

# Alocação diferencial de recursos para crescimento ao longo da ontogenia de *Inga paraensis* Ducke (Fabaceae) em resposta à inclinação do terreno

---

Carine Emer

## Introdução

Em florestas tropicais, as plantas adotam diferentes estratégias de alocação de recursos de acordo com variações nas condições microclimáticas, como luz e vento, e com as interações competitivas com outros organismos às quais são submetidas durante todo seu desenvolvimento (Grime & Mackey 2002). Em florestas bem estruturadas, a quantidade de luz que chega ao sub-bosque é muito baixa e a competição entre plântulas é alta, o que pode induzir a uma priorização de investimento em altura para atingir rapidamente locais com maior incidência luminosa (Lambers *et al.* 2008). Quando a luz deixa de ser um fator limitante e o solo é profundo e rico em nutrientes, as plantas podem alocar mais recursos em mecanismos de sustentação que podem aumentar sua estabilidade e fixação no solo conforme aumenta sua biomassa (Sterck & Bongers 2001).

A inclinação do terreno pode influenciar a forma como as plantas alocam recursos durante seu crescimento (Silva *et al.* 2002). Em terrenos inclinados, a incidência de luz no sub-bosque da floresta pode ser maior que em terrenos planos, o que pode reduzir a competição entre plântulas por luz, favorecendo uma maior assimilação de energia e, conseqüentemente, aumentando as taxas fotossintéticas e a produção de biomassa (Grime & Mackey 2002). A inclinação do terreno pode facilitar também uma maior incidência de ventos logo acima do sub-bosque, o que pode levar as plantas a investirem em sustentação assim que atinjam os estratos superiores da floresta (Laurance *et al.* 2004). Além disso, ao atingir o dossel, os indivíduos adultos precisam se adaptar a condições microclimáticas diferentes das quais estavam expostas enquanto jovens no sub-bosque, considerando que a luminosidade, a temperatura, a umidade e o déficit de

pressão de vapor se alteram conforme aumenta a altura em relação ao solo da floresta (Lambers *et al.* 2008).

A relação entre crescimento em altura e investimento em diâmetro das plantas é uma relação alométrica que se altera em função do tamanho do indivíduo (King 1996, Alves & Santos 2002). De forma geral, as diferentes estratégias de alocação de recursos em altura e em diâmetro do caule podem ser ajustadas a três modelos alométricos (Osunkoya *et al.* 2007). O modelo de estresse constante prevê que plantas investem menos em altura e mais em diâmetro como estratégia de sustentação em ambientes com condições ambientais adversas, como ventos intensos e inclinação do terreno. O modelo geométrico prevê um investimento proporcional em diâmetro do caule em relação à altura em plantas diante de fatores limitantes, como a limitação por luz. Por fim, o modelo de similaridade elástica prevê que as plantas alocam um investimento mínimo em estruturas de sustentação para manter sua estabilidade estrutural conforme aumenta sua biomassa, independentemente das condições ambientais (McMachon 1973).

De forma geral, o relevo da Amazônia Central pode ser dividido em três compartimentos geomorfológicos: platôs ou terras planas e altas, baixios ou terras planas próximas aos igarapés, e vertentes ou terrenos inclinados de transição entre platôs e vertentes (Chauvel 1983). Considerando que as plantas em desenvolvimento nas partes altas das vertentes e nos platôs estão sob as mesmas condições luminosas e físico-químicas do solo, este estudo teve por objetivo testar (i) se a relação alométrica entre altura e diâmetro do caule de *Inga paraensis* se altera ao longo de sua ontogenia e (ii) se esta alteração é influenciada pela inclinação do terreno. Nas partes superiores das vertentes, a incidência de luz é maior que no platô e o efeito dos ventos deve ser mais pronunciado para os indivíduos que alcançam os estratos superiores da floresta. Espero, portanto, que a conjunção destes dois fatores deve determinar um maior investimento em biomassa no diâmetro do caule durante o desenvolvimento dos indivíduos que crescem na vertente, como estratégia para evitar tombamentos decorrentes da força dos ventos, se ajustando, portanto, ao modelo de estresse constante. Para os indivíduos em desenvolvimento nos

platôs, o investimento em altura pode ser priorizado em detrimento do investimento em diâmetro, pois a incidência luminosa é menor no sub-bosque e os indivíduos de estratos superiores podem estar sob menor estresse causado pelo vento. Portanto, os indivíduos jovens de *I. paraensis* crescendo nos platôs se ajustariam ao modelo geométrico e os indivíduos adultos neste ambiente se ajustariam ao modelo de similaridade elástica.

## **Métodos**

### *Área de estudo*

Realizei este estudo na Reserva do Km 41 (02°24'S e 59°44'O), uma área de floresta de terra firme contínua da ARIE PDBFF (Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais INPA/STRI), situada a 80 km ao Norte de Manaus, Amazônia Central. O clima local é quente e úmido, com temperatura anual média de 26 °C e precipitação anual entre 1.900 e 2.300 mm, sendo a estação chuvosa entre novembro e junho, e a estação seca entre julho e outubro (Radam Brasil 1978). A variação altitudinal na reserva é de aproximadamente 80 m e os solos, principalmente nos platôs e vertentes superiores, são latossolos vermelho-

amarelos e podzólicos (Ranzani 1980). O relevo da região é caracterizado por três compartimentos geomorfológicos principais: platô, vertente e baixio (Chauvel 1983). A estrutura da vegetação é complexa, com sub-bosque bastante sombreado e com poucas plântulas, sub-dossel emaranhado por lianas e dossel com copas densas, atingindo 35 m de altura e com árvores emergentes atingindo 45 m de altura (Scariot 1999).

### *Espécie de estudo*

*Inga paraensis* Ducke (Fabaceae) é uma espécie abundante no sub-bosque das florestas da Amazônia Central (P.D. Coley, com. pes.). Quando adultos, os indivíduos atingem o dossel da floresta e podem alcançar 30 m de altura. A espécie possui folhas compostas, opostas e paripenadas, com nectários extra-florais entre os pares opostos de folíolos, margem da folha lisa e nervuras discretas. O caule é liso, com muitas lenticelas e com estrias transversais de tons que se alternam entre as cores cinza, marrom e esbranquiçada nos indivíduos adultos (Ribeiro *et al.* 1999).

### *Coleta de dados*

Coletei informações de indivíduos de *I. paraensis* em diferentes

estádios de desenvolvimento, a partir de 30 cm de altura. Não registrei as plântulas menores de 30 cm de altura devido às modificações morfológicas e fisiológicas específicas desta fase de vida para esta espécie. Percorri trilhas orientadas no sentido Norte-Sul para controlar o efeito da luminosidade sobre o crescimento das plantas, assumindo, assim, que a incidência luminosa é similar entre vertente e platô. Registrei indivíduos somente da metade superior da vertente para minimizar os efeitos de mudança no solo em relação ao platô. Para os indivíduos de sub-bosque, measurei a altura como a distância em linha reta do solo até a gema apical. Para os indivíduos do sub-dossel, utilizei uma trena a laser para medir a hipotenusa (do solo ao ponto mais alto visível) e o cateto adjacente de um triângulo retângulo para, então, calcular a altura da planta. Para todos os indivíduos, measurei o diâmetro do caule (DAS) a uma altura de 5 cm do solo.

#### *Análise dos dados*

Utilizei a alometria estática, na qual são comparados indivíduos da mesma espécie com tamanhos diferentes, como ferramenta para mensurar a alometria ontogenética de

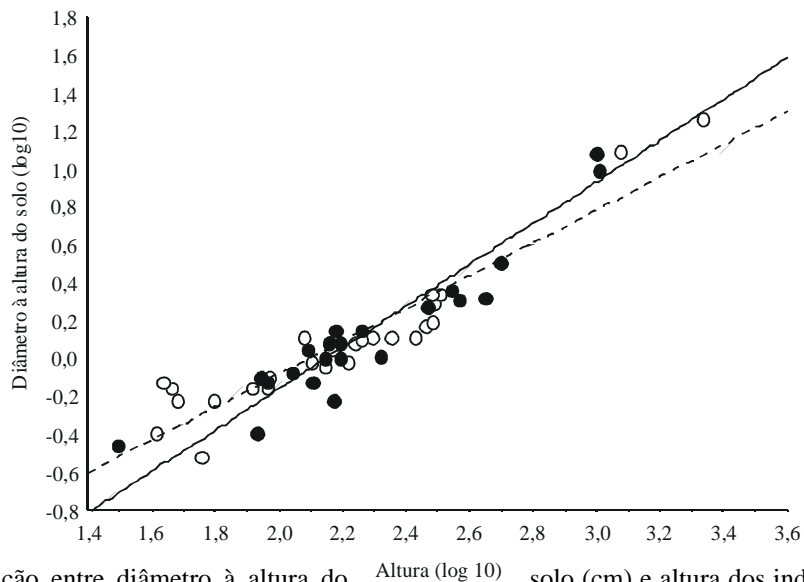
indivíduos de *I. paraensis*. Para responder se existe variação entre vertente e platô na relação alométrica entre altura e DAS durante o desenvolvimento dos indivíduos e se o investimento em DAS dos indivíduos é influenciado pela inclinação do terreno (vertente e platô), utilizei uma análise de covariância (ANCOVA). No modelo de ANCOVA, utilizei a altura dos indivíduos como variável independente contínua, a inclinação do terreno como variável independente categórica e o DAS como variável dependente. Obtive os coeficientes alométricos (b) para os indivíduos crescendo na vertente e no platô e, em seguida, calculei o intervalo de confiança de 95% (IC 95%) de cada coeficiente alométrico. Dada a relação exponencial entre os valores de altura e DAS, transformei todos os dados quantitativos para logaritmos de base 10 para linearizar as relações antes de efetuar as análises. Para testar se o coeficiente alométrico (b) em cada ambiente se ajusta aos modelos de estresse constante, geométrico ou de similaridade elástica, comparei os valores de inclinação na reta e seus respectivos valores de IC 95% na vertente e no platô com o esperado para cada modelo, sendo  $b > 1$  para o modelo

de estresse constante,  $b = 1$  para o modelo geométrico e  $b < 1$  para o modelo de similaridade elástica (Alves & Santos 2002).

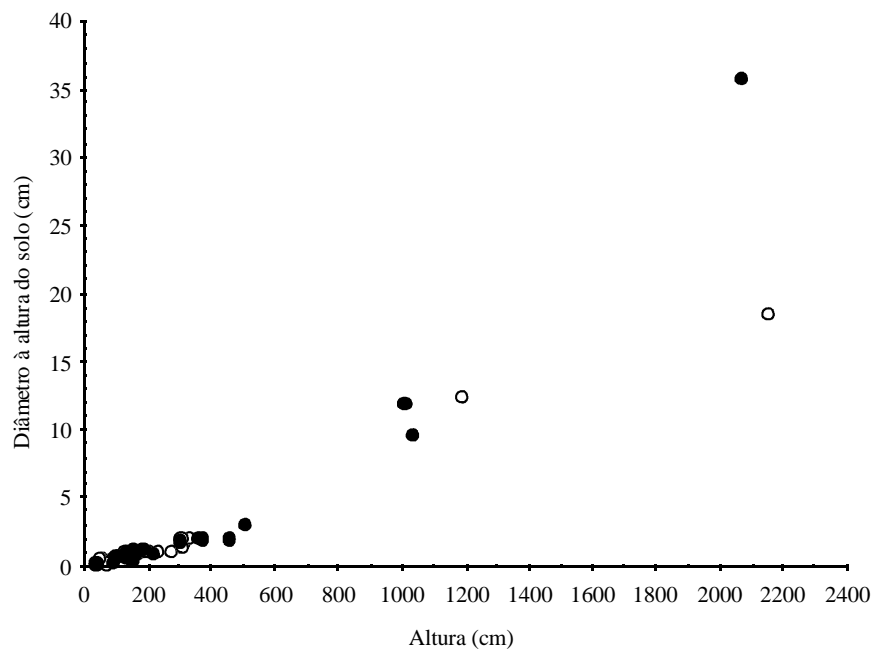
## Resultados

Registrei 28 indivíduos de *Inga paraensis* no platô, com altura média de 2,7 (0,4 - 21,4) m e DAS médio de 2,1 (0,3 - 18,7) cm. Na vertente, registrei 23 indivíduos de *I. paraensis*, com altura média de 3,5 (0,3 - 20,6) m e DAS médio de 3,6 (0,4 - 36) cm. Tanto no platô quanto na vertente o investimento das plantas em DAS esteve positivamente relacionado com a altura dos indivíduos, sendo 5,3 vezes maior na vertente que no platô (Tabela

1; Figura 1). Usando os dados não logaritmizados, a relação altura x DAS se torna exponencial, sendo o investimento em DAS na vertente praticamente proporcional ao crescimento em altura (Figura 2). No platô, entretanto, o investimento em DAS é reduzido progressivamente a partir do momento que os indivíduos alcançam 12 m de altura (Figura 2). No platô, a relação alométrica entre altura e DAS dos indivíduos de *I. paraensis* ajustou-se ao modelo de similaridade elástica ( $b = 0,86$ ; IC 95% = 0,75 - 0,99) e, na vertente, ao modelo geométrico ( $b = 1,09$ ; IC 95% = 0,93 - 1,25).



**Figura 1.** Relação entre diâmetro à altura do solo (cm) e altura dos indivíduos (m) de *Inga paraensis* em dois tipos de terreno com diferentes inclinações. Círculos abertos representam indivíduos no platô ( $r^2 = 0,882$ ;  $p < 0,001$ ;  $y = -1,821 + 0,869*x$ ) e círculos fechados representam indivíduos na vertente ( $r^2 = 0,909$ ;  $p < 0,001$ ;  $y = -2,351 + 1,095*x$ ). A reta pontilhada conecta os pontos do platô e a reta contínua conecta os pontos da vertente.



**Figura 2.** Relação entre diâmetro à altura do solo (cm) e altura dos indivíduos (m) de *Inga paraensis* em dois tipos de terreno com diferentes inclinações. Círculos abertos representam indivíduos no platô e círculos fechados representam indivíduos na vertente.

**Tabela 1.** Análise de covariância do efeito da inclinação do terreno (vertente x platô) e da altura dos indivíduos de *Inga paraensis* no investimento em diâmetro do caule (DAS). SQ = soma dos quadrados; gl = graus de liberdade; QM = quadrados médios.

<b>Efeito</b>	<b>SQ</b>	<b>gl</b>	<b>QM</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Inclinação	0,107	1	0,107	5,651	0,022
Altura (log)	7,733	1	7,733	409,990	0,000
Inclinação*Altura (log)	0,103	1	0,103	5,439	0,024
Resíduo	0,886	47	0,019		

## Discussão

A relação alométrica entre a altura e o diâmetro do caule dos indivíduos de *Inga paraensis* se modifica durante sua ontogenia e difere de acordo com a inclinação do terreno. Durante o desenvolvimento ontogenético de *I. paraensis*, caracterizado pelo aumento em altura dos indivíduos, o investimento em diâmetro do caule torna-se exponencialmente maior (Figura 2). Além da alteração na alometria entre altura e diâmetro do caule durante a ontogenia de *I. paraensis*, o investimento em diâmetro é maior nos indivíduos que se estabelecem em terrenos mais inclinados, como as vertentes (Figura 2).

A ontogenia de *I. paraensis*, representada neste estudo por indivíduos em diferentes estádios de desenvolvimento (plântulas, juvenis e sub-adultos), revela diferentes estratégias de alocação de recursos para o crescimento conforme os indivíduos alcançam novas alturas ao longo do estrato vertical da floresta e ambiente em que se encontram. A relação alométrica exponencial observada para os indivíduos do platô indica que, após os indivíduos atingirem

aproximadamente 12 m de altura, a alocação de recursos é redirecionada do investimento em altura para o investimento em diâmetro do caule (Figura 2). Esta diferenciação na alocação dos recursos no platô pode estar relacionada às mudanças no microclima ao qual a planta é submetida conforme aumenta sua altura. As condições de luz, umidade e temperatura são diferentes próximas ao solo e se alteram em um gradiente de altura até o dossel da floresta, onde se tornam extremas para os adultos, que precisam modificar suas estratégias de crescimento e alocação de recursos (Kohyama & Hotta 1990, Niklas 2006). No sub-bosque dos platôs, a luz continua sendo um recurso limitante mesmo quando os indivíduos atingem o estrato onde as plantas investem em ramos horizontais e estruturas foliares para ampliar sua área fotossintética. Portanto, como seria esperado, o crescimento alométrico de *I. paraensis* no platô se ajusta ao modelo de similaridade elástica (Niklas 2004).

Diferentemente do que ocorre no platô, a relação alométrica entre altura e diâmetro é constante durante a ontogenia dos indivíduos de *I. paraensis* que crescem nas vertentes. Nas

vertentes, tão logo a altura dos indivíduos ultrapasse o estrato inferior do sub-bosque da floresta, a quantidade de luz que penetra o dossel é maior em relação ao mesmo estrato da vegetação no platô. Considerando que, nesta situação, a luz não é mais um recurso tão limitante, as plantas podem alocar mais carbono em estruturas de sustentação (Niklas & Marler 2006). Além disso, a superficialidade do solo é um fator que pode induzir a um incremento no sistema de raízes das plantas, que tem como consequência um aumento no diâmetro do caule (Grime & Mackey 2006). No caso de árvores emergentes, a morte por tombamento provocado por ventos fortes é um evento comum em florestas tropicais e também poderia induzir um investimento maior em estruturas de sustentação (Laurance *et al.* 2004). Vale destacar, entretanto, que ao contrário do que seria esperado, o crescimento alométrico de *I. paraensis* nas vertentes coincide com o proposto pelo modelo geométrico e não pelo modelo de estresse constante.

Por fim, este estudo indica que as plantas adotam estratégias de crescimento diferenciadas durante seu ciclo de vida e de acordo com o

ambiente. As modificações nas relações alométricas podem ser uma característica adaptativa das plantas ou apenas respostas plásticas ao ambiente em que se encontram. Em condições de laboratório, estudos futuros poderiam controlar precisamente como a alocação de recursos em plantas de diferentes idades se relaciona às variações na intensidade de luz e vento.

### **Agradecimentos**

A realização deste trabalho só foi possível graças aos organizadores do Curso de Ecologia da Floresta Amazônica 2009, que acreditaram no meu potencial investigador. Agradeço à Geórgia Sinimbu pela indicação das Ingas, pela procura dos adultos perdidos e pela doce companhia, ao Junior pela caça aos indivíduos adultos, e aos professores Glauco Machado e ao Paulo Henrique Cardoso Peixoto pela análise dos dados e pelas valiosas sugestões.

### **Referências**

- Alves, L.F. & F.A.M. Santos. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18:245–260.



- Chauvel, A. 1983. Os latossolos amarelos, alicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. *Acta Amazonica*, 12:47–60.
- Grime, J.P. & J.M.L. Mackey. 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*, 16:299-307.
- King, D.A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 25-44.
- Kohyama, T. & M. Hotta. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology*, 4:515-521.
- Lambers, H., F.S. Chapin III & T.S. Pons. 2008. Plant physiological ecology. New
- Laurance, W.F., A.A. Oliveira, S.G. Laurance, R.C. Henrique, E.M. Nascimento, A.C. Sanchez-Thorin. T.E. Lovejoy, A. Andrade, S. D'Angelo, J.E. Ribeiro & C.W. Dick  
2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature*, 428:171-175.
- McMahon, T.A. 1973. Size and shape in biology. *Science*, 179:1201-1204.
- Niklas, K.J. 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews*, 79: 871-889.
- Niklas, K.J., E.D. Cobb & T. Marler. 2006. A comparison between the record height-to-stem diameter allometries of *Pachycaulis* and *Leptocaulis* species. *Annals of Botany*, 97:79-83.
- Osunkoya, O.O., K. Omar-Ali, N. Amit, J. Dayan, D.S. Daud & T.K. Sheng. 2007. Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong Rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany*, 94:1951-1962.
- Radam Brasil.1978. Levantamento de recursos naturais. vol.1-18. Rio de Janeiro: Ministério das Minas e Energia, Departamento de Produção Mineral.
- Ranzani, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. *Acta Amazonica*, 10:7-41.
- Ribeiro, J.E.L.S., M.J.C. Hopkins, A. Vicentini, C.A. Sothers, M.A.S. Costa, J.M. Brito, M.A.D. Souza, L.H.P. Martins, L.G. Lohmann, P.A.C.L. Assunção, E.C. Pereira,

- C.F. Silva, M.R. Mesquita & L.C. Procópio. 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Manaus: INPA-DFID.
- Silva, R.P., J. Santos, E.S. Tribuzy, J.Q. Chambers, S. Nakamura & N. Higuchi. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 166:295-301.
- Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in Central Amazonia. *Journal of Ecology*, 87:66-76.
- Sterck, F.J. & F. Bongers. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology*, 89:1-13.