

UNIVERSIDADE VILA VELHA – ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**HETEROGENEIDADE ESPACIAL DO AMBIENTE DE LUZ E DA
COBERTURA HERBÁCEA NO SUB-BOSQUE DE UMA
COMUNIDADE VEGETAL COSTEIRA TROPICAL**

CÉLIO MOREIRA LOPES

VILA VELHA
FEVEREIRO/ 2016

UNIVERSIDADE VILA VELHA – ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**HETEROGENEIDADE ESPACIAL DO AMBIENTE DE LUZ E DA
COBERTURA HERBÁCEA NO SUB-BOSQUE DE UMA
COMUNIDADE VEGETAL COSTEIRA TROPICAL**

Dissertação apresentada à
Universidade Vila Velha, como pré-
requisito do Programa de Pós-
graduação em Ecologia de
Ecossistemas, para a obtenção do
título de Mestre em Ecologia.

CÉLIO MOREIRA LOPES

VILA VELHA
FEVEREIRO/ 2016

CELIO MOREIRA LOPES

**HETEROGENEIDADE ESPACIAL DO AMBIENTE DE LUZ E DA
COBERTURA HERBÁCEA NO SUB-BOSQUE DE UMA
COMUNIDADE VEGETAL COSTEIRA TROPICAL**

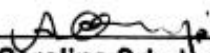
Dissertação apresentada à
Universidade Vila Velha, como pré-
requisito do Programa de Pós-
graduação em Ecologia de
Ecosistemas, para a obtenção do
título de Mestre em Ecologia.

Aprovada em 25 de fevereiro de 2016,

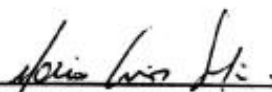
Banca Examinadora:



Dr. Paulo César Cavatte (CCA/UFES)



Dra. Ana Carolina Srbek de Araujo (UVV)



Dr. Márlo Luís Garbin (UVV)

Orientador

"O segredo da vida é o solo,
porque do solo dependem as plantas, a
água, o clima e nossa vida. Tudo está
interligado. Não existe ser humano sadio
se o solo não for sadio e as plantas,
nutridas".

- Ana Primavesi

Dedicatória

À minha mãe, Célia, e ao meu pai, Valmir, pilar de estruturação do meu eu; tudo que sou, devo a vocês que para mim são o exemplo de amor incondicional e perseverança. A todo carinho, alegria e orgulho que vocês têm por mim.

Ao meu irmão, Vando e em especial à minha irmã, Vanessa, minha protetora e torcedora assídua. Ao meu sobrinho, Daniel (Dan), que chegou trazendo alegria e espalhando amor em nossa família.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Mário Garbin, pela orientação, disposição, paciência, e confiança durante a execução deste trabalho.

Ao PPG Ecologia de Ecossistemas e à Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa e por financiarem parte dos custos do projeto.

Às Profs. Dra. Maria Colodete e Dra. Selma Hebling por terem me apresentado o mundo vegetal de forma excepcional na graduação em Biologia.

A todos os colegas da turma 2014/1 de Mestrado e Doutorado em Ecologia de Ecossistemas da Universidade Vila Velha.

Em especial, aos amigos Carlos Augusto e Emanuelle Carneiro, pelo apoio imprescindível na execução do campo deste trabalho.

Aos colegas Flora Misaki, Otávio Cratz e Romário Oliveira pelo suporte de campo.

Especialmente ao Luís Henrique que, além de todo apoio suporte emocional e compreensão, foi um super companheiro.

Aos meus amigos do “Celera” por terem ouvido todas as minhas crises e por sempre vibrarem por mim (Carlos Augusto, Pamela, Sayô, Rhanda, Bárbara e Enzo).

Agradeço a Deus pela motivação e o encorajamento de prosseguir em conquistar este sonho.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** Esquema para posicionamento das unidades amostrais. À esquerda, uma grade de 350m x 50m composta por 165 parcelas de 1m x 1m.
- Figura 2** Visão geral do gradiente entre as fitofisionomias. AANI, Arbustiva aberta não inundável; FNI, Floresta não inundável; AFNI, Arbustiva fechada não inundável.
- Figura 3** Cobertura média na floresta não inundável em cada transecto ao longo de um gradiente entre a formação Arbustiva Fechada Não-Inundável (AFNI) e a formação Arbustiva Aberta Não-Inundável (AANI).
- Figura 4** Fotografia hemisférica tomada no interior da floresta de restinga. Imagem **A**, corresponde a fotografia tomada em área com *fCover* alto. Imagem **B**, corresponde a divisão percentual da fração da cobertura vegetal e do céu fornecida pelo programa Can-Eye.
- Figura 5** Fotografia hemisférica tomada no interior da floresta de restinga. Imagem **A**, corresponde a fotografia tomada em área com *fCover* baixo. Imagem **B**, corresponde a divisão percentual da fração da cobertura vegetal e do céu fornecida pelo programa Can-Eye.
- Figura 6** Abundância relativa das formas de vida por transecto. AANI, Arbustiva Aberta Não-Inundável; AFNI, Arbustiva Fechada Não-Inundável.
- Figura 7** Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da abundância relativa normalizada das formas de vida.
- Figura 8** Variogramas do tipo *spline* univariado (*fCover*) e cruzados entre as diferentes formas de vida e cobertura (*fCover*).
- Figura 9** Variogramas do tipo *spline* univariado e cruzados entre as diferentes formas de vida.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 Coordenadas (unidades de UTM, Datum WGS84) dos pontos iniciais de cada transecção paralela à praia no PEPCV.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	MATERIAIS E MÉTODOS	20
2.1	Área de estudo	20
2.2	Procedimentos de amostragem e aquisição de imagens	21
2.3	Análise dos dados	25
3	RESULTADOS.....	25
3.1	Cobertura do estrato arbóreo-arbustivo.....	25
4	DISCUSSÃO	37
5	REFERÊNCIAS	41

RESUMO

LOPES, CELIO MOREIRA, Universidade Vila Velha – ES, fevereiro de 2016

Heterogeneidade espacial do ambiente de luz e da cobertura herbácea no sub-bosque de uma comunidade vegetal costeira tropical

Orientador: Mário Luís Garbin

A luz pode ser considerada como o mais importante recurso limitante do crescimento e da reprodução das plantas. Uma grande fração da heterogeneidade ambiental dentro florestas é causada por variações nos ambientes de luz. Entretanto, a variação do ambiente de luz e sua relação com a cobertura de espécies herbáceas tem sido raramente quantificada em ecossistemas tropicais. O objetivo deste estudo foi caracterizar a heterogeneidade da cobertura do dosselo interior de uma floresta de restinga e relacioná-la com a estrutura espacial de diferentes formas de vida do estrato herbáceo (ervas, plantas trepadeiras, plantas lenhosas, bromélias, e palmeiras; até 1,5 m de altura). A área de estudo foi o Parque Estadual Paulo César Vinha, Setiba, Guarapari (ES). Foram amostradas 165 parcelas de 1 m² distribuídas em 15 transectos de 50 m numa área total de 1,75 ha (350 m por 50 m). A abundância relativa das formas de vida foi amostrada por uma abordagem de “*cover pin frame*”. Para estimar a fração de cobertura da vegetação (*fCover*), foram tomadas fotografias hemisféricas. Os dados foram analisados por métodos de ordenação e correlogramas simples e cruzados. O *fCover* não se mostrou relacionado ao gradiente de distância da praia. Porém, houve uma variação espacial significativa na cobertura do dossel, a qual estruturou-se positivamente no espaço em escalas entre 20 m a 30 m. A abundância relativa média das diferentes formas de vida no sub-bosque diferiu entre os transectos, sendo que bromélias, lenhosas e herbáceas dominaram diferentes parcelas. Não foram observadas associações espaciais entre a cobertura vegetal e as diferentes formas de vida à exceção de ervas em escalas de 30 m a 40 m. Bromélias, herbáceas e palmeiras mostraram-se estruturadas positivamente no espaço em escalas de 20 m a 30 m. Bromélias associaram-se negativamente

com herbáceas, lenhosas e trepadeiras em escalas de 20 m a 30 m. Plantas trepadeiras associaram-se positivamente no espaço com plantas herbáceas e negativamente com palmeiras em escalas de 20 m a 30 m. Apesar da floresta apresentar uma heterogeneidade no ambiente luz, este fator não explicou os padrões de distribuição encontrados para as diferentes formas de vida. Bromélias mostraram-se mais importantes que a cobertura do dossel em estruturar espacialmente as diferentes formas de vida do estrato herbáceo da floresta de restinga via associações negativas com as demais formas de vida.

Palavras-chave: ambiente de luz, estrato herbáceo, fotografia hemisférica, heterogeneidade espacial.

ABSTRACT

LOPES, CELIO MOREIRA, Universidade Vila Velha – ES, fevereiro de 2016

Spatial heterogeneity of the light environment and herb cover in the understory of a tropical coastal plant community

Orientador: Mário Luís Garbin

Light can be viewed as the most important resource limiting plant growth and reproduction. A great fraction of the environmental heterogeneity inside forests is caused by variations in the light environments. However, variations in the light environment and their relationships with herb layer cover have been seldom quantified in tropical ecosystems. The objective of this study was to characterize the canopy cover heterogeneity within a Restinga forest and to relate it to the spatial structure of different life forms of the herb layer (herbs, climbing plants, woody plants, bromeliads, and palms; up to 1.5 m height). The study site was the Paulo César Vinha State Park, Setiba, Guarapari (ES). 165 plots of 1 m² were sampled and they were distributed in 50 m transects over a total area of 1,75 ha (350 m x 50 m). The relative abundance of the life forms was sampled using a modified cover pin frame approach. Hemispherical photographs were used to estimate the forest cover fraction (*fCover*). Data were analysed using ordination methods and simple and cross-correlograms. *fCover* was not related to the gradient of distance from the sea shore. However, there was a great spatial variation in the canopy cover, which was spatially structured at scales between 20 m and 30 m. The relative abundance of the different life forms differed among the transects, and bromeliads, woody plants, and herbs dominated different plots. There were no spatial associations between *fCover* and the different life forms except for herbs at scales between 30 m and 40 m. Bromeliads, herbs, and palms were positively spatially structured at scales between 20 m and 30 m. Bromeliads were negatively associated in space with herbs, woody plants, and climbers at scales between 20 m and 30 m. Climbing plants were positively associated in space with herbs and negatively associated with palms at scales between 20 m and 30 m. Even though the light environment was heterogeneous in this forest,

this factor did not explain the distribution patterns found for the different life forms. Bromeliads were more important than the canopy cover in structuring the herb layer of the Restinga forest through negative associations with the other life forms.

Keywords: light environment, herb layer, hemispherical photography, spatial heterogeneity.

1 INTRODUÇÃO

A luz pode ser considerada um dos mais importantes recursos à limitar o crescimento e a reprodução das plantas e, de todos os recursos ambientais importantes para elas, talvez seja espacial e temporalmente o mais heterogêneo (PEARCY, 2007). A luz do sub-bosque é tanto uma causa como um resultado da dinâmica de uma floresta (NICOTRA; CHAZDON; IRIARTE, 1999). Neste sentido, a estrutura e a distribuição espacial do dossel tem forte influência sobre a disponibilidade e a distribuição espacial de luz (BROWN; PARKER, 1994). Devido a esses aspectos, o ambiente de luz deve influenciar diretamente a presença e a biomassa das espécies herbáceas no interior de florestas. Variações espaciais e temporais na estrutura do dossel são as causas primárias da grande heterogeneidade observada do ambiente de luz do sub-bosque de florestas (NICOTRA; CHAZDON; IRIARTE, 1999; PEARCY, 2007). Poucos estudos usaram ferramentas espacialmente explícitas de análise para avaliar a heterogeneidade espacial do ambiente de luz dentro de florestas (CLARK et al., 1996; NICOTRA; CHAZDON; IRIARTE, 1999; VALLADARES; GUZMÁN, 2006). Além disso, a variação espacial do ambiente de luz e sua relação com a cobertura de espécies herbáceas tem sido raramente quantificada em ecossistemas tropicais, especialmente em ambientes costeiros (SOUZA; MARTINS, 2005). O estudo da relação entre esses dois componentes estruturais de florestas tropicais permitirá um melhor entendimento sobre como o ambiente de luz, determinado largamente pelo dossel florestal, afeta a estruturação de comunidades herbáceas. Em última instância, contribuirá para o entendimento de como o ambiente de luz afetaria a estruturação de comunidades vegetais no espaço.

O ambiente de luz de uma floresta é fundamentalmente determinado pela estrutura da copa, a qual influencia o crescimento e a sobrevivência de plântulas no seu sub-bosque (MELO; MIRANDA; DURIGAN, 2007). Isto ocorre porque a luz tem a capacidade de controlar processos ecológicos e fisiológicos dos vegetais de uma floresta (DENSLOW et al., 1990). As variações nos ambientes de luz favorecem a presença de grande diversidade de micro-habitats nestas áreas, e as causas mais importantes destas variações são a abertura de

clareiras, a heterogeneidade estrutural do dossel e a sua deciduidade (BIANCHINI; PIMENTA; DOS SANTOS, 2001).

Há poucos trabalhos que se preocuparam em quantificar a heterogeneidade (*sensu* LI; REYNOLDS, 1995), ou seja, a escala (tamanho de mancha) e a magnitude (contraste da mancha) da variação espacial do ambiente de luz em florestas tropicais. De forma mais geral, vários ecossistemas mostram que há correlação espacial em escalas de poucos metros até 20 metros, após os quais se verifica independência entre os pontos amostrais (PEARCY, 2007). Autocorrelação espacial é definida como “a propriedade de uma variável apresentar valores aleatórios, tomados aos pares de distância, mais similares (autocorrelação positiva) ou menos similares (autocorrelação negativa) do que o esperado para uma associação aleatória dos pares” (LEGENDRE, 1993). Muito embora a maioria dos estudos sobre a cobertura de florestas se baseie em comparações entre áreas de clareira e áreas sem clareiras, a quantificação da variação do ambiente de luz como uma variável contínua oferece a vantagem de que a estrutura de mancha, sua escala e a magnitude da variação, podem ser quantificadas com o uso de ferramentas de análise espacialmente explícitas (SILVA et al., 2015; WIRTH; WEBER; RYEL, 2001). Variações espaciais são mais comumente obtidas por meio da comparação de ambientes ou de fitofisionomias diferentes (BIANCHINI; PIMENTA; DOS SANTOS, 2001; MONTGOMERY, 2004), ou por meio da comparação entre pontos amostrais (LEMOS-FILHO et al., 2010; SOUZA; MARTINS, 2004). Muito embora possam haver variações na abertura e heterogeneidade do dossel (OLIVEIRA-FILHO; DE MELLO; SCOLFORO, 1997; WIRTH; WEBER; RYEL, 2001), especialmente em vegetação campestre com plantas de crescimento rápido (DERNER; BEN, 2001), sua escala de variação pode permanecer constante (SOUZA; MARTINS, 2005), e não se relacionar com aspectos florísticos e de diversidade (PAIXÃO et al., 2013). A lacuna de conhecimento acerca da estruturação espacial do ambiente de luz em sistemas florestais tropicais se deve não somente à falta de aplicação de ferramentas de análise espacialmente explícitas, mas fundamentalmente à carência de estudos utilizando técnicas de mensuração do ambiente de luz.

Uma questão fundamental é a de como caracterizar o ambiente de luz de uma floresta de forma confiável, independentemente da abordagem amostral e analítica. Nas últimas décadas, a fotografia hemisférica tem sido utilizada como uma ferramenta de avaliação indireta que visa determinar a quantidade de radiação solar incidente com base na avaliação da estrutura da copa da vegetação. Este método mapeia o tamanho, a magnitude e a distribuição das aberturas da copa por meio de fotografias em que se utilizam lentes de 180° do tipo “olho de peixe” (CHIANUCCI; CUTINI, 2012; JELASKA, 2004; JENNINGS; BROWN; SHEIL, 1999). Fotografias hemisféricas permitem determinar a geometria e a posição da abertura de dossel, a passagem da radiação solar em períodos sazonais e calcular subsequentemente vários parâmetros do ambiente de luz do sub-bosque de uma floresta. Estes parâmetros são o índice de área foliar (índice de área de folhagem ou *plant area index*), o ângulo de inclinação médio das folhas, a cobertura da vegetação, a fração de *gap* (abertura do dossel) e a fração da radiação fotossinteticamente ativa absorvida, os quais permitem a descrição do ambiente de luz em comunidades vegetais (ROXBURGH; KELLY, 1995). Com as fotografias hemisféricas, podemos quantificar a estruturação espacial do ambiente de luz a fim de entender como tal variação afeta as comunidades vegetais no sub-bosque das florestas tropicais.

Os principais processos do dossel da vegetação são basicamente resultantes da cobertura (*fCover*), fração da radiação fotossinteticamente ativa absorvida (*fAPAR*) e o índice de área foliar (LAI) (MOUGIN et al., 2014). *fCover* diz respeito à quantidade de vegetação distribuída num plano horizontal, sendo o complemento da fração de abertura (*gap*) da vegetação (WEISS; BARET, 2014). A cobertura está fortemente associada com índice de área foliar (MOESER et al., 2014; NASCIMENTO; FAGG; FAGG, 2007). O índice de área foliar (IAF) de uma cobertura vegetal foi definido por Watson (1947) como a área foliar integrada do dossel por unidade de superfície projetada no solo (m^2/m^2). Apenas uma das faces das folhas é considerada. Esse índice é indicativo das respostas ecofisiológicas das plantas às condições químicas, físicas e biológicas do solo, às condições do microclima e às condições bióticas como herbivoria, competição e a interdependência entre fatores nos diferentes estágios sucessionais da vegetação (WANDELLI; MARQUES FILHO, 1999). Todos esses

parâmetros podem ser estimados por métodos diretos e indiretos. Porém, os métodos diretos são destrutivos e demorados e implicam na coleta das folhas ou de biomassa. Esta prática consome tempo e recursos financeiros devido à variação espacial e temporal dos fatores ambientais (JARČUŠKA, 2008). Por esta razão, hoje podemos quantificar a disponibilidade de luz de forma indireta através da fotografia hemisférica, que utiliza fotografias do dossel das florestas e posterior análise computacional. Além disso, variações espaciais na cobertura da vegetação indicam que estrutura do dossel é simultaneamente uma causa e um efeito da dinâmica florestal (MONTGOMERY; CHAZDON, 2001). A heterogeneidade de luz aumenta com a variação da disponibilidade de luz ao longo do dia e entre as estações. A sombra produzida por árvores e a queda de ramos também influenciam nesta variação (AVALOS; MULKEY, 1999). Assim, altos níveis de diversidade de espécies podem ser mantidos pela heterogeneidade do ambiente de luz gerada pela presença de clareiras.

As regiões costeiras apresentam grandes desafios para a vegetação. Essas regiões tornam-se marginais para muitas espécies devido a constante ameaça de destruição do habitat, o estresse abiótico causado pela exposição ao vento, a alta concentração de salinidade no solo e no ar e aos alagamentos (CRAWFORD, 2008). Esta vegetação vem ajustando-se às mudanças do nível do mar causadas pelas mudanças climáticas (CHURCH et al., 2013), tornando-se cada vez mais tolerante à sobrevivência em ambientes extremos (CRAWFORD, 2008; SCARANO, 2002).

As condições de estresse se revelam como uma grande determinante das interações entre plantas (BERTNESS; HACKER, 1994; BROOKER et al., 2008; CALLAWAY et al., 2002; MICHALET et al., 2006). Com base nisso, Bertness & Hacker (1994) propuseram a hipótese de que a forte causa da interação de plantas são os fatores abióticos, a chamada Hipótese do Gradiente de Estresse (HGE). Para plantas que vivem em condições severas, o processo de facilitação seria predominante e, para plantas que vivem em ambientes com condições mais amenas, haveria predomínio de competição (CHOLER et al., 2001). Facilitação é quando uma espécie aumenta a sobrevivência, o crescimento ou o *fitness* de outras espécies de plantas (CALLAWAY, 1997). Evidências de interações positivas são encontradas quando padrões espaciais sugerem a associação

positiva entre espécies ou em experimentos de remoção, onde a retirada de uma espécie beneficiadora resulta em redução no desempenho fisiológico, crescimento ou sobrevivência das outras espécies associadas (CALLAWAY, 1995). A facilitação entre plantas é reconhecida como um fator importante na estruturação de comunidades vegetais, especialmente em ambientes severos (CALLAWAY, 2007). Embora a facilitação e a competição tenham efeitos opostos, ambas interações podem ocorrer simultaneamente (MAESTRE; BAUTISTA; CORTINA, 2003). Estes autores demonstraram que a facilitação é uma estratégia de sobrevivência, a qual está correlacionada com a diminuição da biomassa em ambientes de alto estresse. Contudo, a presença de plantas facilitadoras (as plantas-berçário, ou *nurse plants*) pode melhorar as condições ambientais de seus arredores, tornando a facilitação entre plantas uma interação muito importante quando se trata de um ambiente sob forte influência de condições de estresse (CASTANHO, 2012; KELLMAN & KADING, 1992).

No caso específico das comunidades vegetais costeiras na Floresta Atlântica, a distribuição espacial das espécies pode ser influenciada pelas características fisiológicas de cada planta em responder a fatores ambientais limitantes, tais como salinidade, elevadas temperaturas do ar e do solo e alta incidência de luz solar. Estes determinarão quais comunidades vegetais estarão presentes localmente (ARAUJO; PEREIRA; PIMENTEL, 2004; ARAUJO; PEREIRA, 2004) e quão heterogêneas elas podem ser internamente. Sabe-se que florestas de restinga são caracterizadas pela altura dos diferentes tipos de estratos florestais que elas contém. Estes encontram-se entre 6 e 10 metros, sendo que poucos indivíduos atingem alturas em torno de 20 metros, maior altura citada (PEREIRA, 2003). Diferentes formas de vida, como árvores, arbustos e plantas trepadeiras) tendem a associarem-se no espaço deste ambiente (CASTANHO; OLIVEIRA; PRADO, 2012; DIAS; SCARANO, 2007; GARBIN et al., 2012), apesar de espécies arbustivas tenderem a segregarem-se no espaço, de forma independente das interações com as árvores (GARBIN et al., 2016). Entretanto, pouco se sabe sobre a heterogeneidade do ambiente de luz de florestas tropicais, especialmente em seus ecossistemas periféricos (ver SCARANO, 2002), como as restingas.

O objetivo deste estudo foi caracterizar a heterogeneidade da cobertura do dossel do interior de uma floresta de restinga do Parque Estadual Paulo César Vinha e avaliar como esta relaciona com a estrutura espacial de diferentes formas de vida do estrato herbáceo (ervas, plantas trepadeiras, plantas lenhosas, bromélias, cactos, e palmeiras; até 1,5 m de altura). Sobretudo, objetiva-se entender como variações no ambiente de luz podem afetar os padrões de cobertura espacial de diferentes formas de vida no interior de uma floresta restinga. Para tal, postulam-se quatro hipóteses: 1) a variação espacial da cobertura da vegetação arbóreo-arbustiva (*i.e.* a variação espacial do ambiente de luz) se estrutura em escalas de, no máximo, 20 m; 2) a medida que aumenta o distanciamento da praia a cobertura arbóreo-arbustiva aumente (devido à diminuição do gradiente de estresse), tornando os ambientes do interior da floresta mais sombreados; 3) a estruturação espacial do ambiente de luz está associado com a estrutura espacial das diferentes formas de vida (seja em mancha ou em gradiente), ou seja, a abundância das formas de vida aumenta com a diminuição da cobertura vegetal no gradiente e aumenta nas clareiras, e; 4) as diferentes formas de vida estão positivamente associadas no espaço, uma vez que elas devem responder de forma similar às variações do ambiente de luz (hipótese 3).

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O Parque Estadual Paulo César Vinha - PEPCV, localizado em Setiba, no município de Guarapari (20°33'-20°38'S e 40°26'-40°23'W), possui uma área terrestre de 1.575, ha. Segundo classificação de Köppen, o clima da região é do tipo Aw, com temperatura média anual de 23,3°C, precipitação média anual de 1.307 mm e umidade relativa média anual de 80% (ASSIS; PEREIRA; THOMAZ, 2004). A amostragem foi realizada dentro da floresta não inundável de restinga em um gradiente tendo como início os limites desta formação com a vegetação aberta de *Clusia* em direção à Formação Pós-Praia (THOMAZI et al., 2013).

2.2 Procedimentos de amostragem e aquisição de imagens

Paralelamente à costa marinha, 15 Transectos foram demarcados ao longo da floresta, ispostos em um gradiente (Fig. 1) desde o limite da Floresta não inundável com a formação aberta não inundável (ou arbustiva aberta de *Clusia*) até o limite da floresta não inundável com a formação arbustiva fechada não inundável (ou pós praia), apresentando uma distancia de 25 metros entre si. Cada transecto possuía 11 parcelas do tamanho 1 cm x 1 cm com o distanciamento de 5 metros entre si. Foram tomadas fotografias hemisféricas no centro de cada parcela da floresta. A unidade amostral correspondeu ao ponto de tomada de cada fotografia, na qual também foi amostrada a vegetação (Fig. 2). As fotografias foram utilizadas para estimar a variação espacial da cobertura da vegetação, uma técnica de mensuração indireta do ambiente de luz. Assim, nossa amostragem formou uma grade de 15 x 11 (Fig. 2), em uma área total de 1,75 ha (arestas de 350 m por 50 m), com 165 parcelas de 1 m x 1 m. No campo, a localização foi determinada com auxílio de uma bússola para o ângulo de 53 graus considerando assim a declinação magnética de 23 graus (obtido no sítio <http://geomag.nrcan.gc.ca/calc/mdcal-en.php>).

Para as fitofisionomias em questão, foi adotada a nomenclatura de (ASSIS; PEREIRA; THOMAZ, 2004). O desenho amostral objetivou captar a estruturação espacial das variáveis de interesse em diferentes intervalos de distância: da menor distância entre unidades amostrais (5 m) à maior distância entre as unidades (351,75 m). As coordenadas espaciais (unidades de UTM, Datum WGS84) dos pontos iniciais de cada transecto (Tab. 1) foram determinados com auxílio do programa Google Earth (2015, disponível em <http://earth.google.com>) e definidos a campo com uso de GPS (Garmin Etrex, Garmin International Inc., Kansas City, USA).

Para estimar a abundância relativa das formas de vida, foi adotada uma abordagem de “cover pin frame” (Dias et al. 2005). Para tal, foi utilizada um metro (tipo vara) com 8 mm de espessura que foi colocado perpendicularmente ao solo. Em cada ponto de amostragem, foram registrados o número de toques e as formas de vida (ver MONTGOMERY, 2004) tocando a vara até a altura de 1,5 metros (Fig.2). Foram definidas 5 formas de vidas: bromélia, planta trepadeira, lenhosa, palmeira e herbácea.



Figura 1. Visão geral do gradiente entre as fitofisionomias. AANI, Arbustiva aberta não inundável; FNI, Floresta não inundável; AFNI, Arbustiva fechada não inundável.

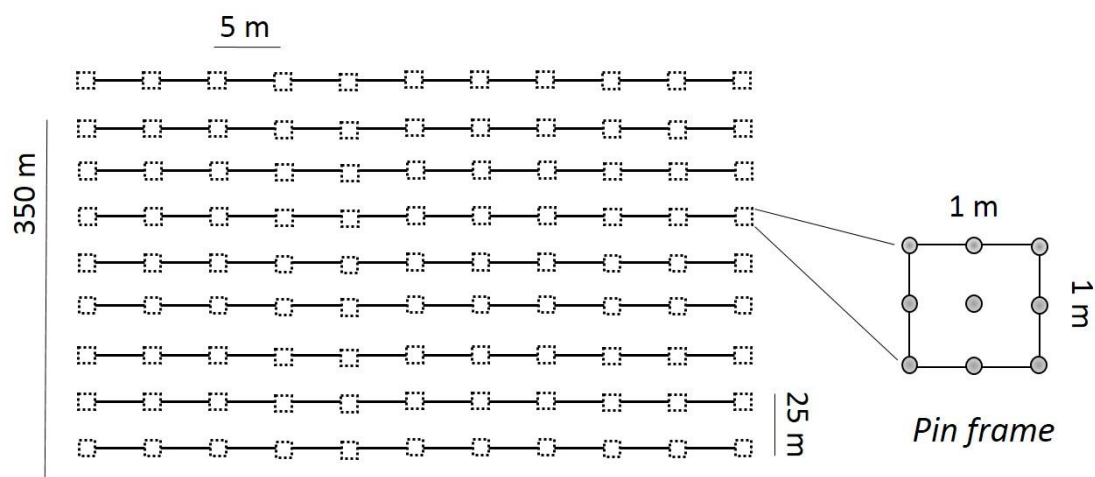


Figura 2. Esquema para posicionamento das unidades amostrais. À esquerda, uma grade de 350m x 50m composta por 165 parcelas de 1m x 1m. Os pontos cinza na imagem representam os locais de tomada do cover pin frame com o bastão graduado.

Tabela 1. Coordenadas (unidades de UTM, Datum WGS84) dos pontos iniciais de cada transecção paralela à praia no PEPCV

Transecto	Latitude	Longitude
1	0352375	7720678
2	0352397	7720666
3	0352419	7720653
4	0352440	7720641
5	0352462	7720629
6	0352484	7720617
7	0352506	7720604
8	0352527	7720592
9	0352549	7720580
10	0352571	7720567
11	0352593	7720555
12	0352615	7720531
13	0352637	7720531
14	0352658	7720518
15	0352681	7720506

O ambiente de luz em cada ponto de amostragem foi quantificado por meio de fotografias hemisféricas (uma fotografia por unidade amostral), uma técnica que tem sido utilizada para explorar a estrutura da floresta e condições de luz no sub-bosque (ver revisão em CHIANUCCI; CUTINI, 2012). As fotografias foram tomadas na posição zênite, na qual a câmera e a lente devem estar apontadas em ângulo reto em direção do céu (WEISS; BARET, 2014). Para tal, utilizou-se uma câmera digital nivelada na horizontal (MODELO CANON 1200D, de resolução 5184 x 3456, e 72 dpi), montada em um tripé na altura de 1,7 metros, com a base da câmera orientada para o norte magnético de forma a padronizar a orientação da câmera (JELASKA, 2004). Para visar o zênite com maior amplitude, utilizou-se uma lente do tipo olho de peixe de 180 graus (4,5 mm; Sigma Corp. of America, Ronkonhoma, NY, EUA) com as configuração da fotometria padronizada em F13 para abertura do diafragma, a velocidade do obturador variável de acordo com o ambiente de luz, e ajuste de foco no modo automático.

Fotografias hemisféricas permitem mapear o tamanho, a magnitude e a distribuição das aberturas da copa no local em que a fotografia foi obtida. Em cada fotografia foi caracterizar a cobertura da vegetação (*fCover*, abreviação segue WEISS; BARET, 2014) para cada um dos 165 pontos de amostragem. As melhores fotografias hemisféricas, com alto contraste, podem ser obtidas um pouco antes do nascer do sol, pouco antes do pôr do sol ou sob um céu nublado (GALVANI; LIMA, 2014). Todas as fotografias foram tomadas no verão (dezembro de 2015), período de maior crescimento da vegetação (JELASKA, 2004) e quando as folhas estão na sua expansão máxima (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Os períodos adotados para tomar as fotografias foi o do amanhecer (entre 7 h e 9 h) e do anoitecer (das 16 h às 18 h; o horário de verão não foi considerado). Apesar das fotografias terem sido feitas nos dias de sol, a literatura recomenda aproveitar os dias nublados já que não há incidência solar direta sobre a lente (BASUKI, 2015; CHIANUCCI; CUTINI, 2012; MACFARLANE et al., 2014), embora seja impossível evitar a luz direta em algumas fotografias (JELASKA, 2004). A cobertura da vegetação (*fCover*) foi calculada utilizando o programa CAN-EYE versão 6.313 (2014, INRA, França, disponível em <http://www6.paca.inra.fr/can-eye>).

2.3 Análise dos dados

O total de toques de cada forma de vida em cada parcela foi utilizado para calcular as abundâncias relativas das formas em cada parcela (padronização pelo total de toques em cada parcela). A variação tanto na cobertura média quanto nas abundâncias relativas médias no gradiente foi descrita com o auxílio de gráficos de barras (hipótese 2). Foi rodada uma análise de coordenadas principais (PCoA, LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) para descrever padrões de variação das abundâncias relativas das diferentes formas de vida no conjunto de parcelas (hipótese 2). A estrutura espacial dos dados de cobertura de dossel (*fCover*) e da abundância relativa das formas de vidas foi analisada por meio de correlogramas simples (hipótese 1) e cruzados utilizando o *I* de Moran em funções contínuas do tipo *spline* (BJØRNSTAD; FALCK, 2001; FORTIN; DALE, 2005). O correlograma do tipo *spline* permite estimar a estrutura de covariância e permite a generalização do correlograma discreto, mais comumente usado (BJØRNSTAD; FALCK, 2001). Os modelos cruzados permitiram estimar o grau de covariação entre a cobertura de dossel e a cobertura da vegetação herbácea no interior da floresta, e a covariação entre as diferentes formas de vida (hipóteses 3 e 4). As análises foram realizadas no ambiente R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2014) com uso dos pacotes *ncf* (BJØRNSTAD, 2013) e *vegan* (OKSANEN et al., 2015).

3 RESULTADOS

3.1 Cobertura do estrato arbóreo-arbustivo

A cobertura do estrato arbóreo-arbustivo não se mostrou relacionada ao gradiente de distância da praia (Fig. 3). As fotografias hemisféricas obtidas no interior da floresta mostraram uma variação na cobertura do dossel (Fig.4 e Fig. 5). Abundância relativa média das diferentes formas de vida no sub-bosque diferiram entre os transectos (Fig. 6). Bromélias tenderam a aumentar em abundância até a metade do gradiente (transectos 1 a 9) enquanto lenhosas e herbáceas tenderam a diminuir. Na medida em que aproximou-se da AFNI (9 a 15), bromélias diminuíram em abundância, e lenhosas, palmeiras e herbáceas

aumentaram em abundância. Plantas trepadeiras mantiveram-se relativamente constantes ao longo do gradiente. A análise de ordenação (PCoA) revelou que bromélias, lenhosas e herbáceas dominaram diferentes parcelas da área amostrada (Fig.7). Os variogramas do tipo *spline* univariado (*fCover*) demonstrou que a cobertura vegetal está estruturada positivamente no espaço em escalas entre 20 m a 30 m (Fig. 8). Não foi observada associação espacial entre a cobertura vegetal e as diferentes formas de vida à exceção de herbácea em escalas de 30 m a 40 m (Fig.8). Bromélias, herbáceas e palmeiras mostraram-se estruturadas positivamente no espaço em escalas de 20 m a 30 m. Além disso, bromélias associaram-se negativamente no espaço em escalas de 20 m a 30 m com herbáceas, lenhosas e trepadeiras. Plantas trepadeiras associaram-se positivamente no espaço com plantas herbáceas e negativamente com Palmeiras em escalas de 20 m a 30 m (Fig.9).

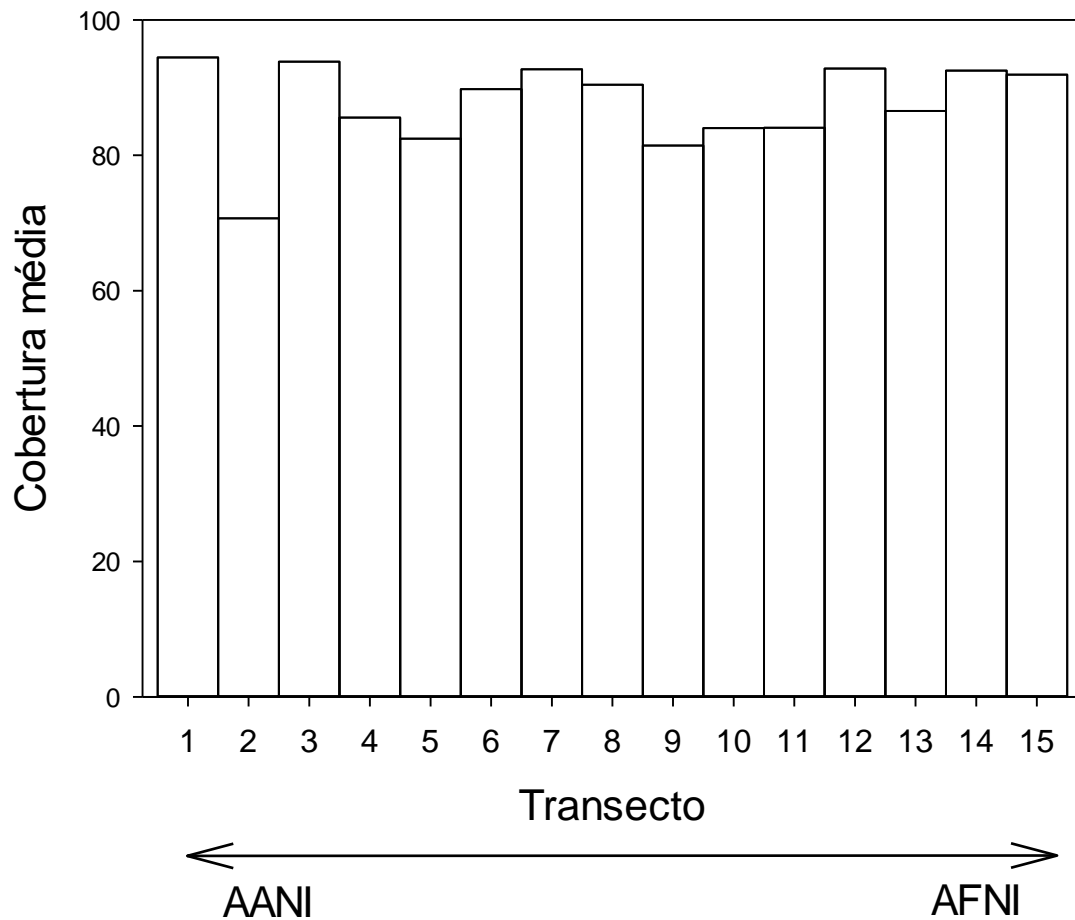


Figura 3. Cobertura média na floresta não inundável em cada transecto ao longo de um gradiente entre a formação Arbustiva Fechada Não-Inundável (AFNI) e a formação Arbustiva Aberta Não-Inundável (AANI). O transecto 15 é o mais próximo da praia. A cobertura média mostrou-se relativamente aleatória. Não sendo possível relacionar a cobertura do estrato arbóreo-arbustivo com o gradiente de estresse em direção à AANI.

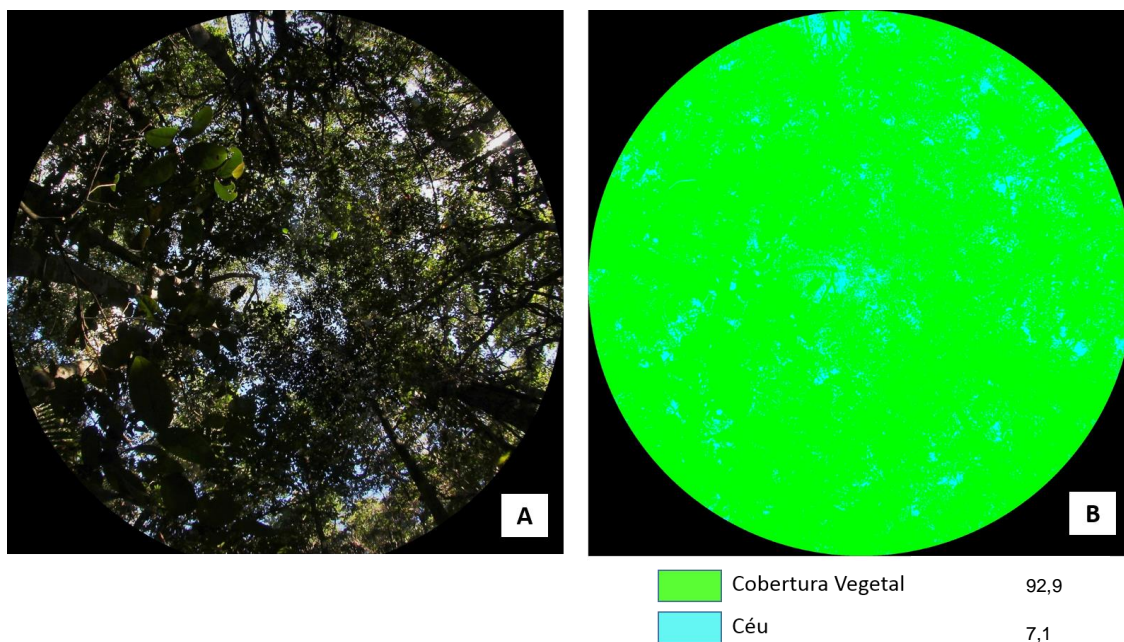


Figura 4. Fotografia hemisférica tomada no interior da floresta de restinga. Imagem **A**, corresponde a fotografia tomada em área com $fCover$ alto. Imagem **B**, corresponde a divisão percentual da fração da cobertura vegetal e do céu fornecida pelo programa Can-Eye.

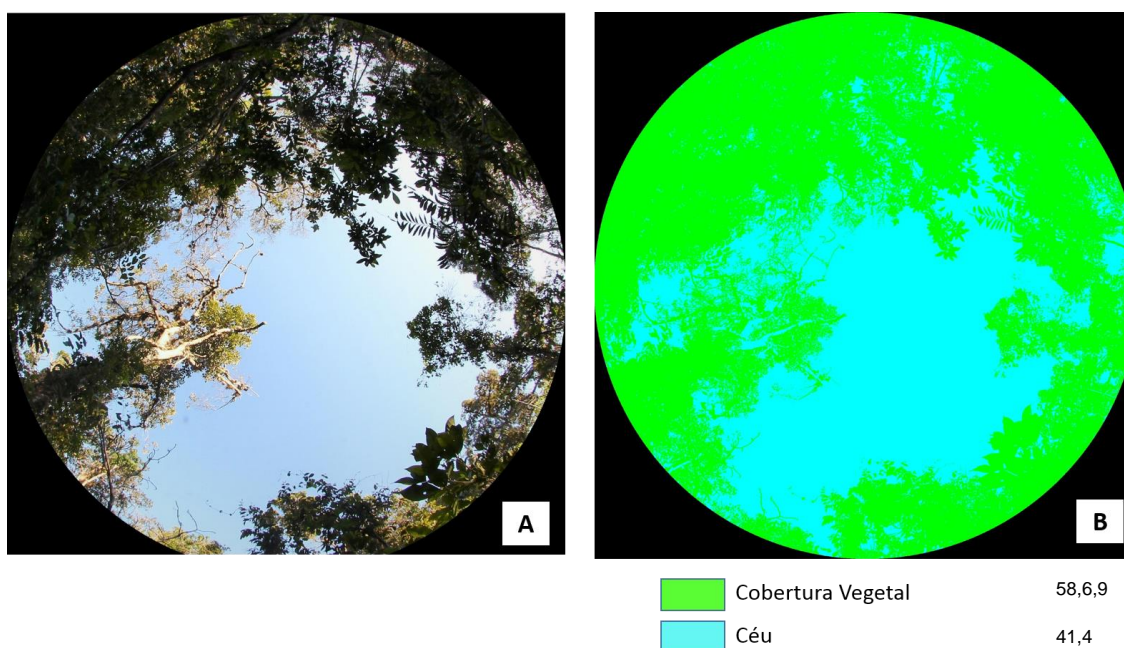


Figura 5. Fotografia hemisférica tomada no interior da floresta de restinga. Imagem **A**, corresponde a fotografia tomada em área com $fCover$ baixo. Imagem **B**, corresponde a divisão percentual da fração da cobertura vegetal e do céu fornecida pelo programa Can-Eye.

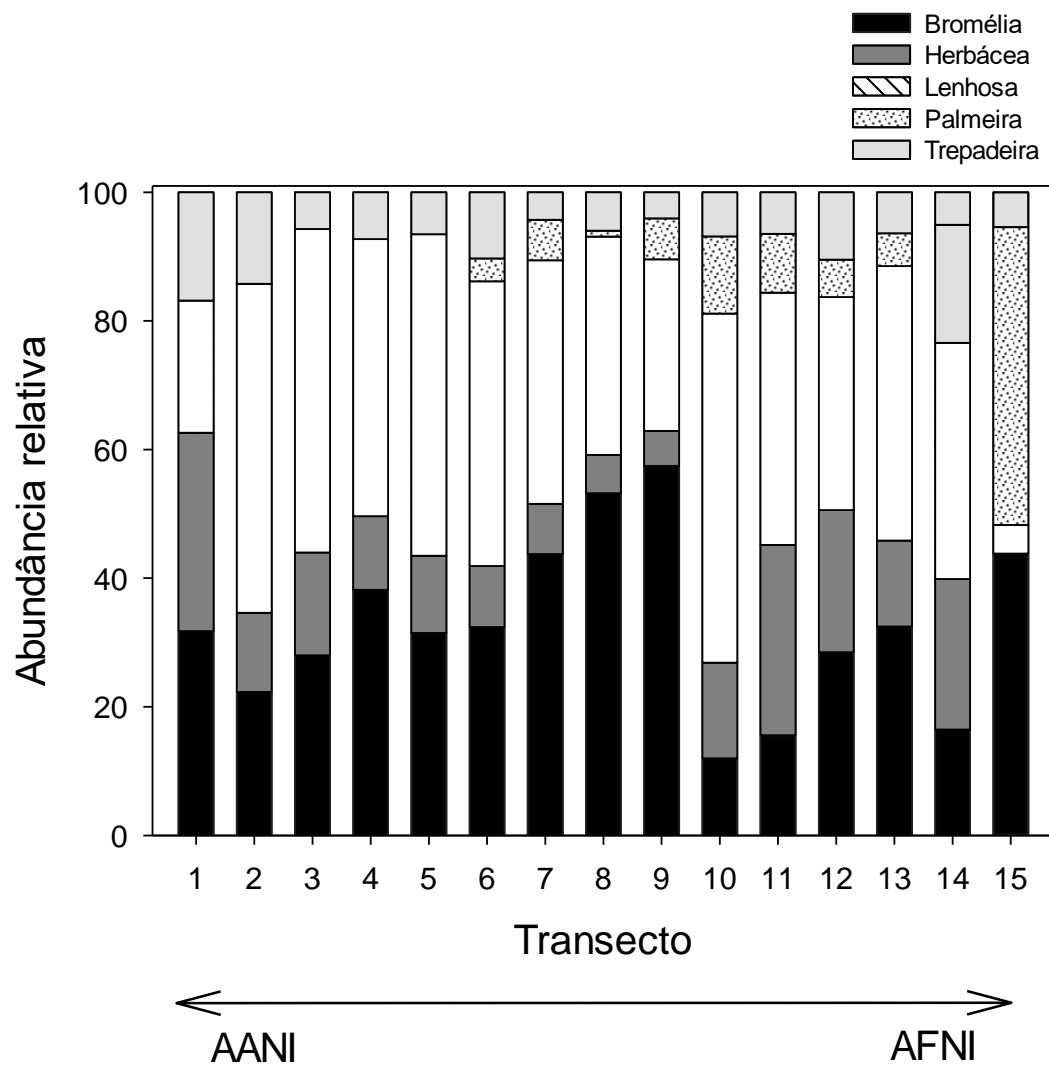


Figura 6. Abundância relativa das formas de vida por transecto. AANI, Arbustiva Aberta Não-Inundável; AFNI, Arbustiva Fechada Não-Inundável. Bromélias tendem a aumentar em abundância até a metade do gradiente (1 a 9), enquanto lenhosas e herbáceas tendem a diminuir. Na medida em que se aproxima da AFNI (9 a 15), diminui a abundância de bromélias, e aumenta a de lenhosas, palmeiras e herbáceas. Plantas trepadeiras mantiveram-se relativamente constantes ao longo do gradiente.

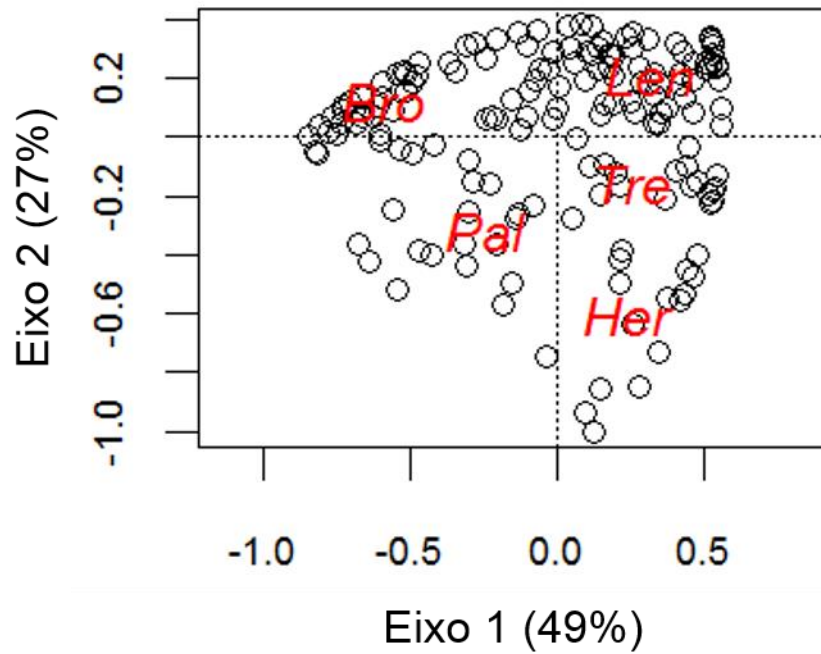
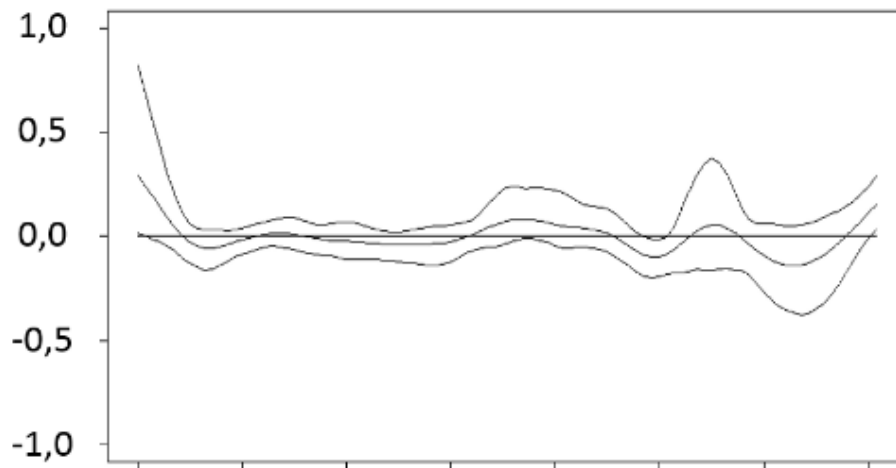


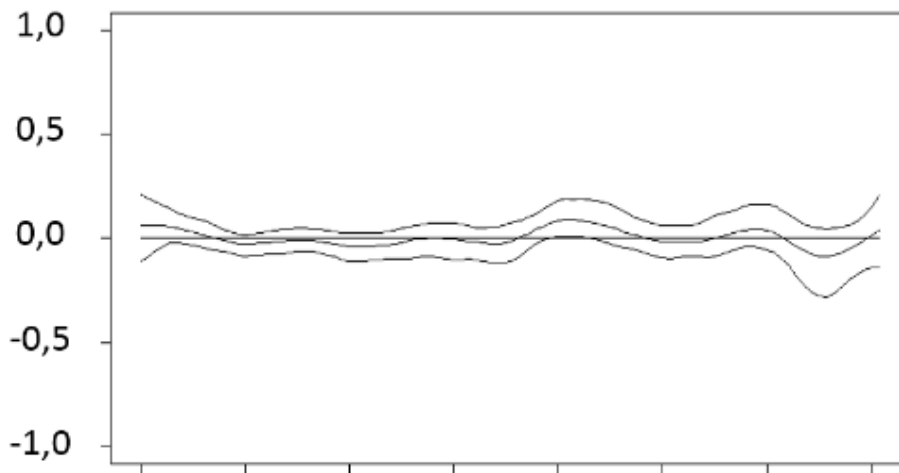
Figura 7. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da abundância relativa normalizada das formas de vida. Bro, Bromélia; Len, Lenhosa; Her, Herbácea, Pal, Palmeira; Tre, Trepadeira. Bromélia, Lenhosa e Herbácea dominam diferentes parcelas da área amostrada.

fCover

fCover



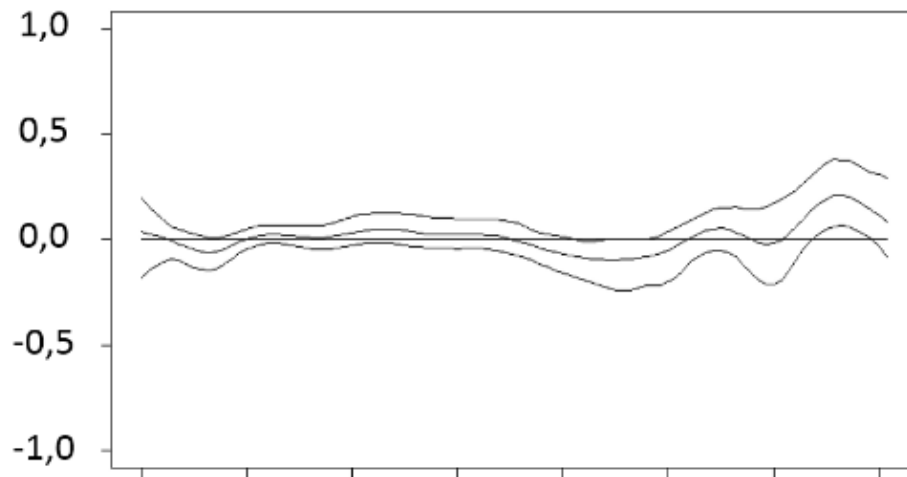
Bromélia



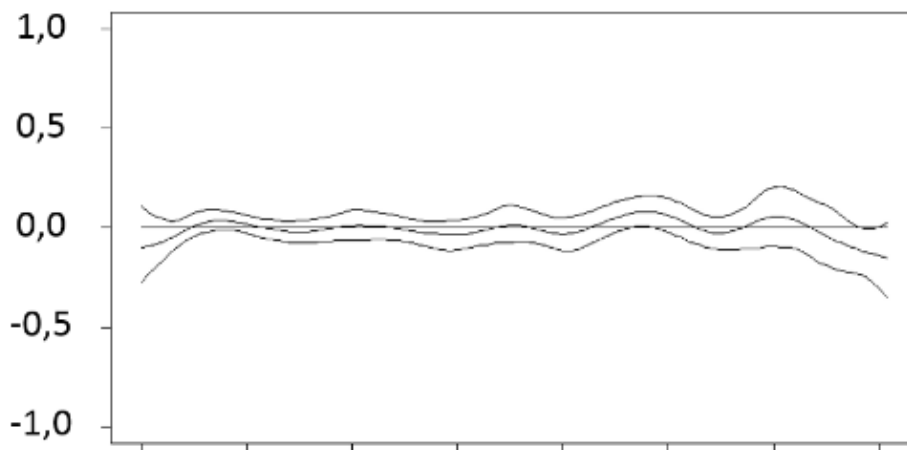
Distância (m)

fCover

Herbácea



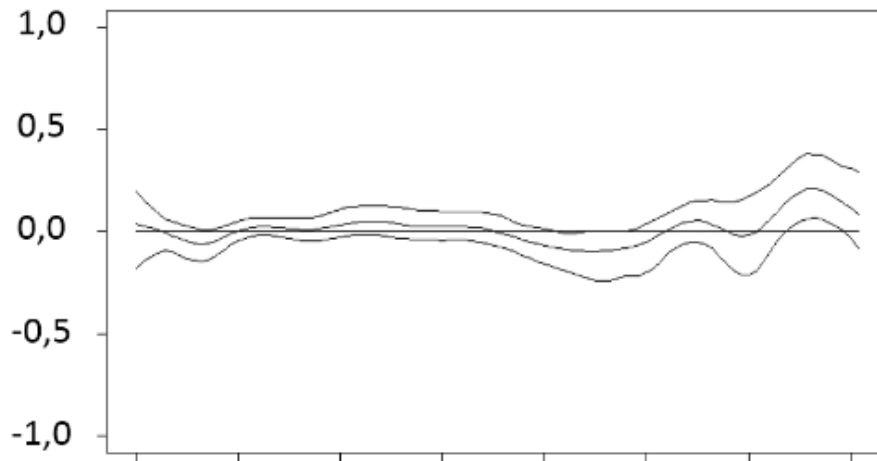
Lenhosa



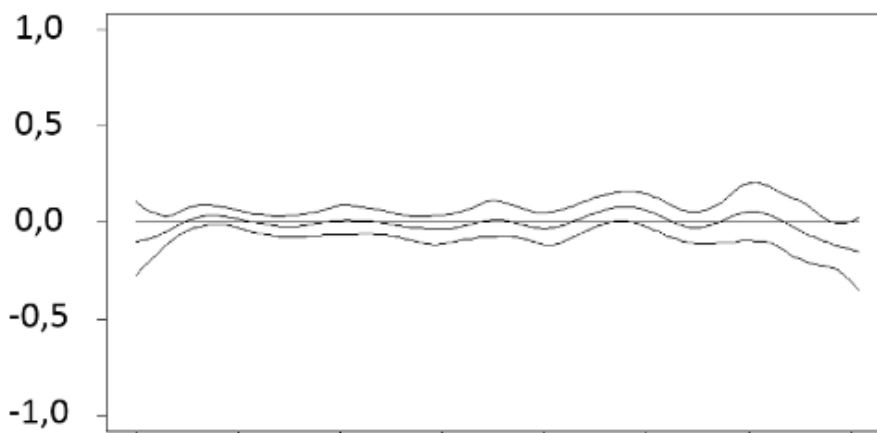
Distância (m)

fCover

Herbácea



Lenhosa



Distância (m)

Figura 8. Variogramas do tipo *spline* univariado (*fCover*) e cruzados entre as diferentes formas de vida e cobertura (*fCover*). A linha contínua central corresponde ao valor do I de Moran modelado pela função *spline*. Linhas contínuas superiores e inferiores a ela, correspondem ao envelopes superior e inferior, respectivamente. Linha vertical tracejada é o limite espacial até o qual as estruturas espaciais foram interpretadas. Intervalos de envelope acima ou abaixo de zero correspondem a autocorrelação espacial positiva e negativa, respectivamente (indicado por setas). A cobertura está estruturada positivamente no espaço em escalas de 0 m a 20-30 m. Não foi observada associação espacial entre a cobertura e as diferentes formas de vida à exceção de herbácea em escalas de 30 m a 40 m.

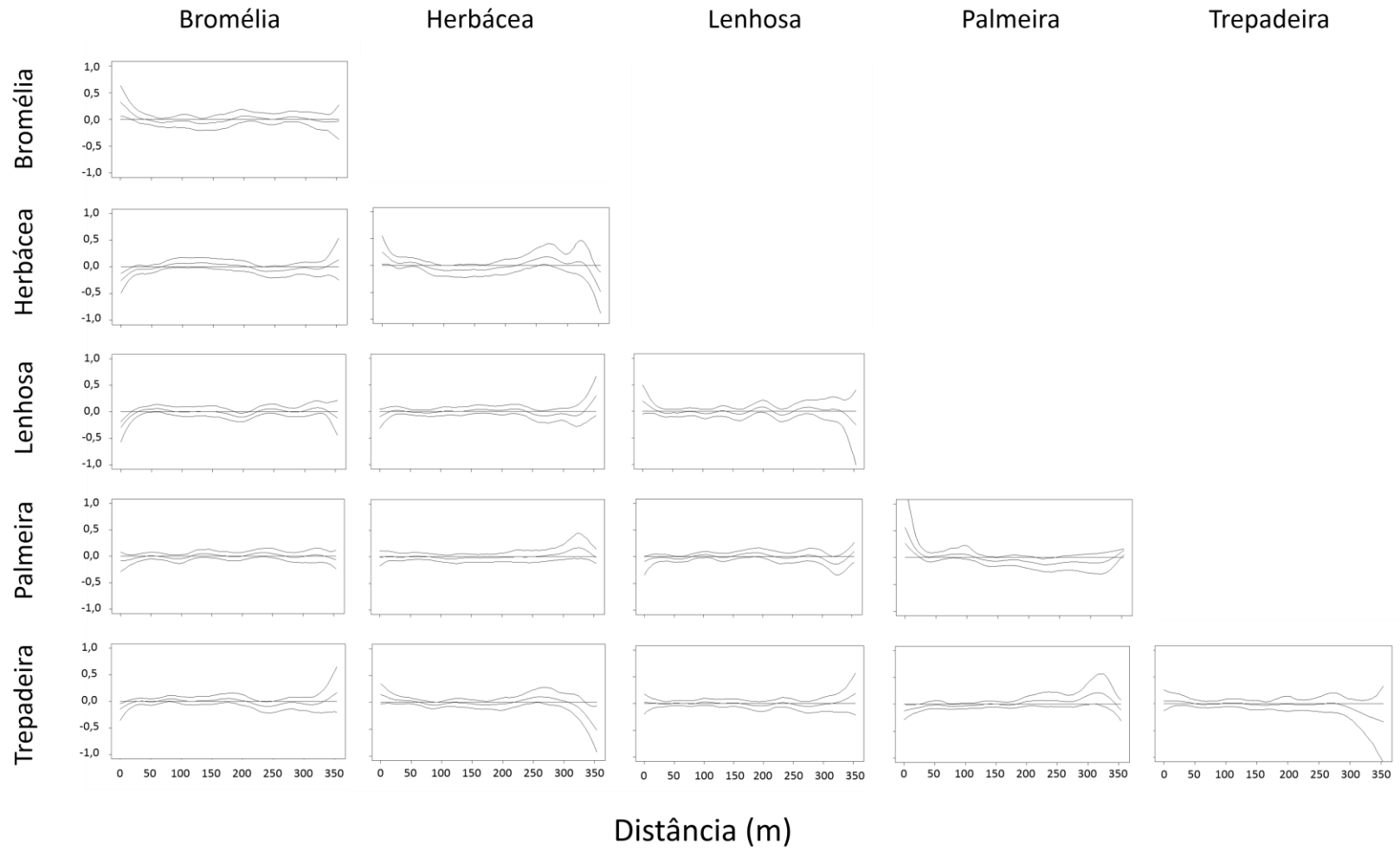


Fig 9. Variogramas do tipo spline univariado e cruzados entre as diferentes formas de vida. A linha contínua central corresponde ao valor do I de Moran modelado pela função spline. Linhas contínuas superiores e inferiores a ela, correspondem ao envelopes superior e inferior, respectivamente. Linha vertical tracejada é o limite espacial até o qual as estruturas espaciais foram interpretadas. Intervalos de envelope acima ou abaixo de zero correspondem a autocorrelação espacial positiva e negativa, respectivamente (indicado por setas). Bromélias, Herbáceas e Palmeiras estiveram estruturadas positivamente no espaço em escalas de 0 m até 20 a 30 m. Além disso, Bromélias estão associadas negativamente no espaço em escalas de 0 até 20 a 30 m com Herbáceas, Lenhosas e Trepadeiras. Plantas trepadeiras estiveram associadas positivamente no espaço com plantas herbáceas e negativamente com Palmeiras em escalas de 0 m até 20 a 30 m.

4 DISCUSSÃO

A respeito da estruturação espacial da cobertura e da associação desta com as formas de vida, esperava-se que ambos estivessem autocorrelacionados positivamente, como previsto pela literatura (NICOTRA; CHAZDON; IRIARTE, 1999). Porém, nossos resultados indicaram uma autocorrelação espacial positiva na estruturação de *fCover* em escalas entre 20 m e 30 m e que este não está associado espacialmente com as formas de vida tanto ao longo do gradiente quanto à estruturação espacial em manchas, à exceção de plantas herbáceas (Fig. 8). Muitos estudos demonstraram que a estruturação da cobertura vegetal de floresta está relacionada com a heterogeneidade dos ambientes de luz, o qual afeta fortemente a distribuição espacial de plantas herbáceas (BRÉDA, 2003; CHAZDON, R.L., FETCHER, 1984; CLARK et al., 1996; SCHNITZLER; CLOSSET, 2003; SMITH et al., 1992). Apesar da luz ser um dos principais fatores limitantes para crescimento e a sobrevivência das espécies vegetais (NICOTRA; CHAZDON; IRIARTE, 1999), a estruturação do ambiente de luz não exerceu influência direta sobre a distribuição espacial das diferentes formas de vida do estrato herbáceo na floresta de restinga, apesar de *fCover* estar espacialmente estruturado no espaço em escalas de 20 m a 30 m, como esperado na literatura (PEARCY, 2007; VALLADARES; GUZMÁN, 2006).

Esperava-se que o porte da vegetação arbórea aumentasse, juntamente com a cobertura, em direção ao limite entre a floresta e a formação arbustiva aberta não-inundável (no sentido do continente). Não obstante, foi observada uma aleatoriedade na cobertura vegetal que foi representada por transectos com valores médios altos (1, 4, 7 e 12) e com valores baixos de cobertura (pontos 2, 5, 9). Nos pontos amostrais 2, 5 e 9 observou-se uma diminuição na média de *fCover* (Fig 3). Portanto, não é possível afirmar que a cobertura aumenta ou diminui em função da distância para o mar (1 a 15). A estruturação espacial em manchas de *fCover* (correlograma *spline*) demonstrou que existem clareiras ao longo da floresta. Conforme muitos estudos que avaliam a heterogeneidade de luz, clareiras promovem a heterogeneidade do ambiente de luz em florestas (BIANCHINI; PIMENTA; DOS SANTOS, 2001). Fotografias hemisféricas tomadas no interior da floresta demonstraram que valores altos e baixos de cobertura estiveram dispostos ao longo da área amostrada. Isso permite o

entendimento de que a heterogeneidade de luz da floresta é oriunda da aleatoriedade observada na cobertura do estrato arbóreo-arbustivo (Fig.4 e Fig. 5).

Uma possível explicação sobre este resultado é que as formações entre a floresta do mar (ou seja, situadas entre a floresta e o mar), estejam funcionando com um sistema de tamponamento. As condições de estresse impostas pelo vento e salinidade podem estar sendo bloqueadas por essas formações não chegando a exercer maior influência sobre a floresta seca estudada. A floresta não-inundável está situada entre as formações fechada não-inundável e a aberta não-inundável, sendo a formação fechada não-inundável a mais próxima do mar. Entretanto, existem outras formações herbáceas que ocorrem na linha de praia. Neste local, se estabelece uma vegetação de pós-praia com adaptações às condições salinas e arenosas sob influências de marés, a halófila e a psamófila reptante (ARAUJO; PEREIRA; PIMENTEL, 2004; ARAUJO, 1992; ARAUJO; PEREIRA, 2004; HENRIQUES; ARAUJO; HAY, 1986), mais conhecidas no Espírito Santo como herbácea não-inundável (ver análise comparativa em THOMAZI et al., 2013). Esta formação apresenta espécies herbáceas reptantes, com sistemas radiculares amplos e que delimita formações vegetais com outros blocos de plantas, conforme o distanciamento do mar (ALMEIDA; ARAÚJO, 1997; ARAUJO, 1992). Assim, as formações mais próximas à praia são potenciais amortecedoras dos impactos provenientes da margem costeira.

Observou-se que as abundâncias médias diferiram em cada transecto amostrado realizados ao longo do gradiente amostrado de floresta. Este achado revelou que a vegetação do estrato herbáceo não se distribuiu de acordo com as mudanças de *fCover* no gradiente (Fig. 3 e Fig. 6), ao contrário do esperado. Espera-se que, em florestas tropicais, a composição e riqueza de espécies estejam fortemente associados com a abertura do dossel (INÁCIO; JARENKOW, 2008). Montgomery (2004) estudou a heterogeneidade e a distribuição espacial utilizando fotografias hemisféricas. Comparando cinco florestas neotropicais distintas percebeu que as variações do ambiente de luz foram positivamente correlacionadas com a biomassa das formas de vida presentes no sub-bosque.

A configuração da distribuição espacial das formas de vida encontrada sugere a existência de competição entre as bromélias e as outras formas de vida.

O crescimento com conseqüente ocupação de espaço é uma estratégia competitiva em bromélias de comunidades tropicais costeiras (SAMPAIO; PICÓ; SCARANO, 2005; SAMPAIO et al., 2004; SCARANO, 2006). O compartilhamento de recursos em ambientes de estresse é uma possível causa das interações negativas (KEDDY, 2007). O ambiente de luz pode ser um fator menos importante que a água em determinar o crescimento de bromélias (MEDINA; OLIVARES; DIAZ, 1986). Além disso, bromélias podem ocupar ambientes de luz muito diferentes devido a sua alta plasticidade de resposta à luz permitindo que diferentes espécies possam ocupar ambientes muito diferentes em cobertura de dossel (TAKEDA; KAWAMURA, 2002). Em sistemas costeiros, elas demonstram grande capacidade de aclimação a condições ambientais extremas de luz e disponibilidade hídrica (DUARTE et al., 2002; SCARANO et al., 2009). Tais capacidades de aclimação e de ocupação do espaço são possíveis explicações para a sua grande tolerância a diferentes condições ambientais.

Resultados obtidos nas análises espaciais (variogramas univariados e cruzados) para as diferentes formas de vida reforçam a evidência de que interações negativas podem ser preponderantes às variações no ambiente de luz, seja esta no gradiente em relação à praia ou às manchas causadas por clareiras (Fig. 8 e Fig. 9). Bromélias, herbáceas e palmeiras estiveram estruturadas positivamente em escalas entre 20 m a 30m. Nos correlogramas cruzados entre as formas de vida, observaram-se associações negativas entre bromélias e herbáceas, além de lenhosas e plantas trepadeiras em escalas de 20 m a 30 m. Além disso, o padrão de variação demonstrado pela PCoA evidenciou a existência de conjuntos de parcelas dominados por diferentes formas de vida, evidenciando que bromélias, herbáceas e lenhosas ocupam diferentes parcelas.

Nossas análises revelaram que Bromélias estiveram em maior abundância na floresta de restinga. A ocupação de manchas em diferentes áreas e sua interação com as outras formas de vida poderiam explicar o seu poder estruturador da comunidade herbácea. Bromélias são um grupo de grande representatividade em restingas (ARAUJO, 1992; ARAUJO; PEREIRA, 2004). Algo que merece atenção foi a relação observada entre Bromélias e Palmeiras/

Trepadeiras. Embora não tenha apresentado um padrão de interação negativa entre os grupos, foi identificada uma diminuição na abundância de Bromélias diante do aumento na abundância de palmeiras (pontos 10 a 14). Plantas trepadeiras mostraram uma associação negativa com bromélias, porém sua abundância manteve-se relativamente constante ao longo dos transectos. Sugere-se que estudos futuros analisem mais profundamente a interação entre essas formas de vida (Bromélias e Palmeiras/ Trepadeiras).

Conclui-se que, apesar da floresta apresentar uma heterogeneidade no ambiente luz, este fator não explica os padrões de distribuição espacial encontrados das diferentes formas de vida. Sugere-se que interações negativas entre bromélias e as demais formas de vida são mais importantes que a cobertura do dossel em explicar a estruturação espacial da comunidade herbácea da floresta de restinga.

5 REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A. L.; ARAÚJO, D. S. D. Comunidades vegetais do cordão arenoso externo da Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, Saquarema, RJ. **Oecologia brasiliensis**, v. 3, p. 47–63, 1997.
- ARAUJO, D. S. D. Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: U. SEELIGER (Ed.). . **Coastal Plant Communities of Latin America**. San Diego: Academic Press, 1992. p. 337–347.
- ARAUJO, D. S. D.; PEREIRA, M. C. A.; PIMENTEL, M. C. P. P. Flora e estrutura de comunidades na restinga de Jurubatiba - Síntese dos conhecimentos com enfoque especial para a formação aberta de *Clusia*. In: ROCHA, C. F. D.; ESTEVES, F. A.; SCARANO, F. R. (Eds.). . **Pesquisas de Longa Duração na Restinga de Jurubatiba: Ecologia, História Natural e Conservação**. Rio de Janeiro: RiMa, 2004. p. 60–76.
- ARAUJO, D. S. D. DE; PEREIRA, M. C. A. Sandy Coastal Vegetation. In: **Encyclopedia of Life Support Systems**. Oxford, UK: [Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, 2004.
- ASSIS, A. M. D. E.; PEREIRA, O. J.; THOMAZ, L. D. Fitossociologia de uma floresta de restinga no Parque Estadual Paulo César Vinha, Setiba, município de Guarapari (ES). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 2, p. 349–361, 2004.
- AVALOS, G.; MULKEY, S. S. Seasonal Changes in Liana Cover in the Upper Canopy of a Neotropical Dry Forest. **Biotropica**, v. 31, n. 1, p. 186–192, 1999.
- BASUKI, T. M. Leaf area index derived from hemispherical photograph and its correlation with above-ground forest biomass. **Indonesian Journal of Forestry Research**, v. 2, n. 1, p. 31–41, 2015.
- BERTNESS, M. D.; HACKER, S. D. Physical Stress and Positive Associations Among Marsh Plants. **The American Naturalist**, v. 144, n. 3, p. 363, 1994.
- BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; DOS SANTOS, F. A. M. Spatial and Temporal Variation in the Canopy Cover in a Tropical Semi-Deciduous Forest. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 44, n. 3, p. 269–276, 2001.
- BJØRNSTAD, O. N. **ncf: spatial nonparametric covariance functions. R package version 1.1-5**. <http://CRAN.R-project.org/package=ncf>, 2013.
- BJØRNSTAD, O. N.; FALCK, W. Nonparametric spatial covariance functions: Estimation and testing. **Environmental and Ecological Statistics**, v. 8, n. 1, p. 53–70, 2001.
- BRÉDA, N. J. J. Ground-based measurements of leaf area index: A review of methods, instruments and current controversies. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, n. 392, p. 2403–2417, 2003.
- BROOKER, R. W. O. B. W. et al. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 1, p. 18–34, 2008.

- BROWN, M. J.; PARKER, G. G. Canopy Light Transmittance in a Chronosequence of Mixed-Species Deciduous Forests. **Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere**, v. 24, n. 8, p. 1694–1703, 1994.
- CALLAWAY, R. M. Positive interactions among plants. **The Botanical Review**, v. 61, n. 4, p. 306–349, out. 1995.
- CALLAWAY, R. M. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. **Oecologia**, v. 112, n. 2, p. 143–149, 1997.
- CALLAWAY, R. M. et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, v. 417, n. 6891, p. 844–848, 2002.
- CALLAWAY, R. M. **Positive interactions and interdependence in plant communities**. Dordrecht: Springer, 2007.
- CASTANHO, C. T.; OLIVEIRA, A. A.; PRADO, P. I. The importance of plant life form on spatial associations along a subtropical coastal dune gradient. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 5, p. 952–961, 2 out. 2012.
- CHAZDON, R.L., FETCHER, N. **Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica** **Journal of Ecology**, 1984.
- CHIANUCCI, F.; CUTINI, A. Digital hemispherical photography for estimating forest canopy properties: current controversies and opportunities. **iForest - Biogeosciences and Forestry**, v. 5, n. 6, p. 290–295, 17 dez. 2012.
- CHOLER, P. et al. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. **Ecology**, v. 82, n. 12, p. 3295–3308, dez. 2001.
- CHURCH, J. A. et al. Sea level change. In: STOCKER, T. F. et al. (Eds.). . **Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013. p. 1137–1216.
- CLARK, D. A. D. B. et al. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structures: methods and application in a neotropical lowland rain forest. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 26, n. 5, p. 747–757, 1996.
- CRAWFORD, R. M. M. **Plants at the margin: Ecological limits and climate change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2008.
- DENSLOW, J. S. et al. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments **Ecology**. **Ecology**, v. 71, n. 1, p. 165–179, 1990.
- DERNER, J. D.; BEN, W. X. Light distribution in mesic grasslands: Spatial patterns and temporal dynamics. **Applied Vegetation Science**, v. 4, n. 1999, p. 189–196, 2001.
- DIAS, A. T. C.; SCARANO, F. R. Clusia as Nurse Plant. In: LÜTTGE, U. (Ed.). . **Clusia: A Woody Neotropical Genus of Remarkable Plasticity and Diversity**. Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin

Heidelberg, 2007. v. 194p. 55–71.

- DUARTE, H. M. et al. Acclimation or stress symptom? An integrated study of intraspecific variation in the clonal plant *Aechmea bromeliifolia*, a widespread CAM tank-bromeliad. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 140, n. 4, p. 391–401, 2002.
- FORTIN, M.-J.; DALE, M. R. T. **Spatial analysis: a guide for ecologists**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- GARBIN, M. L. et al. Subordinate, not dominant, woody species promote the diversity of climbing plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, n. 4, p. 257–265, ago. 2012.
- GARBIN, M. L. et al. Spatial segregation of subordinate species is not controlled by the dominant species in a tropical coastal plant community. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 18, p. 23–32, 2016.
- HENRIQUES, R. P. B.; ARAUJO, D. S. D.; HAY, J. D. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 9, p. 173–189, 1986.
- INÁCIO, C. D.; JARENKOW, J. A. Relações entre a estrutura da sinúzia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 1, p. 41–51, 2008.
- JARČUŠKA, B. Methodological overview to hemispherical photography, demonstrated on an example of the software GLA. **Folia Oecologica**, v. 35, n. 1, p. 66–69, 2008.
- JELASKA, S. D. Analysis of canopy closure in the Dinaric Silver Fir - Beech Forests (*Omphalodo fagetum*) in Croatia using hemispherical photography. **Hacquetia**, v. 3, n. 2, p. 43–49, 2004.
- JENNINGS, S. B.; BROWN, N. D.; SHEIL, D. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure , canopy cover and other measures. **Forestry**, v. 72, n. 1, p. 59–73, 1999.
- KEDDY, P. **Plants and Vegetation: Origins, Processes, Consequences**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F.; PONS, T. L. **Plant Physiological Ecology**. 2. ed. New York: Springer-Verlag, 2008.
- LEGENDRE, P. Spatial autocorrelation - Trouble or new paradigm. **Ecology**, v. 74, n. 6, p. 1659–1673, 1993.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. Third ed. Amsterdam: Elsevier, 2012.
- LEMOS-FILHO, J. P. et al. Spatial and temporal variability of canopy cover and understory light in a Cerrado of Southern Brazil. **Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia**, v. 70, n. 1, p. 19–24, 2010.
- LI, H.; REYNOLDS, J. F. On Definition and Quantification of Heterogeneity. **Oikos**, v. 73, n. 2, p. 280–284, 1995.

- MACFARLANE, C. et al. Digital canopy photography: Exposed and in the raw. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 197, p. 244–253, 2014.
- MAESTRE, F. T. F. F. T.; BAUTISTA, S.; CORTINA, J. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. **Ecology**, v. 84, n. 12, p. 3186–3197, 2003.
- MEDINA, E.; OLIVARES, E.; DIAZ, M. Water stress and light intensity effects on growth and nocturnal acid accumulation in a terrestrial CAM bromeliad (*Bromelia humilis* Jacq.) under natural conditions. **Oecologia**, v. 70, p. 441–446, 1986.
- MELO, A. C. G. DE; MIRANDA, D. L. C. DE; DURIGAN, G. Cobertura de copas como indicador de desenvolvimento estrutural de reflorestamentos de restauração de matas ciliares no Médio Vale do Paranapanema, SP, Brasil. **Árvore**, v. 31, n. 2, p. 321–328, 2007.
- MICHALET, R. et al. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? **Ecology Letters**, v. 9, n. 7, p. 767–773, jul. 2006.
- MOESER, D. et al. Canopy closure, LAI and radiation transfer from airborne LiDAR synthetic images. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 197, p. 158–168, 2014.
- MONTGOMERY, R. A. Effects of Understory Foliage on Patterns of Light Attenuation near the Forest Floor'. **Biotropica**, v. 36, n. 1, p. 33–39, 2004.
- MONTGOMERY, R. A.; CHAZDON, R. L. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. **Ecology**, v. 82, p. 2707–2718, 2001.
- MOUGIN, E. et al. Estimation of LAI, fAPAR and fCover of Sahel rangelands (Gourma, Mali). **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 198-199, p. 155–167, 2014.
- NASCIMENTO, A. R. T.; FAGG, J. M. F.; FAGG, C. W. Canopy openness and lai estimates in two seasonally deciduous forests on limestone outcrops in central Brazil using hemispherical photographs. **Revista Árvore**, v. 31, p. 167–176, 2007.
- NICOTRA, A. B.; CHAZDON, R. L.; IRIARTE, S. V. B. Spatial Heterogeneity of Light and Woody Seedling Regeneration in Tropical Wet Forests. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1908–1926, 1999.
- OKSANEN, A. J. et al. **vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-1.** <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>, 2015. Disponível em: <internal-pdf://3767-1626012933/3767.7z>
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; DE MELLO, J. M.; SCOLFORO, J. R. S. **Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992)** *Plant Ecology*, 1997.
- PAIXÃO, E. C. et al. More than light: Distance-dependent variation on riparian fern community in Southern Amazonia. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 36, n. 1, p. 25–30, 2013.

- PEARCY, R. W. Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments. In: PUGNAIRE, F. I.; VALLADARES, F. (Eds.). . **Functional Plant Ecology**. 2. ed. Boca Raton, FL: CRC Press, 2007. p. 724.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167, 2013.
- R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM. **R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria**. URL <http://www.R-project.org/Vienna>, Austria R Foundation for Statistical Computing. URL <http://www.R-project.org>, , 2014.
- ROXBURGH, J.; KELLY, D. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. **New Zealand Journal of Ecology**, v. 19, n. 2, p. 213–217, 1995.
- SAMPAIO, M. C. et al. Directional growth of a clonal bromeliad species in response to spatial habitat heterogeneity. **Evolutionary Ecology**, v. 18, n. 2004, p. 429–442, 2004.
- SAMPAIO, M. C.; PICÓ, F. X.; SCARANO, F. R. Ramet demography of a nurse bromeliad in Brazilian restingas. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 4, p. 674–681, 2005.
- SCARANO, F. F. R. Plant community structure and function in a swamp forest within the Atlantic rain forest complex: a synthesis. **Rodriguésia**, v. 57, n. 2000, p. 491–502, 2006.
- SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 517–524, 4 set. 2002.
- SCARANO, F. R. et al. Plant morpho - physiological variation under distinct environmental extremes in restinga vegetation. **Rodriguésia**, v. 60, n. 1, p. 221–235, 2009.
- SCHNITZLER, A.; CLOSSET, D. Forest dynamics in unexploited birch (*Betula pendula*) stands in the Vosges (France): Structure, architecture and light patterns. **Forest Ecology and Management**, v. 183, n. 1-3, p. 205–220, 2003.
- SILVA, J. L. A. et al. Community assembly in harsh environments : the prevalence of ecological drift in the heath vegetation of South America. **Ecosphere**, v. 6, n. 7, p. art111–art111, 2015.
- SMITH, A. P. et al. Spatial and Temporal Patterns of Light and Canopy Structure in a Lowland Tropical Moist Forest. **Biotropica**, v. 24, n. 4, p. 503–511, 1992.
- SOUZA, A. F.; MARTINS, F. R. Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. **Ecological Research**, v. 19, n. October 2003, p. 521–532, 2004.
- SOUZA, A. F.; MARTINS, F. R. Spatial Variation and Dynamics of Flooding, Canopy Openness, and Structure in a Neotropical Swamp Forest. **Plant Ecology**, v. 180, n. 2, p. 161–173, 2005.

- TAKEDA, H.; KAWAMURA, K. Light environment and crown architecture of two temperate *Vaccinium* species: Inherent growth rules versus degree of plasticity in light response. **Canadian journal of botany**, v. 80, n. 10, p. 1063–1077, 2002.
- THOMAZI, R. et al. Um panorama da vegetação das restingas do Espírito Santo no contexto do litoral brasileiro. **Natureza on line**, v. 11, p. 1–6, 2013.
- VALLADARES, F.; GUZMÁN, B. Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in an abandoned Holm oak woodland. **Annals of Forest Science**, v. 63, n. 7, p. 749–761, 2006.
- WANDELLI, E.; MARQUES FILHO, A. DE O. Medidas de radiação solar e índice de área foliar de coberturas vegetais. **Acta Amazônica**, v. 29, n. 1, p. 57–78, 1999.
- WATSON, D. Comparative Physiological Studies on the Growth of Field Crops: I. Variation in Net Assimilation Rate and Leaf Area between Species and Varieties, and within and between Years. **Annals of Botany**, v. 11, n. 1, p. 41–76, 1947.
- WEISS, M.; BARET, F. **CAN-EYE V6.313 User Manual**INRA, , 2014. Disponível em: <<http://www6.paca.inra.fr/can-eye>>
- WIRTH, R.; WEBER, B.; RYEL, R. J. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. **Acta Oecologica**, v. 22, n. 5-6, p. 235–244, set. 2001.