

# Alometria e arquitetura de árvores

## Allometry and trees architecture

Ivan Santos Salles e Marcos Silveira Buckeridge

Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil

Contato do autor: ivanss7@gmail.com e msbuck@usp.br

**Resumo.** O sucesso de uma planta depende de sua capacidade de maximizar o ganho energético e a eficiência reprodutiva sem comprometer sua estabilidade estrutural. Este jogo entre resistência estrutural, balanço energético e capacidade reprodutiva tem sido um grande desafio para as plantas desde a saída destas do meio aquático, e agrava-se com o aumento do porte dos indivíduos. Neste trabalho pretendemos apresentar uma visão geral sobre relações alométricas e, baseadas em medidas diretas dos ramos, propor algumas novas idéias de como tais relações influenciam a arquitetura da copa e como ao mesmo tempo são influenciadas pelo ambiente.

**Palavras-chave.** *Alometria; Arquitetura de copa; Acúmulo de biomassa.*

**Abstract.** The success of a plant is dependent of its capability in maximizing the energy gain and in increasing the reproductive efficiency without compromising the structural stability. This dynamic involving structure, energy efficiency and reproductive efficiency became an important issue especially after the event of plants conquering the terrestrial environment, and have been increasing in importance with the growth of the overall size of individuals. In this work we are going to present an overview of allometry and present some new ideas showing the influence of allometry over the canopy architecture and how it can be affected by the environment.

**Keywords.** *Allometry; Canopy architecture; Biomass accumulation.*

Recebido 15fev12  
Aceito 23jul12  
Publicado 30jul14

Financiamento:  
Eletronorte

## Introdução

### Alometria

O termo alometria foi cunhado em 1936 por Huxley e Teissier. Naquela época foi proposto que tal termo seria aplicado para definir as relações encontradas em situações nas quais alterações em proporções relativas de um corpo se refletiam em alterações nas dimensões totais do organismo (Gayon 2000).

Posteriormente o conceito de alometria foi dividido em quatro subgrupos (Gould 1966), sendo eles:

- Alometria ontogenética; refere-se a mudanças de proporção que ocorrem durante o desenvolvimento do organismo.
- Alometria filogenética; refere-se à análise das razões de crescimento entre linhagens distintas.
- Alometria intraespecífica; refere-se a comparações de características entre indivíduos (em um mesmo estágio ontogenético) de uma dada espécie ou população.
- Alometria interespecífica; refere-se ao mesmo conjunto de fenótipos analisados em comparações entre espécies, normalmente próximas filogeneticamente.

Após este trabalho uma tendência crescente de generalização do termo é vista na literatura. Em oposição ao

trabalho de 1966 de Gould, os trabalhos seguintes passaram a propor definições que abrangessem todas as subdivisões anteriormente propostas.

Mosimann e James em 1979 redefiniram alometria como sendo a associação entre o tamanho e a forma dos organismos de uma dada população. Em 1985, Bookstein et al. definiram alometria como o estudo das consequências do tamanho sobre a forma.

Já em 1988 Levinton simplifica ainda mais o conceito, definindo alometria como sendo a inter relação entre alterações das dimensões totais do organismo. Isto torna a definição amplamente aplicável e passível de ser usada em diversos âmbitos, de estudos interespecíficos à análise de um único indivíduo.

### Relações alométricas em plantas

As plantas são submetidas a um aumento de diversas forças mecânicas (p.e. as geradas pelo vento e gravidade), com o aumento da parte aérea ao longo do desenvolvimento. Este contexto ontogenético impõe à planta uma crescente necessidade de investimentos em biomassa destinada à sustentação (Waller, 1986). Por sua vez, o investimento em biomassa também deve compreender um aumento em área fotossinteticamente ativa, pois a planta necessita manter um balanço energético positivo entre fonte e dreno (O'Brien *et al.*, 1995).

O aumento em área fotossintética gera, novamente,

um aumento estrutural e, conseqüentemente, uma intensificação das forças mecânicas às quais estes ramos estão submetidos (Niklas, 1994).

Da mesma forma, a eficiência reprodutiva também está associada ao aumento das forças de tração às quais os ramos são submetidos. Isso porque, a arquitetura da copa influencia diretamente a eficiência reprodutiva, uma vez que, um maior tamanho, assim como uma maior área, facilita a dispersão e captação de pólen e a dispersão das sementes (Niklas, 1994).

Esta relação, portanto, pode ser descrita por uma equação simples, na qual podemos definir a capacidade adaptativa ( $\omega$ ) das plantas de acordo com a eficiência de captação energética (E), a eficiência reprodutiva (R) e a tração mecânica gerada pelos processos anteriormente citados (M), onde a capacidade adaptativa é a média geométrica entre a eficiência de captação energética e a eficiência reprodutiva, dividida pela tração mecânica gerada,  $\omega = [(E)(R)]^{1/2} M^{-1}$  (Niklas, 1994).

Esta equação apresenta, de forma simplificada, os três grandes grupos de características selecionáveis ao longo da evolução, e nos mostra a dinâmica de interdependência estrutural e fisiológica das plantas.

O equilíbrio delicado entre o aumento do ganho energético, eficiência reprodutiva e o conseqüente aumento das forças mecânicas se agravou ao longo da história evolutiva das plantas desde a saída destas para o ambiente terrestre.

De fato, ao analisarmos os registros fósseis encontramos evidências de uma série de caracteres estruturais sendo gradualmente selecionados. Estudos alométricos feitos em fósseis de esporófitas, do período Siluriano, revelaram que as primeiras ocorrências destes organismos apresentavam estrutura de ramificações aproximadamente simétricas e bifurcações simples. A capacidade de desenvolvimento assimétrico foi adquirida posteriormente e só é evidente em registros fósseis mais recentes.

A assimetria pode ter sido um passo importante na evolução deste grupo, tornando os organismos mais plásticos em suas respostas às variações do meio, isso porque a possibilidade de um crescimento assimétrico permite investir isoladamente em determinadas características (como altura e ramificações laterais), aumentando assim a variabilidade morfológica entre organismos. Conseqüentemente gerando uma nova gama de arquiteturas de copa, possibilitando a adaptação das plantas a novos ambientes.

No contexto científico atual, a maioria dos trabalhos alométricos desenvolvidos em plantas visam à determinação da massa total de árvores (Kohiama e Hotta 1990, Alvarez-Buylla e Martinez-Ramos 1992, Claussem e Maicoock 1995, O'Brien et al., 1995, Coomes e Grub 1998, Sterck e Bongers 1998, Yamada et al., 2000, Sposito e Santos 2001), já que tais trabalhos apresentam um óbvio fim comercial.

Com isso, muitas relações alométricas foram definidas objetivando estimar a massa total da árvore (principalmente utilizando diâmetro e altura). (Alvarez-Buylla e Martinez-Ramos 1992, Sposito e Santos 2001, O'Brien et al., 1995, Sterck e Bongers 1998). Mas a real influência da

arquitetura da copa em sua dinâmica energética é sonhada nestes trabalhos.

O presente trabalho busca compreender a organização estrutural da formação da copa e como esta seria influenciada pelo ambiente e pela constante necessidade de captação luminosa.

## Modelagem e Resultados

### Estruturação da copa

Ao considerarmos todos os perímetros ao longo de uma copa é fácil inferir que estes diminuem quanto mais distantes da base. No entanto, o que não é tão óbvio é que ao compararmos os perímetros dos ramos após uma bifurcação com o perímetro do ramo anterior à mesma ramificação encontramos um padrão linear ao longo da copa. Ou seja, existe uma razão constante entre os perímetros dos ramos de uma mesma bifurcação, padrão que se mantém ao longo de toda a copa (os dados que geraram as equações neste artigo serão colocados em uma publicação que se encontra em preparação).

Assim, considerando  $P_0$  o perímetro inicial (neste caso, consideramos o tronco, mas o mesmo se aplica a um ramo isolado) os perímetros subseqüentes seriam uma componente de  $P_0$  em uma razão constante, a qual chamaremos de  $a$ , como representado na figura 1.

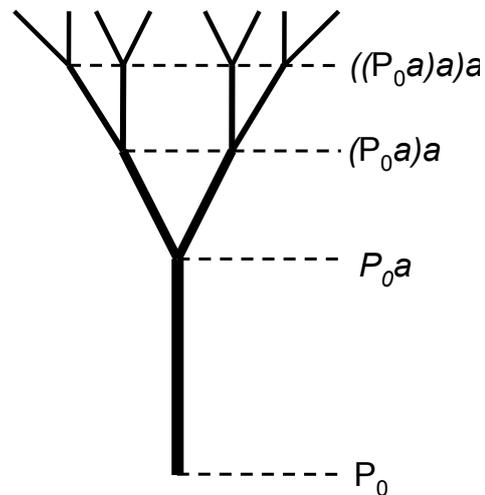


Figura 1. Ilustração representando o perímetro relativo a cada estrato de ramificação da árvore.

Neste caso temos uma copa simétrica. Em uma copa assimétrica, as proporções relativas dos perímetros após uma ramificação (ramos  $P_1$  e  $P_2$ ) podem ser representadas por uma proporção entre os mesmos, a qual chamaremos de  $\alpha$ .

$$aP_i = (P_1 + P_2)_{1+i} = (P_1 + \alpha P_1)_{1+i}$$

$$aP_i = [P_1(1 + \alpha)]_{1+i}$$

Assim, para valores de  $\alpha$  diferentes de 1 teremos uma copa assimétrica, como representado pela figura 2.

Poderíamos considerar que os comprimentos dos ramos se comportam de forma similar aos perímetros, a

única ressalva é que os comprimentos não seguem um padrão linear, a relação entre os comprimentos segue uma escala logarítmica.

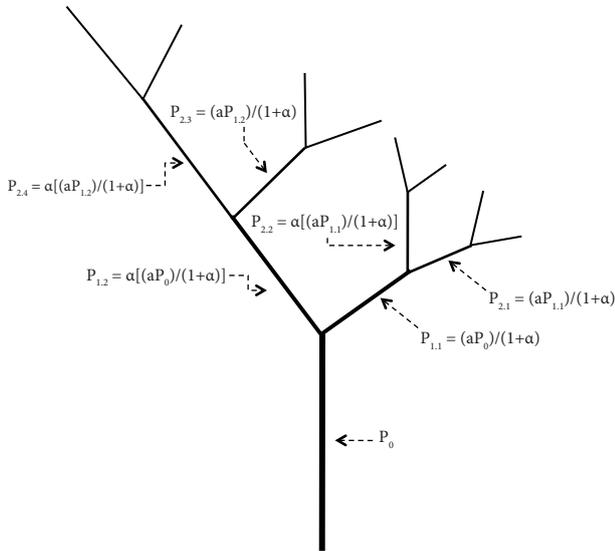


Figura 2. Representação gráfica da distribuição dos perímetros em uma copa assimétrica.

Assim, considerando que os comprimentos dos ramos são funções dos ramos anteriores podemos desenhar um gráfico cruzando os valores de comprimento de um ramo pela soma dos comprimentos dos ramos diretamente subsequentes à ramificação. Tomando este gráfico e sendo  $x$  o comprimento inicial,  $h$  o ponto de intersecção da curva com o eixo  $y$  e  $z$  a inclinação da curva, temos:

$$\log(x_1 + x_2)_{i+1} = \log h + \log x_i^z$$

$$(x_1 + x_2)_{i+1} = hx_i^z$$

No caso de uma assimetria em comprimentos teremos:

$$x_1 + \beta x_1 = x_1(1 + \beta) = \frac{h}{1 + \beta} x_0^z$$

Onde, para uma copa assimétrica em termos de comprimentos,  $\beta$  deve ser diferente de 1 (assim como  $\alpha$  no caso dos perímetros).

Com isso, podemos fazer previsões sobre o volume total o qual a copa desenvolverá se multiplicarmos as bases dos ramos (derivadas das previsões de perímetros) pelos comprimentos. Portanto, podemos descrever o volume após uma ramificação como:

$$(V_{i,1} + V_{i,2}) = a^2 P_{i-1}^2 h x_{i-1}^z \left[ \frac{1 + \alpha^2 \beta}{(1 + \alpha)^2 (1 + \beta)} \right]$$

Adotando,

$$\left[ \frac{1 + \alpha^2 \beta}{(1 + \alpha)^2 (1 + \beta)} \right] = F$$

Temos:

$$(V_{i,1} + V_{i,2}) = a^2 P_{i-1}^2 h x_{i-1}^z (4\pi)^{-1} F$$

Com base nesta equação, podemos definir que uma copa simétrica apresentará  $F = 0,25$ . Valores diferentes de  $F$  gerarão copas assimétricas. Sendo que, quanto maior o valor de  $F$  mais assimétrica a copa.

Outra consequência de valores diferentes de  $F = 0,25$  é visto na mudança do volume dos ramos. Um incremento nesse valor também aumenta o volume total da copa, assim como, valores inferiores a este representam uma diminuição de volume (Figura 3).

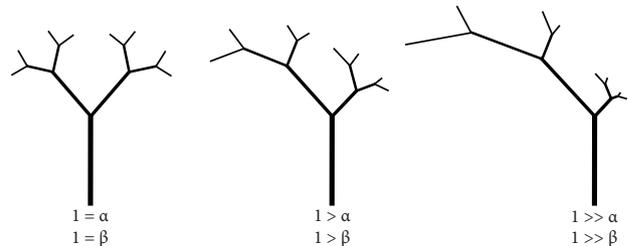


Figura 3: Representação gráfica de copas com alterações no valor de  $\alpha$  e  $\beta$  quanto mais diferente de 1 maior a assimetria.

### Discussão e Conclusão

Através deste modelo podemos ver que a conformação da copa é influenciada por  $F$  (ou por sua decomposição em “ $\alpha$ ”s e “ $\beta$ ”s), por  $a$ ,  $h$  e  $z$ . Sendo todos os ramos de uma copa interdependentes.

O que podemos imaginar é que cada uma dessas variáveis é influenciada por um conjunto de fatores ambientais, quase todos relacionados a trações mecânicas.

Por exemplo, “ $a$ ” provavelmente é dependente da resistência da madeira, já que um aumento no perímetro gera um aumento quadrático no volume do ramo.

“ $z$ ” por sua vez, estaria diretamente relacionada à “ $a$ ” (e, portanto, à resistência do ramo), já que o crescimento do ramo é limitado pela resistência do mesmo, a qual é influenciada por seu perímetro.

Provavelmente “ $F$ ” é a componente a qual sofre a influência menos intuitiva. No modelo proposto, “ $F$ ” poderia ser influenciado diretamente pela direção da luz. Uma vez que um feixe de luz atinge a copa esta tende a se posicionar de forma a maximizar a absorção da mesma.

O crescimento desigual dos ramos seria um mecanismo eficiente na formação da arquitetura da copa (Figura 4).

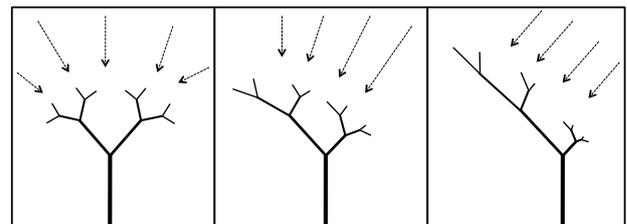


Figura 4: Representação gráfica de copas com alterações na arquitetura da copa devido à direção de incidência luminosa.

Outro ponto importante a ser ressaltado é a respostas modular dos vegetais, ou seja, cada ramo isoladamente pode responder a um tipo de estímulo. Assim, podemos encontrar disposições diversas de ramos ao longo da copa,

cada um com uma composição entre  $\alpha$  e  $\beta$  diferente, dependendo da condição luminosa a qual este ramo está submetido.

Estes padrões, no entanto, não são uma simples resposta ao meio, existem padrões básicos definidos geneticamente, e as variações destes padrões seriam definidas pela plasticidade do organismo. Analisando esses dados podemos notar que “a” e o valor final de “F” apresentariam uma menor plasticidade com relação às demais variáveis, já que modificações nestes padrões geram grandes impactos sobre o volume e, conseqüentemente, resistência do ramo.

Muitas questões referentes às conformações das copas ainda estão em aberto. Pouco se sabe, por exemplo, da influencia da angulação dos ramos sobre a resistência total da planta, apesar de sabermos ser um processo importante na modificação da copa e na maximização da captação energética.

Outra questão a ser estudada seria o papel do nicho sobre a arquitetura. Existem, é claro, padrões óbvios, como altura das copas em diferentes estratos florestais. No entanto, há uma carência de informação sobre plasticidade estrutural e maximização energética que mereceriam mais atenção.

## Referências

- Alvarez-Buylla, E. R. & Martinez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, neotropical pioneer tree – an avaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290
- Bookstein, F.L., Chernoff, B., Elder R., Humphriars, J., Smith, G., & Strauss, R. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology*. Philadelphia, The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication no. 15, 277p
- Claussem, J. W. & Maicock, C. R. 1995. Sten allometry in a north Queensland tropical rain forest. *Biotropica* 27(4): 421-426
- Coomes, D. A. & Grub, P. J. 1998. A comparison of 12 trees of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional Ecology* 12: 426-435.
- Gayon, J. 2000. History of the Concept of Allometry. *American Zoologist*, 40:748–758
- Gould, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41, 587-640.
- Kohiama & Hotta 1990. Significance of allometry in tropical samplings. *Functional Ecology* 4: 515-521
- Levinton JS. 1988. *Genetics, paleontology, and macroevolution*. New York: Cambridge University Press.
- Lorenzi, H. 2002. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil.*, vol. 1, 4. ed. , Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP.
- Mosimann, J. E. & James, F. C. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida redwinged blackbirds. *Evolution* 33, 444-459.
- Niklas, K.J., 1994 *Plant allometry: the scaling of form and process*. The University of Chicago Press.
- O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., Condit, P., Foster, R.B. 1995 Diameter, height, crown, and age relationship in eight neotropical tree species. *Ecology* 76(6): 1926-1939.
- Salles I. S., Chaui-Berlinck J. G. & Buckeridge M. S. (Artigo submetido) Energetic allometry in trees. *Trees - Structure and Function*
- Sposito, T.C. & Santos F. A. M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88(5): 939-949
- Sterck, F. J. & Bongers, J. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85(2): 266-272
- Waller, D.M. 1986. The dynamics of growth and form. In *Plant Ecology* Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 291-320
- Yamada, T. Yamakura, T. & Lee, H. S. 2000 Architectural and allometric differences among *Schaphium* species are related to microhabitat preference. *Functional Ecology* 14: 731-737.1