

**MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO – MCTI**  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**

**ESTRUTURA DO DOSSEL E SAZONALIDADE DO ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR EM  
AMBIENTES DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL, COM USO DO  
LIDAR PORTÁTIL TERRESTRE**

**DIOGO MARTINS ROSA**

**Manaus, Amazonas**

**Junho, 2016**

DIOGO MARTINS ROSA

**ESTRUTURA DOSSEL E SAZONALIDADE DO ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR EM  
AMBIENTES DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL, COM USO DO  
LIDAR PORTÁTIL TERRESTRE**

**Orientador:** Dr. Bruce Walker Nelson

**Coorientadora:** Dra. Juliana Schietti de Almeida

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, do Instituto de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

**Manaus, Amazonas**

**Junho, 2016**

**RELAÇÃO DA BANCA JULGADORA**

<b>ITEM</b>	<b>NOME</b>	<b>IES</b>	<b>E-mail</b>
<b>1</b>	Eliane Gomes Alves	INPA-ATTO	<elianegomes.alves@gmail.com>
<b>2</b>	Giordane Augusto Martins	INPA-ATTO	<giordanemartins@gmail.com>
<b>3</b>	José Reginaldo Hughes Carvalho	UFAM	<reginaldo@icomp.ufam.edu.br>



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**

**DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA**

Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado de **DIOGO MARTINS ROSA** aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 13 de Junho de 2016.

Aos treze dias do mês de Junho de 2016, às 09h00min, na Sala de Aula do Programa de PG em Ciências de Florestas Tropicais, PPG-CFT, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: **"Estrutura do dossel e sazonalidade do índice de área foliar em ambientes de terra firme na amazônia central, com uso do lidar portátil terrestre"** em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA) como parte final de seu trabalho para a obtenção do título de **MESTRE EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS**, área de concentração em *Manejo Florestal*. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: ELIANE GOMES ALVES (INPA), GIORDANE AUGUSTO MARTINS (INPA) e JOSÉ REGINALDO HUGHES CARVALHO (UFAM). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dr. Bruce Walker Nelson (orientador (a)-INPA), deu início à sessão convidando os senhores membros e o (a) Mestrando (a) a tomarem seus lugares e informou sobre os procedimentos a serem observados para o prosseguimento do exame. A palavra foi, então, facultada ao (à) Mestrando (a) que apresentou uma síntese do seu estudo e respondeu às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Depois da apresentação e arguição, a referida Banca Examinadora se reuniu e decidiu por

A sessão foi encerrada às 11:18 e, para constar eu, Valdecira Azevedo, Secretária do PPG-CFT lavrei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora. Em Manaus (AM), 13 de Junho de 2016.

Banca Examinadora:

Dr(a) ELIANE GOMES ALVES

Aprovado(a)  Reprovado(a)

*Eliane Gomes Alves*

Dr(a) GIORDANE AUGUSTO MARTINS

Aprovado(a)  Reprovado(a)

*Giordane Augusto Martins*

Dr(a) JOSÉ REGINALDO H. CARVALHO

Aprovado(a)  Reprovado(a)

*José Reginaldo H. Carvalho*

Dr. Bruce Walker Nelson  
Presidente da Banca

Dr. José Francisco de C. Gonçalves  
Coordenador do PPGCFT

**José Francisco de C. Gonçalves**  
Coord. do Programa de Pós-Graduação  
em Ciências de Florestas Tropicais/INPA  
PD. Nº 258/2014

R788 Rosa, Diogo Martins  
Estrutura do dossel e sazonalidade do índice de área foliar em ambientes de terra firme na Amazônia Central, com uso do LiDAR portátil terrestre /Diogo Martins Rosa. --- Manaus: [s.n.], 2016.  
52 f.: il.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2016.  
Orientador: Bruce Walker Nelson  
Coorientadora: Juliana Schietti de Almeida  
Área de concentração: Ciências de Florestas Tropicais.

1. Floresta Tropical. 2. Fenologia foliar. 3. Toposequência. I. Título.

CDD 634.9

**Sinopse:**

Avaliou-se a estrutura, distribuição e sazonalidade da densidade de folhas no dossel em quatro ambientes de terra firme (platô, vertente superior, campinarana alta, baixio) na Amazônia Central em um ano de *El Niño* (2015/2016). Atributos como altura, rugosidade e abertura do dossel, densidade e o índice de área foliar foram estimados mensalmente durante 13 meses, com uso do sistema LiDAR portátil terrestre.

**Palavras-chave:** 1.Floresta tropical. 2.Fenologia foliar. 3.Toposequência.

## Agradecimentos

Deus por tudo.

Aos meus grandes orientadores Dr. Bruce Nelson e Dra. Juliana Schietti.

À minha família pelo apoio e incentivo.

À minha namorada Scarlett I. Ayres Moura pelo apoio, ajuda e incentivo.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA/MCTI) e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais (CFT) pela oportunidade.

Ao suporte do projeto de pesquisa “*Understanding the Response of Photosynthetic Metabolism in Tropical Forests to Seasonal Climate Variations*” financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM), no âmbito do experimento *Green Ocean Amazon* (GOAmazon).

À FAPEAM pela bolsa de pesquisa.

Ao Programa e a equipe do Projeto de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA/INPA) pela área de estudo e apoio logístico.

Ao Laboratório de Manejo Florestal (LMF/INPA) pelo apoio e suporte inicial.

Ao Laboratório Temático de Solos e Plantas (LTSP) do INPA pela análise de solo.

Ao Dalton Valle que me ajudou durante todo o projeto: planejamento, implementação e coleta dos dados.

Ao grande apoio do Danilo Almeida com a análise dos dados e ensinamentos com o “R”.

Aos grandes mateiros que me ajudaram em campo Antônio, José Edmilson e Lucas.

Aos amigos(as) do INPA: João Ceron, Victor Hardt, Nathan, Saine Fortes, Diego Aguiar, Diego Desconci, Aline Pontes, Maquella Garcia, Alexandre Brunello, Axa Simões e a toda turma CFT/2014.

**OBRIGADO!**

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS .....</b>	<b>VIII</b>
<b>LISTA DE TABELAS.....</b>	<b>IX</b>
<b>RESUMO .....</b>	<b>X</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>XI</b>
<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>12</b>
<b>2. OBJETIVOS .....</b>	<b>15</b>
2.1. Objetivo Geral:.....	15
2.1. Objetivos Específicos:.....	15
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>15</b>
3.1. Área de estudo.....	15
3.2. Delimitação dos ambientes e alocação dos transectos .....	18
3.4. Sistema LiDAR portátil terrestre .....	20
3.4.1. Processamento e análise dos dados .....	21
3.4.2. Erros e saturação nas estimativas de LAD e LAI .....	24
3.5. Análises estatísticas.....	25
<b>4. RESULTADOS .....</b>	<b>26</b>
4.1. Estrutura do dossel .....	26
4.2. Distribuição da densidade de área foliar .....	29
4.3. Variação temporal e distribuição do LAI .....	31
<b>5. DISCUSSÃO .....</b>	<b>35</b>
5.1. Estrutura vertical do dossel.....	35
5.2. Sazonalidade do índice de área foliar.....	37
5.2.1. Padrão sazonal da dinâmica foliar nos estratos do dossel florestal.....	40
<b>6. CONCLUSÃO.....</b>	<b>41</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>42</b>
<b>APÊNDICE A – Tabela S1 – Comparação de valores de índice de área foliar (LAI) obtidos com diferentes métodos e sítios na Amazônia Brasileira.....</b>	<b>50</b>
<b>APÊNDICE B – Figura S1 – Gráficos das métricas de abertura de dossel para os 24 transectos durante os 13 meses (15-03: março/2015 a 16-03: março/2016). (a) proporção de <i>skycshots</i>, Fração sem vegetação (gap fraction) (b) com limiar de 10m e (c) de 15m. Linhas sólidas são as médias e as barras de erros são os intervalos de confiança a 95% (IC, 95%).....</b>	<b>51</b>
<b>APÊNDICE C – Figura S2 – Variação mensal da média do índice de área foliar por estratos de cada ambiente. (a, b) Linhas sólidas são do dossel superior (0-5 e 0-10m de profundidade), gráficos no painel superior. (c, d) Linhas tracejadas são do sub-bosque (1-6 e 1-11m), gráficos painel inferior. O eixo y foi padronizado com amplitude igual a <math>0.2\text{m}^2\text{m}^{-2}</math> para todos os gráficos. ....</b>	<b>52</b>

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização da área de estudo (próximo a torre k34) e na imagem Landsat-8/OLI (R6/G5/B4, Julho/2014) com os transectos dos ambientes que foram amostrados neste estudo na Reserva Cuieiras, Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF-2) do INPA, Manaus-AM. .... 16
- Figura 2.** Comparação, no sítio de estudo, do ano 2015 (cinza) com a média  $\pm$  1 DP de 17 anos (branco) para a precipitação mensal (a), e para o CWD -- déficit hídrico mensal acumulado (Malhi et al., 2009) (b). TRMM = *Tropical Rainfall Measuring Mission*; GPM = *Global Precipitation Measurement*. .... 17
- Figura 3.** Localização dos 24 transectos distribuídos pelos quatro ambientes da topossequência, dentro representando os ambientes encontrados no “footprint” da torre de micrometeorologia do LBA (k34). A imagem de fundo ilustra as classes de Altura Sobre a Drenagem Local (ASDL), utilizadas para identificar os ambientes. .... 19
- Figura 4.** Textura do solo (areia total, silte e argila) para o gradiente ambiental. Amostras compostas obtidas aos 25cm de profundidade, próximos aos transectos dos ambientes. As análises de granulometria seguiram o método da pipeta da EMBRAPA (1997). Foram 14 amostras para cada ambiente. As barras de erros são os intervalos de confiança a 95% ..... 19
- Figura 5.** Sistema LiDAR portátil terrestre: sensor LiDAR (a), computador (*Toughbook*) (b) sistema completo e operadores (c). .... 21
- Figura 6.** Estimativa de densidade de área foliar de um voxel aumenta exponencialmente com a fração de pulsos que entram na base de um voxel e que retornam ao sensor como uma medida de distância do último retorno. A figura inserida mostra um rápido aumento na estimada do LAD, quando mais de 95% dos pulsos retornam, para  $K = 1$ . .... 23
- Figura 7.** (a) Histograma de frequência com a distribuição normal, a partir de 44 valores de LAI medida diretamente, por colheita e digitalização de todas as folhas em 44 colunas verticais sobre um “footprint” de 4.6m<sup>2</sup> em La Selva, Costa Rica (dados de Clark et al., 2008). Foi excluído um valor único alto – “outlier” - (com LAI = 12.9). O número “pequeno” de medições não permite o uso das classes mais estreitas. (b) Exemplo da saturação na detectabilidade de valores de LAI com o lidar Riegl, transformando a distribuição real (que deve ser normal) em uma distribuição truncada. Ocorrem também três ciclos de alternância de frequências baixas e altas nas classes mais altas, ainda não explicados. Os mesmos artefatos ocorrem em todos os histogramas mensais de LAI nos quatro ambientes de terra firme. .... 25
- Figura 8.** Relação entre a altura sobre a drenagem local (HAND), altura máxima (Hmax) (a) e a média (Hmean) (b) do dossel nos quatro ambientes de terra firme (n=6). Linhas sólidas são as regressões lineares. .... 27
- Figura 9.** (a) Relação entre a rugosidade do dossel e altura sobre drenagem local para os ambientes de terra firme. Linha em sólida é a regressão *loess* e a área em cinza é o intervalo de confiança a 95% da regressão. (b) Relação entre a rugosidade do dossel e a média anual do índice de área foliar dos ambientes. As barras de erros são  $\pm 1$  EPM (n=6). .... 28
- Figura 10.** Perfil de densidade de área foliar para os quatro ambientes de terra firme. Linhas sólidas são as médias de cada faixa de 1m de altura para os 150m percorridos com o sensor. A área em cinza é o intervalo de confiança a 95% (n=6). .... 30
- Figura 11.** Relação da altura sobre a drenagem local com o Índice de Shannon-Weaver (a) e o desvio padrão da densidade da área foliar (b), ambos foram utilizados para descrever a diferença da distribuição da densidade de área foliar nos ambientes de terra firme. Linhas sólidas são as regressões lineares. .... 31
- Figura 12.** Variação mensal média no índice de área foliar, precipitação e déficit hídrico de março de 2015 a março 2016 considerando os 24 transectos amostrados. (a) média mensal do índice de área foliar. Área em cinza indica o intervalo de confiança a 95% (n=24). Setas indicam



valores mensais de acréscimo (+) e decréscimo (-) em porcentagem ( $P < 0.05$ ). (b) As barras são a precipitação acumulada mensal dos 30 dias anteriores do dia 15 do mês respectivo (dados GPM). Linha tracejada é o déficit hídrico climatológico. Linhas verticais tracejadas em cinza são os limites dos períodos que foram realizados o teste de medidas repetidas de Friedman. 32

**Figura 13.** Variação mensal no índice de área foliar nas florestas de quatro ambientes de terra firme no período de março de 2015 a março de 2016. Média mensal do índice de área foliar para as florestas de (a) Platô, (b) Vertente superior, (c) Campinarana alta e (d) Baixio. Área em cinza é o intervalo de confiança a 95% ( $n=6$ ). Linhas verticais tracejadas em cinza são os limites dos períodos que foram realizados o teste de medidas repetidas de Friedman. Setas indicam valores mensais de acréscimo (+) e decréscimo (-) em porcentagem ( $P < 0.05$ ). ..... 33

**Figura 14.** Variação mensal da média do índice de área foliar por estrato nas florestas de quatro ambientes de terra firme. Gráficos no painel superior (a; b) dossel superior (0-5 e 0-10 de profundidade). Gráficos no painel inferior (c; d) sub-bosque (1-6 e 1-11m). O eixo y foi padronizado com amplitude igual a  $0.25\text{m}^2\text{m}^{-2}$ . Linha sólida é a média e a área em cinza indica o intervalo de confiança a 95% ( $n=24$ ). Sendo que os estratos superiores têm o topo do dossel (retorno correspondente a folha mais alta) como referência (topo=0) e os estratos inferiores têm como referência o chão. .... 34

**Figura 15.** Proporção do índice de área foliar por estrato (dossel superior e sub-bosque) nas florestas de quatro ambientes de terra firme. Sendo que os estratos superiores têm o topo do dossel (retorno correspondente a folha mais alta) como referência (topo = 0) e os estratos inferiores têm como referência o chão. .... 35

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Média e o desvio-padrão para as métricas de estrutura do dossel (altura máxima, média e rugosidade do dossel) para comparação entre os quatro ambientes de terra firme. ... 28

**Tabela 2.** Média e o desvio-padrão para as métricas de abertura do dossel (*skyshots*, fração sem vegetação com limiar de 10m e 15m) e o índice de área foliar (média anual), para comparação entre os quatro ambientes de terra firme. .... 29

**Tabela 3.** Média e o desvio-padrão para a diversidade da área foliar no perfil vertical (ISW – Índice de Shannon-Weaver;  $\sigma\text{LAD}$  – Desvio padrão da densidade da área foliar [ $\text{m}^2.\text{m}^{-3}$ ]), para comparação entre os quatro ambientes de terra firme. .... 31

## RESUMO

O objetivo deste estudo foi investigar as diferenças estruturais do dossel e sua variação sazonal em quatro ambientes de terra firme na Amazônia Central. Foram obtidos atributos estruturais do dossel florestal, utilizando um LiDAR tipo *rangefinder*, que fornece a distância até o último retorno de cada pulso, na frequência de 1.000 pulsos por segundo. O sensor foi orientado para cima e mantido 1m acima do chão. Foram percorridos mensalmente, em velocidade constante, seis transectos de 150m em cada um de quatro ambientes florestais (total de 900m de transecto por tipologia). Do mais alto para o mais baixo na topossequência, estes foram: platô argiloso e bem drenado; vertente superior argiloso e bem drenado; vertente inferior com areia branca (campinarana); e faixa ripária sazonalmente encharcada sobre areia branca (baixio). O perfil de estrutura de cada transecto foi representado por uma nuvem bidimensional contendo a posição (x, z) de ~345.000 últimos retornos. Os principais atributos extraídos foram: (1) a altura máxima em cada intervalo de 1m horizontal; (2) a média e o desvio padrão (rugosidade) destas 150 alturas máximas por transecto; (3) a abertura do dossel; (4) perfis verticais da densidade de área foliar (LAD); (5) a fração do índice de área foliar (LAI) que é contida nos 5m e nos 10m de dossel superior e nos 6m e 11m de altura no sub-bosque; e (6) o LAI médio de cada transecto e de cada intervalo de 1m horizontal, este último para avaliar histogramas de frequência. Do ambiente ripário em direção ao platô, a altura e a rugosidade do dossel aumentam. O perfil vertical da densidade de área foliar mostrou-se bimodal em todos os ambientes, com uma concentração de folhas no sub-bosque e outra no dossel superior. A concentração das folhas em uma faixa específica de altura no dossel superior se atenua gradualmente do baixio para o platô, o que é consistente com o aumento de rugosidade. O sub-bosque é mais denso no baixio e menos denso na campinarana alta. Os primeiros 5m de dossel superior (abaixo do retorno mais alto em cada incremento horizontal de 1m) contêm 54-60% da área foliar da floresta. Os primeiros 10m de dossel superior contêm 79-86% da área foliar. A abertura do dossel e o LAI (médias por transecto de 150m) não variam entre os quatro ambientes. Ao longo do ano, ocorreram três mudanças significativas no LAI quando os ambientes foram analisados em conjunto. Primeiro, houve aumento de 2,9% de 15/Mar a 15/Ago/2015 (mês mais chuvoso até o primeiro mês seco); depois houve queda de 2,0% de 15/Ago a 15/Out/2015 (os meses mais secos do *El Niño* de 2015); e finalmente houve aumento de 3,7% durante a retomada das chuvas no período 15/Out/2015 a 15/Jan/2016. Entre março de 2015 e março de 2016 houve um aumento pequeno, mas significativo do LAI (3%  $\pm$ 2%). Não houve mudança sazonal do LAI no sub-bosque (1 a 6m e 1 a 11m do chão). O conjunto dos 24 transectos dos quatro ambientes, a amplitude temporal do LAI entre a menor e a maior das 13 médias mensais foi apenas 4,8%, indicando que o LAI, sozinho, teria pouca influência sobre a sazonalidade da capacidade fotossintética do dossel, mesmo neste ano de *El Niño* severo. O histograma de frequências de classes de LAI, obtido para os 900 intervalos de 1m ao longo dos seis transectos de cada ambiente, teve cauda superior truncada em todos os ambientes e todos os meses, indicando saturação na detectabilidade de valores altos de LAI. Portanto, a variação sazonal de LAI foi provavelmente subestimada. Esta saturação também pode impedir a detecção de diferenças LAI entre os ambientes.

**Palavras-chave:** 1.Floresta Tropical. 2.Fenologia foliar. 3.Topossequência.

## ABSTRACT

The objective of this study was to investigate the structural differences of the canopy and its seasonal variation in four environments of *terra firme* in the Central Amazon. Structural attributes of the forest canopy were obtained, using a rangefinder LiDAR, which provides the distance to the last return for each of 1,000 pulses per second. The sensor was aimed upwards and held 1m above the forest floor to obtain 150m long forest canopy profiles at a constant walking speed. Each of four different forest types that comprise a toposequence (catena) was profiled, with six replicates (total 900m of transect per type) at monthly intervals for a full year. From the highest to the lowest, the catena compartments were: plateau on well drained clay-loam; upper slope on well drained clay-loam; gentle lower slope on white sand (tall *campinarana* forest); and seasonally waterlogged riparian zone on white sand (*baixio* forest). For each 150m transect, the canopy structure profile was represented by a 2D point cloud containing the positions (x, z) of ~ 345,000 LiDAR last-returns. The main features extracted were: (1) top-of-canopy height in each 1m horizontal interval; (2) the mean and standard deviation (roughness) of these 150 maximum heights per transect; (3) canopy openness; (4) vertical profiles of leaf area density (LAD); (5) the fraction of the total leaf area index (LAI) contained in the highest 5m and in the highest 10m of the canopy and in the highest 6m and in highest 11m of the understory; and (6) the average LAI per transect and the LAI of each 1m horizontal interval, the latter used to construct frequency histograms. From the baser of the catena toward the plateau, top-of-canopy height and top-of-canopy roughness both increase. Vertical profiles of the leaf area density are bimodal in all four forest types, with higher concentrations of leaves in the lower understory and in the upper canopy. The upper canopy leaf density mode gradually decreases from the riparian forest toward the plateau, as expected from the increasingly irregular top-of-canopy surface. The lower understory's leaf density is greatest in the waterlogged riparian forest and lowest in the tall white-sand forest. The first 5m of upper canopy (below the highest return at each horizontal transect interval of 1m) contains 54-60% of the leaf area of the forest. The first 10m of upper canopy contain 79-86% of the leaf area. Canopy openness and the LAI (using six transect averages per forest type) do not vary between the four forest types. Over the full year, three significant changes in LAI were detected when all four forest types were lumped (repeated-measures analysis of the 24 transects per month). First, there was an LAI increase of 2.9% from 15/Mar to 15/Aug/2015 (wettest month to first dry month); then a drop of 2.0% from 15/Aug to 15/Oct (two driest months of the 2015 El Niño); and finally there was an LAI increase of 3.7% as precipitation gradually increased from 15/Oct/2015 to 15/Jan/2016. Over the full year (15/Mar/2015- 15/Mar/2016) there was a small but significant increase in the LAI ( $3\% \pm 2\%$ ). There was no seasonal change of the LAI in the understory (1 to 5/11m above the ground). When lumping all forest types, seasonal amplitude of LAI (between the smallest and largest of the 13 monthly averages) was only 4.8%, indicating that LAI alone should have little influence on the seasonality of the forest canopy photosynthetic capacity, even in a severe *El Niño* year. However, the frequency histograms of the LAI classes, obtained for 900 intervals of 1m from the six transects of each of the four forest types, had a truncated upper tail in every month, indicating saturation in the detectability of high values of LAI. Therefore, the seasonal variation of LAI was probably underestimated. Saturation may also impede detecting LAI differences between the forest types.

**Keywords:** 1.Tropical forest. 2.Leaf phenology. 3.Catena.

## 1. INTRODUÇÃO

O dossel florestal desempenha papel fundamental no entendimento das mudanças climáticas. A caracterização da estrutura do dossel é definida como “a organização no espaço e no tempo, incluindo a posição, extensão, quantidade, tipo e conectividade, dos componentes da vegetação acima do solo” (Parker, 1995). Atributos estruturais das florestas tais como altura do dossel, densidade de área foliar (LAD) e o índice de área foliar (LAI) são fundamentais para caracterizar tipologias florestais. Fornecem informações sobre estágios de sucessão florestal e complexidade (Parker and Russ, 2004; Parker et al., 2004; McMahan et al., 2015). A LAD é a área foliar que existe em um determinado volume de floresta:  $m^2$  de folhas por  $m^3$  de dossel (MacArthur and Horn, 1969). A somatória vertical dos valores de LAD corresponde ao LAI de determinado metro quadrado do solo ( $m^2$  de folhas por  $m^2$  de solo) (Watson, 1947, 1958). A quantidade de folhas no dossel, a estrutura etária destas folhas e como as folhas estão distribuídas ao longo do perfil vertical determinam a capacidade fotossintética intrínseca do ecossistema (Restrepo-Coupe et al., 2013; Wu et al., 2016).

Poucos autores mediram diretamente (método destrutivo) a densidade de área foliar e o índice de área foliar em florestas tropicais. Clark et al. (2008) encontraram um valor médio de  $6.0m^2m^{-2}$  para o LAI em La Selva, Costa Rica, com base em 45 medidas diretas. McWilliam et al. (1993) encontraram uma média de  $5.7m^2m^{-2}$  para quatro medições de LAI na Reserva Ducke, perto de Manaus-AM. Medidas diretas têm a vantagem de considerar apenas área foliar, excluindo a área de ramos, galhos e caules, que interferem nas estimativas indiretas.

A grande maioria das medições de LAI em florestas tropicais são indiretas, utilizando câmeras hemisféricas voltadas para cima (Negrón Juárez et al., 2009) ou os instrumentos LAI-2000/2200 (Li-Cor., 1992, 2010). Estes dois métodos utilizam, respectivamente, o grau de oclusão da área de céu na imagem, e o grau de atenuação da intensidade de radiação vindo do céu. Ambos, presumem que o céu tem um brilho homogêneo alto e que as folhas têm outro brilho homogêneo baixo. Estas presunções são satisfeitas durante apenas ~45 minutos de manhã cedo ou no final da tarde, ou em dias com céu totalmente nublado. Outras duas presunções são que a disposição angular das folhas é aleatória e que a distribuição espacial das folhas no dossel é também aleatória (não agrupadas em ramos, galhos e copas). Estas duas últimas presunções não são satisfeitas em florestas tropicais.

Em uma floresta de platô próximo de Santarém, Wu et al. (2016) observaram que a quantidade de folhas no dossel pouco varia ao longo do ano, enquanto a composição etária destas folhas varia fortemente com as estações. A quantidade de folhas no dossel foi estimada

de forma indireta, usando a área do dossel superior ocupada por copas com folhas e a área ocupada por copas sem folhas, monitorada com uma câmera. No entanto, a câmera não “enxerga” as variações abaixo da superfície superior do dossel.

Sensores orbitais com bandas na faixa do visível vermelho (R) e do infravermelho próximo (NIR) permitem outra forma de estimar o LAI indiretamente, através de índices de vegetação que exploram a forte refletância de folhas na faixa NIR e sua forte absorção na faixa R. No entanto, não é apenas a quantidade de folhas no dossel que afeta estes índices. A variação temporal na área do pixel ocupada por sombra, devido à mudança sazonal no ângulo de elevação solar na hora de passagem do satélite, cria um artefato sazonal no percebido verdor da floresta (Galvão et al., 2011; Morton et al., 2014). Os índices de vegetação são também afetados pela idade das folhas, tanto na escala de folha individual (Yang et al., 2014) como na escala de copas (Lopes et al., 2016).

O LAI, a LAD e outras características estruturais do perfil completo do dossel -- do chão até seu topo -- podem ser obtidas indiretamente por sensores ativos de *Light Detection and Ranging* (LiDAR), os quais medem a distância das estruturas em função do tempo percorrido entre a emissão e o retorno de um pulso de luz (Lefsky et al., 2002). O sistema LiDAR portátil terrestre é um equipamento relativamente barato e de fácil utilização (Parker et al., 2004; Riegl, 2009; Rosa, 2014). Com esse sistema é possível realizar o perfilamento da vegetação, gerando a densidade de retornos dos pulsos para todos os “voxels<sup>1</sup>” do perfil. Cada retorno de pulso tem uma posição horizontal e vertical (x, z). Com a densidade dos retornos de cada voxel, é possível estimar a distribuição da área foliar no perfil vertical e horizontal (Hardiman et al., 2011; Parker et al., 2004; Stark et al., 2012). Limitações do sistema de perfilamento terrestre com LiDAR incluem a oclusão completa de “voxels” no dossel superior e viés na estimativa de LAD em “voxels” parcialmente oclusos (Parker et al., 2004; Sumida et al., 2009; Stark et al., 2012).

A longo prazo é muito difícil estimar as respostas ecofisiológicas da floresta perante às mudanças climáticas. No entanto, os principais mecanismos modelados da superfície terrestre (e.g. sazonalidade na fotossíntese), podem ser testados observando as respostas dos sistemas florestais às variações climáticas intra-anuais (De Weirdt et al., 2012; Wagner et al., 2016). Nas florestas tropicais da Amazônia Central, durante as estações chuvosas a água é farta, mas há uma grande cobertura de nuvens reduzindo a radiação solar (luz) disponível (Restrepo-Coupe et al., 2013). Em compensação, durante a estação seca, chove menos de 100mm, porém a floresta recebe mais radiação solar (Jones et al., 2014; Bi et al., 2015; Guan et al., 2015). Nesse

---

<sup>1</sup> Voxel é um pixel tridimensional, representa um valor em um gride regular em um espaço tridimensional. O nome voxel é um neologismo com origem na mistura de palavras de "Volume" e "Pixel".

período ocorrem as maiores taxas de produção de serapilheira e renovação de folhas (Luizão, 1989; Luizão et al., 2004; Wu et al., 2016), podendo ter esse padrão alterado com influência de fortes secas (Bonaf et al., 2016).

Porém, tal comportamento pode não ser um padrão para todos os ambientes encontrados ao longo da região amazônica, e os aspectos topográficos devem ser levados em consideração. As variações sazonais e espaciais na distribuição e na idade das folhas que constituem o dossel da floresta de terra firme na Amazônia Central, controlam a capacidade fotossintética da floresta (Restrepo-Coupe et al., 2013; Wu et al., 2016).

Estudos de estrutura e de sazonalidade na idade e na quantidade de folhas no dossel de florestas tropicais têm negligenciado a diversidade dos gradientes ambientais. Existem diversos estudos em áreas de florestas de platôs, mas os demais ambientes, como áreas de vertente, campinarana e baixios, têm sido desprezados. Os platôs ocupam menos da metade da extensão das florestas de terra firme na Amazônia Central, ao norte dos rios Negro e Amazonas (Araújo et al., 2002; Rennó et al., 2008). Devido a essa negligência, informações como representatividade, distribuição, estrutura, dinâmica e fenologia das tipologias florestais (gradientes ambientes) na região da Amazônia Central, ainda são escassas.

A região ao norte de Manaus faz parte de um subdomínio ecológico, onde as características edáficas e vegetacionais diferem ao longo de uma topossequência (Chauvel et al., 1987; Magalhães et al., 1998; Ribeiro et al. 1999; Schietti et al., 2013; Figueiredo et al., 2014). Embora constituem um gradiente contínuo, são propostos quatro tipos florestais: platô, vertente superior e intermediário, campinarana e baixio. No platô os solos têm textura argilosa, tornando-se argiloso-arenoso nas vertentes, até chegar ao nível mais baixo da paisagem -- o baixio --, onde o solo é arenoso, mal drenado, com grande acúmulo de serapilheira e de húmus encharcados. As campinaranas são florestas também com solo arenoso e com espessa camada de serapilheira e tapete de raízes, mas estas são bem aeradas. O lençol freático é alto no período chuvoso, mas não aflora na superfície. São encontradas na parte inferior de vertentes de inclinação suave, nos interflúvios dos córregos. Vertentes mais íngremes, que ocorrem nas cabeceiras de córregos, tendem a ser argilosas em toda sua extensão vertical (Chauvel et al., 1987; Ribeiro et al., 1999).

Logo, os aspectos topográficos devem ser incluídos, devido sua influência nas características do relevo e solo, da composição florística e possivelmente na estrutura do dossel. A estrutura, por sua vez, afeta a radiação que atinge o sub-bosque, alterando o microclima dos ambientes. Essas variações podem gerar diferentes respostas na estrutura do dossel e modificar diretamente a LAD e o LAI nos ambientes, tornando importante essa quantificação. Portanto,

os padrões estruturais e de sazonalidade encontrados nos estudos em platô podem não ser representativas para todos os ambientes.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo Geral:**

Investigar a estrutura e a sazonalidade do dossel em quatro ambientes florestais de terra firme na Amazônia Central.

### **2.1. Objetivos Específicos:**

Os objetivos específicos seguidos pelas hipóteses:

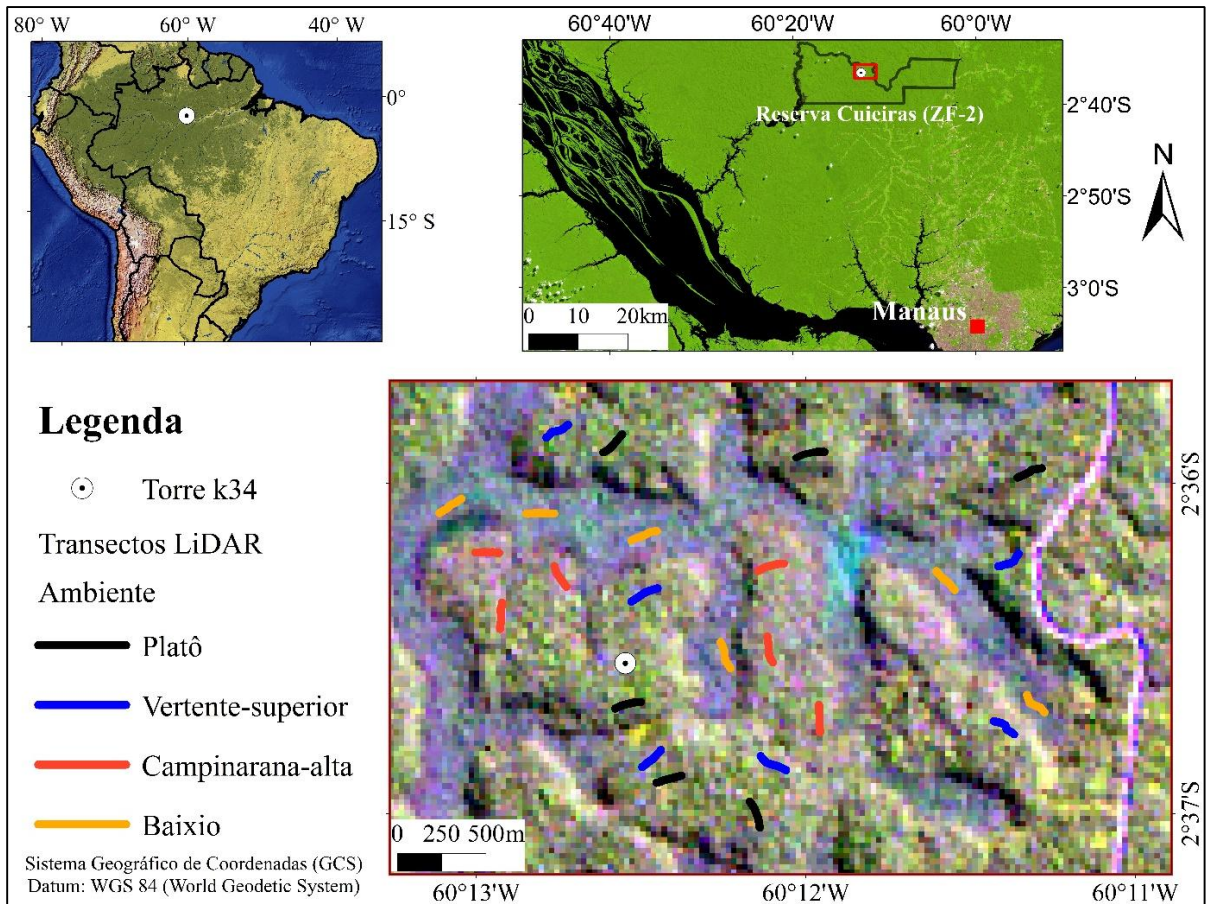
- a) Caracterizar as diferenças estruturais entre quatro ambientes florestais de terra firme, distribuídos ao longo de uma topossequência hidro-edáfica.
  - a.1. Há diferenças na estrutura do dossel entre os ambientes topográficos, considerando:
    - Altura e rugosidade da superfície do dossel;
    - Abertura do dossel e o índice de área foliar;
    - Homogeneidade vertical da densidade foliar;
    - Densidade relativa de área foliar do sub-bosque e dossel superior.
  - b) Descrever a variação mensal do índice de área foliar (LAI) para os quatro ambientes de terra firme e para o conjunto.
    - b.1. Há mudanças sazonais significativas no LAI para o conjunto de ambientes topográficos.
    - b.2. A amplitude da mudança sazonal de LAI para o conjunto de ambientes é pequena ( $\leq 10\%$ ).
    - b.3. Há diferenças no comportamento sazonal do LAI entre os ambientes topográficos.
    - b.4. A mudança sazonal do LAI é maior no dossel superior.

## **3. MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.1. Área de estudo**

O estudo foi realizado em quatro ambientes de terra firme na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF-2) próximo a base do Programa de Grande Escala de Interação Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Esta está localizada a aproximadamente 60km a noroeste da cidade de Manaus/AM, Brasil. O acesso à reserva é feito pela BR-174, através de uma estrada de terra vicinal (ZF-2), na Reserva do Cuieiras. Foram estabelecidas 6 parcelas em cada ambiente, localizados

próximos a torre de fluxo do km 34 “k34” (02° 36’ 33” S; 60° 12’ 33” O) (Fig. 1). As medições mensais foram realizadas entre março de 2015 e março de 2016, sempre próximos ao dia 15 do mês.



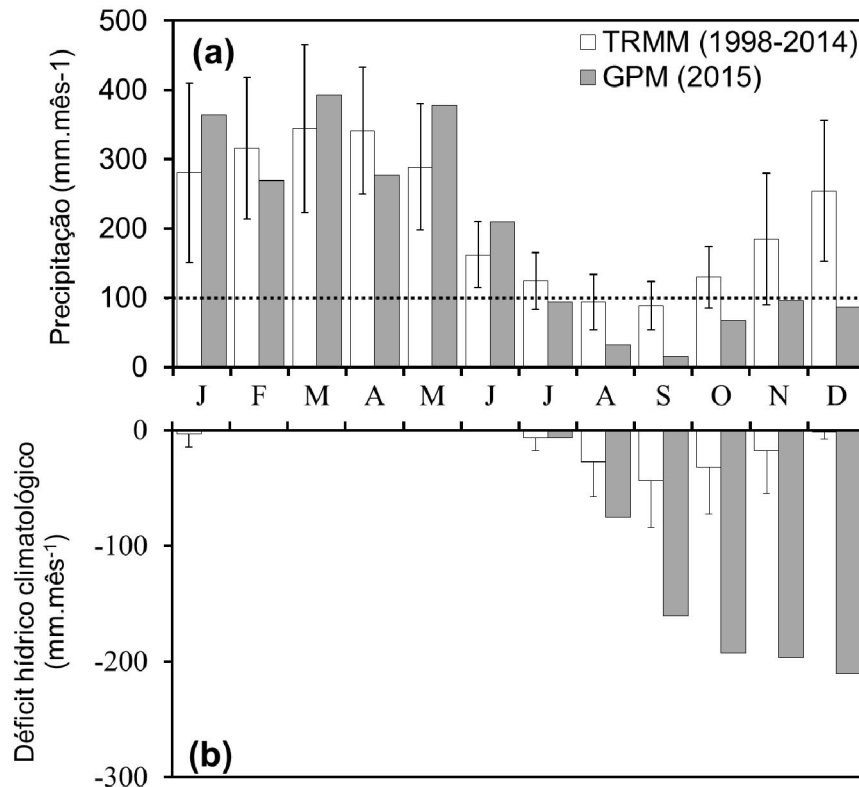
**Figura 1.** Localização da área de estudo (próximo a torre k34) e na imagem Landsat-8/OLI (R6/G5/B4, Julho/2014) com os transectos dos ambientes que foram amostrados neste estudo na Reserva Cuiciras, Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF-2) do INPA, Manaus-AM.

O clima da região, segundo Köppen, é do tipo Am - tropical chuvoso (RADAMBRASIL, 1978), enquanto a precipitação média anual da região foi de 2610mm entre os anos de 1998 a 2014 (dados do TRMM). A estação seca é definida como a precipitação média mensal inferior a 100mm (Malhi et al., 2009). Assim, a estação seca em anos normais ocorre entre os meses de agosto e setembro, segundo a série temporal dos últimos 17 anos (1998-2014) de dados do sensor TRMM (*Tropical Rainfall Measuring Mission*), representados na fig. 2a.

No ano em que o estudo foi realizado houve o evento de aquecimento das águas do Oceano Pacífico, fenômeno climático conhecido como *El Niño*, ocasionando redução no acumulado de precipitação mensal, e aumentando para seis meses do ano o acumulado mês



abaixo de 100mm: julho, agosto, setembro, outubro, novembro e dezembro (Fig. 2a). Onde acarretou no ano de 2015 o maior déficit hídrico climatológico (CWD) (Fig. 2b).



**Figura 2.** Comparação, no sítio de estudo, do ano 2015 (cinza) com a média  $\pm 1$  DP de 17 anos (branco) para a precipitação mensal (a), e para o CWD -- déficit hídrico mensal acumulado (Malhi et al., 2009) (b). TRMM = *Tropical Rainfall Measuring Mission*; GPM = *Global Precipitation Measurement*.

A vegetação da área é classificada como floresta ombrófila densa de terra firme (RADAMBRASIL, 1978). A estrutura da vegetação é caracterizada por uma densidade de 626 árvores.ha<sup>-1</sup>, área basal variando entre 28-30m<sup>2</sup> e biomassa acima do solo com aproximadamente 360Mg.ha<sup>-1</sup> (Vieira et al., 2004).

O relevo da região é suavemente ondulado com a altura variando entre 60 e 120m (nível do mar), aproximadamente, entre as regiões de platô e baixio. Os solos são muito ácidos e pobres em nutrientes e nas regiões de platô o solo possui elevados teores de argila, sendo classificado como Latossolos, nas regiões de vertente são classificados como Argissolos e no baixio ocorrem os Espodosolos caracterizados pela textura arenosa (Chauvel et al., 1987; Luizão et al., 2004).

Na área de estudo, típica da Amazônia Central, a vegetação consiste basicamente de quatro ambientes florestais de terra firme: florestas de platô, vertente, campinarana e baixio. Essa topossequência foi originada a partir da dissolução e carreamento horizontal das argilas

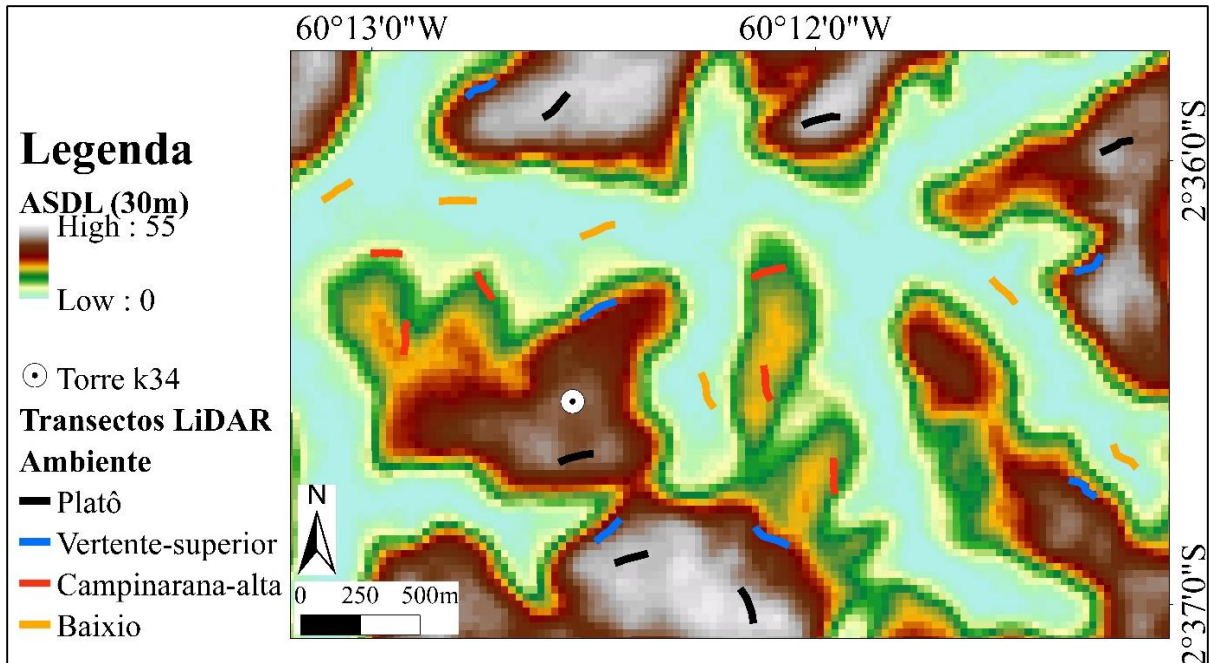
em locais inclinados, levando à perda de massa, a formação de vales e a concentração de areia nas partes inferiores das encostas dos vales (Chauvel et al., 1987). A composição florística está fortemente relacionada com a posição nas encostas, devido à variação no teor de argila e na profundidade do lençol freático (Schietti et al., 2013).

### **3.2. Delimitação dos ambientes e alocação dos transectos**

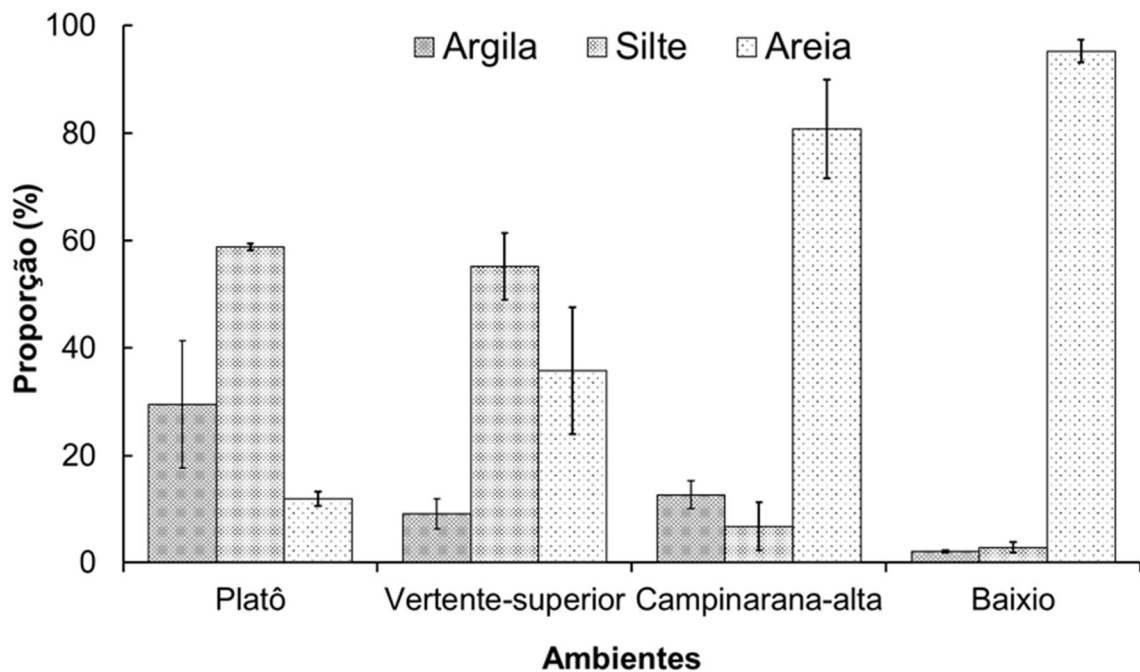
Para delimitar os ambientes associados com os diferentes segmentos da topossequência, foi utilizado o HAND/ASDL (*Height Above the Nearest Drainage/Altura Sobre a Drenagem Local*) que fornece a altura vertical acima do talvegue mais próximo contendo água corrente (Rennó et al., 2008; Nobre et al., 2011; Schietti et al., 2013).

Uma imagem raster contendo o modelo digital de elevação acima do nível do mar (SRTM -- *Shuttle Radar Topography Mission*) com resolução de 30m, foi transformada em Altura Sobre a Drenagem Local (ASDL) da área de estudo (Fig. 3). Para definir a cabeceira de drenagem com água aflorando, foi utilizado um limiar de 270 pixels de terreno alimentando aquela cabeceira com seu escoamento pluvial. Para atenuar irregularidades causadas pela superfície do dossel, a imagem SRTM foi suavizada com filtro de média, usando uma janela móvel de 3x3 pixels. A inclinação derivada do SRTM suavizada e a altura acima da drenagem (ASDL) foram utilizadas para identificar os ambientes, auxiliado com uma imagem do sensor orbital Landsat-8 (Figura 1). Nos platôs, campinaranas e baixios foram aceitas apenas áreas planas ou quase planas, com inclinação menor que seis graus, para facilitar o reconhecimento dos ambientes em imagem Landsat. (Para a vertente superior, no entanto, foi aceita apenas inclinação maior que seis graus.) Os platôs foram as áreas mais distantes verticalmente da drenagem, com valores ASDL >40m. As vertentes superiores foram localizadas nas partes inclinadas (inclinação >6°) e próximas aos platôs, com ASDL=25-35m. A campinarana alta ocorre onde ASDL=8-20m, com a restrição adicional de estar na parte inferior de interflúvios compridos, entre córregos. Os baixios ficam próximos à drenagem, com valores ASDL<1m.

Após a delimitação dos ambientes nas imagens do ASDL e Landsat-8, foram realizadas coletas de solo para verificar o gradiente textural de solo. Foram obtidas 14 amostras compostas por ambiente, com 25cm de profundidade (abaixo da matéria orgânica), com distância de no mínimo 30m de cada amostra. As análises de granulometria seguiram o método da pipeta da EMBRAPA (1997) para confirmar o gradiente textural do solo apresentado na fig. 4.



**Figura 3.** Localização dos 24 transectos distribuídos pelos quatro ambientes da topossequência, dentro representando os ambientes encontrados no “footprint” da torre de micrometeorologia do LBA (k34). A imagem de fundo ilustra as classes de Altura Sobre a Drenagem Local (ASDL), utilizadas para identificar os ambientes.



**Figura 4.** Textura do solo (areia total, silte e argila) para o gradiente ambiental. Amostras compostas obtidas aos 25cm de profundidade, próximos aos transectos dos ambientes. As análises de granulometria seguiram o método da pipeta da EMBRAPA (1997). Foram 14 amostras para cada ambiente. As barras de erros são os intervalos de confiança a 95%.

Para estudar a diferença estrutural e a variação temporal do dossel dos quatro ambientes com o uso do sistema LiDAR portátil terrestre (LPT), foram alocados seis transectos de 150m para cada ambiente. Os transectos foram alocados com um GPS GARMIN MAP 62S e uma bússola, mantendo um único azimute para cada transecto. Os transectos das vertentes superiores foram alocados com um clinômetro para seguir a curva de nível da topografia e facilitar a caminhada com o sistema LPT. Nos outros ambientes escolhemos áreas planas ou quase planas. Devido a passagem do LPT (mantido há um metro acima do solo) a vegetação que impede a caminhada foi alterada pela passagem, assim as medições de vegetação (LAD) podem estar subestimada entre 1 a 2m de altura. O atributo “altura sobre a drenagem local” de cada transecto é à média de cinco células da imagem ASDL cruzadas pelo transecto (5 *pixels*) (Fig. 3).

### 3.4. Sistema LiDAR portátil terrestre

O LiDAR utilizado nesse sistema portátil é do tipo distanciômetro, modelo LD90-3100VHS-FLP fabricado pela Riegl (Horn, Áustria). A distância entre o emissor e o objeto detectado é determinado a partir do tempo entre a emissão e o retorno do pulso de luz, sendo o valor a distância do objeto detectado. Cada pulso está contido em um feixe de luz cuja área transversal é 6 x 4cm próximo do sensor e de 15 x 3cm a 45m de distância do sensor. Os pulsos que não atingem um objeto e não retornam são conhecidos como *skyshots* e são codificados com distância zero.

O sensor LiDAR é utilizado com visada vertical, e fornece uma nuvem de bidimensional de últimos retornos ( $x, z$ ), sendo  $x$  a distância percorrida com o sensor e  $z$  a altura acima do solo. O comprimento de onda do sensor é de 900nm (infravermelho próximo), que é fortemente refletido pela vegetação. A precisão é  $\pm 25$ mm e o alcance nominal é 200m sem refletor. Os retornos são discretos (*discrete returns*). Mil pulsos por segundo fornecem a distância até seu primeiro retorno e outros mil pulsos por segundo, intercalados, fornecem a distância até seu último retorno. Para a obtenção das métricas foram utilizados somente os últimos retornos para evitar a superestimava de densidade do sub-bosque e como já vem sendo utilizados em outros estudos (Parker and Russ, 2004; Parker et al., 2004; Stark et al., 2012).

O LiDAR é acoplado a uma haste e mantido a um metro acima do chão, com uma visada fixa e vertical, para o céu. Uma bateria de 12V e um computador resistente à chuva completam o sistema. São necessários dois operadores. O primeiro é responsável pela caminhada em velocidade constante ao longo do transecto e o segundo é responsável por iniciar e concluir a gravação e salvar os dados no computador (Fig. 5). Uma corda com marcas em cada dois metros

e um metrônomo instalado no PC permitiram manter a velocidade constante, com erro médio de  $\pm 5\%$ .

Desta forma, obtivemos ~2,300 últimos retornos por metro linear de transecto, ou uma nuvem bidimensional contendo as posições (x, z) para ~345,000 últimos retornos do dossel, em cada transecto de 150m. As estimativas de LAD e LAI não são afetadas por pequenas variações na velocidade da caminhada, pois o cálculo é normalizado pelo número de pulsos que atingem a base de cada voxel, conforme explicado no próximo item (3.4.1).



**Figura 5.** Sistema LiDAR portátil terrestre: sensor LiDAR (a), computador (*Toughbook*) (b) sistema completo e operadores (c).

### 3.4.1. Processamento e análise dos dados

Os seguintes atributos estruturais do dossel foram extraídos:

- (1) A altura máxima em cada transecto;
- (2) As 150 alturas máximas em cada intervalo de 1m horizontal, as quais fornecem uma média e um desvio padrão, esta última interpretada como a rugosidade da superfície superior do dossel, seguindo o conceito de Parker and Russ (2004);
- (3) Três medidas de abertura do dossel, sendo elas: (a) a partir de 1m de altura, a porcentagem de pulsos que não retornaram (*skyshots*), (b) a porcentagem dos 150m lineares de cada transecto

sem vegetação acima de 10m de altura e (c) a porcentagem de cada transecto sem vegetação acima de 15m de altura;

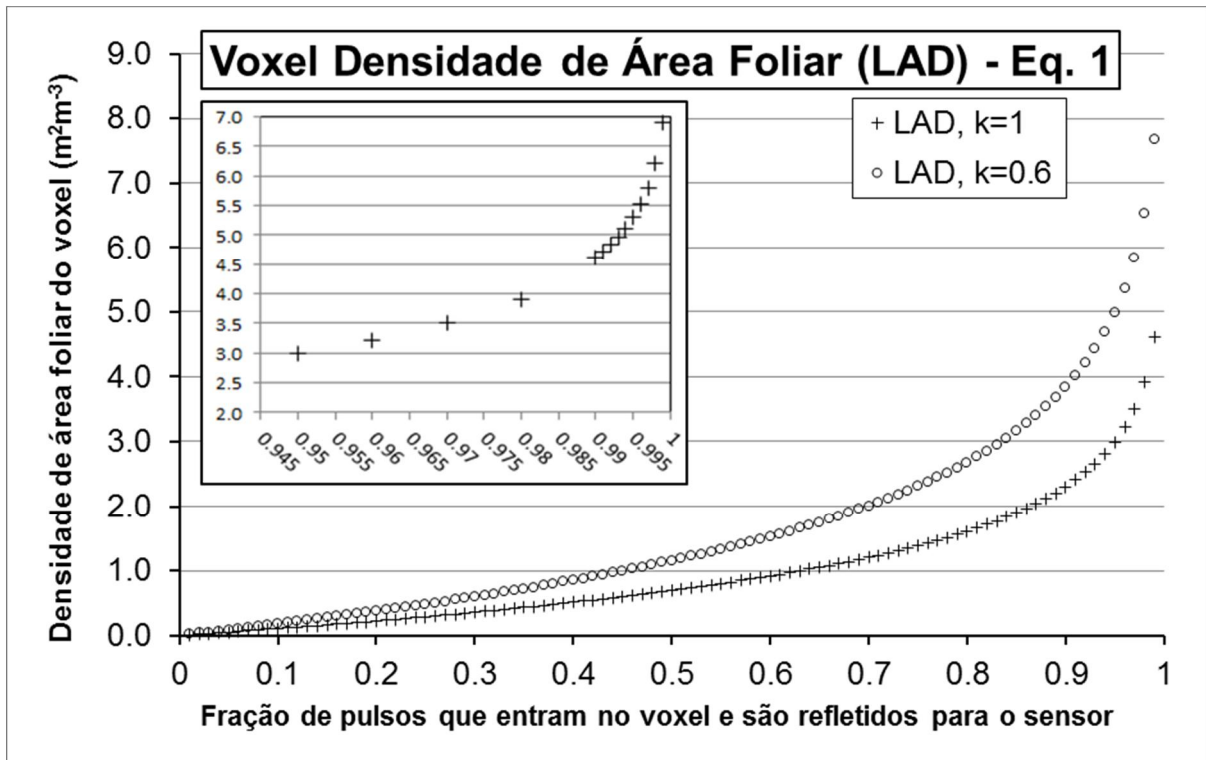
(4) Um perfil vertical da densidade de área foliar, usando como média de LAD em cada altura, a média das seis médias de 150 valores obtidas em cada transecto e usando  $n=6$  para a variância da LAD em cada altura;

(5) O Índice de Shannon-Weaver (ISW) para cada um dos seis perfis de LAD de cada ambiente; o índice, tradicionalmente usado para descrever a diversidade de espécies, trata cada intervalo de um metro de altura no perfil vertical como uma “espécie” diferente, tornando a “riqueza” maior nas florestas mais altas; a “equitabilidade” é um segundo componente do índice e ela aumenta com maior homogeneidade do LAD ao longo do perfil vertical. Portanto, valores mais altos de ISW indicam florestas com vegetação mais homogeneamente distribuída ao longo do perfil vertical;

(6) A fração do índice de área foliar (LAI) contida nos 5m e nos 10m de dossel superior, medido como profundidade abaixo do retorno mais alto; o valor reportado é a média das seis médias dos 150 valores por transecto; e

(7) O LAI de cada transecto é a média de 150 valores de LAI do transecto. Os 900 valores (150 colunas de voxels em cada um dos seis transectos) de LAI para cada ambiente em um determinado mês, foram utilizados para construir os histogramas de frequência de LAI (Fig. 7b).

A LAD é calculada para cada célula medindo  $1 \times 1 \text{ m}$  ( $x, z$ ), da nuvem bidimensional de um transecto. Para a primeira célula de  $1 \times 1 \text{ m}$ , logo acima do sensor, temos  $\sim 2,300$  pulsos entrando e uma fração destas retornando dos objetos mais distantes, ou seja, todos os últimos retornos com distância maior que zero e menor ou igual a um metro do sensor. São descontados estes retornos como “pulsos consumidos” pela primeira célula. Se presume que todos os outros pulsos entram na base da segunda célula. Vindo desta segunda célula, temos todos os retornos cuja distância é maior que 1m e menor ou igual a 2m. O desconto acumulativo dos retornos das primeiras duas células fornece o número de pulsos entrando na terceira célula, obtendo-se a fração (saídas/entradas). Desta forma, obtém-se a fração dos pulsos entrando que transpassam e a fração que retorna, para cada célula, terminando com a célula contendo o retorno mais alto. Valores espúrios, com altura ( $z$ )  $> 60 \text{ m}$  foram filtrados. Estes foram extremamente raros, apenas um entre 345000 pulsos. A LAD tem relação exponencial positiva com a variável preditora, que é fração de pulsos entrando que transpassam a célula, ou seu complemento que é a fração de pulsos que retornam desta célula (Fig. 6).



**Figura 6.** Estimativa de densidade de área foliar de um voxel aumenta exponencialmente com a fração de pulsos que entram na base de um voxel e que retornam ao sensor como uma medida de distância do último retorno. A figura inserida mostra um rápido aumento na estimada do LAD, quando mais de 95% dos pulsos retornam, para  $K = 1$ .

A Figura 6 é uma representação da Equação 1, proposta por MacArthur & Horn (1969), com base na Lei de Beer-Lambert:

$$LAD = -\ln(\text{pulsos.out}/\text{pulsos.in}) \times \frac{1}{D} \times \frac{1}{K} \quad (1)$$

Onde  $LAD$  é a densidade de área foliar de um determinado voxel (célula), em uma coluna de voxels; "pulsos.in" é o número de retornos que atingem a parte inferior do voxel; "pulsos.out" é o número de retornos que saem na parte superior do referido voxel;  $D$  é a altura do voxel ( $D=1\text{m}$ ).  $K$  é um coeficiente que permite calibrar o valor de  $LAD$  com valores conhecidos. Nesse estudo foi utilizado  $K=1.0$ . Estudos anteriores com o mesmo sensor ou similar, assumiram  $K$  próximo de 1.0 (Harding et al., 2001; Parker et al., 2004; Sumida et al., 2009; Stark et al., 2012). O índice de área foliar ( $LAI$ ) de uma coluna de voxels é a soma de seus valores de  $LAD$ . O  $LAI$  de cada transecto é a média do  $LAI$  de todas as 150 colunas daquele transecto. Como nossos valores de  $LAD$  e  $LAI$  não são calibrados, devem ser considerados valores "efetivos", mas que tem relação com valores reais.

O Índice de Shannon-Weaver (Shannon and Weaver, 1963) foi obtido de acordo com a equação 2:

$$\text{Índice de Shannon Weaver} = - \sum_{i=1}^s p_i \ln(p_i) \quad (2)$$

Onde  $p_i$  é o  $LAD_i/LAI$ ;  $LAD_i$  é a média do  $LAD$  para cada faixa de 1m das 150 colunas do transecto;

O desvio-padrão da densidade de área foliar ( $\sigma LAD$ ) em cada altura acima do chão é calculado de acordo com a equação 3:

$$\sigma LAD = \sigma(LAD_i) \quad (3)$$

Onde  $i = 1$  a 150m.

### 3.4.2. Erros e saturação nas estimativas de LAD e LAI

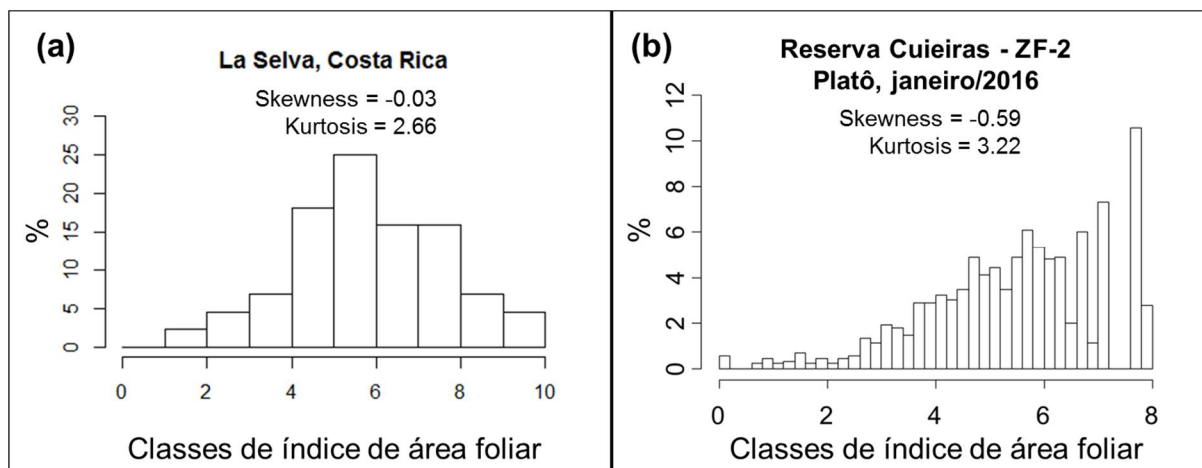
A inspeção visual dos histogramas de 900 valores de LAI em cada ambiente indicou provável saturação de LAI. Primeiro obtivemos o histograma “esperado” usando as 45 medidas de Clark et al. (2008) que se mostrou normal, ou seja, com duas caudas simétricas, *skewness*<sup>2</sup> próximo de zero e *kurtosis*<sup>3</sup> próximo de 3.0 (Fig. 7a). Para todos os ambientes no nosso estudo, os valores altos de LAI, que deveriam estar distribuídos em uma longa cauda superior da curva normal, são agrupados em uma última classe superabundante (Fig. 7b). Por enquanto, ainda não aplicamos nenhuma correção para corrigir este problema, que deve ser lembrado na hora de interpretar todos resultados baseados em estimativas de LAD e LAI.

---

<sup>2</sup> *Skewness* é assimetria numa distribuição estatística, na qual a curva aparece distorcida ou inclinada para a esquerda ou para a direita. *Skewness* pode ser quantificado para definir até que ponto uma distribuição difere de uma distribuição normal.

<sup>3</sup> *kurtosis* é uma medida estatística que é usada para descrever a distribuição dos dados observados em torno da média.





**Figura 7.** (a) Histograma de frequência com a distribuição normal, a partir de 44 valores de LAI medida diretamente, por colheita e digitalização de todas as folhas em 44 colunas verticais sobre um “footprint” de  $4.6\text{m}^2$  em La Selva, Costa Rica (dados de Clark et al., 2008). Foi excluído um valor único alto – “outlier” - (com LAI = 12.9). O número “pequeno” de medições não permite o uso das classes mais estreitas. (b) Exemplo da saturação na detectabilidade de valores de LAI com o lidar Riegl, transformando a distribuição real (que deve ser normal) em uma distribuição truncada. Ocorrem também três ciclos de alternância de frequências baixas e altas nas classes mais altas, ainda não explicados. Os mesmos artefatos ocorrem em todos os histogramas mensais de LAI nos quatro ambientes de terra firme.

Supondo que há erros randômicos na variável preditora, os erros positivos são exponencialmente amplificados na LAD predita, enquanto os erros negativos da mesma grandeza na variável preditora, não compensam completamente os erros positivos (Fig. 7b). A variação randômica da fração de pulsos retornados (variável preditora) será maior quando há poucos pulsos chegando na base de um voxel, o que ocorre mais no dossel superior. Por outro lado, a oclusão completa de voxels do dossel superior pelo dossel inferior, ocasiona viés no sentido inverso, subestimando a LAD na região superior, subestimando a altura total e aumentando a rugosidade na escala espacial fina.

### 3.5. Análises estatísticas

As diferenças estruturais entre os ambientes foram analisadas a partir da ANOVA *One-way* e, em seguida, foi aplicado o teste *post-hoc* de Tukey a 5% de probabilidade. Também foram ajustadas cinco regressões simples entre a altura sobre a drenagem mais próxima (variável independente) e cinco variáveis estruturais, separadamente. Para as métricas que não mudam significativamente ao longo do tempo (altura média e máxima do dossel, rugosidade, índice de Shannon-Weaver e o desvio padrão de LAD) fizemos uma média de cada métrica por transecto usando os valores medidos ao longo dos 13 meses de levantamento.

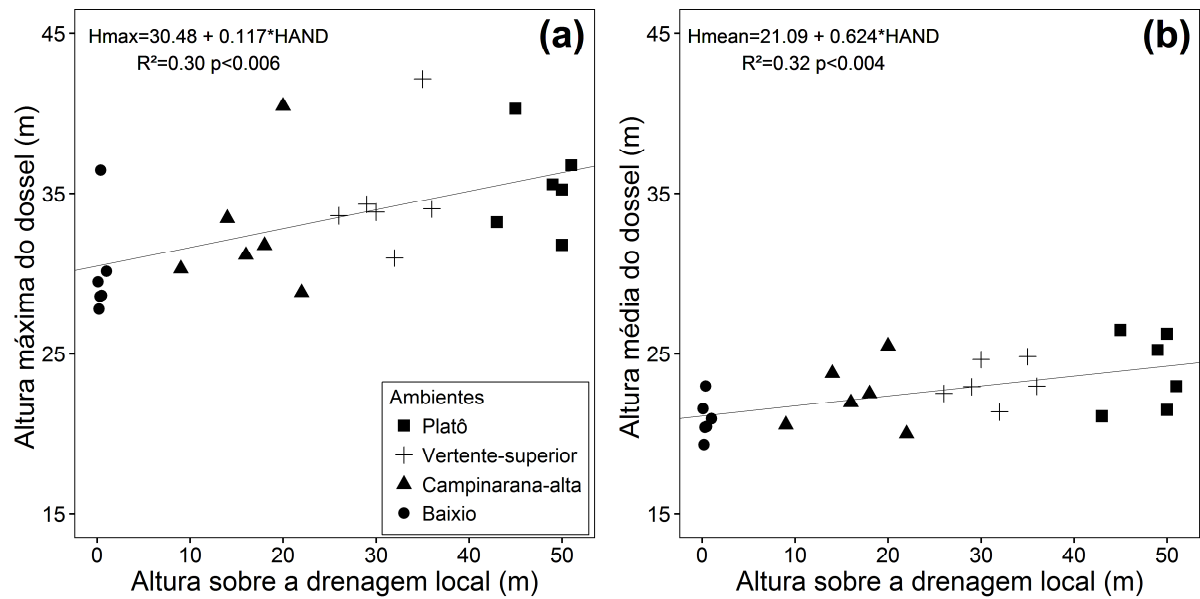
O aumento ou a diminuição significativa do LAI ao longo do tempo foi analisada pelo teste não-paramétrico de Friedman para medidas repetidas, comparando o LAI entre o início e

o final de cada intervalo. Após inspeção dos dados de LAI e de chuva, foram escolhidos três intervalos de tempo para o teste. O primeiro intervalo, de 15 de março a 15 de agosto foi um período de diminuição normal de chuva, terminando com o primeiro mês que teve menos de 100mm. O segundo intervalo, de 15 de agosto a 15 de outubro, foi de progressiva seca associada com o *El Niño*. O último período foi 15 de outubro a 15 de janeiro, quando ocorreu a retomada gradual de chuva após este “pico” de seca atípica. A mudança temporal do LAI foi examinada dentro de cada categoria de ambiente (n= 6 repetições) e para todos os transectos juntos (n=24). Consideramos como chuva mensal os 30 dias anteriores ao dia 15 de cada mês, que foi o dia nominal da medida de LAI no campo. Usando dados de precipitação da constelação GPM “final run” até 30 de setembro de 2015 e “late run” após esta data. O programa estatístico utilizado foi o R *statistical software* v3.2.3 (R Core Team, 2015).

## **4. RESULTADOS**

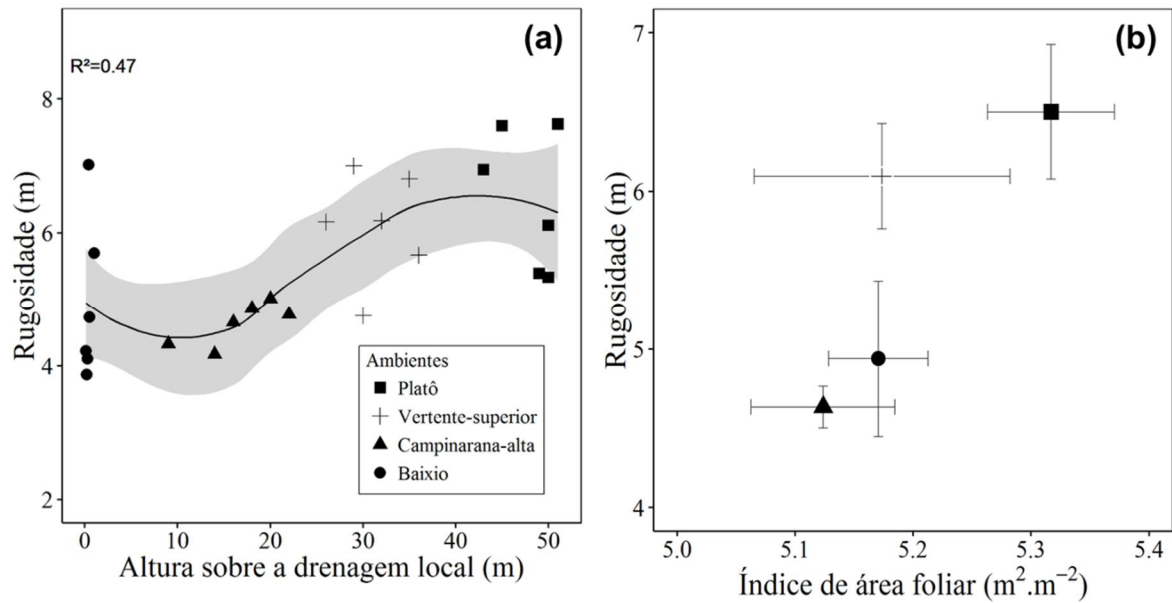
### **4.1. Estrutura do dossel**

Existe um gradiente estrutural ao longo da topossequência edáfica – confirmando a hipótese a.1. Observamos relações positivas entre a altura sobre a drenagem local e as alturas médias e máximas do dossel (Fig. 8a e b,  $R^2= 0.30$  e  $0.32$ ). Os ambientes ao longo da topossequência não diferiram em altura máxima e média do dossel (Tab. 1). Porém, quando agregamos as florestas de ambientes de maior ASDL (Platô e vertente superior [n=12]) e testamos a diferença com florestas em ambientes de menor ASDL (campinarana alta e baixo [n=12]) observamos que as florestas em ambientes mais altos em relação a drenagem local apresentam altura máxima do dossel 11% maior ( $P<0.02$ ) e altura média do dossel 8% maior ( $P<0.02$ ) que as florestas em ambientes mais baixos em relação a drenagem local.



**Figura 8.** Relação entre a altura sobre a drenagem local (HAND), altura máxima (Hmax) (a) e a média (Hmean) (b) do dossel nos quatro ambientes de terra firme (n=6). Linhas sólidas são as regressões lineares.

A rugosidade do dossel tem uma relação não linear com a altura sobre a drenagem local. Utilizamos a regressão *loess* para descrever o comportamento semelhante à de um “S”, em que houve aumento da rugosidade do dossel em ambientes de florestas de baixo até o platô (Fig. 9a,  $R^2=0.47$ ). A relação entre a rugosidade do dossel e o índice de área foliar foi positiva e também observamos um aumento de rugosidade e LAI nas florestas em ambientes de baixo para o platô (Fig. 9b). Quando agregamos os ambientes em grupos de ASDL maiores e menores detectamos uma diferença de rugosidade de 24% ( $P < 0.001$ ), sendo que as florestas dos ambientes mais altos são mais rugosas. Quando comparamos os quatro ambientes separadamente, as florestas de platô têm maior rugosidade que as florestas de campinarana alta ( $P < 0.01$ ) e florestas de baixo ( $P < 0.04$ ), porém as florestas de vertente superior têm rugosidade similar aos demais ambientes (Tab. 1).



**Figura 9.** (a) Relação entre a rugosidade do dossel e altura sobre drenagem local para os ambientes de terra firme. Linha em sólida é a regressão *loess* e a área em cinza é o intervalo de confiança a 95% da regressão. (b) Relação entre a rugosidade do dossel e a média anual do índice de área foliar dos ambientes. As barras de erros são  $\pm 1$  EPM ( $n=6$ ).

**Tabela 1.** Média e o desvio-padrão para as métricas de estrutura do dossel (altura máxima, média e rugosidade do dossel) para comparação entre os quatro ambientes de terra firme.

Estrutura do dossel			
Ambientes	Altura máxima (m)	Altura média (m)	Rugosidade (m)
Platô	35.5a(2.9)	23.8a(2.4)	6.5a (1.0)
Vertente superior	34.8a(3.8)	23.1a(1.4)	6.1ab(0.8)
Campinarana alta	32.6a(4.1)	22.4a(2.1)	4.6b (0.3)
Baixo	30.1a(3.2)	20.9a(1.2)	4.9b (1.2)
<b>Todos ambientes</b>	<b>33.2 (4.1)</b>	<b>22.6 (2.1)</b>	<b>5.6 (1.1)</b>

\*Médias seguidas pelas mesmas letras na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. Os valores entre parênteses são  $\pm 1$  DP ( $n=6$ ).

Não encontramos diferenças entre os quatro ambientes ou intra-anual utilizando as métricas de abertura do dossel (proporção de *skyshots* e fração de abertura de dossel de limiar de 10 e 15m) e o índice de área foliar (Tab. 2; APÊNDICE B – Figura S1).

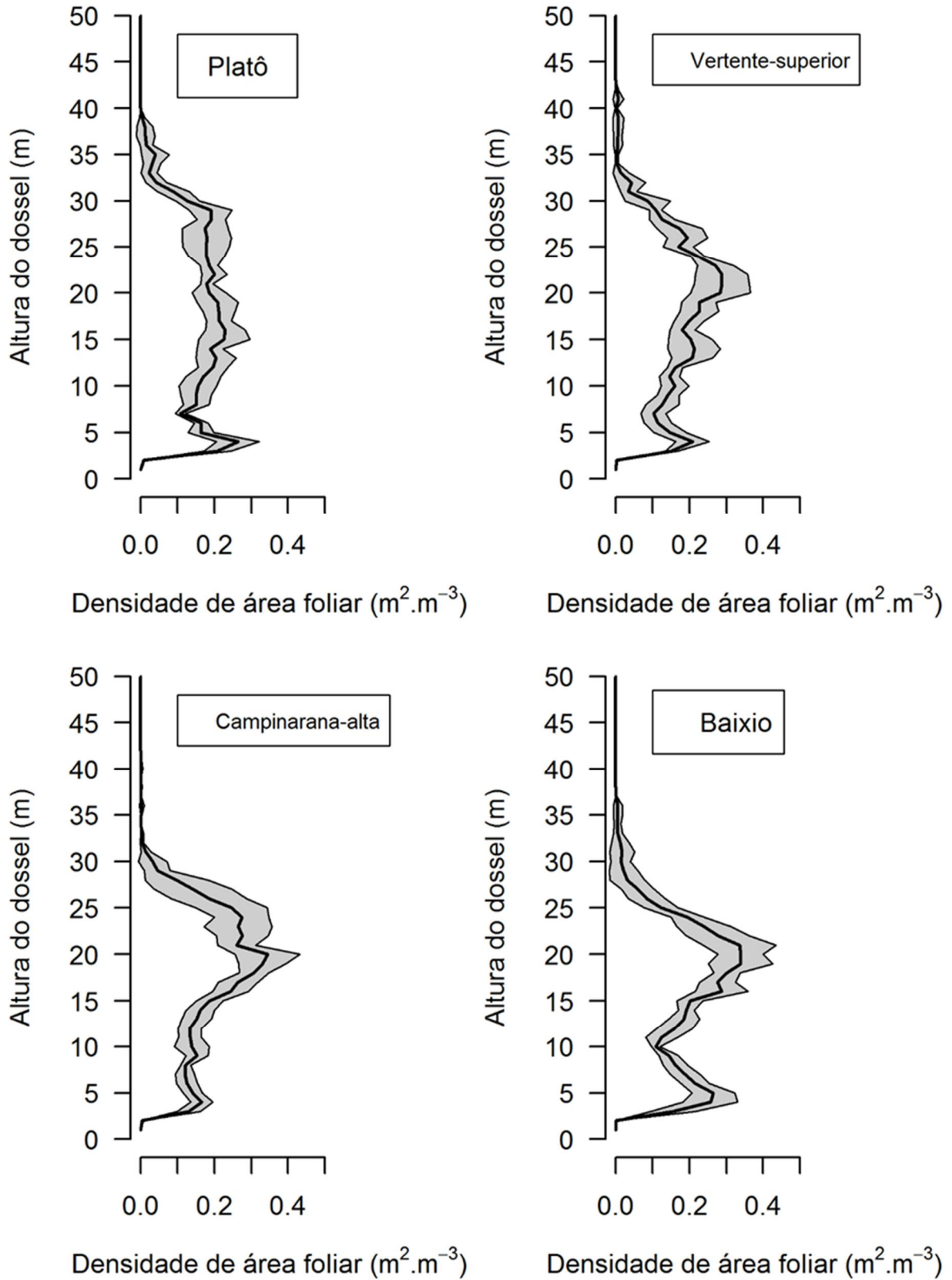
**Tabela 2.** Média e o desvio-padrão para as métricas de abertura do dossel (*skyshots*, fração sem vegetação com limiar de 10m e 15m) e o índice de área foliar (média anual), para comparação entre os quatro ambientes de terra firme.

<b>Abertura de dossel (%)</b>				
<b>Ambientes</b>	<b>Proporção de <i>skyshots</i></b>	<b>Fração sem vegetação (10m)</b>	<b>Fração sem vegetação (15m)</b>	<b>Índice de área foliar (m<sup>2</sup>m<sup>-2</sup>)</b>
Platô	1.1a(0.8)	3.6a(2.3)	10.7a(6.1)	5.31a(0.13)
Vertente superior	2.2a(1.9)	3.1a(1.9)	11.6a(6.5)	5.16a(0.26)
Campinarana alta	1.4a(1.0)	2.8a(1.4)	7.5a(3.7)	5.12a(0.15)
Baixio	0.8a(0.3)	4.7a(1.8)	11.8a(2.9)	5.17a(0.10)
<b>Todos ambientes</b>	<b>1.4 (1.2)</b>	<b>3.5 (1.9)</b>	<b>10.4 (5.0)</b>	<b>5.19 (0.18)</b>

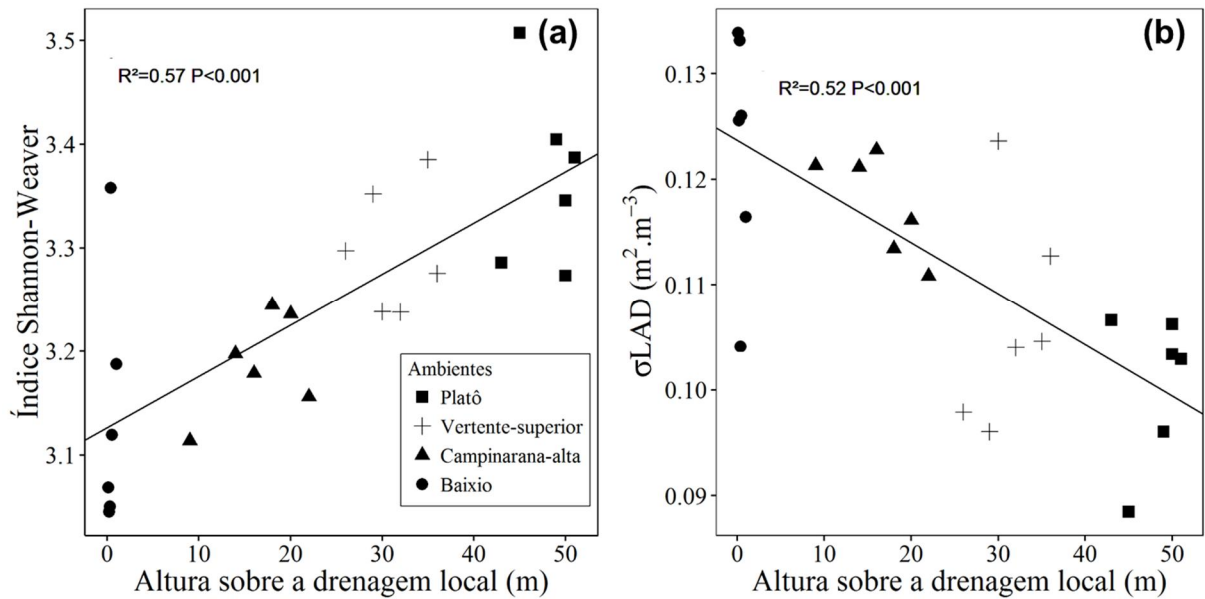
\*Médias seguidas pelas mesmas letras na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. Os valores entre parênteses são  $\pm 1$  DP (n=6).

#### **4.2. Distribuição da densidade de área foliar**

Aplicamos o Índice de Shannon-Weaver (ISW) e o Desvio-padrão da densidade da área foliar ( $\sigma$ LAD) para avaliar a distribuição da densidade de área foliar no perfil vertical para cada ambiente (Fig. 10). Encontramos uma relação positiva do ISW (Fig. 11a,  $R^2=0.57$ ) e negativa do  $\sigma$ LAD (Fig. 11b,  $R^2=0.52$ ) com a altura sobre a drenagem local. O ISW mostra que as florestas em ambientes de platô e vertente superior têm densidade de área foliar com maior homogeneidade na distribuição da LAD. Logo, observamos os maiores valores de  $\sigma$ LAD no perfil vertical das florestas em ambientes de baixio e campinarana, ou seja, florestas em ambientes mais próximos as drenagens e com solos arenosos possuem estrutura mais heterogênea e com maior variabilidade ao longo do perfil vertical (Tab. 3).



**Figura 10.** Perfil de densidade de área foliar para os quatro ambientes de terra firme. Linhas sólidas são as médias de cada faixa de 1m de altura para os 150m percorridos com o sensor. A área em cinza é o intervalo de confiança a 95% ( $n=6$ ).



**Figura 11.** Relação da altura sobre a drenagem local com o Índice de Shannon-Weaver (a) e o desvio padrão da densidade da área foliar (b), ambos foram utilizados para descrever a diferença da distribuição da densidade de área foliar nos ambientes de terra firme. Linhas sólidas são as regressões lineares.

Para as métricas de ISW e  $\sigma$ LAD, as florestas em ambientes com ASDL maiores foram observados valores de ISW maiores, e nas florestas em ambientes com ASDL menores foram observados valores de  $\sigma$ LAD maiores (Tab. 3).

**Tabela 3.** Média e o desvio-padrão para a diversidade da área foliar no perfil vertical (ISW – Índice de Shannon-Weaver;  $\sigma$ LAD – Desvio padrão da densidade da área foliar [ $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ ]), para comparação entre os quatro ambientes de terra firme.

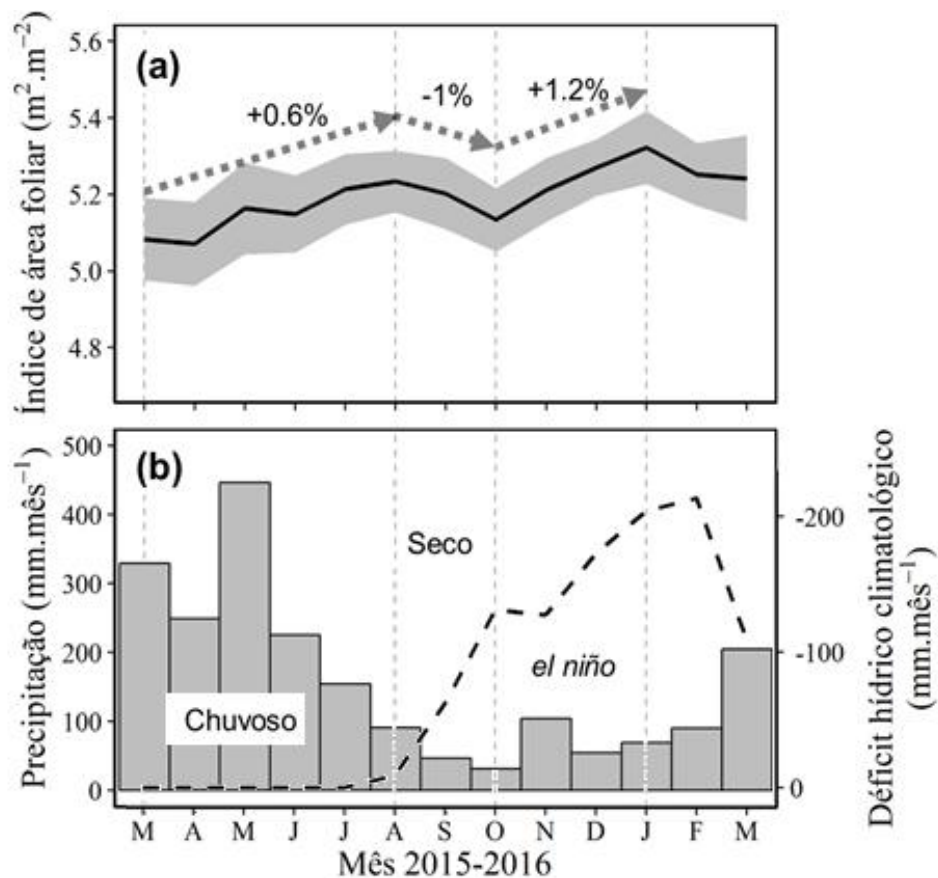
Ambientes	Diversidade da área foliar	
	ISW	$\sigma$ LAD ( $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ )
Platô	3.37 <sup>a</sup> (0.09)	0.10 <sup>c</sup> (0.010)
Vertente superior	3.29 <sup>ab</sup> (0.06)	0.11 <sup>bc</sup> (0.010)
Campinarana alta	3.19 <sup>bc</sup> (0.05)	0.12 <sup>ab</sup> (0.005)
Baixo	3.14 <sup>c</sup> (0.12)	0.12 <sup>a</sup> (0.011)
<b>Todos ambientes</b>	<b>3.25 (0.12)</b>	<b>0.11 (0.012)</b>

\*Médias seguidas pelas mesmas letras na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. Os valores entre parênteses são  $\pm 1$  DP (n=6).

#### 4.3. Variação temporal e distribuição do LAI

Ao longo do ano de 2015/16, foram observadas pequenas variações significativas no LAI quando as florestas dos quatro ambientes foram analisadas em conjunto (n=24) (Fig. 12). Nos meses de março/2015 a agosto/2015 (alta precipitação, do mês mais chuvoso até o primeiro

mês com <math>100\text{mm}</math>) foi observado um leve ingresso de 2.9% no LAI ( $P<0.001$ ). No período de agosto/2015 a outubro/2015 (meses mais secos do *El Niño* de 2015) ocorreu uma queda de 2.0% no LAI ( $P<0.01$ ). E no período de outubro/2015 a janeiro/2016 (retomada das chuvas, com seca prolongada – *El Niño*) ocorreu um retorno no ingresso do LAI em 3.7% ( $P<0.001$ ). Entre março/2015 e março/2016 houve um pequeno aumento do LAI de  $3\% \pm 2\%$  ( $P<0.01$ ). A amplitude temporal do LAI variou entre 5.07 (abril/2015) e 5.32 (janeiro/2016). Essa variação de  $0.25\text{m}^2\text{m}^{-2}$  foi de apenas 4.8% da média anual de  $5.19\text{m}^2\text{m}^{-2}$ .



**Figura 12.** Variação mensal média no índice de área foliar, precipitação e déficit hídrico de março de 2015 a março 2016 considerando os 24 transectos amostrados. (a) média mensal do índice de área foliar. Área em cinza indica o intervalo de confiança a 95% ( $n=24$ ). Setas indicam valores mensais de acréscimo (+) e decréscimo (-) em porcentagem ( $P<0.05$ ). (b) As barras são a precipitação acumulada mensal dos 30 dias anteriores do dia 15 do mês respectivo (dados GPM). Linha tracejada é o déficit hídrico climatológico. Linhas verticais tracejadas em cinza são os limites dos períodos que foram realizados o teste de medidas repetidas de Friedman.

Observamos mudança temporal no LAI nas florestas dos quatro ambientes de terra firme:

- (1) As florestas de platô tiveram um aumento de março/2015 a agosto/2015 de 2% ( $P<0.04$ ) e outro aumento de outubro/2015 a janeiro/2016 de 4% ( $P<0.03$ ). A amplitude temporal do LAI

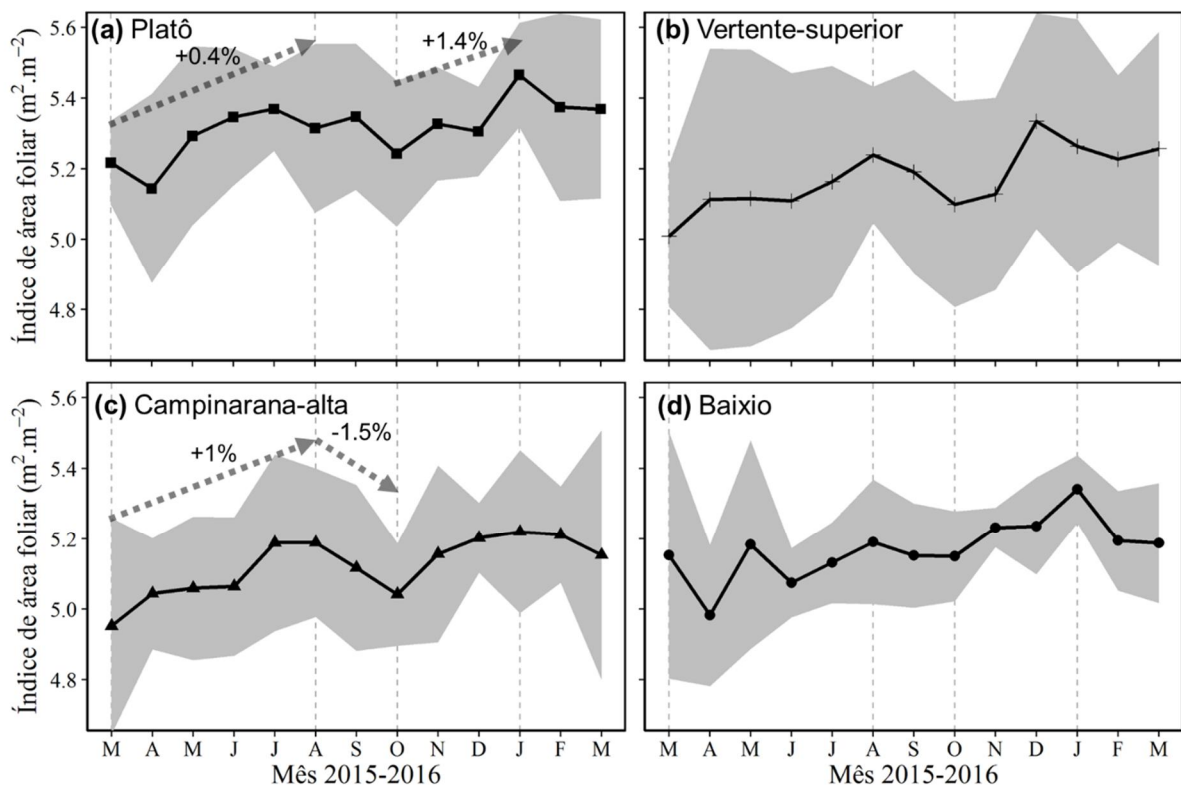


no platô variou entre  $5.14\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (abril/2015) e  $5.46\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (janeiro/2016). Essa variação de  $0.32\text{m}^2\text{m}^{-2}$  corresponde a 6.0% da média anual de  $5.31\text{m}^2\text{m}^{-2}$  para este ambiente (Fig. 13a);

(2) As florestas de vertente superior não tiveram períodos de mudança do LAI ( $P>0.05$ ). A amplitude temporal do LAI na vertente superior variou entre  $5.01\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (março/2015) e  $5.33\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (dezembro/2016). Essa variação de  $0.32\text{m}^2\text{m}^{-2}$  corresponde a 6.2% da média anual de  $5.16\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (Fig. 13b);

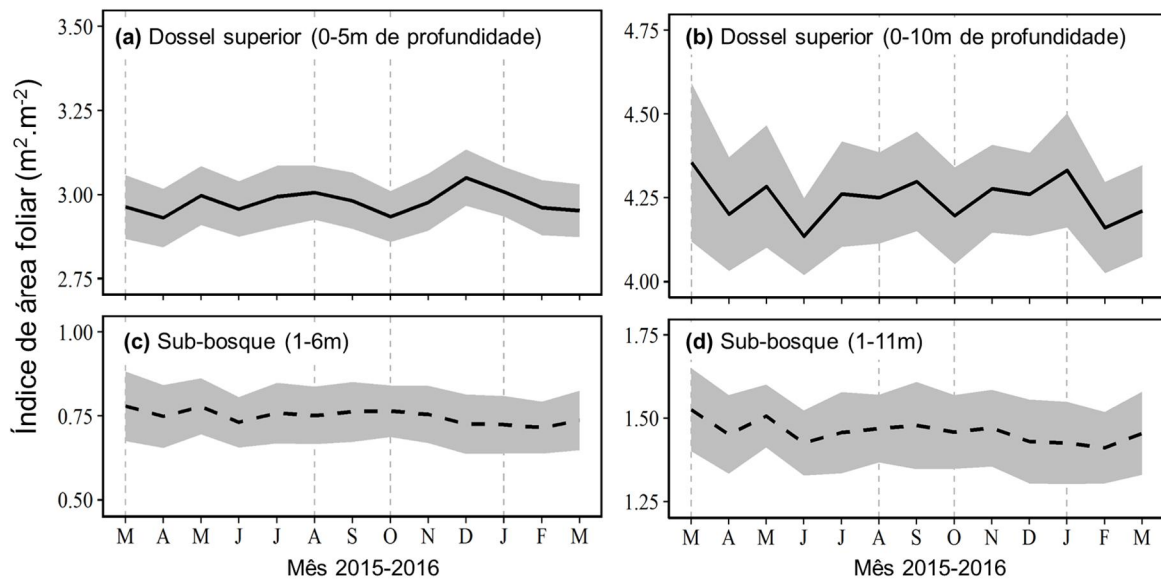
(3) As florestas de campinarana alta tiveram um aumento de março/2015 a agosto/2015 de 4.7% ( $P<0.04$ ) e teve um decréscimo de agosto/2015 a outubro/2016 de 3% ( $P<0.03$ ). A amplitude temporal do LAI na campinarana variou entre  $4.95\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (março/2015) e  $5.22\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (janeiro/2016). Essa variação de  $0.27\text{m}^2\text{m}^{-2}$  corresponde a 5.3% da média anual de  $5.12\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (Fig. 13c);

(4) As florestas de baixio não tiveram períodos de mudança do LAI ( $P>0.05$ ). A amplitude temporal do LAI no baixio variou entre  $4.98\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (abril/2015) e  $5.34\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (janeiro/2016). Essa variação de  $0.36\text{m}^2\text{m}^{-2}$  corresponde a 6.9% da média anual de  $5.17\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (Fig. 13d);



**Figura 13.** Variação mensal no índice de área foliar nas florestas de quatro ambientes de terra firme no período de março de 2015 a março de 2016. Média mensal do índice de área foliar para as florestas de (a) Platô, (b) Vertente superior, (c) Campinarana alta e (d) Baixio. Área em cinza é o intervalo de confiança a 95% ( $n=6$ ). Linhas verticais tracejadas em cinza são os limites dos períodos que foram realizados o teste de medidas repetidas de Friedman. Setas indicam valores mensais de acréscimo (+) e decréscimo (-) em porcentagem ( $P<0.05$ ).

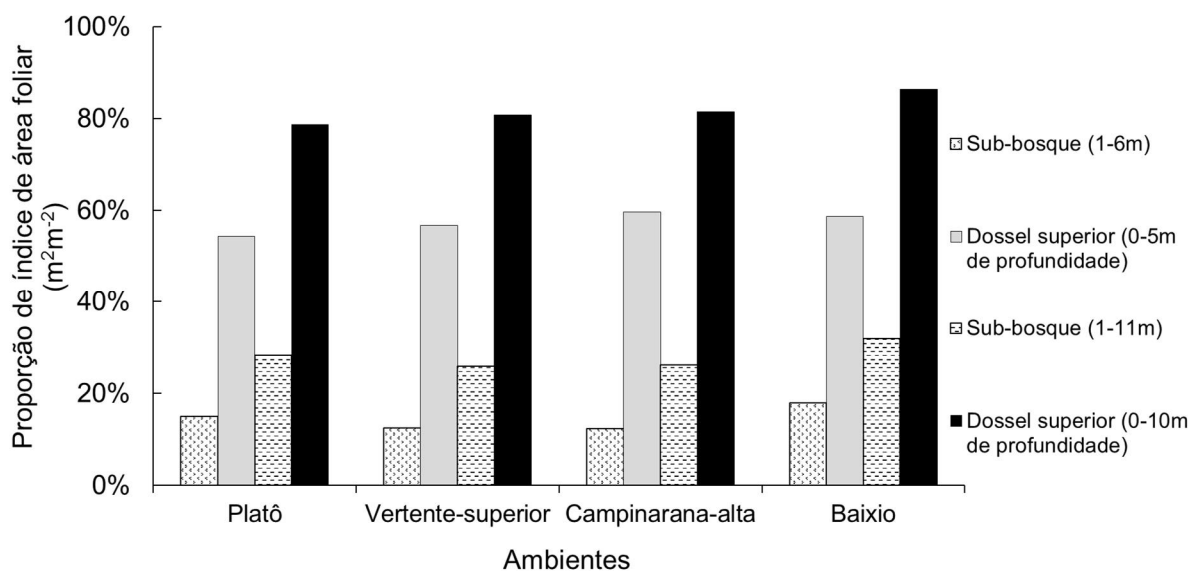
Observamos uma variação na amplitude anual média do LAI nos estratos superiores do dossel de  $0.12\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (0-5 m de profundidade) e  $0.22\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (0-10 m de profundidade), que correspondem a 2.3% e 4.2% da média anual do LAI total (Fig. 14a e b). Nos estratos inferiores observamos variações menores na amplitude média anual do LAI,  $0.06\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (1-6m de altura) e  $0.09\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (1-11m de altura), que correspondem a 1.1% e 1.7% da média anual do LAI total (Fig. 14c e d). As florestas nos diferentes ambientes da topossequência tiveram maior variação no dossel superior em relação ao sub-bosque (Apêndice C – Figura S2).



**Figura 14.** Variação mensal da média do índice de área foliar por estrato nas florestas de quatro ambientes de terra firme. Gráficos no painel superior (a; b) dossel superior (0-5 e 0-10 de profundidade). Gráficos no painel inferior (c; d) sub-bosque (1-6 e 1-11m). O eixo y foi padronizado com amplitude igual a  $0.25\text{m}^2\text{m}^{-2}$ . Linha sólida é a média e a área em cinza indica o intervalo de confiança a 95% ( $n=24$ ). Sendo que os estratos superiores têm o topo do dossel (retorno correspondente a folha mais alta) como referência (topo=0) e os estratos inferiores têm como referência o chão.

A maior concentração das folhas em uma faixa específica de altura no dossel superior se atenua gradualmente nas florestas de baixio para o platô, como observados nos perfis de LAD (Fig. 10). Os estratos superiores têm maior quantidade de LAI em relação ao sub-bosque ( $P<0.03$ , Fig.15). Observamos proporções de LAI total para cada ambiente: As florestas de platô têm LAI no sub-bosque de 15% (1-6m de altura) e 28% (1-11m de altura) e LAI no dossel superior de 54% (0-5m de profundidade) e 79% (0-10m de profundidade). As florestas de vertente superior têm LAI no sub-bosque de 12% (1-6m de altura) e 26% (1-11m de altura) e LAI no dossel superior de 57% (0-5m de profundidade) e 81% (0-10m de profundidade). As florestas de campinarana têm LAI no sub-bosque de 12% (1-6m de altura) e 26% (1-11m de altura) e LAI no dossel superior de 60% (0-5m de profundidade) e 81% (0-10m de

profundidade). As florestas de baixio têm LAI no sub-bosque de 18% (1-6m de altura) e 32% (1-11m de altura) e LAI no dossel superior de 59% (1-5m de profundidade) e 86% (1-11m de profundidade). A única diferença observada entre os ambientes foi no sub-bosque (1-6m de altura), onde o LAI foi maior em florestas de baixio em relação as florestas de campinarana alta ( $P < 0.02$ ) e vertente superior ( $P < 0.03$ ), Fig. 15.



**Figura 15.** Proporção do índice de área foliar por estrato (dossel superior e sub-bosque) nas florestas de quatro ambientes de terra firme. Sendo que os estratos superiores têm o topo do dossel (retorno correspondente a folha mais alta) como referência (topo = 0) e os estratos inferiores têm como referência o chão.

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. Estrutura vertical do dossel

A altura do dossel é uma característica importante para a discriminação das diferentes tipologias florestais (RADAMBRASIL, 1978), pois reflete variações na altura das árvores, na distribuição das espécies e integra o efeito de distúrbios passados na paisagem. Encontramos que a altura máxima e média do dossel em florestas de terra firme não difere em ambientes de baixio, campinarana alta, vertente superior e platô. No entanto, a altura da floresta aumenta com a altura sobre a drenagem local. Esses resultados sugerem que variações ao longo da topossequência nas condições hídricas do solo ou em outros gradientes associados poderiam explicar esses padrões de mudança na altura da floresta.

Na Reserva Ducke, uma floresta de terra firme próxima à área de estudo e com geomorfologia similar, há uma forte variação na composição florística em função da altura da drenagem mais próxima (Schietti et al., 2014), e também na mortalidade de árvores entre ambientes, que é 40% mais alta em árvores do baixio em relação às daquelas dos platôs ( $4 \geq \text{DAP}$

<30cm) (Toledo et al., 2012). O aumento de altura do dossel encontrado ao longo do gradiente de altura sobre a drenagem local pode ser decorrente de mudanças na composição de espécies de árvores ocupando o dossel, como já foi observado em florestas ao sudoeste de Manaus (Schiatti, 2013), ou mesmo em função da maior mortalidade nos baixios, que impediria as árvores de atingirem alturas observadas nos platôs. Essas hipóteses necessitam de maiores investigações.

A rugosidade do dossel também aumentou com a altura do terreno sobre a drenagem local. Parker and Russ (2004) relatam que a formação e a existência desse gradiente estrutural do dossel em diferentes tipologias florestais podem ocorrer devido a formação de grandes clareiras pela mortalidade das árvores dominantes. Assim, a relação positiva entre rugosidade do dossel e altura sobre a drenagem local estaria associado a mortalidade de árvores de grande porte, que seriam responsáveis pelas grandes clareiras. Porém, não há evidências de diferença na mortalidade de árvores grandes ( $DAP \geq 30\text{cm}$ ) entre florestas de platô, vertente e baixio (Toledo et al., 2011, 2012).

A rugosidade do dossel está relacionada com sua complexidade, portanto aumenta com a maturidade e estruturação vertical da floresta juntamente com os valores de LAI (Hardiman et al., 2011; Parker and Russ, 2004). Isso, sugere que o aumento do LAI associado ao aumento da rugosidade do dossel que observamos ao longo da topossequência pode ser uma resposta ao nível de desenvolvimento das tipologias florestais. As florestas em terrenos verticalmente mais próximos a drenagem local, com dossel menos rugoso e com menor LAI, podem trazer um mosaico com estágios de desenvolvimento relativamente mais jovens que as florestas em terrenos mais altos, com dossel mais rugoso e maior LAI. Esse padrão estaria associado a diferenças na dinâmica das florestas ao longo da topossequência (Toledo et al., 2012).

As métricas de abertura de dossel não foram diferentes entre as tipologias florestais. Observamos em campo que as florestas de baixio e campinarana alta não têm grandes clareiras, diferentemente das florestas em platô e vertente superior. Esse aspecto pode afetar a quantificação das métricas de abertura de dossel com uso do LPT. Considerando que as métricas de abertura do dossel são influenciadas tanto por espaços vazios de vegetação como pela densidade da vegetação, podendo haver um efeito de compensação. O tamanho dos transectos e o número de réplicas, que ficaram limitados pela extensão dos ambientes na área de estudo, também podem ter sido insuficientes para amostrar adequadamente a proporção de clareiras que ocorre em cada ambiente dificultando a separação entre eles.

McWilliam et al. (1993) utilizando-se do método de medição direta (destrutiva) em quatro parcelas de  $100\text{m}^2$  ( $400\text{m}^2$ ) em uma floresta densa de terra firme na região de Manaus

(próximo à Reserva Ducke) observaram uma alta variação ao longo dos quatro perfis de vegetação (LAD), entre 0.1 a  $0.3\text{m}^2\text{m}^{-3}$ . Nós encontramos uma variação similar ao longo dos perfis de LAD (fig. 10). Entretanto, McWilliam et al. (1993) observaram valores de LAD de  $0.3\text{m}^2\text{m}^{-3}$  no sub-bosque entre 1 e 3m, diferente dos nossos resultados de  $0.1\text{m}^2\text{m}^{-3}$ . Essa diferença provavelmente é devida a abertura dos transectos para a passagem do sensor. Apesar da abertura dos transectos ter sido feita com menor impacto possível, ela pode ter gerado uma subestimativa da LAD entre 1 a 3m de altura.

A variação dos perfis de LAD observadas entre os ambientes deve-se às diferenças nas concentrações de vegetação ao longo dos estratos verticais. O índice de diversidade de Shannon-Weaver (ISW) e o  $\sigma\text{LAD}$  resumem essa variação na distribuição da vegetação. Observamos que as florestas ao longo do gradiente de altura sobre a drenagem local tendem a apresentar menor variação na distribuição da vegetação ao longo do perfil (maior ISW e menor  $\sigma\text{LAD}$ ). Essas variações podem ocorrer em função de diversos fatores como a alta concentração de palmeiras no sub-bosque (Ribeiro et al., 1999) em áreas de baixio e platô, ausência de vegetação devido a clareiras (Brokaw, 1985; Hunter et al., 2015) em áreas de platô e vertente superior e distribuição da copa das árvores em função da composição de espécies locais (Ribeiro et al., 1999; Vieira et al., 2004).

Em floresta de terra firme na Reserva Ducke, Stark et al. (2012) com o uso dos sistemas LiDAR terrestre e aerotransportado estimaram índices de diversidade da vegetação (ISW) médio de 3.35, similar aos valores médios que encontramos no presente estudo. Este índice pode ser útil para diferenciação de ambientes, como observamos no presente estudo em que florestas de platô têm a vegetação (LAD) mais homogeneamente distribuída no perfil do que florestas de baixio e campinarana alta. Além disso, o ISW pode prever valores de crescimento e mudança em biomassa em diferentes regiões (Stark et al. 2012).

## 5.2. Sazonalidade do índice de área foliar

O índice de área foliar (LAI) é uma característica chave da estrutura da vegetação para entendermos os processos e mudanças no ecossistema (*e.g.* evapotranspiração, fotossíntese [fluxos de  $\text{CO}_2$ ] e interceptação da luz). O LAI é um dos principais parâmetros para analisar a dinâmica de crescimento e quantificar a importância das florestas tropicais nos ciclos globais de carbono, sendo uma das variáveis biofísicas mais utilizadas na modelagem de florestas tropicais (McWilliam et al., 1993; Asner et al., 2003; Clark et al., 2008; Doughty and Goulden, 2008; Stark et al., 2012; Malhi et al., 2015; Wu et al., 2016). Deste modo, é fundamental para

os modelos de dinâmica do ciclo do carbono e de transferência radiativa do dossel que os métodos para medições do LAI sejam desenvolvidos e estudados em florestas tropicais.

Nosso estudo reporta um LAI médio anual de  $5.19\text{m}^2\text{m}^{-2}$  para os 24 transectos que incluem todas as florestas do gradiente ambiental. Este valor está dentro do intervalo de  $4.9 \pm 2.0\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (média  $\pm$ DP) das 61 observações publicadas em florestas tropicais na síntese de Asner et al. (2003). McWilliam et al. (1993) observaram com medições diretas um LAI de  $5.7 \pm 0.5\text{m}^2\text{m}^{-2}$  em áreas de florestas densa de terra firme. Clark et al. (2008), também com uso do método direto, utilizando-se de uma torre, para coletar todas as folhas do chão até a copa superior em 45 transectos verticais de  $4.6\text{m}^2$  em uma floresta tropical de terra firme (sem diferenciação de ambientes), apresentaram um LAI médio de  $6.00 \pm 2.17\text{m}^2\text{m}^{-2}$ . Essas medidas são mais similares aos valores que observamos em florestas de platô que possuem um LAI médio anual de  $5.31\text{m}^2\text{m}^{-2}$ . A maioria dos estudos (utilizando diferentes métodos) em florestas tropicais foram realizados em florestas de platô ou sem diferenciação de ambientes e reportaram valores médios de LAI entre 4.7 a  $6.4\text{m}^2\text{m}^{-2}$ , similares aos nossos resultados (Apêndice A – Tabela S1).

Em um monitoramento com uso do LAI-2000 (LI-COR) de dezembro/2003 a novembro/2004, Malhado et al. (2009) observaram LAI médio anual de  $5.07\text{m}^2\text{m}^{-2}$  e uma amplitude de  $0.4\text{m}^2\text{m}^{-2}$  (8% da média anual) em uma floresta de platô na Amazônia Oriental (oeste) (Flona Tapajós, “km67”). Nesse sítio, a estação seca (<100mm) se estende em anos típicos, de junho a novembro (6 meses). Nós observamos uma média anual e amplitude de variação similares ( $5.31\text{m}^2\text{m}^{-2}$  e amplitude de 6%) na região de Manaus, que apresenta em média apenas 2 meses de estação seca, agosto e setembro. Contudo, nosso monitoramento foi realizado em ano de forte *El Niño*, em que a duração da estação seca se estendeu por 6 meses, de agosto/2015 a fevereiro/2016, sugerindo que os valores médios de LAI em anos típicos seriam maiores que os observados no período deste estudo na região de Manaus-AM. No entanto, a comparação entre nosso estudo e de Malhado et al. (2009) deve considerar que diferentes métodos para estimar LAI foram utilizados, e que o LAI-2000 pode sistematicamente subestimar o LAI (Cutini et al., 1998; Asner et al., 2003; Bréda, 2003).

Trabalhos com dados de sensores orbitais (e.g. satélites) para estimar o LAI ao longo do tempo, indicam variações bem maiores do que as reportadas em estudos na superfície. Doughty and Goulden (2008) e Myneni et al. (2007) reportaram variações médias anuais de LAI de  $\sim 1.5\text{m}^2\text{m}^{-2}$ , que correspondente a 25% do LAI médio anual de  $\sim 6\text{m}^2\text{m}^{-2}$  para florestas na Amazônia. Nossos resultados são próximos aos valores médios de LAI relatados tanto nas escalas regional como local, porém há uma incerteza em relação a variação sazonal do LAI

nesses estudos que utilizam dados de sensores orbitais. Morton et al. (2014) relatam que sensores embarcados em satélites (e.g. *Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer - MODIS*) observam maior dinâmica foliar e aumento do “verdor” (Índices de vegetação e LAI) durante a estação seca nas florestas da Amazônia (Huete et al., 2006). Os autores afirmam que essas variações sazonais são artefatos na área do pixel ocupada por sombra, devido à mudança sazonal no ângulo de elevação solar na hora de passagem do satélite. Porém, após correções dos artefatos, padrões sazonais significativos no aumento do verdor na estação seca ainda são detectados na Amazônia Central, embora ainda bem acima do nível de ruído dos dados (Guan et al., 2015; Saleska et al., 2016). Estudos em escalas locais com coletores de serapilheira no chão da floresta (Luizão, 1989; Luizão and Schubart, 1987) e câmeras RGB em torres acima do dossel monitorando a copa das árvores, confirmam esse padrão de lançamento de folhas no início da estação seca em florestas de platô, mesmo em florestas chamadas de “sempre verde” (Tavares, 2013; Nelson et al., 2014; Lopes et al., 2016; Wu et al., 2016).

Com base nesses estudos, esperávamos observar nos platôs uma queda no LAI no início da estação seca. No entanto, não observamos mudanças do LAI nos primeiros meses secos em florestas de platô. Talvez tenhamos perdido o período de queda, lançamento e expansão de folhas, se esse processo acontece em um intervalo <30 dias (intervalo de tempo entre um monitoramento e outro). Acreditamos nessa possibilidade, pois um estudo com coletores de serapilheira nos mesmos transectos detectaram um aumento de ~30% na queda de folhas de julho a agosto em relação a queda total de folhas anual (abril/2015 a março/2016) (Valle et al. *in prep.*). Além disso, outros estudos apontam que o processo de troca de folhas (renovação foliar) em florestas “sempre verdes” acontece rapidamente, em cerca de ~30 dias (Numata et al., 2004; Lopes et al., 2016).

Considerando, porém, todos os ambientes (24 transectos) observamos uma queda significativa do LAI no período mais seco (agosto a outubro de 2015). Essa mudança de LAI pode ter sido causada pelo aumento da duração do período seco devido ao evento climático *El Niño* (Brando et al., 2008; Bonal et al., 2016). Houve um aumento de produção de serapilheira fina (queda de folhas) de setembro a outubro de 2015 de acordo com dados coletados no mesmo período e área de estudo (Valle et al., *in prep.*). Esse aumento não foi encontrado em estudos anteriores de produção de serapilheira em um monitoramento de aproximadamente 4 anos na mesma área (Luizão and Schubart, 1987; Luizão, 1989), porém em um sítio próximo (Am-10, Embrapa) com floresta madura (primária) foi detectado um incremento de serapilheira de agosto a outubro durante o severo *El Niño* de 1997 (Martius et al., 2004). Assim, a queda atípica de ~1% ao mês de LAI, de agosto a outubro de 2015, ocorreu possivelmente em função de

mudanças microclimáticas decorrentes do *El Niño*. Acreditamos que com a diminuição da umidade do ar ocorre um aumento na demanda evaporativa das folhas e devido ao déficit hídrico no solo as folhas que possuem menor eficiência no uso da água (EUA) foram dispersadas (Escudero and Mediavilla, 2003). Logo, dispersar folhas com menor EUA é importante para que venham folhas novas que são mais eficientes no controle da perda de água por transpiração (van Schaik et al., 1993; Wright and van Schaik, 1994)

Para o período de março a agosto de 2015 as florestas de platô e campinarana alta tiveram comportamentos semelhantes, que não foram observados nas florestas de baixio e vertente superior. A variação da amplitude anual do LAI para as florestas dos quatro ambientes de terra firme ficou entre 5 e 6%, porém os meses de mínimo e máximo LAI foram diferentes entre os ambientes. Luizão (1989) com monitoramento mensal de serapilheira fina com ~4 anos (1979 a 1982) em florestas de platô e baixio observaram padrões sazonais semelhantes. Porém, as mudanças temporais do LAI nas florestas de platô e de baixio apontam ser diferentes.

Não foi possível comparar padrões sazonais do LAI dos ambientes com outros trabalhos, devido à escassez de estudos e dificuldade de mensurar com precisão o LAI em florestas tropicais. Nossos resultados de mudança sazonal no LAI para as florestas ao longo da toposequência hidro-edáfica poderão ser usados como dados de entrada (*input*) em modelos de dinâmica foliar, para uma melhor interpretação das mudanças sazonais do dossel e processos associados, como produtividade, em florestas da Amazônia Central.

### **5.2.1. Padrão sazonal da dinâmica foliar nos estratos do dossel florestal**

A dinâmica foliar no dossel superior e no sub-bosque são diferentes. Estudo de Reich et al. (2004) monitorando mais de 40,000 folhas de 1,445 indivíduos de 23 espécies de floresta tropical “sempre verde” de terra firme na Venezuela, ao norte da bacia Amazônica. Observaram que as folhas de indivíduos de sub-bosque têm um tempo de vida médio de 3.2 anos e folhas de indivíduos no dossel superior têm um tempo de vida médio de 1.6 anos. Resultados similares foram encontrados no estudo de Malhado et al. (2009) em uma floresta de terra firme (Flona Tapajós). Eles utilizaram dados de produção de serapilheira e LAI para estimar o tempo de residência (tempo de vida) médio das folhas, que foi de ~1.1 ano. Esses resultados são concordantes com os observados no nosso estudo sobre uma maior dinâmica do LAI nos estratos superiores do dossel em relação ao sub-bosque.

No dossel superior encontra-se a maior concentração de folhas (LAI). Essas folhas no estrato superior estão em contato direto com a luz (radiação solar), e são elas que realizam a maior captação e têm maior eficiência no uso dos recursos (*e.g.* capacidade fotossintética)



(Wright and van Schaik, 1994; Restrepo-Coupe et al., 2013; Wu et al., 2016). Essa maior dinâmica foliar do dossel superior pode ser influenciada tanto por fatores ambientais (Reich, 1995) e/ou por fatores biológicos (*e.g.* herbivoria) (Aide, 1992).

## 6. CONCLUSÃO

O LiDAR portátil terrestre (LPT) demonstrou ser sensível às mudanças temporais sutis na quantidade total de folhas (LAI) no dossel dos ambientes. O instrumento é também sensível a diferenças espaciais na distribuição vertical e horizontal da densidade de folhas (LAD). Dentro de cada tipo de ambiente, acreditamos que o baixo número de réplicas diminui a detectabilidade de sazonalidade no LAI, mas alguns ambientes ainda assim mostram padrões sazonais. Detectamos possíveis respostas do LAI ao severo *El Niño* de 2015-2016, com maior queda de folhas na seca. A estrutura do dossel e a distribuição vertical das folhas é diferente e percebe-se um gradiente entre as quatro tipologias florestais ao longo do gradiente de altura sobre a drenagem local. Mais da metade do LAD do perfil vertical nos quatro ambientes se concentra no dossel superior de 0-5 e 0-10m de profundidade, onde encontra-se maior dinâmica foliar. Estas observações são relevantes para modelos de transferência radiativa do dossel e para o entendimento da sazonalidade da capacidade fotossintética na Amazônia Central.

## REFERÊNCIAS

- Aide, T.M., 1992. Dry Season Leaf Production: An Escape from Herbivory. *Biotropica* 24, 532–537. doi:10.2307/2389016
- Araújo, A.C., Nobre, A.D., Kruijt, B., Elbers, J.A., Dallarosa, R., Stefani, P., Von Randow, C., Manzi, A.O., Culf, A.D., Gash, J.H.C., Valentini, R., Kabat, P., 2002. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. *J. Geophys. Res.* 107, 1–20. doi:10.1029/2001JD000676
- Asner, G.P., Scurlock, J.M.O., A. Hicke, J., 2003. Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12, 191–205. doi:10.1046/j.1466-822X.2003.00026.x
- Bi, J., Knyazikhin, Y., Choi, S., Park, T., Barichivich, J., Ciais, P., Fu, R., Ganguly, S., Hall, F., Hilker, T., Huete, A., Jones, M., Kimball, J., Lyapustin, A.I., Mõttus, M., Nemani, R.R., Piao, S., Poulter, B., Saleska, S.R., Saatchi, S.S., Xu, L., Zhou, L., Myneni, R.B., 2015. Sunlight mediated seasonality in canopy structure and photosynthetic activity of Amazonian rainforests. *Environ. Res. Lett.* 10, 64014. doi:10.1088/1748-9326/10/6/064014
- Bonal, D., Burban, B., Stahl, C., Wagner, F., Hérault, B., 2016. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. *Ann. For. Sci.* 73, 27–44. doi:10.1007/s13595-015-0522-5
- Bréda, N.J.J., 2003. Ground-based measurements of leaf area index: A review of methods, instruments and current controversies. *J. Exp. Bot.* 54, 2403–2417. doi:10.1093/jxb/erg263
- Brokaw, N.V.L., 1985. Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecology* 66, 682–687.
- Chambers, J.Q., Tribuzy, E.S., Toledo, L.C., Crispim, B.F., Santos, J., Araújo, A.C., Kruijt, B., Nobre, A.D., Trumbore, E., 2004. Respiration from a Tropical Forest Ecosystem: Partitioning of Sources and Low Carbon Use Efficiency. *Ecol. Appl.* 14, 72–88.
- 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. doi:10.1007/BF01945546
- Clark, D.A.D.B., Olivas, P.C., Oberbauer, S.F., Clark, D.A.D.B., Ryan, M.G., 2008. First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest Leaf Area Index, a key driver of global primary productivity. *Ecol. Lett.* 11, 163–172. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01134.x
- Cutini, A., Matteucci, G., Mugnozza, G.S., 1998. Estimation of leaf area index with the Li-Cor LAI 2000 in deciduous forests. *For. Ecol. Manage.* 105, 55–65. doi:10.1016/S0378-1127(97)00269-7

- De Weirdt, M., Verbeeck, H., Maignan, F., Peylin, P., Poulter, B., Bonal, D., Ciais, P., Steppe, K., 2012. Seasonal leaf dynamics for tropical evergreen forests in a process-based global ecosystem model. *Geosci. Model Dev.* 5, 1091–1108. doi:10.5194/gmd-5-1091-2012
- Domingues, T.F., Berry, J.A., Martinelli, L.A., Ometto, J.P.H.B., Ehleringer, J.R., 2005. Parameterization of Canopy Structure and Leaf-Level Gas Exchange for an Eastern Amazonian Tropical Rain Forest (Tapajós National Forest, Pará, Brazil). *Earth Interact.* 9, 1–23. doi:10.1175/EI149.1
- Doughty, C.E., Goulden, M.L., 2008. Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO<sub>2</sub> exchange. *J. Geophys. Res.* 113, 1–12. doi:10.1029/2007JG000590
- EMBRAPA, 1997. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Manual de métodos de análise de solo. Embrapa solos. Rio de Janeiro, RJ, Brazil.
- Escudero, A., Mediavilla, S., 2003. Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span. *J. Ecol.* 91, 880–889. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00818.x
- Figueiredo, F.O.G., Costa, F.R.C., Nelson, B.W., Pimentel, T.P., 2014. Validating forest types based on geological and land-form features in central Amazonia. *J. Veg. Sci.* 25, 198–212. doi:10.1111/jvs.12078
- Galvão, L.S., dos Santos, J.R., Roberts, D.A., Breunig, F.M., Toomey, M., de Moura, Y.M., 2011. On intra-annual EVI variability in the dry season of tropical forest: A case study with MODIS and hyperspectral data. *Remote Sens. Environ.* 115, 2350–2359. doi:10.1016/j.rse.2011.04.035
- Guan, K., Pan, M., Li, H., Wolf, A., Wu, J., Medvigy, D., Caylor, K.K., Sheffield, J., Wood, E.F., Malhi, Y., Liang, M., Kimball, J.S., Saleska, S.R., Berry, J., Joiner, J., Lyapustin, A.I., 2015. Photosynthetic seasonality of global tropical forests constrained by hydroclimate. *Nat. Geosci.* 8, 284–289. doi:10.1038/ngeo2382
- Hardiman, B.S., Bohrer, G., Gough, C.M., Vogel, C.S., Curtis, P.S., 2011. The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology* 92, 1818–1827. doi:10.1890/10-2192.1
- Harding, D.J., Lefsky, M.A., Parker, G.G., Blair, J.B., 2001. Laser altimeter canopy height profiles methods and validation for closed-canopy, broadleaf forests. *Remote Sens. Environ.* 76, 283–297. doi:10.1016/S0034-4257(00)00210-8
- Huete, A.R., Didan, K., Shimabukuro, Y.E., Ratana, P., Saleska, S.R., Hutyra, L.R., Yang, W., Nemani, R.R., Myneni, R., 2006. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophys. Res. Lett.* 33, 2–5. doi:10.1029/2005GL025583

- Hunter, M.O., Keller, M., Morton, D., Cook, B., Lefsky, M., Ducey, M., Saleska, S., De Oliveira, R.C., Schiatti, J., Zang, R., 2015. Structural dynamics of tropical moist forest gaps. *PLoS One* 10, 1–19. doi:10.1371/journal.pone.0132144
- Jones, M.O., Kimball, J.S., Nemani, R.R., 2014. Asynchronous Amazon forest canopy phenology indicates adaptation to both water and light availability. *Environ. Res. Lett.* 9, 124021. doi:10.1088/1748-9326/9/12/124021
- Lefsky, M.A., Cohen, W.B., Parker, G.G., Harding, D.J., 2002. Lidar Remote Sensing for Ecosystem Studies. *Bioscience* 52, 19. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0019:LRSFES]2.0.CO;2
- Li-Cor., 2010. LAI-2200 plant canopy analyser. Operating manual. LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA 6.
- Li-Cor., 1992. LAI-2000 plant canopy analyser. Operating manual. LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA 180.
- Lopes, A.P., Nelson, B.W., Wu, J., Graça, P.M.L.A., Tavares, J.V., Prohaska, N., Martins, G.A., Saleska, S.R., 2016. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sens. Environ.*
- Luizão, F.J., 1989. Litter production and mineral element input to the forest floor in a Central Amazonian forest. *GeoJournal* 19, 407–417. doi:10.1007/BF00176910
- Luizão, F.J., Schubart, H.O.R., 1987. Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia. *Experientia* 43, 259–265. doi:10.1007/BF01945549
- 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. *Glob. Chang. Biol.* 10, 592–600. doi:10.1111/j.1529-8817.2003.00757.x
- MacArthur, R., Horn, H., 1969. Foliage profile by vertical measurements. *Ecology*.
- Magalhães, L.M.S., Blum, W.E.H., Higuchi, N., Santos, J. dos, 1998. Relações entre o solo e a floresta no estabelecimento de unidades de paisagens florestais, na Amazônia. *Floresta em Ambient.* 5, 89–103.
- Malhado, A.C.M., Costa, M.H., de Lima, F.Z., Portilho, K.C., Figueiredo, D.N., 2009. Seasonal leaf dynamics in an Amazonian tropical forest. *For. Ecol. Manage.* 258, 1161–1165. doi:10.1016/j.foreco.2009.06.002
- Malhi, Y., Aragão, L.E.O.C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C., Meir, P., 2009. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106,

20610–5. doi:10.1073/pnas.0804619106

- Malhi, Y., Doughty, C.E., Goldsmith, G.R., Metcalfe, D.B., Girardin, C.A.J., Marthews, T.R., del Aguila-Pasquel, J., Aragão, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Brando, P., da Costa, A.C.L., Silva-Espejo, J.E., Farfán Amézquita, F., Galbraith, D.R., Quesada, C.A., Rocha, W., Salinas-Revilla, N., Silvério, D., Meir, P., Phillips, O.L., 2015. The linkages between photosynthesis, productivity, growth and biomass in lowland Amazonian forests. *Glob. Chang. Biol.* 21, 2283–2295. doi:10.1111/gcb.12859
- Marques Filho, A. de O., 1997. Regime de radiação solar e características da vegetação - modelos de inversão. *Acta Amaz.* 27, 119–133. doi:10.1590/1809-43921997272134
- Marques Filho, A. de O., Dallarosa, R.G., 2001. Atenuação de radiação solar e distribuição vertical de área foliar em floresta - reserva Jaru - Rondônia, Brasil. *Acta Amaz.* 31, 39–39. doi:10.1590/1809-43922001311059
- Marques Filho, A. de O., Dallarosa, R.G., 2000. Intercepção de radiação solar e distribuição espacial de área foliar em floresta de terra firme da Amazônia Central, Brasil. *Acta Amaz.* 30, 453–453. doi:10.1590/1809-43922000303470
- Marques Filho, A. de O., Dallarosa, R.G., Pachêco, V.B., 2005. Radiação solar e distribuição vertical de área foliar em floresta - Reserva Biológica do Cuieiras ZF2, Manaus. *Acta Amaz.* 35, 427–436. doi:10.1590/S0044-59672005000400007
- Martius, C., Höfer, H., Garcia, M.V.B., Römbke, J., Hanagarth, W., 2004. Litterfall, litter stocks and decomposition rates in ranforest and agroforestry sites in central Amazonia. *Nutr. Cycl. Agroecosystems* 68, 137–154.
- McMahon, S.M., Bebbler, D.P., Butt, N., Crockatt, M., Kirby, K., Parker, G.G., Riutta, T., Slade, E.M., 2015. Ground based LiDAR demonstrates the legacy of management history to canopy structure and composition across a fragmented temperate woodland. *For. Ecol. Manage.* 335, 255–260. doi:10.1016/j.foreco.2014.08.039
- McWilliam, A.L.C., Roberts, J.M., Cabral, O.M.R., Leitao, M.V.B.R., Costa, A.C.L. de, Maitelli, G.T., Zamparoni, C.A.G.P., 1993. Leaf Area Index and Above-Ground Biomass of terra firme Rain Forest and Adjacent Clearings in Amazonia. *Funct. Ecol.* 7, 310–317. doi:10.2307/2390210
- Morton, D.C., Nagol, J., Carabajal, C.C., Rosette, J., Palace, M., Cook, B.D., Vermote, E.F., Harding, D.J., North, P.R.J., 2014. Amazon forests maintain consistent canopy structure and greenness during the dry season. *Nature* 506, 221–224. doi:10.1038/nature13006
- Myneni, R.B., Yang, W., Nemani, R.R., Huete, A.R., Dickinson, R.E., Knyazikhin, Y., Didan, K., Fu, R., Negrón Juárez, R.I., Saatchi, S.S., Hashimoto, H., Ichii, K., Shabanov, N. V,

- Tan, B., Ratana, P., Privette, J.L., Morisette, J.T., Vermote, E.F., Roy, D.P., Wolfe, R.E., Friedl, M. a, Running, S.W., Votava, P., El-Saleous, N., Devadiga, S., Su, Y., Salomonson, V. V., 2007. Large seasonal swings in leaf area of Amazon rainforests. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 4820–4823. doi:10.1073/pnas.0611338104
- Negrón Juárez, R.I., da Rocha, H.R., e Figueira, A.M.S., Goulden, M.L., Miller, S.D., 2009. An improved estimate of leaf area index based on the histogram analysis of hemispherical photographs. *Agric. For. Meteorol.* 149, 920–928. doi:10.1016/j.agrformet.2008.11.012
- Nelson, B.W., Tavares, J.V., Wu, J., Valeriano, D.M., Lopes, A.P., Marostica, S.F., Martins, G.A., Prohaska, N., Albert, L., da Araujo, A.C., Manzi, A.O., Saleska, S.R., Huete, A.R., 2014. Seasonality of Central Amazon Forest Leaf Flush Using Tower-Mounted RGB Camera. American Geophysical Union Fall Meeting. Retrieved from: <https://agu.confex.com/agu/fm14/meetingapp.cgi#Paper/7861>, in: American Geophysical Union Fall Meeting. pp. 7–8.
- Nobre, A.D., Cuartas, L.A., Hodnett, M., Rennó, C.D., Rodrigues, G., Silveira, A., Waterloo, M., Saleska, S., 2011. Height Above the Nearest Drainage – a hydrologically relevant new terrain model. *J. Hydrol.* 404, 13–29. doi:10.1016/j.jhydrol.2011.03.051
- Numata, S., Okuda, T., Kachi, N., Manokaran, N., 2004. Delayed greening, leaf expansion, and damage to sympatric *Shorea* species in a lowland rain forest. *J. Plant Res.* 117, 19–25. doi:10.1007/s10265-003-0126-2
- Parker, G.G., 1995. Structure and microclimate of forest canopies, in: Lowman, M.D., Nadkarni, N.M. (Eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, New York, NY, pp. 73–106.
- Parker, G.G., Harding, D.J., Berger, M.L., 2004. A portable LIDAR system for rapid determination of forest canopy structure. *J. Appl. Ecol.* 41, 755–767. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00925.x
- Parker, G.G., Russ, M.E., 2004. The canopy surface and stand development: assessing forest canopy structure and complexity with near-surface altimetry. *For. Ecol. Manage.* 189, 307–315. doi:10.1016/j.foreco.2003.09.001
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RADAMBRASIL, 1978. Programa de Integração Nacional. Levantamentos de Recursos Naturais. v.18 (Manaus) - Radam (projeto) DNPM, Ministério das Minas e Energia. Rio de Janeiro. Brasil. 626pp.
- Reich, P.B., 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Can. J. Bot.* 73, 164–174. doi:10.1139/b95-020

- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B., Prugh, L., Ellsworth, D.S., 2004. Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: A census of 40,000 leaves of 23 tree species. *Ecol. Monogr.* 74, 3–23. doi:10.1890/02-4047
- Rennó, C.D., Nobre, A.D., Cuartas, L.A., Soares, J.V., Hodnett, M.G., Tomasella, J., Waterloo, M.J., 2008. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sens. Environ.* 112, 3469–3481. doi:10.1016/j.rse.2008.03.018
- Restrepo-Coupe, N., da Rocha, H.R., Hutrya, L.R., da Araujo, A.C., Borma, L.S., Christoffersen, B., Cabral, O.M.R., de Camargo, P.B., Cardoso, F.L., da Costa, A.C.L., Fitzjarrald, D.R., Goulden, M.L., Kruijt, B., Maia, J.M.F., Malhi, Y.S., Manzi, A.O., Miller, S.D., Nobre, A.D., von Randow, C., Sá, L.D.A., Sakai, R.K., Tota, J., Wofsy, S.C., Zanchi, F.B., Saleska, S.R., 2013. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. *Agric. For. Meteorol.* 182–183, 128–144. doi:10.1016/j.agrformet.2013.04.031
- Ribeiro, J., Hopkins, M., Vicentini, A., Sothers, C., Costa, M., Brito, J., Souza, M., Martins, L., Lohmann, L., Assunção, P.A., Pereira, E. da C., Silva, C.F. da, Mesquita, M.R., Procópio, L.C., 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra Firme na Amazônica Central*. Manaus (Brazil): INPA – DFID.
- Riegl, 2009. *Laser Measurement Systems: Manual LD90-3-FLP series*.
- Rosa, D.M., 2014. *Sistema LiDAR portátil terrestre: estudos e aplicações florestais*. Universidade Federal do Paraná. Retrieved from: <<http://acervodigital.ufpr.br/bitstream/handle/1884/39387/R%20-%20E%20-%20DIOGO%20MARTINS%20ROSA.pdf>>.
- Saleska, S.R., Wu, J., Guan, K., Araujo, A.C., Huete, A., Nobre, A.D., Restrepo-Coupe, N., 2016. Dry-season greening of Amazon forests. *Nature* 531, E4–E5. doi:10.1038/nature16457
- Schietti, J., 2013. *Interações entre floresta, chuva e solo em áreas de lençol freático superficial na Amazônia Central*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.
- Schietti, J., Emilio, T., Rennó, C.D., Drucker, D.P., Costa, F.R.C., Nogueira, A., Baccaro, F.B., Figueiredo, F., Castilho, C. V., Kinupp, V., Guillaumet, J., Garcia, A.R.M., Lima, A.P., Magnusson, W.E., 2014. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecol. Divers.* 7, 241–253. doi:10.1080/17550874.2013.783642

- Shannon, C., Weaver, W., 1963. The mathematical theory of communication. 1949. Urbana, Univ. Illinois Press.
- Stark, S.C., Leitold, V., Shimabukuro, T., Michael, A., Wu, J.L., Hunter, M.O., de Castilho, C. V., Costa, F.R.C., McMahon, S.M., Parker, G.G., Shimabukuro, M.T., Lefsky, M.A., Keller, M., Alves, L.F., Schiatti, J., Shimabukuro, Y.E., Brandão, D.O., Woodcock, T.K., Higuchi, N., de Camargo, P.B., de Oliveira, R.C., Saleska, S.R., Shimabukuro, T., Michael, A., 2012. Amazon forest carbon dynamics predicted by profiles of canopy leaf area and light environment. *Ecol. Lett.* 15, 1406–1414. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01864.x
- Sumida, A., Nakai, T., Yamada, M., Ono, K., Uemura, S., Hara, T., 2009. Ground-based estimation of leaf area index and vertical distribution of leaf area density in a *betula ermanii* forest. *Silva Fenn.* 43, 799–816.
- Tavares, J., 2013. Green-up na Estação Seca da Amazônia Central: Padrões sazonais da fenologia foliar de uma floresta de terra firme. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Retrieved from: [http://bdtd.ibict.br/vufind/Record/INPA\\_475d708f7a5e3f4d12f318fffe93f57](http://bdtd.ibict.br/vufind/Record/INPA_475d708f7a5e3f4d12f318fffe93f57).
- Toledo, J.J., Magnusson, W.E., Castilho, C. V., Nascimento, H.E.M., 2012. Tree mode of death in Central Amazonia: Effects of soil and topography on tree mortality associated with storm disturbances. *For. Ecol. Manage.* 263, 253–261. doi:10.1016/j.foreco.2011.09.017
- Toledo, J.J., Magnusson, W.E., Castilho, C. V., Nascimento, H.E.M., 2011. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *For. Ecol. Manage.* 262, 331–338. doi:10.1016/j.foreco.2011.03.039
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., Wright, S.J., 1993. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24, 353–377. doi:10.1146/annurev.es.24.110193.002033
- Vieira, S., de Camargo, P.B., Selhorst, D., da Silva, R., Hutyra, L., Chambers, J.Q., Brown, I.F., Higuchi, N., dos Santos, J., Wofsy, S.C., Trumbore, S.E., Martinelli, L.A., 2004. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia* 140, 468–479. doi:10.1007/s00442-004-1598-z
- Wagner, F.H., Hérault, B., Bonal, D., Stahl, C., Anderson, L.O., Baker, R., Becker, G.S., Beekman, H., Souza, D.B., Botosso, C., Bowman, D.M.J.S., Bräuning, A., Brede, B., Brown, F.I., Camarero, J.J., Camargo, P.B., Cardoso, F.C.G., Mauricio, S., Dalitz, H., Castro, V.R. De, Freitas, J.E. De, 2016. Climate seasonality limits carbon assimilation and storage in tropical forests. doi:10.5194/bg-2015-619



- Watson, D.J., 1958. The Dependence of Net Assimilation Rate on Leaf-area Index. *Ann. Bot.* 22, 37–54.
- Watson, D.J., 1947. Comparative Physiological Studies on the Growth of Field Crops. *Ann. Bot.* 11, 41–76.
- Wright, S.J., van Schaik, C.P., 1994. Light and the Phenology of Tropical Trees. *Am. Nat.* 143, 192. doi:10.1086/285600
- Wu, J., Albert, L.P., Lopes, A.P., Restrepo-Coupe, N., Hayek, M., Wiedemann, K.T., Guan, K., Stark, S.C., Christoffersen, B., Prohaska, N., Tavares, J. V., Marostica, S., Kobayashi, H., Ferreira, M.L., Campos, K.S., da Silva, R., Brando, P.M., Dye, D.G., Huxman, T.E., Huete, A.R., Nelson, B.W., Saleska, S.R., 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science* 351, 972–6. doi:10.1126/science.aad5068
- Yang, X., Tang, J., Mustard, J.F., 2014. Beyond leaf color: Comparing camera-based phenological metrics with leaf biochemical, biophysical, and spectral properties throughout the growing season of a temperate deciduous forest. *J. Geophys. Res. Biogeosciences* 119, 181–191. doi:10.1002/2013JG002460

**APÊNDICE A** – Tabela S1 – Comparação de valores de índice de área foliar (LAI) obtidos com diferentes métodos e sítios na Amazônia Brasileira.

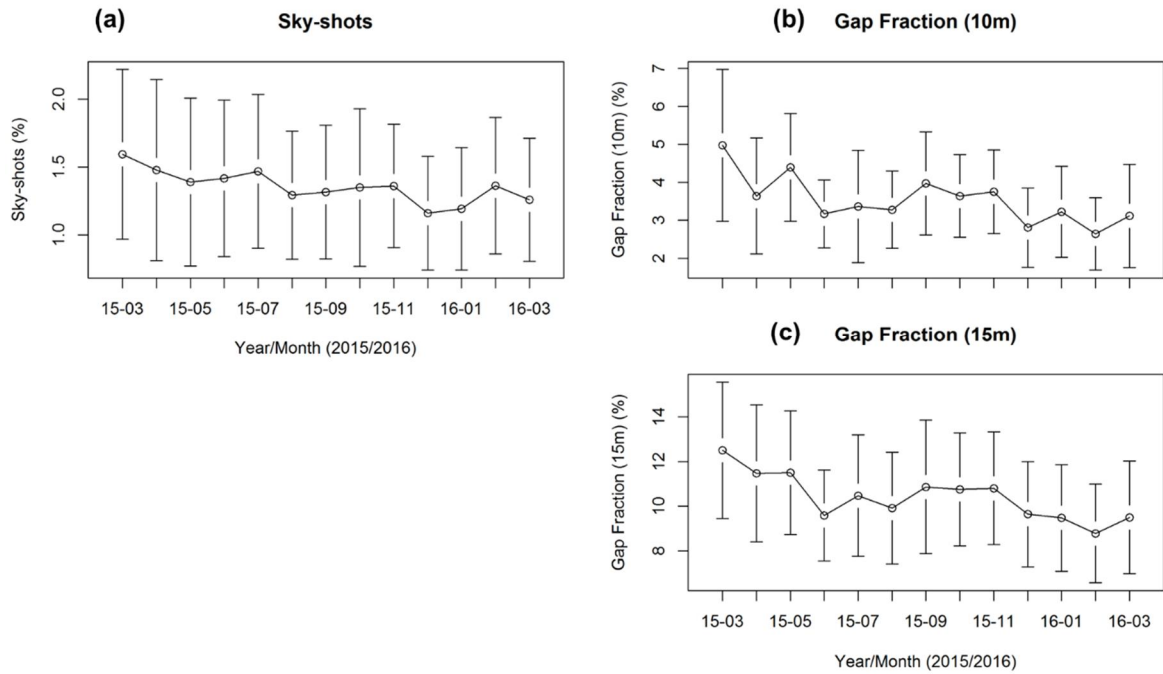
Referência	Sítio	Local	Método	LAI (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> )
McWilliam et al. (1993)		Reserva Ducke	Destritivo (400m <sup>2</sup> )	5.70
Marques Filho (1997)		Reserva Ducke	Radiação solar (Torre)	5.90
Marques Filho and Dallarosa (2000)	Manaus (AM)	Reserva Ducke	Radiação solar (Torre)	6.40
Chambers et al. (2004)		Reserva Cuieiras; km34 - Jacaranda	Relação Alométrica	4.70 <sup>1</sup>
Marques Filho et al. (2005)		Reserva Cuieiras; km14/km34	Radiação solar (Torre)	6.40 e 6.10
Stark et al. (2012)		Reserva Ducke	LiDAR (ALS e LPT)	5.72
Aragão et al. (2005)		Floresta Nacional do Tapajós/km67	LAI-2000	5.10
Domingues et al. (2005)		Floresta Nacional do Tapajós/km67	LAI-2000	4.50 a 5.90
Brando et al. (2008)	Santarém (PA)	Floresta Nacional do Tapajós	LAI-2000	5.90
Negrón Juárez et al. (2009)		Floresta Nacional do Tapajós/km83	Câmera Hemisférica	5.70
Malhado et al. (2009)		Floresta Nacional do Tapajós/km67	LAI-2000	5.07
Stark et al. (2012)		Floresta Nacional do Tapajós	LiDAR (ALS e LPT)	5.70
Marques Filho and Dallarosa (2001)	Jaru (RO)	Reserva Jaru	Radiação solar (Torre)	5.60

<sup>1</sup>sem galhos (índice de área dos galhos = 1.7 m<sup>2</sup>m<sup>-2</sup>)

ALS: *Airborne Laser Scanning*; LPT: LiDAR portátil terrestre (Riegl)

Fonte: Autor, 2016.

**APÊNDICE B** – Figura S1 – Gráficos das métricas de abertura de dossel para os 24 transectos durante os 13 meses (15-03: março/2015 a 16-03: março/2016). (a) proporção de *skyshots*, Fração sem vegetação (gap fraction) (b) com limiar de 10m e (c) de 15m. Linhas sólidas são as médias e as barras de erros são os intervalos de confiança a 95% (IC, 95%).



Para as métricas de abertura de dossel (Figura S1), não observamos mudanças temporais significativas para o conjunto (n=24).

**APÊNDICE C** – Figura S2 - Variação mensal da média do índice de área foliar por estratos de cada ambiente. (a, b) Linhas sólidas são do dossel superior (0-5 e 0-10m de profundidade), gráficos no painel superior. (c, d) Linhas tracejadas são do sub-bosque (1-6 e 1-11m), gráficos no painel inferior. O eixo y foi padronizado com amplitude igual a  $0.2\text{m}^2\text{m}^{-2}$  para todos os gráficos.

