e na escala em questão.

### 3) Relações entre Variáveis Independentes

As variáveis ambientais sazonalidade, altitude e fertilidade possuem uma das extremidades de seus gradientes no sudoeste da Amazônia, na região do Acre. Os pontos situados nessa área possuem os maiores valores de altitude e fertilidade, além de estarem submetidos à maiores períodos de seca (menores valores do Índice de Walsh significam sazonalidade mais intensa) (Figura 6A). Existem duas áreas em que a fertilidade é maior. Uma delas corresponde à região do Acre, conforme já mencionado, devido ao recebimento de depósitos férteis provenientes dos Andes (Sombroek, 1983). Locais com sazonalidade intermediária apresentam fertilidade variada, mas há um novo aumento nos locais de maior precipitação e menor intensidade da estação seca localizados no noroeste da Amazônia (Figura 6B). A única correlação significativa é entre altitude e fertilidade (Tabela 1).



**Figura 4 – A.** Diagrama de dispersão entre as variáveis ambientais. O eixo y representa as variáveis sazonalidade e fertilidade, indicadas conforme as cores da legenda. Observa-se que nas grandes altitudes ocorrem também os valores no extremo das escalas de fertilidade e sazonalidade. **B.** Diagrama de dispersão entre fertilidade e sazonalidade, indicando que a variação dessas duas variáveis não é linear. As retas foram traçadas com LOWESS.

A altitude possui altos valores de correlação com as variáveis geográficas de latitude e longitude. A sazonalidade, por sua vez, possui o maior valor de correlação com latitude. A fertilidade não apresentou correlação com as variáveis geográficas quando considerada a escala de toda a área de estudo (Tabela 1).

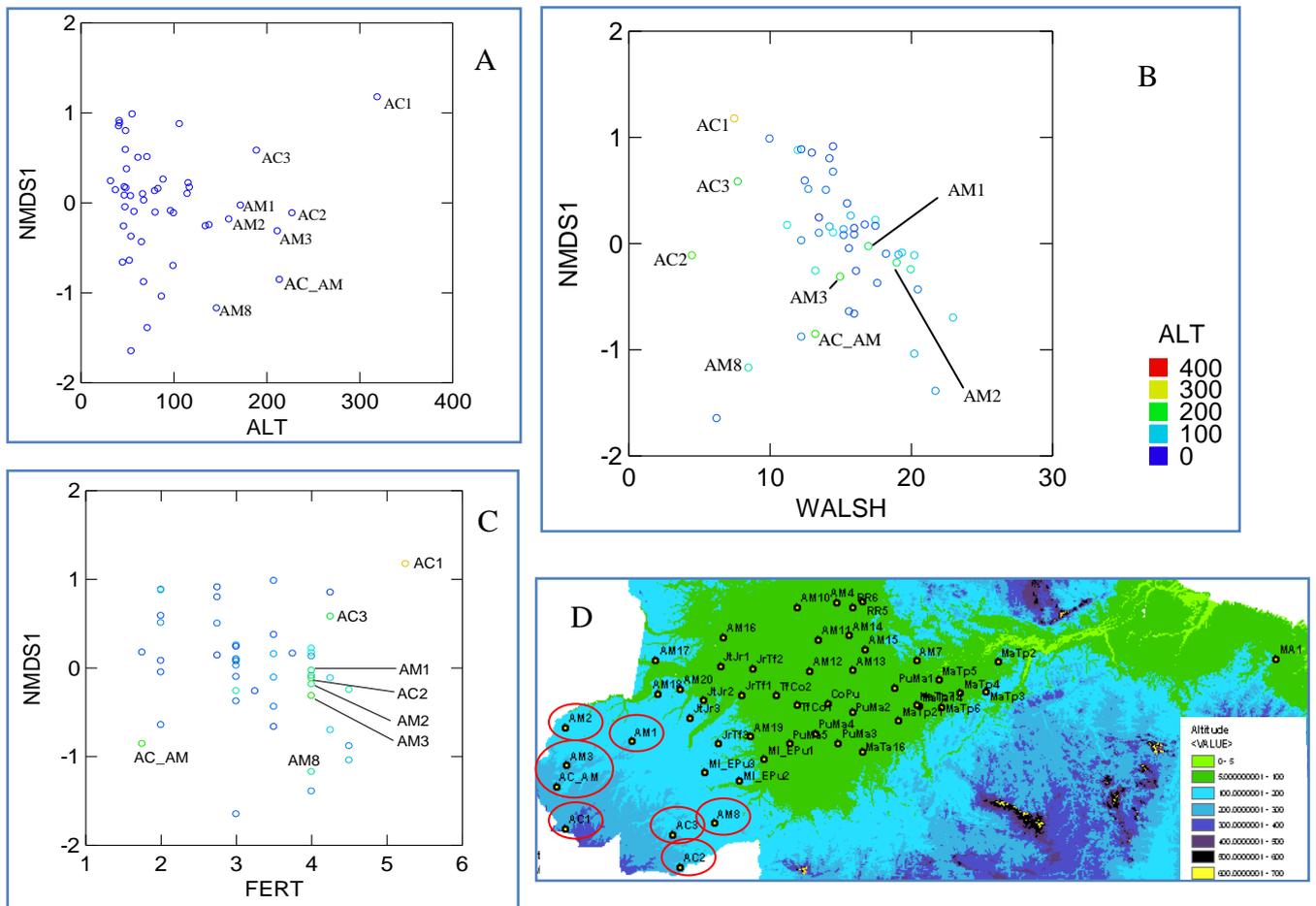
**Tabela 1** – Correlações entre variáveis independentes ambientais e geográficas. Sazon = sazonalidade; Fert = fertilidade; Alt = altitude; Lat = latitude; Long = longitude. Nas células estão indicados os valores da correlação (r) e a significância (p).

	Sazon		Fert		Alt	
	r	p	r	p	r	p
<b>Sazon</b>	-	-	-	-	-	-
<b>Fert</b>	0,086	1,000	-	-	-	-
<b>Alt</b>	-0,311	0,294	0,457	0,01	-	-
<b>Lat</b>	0,564	< 0,001	-0,388	0,058	-0,733	< 0,001
<b>Long</b>	-0,299	0,372	-0,483	0,004	-0,708	< 0,001

#### 4) Modelos de Regressão

Pelos gráficos de dispersão entre os eixos da ordenação e as variáveis ambientais identificam-se alguns pontos isolados, afastados do conjunto principal (Figura 7). Esses pontos estão localizados no sudoeste da Amazônia, onde estão as maiores altitudes (Figura 7A). Parte deles também possui um baixo valor do Índice de Walsh, o que indica que estão localizados em uma área mais sazonal (Figura 7B). Os valores de fertilidade e a posição geográfica desses pontos estão destacadas nas Figuras 7C e 7D.

Duas regressões múltiplas com os escores do eixo 1 do NMDS como variável dependente mostram que tanto as três variáveis ambientais quanto as variáveis geográficas não apresentam relação significativa com a composição florística sintetizada pelo eixo 1 ( $r^2 = 0,085$ ,  $p = 0,257$  e  $r^2 = 0,07$ ,  $p = 0,189$ , respectivamente). O mesmo ocorre quando utilizadas todas as cinco variáveis ( $r^2 = 0,071$ ,  $p = 0,182$ ).

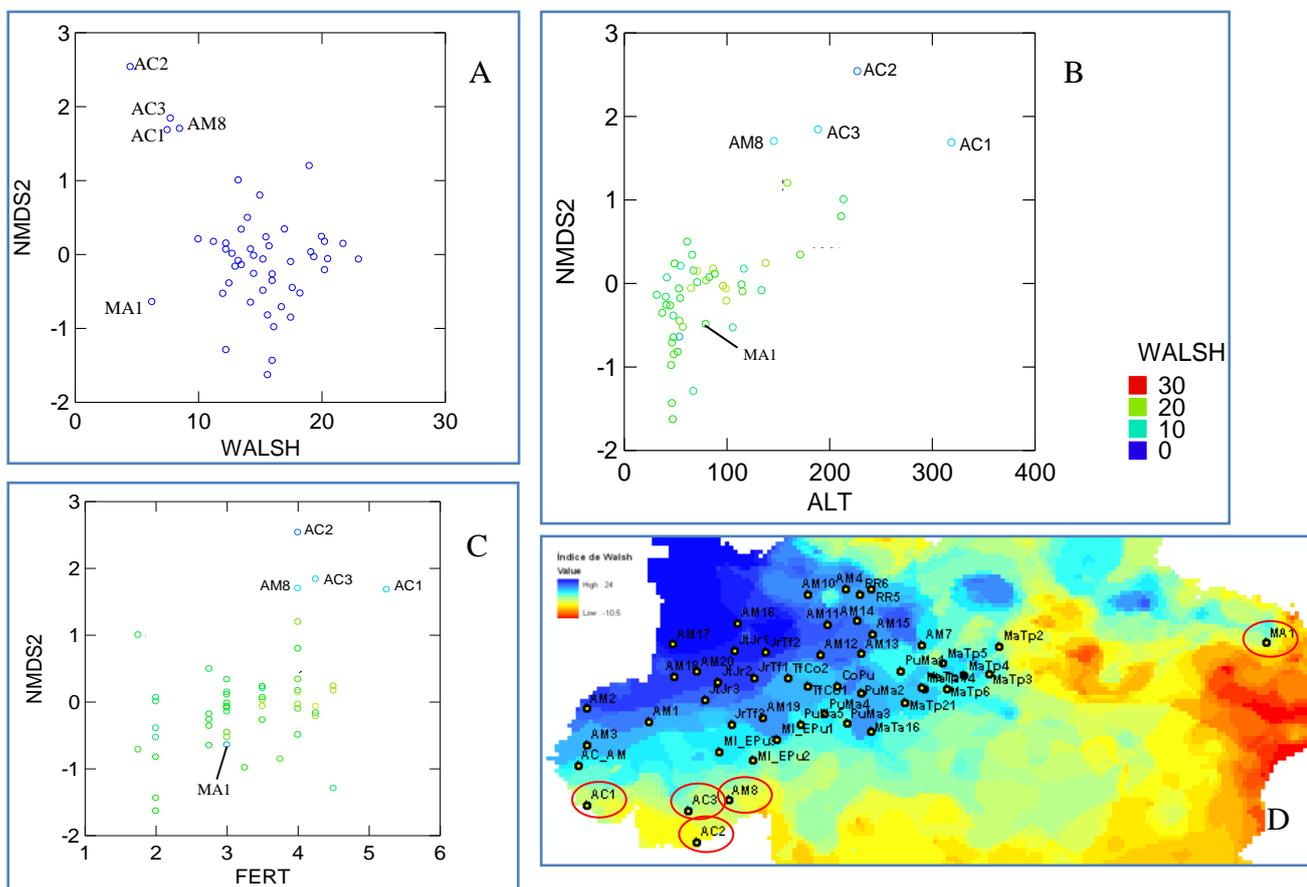


**Figura 5** – Gráfico de dispersão do Eixo 1 do NMDS com as variáveis ambientais Altitude (A), Fertilidade (B) e Sazonalidade (representada pelo Índice de Walsh) (C). Foram nomeados os pontos com maior valor altitudinal. (D) Localização de todos os pontos da FTB sobre o gradiente altitudinal, com destaque aos pontos identificados nos gráficos. A paleta de cores de B aplica-se a C.

Metade dos pontos destacados na figura anterior também foi identificada nos gráficos de dispersão com o eixo 2 do NMDS (Figura 8). Esses pontos estão na porção mais seca do índice de Walsh, onde a precipitação oscila entre 50 e 100 mm em  $\frac{2}{3}$  dos meses. Possuem valores extremos não só no valor desse índice, mas também no valor do eixo de ordenação. Estão também em terreno alto e fértil (Figuras 8B e C), mas nota-se a existência de outros pontos com o mesmo valor de altitude e fertilidade. Isso indica que o eixo 2 está captando a influência da sazonalidade sobre a composição florística, importante mesmo dentro de uma única fitofisionomia (Figura 8A e D). O ponto do Maranhão (MA1) foi destacado por também estar em área de intensa sazonalidade.

Os escores do eixo 2 apresentaram boa relação com as variáveis ambientais e geográficas ( $r^2 = 0,623$ ,  $p < 0,001$  e  $r^2 = 0,68$ ,  $p < 0,001$ , respectivamente. Apenas fertilidade apresentou  $p > 0,05$ ). Se a altitude for utilizada em uma regressão simples com o eixo 2, o resultado é semelhante ao obtido com a utilização das 3 variáveis ambientais ( $r^2 = 0,575$ ,  $p < 0,001$ ), o que mostra a importância dessa variável sobre a composição florística sintetizada pelo eixo 2.

Quando todas as cinco variáveis são utilizadas em um modelo de regressão múltipla com os valores do eixo 2, obtêm-se um bom coeficiente de determinação ( $R^2 = 0,712$ ,  $p < 0,001$ ), mas apenas altitude e latitude apresentam-se estatisticamente significativas (ou seja, com  $p < 0,05$ ).

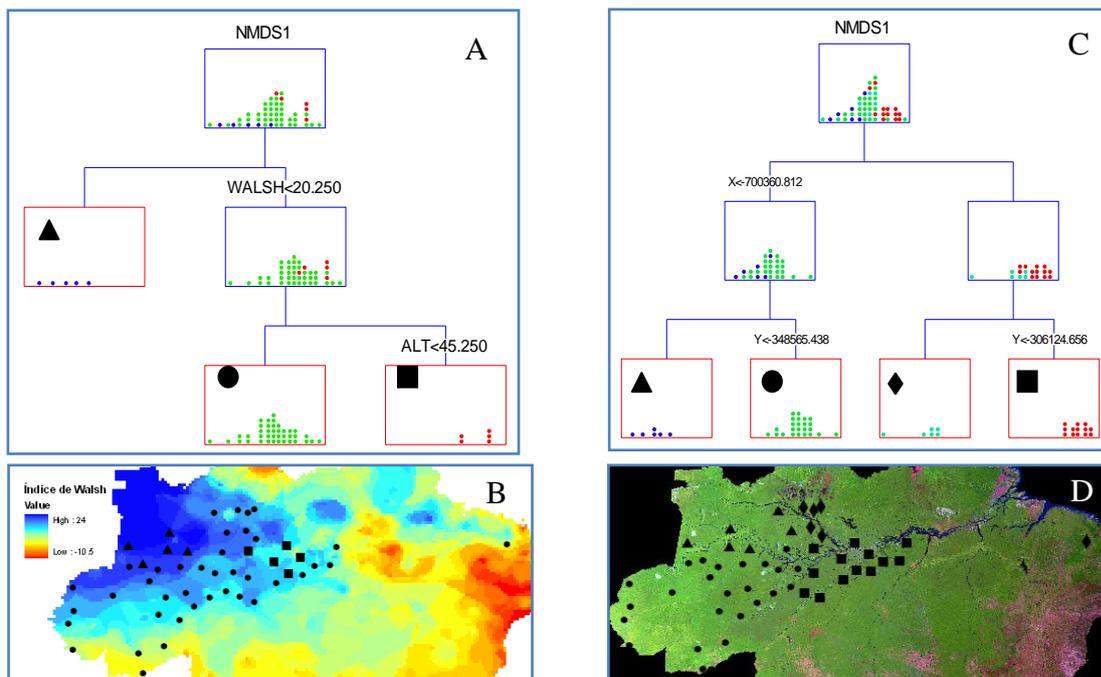


**Figura 6** – Gráfico de dispersão do Eixo 2 do NMDS com as variáveis ambientais sazonalidade (A) (representada pelo Índice de Walsh), altitude (B) e fertilidade (C). Foram rotulados os pontos mais sazonais da FTB. Com exceção de MA1, esses pontos possuem os maiores escores do eixo 2. **D.** Localização de todos pontos da FTB sobre o mapa de sazonalidade, com destaque aos pontos identificados nos gráficos A, B e C. A paleta de cores de B aplica-se a C.

## 5) Árvores de Regressão

Quando são incluídas todas as variáveis ambientais e o eixo 1 do NMDS, a primeira divisão de grupos se dá pelo limiar de sazonalidade, que individualiza os 5 pontos localizados na área em que a precipitação é mais intensa (triângulos, Figura 9A e B). A segunda quebra é associada a um limiar altitudinal, que separa os 5 pontos mais baixos (quadrados, Figura 9A e B).

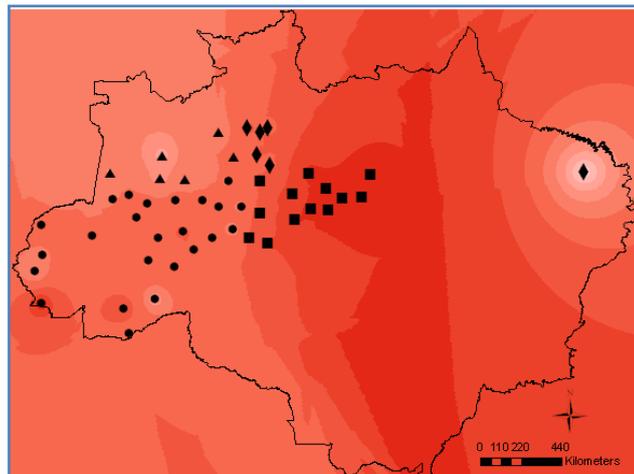
Se a árvore for refeita apenas com as variáveis geográficas (Figura 9C e D), nota-se a separação dos pontos em 4 quadrantes, determinados inicialmente pela longitude e em seguida pela latitude. Essa mesma árvore é obtida quando utilizadas as variáveis ambientais e geográficas juntas. Isso pode sugerir que os fatores geográficos são mais importantes que os ambientais, ou que a maior extensão do gradiente geográfico sobre o ambiental pode estar influenciando esse resultado.



**Figura 7 – A.** Árvore de regressão em que os escores do eixo 1 do NMDS foram separados em grupos com a menor soma dos quadrados a partir das variáveis ambientais de sazonalidade, altitude e fertilidade. **B.** Localização geográfica dos pontos agrupados pela árvore de regressão. Os símbolos no canto superior esquerdo de cada agrupamento em A correspondem aos símbolos no mapa, que estão sobre o gradiente do Índice de Walsh. **C.** Árvore de regressão apenas com as duas variáveis geográficas, idêntica à obtida com todas as cinco variáveis. **D.** Localização geográfica dos grupos formados, que seguem a simbologia indicada no canto superior esquerdo de cada grupo individualizado em C.

Dada a correlação entre sazonalidade e latitude, tem-se que os triângulos da figura 9D correspondem aos da figura 9B, que foram agrupados pela sazonalidade. Se a latitude for retirada do modelo, mantendo-se as outras quatro variáveis, a quebra latitudinal é substituída pela sazonal, exatamente como a determinada pelos triângulos na figura 9B. Isso indica que essa divisão latitudinal representa uma divisão sazonal. Quando consideradas as cinco variáveis independentes, o fator sazonalidade é sobrepujado pela latitude devido à maior extensão do gradiente dessa última, que aparece como divisora de ramos.

Se os pontos da figura 9D forem dispostos sobre a figura resultante da interpolação dos valores do eixo 1 do NMDS, observa-se uma grande correspondência de padrões (Figura 10), com destaque à divisão longitudinal. O padrão de cores na região noroeste mostra a correspondência entre o grupo representado por triângulos e os altos valores de sazonalidade nessa área, reforçando que a divisão latitudinal que define esse grupo representa, na verdade, uma divisão sazonal.



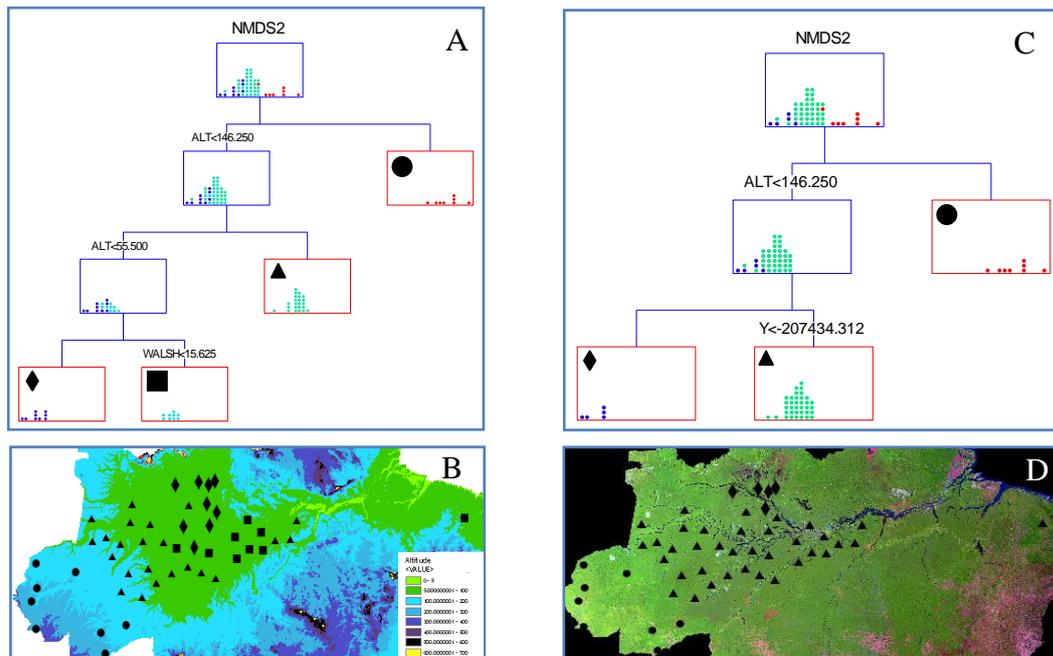
**Figura 8** – Pontos da FTB sobre interpolação do eixo 1 do NMDS. A simbologia segue a Figura 9C e D.

A congruência observada entre a interpolação dos valores do eixo 1 de NMDS e os grupos formados pelas árvores de regressão com todas as cinco variáveis indica que a longitude é o principal os fator determinante da composição florística captada pelo eixo 1, seguido pela sazonalidade.

O processo foi repetido para o eixo 2 do NMDS. Quando fornecidas apenas as variáveis ambientais, a primeira divisão dicotômica separa um grupo de pontos altos no sudoeste amazônico (círculos, Figura 11A). A altitude define um segundo

grupo, separando os pontos representados por triângulos que possuem uma grande variação interna de sazonalidade. No último ramo, definem-se os agrupamentos ao norte (losangos) e na Amazônia Central (quadrados).

Como já mencionado anteriormente, a ordenação após a introdução de pontos da floresta aberta (Figura 5) indica um gradiente de fertilidade, em que a região norte posiciona-se na porção de menor fertilidade. Os pontos representados por losangos localizam-se em área de baixa fertilidade, mas esse fator não apareceu como divisor de grupos em nenhuma das árvores. O mapa de fertilidade (Anexo 3) mostra solos muito pobres sobre o Escudo Brasileiro, onde conhecidamente existem solos de grande fertilidade. Assim, esse mapa parece possuir uma acurácia inferior à necessária para que a fertilidade apareça como determinante de agrupamentos.

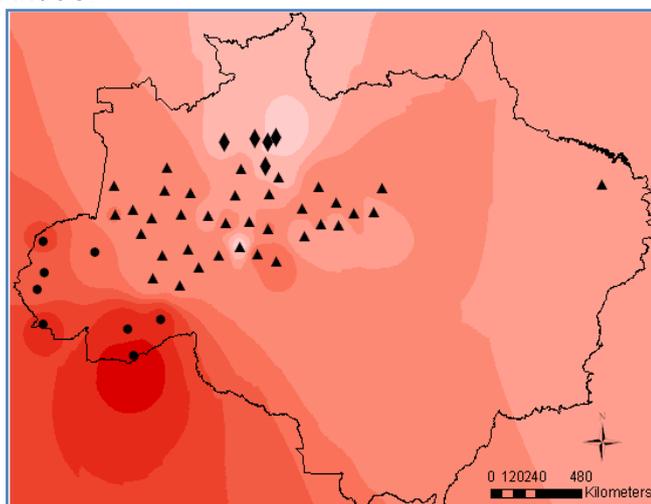


**Figura 9–** A. Árvore de regressão com o eixo 2 do NMDS e as 3 variáveis ambientais. B. Localização geográfica dos pontos com a simbologia do grupo a que pertencem, conforme indicado no canto superior esquerdo em A, sobre o gradiente altitudinal. C. Árvore de regressão com todas as 5 variáveis independentes. D. Localização geográfica dos pontos com a coloração do grupo a que pertencem, conforme indicado no canto superior esquerdo em C.

Se forem utilizadas as cinco variáveis, a árvore apresenta apenas duas quebras, a primeira determinada pelo mesmo valor altitudinal e a segunda por latitude (Figura 11C e D). Diferente do encontrado para o eixo 1, a composição

florística captada pelo eixo 2 não é determinada pela sazonalidade nem pela longitude, de forma que um grande número de pontos com grandes diferenças nessas variáveis permanece como uma unidade (triângulos). Nas duas árvores formadas, os pontos altos (círculos nas Figuras 11B e D) foram separados no primeiro ramo da árvore, e os pontos do extremo norte foram novamente agrupados (losangos).

A sobreposição dos grupos com a interpolação dos valores do eixo 2 também apresenta bastante congruência. Os pontos mais altos, como pode ser observado pela coloração da interpolação, também foram destacados (Figura 12). Similarmente ao obtido para o eixo 1, houve um agrupamento no extremo norte (losangos), determinado pela latitude.



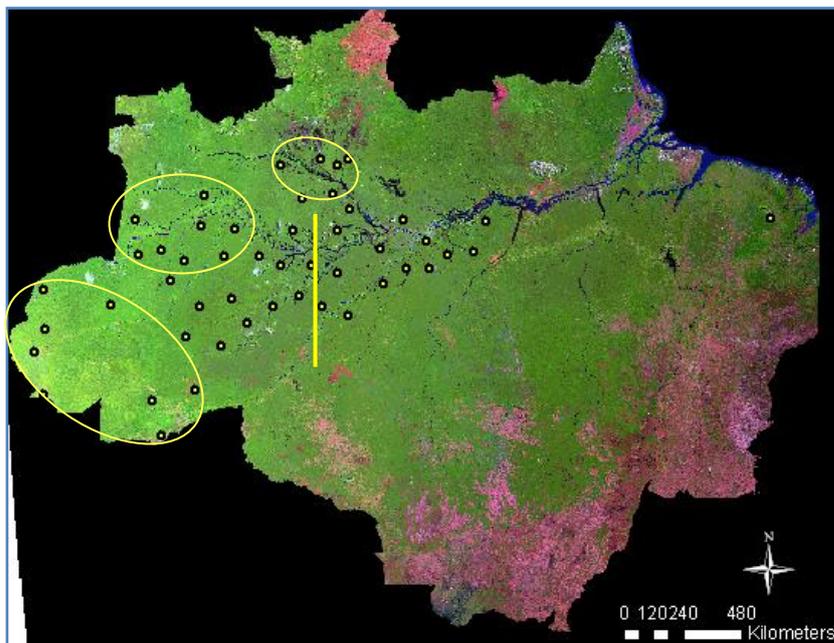
**Figura 10**– Interpolação dos escores do eixo 2 do NMDS, e sobre ela os pontos da FTB com a simbologia que receberam após a divisão em grupos pela árvore de regressão da figura 11C.

Pode ser observado um gradiente no sentido sudoeste-nordeste, assim como obtido por ter Steege *et al.*, (2006). Isso reforça a possibilidade da existência de uma influência de fertilidade, mas essa variável não se destacou como divisora de grupos.

Dessa forma, as variáveis altitude e latitude são as que melhor se relacionam com a composição florística captada pelo eixo 2 da ordenação. Como mostrado anteriormente, são as variáveis que permanecem nas regressões quando todas as cinco são utilizadas.

A partir dos resultados obtidos para ambos os eixos, pode-se dizer os principais fatores determinantes da composição são longitude, sazonalidade e altitude. A FTB pode ser dividida em regiões de maior homogeneidade composicional a partir de um limiar longitudinal. Os outros fatores aparecem com menor importância. Após a divisão longitudinal, a latitude define um grupo ao norte, que pode refletir a menor fertilidade do solo, e no noroeste, onde representa a divisão determinada pelos altos valores do Índice de Walsh. Além disso, é delimitado um grupo na região sudoeste devido à grande altitude dessa área (Figura 13).

A composição florística, portanto, não possui uma variação linear no espaço geográfico, mas se altera sob a influência de diferentes determinantes dependendo da localização dos pontos amostrais.



**Figura 11** – Subdivisões composicionais da FTB, indicando que a diversidade beta não possui uma variação linear. A principal divisão é longitudinal, indicando uma variação no sentido leste-oeste. No sudoeste, um agrupamento determinado pelas grandes altitudes. No noroeste, a latitude corresponde à sazonalidade e determina um agrupamento no local com os maiores valores do Índice de Walsh. A quarta divisão é ao norte, possivelmente agrupando as menores fertilidades.

## 5) Regressões entre Matrizes de Distâncias – Dados Quantitativos

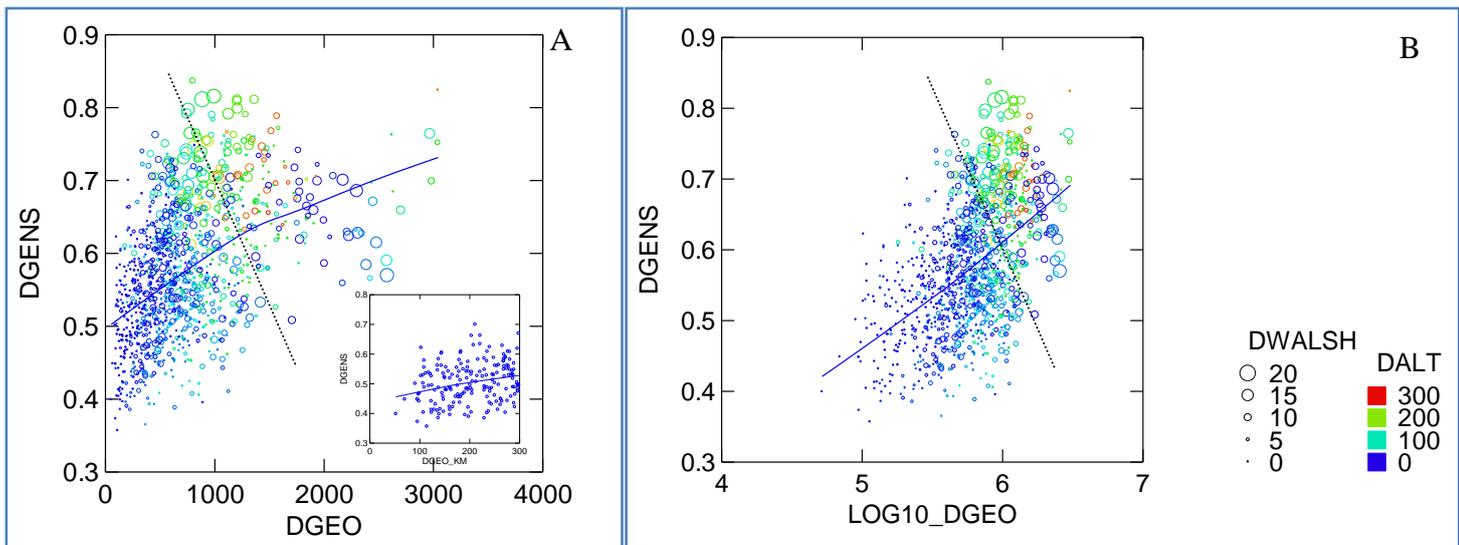
A abordagem de distâncias permite compreender como varia a composição entre pares de pontos, sujeitos a diferenças nas características ambientais e na distância geográfica. Por essa abordagem será analisada a variação na diversidade beta.

As distâncias ambientais não estão correlacionadas entre si. A distância altitudinal apresentou correlação com distância geográfica ( $r = 0,52$ ,  $p = 0,0001$ ). A distância composicional, por sua vez, correlaciona-se de forma semelhante com as distâncias geográfica e altitudinal ( $r = 0,48$ ,  $p = 0,0001$  e  $r = 0,46$ ,  $p = 0,0001$ , respectivamente).

De acordo com a matriz de distância composicional, o par com maior dissimilaridade é AC2 e PuMa4, seguido por AC1 e MA1 (dissimilaridades de 0,836 e 0,823, respectivamente). O ponto PuMa4, com composição peculiar, localiza-se em altitude de 67,75 m e o Índice de Walsh para esse ponto tem valor de 12,5. Seu melhor complementar (AC2) é um ponto sazonal (Índice de Walsh = 4,5) e alto (227,5 m). Os pontos AC1 e MA1, por outro lado, encontram-se na mesma faixa de sazonalidade (7,5 e 6,25, respectivamente). Os diferencia os valores de fertilidade (5,25 e 3) e altitude (319,25 m e 54,25 m), além de estarem posicionados geograficamente em extremos opostos.

A dissimilaridade composicional apresenta um aumento mais rápido até a distância de ~1000 km, e a partir de então o aumento não é mais evidente (Figura 14A). Existem apenas 9 pares de pontos em distância inferior a 100 km. Para os menores valores de distância geográfica, os valores de distância composicional apresentam resíduos por volta de 0,2 (Figura 14A, *inset*). Para uma melhor adequação aos modelos de regressão, a distância geográfica foi transformada em log (Figura 14B).

Em geral, os pares de pontos com maiores diferenças sazonais possuem grande dissimilaridade florística (Fig. 14A e B, símbolos grandes), o que ocorre de forma mais evidente nas distâncias geográficas em torno de 1000 km. Entre 1000 e 1500 km, aproximadamente, também se observa a influência dos pontos altos, que geram grandes valores de distância altitudinal (Fig. 14A e B, cores em tons de verde e vermelho). Os pontos azuis à direita da reta traçada nos gráficos possuem baixa diferença altitudinal e grande distância geográfica, resultado de representarem pares que têm o ponto do Maranhão como um dos componentes.



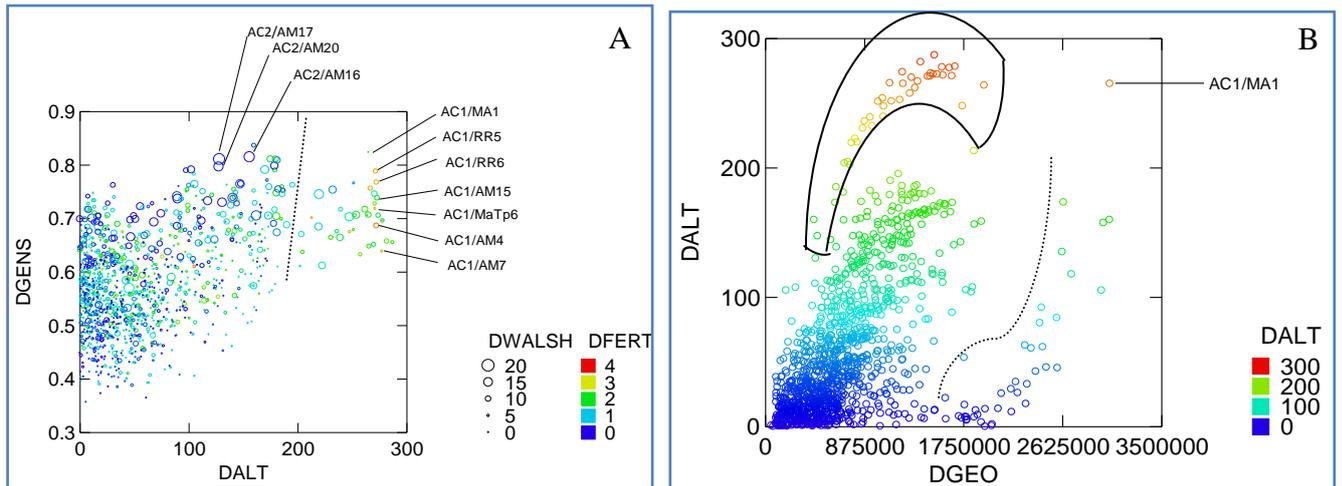
**Figura 12 – A.** Gráfico de dispersão entre as distâncias composicional (DGENS) e geográfica (DGEO). As cores indicam a distância altitudinal (DALT) dos pares representados, e o tamanho dos símbolos indica a diferença de sazonalidade a que estão submetidos (DWALSH). Os pontos azuis à direita da reta pontilhada representam pares de pontos em que um dos componentes é MA1. Devido às suas características ambientais, está muito distante geograficamente e sazonalmente dos outros pontos, mas por estar dentro da altitude média, a diferença altitudinal é pequena. *Inset:* Destaque para as menores distâncias. Podem ser observados resíduos ~0,2 para cada valor de distância geográfica. A reta foi traçada por LOWESS. **B.** Idem A com a distância geográfica transformada em log, base 10 ( $r^2 = 0,26$ ,  $p < 0,001$ ). A legenda de DWALSH e DALT se aplicam a A.

A influência dos poucos pontos altos pode ser notada com mais clareza no gráfico de dispersão entre as distâncias altitudinal e composicional (Figura 15A). Os pares nas maiores distâncias altitudinais invariavelmente possuem o ponto AC1 como um dos membros, já que este é o ponto de maior altitude (319,25 m, enquanto a média é de 91,18 m). Grandes distâncias altitudinais correspondem a grandes diferenças composicionais. É interessante ressaltar que todos os pares cuja distância altitudinal é superior a 74 m são compostos por um ponto localizado em área com altitude maior que 110 m.

Como os pontos mais altos estão localizados na região do Acre, o gráfico de dispersão entre as distâncias geográfica e altitudinal (Figura 15B) possui uma nuvem de pontos destacada, correspondente a pares em que um dos componentes é sempre AC1. Esse gráfico mostra, ainda, o efeito da grande lacuna amostral entre o

interflúvio Madeira-Tapajós e o Maranhão, cujo isolamento causa um vazio no gráfico (à esquerda da linha pontilhada) devido à ausência de pontos que preencham essas distâncias.

Os pontos nas grandes diferenças altitudinais possuem também grande diferença de fertilidade (Figura 15A).



**Figura 13 – A.** Gráfico de dispersão entre distância composicional (DGENS) e distância altitudinal (DALT), com destaque aos pares compostos por pontos altos, sazonais e férteis. O tamanho dos símbolos corresponde à distância de sazonalidade (DWALSH) e a cor, à distância de fertilidade (DFERT). Os pares de pontos com maior dissimilaridade florística possuem grande diferença tanto na sua altitude quanto na sazonalidade. A linha pontilhada separa à direita alguns dos pares que possuem AC1 como um dos componentes. **B.** Gráfico de dispersão entre distância altitudinal (DALT) e distância geográfica (DGEO). Em destaque, nuvem de pontos em que AC1 é um dos componentes do par. O tracejado separa à direita os pontos em que MA1 compõe o par. Apesar da distância geográfica ter sido transformada em log para as análises de regressão, este gráfico a mostra sem transformação para evidenciar as características de sua relação com a distância altitudinal mencionadas no texto.

No Modelo Ambiental, a matriz de distância composicional é utilizada como variável dependente em uma regressão múltipla com as matrizes de distância altitudinal, de fertilidade e de sazonalidade. Esse modelo mostrou-se significativo ( $R^2=0,347$ ,  $p<0,001$ ), sendo que a distância altitudinal por si só é a variável que melhor explica a distância composicional ( $r^2 = 0,218$ ,  $p < 0,001$ ).

No Modelo Geográfico é efetuada uma regressão entre a distância composicional e a matriz de distância geográfica transformada em log. Esse modelo

também foi significativo, mas apresentou ajuste inferior ao do Modelo Ambiental ( $r^2 = 0,239$ ,  $p < 0,001$ ).

Conforme exposto, a distância composicional está correlacionada de forma semelhante com as distâncias altitudinal e geográfica, o que indica que exercem efeitos muito parecidos sobre a variação composicional, e torna-se difícil a separação dos efeitos de cada uma.

O Modelo Total é composto pelas três matrizes de distância ambiental e pela matriz de distância geográfica. As tolerâncias foram altas e por isso todas as variáveis foram mantidas. Esse foi o modelo com maior coeficiente de determinação, mas não muito superior ao do Modelo Ambiental. Isso poderia indicar que muito pouco está sendo acrescentado com a inclusão da distância geográfica, de forma que bastariam as variáveis ambientais para explicar a variação composicional. Entretanto, pela impossibilidade de separação dos efeitos geográficos dos altitudinais, o modelo ambiental pode, na verdade, estar refletindo pela altitude a variação geográfica. Os resultados das regressões estão sintetizados na Tabela 2.

**Tabela 2** – Resultados das Regressões Múltiplas de Matrizes para os modelos Ambiental, Geográfico e Total. Para o primeiro foram fornecidas as três matrizes de distância ambiental e para o segundo a matriz de distância geográfica. O terceiro engloba todas essas variáveis independentes. São indicados os valores dos interceptos ( $a$ ), dos coeficientes (inclinação da reta =  $coef$ ) e da significância ( $p$ ) das distâncias de sazonalidade ( $DSazon$ ), de altitude ( $DAIt$ ), de fertilidade ( $DFert$ ) e geográfica transformada em log ( $\log DGeo$ ). Na coluna da direita, o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) e a significância ( $P$ ) dos modelos.

	<b>a</b>		<b>DSazon</b>	<b>DAIt</b>	<b>DFert</b>	<b>log DGeo</b>	<b>R<sup>2</sup>; P</b>
<b>Modelo Ambiental</b>	0,491	<i>coef</i>	0,009	0,001	0,011	-	0,347
		<i>p</i>	< 0,001	< 0,001	< 0,001	-	< 0,001
<b>Modelo Geográfico</b>	-0,323	<i>coef</i>	-	-	-	0,068	0,26
		<i>p</i>	-	-	-	< 0,001	< 0,001
<b>Modelo Total</b>	0,101	<i>coef</i>	0,008	0	0,007	0,031	0,379
		<i>p</i>	< 0,001	< 0,001	0,018	< 0,001	< 0,001

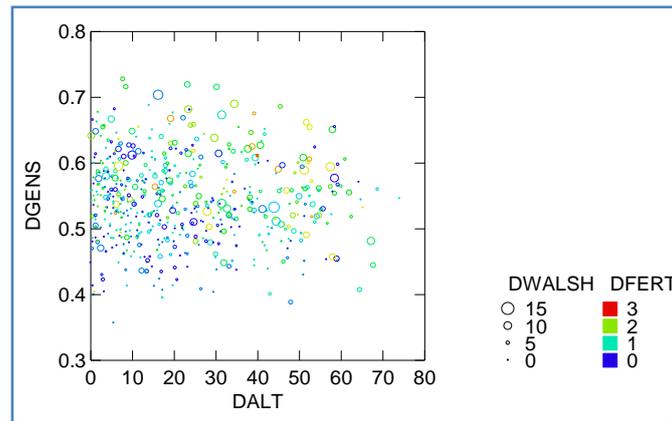
Um dos critérios para classificação fitofisionômica é a altitude dos pontos amostrais, de forma que pontos de Floresta Densa acima de 100 m pertencem à categoria Submontana, e não de Terras Baixas (Veloso *et al.*, 1991). Entretanto, de

acordo com informações do IBGE (comunicação pessoal), por vezes a classificação foi feita à medida em que a equipe de campo percebia mudanças vegetacionais, sem considerar a informação altitudinal. Devido a este fato, alguns dos pontos da FTB estão em áreas com grande elevação, sendo que o ponto mais alto está no Acre e possui altitude de 319,25 m. Além do critério altitudinal, também foi estipulado um critério climático de "alta precipitação bem distribuída durante o ano, o que determina uma situação de quase ausência de período seco" (Veloso *et al.*, 1991).

De acordo com os gráficos de dispersão entre altitude e os eixos do NMDS (Figuras 7A e 8A) , parece existir um grupo de pontos até a altitude de 110 m. Se esse valor altitudinal for estipulado como valor de corte e se for obedecido o critério climático, são retirados 14 pontos. Entre eles estão os 8 pontos altos e sazonais do Acre e o ponto do Maranhão identificados anteriormente nos gráficos de dispersão. Além disso, foi retirado o ponto PuMa4, devido à possibilidade deste ser um ponto de várzea. Retirados esses 15 pontos, a sazonalidade dos pontos restantes passou a ter forte correlação com a longitude ( $r = -0,832$ ), e as distâncias entre os pares de pontos para essas duas variáveis também possuem correlação de 0,66,  $p = 0,0001$ .

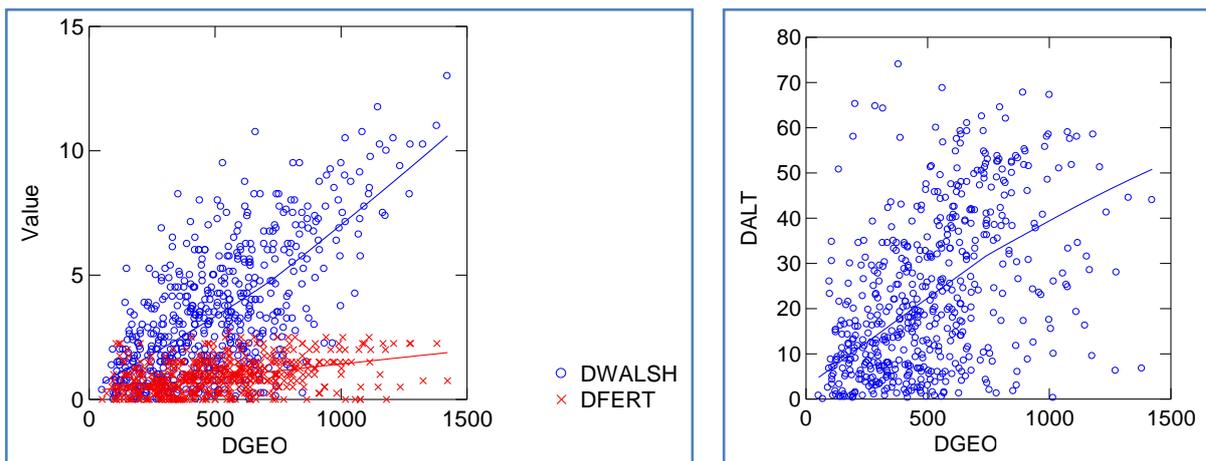
Se seguida a classificação mais restritiva de Veloso *et al.*, (1991) e repetido o gráfico da figura 15, deixa de existir uma relação clara entre as distâncias ambientais e composicional (Figura 16). As maiores distâncias ambientais distribuem-se de forma mais homogênea pelo gráfico, com correspondentes em diversos valores de distância composicional. Isso indica que, considerado esse novo conjunto de pontos, a variação nas variáveis ambientais influi pouco sobre a variação da composição entre pares de pontos.

De fato, o Modelo Ambiental para os pontos selecionados possui  $R^2 = 0,108$ ,  $p < 0,001$ . Em regressões simples, as variáveis ambientais possuem coeficiente de determinação muito baixo, sendo que o mais elevado foi o de Distância de Fertilidade ( $r^2 = 0,06$ ,  $p < 0,001$ ).



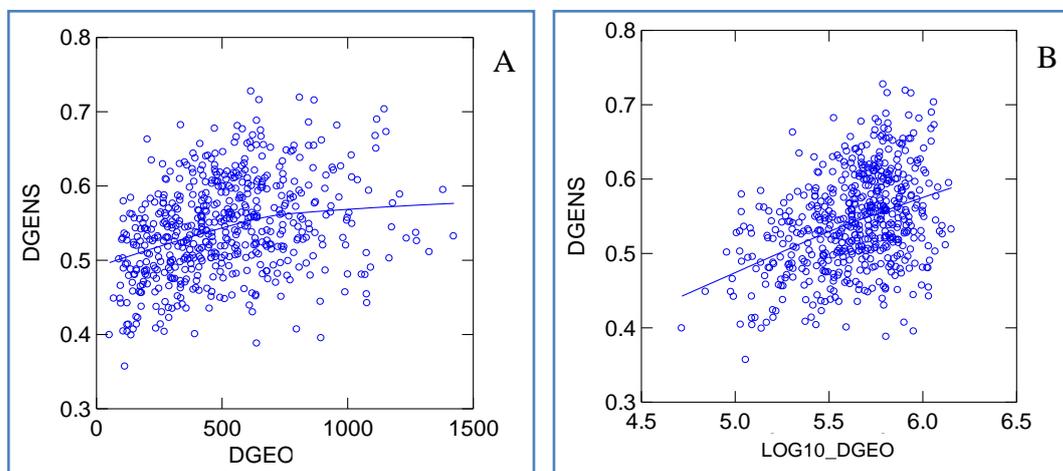
**Figura 14** – Gráfico de dispersão entre distância composicional (DGENS) e distância altitudinal (DALT) após seleção de pontos segundo o critério de Veloso *et al.*, (1991) para definição da FTB. O tamanho dos símbolos corresponde à distância de sazonalidade (DWALSH) e a cor, à distância de fertilidade (DFERT). A retirada de pontos reduz o valor máximo das distâncias ambientais, e estas se distribuem de forma mais homogênea pelo gráfico, indicando uma menor influência sobre a variável dependente.

Com a retirada dos pontos altos, diminui a autocorrelação da distância altitudinal ( $r = 0,46$ ,  $p = 0,0001$ ), enquanto a distância de sazonalidade passa a correlacionar-se com a variação geográfica de forma mais intensa ( $r = 0,66$ ,  $p = 0,0001$ ), (Figura 17A e B).



**Figura 15** – **A.** Gráfico de dispersão entre as distâncias ambientais de sazonalidade (DWALSH) e fertilidade (DFERT) e distância geográfica (DGEO). **B.** Gráfico de dispersão entre distâncias altitudinal (DALT) e geográfica (DGEO), que apresentaram correlação reduzida após a retirada de pontos. As retas dos gráficos foram traçadas por LOWESS.

As distâncias composicional e geográfica permaneceram com fraca correlação ( $r = 0,31$ ,  $p = 0,001$ ) após a retirada de pontos, indicando que não necessariamente os pares com grande dissimilaridade florística estarão separados por grandes distâncias geográficas. A influência da distância geográfica é mais pronunciada até ~600 km, e partir de então a distância composicional passa a ser inexpressiva (Figura 18A). Para melhor adequação a um modelo de regressão linear, a distância geográfica foi transformada em log. Após a transformação, a mudança de inclinação da reta a partir de 600 km (ou 5.7 na escala em log), se torna muito sutil (Figura 18B). A utilização dessa variável no Modelo Geográfico também resultou em uma regressão com ajuste reduzido ( $r^2 = 0,102$ ,  $p < 0,001$ ).



**Figura 16 – A.** Gráfico de dispersão entre distâncias composicional (DGENS) e geográfica (DGEO) após a retirada dos pontos que não corresponderam ao critério de Veloso *et al.*, (1991). **B.** Idem A, com a distância geográfica transformada em log (LOG10\_DGEO). As retas dos gráficos foram traçadas por LOWESS.

O Modelo Total após a retirada de pontos foi o melhor entre os três modelos ( $R^2 = 0,213$ ,  $p < 0,001$ ), mas teve ajuste inferior ao obtido com todos os pontos. Apesar da correlação entre as variáveis, as tolerâncias foram altas, permitindo a permanência de todas. A distância de sazonalidade, entretanto, não foi significativa ( $p = 0,943$ ). A tabela 3 mostra o resultado dos modelos quando considerados todos os pontos e após a retirada dos que estão fora dos critérios de Veloso *et al.*, (1991) para os dados quantitativos.

**Tabela 3** – Coeficiente de determinação ( $R^2$ ) e variáveis significativas dos modelos desenvolvidos com todos os pontos e após a retirada dos que não se encaixaram nos critérios mais restritivos de Veloso *et al.*, (1991) para FTB, com dados quantitativos. DW = Distância de Sazonalidade, DF= Distância de Fertilidade, DA = Distância Altitudinal, log(DGeo) = Distância Geográfica transformada em log. Todos os modelos apresentaram  $P < 0,001$ .

QUANTI	Pontos Considerados	$R^2$	Variáveis significativas
<b>Modelo Ambiental</b>	<i>Todos os pontos</i>	0,347	DW, DF, DA
	<i>Crítérios</i>	0,108	DW, DF, DA
<b>Modelo Geográfico</b>	<i>Todos os pontos</i>	0,260	log(DGeo)
	<i>Crítérios</i>	0,141	log(DGeo)
<b>Modelo Total</b>	<i>Todos os pontos</i>	0,379	DW, DF, log(DGeo)
	<i>Crítérios</i>	0,213	DA , DF, log(DGeo)

Os maiores valores de dissimilaridade foram de 0,727 para o par RR5 e MaTp2 e de 0,718 para MaTp21 e AM16. O primeiro par possui características ambientais semelhantes, e a maior distância que apresentam é a altitudinal, de apenas 7,75 m. Essa também é a maior distância para o segundo par, com valor de 23,25 m.

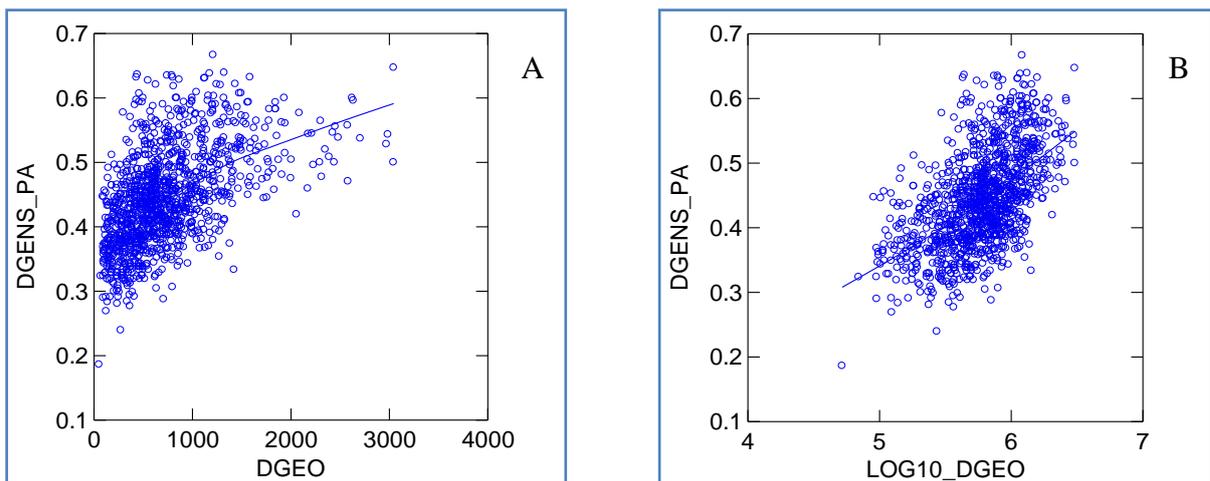
Seguidos os critérios mencionados, permaneceram 34 pontos no banco de dados. Na elaboração da matriz de dissimilaridade, são efetuadas combinações entre todos os pontos, de forma que cada um deles faz 33 ligações possíveis. Se analisados 10% dos pares mais dissimilares (o correspondente a apenas 4,8% do banco de dados), os pontos RR5 e AM16 aparecem 12 e 9 vezes, respectivamente, o que indica que representam áreas com composição bastante diferenciada.

O ponto AM16 é o que mais possui indivíduos do gênero *Virola* (Myristicaceae). Possui 16 indivíduos do gênero *Erisma* (Vochysiaceae), sendo que a segunda parcela mais abundante nesse gênero possui apenas quatro. Da mesma maneira, possui 12 indivíduos do gênero *Ocotea* (Lauraceae), e a segunda parcela mais abundante nesse gênero possui 7. Foram identificados 8 *Pterocarpus* (Fabaceae), sendo que a média de ocorrência desse gênero é de 0,68 indivíduos por ponto. Por outro lado, não foi amostrado o gênero *Protium* (Burseraceae), o que se repete em apenas outros 7 pontos.

O ponto RR5, por sua vez, é o mais abundante no gênero *Simarouba* (Simaroubaceae). Depois de RR6, seu ponto vizinho, é o que mais possui indivíduos do gênero *Schefflera* (Araliaceae). As *Cassia* (Fabaceae) são representadas por 27 indivíduos, e existem apenas outros 9 distribuídos entre os pontos restantes. O gênero *Croton* (Euphorbiaceae) é representado por 12 indivíduos, e foi amostrado em apenas outros 3 pontos. O gênero *Licania* (Chrysobalanaceae) ocorre com uma média de 11 indivíduos por ponto, mas em RR5 foi amostrado apenas 1 indivíduo. Não foram encontrados representantes dos gêneros *Nectandra* (Lauraceae) e *Tachigalis* (Fabaceae), sendo que a ausência desses gêneros foi compartilhada por apenas outros 3 pontos. Alguns desses gêneros são de árvores pioneiras, e levam a crer que essa pode ser uma floresta perturbada por incêndios rasteiros no passado. Em 1998 houve penetração de incêndios nas florestas em muitos locais de Roraima, que também devem ter ocorrido no passado e favorecido esses táxons (Nascimento *et al.*, 2000).

## 6) Abordagem de Matrizes – Dados Qualitativos

Quando a distância composicional obtida a partir de dados de presença/ausência foi plotada contra a distância geográfica transformada em log, observou-se uma relação linear e crescente entre as variáveis (Figura 19B).



**Figura 17** – Gráfico de dispersão entre distância composicional com dados qualitativos (DGENS\_PA) e: **A.** distância geográfica nos valores originais (DGEO) e **B.** distância geográfica transformada em log, base 10 (LOG10\_DGEO). As retas foram traçadas por LOWESS.

Assim como para os dados quantitativos, a distância composicional com dados qualitativos apresentou os maiores valores de correlação com as distâncias altitudinal e geográfica ( $r = 0,52$  e  $0,53$ , respectivamente;  $p = 0,0001$ ), e esteve relacionada com essas variáveis nos modelos desenvolvidos com coeficientes de determinação superiores aos obtidos para os dados de abundância. Apesar disso, o modelo ambiental permaneceu com melhor ajuste que o geográfico, assim como obtido para os dados quantitativos (Tabela 4).

Após a retirada dos pontos que não se adequaram ao critério mencionado, o modelo geográfico apresentou melhor ajuste que o ambiental, repetindo o que foi observado para os dados quantitativos. Entretanto, a variação não explicada foi maior (Tabela 4).

**Tabela 4** – Coeficiente de determinação ( $R^2$ ) e variáveis significativas para os modelos propostos com todos os pontos e após a retirada dos que não se encaixaram nos critérios de Veloso *et al.*, (1991) para FTB, com dados qualitativos. DW = Distância de Sazonalidade, DF= Distância de Fertilidade, DA = Distância Altitudinal,  $\log(DGeo)$  = Distância Geográfica transformada em log. Todos os modelos apresentaram  $P < 0,001$ .

<b>QUALI</b>	<b>Pontos Considerados</b>	<b><math>R^2</math></b>	<b>Variáveis Significativas</b>
<b>Modelo Ambiental</b>	<i>Todos os pontos</i>	0,404	DA, DW
	<i>Critérios</i>	0,115	DF, DW
<b>Modelo Geográfico</b>	<i>Todos os pontos</i>	0,307	$\log(DGeo)$
	<i>Critérios</i>	0,172	$\log(DGeo)$
<b>Modelo Total</b>	<i>Todos os pontos</i>	0,445	DW, DA, $\log(DGeo)$
	<i>Critérios</i>	0,208	DW, DA, $\log(DGeo)$

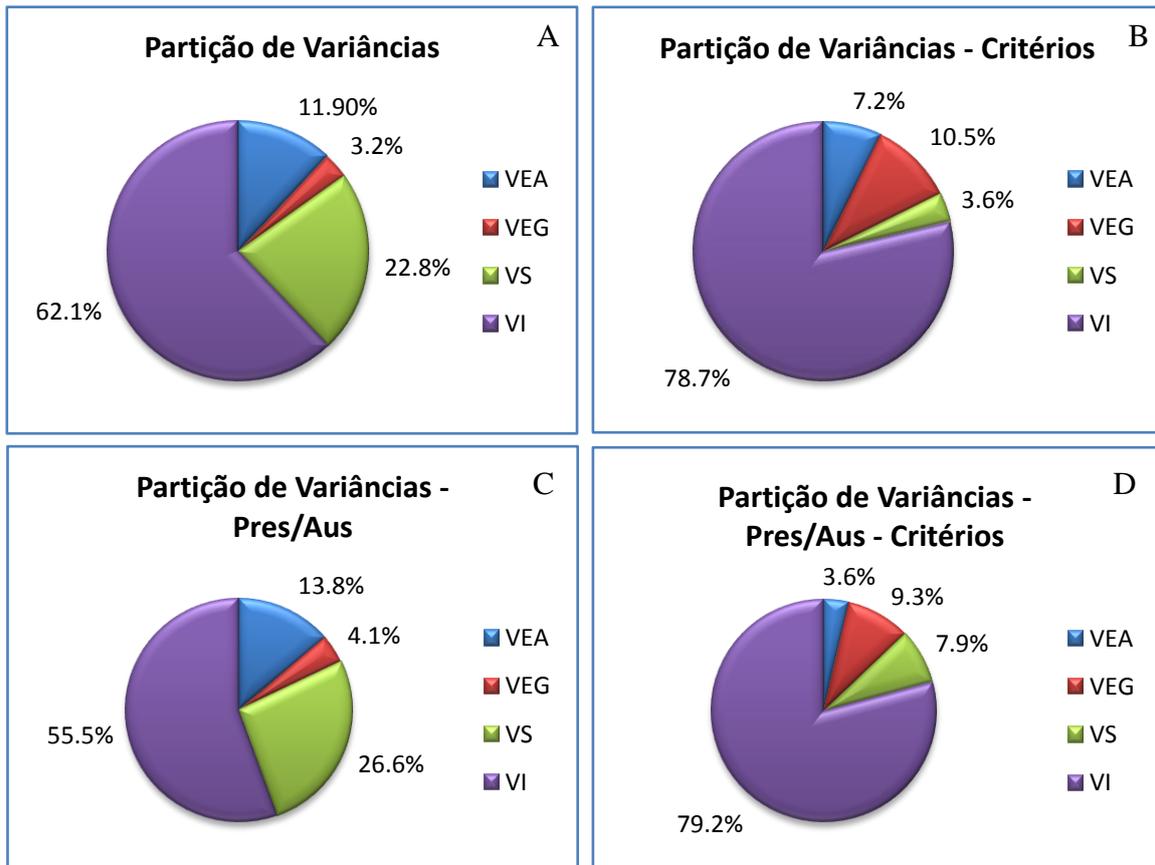
## 7) Partição de Variâncias

Quando foram considerados todos os pontos e os dados quantitativos, a porcentagem de variação composicional determinada pela matriz de distância ambiental (34,7%) foi maior que a geográfica (26%). O modelo total explicou 37,9% da variância florística. Desta, 11,9% corresponde à variação exclusivamente ambiental (VEA) e 22,8% à variação simultânea (VS), em que os efeitos ambientais e geográficos não puderam ser individualizados (Figura 21A).

Obedecidos os critérios de Veloso *et al.*, (1991), tanto a variação geográfica quanto a variação ambiental passam a explicar uma menor variação florística. Conseqüentemente, aumenta o valor da variância não explicada (VI). Embora haja pouca sobreposição entre os efeitos geográfico e ambiental, o modelo total explica apenas 21,3% da variação total na composição (Figura 21B). Nesse caso, a geografia desempenha um papel mais importante que o ambiente: dos 14,1% explicados pelo efeito geográfico, 10,5% correspondem à variação exclusivamente geográfica (VEG). Devido à grande redução do efeito simultâneo (VS), a variação que não pôde ser explicada (VI) tornou-se maior (Figura 21B).

Para os dados qualitativos, a partição de variâncias resulta em um gráfico semelhante ao obtido com dados quantitativos, mas com uma menor variação inexplicada, resultado dos modelos com presença/ausência terem coeficiente de determinação um pouco mais alto (Figura 21C). A soma  $VEG + VS = 30,7\%$ , menor que a soma  $VEA + VS$ , de  $40,4\%$ , indica que a variação da diversidade beta é mais influenciada pela variação ambiental.

Quando seguidos os critérios mencionados, os dados de presença/ausência foram semelhantes aos obtidos para os dados de abundância classificados da forma mais restritiva. Também nesse caso, a geografia supera o ambiente na porcentagem de explicação fornecida ( $VEG + VS = 17,2\%$  e  $VEA + VS = 11,5\%$ ). Este foi o modelo com a maior porcentagem de VS (Figura 20D).



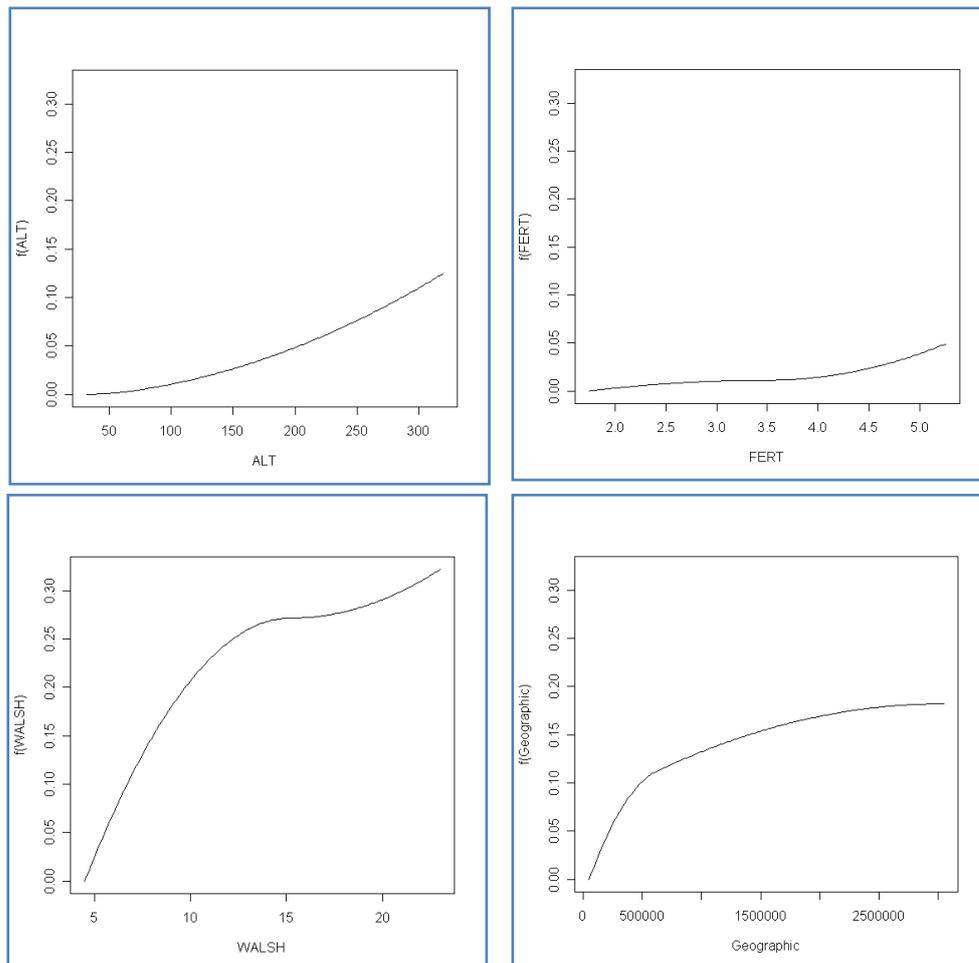
**Figura 18** – Partição de variâncias entre os modelos Ambiental, Geográfico e Total. **A.** Partição de variância quando todos os pontos da FTB foram considerados, dados quantitativos. **B.** Partição de variâncias após a exclusão de pontos que estiveram fora da definição de FTB estabelecida por Veloso *et al.*,(1991), dados quantitativos. **C.** Partição de variâncias de todos os pontos da FTB, dados qualitativos. **D.** Partição de variâncias dos pontos que seguiram os critérios mencionados, dados qualitativos. As variâncias estão indicadas nos gráficos, em porcentagem: VEA = Variância Exclusivamente Ambiental; VEG = Variância Exclusivamente Geográfica; VS = Variância Simultânea; VI = Variância Inexplicada.

## 8) GDM – *Generalized Dissimilarity Modelling*

A partir dos valores das variáveis ambientais e geográficas transformados pelo GDM, foram calculadas matrizes de distância, utilizadas em modelos de regressão de matrizes Ambiental, Geográfica e Total, assim como feito anteriormente. A função FIT fornece a porcentagem de explicação do modelo. Quando considerados todos os pontos, o modelo total explicou 53,3% da variância

quando considerados todos os pontos da FTB e 20,86% após a seleção pelo critério utilizado.

O GDM fornece gráficos (Figura 21A a D) que ilustram a função ajustada a cada variável independente do modelo. A altura máxima da função é uma indicação da quantidade total de diversidade beta associada ao gradiente em questão, mantidas constantes as outras variáveis. A inclinação da função indica a taxa de substituição da composição e a maneira como ela varia ao longo do gradiente (Ferrier *et al.*, 2007).



**Figura 19** – Gráficos fornecidos pelo GDM para avaliação da resposta da comunidade às variáveis independentes consideradas. ALT=Distância Altitudinal; FERT=Distância de Fertilidade; WALSH=Distância de Sazonalidade; Geographic=Distância Geográfica em metros.

A função que atingiu a maior altura foi a de sazonalidade (Walsh), o que indica que esta é a variável que mais influenciou sobre a variação composicional. É seguida pela distância geográfica, que apresentou maior inclinação no início do

gradiente, até o valor de 520 km, ou seja esse fator determinou uma taxa de substituição composicional mais intensa até essa distância.

A função de altitude é crescente, e se torna mais expressiva no fim do seu gradiente (grandes altitudes), em que atinge valor semelhante ao da distância geográfica. A fertilidade seguiu a mesma tendência de altitude, mas influenciou sobre a substituição de espécies com menor intensidade.

O modelo ambiental a partir dos dados transformados por GDM foi o que apresentou o melhor ajuste, superando a regressão múltipla realizada sobre os dados originais de presença/ausência não transformados por GDM. O modelo geográfico, no entanto, teve coeficiente de determinação muito baixo (Tabela 5, *Todos os Pontos*).

Por outro lado, a variação florística do conjunto de pontos que está de acordo com os critérios de Veloso *et al.*, (1991) é muito pouco explicada pelos modelos de GDM (Tabela 5, *Critérios*).

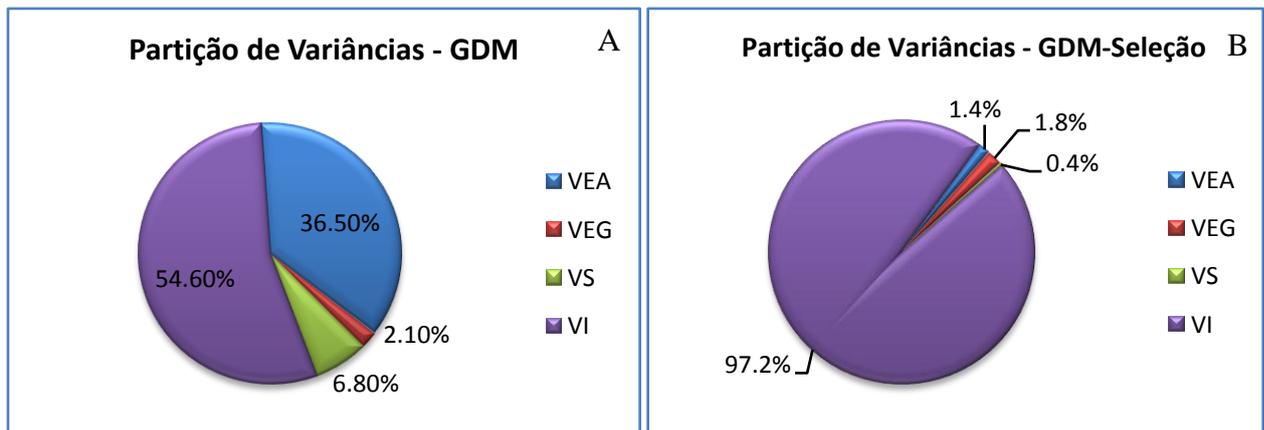
**Tabela 5** – Coeficiente de determinação ( $R^2$ ), significância do modelo (P) e variáveis que foram significativas nos 3 modelos propostos para a FTB (Todos os pontos) e após a retirada dos pontos segundo critério mencionado (Critérios). DW = Distância de Sazonalidade, DF= Distância de Fertilidade, DA = Distância Altitudinal, DGeo = Distância Geográfica.

<b>Modelo</b>	<b>Pontos Considerados</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>P</b>	<b>Variáveis Significativas</b>
<b>Modelo Ambiental</b>	<i>Todos os Pontos</i>	0,47	< 0,001	DA, DW
	<i>Critérios</i>	0,019	0,005	DW
<b>Modelo Geográfico</b>	<i>Todos os Pontos</i>	0,131	< 0,001	DGeo
	<i>Critérios</i>	0,011	0,015	DGeo
<b>Modelo Total</b>	<i>Todos os Pontos</i>	0,508	< 0,001	DA, DF, DW, DGeo
	<i>Critérios</i>	0,024	0,004	nenhuma

A partição de variâncias dos modelos para a FTB resulta em uma grande explicação por parte exclusiva do ambiente (VEA), um valor próximo ao obtido para a variação ambiental dos dados de presença/ausência (VEA + VS = 40,4%). Adicionalmente, a redução da variação simultânea indica que grande parte dos efeitos pode ser isolada, sendo creditada à variação ambiental. A porcentagem

inexplicada permaneceu similar, dada a forte redução da explicação fornecida exclusivamente pela distância geográfica (Figura 22A).

Quando foi utilizada apenas a parte dos dados definida pelo critério mais restritivo, a variância explicada por qualquer um dos modelos é irrisória (Figura 22B).



**Figura 20 – A.** Partição de variâncias após transformação pelo GDM para a FTB. **B.** Partição de variâncias após transformação pelo GDM para os pontos que atendem o critério de Veloso *et al.*, (1991).

## DISCUSSÃO

Uma importante consideração a ser feita é sobre a disposição dos pontos amostrais. A localização dos inventários do Projeto RADAM foi definida de acordo com o potencial madeireiro da área, depois de considerada a acessibilidade. Em geral, foram evitadas as áreas de difícil acesso. Com isso, a maioria dos inventários localiza-se nas proximidades de rios ou estradas, e não de forma a contemplar todo o gradiente de variação das variáveis. Como esse cuidado era irrelevante para o Projeto RADAM, não foi obedecido o desenho amostral mais adequado para que sejam respondidas perguntas sobre a maneira como as variáveis ambientais (e sua variação) determinam a composição florística (e a diversidade beta).

Entretanto, não podem ser invalidados os resultados obtidos pelo RADAM, que fazem desse projeto uma referência ainda hoje. Reconhecidas as limitações, a utilização do banco de dados pode gerar informações de grande relevância, principalmente pelo pequeno número de trabalhos em larga escala que contribuam, ao menos em parte, com o entendimento da variação composicional ao longo dos gradientes ambientais e geográficos.

Parte dos dados do Projeto RADAM foi recentemente utilizada por ter Steege *et al.*, (2006), cujo trabalho englobou sete dos nove países que possuem território na Bacia Amazônica e Escudo das Guianas. Esses autores utilizaram a técnica de ordenação de DCA, e obtiveram 24% da variação composicional da comunidade explicada em dois eixos. Se os dados do presente trabalho forem submetidos à mesma técnica, 63,1% da variação composicional pode ser explicada por dois eixos. Alguns fatores podem determinar essa diferença. Inicialmente, é importante enfatizar que esses autores utilizaram, para a área localizada no Brasil, uma área amostral para cada objeto de 4°x6° (ou 296.000 km<sup>2</sup>), 23 vezes maior que a deste trabalho (área máxima de 12.788 km<sup>2</sup>). Além disso, a amostra do trabalho citado englobou indivíduos dos diversos tipos florestais que ocorrem nas áreas de 4°x6°, o que resultou em um número médio de 9.895 árvores por ponto amostral, enquanto no presente estudo este número é de 261. Dessa forma, a menor explicação obtida pelos autores pode ser resultado não de uma menor variação composicional, mas da influência da inclusão de gêneros pertencentes aos vários tipos fitofisionômicos de variadas condições ambientais, diminuindo a diferença composicional entre as amostras. Parte da influência da distância geográfica também foi ocultada por estes objetos grandes, que medem 444 x 666 km cada um. No presente estudo, as distâncias acima de 600 km tiveram pouca influência sobre dissimilaridade florística.

A grande sobreposição florística apresentada no gráfico de ordenação com duas fitofisionomias supostamente distintas (Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Floresta Aberta com Palmeiras) mostra a existência de uma grande variabilidade intra-fitofisionômica. Se a partir da classificação fitofisionômica não é possível distinguir os dois grupos em questão, fica evidenciada que essas fitofisionomias não são bons *proxies* de diversidade beta ao nível de gênero, e devem ser complementadas para definições de áreas prioritárias para conservação. De acordo com Higgins & Ruokolainen (2004) em trabalho realizado em florestas de terra firme no Peru, existe uma alta congruência entre a composição de parcelas de árvores tratadas ao nível de espécies e de gênero. Assim, uma vez que os gêneros podem ser utilizados para estimativas de variabilidade esperada ao nível de espécie, pode-se dizer que as fitofisionomias analisadas não são bons *proxies* de diversidade beta também ao nível de espécie.

Foi observada uma tendência de aumento do valor do escore do eixo 2 do NMDS na região do Acre e da Bolívia. Esse resultado segue o que também foi

observado por ter Steege *et al.*, (2006), que atribuem a tendência à maior fertilidade dessa área. Phillips *et al.*, (2004) também mencionam a grande fertilidade das florestas do oeste amazônico. Entretanto, para este estudo, o mesmo não pode ser afirmado. Fertilidade não foi uma variável de grande poder explicativo em nenhuma das análises realizadas.

De acordo com Mahecha & Schmidtlein (2008), os dados de solo possuem padrões inerentes bastante complexos. Dados de clima, por outro lado, possuem padrões mais simples e com menor individualidade regional. A área de estudo deste trabalho distribui-se por 4 unidades geomorfológicas, cada uma apresentando uma composição mineralógica distinta. Se escalas grosseiras de amostragem são incapazes de explicar os dados de solo (Mahecha & Schmidtlein, 2008) por não conseguir captar todo o gradiente edáfico (Tuomisto *et al.*, 2003b), o pequeno poder explanatório de fertilidade em relação à sazonalidade e altitude pode ter sido consequência da precisão com que foram obtidos os dados.

As árvores de regressão são capazes de identificar relações com significado ecológico que dificilmente seriam captadas por um método estatístico linear (McCune & Grace, 2002). A ótima sobreposição que tiveram com as interpolações geográficas dos escores da ordenação fortalecem as relações entre eixos e variáveis que elas sugerem. Assim, a diversidade beta exhibe, em um primeiro momento, uma variação longitudinal. A existência de uma mudança composicional no sentido leste-oeste já foi documentada por outros autores em trabalhos com plantas de terra firme (Gentry, 1988; ter Steege *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2004), de várzea (Wittman *et al.*, 2006) e mesmo em trabalhos com animais (mamíferos: Soares Filho *et al.*, 2006; anfíbios: Azevedo-Ramos & Galatti, 2002). Oliveira & Daly (1999) sugerem que o limite da distribuição de espécies da Amazônia oriental e ocidental é a região de Manaus, que concentra espécies pertencentes à flora de ambas regiões. A árvore de regressão para o eixo 1 do NMDS é parcialmente condizente com esta observação. A zona de contato entre floras distintas a oeste e a leste ocorre entre 60 e 63 graus de longitude, logo a oeste de Manaus.

A oeste existem subdivisões determinadas por fatores ambientais. Na região noroeste, a interpolação do eixo 1 do NMDS corrobora a divisão sazonal (representada pela quebra latitudinal), em que a grande precipitação e estação seca praticamente ausente compõem um alto valor do Índice de Walsh, responsável pelo agrupamento dos pontos nessa área. A sudoeste, a subdivisão do eixo 2 do NMDS é

definida pela altitude dos pontos. De acordo com o critério de Veloso *et al.*, (1991), esses pontos altos pertencem à categoria Sub-montana, e não de Terras Baixas.

Ao norte agrupam-se os pontos próximos ao estado de Roraima. A flora singular dessa área já foi destaca por Ab´Saber (2002): as maiores diversificações ecossistêmicas das florestas amazônicas são encontradas, sobretudo, em diferentes quadrantes do estado de Roraima. De acordo com a classificação da equipe de solos do RADAM, a região onde estão localizados os pontos amostrais desse estado é constituída por material de textura arenosa, de baixa fertilidade (Projeto RADAMBRASIL, 1975). A isso se soma o fato de que os pontos de Roraima ficaram próximos dos grupos de Abp (floresta aberta com palmeiras) localizados sobre solo pouco fértil (destacados no gráfico de ordenação), reforçando que a divisão longitudinal responsável por esse agrupamento pode significar uma divisão por fertilidade.

Dessa forma, o "mapa" de diversidade beta para a FTB não tem um aspecto linear, que varia em apenas um sentido. Para a FTB, ao nível de gênero e quando considerados indivíduos de grande porte, a diversidade beta é influenciada pela geografia (variação no sentido leste-oeste) e por características ambientais (altitude, sazonalidade e, possivelmente, fertilidade).

A abordagem de matrizes, por sua vez, permite uma análise sobre a comunidade de uma forma global. A variável dependente não é um eixo de ordenação (que representa o maior padrão captado), mas a matriz de dissimilaridade composicional (que abrange todas as características da comunidade simultaneamente).

A maior dissimilaridade entre pares de pontos foi de 83,6% para toda a FTB e 72,7% após a retirada dos pontos que não atendem os critério de Veloso *et al.*, (1991). Como foram amostrados apenas indivíduos grandes (pelo menos 100 cm de CAP) identificados em nível de gênero, comparações com outros trabalhos devem ser cautelosas.

Além disso, dada a escala considerada, as distâncias geográficas são muito diferentes das utilizadas pela maioria dos trabalhos. A distância de 100 km, por exemplo, corresponde apenas aos valores iniciais, cujo máximo é 3.043 km. Apenas 9 pares de pontos estão a uma distância inferior a 100 km. Dessa forma, foi observado um aumento mais pronunciado de dissimilaridade até 1.000 km de distância, e não entre 3 e 5 km como observou Condit *et al.*, (2002) em florestas do

Panamá e da Amazônia Peruana e Equatoriana. Naquele estudo, a similaridade das florestas sul americanas pouco mudou entre 5 e 100 km, com permanência de 30 a 40% de compartilhamento de espécies.

Dentro de uma distância geográfica definida, é esperado que a substituição no espaço seja maior para espécies do que para gêneros, de forma que a similaridade entre áreas será maior quando o nível taxonômico considerado for o segundo. De fato, entre 52 e 100 km, o compartilhamento de gêneros (similaridade florística) neste trabalho encontra-se entre 49,8 e 62,7%, um valor maior que o encontrado por Condit *et al.*, (2002) mesmo com um menor número de árvores nos pontos do presente estudo (o que tenderia a diminuir a similaridade aparente). O valor de 40% foi atingido apenas na distância de 268,2 km.

A partição de variâncias tanto dos dados qualitativos quanto dos quantitativos dá suporte à hipótese do Determinismo Ambiental, uma vez que, em ambos os casos, a variância explicada exclusivamente pelo ambiente é mais de três vezes maior que a explicada exclusivamente pela geografia.

Para quantificar a importância relativa de fatores ambientais e espaciais, Duivenvoorden *et al.*, (2002) reanalisaram os dados de Condit *et al.*, (2002) para o Panamá. Está contida nesses dados uma grande heterogeneidade ambiental, com tipo florestal, tipo de solo e precipitação bastante variados. Ao contrário do esperado, a partição de variâncias mostrou que o efeito puro da geografia forneceu a maior porcentagem de explicação (10%, contra 7% explicado exclusivamente pelo ambiente). A forte correlação entre o gradiente de chuva e o espaço causou a uma variação simultânea de 24%, pouco superior à obtida por este trabalho (22,8%). Se a distância geográfica for transformada em log, a variação explicada por essa variável sobe de 10 para 22%, enfatizando a importância do espaço sobre a composição florística, mesmo em uma área com características ambientais tão variadas como o Panamá. A FTB não possui tamanha variação ambiental, e sua distribuição geográfica é mais ampla. Mesmo assim, a variação ambiental mostrou-se mais importante do que a geográfica, o que reforça a maior influência ambiental e indica que áreas ambientalmente similares possuirão composição florística similar por mais que não estejam tão próximas.

O oposto ocorreu com o conjunto de pontos resultante da seleção conforme Veloso *et al.*, (1991), em que o efeito da variação espacial foi superior ao efeito ambiental. A retirada dos pontos de grande altitude e sazonalidade reduziu a

extensão do gradiente ambiental, de maneira que a variação no ambiente já não exerce tanta influência sobre a variação composicional como a variação geográfica. A variação inexplicada de 78,7% indica que, quando considerado o conjunto reduzido de pontos, os gradientes ambiental e geográfico não são tão extensos a ponto de determinar uma grande substituição de espécies, tornando a fitofisionomia *sensu strictu* um bom preditor de diversidade.

A resposta dos dados qualitativos seguiu o padrão dos quantitativos para os dois conjuntos de pontos analisados, com a diferença de que os modelos com presença/ausência apresentaram uma menor porcentagem de variação não explicada devido ao melhor ajuste dos modelos. Quando utilizados dados qualitativos, os gêneros raros passam a ter peso igual aos abundantes. Dada a maior dificuldade de identificação dos táxons raros e a existência de diferentes equipes de campo no Projeto RADAM que trabalharam em regiões distintas da Amazônia, os dados de presença/ausência podem aumentar a substituição de gêneros no espaço, o que se reflete como maior relação entre variação composicional e geográfica. Como resultado, ocorreu um aumento no efeito simultâneo no conjunto total de pontos e no conjunto reduzido, além de um leve aumento no efeito geográfico puro para o primeiro conjunto.

A dissimilaridade composicional com dados binários apresentou aumento linear com a distância geográfica transformada em log, assim como observado por Condit *et al.*, 2002 e Chust *et al.*, 2006. Esse resultado está de acordo com o neutralismo, que assume a equivalência de todos os indivíduos, com a distribuição limitada pela capacidade de dispersão. Entretanto, a existência de táxons oligárquicos neste e em outros trabalhos (Pitman *et al.*, 1999; Pitman *et al.*, 2001) depõem contra essa teoria, uma vez que mostram o grande alcance geográfico das espécies mais abundantes. Dado que os indivíduos de sub-bosque apresentam uma maior limitação na dispersão que os de grande porte (Hubbell, 1997), o resultado obtido poderia ser atribuído ao fato do banco de dados utilizado ser composto por indivíduos de dossel. Essa possibilidade é reduzida quando observados trabalhos que consideraram a identificação em nível de espécie, plantas de sub-bosque e grandes escalas geográficas (Chust *et al.*, 2006; Tuomisto *et al.*, 2003a; Condit *et al.*, 2002) que também forneceram suporte à Teoria Neutra.

A principal diferença entre os gráficos de dissimilaridade composicional e distância geográfica não transformada em log (Figuras 14A e 19A) é que, para os

dados quantitativos, o valor mínimo de dissimilaridade composicional ( $\sim 0,4$ ) é superior ao observado para os qualitativos ( $\sim 0,3$ ). Isso indica que com dados de presença/ausência as parcelas localizadas mais próximas geograficamente são mais semelhantes do que seriam se utilizados dados de abundância. Considerando que o índice de similaridade qualitativo é sensível ao comportamento dos táxons raros e que estes possuem uma área de ocorrência mais restrita que os táxons abundantes, o índice qualitativo indica menor dissimilaridade entre locais próximos do que o quantitativo.

Quando a partição de variâncias foi feita após a transformação das variáveis independentes pelo GDM, o modelo ambiental passou a explicar uma grande porcentagem da variância da FTB. A importância da VEA foi tão grande que mesmo com a redução de VEG e VS, não houve aumento no valor de VI. Para os dados selecionados pelo critério mais restritivo do conceito de FTB, por outro lado, a explicação dada pelo ambiente, pelo espaço ou por ambos foi irrisória, sugerindo que a variação composicional observada não pode ser explicada por nenhum dos fatores considerados. Esses resultados foram bastante diferentes do observado pelas árvores de regressão e pelas regressões de matrizes. Apesar do GDM, conforme enunciado por Ferrier (2007) ser um método poderoso para analisar e prever padrões espaciais de diversidade beta, a forma como foi disponibilizado possui limitações que podem prejudicar seu desempenho e produzir resultados com confiabilidade questionável. O número de *splines*, por exemplo, é fixado em três por preditor, o que pode gerar um ajuste pouco satisfatório para os dados cuja variação possui uma distribuição complexa.

Por mais que existam na amostra gêneros com ampla distribuição, é inegável o efeito do ambiente e do espaço na determinação de diferenças composicionais. Esses determinantes também foram ressaltados no trabalho de Tuomisto *et al.*, (2003a), para as espécies de Melastomataceae e Pteridófitas na Amazônia ocidental, em que a heterogeneidade ambiental foi responsável por distribuir as espécies de maneira retalhada enquanto a limitação na dispersão causou uma substituição gradual na composição de espécies entre áreas distantes.

A partição de variâncias obtida por outros trabalhos realizados com árvores, palmeiras ou ervas mostram que não há consenso. Por vezes a variação composicional foi melhor relacionada com as características ambientais em diferentes escalas (Gentry, 1988; Costa *et al.*, 2005; Poulsen, 2006; ter Steege *et al.*,

2006), o que presume preferências ambientais e culmina em um padrão de distribuição associado às condições ambientais. Outros estudos chamam atenção para a limitação na dispersão (Hubbell, 2001; Condit *et al.*, 2002; Chave, 2004; Normand, 2006) e, nesse caso, a distribuição seria independente das condições ambientais uma vez que não ocorrem consistentes diferenças de nicho (Gotelli & McGill, 2006). Essa diferença nos resultados pode ser devido à variedade de formas de vida utilizadas (Chust, 2006) e à metodologia de amostragem (Phillips *et al.*, 2003), bem como à intensidade de coleta. Além disso, deve ser considerada a escala de estudo (Condit *et al.*, 2002; Tuomisto *et al.*, 2003a; Normand *et al.*, 2006).

Grande parte da variação composicional ainda permanece inexplicada. Duivenvoorden *et al.*, (2002) chamam atenção para esse aspecto, mas dado o pequeno número de variáveis ambientais utilizadas como preditoras e o erro de amostragem embutido, as porcentagens explicadas são satisfatórias. Além disso, a porção inexplicada não pode ser discriminada em potencialmente explicável e realmente estocástica (Borcard *et al.*, 1992).

Uma vez que processos que causam a diversidade biológica o fazem em diferentes taxas e ao longo de diferentes escalas de tempo e espaço, muitas teorias e paradigmas são provavelmente mais complementares do que conflitantes (Blondel, 1987). Assim, o desafio está na integração das teorias de nicho e neutra, resultando em uma teoria unificada. O caminho é adicionar mais processos nas teorias neutras e mais estocasticidade nas de nicho (Chave, 2004).

## **CONCLUSÃO**

Como o mapeamento da distribuição das espécies, gêneros e famílias tanto de plantas quanto de animais depende de trabalho de campo, o atual estado desse conhecimento ainda é incompleto e mal distribuído. Para a determinação de prioridades, a conservação lança mão de *proxies*, ou seja, variáveis que devem representar a distribuição do táxon de interesse. Entretanto, se essas variáveis substitutas forem mapeadas de forma grosseira e se sua própria variação for pouco conhecida, áreas prioritárias podem receber menos atenção do que merecem (Ferrier, 2002), ou podem ser tomadas decisões enviesadas devido a artefatos de coleta que criam falsos padrões de distribuição (Nelson *et al.*, 1990).

Um dos *proxies* freqüentemente utilizados é a fitofisionomia. De acordo com Peres (2005), este é o melhor indicador para as decisões sobre localização geográfica de reservas na ausência de dados sobre a distribuição de espécies animais. Uma importante ressalva a essa prática foi feita por Tuomisto *et al.*, (1995) para as florestas peruanas, onde os inventários mais amplos amostraram apenas uma pequena parte dos mais de 100 biótopos detectados pelos autores.

Este trabalho reforça a importância de ter em mente essas considerações ao atribuir valores de complementaridade a partir de fitofisionomias a áreas para conservação.

A diversidade beta é central para a definição dos fatores controladores da diversidade nas comunidades ecológicas (Condit *et al.*, 2002), uma vez que é um reflexo dos processos que atuam sobre a composição florística. Considerando os gêneros dos indivíduos de grande porte da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas da Amazônia brasileira, tem-se que tanto a diversidade beta quanto sua variação são influenciadas por fatores ambientais e geográficos. Reforça-se a existência de um gradiente de diversidade no sentido leste-oeste e a importância da variação altitudinal e sazonal para a variação da composição.

Quando considerado o conjunto reduzido de pontos, a fitofisionomia pode representar a diversidade de forma mais satisfatória, dado que as variações ambientais e geográficas explicam apenas 21,3% de toda a variação para dados quantitativos e 20,8% para qualitativos. O fato da distância geográfica ser superior à distância ambiental na explicação da variância mostra a importância de que seja considerada a localização geográfica dos pontos destinados à conservação.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab´Saber, A.N. (2002) Bases para o estudo dos ecossistemas da Amazônia brasileira. *Estudos Avançados*, 16(45):7-30.
- Absy, M. L. & Van der Hammen, T. (1976) Some palaeoecological data from Rondônia, southern part of the Amazon Basin. *Acta Amazonica*, 6(3):293-299.
- Absy, M.L.; Van der Hammen, T.; Soubiès, F.; Suguio, K.; Martin, L.; Fournier, M. & Turcq, B. (1989) Data on the history of vegetation and climate in Carajas, eastern Amazonia. In: International symposium on global changes in South America during the quaternary: past-present-future.
- Azevedo-Ramos, C.; Galatti, U. (2002). Patterns of amphibian diversity in Brazilian Amazonia: conservation implications. *Biological Conservation*, 103:103-111.
- Blondel, J. (1987) From biogeography to life history theory: a multithematic approach. *Journal of Biogeography* 14:405-422.
- Borcard, D.; Legendre, P.; Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3):1045-1055.
- CGIAR-Consortium for Spatial Information (2008) Endereço eletrônico: <http://srtm.csi.cgiar.org/SRTMdataProcessingMethodology.asp>, acessado em 10/01/08.
- Chave, J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7:241-253.
- Chust, G.; Chave, J.; Condit, R.; Anguillar, S.; Lao, S.; Pérez, R. (2006) Determinants and spatial modeling of tree  $\beta$ -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science*, 17:83-92.
- Clark, D.B.; Palmer, M.W. & Clark, D.A. (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80(8):2662-2675.
- Condit, R.; Pitman, N.; Leigh Jr, E.; Chave, J.; Terborgh, J.; Foster, R.B.; Nuñez V., P.; Aguliar, S.; Valencia, R.; Villa, G.; Muller-Landau, H.C.; Losos, E.; Hubbell, S.P. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295:666-669.
- Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E.; Luizao, R.C. (2005). Mesoscale distribution of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93:863-878.
- de Freitas, H.A.; Pessenda, L.C.R.; Aravena, R.; Gouveia, S.E.M.; Ribeiro, A.S & Boulet, R. (2001) Late Quaternary vegetation dynamics in the Southern Amazon

- Basin inferred from carbon isotopes in soil organic matter. *Quaternary Research*, 55:39-46.
- Duivenvoorden, J.F.; Svenning, J-C.; Wright, J.S. (2002). Beta diversity in tropical forests. *Science*, 295:636-637.
- ESRI. 2004. ArcGIS-ArcView v. 9.0.
- Faith, D.P. & Ferrier, S. (2002) Linking beta diversity, environmental variation, and biodiversity assessment. *Science*, 296. *Science*, [Online] 22 July 2002. <http://www.sciencemag.org/cgi/eletters/295/5555/636#504>.
- Ferrier, S.; Drielsma, M.; Manion, G.; Watson, G. (2002) Extended statistical approaches to modeling spatial pattern in biodiversity in north-east New South Wales:II.Community-level modeling. *Biodiversity and Conservation*, 11:2309-2338.
- Ferrier, S.; Manion, G., Elith, J. & Richardson, K. (2007) Using generalized dissimilarity modeling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, 13:252–264.
- Fisher, A.G. (1960). Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14:64-81.
- Gentry, A.H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75:1-34.
- Gotelli, N.J. & MacGill, B.J. (2006) Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, 29:793-800.
- Higgins, M.A. & Ruokolainen, K. (2004) Rapid tropical forest inventory: a comparison of techniques based on inventory data from western Amazonia. *Conservation Biology*, 18(3):799-811.
- Hubbell, S.P. (1997) A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, 16, suppl.:S9-S21.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- IBAMA, (2006). Endereço eletrônico: <http://www.ibama.gov.br/ambtec/documentos/tomo2.pdf>, acessado em 06/12/06.

- Mahecha, M.D. & Schmidtlein, S. (2008) Revealing biogeographical patterns by nonlinear ordinations and derived anisotropic spatial filters. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2):284-296.
- McCune, B. & Mefford, M.J. (1999). *Multivariate analysis of ecological data*. Version 4.25; MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- McCune, B. & Grace, J.B. (2002) *Analysis of ecological communities*. Ed. MjM Software Design.
- Nascimento, M.T.; Felfilli, J.M.; Oliveira Filho, A.; França, J.T.; Hay, J.; Fontes, M.A.; Gribel, R. (2000) Queimadas em Roraima: causas e conseqüências para suas florestas. *Ciência Hoje*, Rio de Janeiro, 157:40-43.
- Nelson, B.W.; Ferreira, C.A.C.; da Silva M.F. Kawasaki, M.L (1990) Endemism centers, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature*, 345(6277):714-716.
- Normand, S.; Vormisto, J.; Svenning, J.C.; Grandez, C. & Balslev, H. (2006) Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology*, 186:161-176.
- Oliveira, A.A. (1997) *Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, Amazonas*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Oliveira, A.A. & Daly, D.C. (1999) Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 8(9):1245-1259.
- Oliveira, A.A. & Nelson, B.W. (2001) Floristic relationships of terra firme forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 146(1):169-179.
- Peres, C. (2005) Porque precisamos de megareservas na Amazônia. *Megadiversidade*, 1(1):174-180.
- Phillips, O.L. & Gentry, A.H. (1994). Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, 263:954-958.
- Phillips, O.L.; Vargas, P.N.; Monteagudo, A.L.; Cruz, A.P.; Zans, M.E.C.; Sánchez, W.G.; Yli-Halla, M. & Rose, S. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, 91:757-775.
- Phillips, O.L.; Baker, T.R.; Arroyo, L.; Higuchi, N. ; Killeen, T.J.; Laurance, W.F.; Lewis, S.L.; Lloyd, J.; Malhi, Y.; Monteagudo, A.; Neill, D. A.; Núñez Vargas, P.; Silva, J.N.M.; Terborgh, J.; Vásquez Martínez, R.; Alexiades, M.; Almeida, S.; Brown, S.; Chave, J.; Comiskey, J.A.; Czimczik, C.I.; Di Fiore, A.; Erwin, T.;

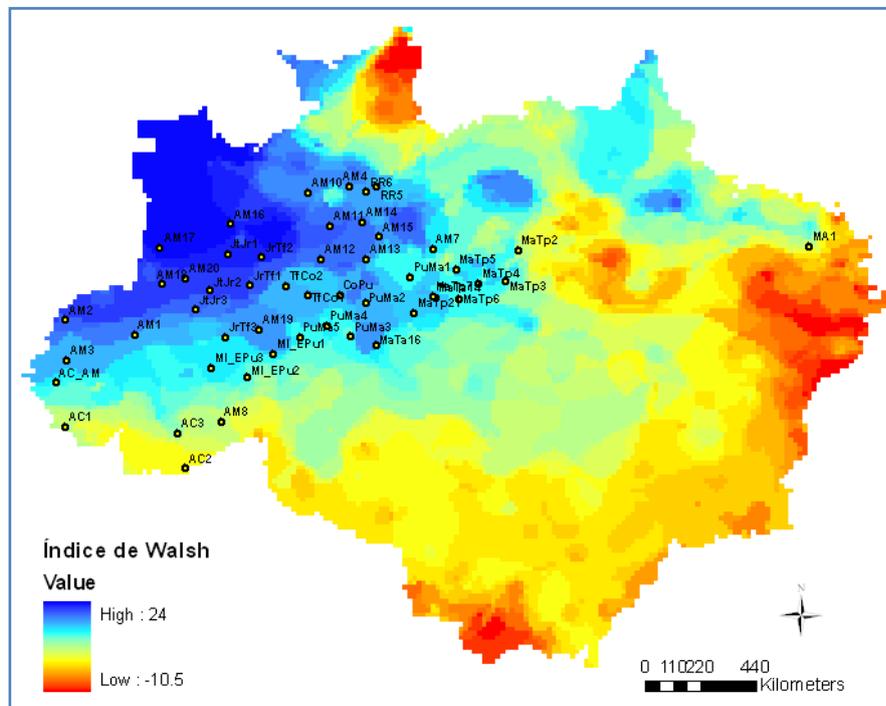
- Kuebler, C.; Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M.; Olivier, J.; Palacios, W.; Patiño, S.; Pitman, N.C.A. ; Quesada, C.A.; Saldias, M.; Torres Lezama, A. & Vinceti, B. (2004) Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359:381-407.
- Pitman, N.C.A.; Terborgh, J.; Silman M.R.; Nunez, P.V. (1999) Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80(8):2651-2661.
- Pitman, N.C.A; Terborgh, J.W.; Silman, M.R.; Núñez, P.V.; Neill, D.A.; Cerón, C.E.; Palacios, W.A.; Aulestia, M. (2001) Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82(8):2101-2117.
- Poulsen, A.D.; Tuomisto, H. & Balslev, H. (2006). Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica*, 38(4):468-478.
- Prance, G.T. (1978). The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia*, 3(4):207-221.
- Projeto RADAMBRASIL (1975) Levantamento de Recursos Naturais. Ministério das Minas e Energia. Volume 8, folha Boa Vista e parte das folhas Tumucumaque e Roraima.
- Projeto RADAMBRASIL (1982) Levantamento de Recursos Naturais. Ministério das Minas e Energia.
- R Development Core Team (2007). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Räsänen, M.E.; Salo, J.S. & Kalliola, R.J. (1987). Fluvial perturbation in the western Amazon basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science*, 238:1398-1401.
- Rossetti, D.F.; de Toledo, P.M.; Góes, A.M. (2005). New geological framework for western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. *Quaternary Research*, 63:78-89.
- Ruokolainen, K.; Linna, A. & Tuomisto, H. (1997) Use of Melastomataceae and Pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 13(2):243-256.
- Soares-Filho, B.S.; Nepstad, D.C.; Curran, L.M.; Cerqueira, G.C.; Garcia, R.A.; Ramos, C.A.; Voll, E.; McDonald, A.; Lefebvre, P. & Schlesinger, P. (2006). Modelling conservation in the Amazon basin. *Nature*, 440:520-523.

- Sombroek, W.G. (1983) Soils of the Amazon region. In: H.Sioli (ed.) *The Amazon – limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W.Junk Publishers, Dordrecht, 763 pp.
- Sombroek, W.G. (2000) Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica* 30:81-100.
- ter Steege, H.; Sabatier, D. Castellanos, H.; Andel, T.V.; Duivenvoorden, J.; Oliveira, A.A.; Ek, R.; Lilwah, R.; Maas, P. & Mori, S. (2000) An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology*, 16:801-828.
- ter Steege, H.; Pitman, N. Sabatier, D.; Castellanos, H.; Hout, P.V.D; Daly, D.C.; Silveira, M.; Phillips, O.; Vasquez, R.; Andel, T.V.; Duivenvoorden, J.; Oliveira, A.A.; Ek, R.; Lilwah, R.; Thomas, R.; Essen, J.V.; Baider, C.; Maas, P.; Mori, S.; Terborgh, J.; Núñez, P.; Mogollón, H. & Morawetz, W. (2003) A spatial model of tree alpha-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*, 12(11):2255-2277.
- ter Steege, H.; Pitman, N.C.A.; Phillips, O.L.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; Molino, J.F.; Prévost, M.F.; Spichiger, R.; Castellanos, H.; Hildebrand, P.V. & Vásquez, R. (2006) Continental-Scale Patterns of Canopy Tree Composition and Function Across Amazonia. *Nature*, 443(28): 444-447.
- Terborgh, J. & Andresen, E. (1998) The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology*, 14:645-664.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. (1994) Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an Edaphic Gradient in an Amazonian Rain Forest. *Journal of Vegetation Science*, 5(1):25-34.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W. & Rodriguez, Z.(1995). Dissecting Amazonian biodiversity. *Science*, 269(5220):63-66.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. (1997) The role of ecological knowledge in explaining biogeography and biodiversity in Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 6(3):347-357.
- Tuomisto, H. (1998) What satellite imagery and large-scale field studies can tell about biodiversity patterns in Amazonian forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85(1):48-62.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003a). Dispersal, environment and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299:241.

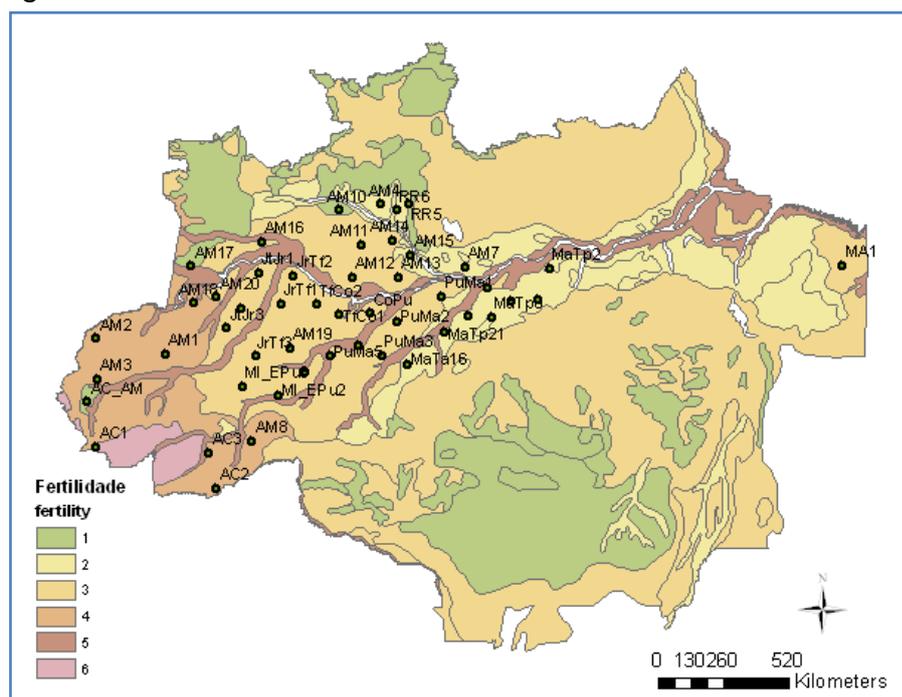
- Tuomisto, H.; Poulsen, A. D.; Ruokolainen, K.; Moran, R. C.; Quintana, C.; Celi, J.; Cañas, G. (2003b). Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications*, 13:352-371.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. (2006) Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*, 87(11):2697-2708.
- Veloso, H.P & Góes-Filho, L. (1982) Fitogeografia brasileira, classificação fisionômica ecológica da vegetação Neotropical. Bol. Téc. Projeto RADAMBRASIL, série Vegetação, Salvador nº 1.
- Veloso, H.P.; Rangel-Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE, Rio de Janeiro.
- Walsh, R.P.D. (1996). The climate. In: *The tropical rain forest: an ecological study*. P.W. Richards (ed).Cambridge University Press, pp.159-255.
- Wilkinson, L. (1990) SYSTAT: The system for statistics. SYSTAT, Evanston, Illinois.
- Wittmann, F.; Schongart, J.M.; Montero, J.C.; Motzer, T.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Queiroz, H.L.; Worbes, M. (2006). Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 33:1334-1347.

## APÊNDICE

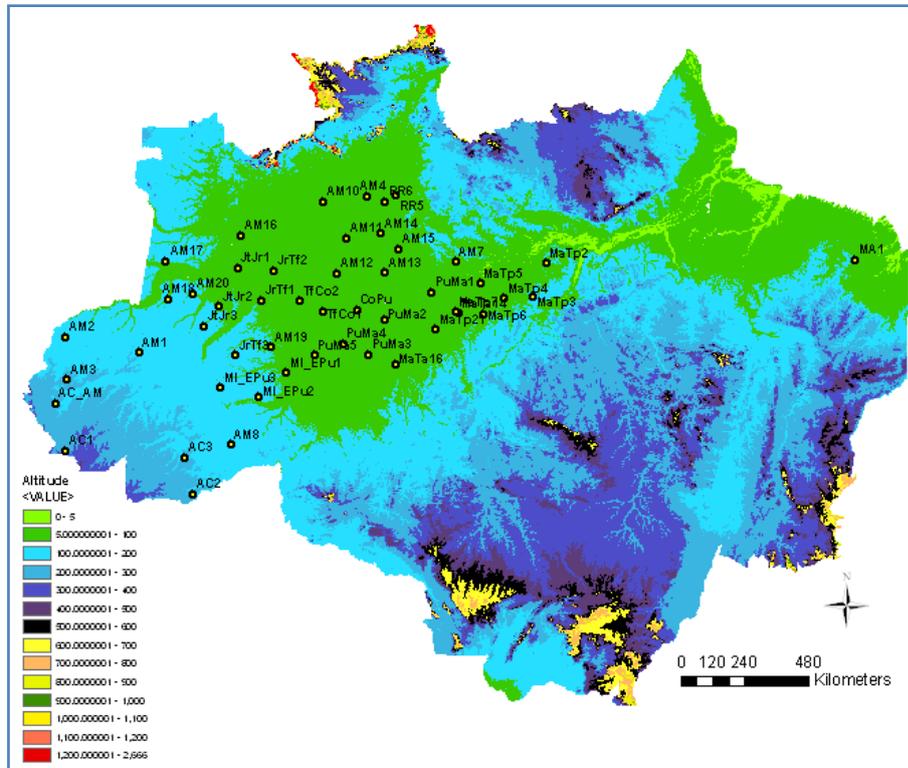
**Anexo 1** – Pontos da FTB sobre gradiente de sazonalidade climática, representada pelo Índice de Walsh. Recorte da Amazônia Legal.



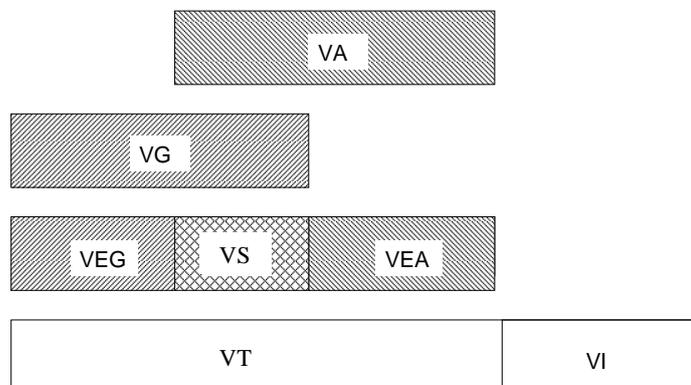
**Anexo 2** – Pontos da FTB sobre gradiente de fertilidade do solo, conforme definido por Sombroek (2000). Recorte das porções classificadas por esse autor na Amazônia Legal.



**Anexo 3 – Pontos da FTB sobre gradiente altitudinal, representado pelos dados de SRTM. Recorte da Amazônia Legal.**



**Anexo 4 - Partição de variância da distância florística entre todos os pares de pontos. VT = variância explicada pelo modelo total; VI = variância inexplicada; VA = variância do modelo ambiental; VG = variância do modelo geográfico; VEG = variância exclusivamente geográfica; VEA = variância exclusivamente ambiental; VS = variância simultânea.**



**Modelo Ambiental** (fornece  $r^2_A$ ):

Distância Florística = constante + Distância de Sazonalidade Climática + Distância de Fertilidade do Solo + Distância Altitudinal + erro

**Modelo Geográfico** (fornece  $r^2_G$ ):

Distância Florística = constante + Distância Geográfica + erro

**Modelo Total** (fornece  $r^2_T$ ):

Distância Florística = constante + Distância Geográfica + Distância de Sazonalidade Climática + Distância de Fertilidade do Solo + Distância Altitudinal + erro

$$VEA = r^2_T - r^2_G$$

$$VEG = r^2_T - r^2_A$$

$$VS = (r^2_A + r^2_G) - r^2_T$$

$$VI = 1 - r^2_T$$