

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

COMPARAÇÃO ENTRE MÉTODOS DE AMOSTRAGEM DE LUZ E O EFEITO
DOS FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS SOBRE SUA DISPONIBILIDADE EM
UMA FLORESTA TROPICAL NA AMAZÔNIA CENTRAL

DIEGO OLIVEIRA BRANDÃO

Manaus, Amazonas

Agosto, 2011

DIEGO OLIVEIRA BRANDÃO

COMPARAÇÃO ENTRE MÉTODOS DE AMOSTRAGEM DE LUZ E O EFEITO
DOS FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS SOBRE SUA DISPONIBILIDADE EM
UMA FLORESTA TROPICAL NA AMAZÔNIA CENTRAL

Orientadora:

Dra: Flávia Regina Capellotto Costa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas

Agosto, 2011

B817

Brandão, Diego Oliveira

Comparação entre métodos de amostragem de luz e o efeito dos fatores bióticos e abióticos sobre sua disponibilidade em uma floresta tropical na Amazônia Central / Diego Oliveira Brandão.--- Manaus : [s.n.], 2011. vi, 38 f. : il. color.

Dissertação (mestrado)-- INPA, Manaus, 2011
Orientador : Flávia Regina Capellotto Costa
Área de concentração : Ecologia

1. Ecologia de ecossistemas – Amazônia. 2. Luz solar – Distribuição.
3. Biomassa. 4. Topografia. 6. Sensores. I. Título.

CDD 19. ed. 574.52623

Sinopse:

A relação entre métodos de medida de luz e o efeito da topografia, número de árvores do sub-bosque e biomassa arbórea na distribuição de luz foi estudada em uma floresta tropical na Amazônia Central. As estimativas indiretas de luz não são relacionadas com estimativas diretas e a luz não foi predita pela topografia e número de árvores. Contudo, a biomassa foi uma forte preditora da variação da luz na floresta.

Palavras chave:

fotografia hemisférica; PAR; vermelho vermelho-longo; modelo de conversão; tamanho da amostra; meso-escala; Amazônia Central; topografia; biomassa.

AGRADECIMENTOS

A Flávia Costa, Scott Stark e Carolina Castilho, colaboradores deste estudo.

Aos professores e pesquisadores Bruce Nelson, José Luís Camargo, Rita Mesquita, Robin Chazdon, Scott Saleska e José Júlio Toledo pelas contribuições durante a elaboração deste estudo.

Aos projetos PIRE e LBA pelo suporte técnico e financeiro. Ao CNPq pela bolsa de estudo. Ao PPG-ECO/INPA pelo apoio logístico. Ao PPBio pelo fornecimento de uma parte dos dados.

RESUMO

Vários estudos indicam a luz como o principal recurso determinante do número de espécies, crescimento, regeneração e reprodução das árvores presentes no sub-bosque das florestas tropicais maduras. Porém, estudos empíricos apresentam resultados contraditórios, tanto em relação à distribuição da luz na paisagem, quanto sobre seus efeitos na assembléia de plantas, o que dificulta a proposição de uma teoria robusta sobre o assunto. As divergências entre os estudos provavelmente estão relacionadas aos fatores naturais, como a morfologia das espécies, arquitetura da floresta e a variação ontogénetica das espécies, e a fatores técnicos, como a ineficiência de medidas indiretas e subjetivas de luz e a falta de controle das variáveis ambientais. Este estudo tem dois objetivos. (1) Comparar métodos de medida de luz e (2) testar se a variação da luz está relacionada com algumas variáveis ambientais em floresta de terra-firme da Amazônia. Para o primeiro objetivo, comparamos as medidas de luz oriundas de fotografias hemisféricas com medidas do sensor V:VL, para diferentes tamanhos de amostras e esforços amostrais. Em relação ao segundo objetivo, testamos se existe algum padrão de distribuição da luz relacionado à topografia, número de árvores ocupando o sub-bosque e a biomassa arbórea. Coletamos os dados de luz em 23 parcelas permanentes de 250 metros e distantes 1 km entre si, distribuídas sobre a Reserva Ducke, Manaus. Não houve relação entre as fotografias e as medidas diretas de luz e tampouco com os tamanhos das amostras, mas existe uma forte relação entre as medidas obtidas com o baixo esforço e com o alto esforço amostral. Ao contrário do sugerido em estudos anteriores que usaram categorias topográficas e uma categorização simplificada da luz em clareiras e não-clareiras, neste estudo, a luz não esteve relacionada com a topografia e tampouco com o número de árvores no sub-bosque. A biomassa foi um preditor da variação da luz. As áreas que possuem maior biomassa arbórea viva acima do solo possuem condições de luz espacialmente mais homogêneas e menores, enquanto que o percentual de luz em áreas com menor biomassa é espacialmente imprevisível. Devido à essa amplitude de variação em áreas de menor biomassa, os processos fisiológicos relacionados à disponibilidade de luz podem ser mais variados em áreas de menor biomassa.

Palavras chave: fotografia hemisférica; PAR; vermelho vermelho-longo; tamanho da amostra; meso-escala; Amazônia Central; topografia; biomassa arbórea.

ABSTRACT

Comparison among methods of light measurement and the effect of biotic and abiotic factors on its availability in the Central Amazonian tropical forest

Several studies indicate that light is the main feature linked to the number of species, growth, regeneration and reproduction of trees in the understory of tropical old-growth forests. However, empirical studies show contrasting results, both in relation to the distribution of light in the landscape and its effects on plant assemblages, which hinders the formation of a robust theory on this subject. The differences between the studies are probably related to natural factors, such as the complex architecture of tropical forest and the ontogenetic variation of species, and technical factors, such as the inefficiency of indirect and subjective measurements of light and the lack of control for environmental gradients. This study has two main objectives. (1) Compare methods of light measurement and (2) test for some possible environmental gradients related to variations of light. For the first goal, we compared direct and indirect methods for measure light, sample sizes and sampling efforts in direct measurements. For the second goal, we tested whether there is any pattern of light distribution related to topography, number of trees occupying the understory and woody biomass. We collected the light data on 23 permanent plots of 250 meters (in length) and 1 km apart. No significant relationships were found between the photographs and direct measurements and sample sizes, but there is a strong correlation between the measurements obtained with low and with high sampling effort. Light was not related to topography, nor to the number of trees in the understory. The amount of light reaching the understory of the forest is not associated with topography, which was measured as a continuous variable. Our approach was different from what was suggested in previous studies which used topographic categories and a simplified categorization of light in gaps and non-gaps. Unlike the topography, variation in light was related to biomass. Variation in light decrease from areas with less biomass to areas with higher biomass.

Keywords: hemispherical photography, PAR, red far-red, sample size, mesoscale, Central Amazonia, topography, tree biomass.

SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	viii
Apresentação.....	9
Objetivos.....	10
Capítulo 1.....	11
Resumo.....	12
Abstract.....	12
Introdução.....	13
Material e Métodos.....	16
Resultados.....	23
Discussão.....	28
Conclusões.....	32
Agradecimentos.....	33
Referência Bibliográficas.....	33
Anexo A.....	39
Conclusões.....	40

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização da área de estudo.

Figura 2. Método de amostragem em grade e trilhas na Reserva Florestal Ducke, Manaus, Brasil. As parcelas da grade estão instaladas a cada 1 km ao longo das trilhas no sentido leste-oeste (LO). As parcelas que tiveram a luz medida estão representadas pelos círculos brancos contornados de azul. A altitude dessas parcelas varia de 39 a 105 metros e a inclinação média varia de 0.7 a 21.7°.

Figura 3. Representação dos esforços amostrais com o Sensor V:VL. Os triângulos sem preenchimento representam as medidas com o sensor e os triângulos preenchidos as medidas fotográficas. (A) baixo esforço amostral e (B) alto esforço amostral.

Figura 4. Representação do modelo usado para converter os valores da razão vermelho:vermelho longo, medidos nas parcelas, em percentual de luz. O modelo foi construído utilizando 416 medidas coletadas em dois dias consecutivos na RFD.

Figura 5. Relação entre o percentual de luz obtido com o baixo e o alto esforço amostral. A linha tracejada indica aonde os pontos deveriam estar caso não houvesse diferença entre os esforços e a linha contínua representa os valores preditos pelo modelo linear.

Figura 6. Percentuais de luz estimados com base nas fotografias hemisféricas e nas medidas do sensor v:vl. Os círculos representam as medidas através do sensor com o baixo esforço amostral e os quadrados as medidas com o alto esforço amostral. (A) Amostras pequenas. (B) Amostras intermediárias. (C) Amostras grandes. (D) Diferença entre as técnicas de estimativas de luz (somente para as amostras pequenas) em função dos percentuais de luz estimados através do sensor com o baixo esforço amostral.

Figura 7. Relação entre o percentual de luz e a biomassa em 23 parcelas na Reserva Florestal Ducke. (A) O percentual médio de luz em função da biomassa e (B) o percentual médio de variação (desvio padrão) em função da biomassa arbórea.

APRESENTAÇÃO

Os múltiplos fatores ligados à variação da luz tornam sua predição extremamente difícil no tempo e espaço, no entanto, existem generalizações robustas acerca da disponibilidade de luz em algumas condições do ambiente florestal. As tendências em relação à luz possibilitaram a categorização do ambiente quanto à ocorrência ou não de clareiras e fundamentaram uma série de estudos nas florestas tropicais que ainda são inconclusivos. A falta de resultados consistentes em relação à luz impede a formação de uma teoria confiável sobre a sua distribuição nas complexas condições ambientais das florestas tropicais. Se existir algum padrão na sua distribuição, algo que se mostrou pouco provável de ser detectado através de medidas indiretas e subjetivas do ambiente florestal, a resposta somente será robusta a partir de medidas objetivas de sua disponibilidade e dos possíveis fatores causadores de sua variação. Este estudo é o primeiro que mede a luz de forma direta no sistema RAPELD (Costa e Magnusson 2010) e possivelmente também seja o pioneiro na Amazônia Central.

OBJETIVOS

Objetivo geral: quantificar as variações de luz no sub-bosque de uma floresta tropical.

Objetivos específicos: avaliar a relação entre metodologias de estimativa da luz que chega ao sub-bosque de uma floresta tropical na Amazônia Central e testar alguns possíveis fatores bióticos e abióticos preditores de sua variação na paisagem. Nesse contexto, este estudo procura responder as seguintes questões: os valores médios de luz em uma área variam conforme o número de registros? As medidas de luz oriundas das fotografias hemisféricas são relacionadas com as estimativas de luz oriundas do sensor de medida direta? E, com foco na disponibilidade de luz em amostras grandes, temos o objetivo de responder se a média e variação da luz pode ser predita pela topografia (altitude e inclinação do terreno), número de árvores ocupando o sub-bosque e biomassa viva acima do solo.

Capítulo 1

Brandão, D.O., Costa, F.R.C., Castilho, C.V. & Stark, S. C.
Comparação entre métodos de amostragem de luz e o efeito
dos fatores bióticos e abióticos sobre sua disponibilidade em
uma floresta tropical na Amazônia Central. Manuscrito
formatado para *Acta Amazonica*

Comparação entre métodos de amostragem de luz e o efeito dos fatores bióticos e abióticos sobre sua disponibilidade em uma floresta tropical na Amazônia Central

Diego Oliveira Brandão¹; Flávia Regina C. Costa¹; Scott C. Stark² & Carolina V. Castilho¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. dbrandao13@gmail.com, anfe@inpa.gov.br,

²Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva – Universidade do Arizona, Tucson, Arizona

RESUMO

A luz é considerada o principal recurso determinante do número de espécies, crescimento, regeneração e reprodução das árvores presentes no sub-bosque das florestas tropicais maduras. Porém, estudos empíricos apresentam resultados contrastantes, tanto em relação à distribuição da luz na paisagem, quanto sobre seus efeitos nas plantas, o que dificulta a formação de uma teoria robusta sobre o assunto. Este estudo tem dois objetivos principais. (1) Comparar métodos de medida de luz e (2) testar se a variação da luz está relacionada com algumas variáveis ambientais. Para o primeiro objetivo, comparamos as medidas de luz oriundas das fotografias hemisféricas e do Sensor V:VL, tamanho das amostras e número de medidas. Em relação ao segundo objetivo, testamos se existe algum padrão de distribuição da luz relacionado à topografia (altitude e inclinação do terreno), número de árvores ocupando o sub-bosque e a biomassa arbórea. Coletamos os dados de luz em 23 parcelas permanentes de 250 metros e distantes 1 km entre si. Não houve relação entre as fotografias e as medidas do Sensor e tampouco com os tamanhos das amostras, mas existe uma forte relação entre as medidas obtidas com o baixo esforço e com o alto esforço amostral. A luz não foi relacionada com a topografia e tampouco com o número de árvores do sub-bosque. Diferente da topografia, a biomassa foi relacionada com a variação da luz. As áreas que possuem maior biomassa arbórea viva acima do solo possuem condições de luz espacialmente mais homogêneas e menores enquanto que o percentual de luz em áreas com menor biomassa é espacialmente imprevisível.

Palavras chave: fotografia hemisférica; PAR; vermelho vermelho-longo; tamanho da amostra; meso-escala; Amazônia Central; topografia; biomassa arbórea.

ABSTRACT

Comparison among methods of light measurement and the effect of biotic and abiotic factors on its availability in the Central Amazonian tropical forest - Several studies indicate that light is the main feature linked to the number of species, growth, regeneration and reproduction of trees in the understory of tropical old-growth forests. However, empirical studies show contrasting results, both in relation to the distribution of light in the landscape and its effects on plant assemblages, which hinders the formation of a robust theory on the subject. This study has two main objectives. (1) Comparing methods of light measurement and (2) testing some possible environmental gradients related to variations of light. For the first goal, we compared direct and indirect methods for measuring light, sample sizes and sampling efforts in direct measurements. For the second goal, we tested whether there is any pattern of light distribution related to topography, number of trees occupying the understory and woody

biomass. We collected the light data on 23 permanent plots of 250 meters (in length) and 1 km apart. No significant relationship was found between the photographs and direct measurements and sample sizes, but there is a strong correlation between the measurements obtained with low and with high sampling effort. The light was not related to the topography, nor to the number of trees in the understory. Unlike the topography, the biomass was related to variation in light. Accordingly, there is a decreasing trend of variation in light from areas with less biomass to areas with higher biomass.

Keywords: hemispherical photography, PAR, red far-red, sample size, mesoscale, Central Amazonia, topography, tree biomass.

INTRODUÇÃO

A radiação solar que incide no dossel da floresta varia conforme as estações do ano (Rich et al. 1993) condições climáticas e horas do dia (Chazdon et al. 1996). A disponibilidade de luz em qualquer ponto dentro da floresta é determinada pela radiação solar que incidente no dossel e pela maneira na qual as plantas processam essa radiação (Larcher 2000). A captação da luz pelas plantas varia conforme as características morfofisiológicas das espécies (Montgomery e Chazdon 2002), e com o arranjo e densidade da vegetação no perfil vertical da floresta (Clark et al. 2008). Portanto, os múltiplos fatores ligados à variação da luz tornam sua predição extremamente difícil no tempo e espaço (Chazdon et al. 1996).

Apesar da dificuldade de se predizer a luz, existem alguns padrões bem conhecidos nas florestas tropicais. Nesse sentido, é esperado uma baixa quantidade de luz no sub-bosque abaixo de um dossel fechado (Nicotra et al. 1999), o aumento abrupto após um distúrbio que abre o dossel (Brokaw 1985) e a diminuição gradual conforme os espaços abertos são ocupados pela vegetação regenerante (Rich et al. 1993). Em estudos nas florestas tropicais, esses padrões foram categorizados em clareiras e não clareiras e formaram parte do conhecimento da distribuição da luz na paisagem e seus efeitos nas plantas. No entanto, ainda são contraditórias em quais condições topográficas e estruturais da floresta as clareiras ocorrem com maior frequência (Hubbell e Foster 1986; Clark et al 1996; Gale 2000) e se as mesmas favorecem uma maior diversidade de espécies (Connell 1978; Denslow 1995; Hubbell et al. 1999; Schnitzer e Carson 2001; Venâncio e Rodrigues 2002; Martini et al. 2007).

Parte da inconsistência nos resultados sobre a distribuição da luz na floresta e seus efeitos na assembléia de plantas é devido à alta heterogeneidade ambiental das florestas tropicais (Whitmore 1993), à ampla variação ontogenética dentro e entre as espécies de plantas (Montgomery e Chazdon 2004) e, possivelmente, devido à resposta não imediata das plantas à disponibilidade de luz (Smith et al. 1992; Nicotra et al. 1999). Contudo, outra parte da inconsistência deve estar ligada à imprecisão das medidas indireta de luz (Smith et al. 1992; Clark et al. 1996; Rüger et al. 2009; Zuquim et al. 2009) e a falta de controle de fatores que podem co-variarem com a topografia (Kapos et al. 1990; Smith et al. 1992; Clark et al. 1996; Nicotra et al. 1999). A inconsistência entre os resultados evidencia a necessidade de uma abordagem mais específica e menos subjetiva em relação à disponibilidade de luz na paisagem (Lieberman et al. 1989, Montgomery e Chazdon 2001). Nesse sentido, as técnicas de sensoriamento remoto podem ser alternativas promissoras para se conhecer como a luz é distribuída na paisagem.

A fotografia hemisférica é uma técnica de medida indireta e estima a quantidade de luz a partir dos componentes do dossel que bloqueiam a sua passagem (Anderson 1964). A utilização de fotografias hemisféricas para estimar a radiação fotossinteticamente ativa (400-700 nm) demonstrou ser viável devido a sua alta correlação ($r > 0.8$) com as medidas feitas através de sensores de medida direta (Chazdon e Field 1987; Rich et al. 1993; Roxburgh e Kelly 1995). Por outro lado, também ficou evidente que as estimativas de luz obtidas através de fotografias eram imprecisas em ambientes com baixa disponibilidade de luz (Chazdon e Field 1987; Whitmore et al. 1993; Roxburgh e Kelly 1995) como o sub-bosque das florestas tropicais úmidas (Chazdon et al. 1996; Nicotra et al. 1999; Montgomery e Chazdon 2001; Capers e Chazdon 2004). Contudo, as fotografias foram amplamente utilizadas nesses ambientes (Clark et al. 1996; Montgomery 2004; Zuquim et al. 2009) e os resultados relacionados a distribuição da luz (Clark et al. 1996; Montgomery 2004) e seu efeito nas espécies de plantas (p. ex. Clark et al. 1996; Zuquim et al. 2009) podem ser diferentes conforme métodos mais acurados são utilizados para medir a sua disponibilidade.

As medidas da radiação solar por meio de sensores são temporalmente estáveis em condições de céu nublado e fornecem medidas diretas (em unidade de $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) acerca da luz incidente na amostra (Parent e Messier 1996). De acordo com o tipo de sensor, é possível medir toda a radiação solar utilizada nos processos fotossintéticos (400-700 nm) ou faixas específicas desse espectro de luz (revisado por Newton 2010). Embora de eficiência incontestável em suas medições, a utilização dos sensores que medem todo o espectro de ação da fotossíntese se torna

logisticamente limitada, devido à necessidade de sensores pareados, quando o interesse é avaliar uma área extensa dentro da floresta (Capers e Chazdon 2004). Neste caso, os sensores que medem a luz incidente nas faixas espectrais do vermelho (660 nm) e do vermelho longo (730 nm) são alternativas viáveis, uma vez que esses comprimentos de onda são fortemente relacionados à radiação fotossinteticamente ativa (Capers e Chazdon 2004). Esse tipo de sensor possui alta sensibilidade à baixa condição de luz e, por isso, é uma ferramenta eficiente para estimar a luz no sub-bosque das florestas tropicais (Capers e Chazdon 2004).

No sub-bosque das florestas tropicais, a variação na quantidade de luz tende a diminuir entre locais na medida em que se aumenta o tamanho da área focal (Montgomery 2004; Zuquim et al. 2009). Porém, medidas em áreas amostrais menores podem ser mais eficientes para detectar os locais de maior disponibilidade de luz, geralmente restritos a pequenas áreas na paisagem, como as clareiras (Brokaw 1985; Gale 2000). Devido a sua relativa raridade nas florestas tropicais (Nicotra et al. 1999; Palmiotto et al. 2004), a detecção desses locais deve estar relacionada com o esforço amostral, e este, com o tempo gasto para se fazer as medidas em campo. O tempo necessário para medir a luz através de sensores pode aumentar em mais de três vezes caso as condições propícias de céu nublado não sejam constantes (Capers e Chazdon 2004). Por essas razões, entender como a disponibilidade de luz é relacionada ao tamanho e da amostra esforço de amostragem possibilitará coletas mais objetiva da luz e propiciará comparações mais acuradas entre os estudos.

O valor médio de luz incidente em transecções de pelo menos 100 metros de extensão tem sido considerado uma amostra de luz em grande escala, como avaliado por Clark et al. (1996) e Zuquim et al. (2009). Estudos recentes utilizando áreas de 250 metros têm evidenciado padrões ambientais que devem estar ligados à disponibilidade de luz no nível do sub-bosque, por mais que não seja evidente qual é a forma da relação. Por exemplo, a biomassa de árvores do sub-bosque ($1 \leq \text{dap} \leq 10$ cm) aumenta de acordo com a inclinação do terreno, enquanto que a biomassa de árvores emergentes diminui (≥ 70 cm dap) (Castilho et al. 2006). Entretanto, a biomassa arbórea viva acima do solo aumenta de acordo com a altitude do terreno (Castilho et al. 2006), enquanto que a abundância de Marantaceae e de capins, grupos taxonômicos exigentes de luz, diminui (Costa et al. 2006). Estas evidências são razoáveis para sustentar a predição de que a quantidade de luz que chega ao sub-bosque das florestas tropicais está relacionada com a altitude e biomassa. Assim, a média e a variação da luz tenderiam a ser menores em áreas mais elevadas de uma mesma paisagem.

A carência de resultados consistentes em relação à luz impede a consolidação de uma teoria confiável sobre a sua distribuição nas complexas condições ambientais das florestas tropicais. Se existir algum padrão de sua distribuição, algo que se mostrou pouco provável de ser detectado através de medidas indiretas e subjetivas do ambiente florestal, a resposta somente será robusta a partir de medidas objetivas de sua disponibilidade e dos possíveis fatores causadores de sua variação. O objetivo deste estudo é quantificar a luz no sub-bosque de uma floresta tropical. Especificamente, temos o objetivo de responder as seguintes questões: os valores percentuais de luz, medidos no sub-bosque, estão relacionados com a quantidade de registros feitos em uma mesma amostra ou com o tamanho da amostra? As medidas indiretas de luz são relacionadas com as medidas diretas? E, com foco na disponibilidade de luz em amostras grandes, temos o objetivo de responder se a luz pode ser predita pela topografia (altitude e inclinação), número de árvores ocupando o sub-bosque e biomassa viva acima do solo.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos este estudo na Reserva Florestal Ducke (RFD), localizada no norte da região peri-urbana da cidade de Manaus (02°55' S, 59°59' W), Brasil (Figura 1). A RFD possui uma área de 10.000 ha (10 x 10 km) com o solo coberto por floresta madura de terra firme (Ribeiro et al. 1999). O clima da RFD é classificado como tropical úmido. A precipitação anual varia 1.750 a 2.500 mm, com a maior parte da chuva ocorrendo de novembro a maio. A temperatura média anual é de 26° C com variação mensal de $\pm 3^\circ$ C (Oliveira et al. 2008).

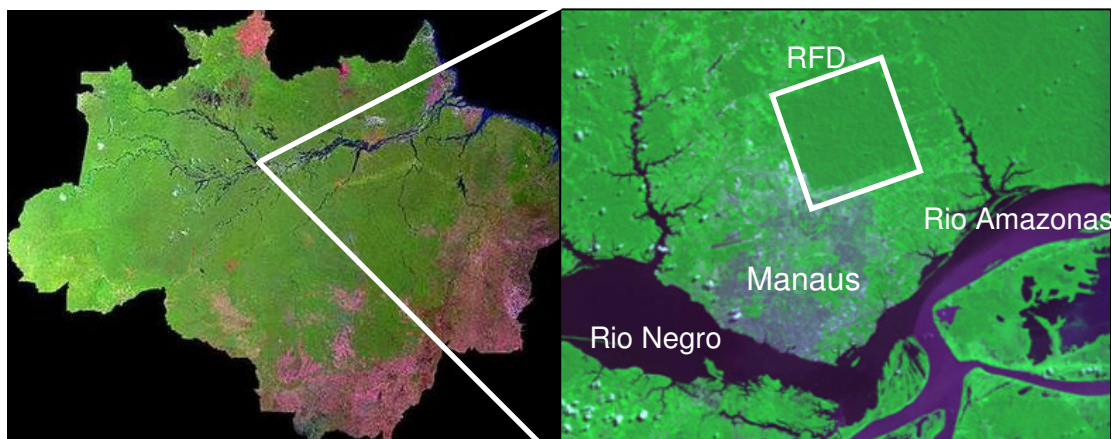


Figura 1. Localização da área de estudo.

Delimitação amostral

A RFD é um sítio de Pesquisa Ecologia de Longa Duração (PELD) no qual um sistema de trilhas foi instalado conforme o método RAPELD (Figura 2), projetado para facilitar o acesso às áreas de coleta e possibilitar os estudos integrados e de longa duração (Magnusson et al. 2005). Na RFD, a grade de trilhas possui 64 km² e contém 72 parcelas permanentes, cada uma com 250 metros de comprimento no seu eixo maior, seguindo a curva de nível do terreno e dispostas sistematicamente a uma distância de 1 km entre si (Magnusson et al. 2005). A altitude das parcelas varia de 39 a 109 metros, a inclinação média varia de 0.5 a 27°, e a biomassa arbórea viva acima do solo (árvores e palmeiras acima de 1 cm de diâmetro) varia de 210.9 a 426.3 Mg/ha (Castilho et al 2006). Estas parcelas são mantidas pelo projeto PELD e pelo Programa de Pesquisa da Biodiversidade (PPBio). Neste estudo, fizemos medidas de luz no nível do sub-bosque da RFD, ao longo de todos os eixos centrais (250 metros) de 23 parcelas, em quatro excursões a campo, nos meses de dezembro (2009 e 2010), fevereiro e março (2010).

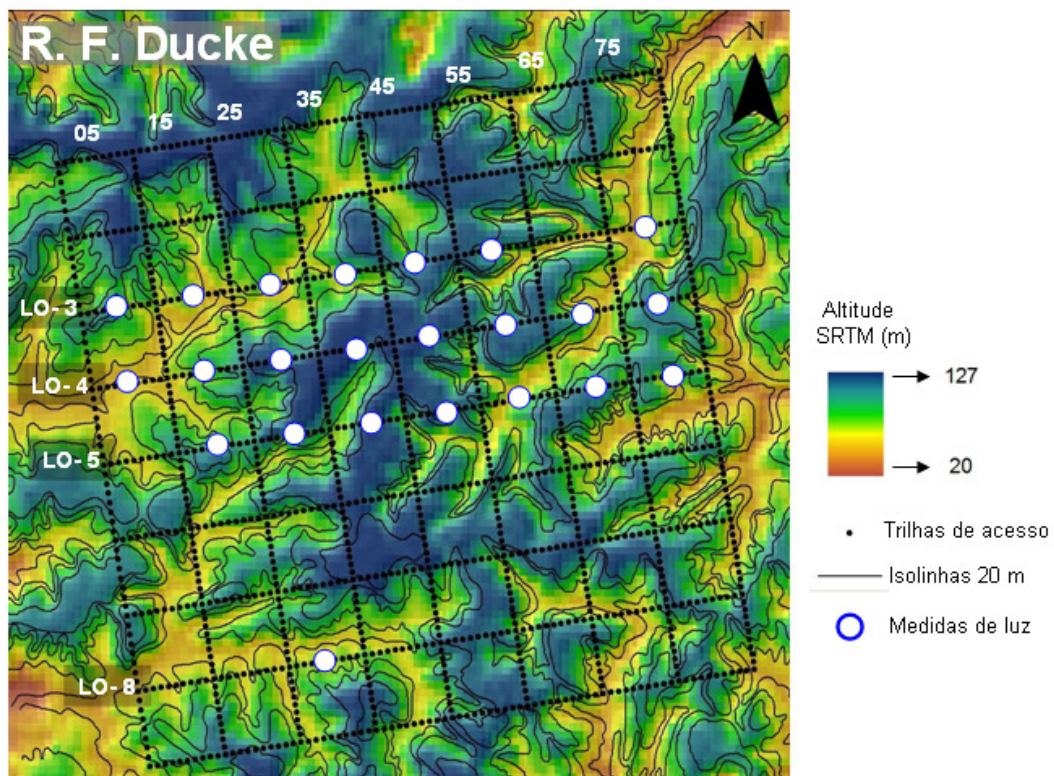


Figura 2. Sistema de trilhas da Reserva Florestal Ducke, Manaus, Brasil. As parcelas permanentes estão instaladas a cada 1 km ao longo das trilhas no sentido leste-oeste (LO). As parcelas utilizadas para as medidas de luz estão representadas pelos círculos brancos. A altitude dessas parcelas varia de 39 a 105 metros e a inclinação média varia de 0.7 a 21.7°.

Medidas de luz

Obtivemos informações sobre o percentual de luz que chega ao sub-bosque através de duas técnicas, sendo a análise indireta por meio de fotografias hemisféricas e da estimativa a partir da luz disponível no comprimento de onda do vermelho (660 nm) e do vermelho longo (730 nm), registrada com um sensor de medida direta.

Fotografias Hemisféricas

O equipamento utilizado para obter as fotografias foi composto por uma lente hemisférica, uma câmera digital (Nikon) e um monopé. As fotografias foram obtidas em condições de céu nublado, com a câmera posicionada a um metro de altura da superfície do solo. Em cada parcela, a fim de manter a independência entre as fotografias e maximizar a quantidade de amostras, fizemos as medidas em intervalos de 20 metros ao longo do maior comprimento da parcela, o que de acordo com Clark et al. (1996) deve ser suficiente para garantir medidas independentes, o que totaliza aproximadamente 12 fotografias por parcela.

Processamos as fotografias com o software *Gap Light Analyzer v.2* (Frazer et al. 1999) convertendo cada imagem colorida em uma imagem com tonalidades variando do preto ao branco. A cor preta ou branca é obtida, respectivamente, de acordo com a presença e ausência de vegetação nos pixels que formam a imagem. Nessa conversão, alguns pixels coloridos não foram objetivamente transformados. Por essa razão, sempre que se fez necessário, processamos as imagens manipulando o brilho e contraste, a fim de obter melhores conversões e, por conseguinte, uma medida mais acurada da luz disponível. Para possibilitar a reprodução dos resultados, criamos um arquivo com os valores de sombreamento (*threshold*), brilho e contraste de cada imagem que foi depositado, juntamente com as fotografias, no banco de dados do PPBio (<http://ppbio.inpa.gov.br/Port/>). Para estimar o percentual de luz difusa dos locais das fotografias, mantivemos a constante solar do software em 1.367 W/m^2 , e consideramos a localização geográfica da RFD, a altitude de cada parcela e o norte verdadeiro de cada imagem.

Sensor de medida direta

O equipamento utilizado para medir a luz das parcelas foi composto por um sensor Skye SKR 110, que mede a luz nos comprimentos de onda do vermelho (660 nm) e do vermelho longo (730 nm), acoplado a um aparelho LI-1400 (Li-Cor, Lincoln, Nebraska) que faz o registro das medidas. Fizemos medidas em intervalos de 1 metro ao longo do maior comprimento de cada

parcela, em condições de céu nublado, com o sensor devidamente calibrado e posicionado a dois metros de altura do solo. Para transformar as medidas do sensor V:VL em percentual de luz difusa disponível no sub-bosque foi necessária uma equação matemática construída com outras informações de luz.

A equação para transformação das medidas do sensor em proporção de luz difusa foi construída a partir de medidas feitas com três sensores, sendo um sensor V:VL e dois sensores quantum (Li-COR) que medem a radiação fotossinteticamente ativa (RFA). As medidas destinadas para o modelo foram registradas no aparelho LI-1400. Para facilitar o entendimento dos próximos procedimentos, chamaremos o sensor que mede a luz nos comprimentos de onda do vermelho (660 nm) e do vermelho longo (730 nm) como “sensor V:VL” e ao sensor que mede a RFA (400 – 760 nm) como “sensor PAR”.

Para representar a quantidade de luz incidente no dossel da floresta, posicionamos o sensor PAR no centro de um campo de futebol de aproximadamente 2.500 m², localizado na RFD. O sensor PAR foi posicionado na vertical, a 40 cm de altura do solo, e o LI-1400 foi programado de modo que registrasse a RFA em intervalos de cinco segundos.

Para medir a quantidade de luz que chega ao sub-bosque da floresta, utilizamos um segundo sensor PAR acoplado a um segundo aparelho LI-1400. Neste mesmo aparelho foi acoplado o sensor V:VL. Os dispositivos de leitura dos dois sensores foram ajustados de modo que sempre mantivessem a mesma distância do solo. Com esse equipamento montado, fizemos medidas simultâneas de luz (V:VL e RFA) pela floresta em uma ampla escala de variação da cobertura do dossel, a uma distância que não ultrapassou 400 metros do sensor PAR posicionado no campo de futebol. Embora essas medidas tenham sido realizadas com o céu nublado, em alguns momentos ao longo das coletas houveram períodos de variação na densidade das nuvens que mantiveram a condição de céu nublado, mas, visualmente, alteraram as condições de luz no ambiente.

Para encontrar a forma da relação das medidas do sensor V:VL com as medidas de RFA, 416 medidas (de cada sensor) foram temporalmente ajustadas, com uma imprecisão de no máximo dois segundos. O percentual de luz disponível no sub-bosque é obtido através do valor absoluto da RFA no sub-bosque (representado pelo sensor PAR conduzido no sub-bosque) dividido pelo valor absoluto da RFA incidente no dossel (representado pelo sensor PAR instalado no campo de futebol) multiplicado por 100. Esses valores ajustados temporalmente com as medidas do sensor V:VL (feitas no sub-bosque juntas ao sensor PAR do sub-bosque)

revelam a forma da relação. Assim, obtivemos as constantes do modelo que possibilitou a conversão das medidas do sensor V:VL obtidas nos parcelas em percentual de luz difusa disponível no sub-bosque (Capers e Chazdon 2004).

Tamanho das amostras de medida de luz

As amostras de luz foram feitas através das fotografias hemisféricas e das medidas do sensor V:VL ao longo de 23 parcelas de 250 metros de comprimento. Cada parcela representa uma unidade amostral de luz, referida neste trabalho como “amostra grande” e suas divisões representam amostras, ou sub-amostras, em escalas espaciais menores. Neste caso, consideramos 40 metros de parcela como uma amostra de luz de tamanho intermediário e 20 metros sendo uma amostra de luz de tamanho pequeno. As sub-amostras de cada parcela foram escolhidas de forma padrão. Adotamos como referência a posição métrica ao longo de cada parcela (de 1 a 250 metros) e amostramos de forma sistemática sempre nas mesmas posições em todas as parcelas. Dessa forma, em cada uma das 23 parcelas, fizemos em torno de sete amostras de 20 metros e três de 40 metros. As amostras de tamanho intermediário conservaram uma distância de 50 metros entre si e não incluíram as amostras pequenas. Dessa forma, o número total de amostras de tamanho grande foi de 23, de tamanho intermediário 68 e de tamanho pequeno 166.

Número de registros com o sensor V:VL

As medidas de luz com o sensor V:VL foram feitas a intervalos de 1 metro ao longo dos 250 metros da parcela. Para as análises, separamos dois esforços amostrais nas parcelas com o sensor V:VL, aqui denominados de baixo esforço amostral e alto esforço amostral (tabela 1).

O baixo esforço amostral consistiu em uma única medida, a cada 20 metros, centrada nas mesmas posições das medidas fotográficas. Na amostra de tamanho pequeno, a medida de luz do baixo esforço amostral foi representada pelo valor obtido em cada registro, enquanto que nas amostras intermediárias e grandes foram representadas por valores médios. Nas amostras de tamanho intermediário, a medida de luz do baixo esforço amostral foi representada pelo valor médio de duas medidas enquanto que nas grandes pelo valor médio de aproximadamente 12 medidas. Todas os registros de luz selecionados para o baixo esforço amostral conservou 20 metros entre si.

O alto esforço amostral consistiu em uma medida a cada metro, ao longo dos 10 metros anteriores e posteriores à posição da medida fotográfica que, no caso, foi a mesma posição referente à medida do baixo esforço amostral. A medida de luz com o alto esforço amostral foi representada pelo valor médio de aproximadamente 20 medidas na amostra pequena, 40 medidas na amostra intermediária e 250 medidas na amostra grande (Figura 3).

Tabela 1. Tamanho das amostras e a quantidade de registros com as fotografias hemisféricas e com o sensor V:VL. Para o sensor, foi considerado dois esforços amostrais.

Tamanho da Amostra	Tamanho do trecho de parcela	Número de fotos por amostra	Esforço amostral com sensor	Número de registros do sensor por amostra
Pequena	20 m	1	Baixo Alto	1 20
Média	40 m	2	Baixo Alto	2 40
Grande	250 m	12	Baixo Alto	12 250

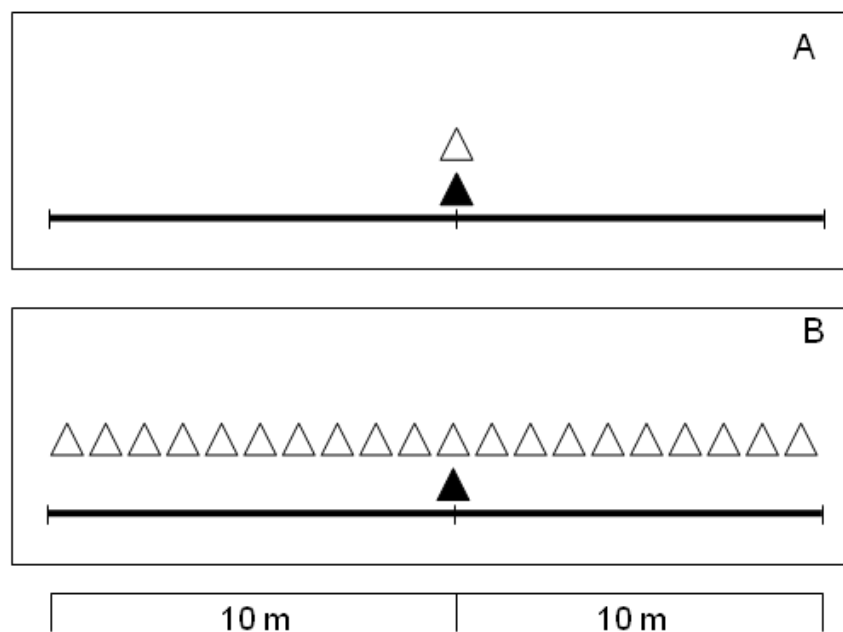


Figura 3. Representação dos esforços amostrais com o Sensor V:VL e fotografias. Os triângulos sem preenchimento representam as medidas com o sensor, enquanto que os triângulos preenchidos as medidas fotográficas. (A) baixo esforço amostral e (B) alto esforço amostral.

Obtenção das variáveis ambientais

Variáveis ambientais – altitude e inclinação

Utilizamos os dados referentes à altitude e inclinação disponíveis no banco de dados do PPBio. A altitude foi obtida com um teodolito no início de cada parcela e a inclinação com um clinômetro. Ambas as medidas foram feitas por um topógrafo profissional. A inclinação da parcela corresponde à média de cinco medidas feitas na perpendicular de seu eixo maior, a cada intervalo de 50 metros.

Variáveis bióticas – número de indivíduos e biomassa

Consideramos como plantas do sub-bosque as árvores com diâmetro a altura do peito ≥ 1 e ≤ 10 cm. Esses indivíduos foram contados nas mesmas parcelas das medidas de luz, porém, em uma área de 250 metros de comprimento por 4 metros de largura (Castilho 2004). Nessas parcelas, a contagem do número de indivíduos é feita periodicamente e, neste estudo, utilizamos informações de 2008 e 2009. A estimativa de biomassa foi feita nas mesmas parcelas das medidas de luz e contagem dos indivíduos, porém, neste caso, a biomassa foi estimada em uma área de 250 metros de comprimento por 40 metros de largura (ver Castilho et al. 2006).

Análise dos dados

Análise dos dados

Em razão dos diferentes períodos de amostragem da luz nas parcelas e devido à variação percebida visualmente na luz medida para a elaboração do modelo de conversão de V:VL para porcentagem de luz difusa, utilizamos um modelo de regressão SMA (*Standardized Major Axis*) (Warton et al. 2006) que, além de considerar a incerteza na estimativa do percentual de luz, também considera a incerteza das medidas do Sensor V:VL.

A quantidade de amostras nas comparações entre métodos variou conforme o tamanho da amostra. Utilizamos 166 amostras pequenas, 68 intermediárias e 23 grandes. Nos três tamanhos amostrais, fizemos regressões lineares simples para determinar a relação entre o baixo e o alto esforço amostral com o Sensor V:VL e para comparar os valores de luz obtidos através das fotografias com os Sensor V:VL.

Testamos se a luz pode ser predita pelas variáveis ambientais utilizando somente as medidas feitas com o Sensor V:VL nas amostras grandes com o baixo esforço amostral. Utilizamos os valores percentuais médios e de variação média (desvios padrão) da luz como sendo as variáveis resposta e a topografia (altitude e inclinação), número de indivíduos ocupando o sub-bosque e biomassa arbórea como variáveis preditoras. Testamos se existe relação entre os valores de luz e a topografia através de uma regressão linear múltipla. Testamos se a luz pode ser predita pelo número de árvores e biomassa arbórea através de regressões lineares simples. Realizamos as análises estatísticas com o auxílio do software estatístico R (R Development Core Team 2008).

RESULTADOS

A razão V:VL possui um relação logarítmica com a radiação fotossinteticamente ativa e a regressão utilizada para converter as medidas da razão V:VL, obtidas nas parcelas, possui um ajuste 91% com a radiação fotossinteticamente ativa disponível no sub-bosque (Figura 4).

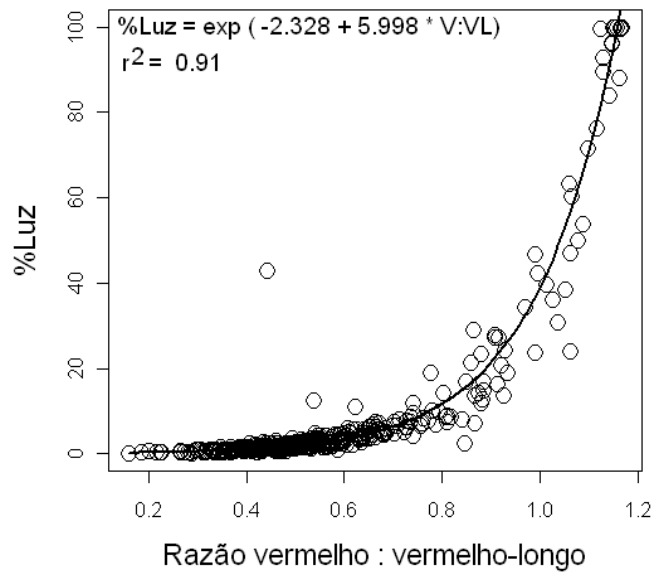


Figura 4. Representação do modelo usado para converter os valores da razão vermelho: vermelho longo, medidos nas parcelas, em percentual de luz. O modelo foi construído utilizando 416 medidas coletadas em dois dias consecutivos na RFD.

Tamanho e esforço amostral

O percentual médio de luz não diferiu entre os tamanhos das amostras ($F_{2,511} = 0.55$; $p = 0.58$), entre os esforços amostrais ($F_{1,512} = 0.11$, $p = 0.74$) e não houve interação entre o tamanho e esforço amostral ($p = 0.98$). Por outro lado, os percentuais de luz obtidos com o baixo e o alto esforço amostral são fortemente relacionados ($p < 0.01$). De acordo com o aumento do tamanho da amostra, o ajuste dos dados ao modelo (r^2) tende a ser maior e a inclinação da reta (b) menor (Figura 5). Analisando as amostras pequenas (figuras não mostradas), o percentual de luz obtido com o baixo esforço amostral é levemente maior em amostras abaixo de 8.25% de luz ($y = -0.321 + 1.039 * \text{alto esforço}$). Acima deste valor, os percentuais oriundos dos dois esforços também são relacionados ($p < 0.03$), mas o ajuste entre as medidas é baixo ($r^2 = 0.12$) e os valores do alto esforço amostral preditos pelo modelo são notavelmente menores ($y = 7.001 + 0.481$ * alto

esforço).

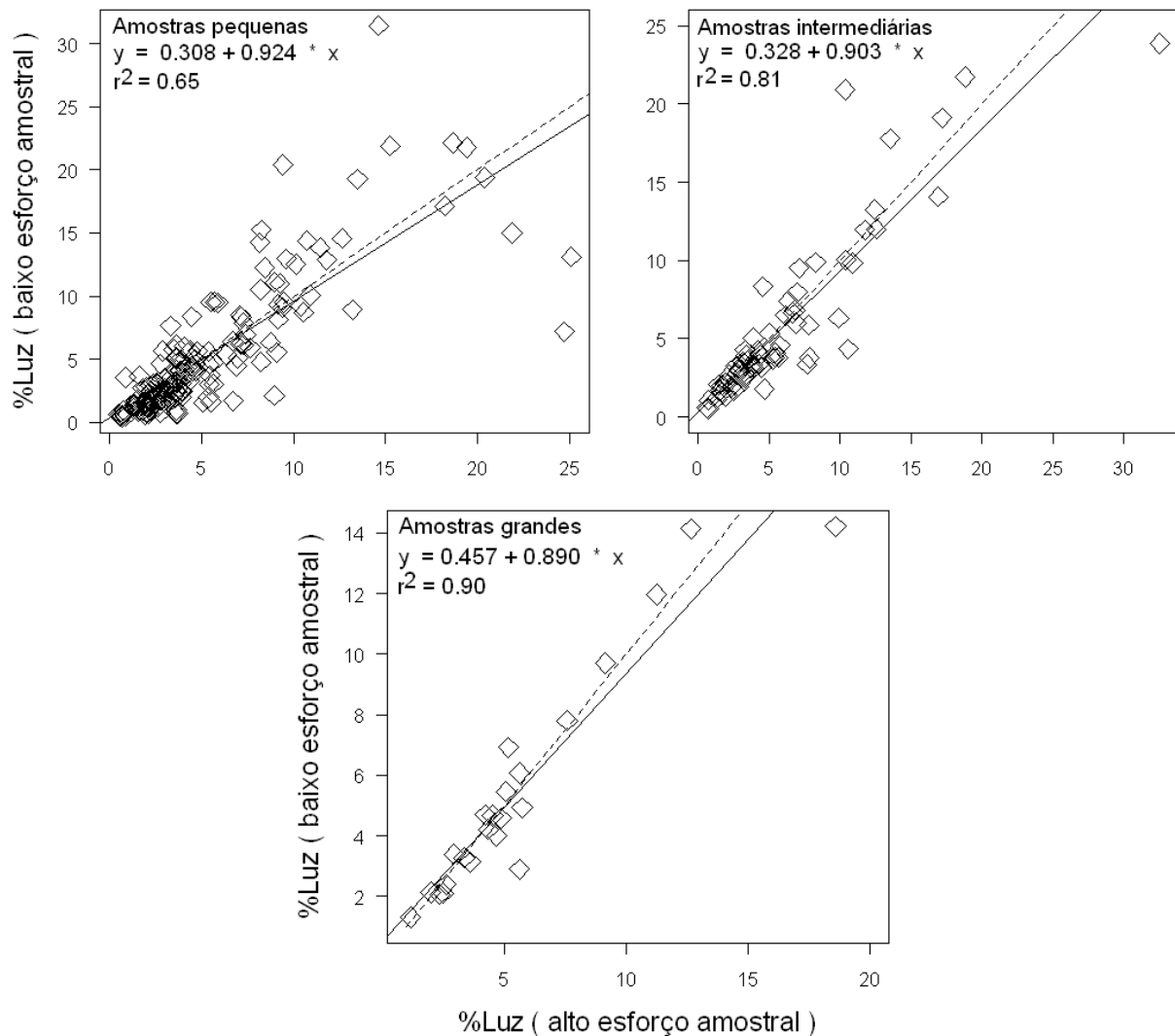


Figura 5. Relação entre o percentual de luz obtido com o baixo e o alto esforço amostral. A linha tracejada indica aonde os pontos deveriam estar caso não houvesse diferença entre os esforços e a linha contínua representa os valores preditos pelo modelo linear.

A relação entre os percentuais de luz difusa derivados do processamento das fotografias hemisféricas e das estimativas do Sensor V:VL (Tabela 2) não é maior do que a esperada ao acaso para as amostras de tamanho pequeno, através do baixo esforço amostral (Figura 6 A), e para as amostras de tamanho intermediário (Figura 6 B) e grande (Figura 6 C), independente do esforço amostral. Por outro lado, as estimativas de luz obtidas das fotografias hemisféricas nas amostras pequenas foram relacionadas com as estimativas do Sensor V:VL com o alto esforço amostral ($F_{1,164} = 5.08$; $p = 0.03$), porém de maneira fraca ($y = 10.028 + 0.101 * x$; $r^2 = 0.02$). De

modo geral, a diferença entre os dois métodos tende a ser menor, porém não significativa, de acordo com o aumento do percentual de luz estimado com as medidas do Sensor V:VL. Devido à ausência de efeito, apresentamos apenas o gráfico das diferenças entre as fotografias e as medidas de sensor com o baixo esforço amostral obtidas nas amostras pequenas (Figura 6 D).

Tabela 2. Valores médios de luz e desvios padrão (entre parênteses) para os três tamanhos de amostras, e estatísticas para a relação entre as medidas de fotografias hemisféricas e Sensor V:VL com o baixo e o alto esforço amostral. O “n”, “r²” e o “p”, representam respectivamente, o número de amostras, o ajuste do modelo e a probabilidade associada aos dados.

Tamanho da Amostra	Fotografia Hemisférica	Esforço	Sensor V:VL	N	r ²	p
Pequena	10.57% (2.67%)	baixo	5.27% (5.22%)	166	0.00	0.16
		alto	5.37% (4.57%)		0.02	0.03
Intermediária	10.76% (2.25%)	baixo	5.72% (5.27%)	68	0.01	0.63
		alto	5.96% (5.25%)		0.00	0.42
Grande	10.69% (2.06%)	baixo	5.48% (3.74%)	23	0.04	0.82
		alto	5.64% (3.99%)		0.03	0.61

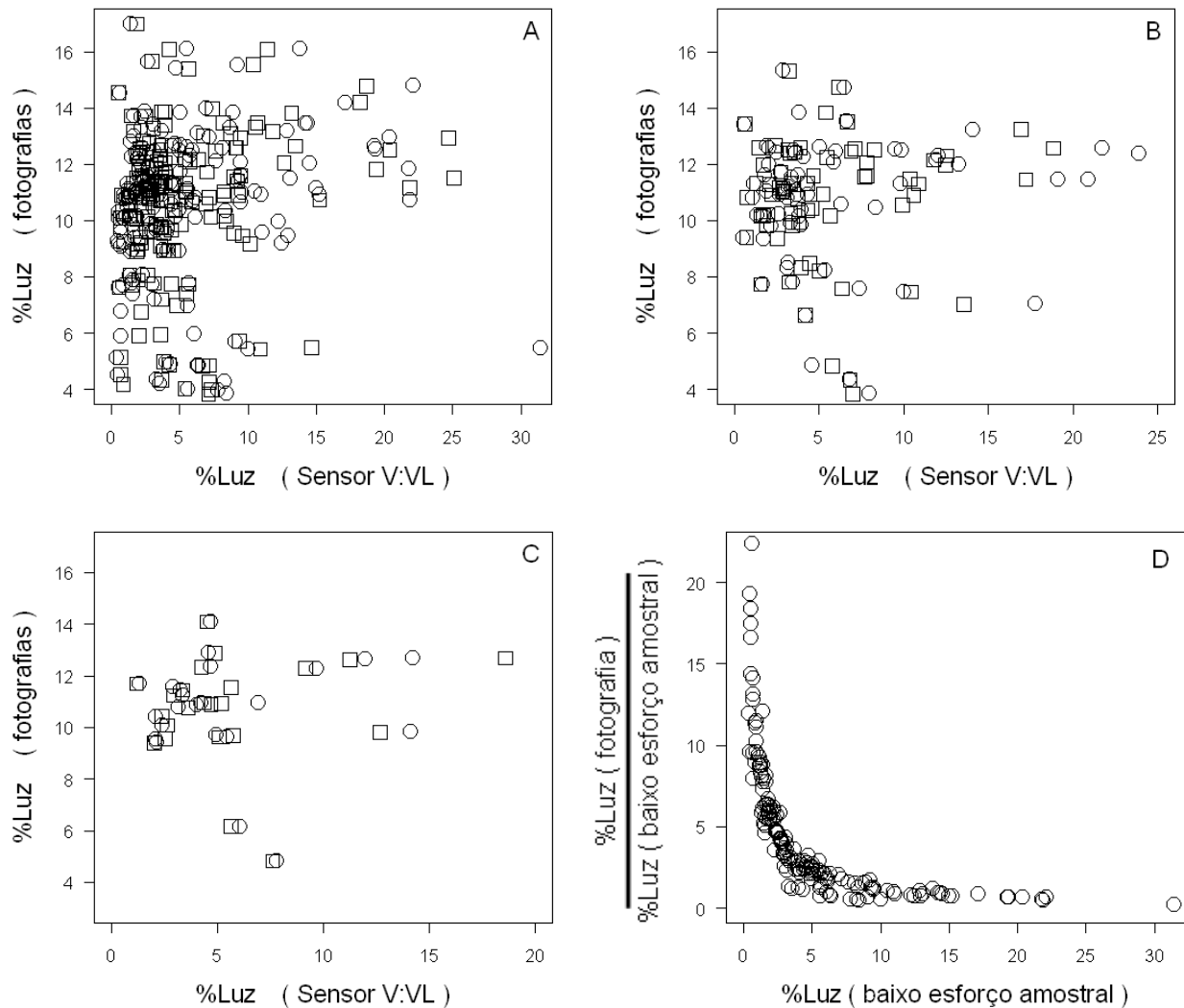


Figura 6. Percentuais de luz estimados com base nas fotografias hemisféricas e nas medidas do sensor v:vl. Os círculos representam as medidas através do sensor com o baixo esforço amostral e os quadrados as medidas com o alto esforço amostral. (A) Amostras pequenas. (B) Amostras intermediárias. (C) Amostras grandes. (D) Diferença entre as técnicas de estimativas de luz (somente nas amostras pequenas) em função dos percentuais de luz estimados através do sensor com o baixo esforço amostral.

Como os resultados anteriores indicaram ausência de relação entre as fotografias e as medidas de sensor e forte relação entre o alto e o baixo esforço amostral, fizemos os próximos testes somente com as medidas de sensor com o baixo esforço amostral (Anexo A). A relação entre a luz e a topografia, testada através da regressão linear múltipla tendo a altitude e inclinação como variáveis predictoras, não é maior do que a esperada ao acaso, tanto para os valores médios de luz ($F_{2,20} = 0.18$; $p = 0.84$), quanto para a variação da luz ($F_{2,20} = 0.90$; $p = 0.42$).

Em relação às características bióticas, o número de indivíduos ocupando o sub-bosque não esteve relacionado com os valores médios ($F_{1,21} = 0.00$; $p = 0.97$) e de variação da luz ($F_{1,21} = 0.84$; $p = 0.37$). Por outro lado, embora de efeito não significativo, houve uma leve tendência do percentual médio de luz diminuir conforme aumenta a biomassa arbórea da parcela ($F_{1,21} = 1.91$; $p = 0.18$) (Figura 7 A) e um efeito significativo da biomassa sobre a variação da luz ($F_{1,21} = 12.59$; $p < 0.01$) (Figura 7 B). Assim, a variação da luz é maior em parcelas com maior menor biomassa. Tanto a média como a variação da luz tendem a diminuir conforme aumenta a biomassa arbórea.

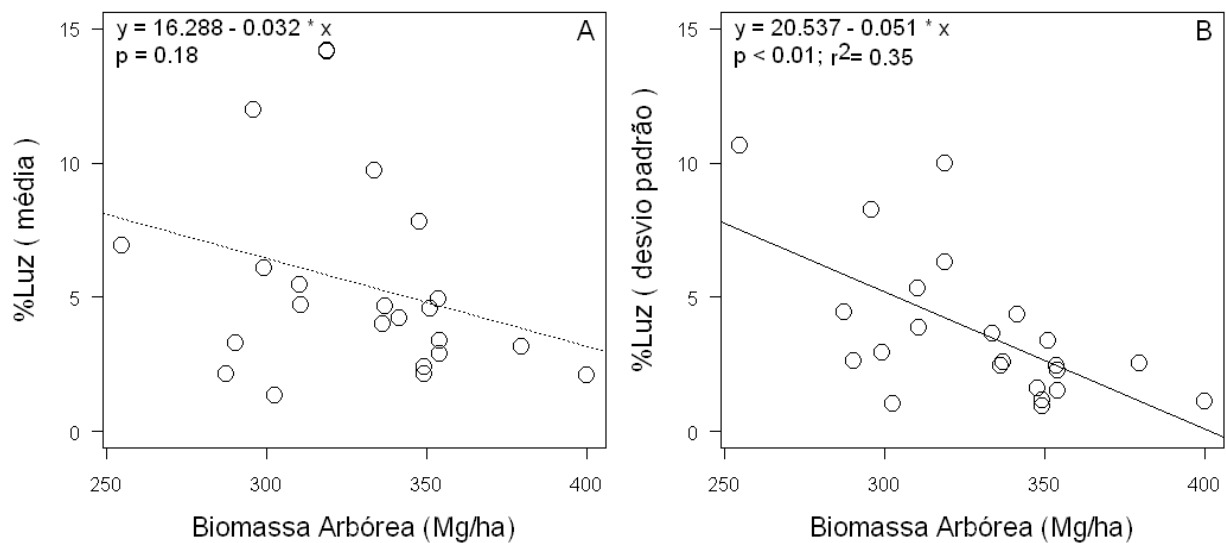


Figura 7. Relação entre o percentual de luz e a biomassa em 23 parcelas na Reserva Florestal Ducke. (A) O percentual médio de luz em função da biomassa e (B) o percentual médio de variação (desvio padrão) em função da biomassa.

DISCUSSÃO

Modelo de conversão da razão V:VL em percentual de luz difusa

Os dados utilizados para extrair as constantes da regressão para converter as medidas da razão V:VL, das parcelas em percentual de luz difusa, tiveram menor ajuste ao modelo do que os encontrados na floresta tropical da Estação Biológica de La Selva, Costa Rica (97.2%, Capers e Chazdon 2004). Em La Selva, esses autores utilizaram 178 medidas tomadas sob condições climáticas idênticas e encontraram que os valores da razão V:VL têm melhores ajustes em amostras abaixo de 2% de luz. Na RFD, utilizamos 416 medidas, o que aumenta as chances de

localizar as amostras com maiores quantidades de luz, infrequentes na paisagem (Clark et al. 1996), e que tendem a ter menor ajuste, conforme encontrado por Capers e Chazdon (2004). Além disso, a maior dispersão dos dados pode estar relacionada à variação na densidade das nuvens (Chazdon et al 1996) que ocorreu durante as medidas utilizadas para elaborar o modelo de conversão. Portanto, um maior número de amostras, associado com a possível variação na densidade das nuvens, tornou os dados deste estudo menos ajustados ao modelo de conversão. De toda forma, dado o prolongado tempo de amostragem nas parcelas, as condições de céu nublado devem ter variado e, por isso, um modelo que englobe toda a variação naturalmente encontrada é mais adequado no presente estudo.

Os valores percentuais de luz estão relacionados com o esforço amostral?

A forte relação entre as medidas do baixo e alto esforço amostral indica que um maior número de medidas altera pouco o valor médio de luz por parcela. Entretanto, distintos esforços amostrais podem apresentar médias distintas em ambientes específicos, tais como aqueles que possuem altos valores de luminosidade (> 8%) que podem ser amostras associadas com as pequenas clareiras. Dentro das clareiras, a variação da luz ocorre de forma contínua e sua disponibilidade é maior no centro da clareira e tende a diminuir do centro para a borda da clareira (Chazdon et al 1996). Assim, várias medidas ao longo de ambientes mais luminosos, como as clareiras, diminuem o valor médio de luz. Nosso estudo sugere que a comparação entre o percentual médio de luz de diferentes florestas tropicais pode ser feita independentemente do tamanho das amostras testadas neste estudo.

As medidas indiretas de luz são relacionadas com as medidas diretas?

A interpretação humana é necessária no processamento das imagens oriundas das fotografias hemisféricas (Chazdon e Field 1987; Frazer et al 2001) e os estudos que validaram as fotografias como estimadores confiáveis da luz utilizaram poucas amostras escolhidas de forma arbitrária (Chazdon e Field 1987; Rich et al. 1993, Roxburgh e Kelly 1995). A combinação entre poucas amostras, critérios arbitrários de seleção dos locais e a subjetividade no processamento das imagens facilita a obtenção de uma relação enviesada entre os métodos. Contudo, muitas amostras (166 nas amostras pequenas) escolhidas sistematicamente não mostraram qualquer relação entre as estimativas de luz feitas com as fotografias ou com o sensor V:VL, mesmo em ambientes mais luminosos, independente do tamanho e esforço amostral das medidas diretas.

Intuitivamente, espera-se que as florestas maduras, secundárias e manejadas tenham médias distintas de luz e que a abertura do dossel seja relacionada com a radiação fotossinteticamente ativa. No entanto, estudos empíricos que mediram a luz de forma direta não encontraram uma relação maior do que a esperada ao acaso, tanto na comparação entre estádios sucessionais (Nicotra et al 1999) e abertura do dossel é RFA (Williams-Linera 2003). Assim, a distribuição de luz nas florestas tropicais parece estar desassociada das percepções intuitivas e das medidas oriundas das fotografias hemisféricas. Embora existam evidências consistentes da limitação das medidas indiretas de luz feitas no sub-bosque das florestas tropicais, estudos recentes ainda optaram por essa alternativa (p. ex. Zuquim et al 2009, Ruguer et al. 2009) e tal limitação coloca em dúvida a real contribuição dos estudos de longo prazo que avaliam a resposta da assembléia de plantas a essas medidas (Ruguer et al. 2009).

A luz pode ser predita pela topografia e estrutura da vegetação?

A altitude e inclinação variam de forma contínua nas florestas tropicais e assim foram tratadas neste estudo. Considerar todo o gradiente de variação da luz em relação à topografia é mais apropriado para determinar se existem padrões espaciais de variação que possibilitem o entendimento dos processos biológicos associados à luz. Nós não encontramos outros estudos que tenham analisado a luz e a topografia de forma contínua, o que limita a comparação com os resultados deste estudo. Em outros estudos, essas variáveis foram categorizadas, de forma não padronizada entre os estudos, e explicaram parte da variação na quantidade e tamanho de clareiras no ambiente florestal (Kapos et al. 1990; Clark et al. 1996; Gale 2000, Palmiotto et al. 2004). Porém, os resultados são amplos e não convergem a uma categoria topografia na qual as clareiras ocorreriam em maior proporção.

Gale (2000) encontrou uma maior freqüência de pequenas clareiras nos platôs e de grandes clareiras na posição entre o alto e o cume da inclinação. Por outro lado, Homeier et al. (2010) encontraram que a abertura do dossel diminui dos terrenos mais elevados para os menos elevados, enquanto que Palmiotto et al. (2004) encontraram uma maior proporção de clareiras nos vales. Além disso, existem estudos que sugerem uma maior ocorrência de clareiras em terrenos mais inclinados (Oldeman 1978 *apud* Palmiotto et al. 2004; Clark et al. 1996). Entretanto, medidas diretas da luz evidenciaram que a radiação fotossinteticamente ativa não é relacionada de forma significativa com a abertura do dossel (Linera-Williams 2003).

A inconsistência entre os resultados pode refletir a falta de padronização entre as categorias topográficas, a subjetividade conceitual do termo clareiras e a dificuldade prática de

sua delimitação na floresta. A dificuldade de se delimitar uma clareira é refletida em sua mudança conceitual ao longo do tempo (Brokaw 1982, Brokaw et al. 2004) e na utilização de mais de uma definição no mesmo estudo (Kapos et al. 1990; Gale 2000; Palmiotto et al. 2004). Em relação às divergências que circundam as posições topográficas e a ocorrência de clareiras, a falta de consistência no padrão observado entre os estudos pode ser decorrente das particularidades inerentes a cada floresta ou em razão do processo dinâmico de formação e fechamento das clareiras. No presente estudo, não detectamos nenhum padrão espacial de distribuição da luz associado à altitude e inclinação. Isto indica que em média, a quantidade de luz que chega ao sub-bosque da floresta não é associada com a topografia, considerada de forma contínua, ao contrário do que foi sugerido em estudos anteriores que usaram categorias topográficas e uma categorização simplificada da luz em clareiras e não-clareiras.

De forma semelhante, os valores médios de luz não estiveram relacionados com a biomassa. Este resultado foi obtido através de 23 amostras e não corroborou a hipótese que a quantidade de luz tenderia a ser menor em áreas com maior biomassa. Entretanto, embora o efeito não tenha sido significativo, existe uma tendência do percentual de luz diminuir conforme aumenta a biomassa da área. Alternativamente, um teste com um número maior de amostras pode corroborar esse resultado ou realçar essa tendência e evidenciar o efeito da biomassa arbórea na disponibilidade média de luz. Por outro lado, existe uma tendência significativa da variação da luz ser menor em terrenos com maior biomassa arbórea.

A frequência de amostras com menos que 1% de luz é maior em florestas maduras do que em florestas secundárias e, por isso, a variação na quantidade de luz é menor naquelas florestas (Nicotra et al. 1999). Porém, conforme os resultados deste estudo, em uma mesma floresta madura há uma forte tendência das áreas com menor biomassa terem uma maior variação na quantidade de luz que chega ao sub-bosque. Na floresta da RFD, a maior parte da variação da biomassa arbórea está associada com a textura do solo e, como efeito, a biomassa da área tende a aumentar conforme a concentração de areia diminui e o teor de argila aumenta (Castilho et al. 2006). Em solos com maior concentração de argila, as árvores que morrem geralmente permanecem ancoradas ao chão, diminuindo a formação de clareiras nesses ambientes (Gale e Barfod 1999). Dessa forma, a maior estabilidade nas condições de luz ao longo de grandes amostras contínuas da floresta (no caso, 250 m) foi condicionada ao aumento da biomassa e, provavelmente, a menor frequência de tombamento das árvores em ambientes com maiores proporções de argila.

Na Amazônia Central, a textura do solo é fortemente relacionada à altitude do terreno (Chauvel 1987). Dentro de uma mesma região, a proporção de areia no solo tende a ser maior nas áreas mais baixas (Luizão et al. 2004) e a proporção de árvores mortas e tombamento tendem a ser maior em áreas com maiores proporções de areia (Palmiotto et al. 2004, Toledo 2009). Além disso, os solos arenosos favorecem o tombamento das árvores (Gale e Barfod 1999, Toledo 2009) e possivelmente a formação de clareiras. Assim, uma associação entre a maior proporção de árvores mortas, a susceptibilidade de queda em terrenos mais arenosos e a tendência da biomassa arbórea ser menor em terrenos mais baixos estão de acordo com a maior imprevisibilidade da quantidade de luz em parcelas com menor biomassa.

CONCLUSÕES

A fotografia hemisférica é um método ineficiente para estimar os valores de luz no sub-bosque das florestas tropicais. Os estudos que utilizaram essa técnica fundamentam outros estudos e tais resultados refletem a atual inconsistência teórica em relação à distribuição da luz na paisagem. Por outro lado, o Sensor V:VL é uma técnica confiável para medir a luz no sub-bosque das florestas tropicais e seus resultados são objetivos e comparáveis. Os valores de luz são semelhantes entre as amostras de diferentes tamanhos e, por isso, é possível comparar à média e o desvio de diferentes florestas em amostras que variam de um ponto no espaço a 250 metros. Por outro lado, um alto esforço de amostragem de luz não acrescenta qualquer informação adicional em relação ao baixo esforço amostral e, portanto, seu custo-benefício é baixo.

O percentual de luz que chega ao sub-bosque não foi predito pela topografia e tampouco pelo número de árvores ocupando o sub-bosque. No entanto, a variação da luz pode ser predita pela biomassa. As áreas que possuem maior biomassa arbórea viva acima do solo possuem condições de luz espacialmente mais homogêneas enquanto que o percentual de luz em áreas com menor biomassa é espacialmente imprevisível. Devido a essa amplitude de variação, processos fisiológicos relacionados à disponibilidade de luz podem ser mais variados nessas áreas e deve ser considerado nos estudos que categorizam os ambientes florestais.

AGRADECIMENTOS

Aos pesquisadores Bruce Nelson, José Luís Camargo, Rita Mesquita, Robin Chazdon, Scott Saleska e José Júlio de Toledo pelas contribuições durante a elaboração deste estudo. Aos projetos PIRE e LBA pelo suporte técnico e financeiro. Ao CNPq pela bolsa de estudo. Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto Nacional de pesquisas da Amazônia pela formação científica e apoio logístico. Ao PPBio pelo fornecimento de uma parte dos dados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anderson, M.C. 1964 Studies of the woodland light climate: The photographic computation of light conditions. *The Journal of Ecology*, 52: 27-41.

Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 14: 158-160.

Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66: 682-687.

Brokaw, N.; Fraver, S.; Grear, J.S.; Thompson, J.; Zimmerman, J.K.; Waide, R.B.; Everham III, E.M.; Hubbell, S.P.; Foster, R.B. 2004. Disturbance and canopy structure in two tropical forests, p. 177-194. In: Losos, E.C.; Leigh, E.G. (Eds.). *Tropical forest diversity and dynamism – findings from a large-scale plot network*, Smithsonian Tropical Research Institute, University of Chicago Press, USA

Capers, R.S. e Chazdon, R.L. 2004. Rapid assessment of understory light availability in a wet tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 123: 177-185

Castilho, C.V. 2004. *Variação espacial e temporal da biomassa arbórea viva em 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Tese de doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Brasil. 72 pp.

- Castilho, C.V.; Magnusson, W.E.; Araújo, R.N.O.; Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Lima, A.P.; Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234: 85–96.
- Chazdon, R.L. e Field, C.B. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia*, 73: 517–523.
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W.; Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments, p. 5-55. In: Mulkey, S.S.; Chazdon R.L.; Smith, A.P. (eds). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, USA.
- Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R.; 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43: 234-241.
- Clark, D.B.; Clark, D.A.; Rich, P.M.; Weiss, S.; Oberbauer, S.F. 1996. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Can. J. For. Res.* 26: 747-757.
- Clark, D.B.; Olivas, P.C.; Oberbauer, S.F.; Clark, D.A.; Ryan, M.G. 2008. First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest Leaf Area Index, a key driver of global primary productivity. *Ecology Letters*, 11: 163-172.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302–1309.
- Costa F.R.C.; Magnusson, W.E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity – the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza e Conservação*, 8: 3-12.
- Costa, F.R.C. 2006. Mesoscale gradients of herb richness and abundance in Central Amazonia. *Biotropica*, 38: 711–717.
- Denslow, J.S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological Applications*, 5: 962-968.
- Frazer, G.W.; Canham, C.D.; Lertzman, .K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs. Copyright 1999: Simon Fraser University, Burnaby, BC, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, USA.

- Frazer, G.W.; Fournier, R.A.; Trofymow, J.A.; Hall, R.J. 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology*, 109: 249-263.
- Gale, N. 2000. The relationship between canopy gaps and topography in a western Ecuadorian Rain Forest. *Biotropica*, 32: 653–661.
- Gale, N.; Barfod, A.S. 1999. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 15:415-436.
- Homeier, J.; Breckle, S.W.; Günter, S.; Rollenbeck, R.; Leuschner, C. 2010. Tree diversity forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in species-rich Ecuadorian Montane Rain Forest. *Biotropica*, 42: 140-148
- Hubbell, S.P.; Foster, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a Neotropical forest, p. 77-95. In: Crawley, M.J. (Ed.). *Plant ecology*, Blackwell Scientific, Oxford, Inglaterra.
- Hubbell, S.P.; Foster, R.B.; O'Brien, S.T.; Harms, K.E.; Condit, R.; Weschler, B.; Wright, S.J.; Loo de Lao, S. 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283: 554–557.
- Kapos, V.; Pallant, E. Bien, A.; Freskos, S. 1990. Gap frequencies in lowland rain forest sites on contrasting soils in Amazonian Ecuador. *Biotropica*, 22: 218-225.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos, RIMA Editora, 531p.
- Lieberman, M.; Lieberman, D.; Peralta, R. 1989. Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology*, 70: 550-552.
- Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S.; Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a Central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10: 592-600.
- Magnusson, W.E. Lima, A.P.; Luizão, R.C.C.; Luizão, F., Costa, F.R.C.; Castilho, C.V.; Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5: 1-6.

Martini, A.M.Z.; Santos, F.A.M.; Prado, P.I.E.; Jardim, J.G. 2007. Community structure of vascular plants in treefall gaps and fire-disturbed habitats in the Atlantic rainforest, southern Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de botânica*, 30: 303-313.

Montgomery, R.A. 2004. Effects of understory foliage on patterns of light attenuation near the Forest Floor. *Biotropica*, 36: 33-39.

Montgomery, R.A.; Chazdon, R.L. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology*, 82: 2707-2718.

Montgomery, R.A.; Chazdon, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131: 165–174.

Newton, A.C. 2010. *Forest Ecology and Conservation - A handbook fo techniques*. Londres, Inglaterra. 454 pp.

Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L.; Iriarte, S.V.B. 1999 Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80: 1908-1926.

Oldeman, R.A.A. 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest, p. 535-560. In: Tomlinson, P.B. e Zimmermann, M.H. (Eds.). *Tropical trees as living systems*, Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

Oliveira, M.L.; Baccaro, F.B.; Braga-Neto, R.; Magnusson, .W.E. 2008. *Reserva Ducke: a biodiversidade amazônica através de uma grade*. Manaus, Brasil. 166 pp.

Palmiotto, P.A.; Vogt, .A.; Ashton, M.S.; Ashton, P.S.; Vogt, D.J.; LaFrankie, J.V.; Semui, H.; Lee, H.S. 2004. Linking canopy gaps, topographic position, and edaphic variation in a tropical rainforest: implications for species diversity, p. 195-220. In: Losos, E.C.; Leigh, E.G. (Eds.). *Tropical forest diversity and dynamism – findings from a large-scale plot network*, Smithsonian Tropical Research Institute, University of Chicago Press, USA.

Parent S.; Messier, C. 1996. A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a Forest canopy. *Can. J. For .Res.* 26: 151:154.

PPBio – Programa de Pesquisas em Biodiversidade (<http://ppbio.inpa.gov.br/Port/>).

R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.rproject.org>.

Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L. 1999. *Flora da Reserva Ducke - guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. INPA/DFID, Manaus, Brasil.

Rich, P.M.; Clark, D.B.; Clark, D.A.; Oberbauer, S.F. 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and forest meteorology*, 65: 107–127.

Roxburgh e Kelly 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology*, 19: 213–217.

Rüger, N. Huth, A. Hubbell, S.P.; Condit, R. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology*, 97: 1360:1368.

Schnitzer, S.A.; Carson, W.P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology*, 82: 913-919.

Smith, A.P.; Hogan, K.P.; Idol, J.R. 1992 Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica*, 24: 503-511.

Toledo, J.J. 2009. *Influência do solo e topografia sobre a mortalidade de árvores e decomposição de madeira em uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Brasil. 75 pp.

Venâncio e Rodrigues 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern, Brazil. *Plant Ecology*, 163: 51-62.

Warton, D.I.; Wright, I.J.; Falster, D.S.; Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biol. Rev.*, 81: 259–291

Whitmore, T.C.; Brown, N.D.; Swaine, M.D.; Kennedy, D.; Goodwin-Bailey, C.I.; Gong, W.K. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 131-151.

Williams-Linera, G. 2003 Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a Tropical Montane Cloud Forest. *Biotropica*, 35: 28-36.

Zuquim, G.; Costa, F.R.C.; Braga-Neto, R. 2009. Distribution of pteridophyte communities along environmental gradients in central Amazonia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 18: 151–166.

Anexo A: valores percentuais de luz (média e desvio padrão) obtidos nas 23 parcelas amostras na Reversa Florestal Ducke e os valores das variáveis utilizadas nos testes.

Parcela	Fatores abióticos (Topografia)		Fatores bióticos		%Luz (Sensor V:VL – baixo esforço)	
	Altitude (m)	Inclinação (°)	Número de árvores	Biomassa arbórea (Mg/ha)	Média	Desvio Padrão
LO3-05	82	12.1	330	318.6	14.1	10.0
LO3-15	62	8.3	488	302.3	1.3	1.0
LO3-25	54	10.7	494	318.6	14.2	6.3
LO3-35	55	10.4	190	310.1	5.5	5.3
LO3-45	89	9.7	270	400.0	2.1	1.1
LO3-55	75	22.3	481	349.2	2.4	1.1
LO3-75	51	4.2	496	295.7	12.0	8.2
LO4-05	47	1.9	193	337.0	4.7	2.6
LO4-15	55	9.5	226	254.7	6.9	10.6
LO4-25	100	7.0	351	336.3	4.0	2.5
LO4-35	105	4.5	374	310.5	4.7	3.8
LO4-45	99	1.7	428	351.0	4.6	3.4
LO4-55	92	0.7	371	353.4	4.9	2.5
LO4-65	67	11.3	417	299.0	6.1	2.9
LO4-75	89	1.0	399	347.6	7.8	1.6
LO5-15	94	10.3	249	333.5	9.7	3.7
LO5-25	74	9.5	324	353.9	2.9	1.5
LO5-35	103	0.8	321	341.4	4.2	4.3
LO5-45	95	3.7	429	353.9	3.4	2.3
LO5-55	61	4.7	390	290.1	3.3	2.6
LO5-65	91	2.3	354	379.6	3.2	2.5
LO5-75	39	18.8	434	287.2	2.2	4.4
LO8-25	64	10.2	470	349.0	2.1	0.9

CONCLUSÕES

A fotografia hemisférica é um método ineficiente para estimar os valores de luz no sub-bosque das florestas tropicais. Os estudos que utilizaram essa técnica fundamentam outros estudos e tais resultados refletem a atual inconsistência teórica em relação à distribuição da luz na paisagem. Por outro lado, o Sensor V:VL é uma técnica confiável para medir a luz no sub-bosque das florestas tropicais e seus resultados são objetivos e comparáveis. Os valores de luz são semelhantes entre as amostras de diferentes tamanhos e, por isso, é possível comparar à média e o desvio de diferentes florestas independente do tamanho da amostra. Por outro lado, o esforço alto esforço não apresenta qualquer informação adicional em relação ao baixo esforço amostral e, portanto, a sua aplicação não é recomendada.

Os valores de luz que chega ao sub-bosque não foram preditos pela topografia e tampouco pelo número de árvores ocupando o sub-bosque. No entanto, a variação da luz pode ser predita pela biomassa. As áreas que possuem maior biomassa arbórea viva acima do solo possuem condições de luz espacialmente mais homogêneas enquanto que o percentual de luz em áreas com menor biomassa é espacialmente imprevisível. Devido essa amplitude de variação, processos fisiológicos relacionados à disponibilidade de luz podem ser mais variados nessas áreas e deve ser considerado nos estudos que categorizam os ambientes florestais.