

Padrões alométricos em espécies arbóreas pioneiras tropicais

Allometric patterns for tropical pioneer tree species

Marco Aurélio Leite Fontes

RESUMO: Neste estudo, foi investigada a existência de padrões alométricos em cinco espécies arbóreas pioneiras tropicais, que refletem suas características de crescimento e estratégias de ocupação. As espécies estudadas, *Cecropia glazioui*, *Miconia cinnamomifolia*, *Schefflera morototoni*, *Miconia splendens* e *Vismia guianensis*, localizam-se em vegetação secundária de mata atlântica, na Reserva Florestal de Linhares, norte do Estado do Espírito Santo, Brasil. Foram analisadas as relações entre circunferência, altura, profundidade e volume de copa e o grau de semelhança entre as espécies. Como resultado, encontraram-se dois padrões distintos: um padrão de crescimento com maior investimento em altura, objetivando a garantia de espaço no dossel, e outro mais ligado ao crescimento em diâmetro de fuste e copa e na ocupação do espaço horizontal.

PALAVRAS-CHAVE: Alometria de espécies arbóreas, Árvores pioneiras tropicais

ABSTRACT: This study assesses the existence of allometric patterns for five tropical pioneer tree species which reflect their characteristics of growth and occupation strategies. The studied species, *Cecropia glazioui*, *Miconia cinnamomifolia*, *Schefflera morototoni*, *Miconia splendens* and *Vismia guianensis* grow in secondary vegetation of atlantic rain forest, in the Forest Reserve of Linhares, north of Espírito Santo state, Brazil. The relationships between circumference, height and, crown depth and volume, were analysed, as well as the degree of similarity of those relationships inter among the species. The results revealed the existence of a growth pattern with higher investment in growth and height, in order to assure space in the forest canopy, and an other pattern related to growth in trunk diameter and crown volume, resulting in the occupation of horizontal space.

KEYWORDS: Tree species allometry, Tropical pioneer tree

INTRODUÇÃO

As populações vegetais apresentam diversas estratégias de estabelecimento e estas podem ser consideradas como o conjunto de características genéticas que facilitam sua sobrevivência e/ou reprodução no ambiente (Piña-Rodrigues et al., 1990).

Estas estratégias de reprodução, crescimento e colonização dos vegetais têm sido

bastante utilizadas na compreensão da dinâmica das populações e das comunidades vegetais ao longo do tempo.

Neste sentido, as diferenças observadas entre as espécies arbóreas tropicais, nos diferentes estádios sucessionais da floresta, foram classicamente sistematizadas por Budowski (1963, 1965) que as classificou em

quatro grupos ecológicos - pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e clímax - citando mais de vinte de suas principais características. No entanto, observou-se posteriormente a dificuldade de separação segura das espécies de uma comunidade nestes grupos. Assim, as classificações passaram a ser simplificadas, como fizeram Swaine e Whitmore (1988) ao proporem uma divisão em apenas dois grupos ecológicos - o das pioneiras e o das clímax. Por outro lado, conforme nos afirma Oldeman (1989), apenas o primeiro grupo ecológico de espécies arbóreas, o das pioneiras, pode ser claramente caracterizado. Além disso, estas classificações são, segundo Hubbell e Foster (1986), enganadoras, já que todas as classes são representadas na floresta madura.

A caracterização do grupo das árvores pioneiras, dada sua clareza, segue uma quase total uniformidade e unanimidade entre os diversos autores. As espécies pioneiras caracterizam-se, conforme sintetizado por Hubbell e Foster (1986), por exibir rápida elongação de um broto monopodial, arquitetura de ramificação simples, baixa densidade de madeira, rápida maturação (florescendo enquanto ainda jovens), vida relativamente curta e produção de sementes pequenas em grande quantidade, bastantes disseminadas por aves e morcegos.

Na caracterização de espécies florestais, tem-se mostrado importante o estudo de suas relações alométricas. Uma relação é dita alométrica quando uma característica física ou fisiológica sofre variação com o tamanho do organismo, apresentando assim grande importância nos estudos de comparação e da história de vida das espécies (Begon et al., 1986). A alometria de árvores ou, mais especificamente, suas relações entre tamanho e forma apresentam um relevante efeito estrutural e funcional na floresta. O tamanho, formato e posição de copa de uma árvore relaciona-se com a quantidade de luz interceptada, enquanto as dimensões do tronco correspondem à sua resistência mecânica frente às forças como o vento e a massa da própria copa (King, 1996).

Diferenças alométricas entre espécies pertencentes a diferentes guildas de regeneração em floresta tropical úmida foram encontradas e relatadas por King (1990, 1996) e O'Brien et al. (1995). No entanto, nenhum estudo ainda comparou as diferenças alométricas dentro da guilda das pioneiras.

Este estudo pretende testar a hipótese de existência de padrões alométricos distintos entre espécies arbóreas pioneiras tropicais, pela comparação das características dimensionais de cinco espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi realizado na Reserva Florestal de Linhares, ao norte do Estado do Espírito Santo (aproximadamente 19°12'S e 40°02'W), onde são conservados 21,8 mil hectares representativos da Mata Atlântica brasileira. Segundo Peixoto e Gentry (1990), a região apresenta o clima do tipo Am da classificação de Köppen, com médias anuais de temperatura e precipitação de 23,6°C e 1403mm. Na Reserva, foram utilizadas as áreas de vegetação secundária marginais às estradas co-

nhecidas como “Flamengo” e “Macanaíba-pele-de-sapo”, cujas larguras foram bastante reduzidas há cerca de 15 anos e suas margens deixadas à mercê da regeneração natural.

Para testar a hipótese proposta, a escolha das espécies a serem comparadas procurou incluir diferentes arquiteturas observadas na área dentro da guilda de regeneração das pioneiras. Deste modo, as cinco espécies arbóreas pioneiras escolhidas foram: *Cecropia glazioui* Sneth (Cecropiaceae), *Miconia cinnamomifolia*

(DC.) Naud. (Melastomataceae), *Miconia splendens* (Sw.) Griseb (Melastomataceae), *Schefflera morototoni* (Aubl.) S. Frodin (Araliaceae), *Vismia guianensis* Chosy (Clusiaceae).

No período de 25 a 31 de julho de 1994, foram amostradas para cada espécie 15 árvores representativas de diferentes estádios de desenvolvimento. Percorreu-se a vegetação procurando evitar a amostragem de vários indivíduos num mesmo ponto, para que condições ecológicas particulares não mascarassem as características reais de cada espécie. De cada árvore, foram coletados seus seguintes valores: circunferência à altura do peito ou 1,3m (CAP); altura total (Ht) e altura até a base do primeiro ramo vivo componente da copa (Hc); diâmetro de copa, a partir de sua projeção e tomado como a média entre seu maior comprimento e sua respectiva medida perpendicular. Da diferença entre Ht e Hc foi obtido o valor de profundidade de copa na árvore. Multiplicando este valor ao respectivo diâmetro de copa, obteve-se o volume de copa da árvore (Vc), um volume cilíndrico virtual que considera as dimensões máximas da copa, para fins de comparação.

Também foram observadas as diferentes formas de exploração do ambiente pelas espécies, através da coleta de dados referentes à distribuição espacial e posição sociológica do

indivíduo em relação ao dossel. Com este objetivo, mediu-se a distância do indivíduo coespecífico mais próximo até uma distância máxima de sete metros. Este limite foi arbitrado segundo as dificuldades em campo para tal observação, já que não se contava com um mapeamento da distribuição dos indivíduos em uma escala mais ampla. Para a posição, cada indivíduo foi classificado como emergente, no dossel ou sob dossel, de acordo com a respectiva ocupação de sua copa acima, no nível ou abaixo do dossel da vegetação circunjacente. Convém observar que este dossel apresentava, em todos os casos, um nível de sombreamento muito inferior ao da floresta madura.

Para cada espécie, foram analisadas as correlações entre CAP e Ht, CAP e Ht/CAP, CAP e Vc e entre CAP e %C (profundidade de copa dada em percentagem de Ht), procurando caracterizar o padrão de crescimento e a arquitetura de cada espécie. Para estas mesmas relações, foram ajustadas curvas por regressão linear simples. Fustes ramificados abaixo de 1,3m foram representados pelo respectivo CAP médio quadrático e os valores de volume foram logaritmizados. As curvas foram comparadas entre espécies por análise de covariância na regressão (Sokal e Rohlf, 1981). Os valores de %C das diferentes espécies foram comparados por teste de Tukey.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Todas as regressões para CAP×Ht foram altamente significativas para um nível de significância α igual a 0,01. Na análise de covariância (ANCOVA) as retas, diferentes entre si, separaram-se em dois grupos de mesma inclinação e intercepto ($\alpha = 0,05$) – um grupo formado pelas espécies *C. glazioui*, *M. cinnamomifolia* e *S. morototoni* e outro representado por *M. splendens* e *V. guianensis*. O último caracterizou-se por menores inclinações

nas retas, menores valores de Ht e CAP e menores correlações entre dados (Figura 1).

As retas ajustadas para CAP×Ht/CAP apresentaram exatamente as mesmas respostas dadas anteriormente. O grupo formado por *M.s.* e *V.g.* diferenciou-se pelas maiores correlações e pelas inclinações mais negativas nas retas, que se cruzam com as restantes (Figura 2).

As relações entre CAP e Ht mostraram dois padrões de crescimento bem distintos. As es-

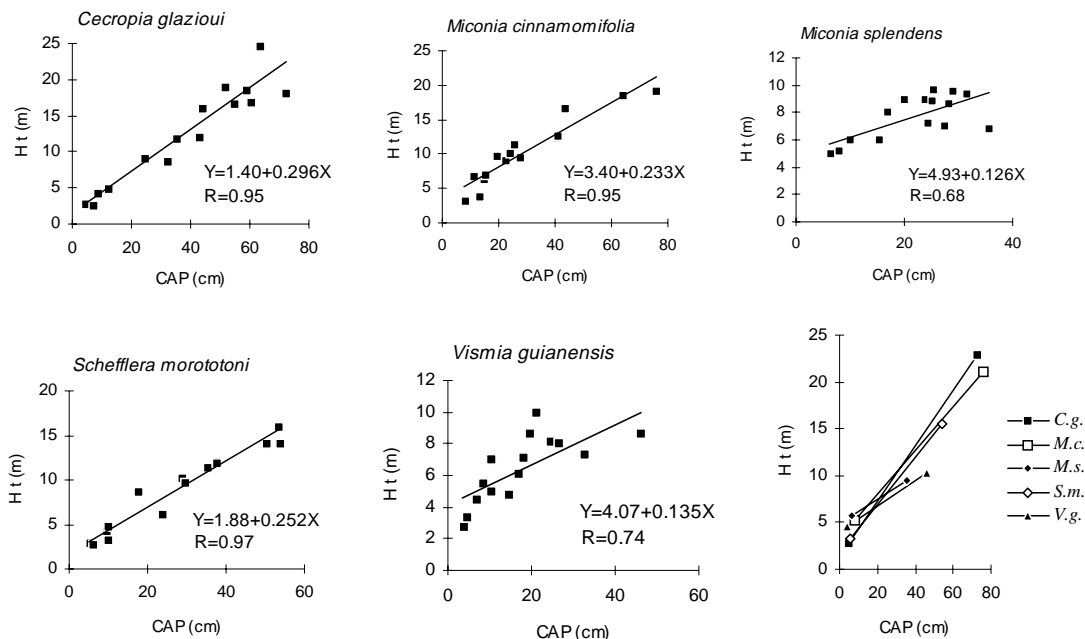


Figura 1. Ajuste de retas por regressão linear e respectivas correlações para dados de CAP e Ht e comparação entre as espécies.

(Adjusted regression lines and corresponding correlations for data of circumference (CAP) and total height (Ht), and comparisons among species)

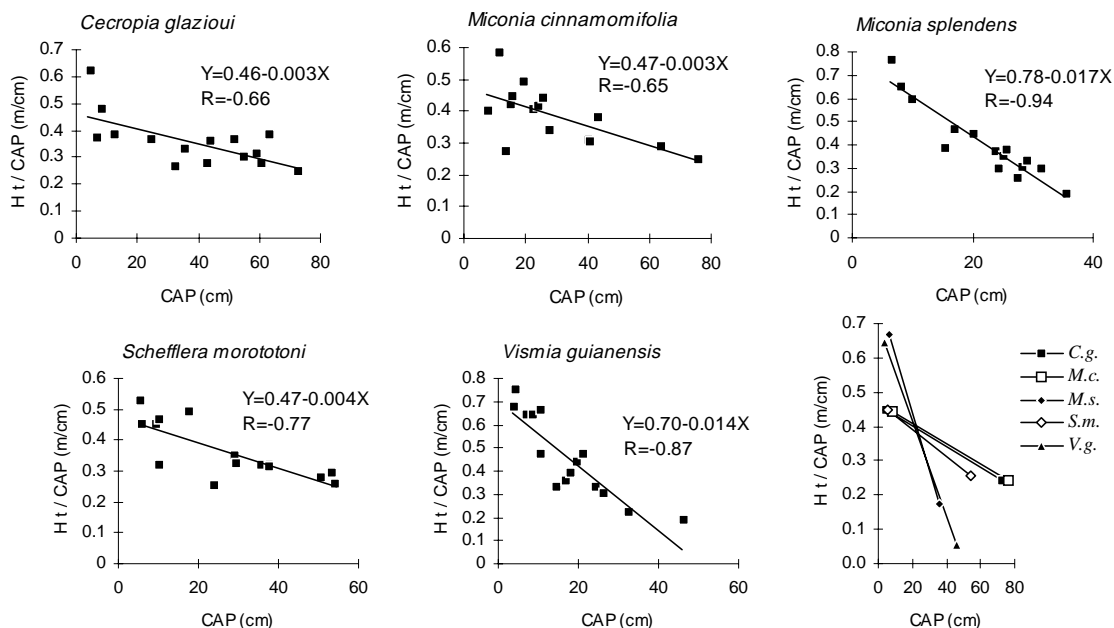


Figura 2. Ajuste de retas por regressão linear e respectivas correlações para dados de CAP e Ht/CAP e comparação entre as espécies.

(Adjusted regression lines and corresponding correlations for data of circumference (CAP) and total height / circumference ratio (Ht/CAP), and comparisons among species)

pécies *M.s.* e *V.g.* investem mais em diâmetro do fuste à medida em que se desenvolvem. No entanto, são mais esguias que as demais espécies, de mesma circunferência, nas fases iniciais de crescimento. Nos estádios mais avançados de desenvolvimento tal comportamento é invertido. Tal fato não evidencia um crescimento inicial mais rápido em *M.s.* e *V.g.*, por não conter a dimensão temporal, mas indica a importância dada à altura durante o crescimento inicial nestas espécies. As menores correlações entre os dados de CAP e Ht em *M.s.* e *V.g.* parecem ser explicados por uma tendência à estabilização da altura nas maiores circunferências (Figura 1). No primeiro grupo, tal estabilização só ocorreria em alturas superiores às estudadas, em áreas de regenerações mais antigas. O maior desenvolvimento em circunferência, em *M.s.* e *V.g.*, está relacionado à sustentação de copas proporcionalmente maiores. As espécies *C.g.*, *M.c.* e *S.m.* também investem mais em circunferência à medida que crescem, mas em proporções muito inferiores.

As altas correlações em *M.s.* e *V.g.* mostram um crescimento mais contínuo em altura e diâmetro, embora em taxas desiguais. Já em *C.g.*, *M.c.* e *S.m.*, as menores correlações devem-se às maiores variações da relação Ht/CAP nos indivíduos mais jovens, dificultando o ajuste das retas. Para este período de desenvolvimento, os dados indicam que altura e circunferência apresentam crescimentos bastantes descontínuos. Nos indivíduos de maior porte, porém, a proporção de altura para uma dada circunferência tende a se estabilizar, ou seja, o crescimento torna-se contínuo nas duas dimensões. Comparando-se os grupos, evidencia-se o grande investimento em altura nas espécies *C.g.*, *M.c.* e *S.m.*

Para CAP×Vc as regressões foram altamente significativas, exceção feita para *S.m.*, significativa para $\alpha=0,025$. A ANCOVA revelou semelhanças de retas ($\alpha=0,05$) em inclinação e intercepto entre *C.g.* e *M.c.*, inclinações semelhantes e interceptos diferentes para *M.s.* e *V.g.* e comportamento diferenciado em *S.m.* As

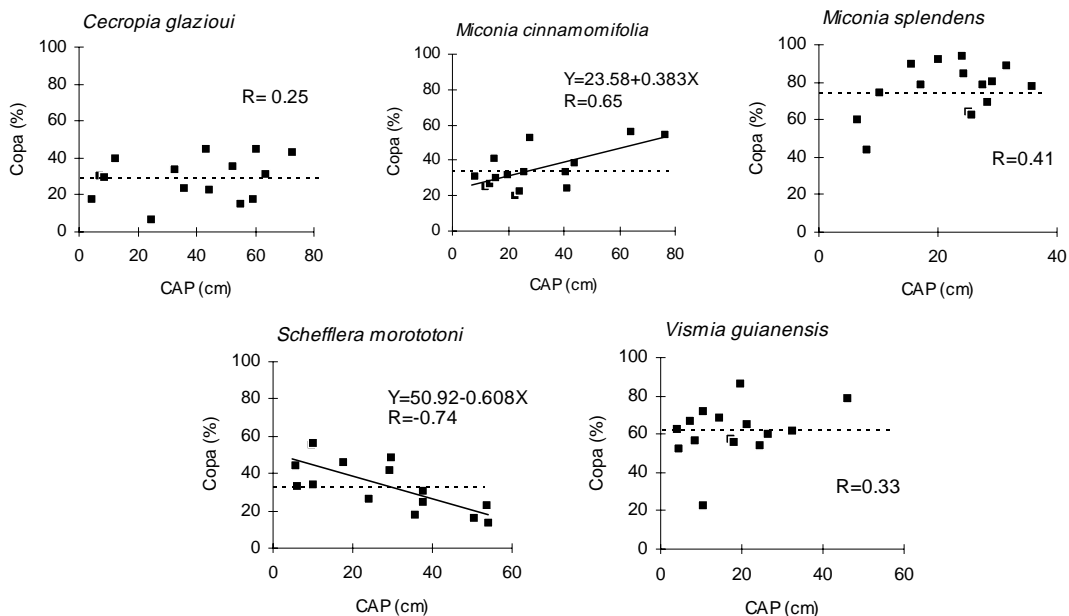


Figura 3. Diagramas de dispersão para os dados de CAP e %C e ajuste de reta por regressão linear quando esta se mostrou significativa. As retas tracejadas representam os valores médios de %C.

(Dispersion diagrams for data of circumference (CAP) and crown depth (as percentage of total height) (%C) and adjusted regression lines wherever this was significant. Dashed lines represent mean values of crown depth)

espécies *M.s.* e *V.g.* apresentaram, proporcionalmente, maiores volumes (Figura 3, observando-se que as diferenças entre interceptos não podem ser percebidas dada a escala logarítmica dos dados de volume).

Os menores valores de volume de copa em *S.m.* são derivados da metodologia empregada, que considerou como profundidade de copa a distância entre o ápice da árvore e a base dos primeiros ramos sustentadores da massa foliar. Assim, o Vc captou também o espaço dos ramos e não somente o de folhas em todas as espécies, excetuando-se *S.m.* Esta apresenta uma arquitetura mais simplificada nos estádios iniciais de crescimento, quando as folhas saem direto do fuste (lembrando que a idade máxima neste estudo é de 15 anos). Neste caso, os volumes de *C.g.* e *M.c.* estão superestimados em relação à *S.m.* e suas relações são, na realidade, mais próximas.

Para os dados de CAP×%C, apenas *M.c.* e *S.m.* apresentaram correlações relevantes com regressões altamente significativas, ascendente

para a primeira e descendente para a segunda (Figura 4). No entanto, os valores médios de C% (Figura 4), submetidos ao teste de Tukey ($\alpha=0,01$), distribuíram-se novamente nos dois grupos já vistos. O grupo *M.s.* e *V.g.* apresentou maiores profundidades de copa.

A medição de CAP's levou à observação da presença de ramificação de fuste nas espécies *M.s.* e *V.g.*, partindo sempre da base, próximo ao nível do solo. Em *V.g.* foram encontrados dois indivíduos bifurcados e em *M.s.*, entre os 6 ramificados encontrados, havia também indivíduos com 3, 5 e até 7 ramificações. Não foi encontrado nenhum indivíduo bifurcado abaixo de 1,3m nas espécies *C.g.*, *M.c.* e *S.m.* Estas ramificações compõem um indicativo a mais sobre o maior investimento em copa nas espécies *M.s.* e *V.g.*

As distribuições espaciais das espécies foram comparadas pela distribuição dos indivíduos amostrados em classes de distância de vizinhos coespecíficos mais próximos (Figura 5).

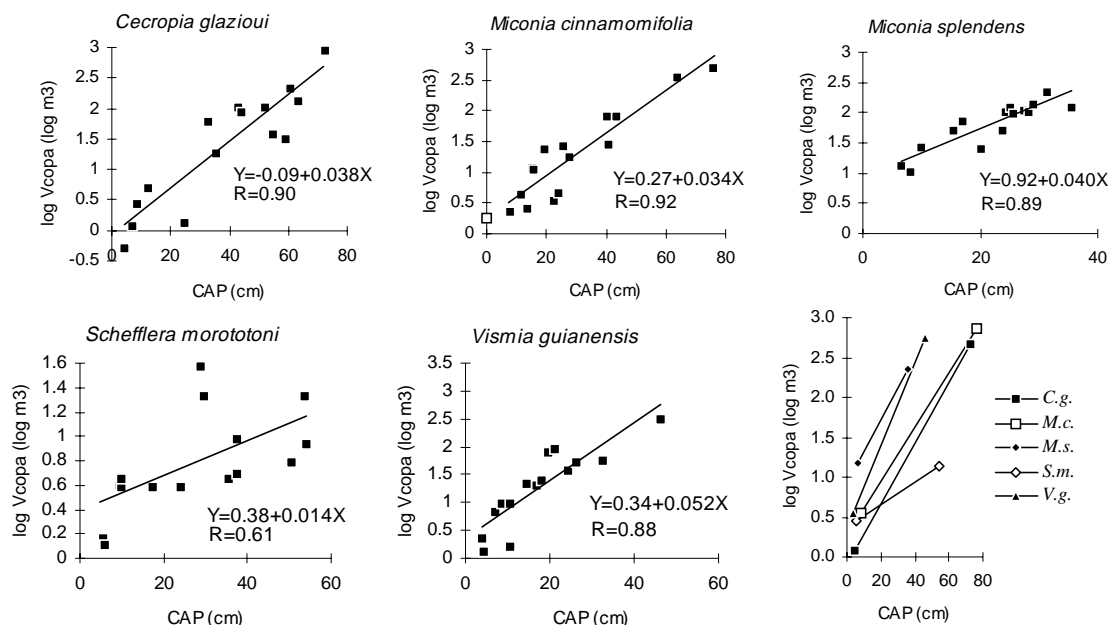


Figura 4. Ajuste de retas por regressão linear e respectivas correlações para dados de CAP e Vc e comparação entre as espécies.

(Adjusted regression lines and corresponding correlations for data of circumference (CAP) and crown volume (Vc), and comparisons among species)

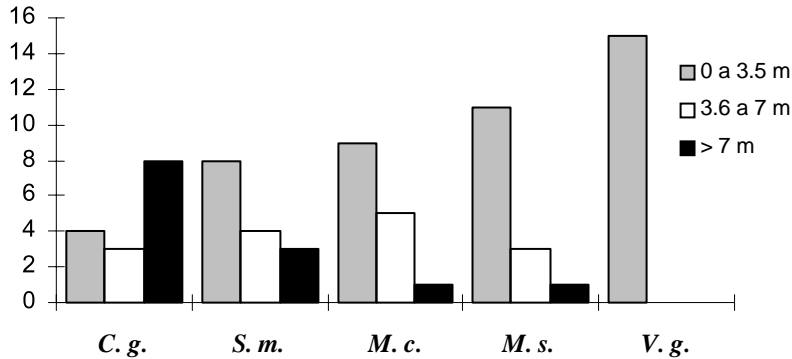


Figura 5. Número de indivíduos por classe de distância de vizinhança coespecífica mais próxima para as espécies estudadas.

(Number of individuals per class of nearest conspecific neighbouring distance for the studied species)

A espécie *V.g.* mostrou-se mais agregada, com todos indivíduos distanciados entre si no máximo 3,5m. O mesmo ocorreu com a maioria dos indivíduos de *M.s.*, onde apenas um apresentou vizinhança além de 7m. *C.g.* apresentou um maior número de indivíduos com vizinhança além dos 7m, mas ainda apresentou alguns bem próximos. *S.m.* e *M.c.* tiveram a maior parte de sua vizinhança até os 7m, havendo maior agregação na segunda espécie. Para *S.m.*, observou-se em campo mais uma ocorrência de duplas do que o agrupamento de vários indivíduos.

O posicionamento dos indivíduos em relação ao dossel pode ser visualizado na Figura 6. Em *C.g.* houve o predomínio da posição emergente; em *M.c.*, emergente e no dossel; em

S.m., equilíbrio entre os indivíduos no dossel e emergentes com aqueles sob o dossel; em *V.g.*, o dossel; em *M.s.* quase equilíbrio entre as posições no dossel e sob dossel (nesta posição, a metade dos indivíduos observados encontravam-se sob adultos coespecíficos). Apesar da relativa variação entre as espécies, a ocorrência da posição emergente as separa em dois grupos, indicando a maior competição em altura no conjunto *C.g.*, *M.c.* e *S.m.*

Para *V.g.* e *M.s.* observou-se a tendência à formação de grupos mais agregados, de altura uniforme, sem dominância vertical entre indivíduos, constituindo um dossel localmente monoespecífico e fornecedor de maior sombreamento. Para *C.g.*, *M.c.* e *S.m.*, a tendência observada foi de indivíduos em maior

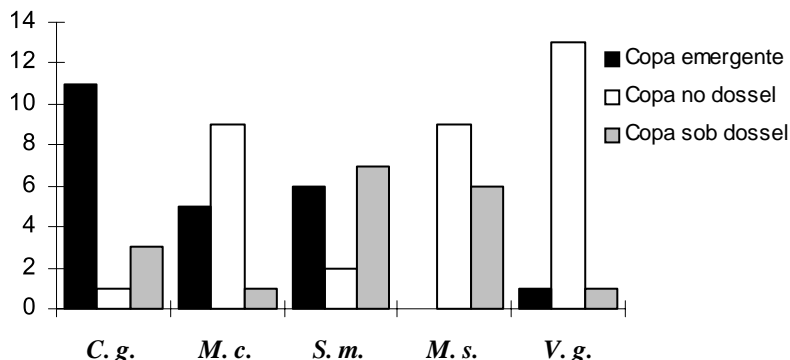


Figura 6. Número de indivíduos segundo sua posição no dossel para as espécies estudadas.

(Number of individuals according to their canopy position for the studied species (emergent - canopy - subcanopy))

competição por posições emergentes e, com exceção de *M.c.*, relativamente menos agregados.

Não foi notada entre os indivíduos amostrados uma tendência de relação entre porte e determinada posição ou nível de agregação, lembrando que neste estudo foram amostrados somente indivíduos com altura de fuste maior que 1,3m e idade inferior a 15 anos.

Os dois padrões alométricos encontrados sugerem duas diferentes estratégias de ocupação numa mesma guilda de regeneração. *C. glazioui*, *M. cinnamomifolia* e *S. morotoni* apresentaram um grande investimento em altura, mesmo havendo disponibilidade de espaço para expansão lateral. Assim, procuram garantir, individualmente, espaço no dossel durante o desenvolvimento e adensamento da vegetação. Por outro lado, *V. guianensis* e *M. splendens* tendem a formar conjuntos densos, de menor porte, com alto investimento na formação de grandes copas (assim como de troncos mais grossos para sustentá-las) e na ocupação do espaço horizontal.

King (1990) constatou, em uma floresta panamenha, que espécies arbóreas de sub-bosque tendem a ter copas maiores do que indivíduos jovens de espécies de dossel de altura semelhante. Interpretou estes padrões como adaptações para interceptação de luz (em ambiente sombreado) versus crescimento em altura que, segundo King (1996), aumenta a densidade de radiação na superfície da copa.

Esta dicotomia não se mostra adequada para explicar as diferenças de crescimento observadas entre as espécies pioneiras, já que todas possuem um habitat iluminado. Em *V. guianensis* e *M. splendens*, a maior densidade, aliada ao grande nível de sombreamento, pa-

rece cumprir a função de dificultar o estabelecimento de plantas competidoras sob suas copas e, conseqüentemente, o fechamento da vegetação. De fato, observou-se em campo a baixa regeneração sob estas duas espécies, embora haja a necessidade de maiores estudos. França (1991), também observando a baixa diversidade de espécies sob pioneiras, acredita ser provável a liberação de substâncias alelopáticas por parte de algumas espécies. Se isto for verdade, pode-se pressupor um maior efeito alelopático sob grupos mais densos. Em *V. guianensis* pôde ser observada a presença de reprodução vegetativa, o que, a princípio, favorece a rápida ocupação do espaço horizontal. No entanto, é preciso que outras pesquisas determinem o nível de importância deste tipo de reprodução, além de averiguá-la em outras espécies. A grande ramificação na base em *M. splendens* pode representar uma alternativa estratégica para a mesma função adaptativa.

A regeneração artificial de florestas mistas, seja para a recuperação de matas ciliares ou de áreas degradadas, tem-se baseado com relativo sucesso na sucessão ecológica, seguindo o modelo proposto por Kageyama e Castro (1989) e Kageyama et al. (1989). No plantio, são associadas espécies representativas das diferentes guildas de regeneração, onde as pioneiras desempenham principalmente o papel de sombreadoras das espécies de estádios sucessionais mais avançados. Por esta razão, muitas vezes a escolha das pioneiras a serem plantadas aponta para aquelas que proporcionam maiores níveis e áreas de sombreamento. Entretanto, este trabalho sugere que em inúmeras espécies estas características podem estar relacionadas a estratégias que visam atrasar a sucessão secundária.

CONCLUSÃO

Neste trabalho, a hipótese de existência de diferentes padrões alométricos entre espécies arbóreas pioneiras foi aceita. As espécies estu-

dadas indicaram haver pelo menos dois grupos característicos: um grupo de "pioneiras verticais", que apresentam um grande investimen-

to em altura, sugerindo competição pela garantia de espaço no dossel durante a sucessão; e um grupo de “pioneiras horizontais” com alto investimento em copa e formação de conjuntos densos, sugerindo estratégias para ocupa-

ção e manutenção de espaço horizontal. Observa-se, porém, que este estudo não pretende esgotar a possibilidade de existirem outros padrões entre árvores pioneiras.

AUTOR E AGRADECIMENTOS

MARCO AURÉLIO LEITE FONTES é Professor no Departamento de Ciências Florestais da Universidade Federal de Lavras. Caixa Postal 37 - 37200-000 - Lavras, MG. E-mail: mafontes@ufla.br

Este trabalho corresponde ao relatório apresentado ao curso de pós-graduação em Ecologia da UNICAMP como parte das exigências da disciplina Ecologia de Campo I - 1994.

O autor agradece aos professores João Vasconcellos Neto e Woodruff W. Benson (organizadores do curso), pela oportunidade; aos professores Garry B. G. Williamson e Andréa L. T. de Souza, pelas sugestões neste trabalho; à Companhia Vale do Rio Doce, pelo apoio logístico; à Fundação M. Brown e ao CNPq, pelo apoio financeiro ao curso.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. **Ecology: individuals, populations and communities**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986.
- Budowski, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, v.15, p.40-42, 1965.
- Budowski, G. Forest succession in tropical lowlands. **Turrialba**, v.13, p.42-44, 1963.
- França, J.T. **Estudo da sucessão secundária em áreas contíguas à mineração de cassiterita na Floresta Nacional do Jamari - RO**. Piracicaba, 1991. 169p. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo.
- Hubbell, S.P.; Foster, R.B. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley, M.J., ed. **Plant ecology**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986. 496p.
- Kageyama, P.Y.; Castro, C.F.A. Sucessão secundária, estrutura e plantações de espécies arbóreas nativas. **IPEF**, n.41/42, p.83-93, 1989.
- Kageyama, P.Y.; Castro, C.F.A.; Carpanezzi, A.A. Implantação de matas ciliares: estratégias para auxiliar a sucessão secundária. In: BARBOSA, L.M., coord. **Simpósio sobre mata ciliar**. Campinas: Fundação Cargil, 1989. p.130-143.
- King, D.A. Allometry and life history of tropical trees. **Journal of tropical ecology**, v.12, p.25-44, 1996.
- King, D.A. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. **Functional ecology**, v.4, p.27-32, 1990.
- O'Brien, S.T.; Hubbell, S.P.; Spiro, P.; Condit, R.; Foster, R.B. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. **Ecology**, v.76, p.1926-1939, 1995.
- Oldeman, R.A.A. Dynamics in tropical rain forests. In: Holm-Nielsen, L.B., ed. **Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity**. London: Academic Press, 1989. 380p.
- Peixoto, A.L.; Gentry, A. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). **Revista brasileira de botânica**, v.13, p.19-25, 1990.
- Piña-Rodrigues, F.C.M.; Costa, L.G.S.; Reis, A. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6, Campos do Jordão, 1990. **Anais**. Campos do Jordão: SBS-SBEF, 1990. p.676-684.
- Sokal, R.R.; Rohlf, F.J. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. New York: Freeman and Company, 1981. 859p.
- Swaine, M.D.; Whitmore, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. **Vegetatio**, v.75, p.81-86, 1988.

