

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

Teoria de Escala Metabólica(MST): análise e
investigação de fatores restritivos dos biomas que
alteram o coeficiente alométrico.

Luís Otávio dos Reis Curvo

Orientador: Prof. Dra. Iramaia Jorge Cabral de Paulo

Cuiabá - MT

Fevereiro/2023

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

Teoria de Escala Metabólica(MST): análise e
investigação de fatores restritivos dos biomas que
alteram o coeficiente alométrico.

Luís Otávio dos Reis Curvo

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental da Universidade Federal de Mato Grosso, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Física Ambiental.

Prof. Dra. Iramaia Jorge Cabral de Paulo

Cuiabá, MT
Fevereiro/2023

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

C981t Curvo, Luís Otávio dos Reis.

Teoria de Escala Metabólica(MST): análise e investigação de fatores restritivos dos biomas que alteram o coeficiente alométrico [recurso eletrônico] / Luís Otávio dos Reis Curvo. -- Dados eletrônicos (1 arquivo : 77 f., il., pdf). -- 2022.

Orientadora: Iramaia Jorge Cabral de Paulo.

Coorientador: Sérgio Roberto de Paulo.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física, Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2022.

Modo de acesso: World Wide Web: <https://ri.ufmt.br>.

Inclui bibliografia.

1. Teoria de Escala Metabólica. 2. Metabolic scale theory. 3. MST. 4. revisão integrativa. 5. Cerrado Mato-grossense. I. de Paulo, Iramaia Jorge Cabral, *orientador*. II. de Paulo, Sérgio Roberto, *coorientador*. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Permitida a reprodução parcial ou total, desde que citada a fonte.



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
PRÓ-REITORIA DE ENSINO DE PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

FOLHA DE APROVAÇÃO

TÍTULO: TEORIA DA ESCALA METABÓLICA (MST): ANÁLISE E INVESTIGAÇÃO DE FATORES RESTRITIVOS DOS BIOMAS QUE ALTERAM O COEFICIENTE ALOMÉTRICO

AUTOR: MESTRANDO LUIS OTÁVIO DOS REIS CURVO

Dissertação defendida e aprovada em **01 de AGOSTO de 2022**.

COMPOSIÇÃO DA BANCA EXAMINADORA

1. Profa. Dra. Iramaia Jorge Cabral de Paulo (Presidente Banca / **Orientadora**)

INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso

2. Profa. Dra. Daniela de Oliveira Maionchi (Membro Interno)

INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso

3. Prof. Dr. Sérgio Roberto de Paulo (Membro Interno)

INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso

4. Prof. Dr. Vinícius Buscioli Capistrano (Membro Externo)

INSTITUIÇÃO: Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

CUIABÁ, 01/08/2022.



Documento assinado eletronicamente por **SERGIO ROBERTO DE PAULO**, **Coordenador(a) de Programas de Pós-Graduação em Física Ambiental - IF/UFMT**, em 10/02/2023, às 16:45, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Vinicius Buscioli Capistrano**, **Usuário Externo**, em 10/02/2023, às 17:04, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a mim e a todas a pessoas que contribuíram da melhor forma que puderam para a conclusão desta pesquisa . A frase "O conhecimento não se constrói sozinho" cada vez mais mostra-se verdadeira.

Agradecimentos

- A Professora Iramaia Jorge Cabral de Paulo por desde 2017 compartilhar seu conhecimento, pela orientação e parceria no desenvolvimento deste trabalho;
- Ao Prof. Sérgio Roberto de Paulo, pela discussões no desenvolvimento deste trabalho e pela confiança e incentivo ao crescimento no mestrado acadêmico;
- Aos integrantes do Grupo de Pesquisa em Sistemas Ambientais Complexos do Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental da Universidade Federal de Mato Grosso pelas discussões científicas, em especial Haline, Roberta, Tonny e Matheus;
- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo auxílio financeiro concedido durante toda pesquisa, processo n°:130537/2019-5;
- A minha família Valeska, Luiz Fernando, João Vítor e Maria Eduarda, pelo apoio incondicional, paciência e segurança por saber que sempre posso contar com vocês;
- Aos meus amigos Amanda Crystina, Cleyton Elizeu, Paloma Cristina e Thaís pelas discussões, incentivo e todo apoio recebido em todos esses anos desde a graduação;
- A todos que me ajudaram na conclusão deste trabalho.

EPÍGRAFE

Aprender uma lição sem dor não tem significado, isso porque não se consegue obter nada sem sacrificar algo em troca. No entanto quando se supera as dificuldades e consegue o que quer, conquista-se então um coração que não perde para nada, um coração de aço.
-Eduard Elric (2010)

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	I
RESUMO	II
ABSTRACT	III
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 Problemática	1
1.2 Objetivo Geral	2
1.2.1 Objetivos Específicos	2
2 METODOLOGIA NA PESQUISA DO ESTADO DA ARTE	3
2.1 Estado da arte	3
2.2 Revisão Narrativa	4
2.3 Revisão integrativa	4
2.3.1 Investigação dos fatores restritivos dos biomas	5
3 A TEORIA DE ESCALA METABÓLICA E SUAS PRINCIPAIS EXTENSÕES	7
3.1 Origem da Teoria da Escala Metabólica MST	7
3.1.1 Preenchimento de volume	9
3.1.2 Área-preservada	10
3.1.2.1 Restrições mecânicas	11
3.1.2.2 Restrições hidrodinâmicas	12
3.1.3 Relações alométricas	13
3.1.3.1 Gradiente de pressão	13
3.1.3.2 Taxa metabólica	13

3.1.3.3	Tecido condutivo e altura máxima das árvore	14
3.2	Críticas ao modelo WBE	15
3.3	Extensões do modelo	18
3.3.1	Escala e morfologia nas folhas	18
3.3.1.1	Extensão do modelo	18
3.3.2	Extensão para covariância alométrica na forma e função na botânica	20
3.3.2.1	Seleção para minimizar a resistência hidráulica total da planta e o comprimento do percurso	21
3.3.2.2	Variabilidade em Restrições Biomecânicas	22
3.3.3	Extensão para dinâmica e estrutura de florestas	22
3.3.3.1	Escalonamento das dimensões do dossel e a importância do preenchimento de espaço	23
3.3.3.2	Energia do sistema, estrutura de tamanho e acomodação espacial	24
3.3.3.3	A floresta é a árvore	26
4	COMO ESTÁ SE DESENVOLVENDO A MST	27
4.1	Desenvolvimento de novas metodologias	28
4.2	Base para a criação de um novo modelo alométrico	28
4.3	Comparação entre modelos	29
4.4	Aplicação e teste do âmbito de validade da MST	29
5	TENDÊNCIAS DE PESQUISA E ÂMBITO DE VALIDADE DA MST	38
5.1	Metodologias de coleta de dados	38
5.2	A influência do estágio de sucessão na MST	39
5.3	Fatores climáticos, bióticos e a MST	39
5.4	A insensibilidade das folhas a fatores externos	40
5.5	Aplicação da MST em plantações	40
5.6	O uso da MST é viável para o Cerrado?	40
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS	42
	REFERÊNCIAS	44
A	Formulário de coleta de dados	48

**B Tradução dos resumos originais dos artigos sobre a Teoria de Escala
Metabólica de 2015 - 2020**

51

LISTA DE FIGURAS

2.1	Banco de busca de estudos de aplicação da MST na ecologia. As plataformas enumeradas de 1 a 11 são: ELSERVIER, Springer, Wiley online Libarry, Oxford academic, Nature, PLOS, Royal Society, MDPI, British Ecology Society, Tropical Forest, European Geosciences Union e PNAS. . .	6
2.2	Distribuição dos trabalhos de acordo com o banco de dados analisado. . . .	6
3.1	Taxa metabólica por massa total do indivíduo	8
3.2	Representação simbólica da estrutura vascular de ramificação, mostrando vasos condutivos e não condutivos (em preto).	9
3.3	Representação de ramificações entre os níveis.	10
3.4	Ramificação padrão espinha de peixe.	16
4.1	Distribuição dos artigos analisados	27
4.3	(SUN et al., 2017b) Distribuição dos expoentes alométricos (a) relação diâmetro-altura ($D : H$) e (b) distribuição do tamanho da árvore ($D : N$). As linhas vermelhas pontilhadas indicam o valor teórico e as barras cinza representam 95% de confiança intervalos de expoentes de escala média. . .	31
4.4	(SUN et al., 2017b)Variação dos expoentes alométricos com o estágio de sucessão para $D : H$ e $D : N$	31
4.5	(MCCARTHY et al., 2019) figura b) Expoentes alométricos variaram de -1.43 a -5.25, com expoentes mais rasos medidos em locais de esclerofila, que têm sub-bosques esparsos, e expoentes íngremes em locais de vegetação densa de arbustos.	33
4.6	(SUN et al., 2020) Expoentes alométricos para diferente tipos de floresta, examinando para $L - D$, $S - D$ e $R - D$. A linha vermelha é o valor teórico.	34

RESUMO

A teoria de Escala Metabólica (MST) teve início com os trabalhos de West, Brown e Enquist que desenvolveram um modelo quantitativo que utiliza das restrições biofísicas, geometria fractal e relações alométricas para compreender a forma e atributos dos indivíduos que apresentam uma distribuição de redes. Ao aplicar no sistema ecológico pode-se realizar previsões sobre a estrutura e gasto metabólico nas trocas gasosas em nível de indivíduo como em nível de comunidade. Entretanto após 24 anos de existência ainda não é bem aceito, sendo criticado sobre seu âmbito de validade e desvios entre os valor teórico com os dados obtidos em campo. O objetivo deste trabalho foi confeccionar uma revisão da literatura do tipo integrativa dos últimos cinco anos de aplicação da MST (2015 – 2020), a fim de estabelecer o estado da arte da teoria identificando os fatores restritivos que afetam o coeficiente alométrico, uso de novas metodologias nas coletas de dados e delimitar o âmbito de validade para a sua aplicação na vegetação do estado de Mato Grosso, com foco nas espécies do cerrado. Dos resultados destaca-se o uso de sensoriamento remoto aliado a metodologia de campo da MST, para o estudo das relações alométricas e trocas gasosas do sistema ecológico em macro escala, observou-se que existe a influência do estágio de sucessão com as relações alométricas do tronco e raízes das plantas. As relações alométricas das folhas demonstra ser menos suscetíveis a diversos fatores externos e internos sendo uma opção mais confiável para análise das relações alométricas em árvores, outro assunto recentemente abordado é o uso da MST em plantações.

Palavras-chave: *Teoria de Escala Metabólica, MST, revisão integrativa, cerrado Mato-grossense*

ABSTRACT

- Instituto de Física, Universidade Federal de Mato Grosso.

Metabolic Scale Theory (MST) began with the work of West, Brown, and Enquist, who developed a quantitative model that uses biophysical constraints, fractal geometry, and allometric relationships to understand the shape and attributes of those required to present a network distribution. By applying no ecological system it is possible to carry out the structure and metabolic expenditure in gas exchange at the individual level as well as at the community level. However, after 24 years of existence, it is still not well accepted, being criticized for its scope of validity and deviations between theoretical values, and data obtained in the field. The objective of this work was to carry out an integrative literature review of the last five years of MST application (2015 – 2020), in order to establish the state of the art of the theory by identifying the restrictive factors that affect the allometric coefficient, use new methodologies in data collection and delimit the scope of validity for its application in the vegetation of the state of Mato Grosso, with a focus on species from the cerrado. From the results, the use of remote sensing combined with the MST field methodology stands out, for the study of allometric relationships and gas exchanges of the ecological system on a macro scale, it was observed that there is an impact of the succession stage with the allometric relationships of the trunk and roots of plants. The allometric relationships of leaves prove to be less susceptible to several external and internal factors, being a more reliable option for analyzing allometric relationships in trees, another recently addressed is the use of MST in plantations.

Keywords: *Metabolic Scale Theory, MST, integrative review, cerrado Mato-grossense*

Capítulo 1

INTRODUÇÃO

A teoria de escala metabólica (TEM ou MST) teve seu início com os trabalhos de West, Brown e Enquist (WEST et al., 1997), esses autores desenvolveram um modelo quantitativo que utiliza de relações alométricas e conceitos de geometria fractal para estudo da forma e função de indivíduos que apresentam uma distribuição de rede, seja sistema circulatório, respiratório, rede traqueal de insetos ou sistema vascular em plantas, esse último o foco de estudo deste trabalho.

No entanto, mesmo após 25 anos de existência continua sendo questionado e não aceito completamente pela comunidade científica por seus valores teóricos previstos terem desvios grandes comparados com os dados observados. Esse desvios podem estar associados ao tipo de vegetação e estágio de sucessão do ecossistema, porém, esses desvios não são suficientes para refutar a teoria, pois fornece ferramentas fundamentais para a compreensão de processos biofísicos desde de um único indivíduo até o nível ecológico.

1.1 Problemática

Dentro do estudo do balanço de carbono em florestas, faz-se muito uso de relações alométricas para suas estimativas, logo existe a necessidade de compreender como as leis alométricas variam de acordo com o tipo de floresta estudada. Uma teoria que pode auxiliar neste tipo de estudo é a Teoria de Escala Metabólica. A MST quando aplicada para plantas pode fornecer valores específicos de expoentes de escala para várias relações de escala, correlacionando atributos estruturais e funcionais das árvores. A teoria também se estende para previsões ao nível de comunidade, assim deve-se conhecer até onde essa teoria pode ser válida.

Estudos recentes buscam delimitar o âmbito de validade da teoria, definindo quais são os fatores que influenciam nas relações alométricas e se esses causam desvios entre os valores previstos pelo modelo e os dados experimentais. Ao definir o que causa essas divergências pode-se estabelecer qual é o melhor campo de aplicação e propor estudos para investigar elementos que possam ser adicionados a teoria de forma que suas previsões

abranjam maior espectro ecológico.

A relevância da MST está associada em sua praticidade de aplicação em sistemas ecológicos para o estudo das dinâmicas de sistemas que pode ser observado dentre a quantidade de publicações, aplicações teóricas e experimentais, justifica-se uma pesquisa do estado da arte sobre o tema. Entende-se por estado da arte um estudo aprofundado dentro de uma área de conhecimento analisando a construção de conceitos, evolução histórica e extensões, com o objetivo de encontrar tendências metodológicas e possíveis lacunas ainda não exploradas dentro da área de conhecimento.

1.2 Objetivo Geral

Realizar uma análise investigativa da construção da Teoria de Escala Metabólica (1997-2014) de metodologias propostas e fatores restritivos dos biomas que geram alterações no coeficiente alométrico e análise de 5 anos de aplicação (2015 - 2020).

1.2.1 Objetivos Específicos

Para atingir o objetivo geral deste trabalho, foram definidos os seguintes objetivos específicos:

- Revisar a base da teoria e suas principais extensões para as plantas;
- Discutir a evolução da aplicação da teoria nos últimos 5 anos;
- Dissertar sobre os fatores que influenciam direta e indiretamente as relações alométricas e como devem ser abordados pela teoria.

Capítulo 2

METODOLOGIA NA PESQUISA DO ESTADO DA ARTE

Pode-se entender que o estado da arte de uma área de conhecimento como uma revisão da literatura, este possui várias metodologias para a sua aquisição tais como, revisão narrativa, sistemática, meta-análise, revisão qualitativa e revisão integrativa. A base para a construção de um bom trabalho científico está na revisão da literatura, pois por meio desta o pesquisador estabelece relações com o que outros autores abordam na área de estudo (FERNANDES, 2016). Esta dissertação utiliza-se de dois tipos de revisões da literatura. A revisão da literatura do tipo narrativa, para o estudo das bases da construção do modelo e suas extensões e a revisão da literatura do tipo integrativa nas aplicações da teoria dos últimos cinco anos, para o investigar os fatores que alteram o coeficiente alométrico. Neste capítulo vamos descrever a metodologia utilizada para a aquisição de documentos e como estes foram explorados para a construção do trabalho.

2.1 Estado da arte

O estudo da MST já possui mais de duas décadas de pesquisas realizadas. Segundo Neto (2009), toda vez que um campo de conhecimento alcança uma produção quantitativa significativa, surge a necessidade de empreender estudos sistemáticos dessa produção, visando o conhecimento mais adequado das suas características e tendências, além de favorecer sua ampla e adequada divulgação. O estado da arte pode ser entendido como um estudo mais aprofundado de um recorte temporal, dentro de uma área de conhecimento analisando a construção de conceitos, evolução histórica e extensões, com o objetivo de encontrar tendências metodológicas e possíveis lacunas ainda não exploradas dentro da área de conhecimento(ANDRÉ, 2009; TEIXEIRA; NETO, 2012). Este tipo de estudo é conhecido como "estado da arte"ou "estado do conhecimento".

As pesquisas de estado da arte ou estado do conhecimento buscam mapear, cate-

gorizar e sistematizar a produção científica de uma determinada área do conhecimento. Isso implica na identificação dos trabalhos produzidos, por uma metodologia de coleta de dados e tratamento de informações com o intuito de revelar temas que permanecem ao longo do tempo, assim como os que foram esquecidos, entendendo como a área de conhecimento se adapta aos erros e críticas buscando quais caminhos a pesquisa deve seguir (ANDRÉ, 2009; NETO, 2009).

2.2 Revisão Narrativa

Segundo Botelho et al. (2011) a revisão do tipo narrativa pode ser utilizada com o intuito de descrever o estado da arte sob o ponto de vista teórico ou contextual de um determinado campo. Nesse tipo de revisão não é utilizada uma metodologia explícita para a busca de referências e de coleta de dados, na qual os critérios de seleção dos artigos dependem da interpretação e análise pessoal do pesquisador. Desta forma, a revisão narrativa possibilita a aquisição e atualização dos conhecimento sobre um determinado tema em curto período de tempo, porém devido ao fato de não possuir uma metodologia específica não é possível uma reprodução dos dados. Já UNESP (2015) complementa que devido a busca pelos estudos não ser necessário esgotar as fontes de informações, esse tipo de revisão é adequada para a fundamentação teórica de artigos, dissertações, teses, trabalhos de conclusão de cursos.

2.3 Revisão integrativa

Entre os diferentes tipos de revisão da literatura o método escolhido para a segunda parte deste trabalho foi a revisão integrativa pois, segundo Souza et al. (2010) é a mais ampla abordagem metodológica referente às revisões, permitindo a inclusão de estudos experimentais e não-experimentais para uma compreensão completa do fenômeno analisado. Esse tipo de revisão tenta sintetizar uma temática, através de uma metodologia sistemática e rigorosa a fim de que o revisor analise os dados sejam teóricos ou experimentais, estudando os conceitos, resultados, críticas e tentativas de refutações desses estudos, de forma a obter um panorama consistente e compreensível do tema sem que caia em viés epistemológico da teoria(SOUZA et al., 2010; SOARES et al., 2014).

Para uma revisão da literatura do tipo integrativa, Mendes et al. (2008), Souza et al. (2010) e Botelho et al. (2011) sugerem que o revisor siga seis etapas para sua construção. Essas etapas são:

1ª Etapa: Identificação do tema e seleção da hipótese;

2ª Etapa: Critérios para inclusão ou exclusão de estudos/amostragem;

- 3^a Etapa: Definir informações a ser extraídas dos estudos;
- 4^a Etapa: Avaliação dos estudos incluídos;
- 5^a Etapa: Interpretação dos resultados;
- 6^a Etapa: Apresentar a revisão do conhecimento ou discussões.

2.3.1 Investigação dos fatores restritivos dos biomas

O estudo sobre os fatores restritivos e sua influência no coeficiente alométrico foi dividido em duas etapas, a primeira etapa tem-se que a teoria de escala metabólica (MST) teve seu início com as publicações de West et al. (1997), onde utilizou relações alométricas e restrições biofísicas para compreender e estimar o metabolismo fluxos de carbono, bem como auxiliou nos estudos do controle biofísico, evolutivo das plantas e seus processos ecológicos desde o indivíduo até o nível do ecossistema. Embora existam outros modelos que utilizem relações alométricas para a estimar o cálculo da taxa metabólica, a MST é a que possui mais formas de testar suas previsões. A segunda etapa buscou-se artigos de aplicação da teoria no período de 2015 à 2020 pela plataforma google acadêmico. Após definir o período desejado,

Foram utilizadas as ferramentas de busca "artigos relacionados" e "artigos citados" que facilitam a procura de artigos de mesma temática com estudos similares. Como palavras chaves de pesquisa foram utilizadas "metabolic scaling theory", "ecology", "forests", "allometry" e "climate". O google acadêmico fornece acesso para diferentes plataformas para esse capítulo foram acessadas 11 revistas. Na figura 2.1 pode-se ver como os artigos estão distribuídos por revista.

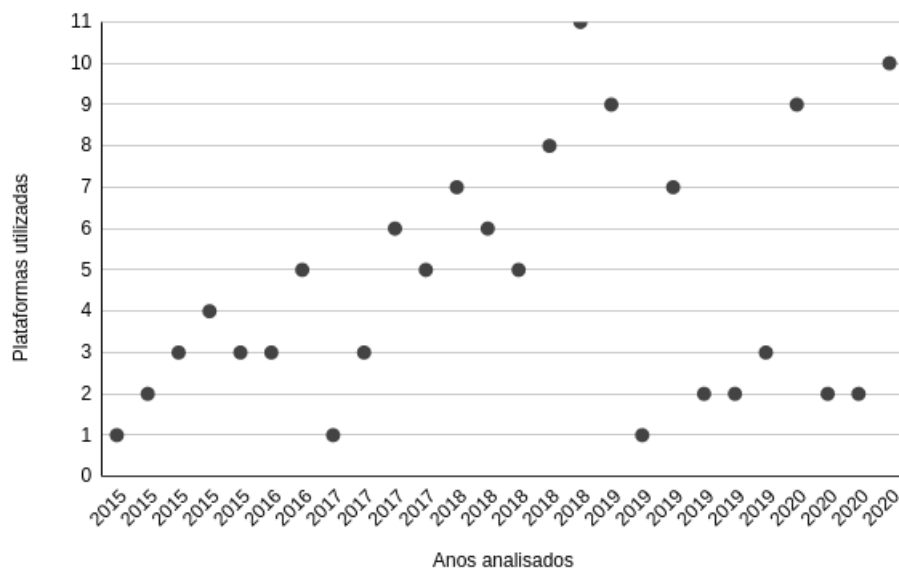


Figura 2.1: Banco de busca de estudos de aplicação da MST na ecologia. As plataformas enumeradas de 1 a 11 são: ELSERVIER, Springer, Wiley online Library, Oxford academic, Nature, PLOS, Royal Society, MDPI, British Ecology Society, Tropical Forest, European Geosciences Union e PNAS.

Foram analisados os resumos e palavras chaves dos artigos, para definir se eles tratavam sobre aplicações da MST na ecologia. Foram selecionados 27 artigos (figura 2.2), dos quais 9 artigos foram excluídos, pois mesmo que sejam aplicações da MST não eram aplicações na ecologia. Com os 18 trabalhos restantes, iniciou-se a terceira etapa onde estes foram analisados por um formulário de coleta de dados, que pode ser encontrado no apêndice A. As etapas de 4 a 6 da seção 2.3 serão trabalhadas nos próximos capítulos.

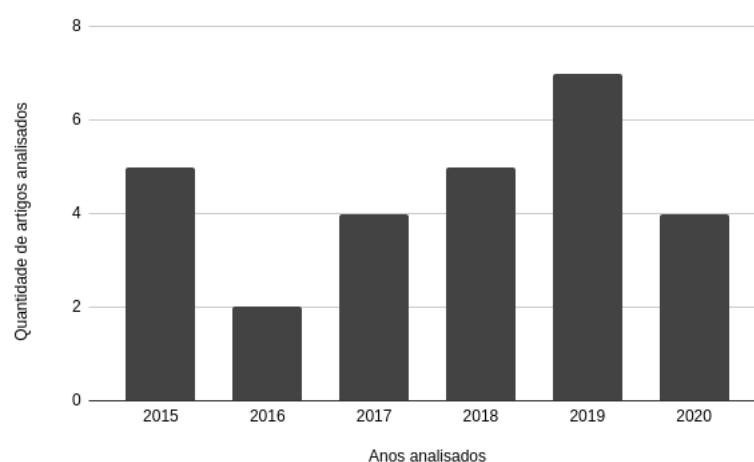


Figura 2.2: Distribuição dos trabalhos de acordo com o banco de dados analisado.

Capítulo 3

A TEORIA DE ESCALA METABÓLICA E SUAS PRINCIPAIS EXTENSÕES

A fim de compreender os estudos e avanços realizados nos últimos 5 anos no campo da MST, faz-se necessário conhecer o modelo WBE e suas extensões que fornecem o embasamento teórico de aplicação e teste de suas previsões.

3.1 Origem da Teoria da Escala Metabólica MST

Alometria é o estudo das relações de escala para atributos morfológicos (como a relação entre o tamanho de um determinado órgão e o corpo), fisiológicos (relação entre a taxa metabólica e o tamanho) e ecológicos (relação entre o tamanho da copa e a capacidade fotossintética da árvore). O termo foi criado por Huxley (1932). A evolução dos estudos alométricos indicam que a relação entre o tamanho e a forma dos organismos vivos estão intimamente relacionados também com sua capacidade de captar recursos, influenciando a maneira como as populações sobrevivem, se desenvolvem e competem entre si. No estudo da alometria são usadas leis de potência expressas por:

$$Y = kX^\theta, \quad (3.1)$$

onde Y é a variável dependente, k a constante de proporcionalidade, X a variável independente e θ o expoente alométrico que estabelece a relação de escala. Na alometria usa-se a massa do indivíduo como a variável independente, pois esta é comum a maioria dos organismos e a massa dos indivíduos estende-se nas 21 ordens de grandeza da biodiversidade que pode ser medida com precisão satisfatória 3.1.

$$Y = kM^\theta \quad (3.2)$$

Uma das leis alométricas mais conhecidas e mais fundamentais foi detalhada por Max Kleiber em 1932, que relaciona como a taxa metabólica varia com a massa do indivíduo, na qual o expoente alométrico de escala $\theta = \frac{3}{4}$.

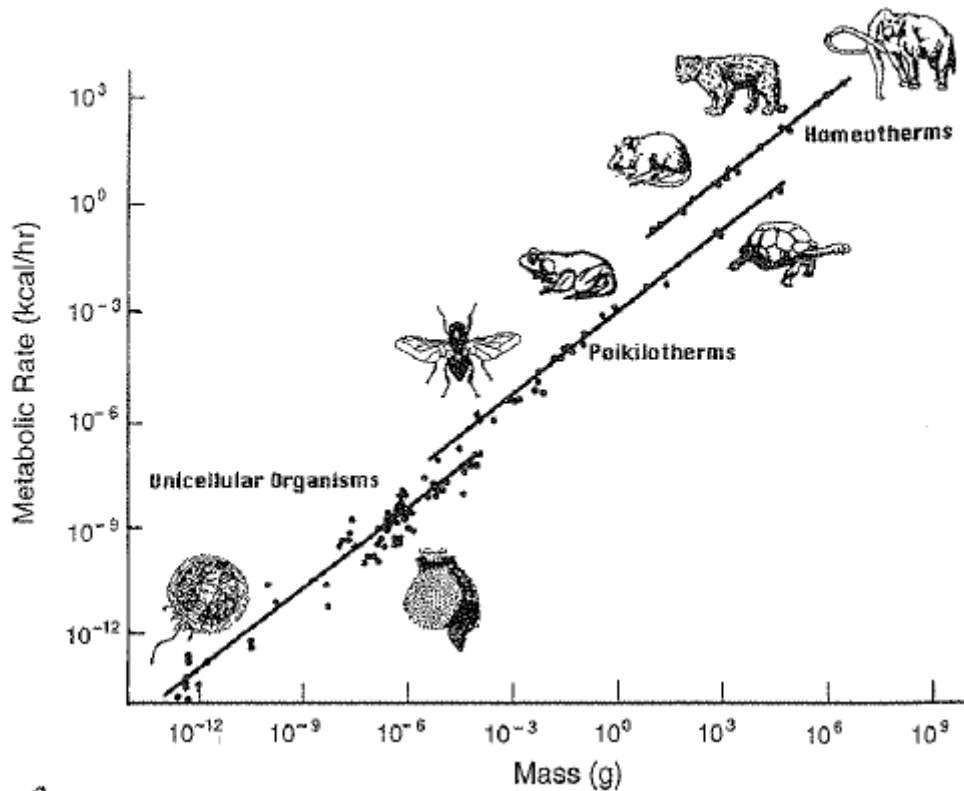


Figura 3.1: Taxa metabólica por massa total do indivíduo

Fonte: West et al., 2000 (WEST et al., 2000)

Em 1997 pesquisadores do Santa Fé Institute no Estados Unidos, propuseram um modelo quantitativo que combina propriedades físicas com a geometria do indivíduo assim podendo fazer predições sobre o funcionamento de sua rede de distribuição com o objetivo de fornecer um embasamento teórico para o expoente alométrico de $3/4$. A hipótese central é que para suprir todas as unidades fundamentais do organismo o transporte dos recursos necessita de uma otimização no padrão da rede vascular. Este padrão é fornecido pela geometria fractal do indivíduo. Neste trabalho vamos tratar do modelo para plantas.

O modelo deve ser visto como uma representação idealizada de uma típica distribuição de redes biológica (WEST et al., 2000), que descreve uma rede composta por N ramificações arranjadas hierarquicamente e estas são um agrupamento de vasos paralelos de igual comprimento que seguem continuamente desde o tronco (Nível 0) até a ramificação final no caso da planta o pecíolo (Nível N), composto por vasos condutivos e não condutivos cujos os diâmetros são constantes nos segmentos, mas podem variar entre as ramificações, logo permitindo o afunilamento dos tubos. Assim temos uma ramificação interna e externa nos indivíduos que seguem quatro princípios básicos:

1. A rede de ramificação é o preenchimento de volume;
2. O tamanho do pecíolo e da folha são invariantes;
3. As restrições biomecânicas são uniformes;
4. A energia dissipada no fluxo do fluido é minimizada.

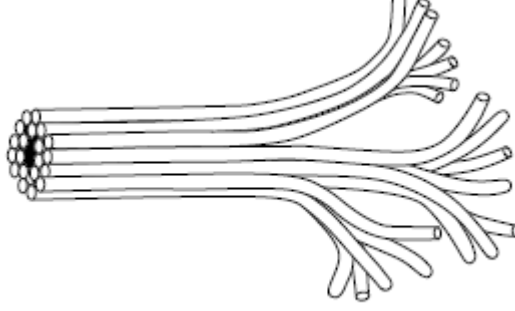


Figura 3.2: Representação simbólica da estrutura vascular de ramificação, mostrando vasos condutivos e não condutivos (em preto).

Fonte: West et al., 1999. (WEST et al., 1999)

Em um dado um nível qualquer k temos o comprimento da ramificação l_k , raio da ramificação r_k e a variação de pressão na ramificação ΔP_k . A taxa de volume de fluxo é $Q = \pi r_k^2 \bar{u}_k$, onde $\bar{u}_k$ é a velocidade média na secção transversal, n_k é o número de ramificações por nível, onde o número total de tubos é dado por $N_k = n_0 \cdot n_1 \cdot n_2 \dots n_k$. Desde que o fluxo seja conservado no sistema, para ser válido o princípio 2, então na ramificação terminal (nível N) r_N , l_N , ΔP_N são independentes do tamanho do corpo.

A arquitetura do indivíduo é caracterizada por três parâmetros a , c e n . Para descrever a ramificação da rede do indivíduo é necessário determinar como a proporção de ramificação se dá por nó, ou seja, a proporção de ramificação da rede, do raio da ramificação, dos vasos e do comprimento do tubo através da rede (WEST et al., 2000). Assim podem ser introduzidos fatores de escala via parâmetros:

$$\gamma_k = \frac{l_{k+1}}{l_k}; \beta_k = \frac{r_{k+1}}{r_k}; \delta_k = \frac{a_{k+1}}{a_k}; \frac{1}{n} = \frac{n_{k+1}}{n_k}. \quad (3.3)$$

Se γ_k , β_k e δ_k forem todos independentes de k , isso significa que a rede se comporta como um fractal auto-similar.

3.1.1 Preenchimento de volume

O primeiro princípio do modelo diz respeito a estrutura natural do indivíduo e garante que todos os tecidos sejam supridos pela ramificação terminal (WEST et al., 2000). As plantas possuem em sua ramificação final as folhas com volume v_N , que é

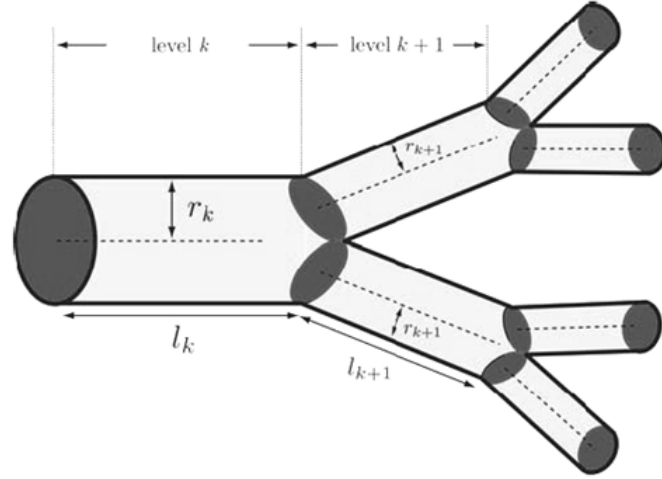


Figura 3.3: Representação de ramificações entre os níveis.

Fonte: Savage et al., 2008(SAVAGE et al., 2008)

suprido por um único pecíolo (parte entre o limbo e o caule). O volume total a ser preenchido, ou servido é dado por $V = N_N v_N$, para uma rede com um grande número de ramificações N , o preenchimento completo do volume através da rede v_k , definido por cada nível de ramificação k . Desde que $r_k \ll l_k$ e $v_k \propto l_k^3$, então o preenchimento de volume restringe apenas o comprimento das ramificações. Então, $V \approx N_k v_k \propto N_k l_k^3$ independente de k .

Esta é uma propriedade de ramificação de volume de serviço, assumindo que esta propriedade seja válida por toda a rede, embora se torne menos realística para estruturas que apresentam pouca distribuição de ramificação. A propriedade nos fornece que $\gamma_k^3 = \left(\frac{l_{k+1}}{l_k}\right)^3 \approx \frac{n_{k+1}}{n_k} = \frac{1}{n}$, então $\gamma_k \approx n^{-\frac{1}{3}} \equiv \gamma$, independente do nível de ramificação k .

3.1.2 Área-preservada

Os fatores de escala β_k e δ_k podem ser obtidos a partir de considerações dinâmicas baseadas no princípio de minimização de energia. Enquist et al. (2000) define que os fatores de escala do raio das ramificações e dos raios dos tubos são $\beta_k = \frac{r_{k+1}}{r_k} = n^{-\frac{a}{2}}$ e $\delta_k = \frac{a_{k+1}}{a_k} = n^{-\frac{c}{2}}$. Se as restrições biomecânicas forem uniformes ao longo do indivíduo, então β_k e a são independentes do nível de ramificação k mostrando que a rede é um fractal auto-similar e assumindo que c seja independente de k , então é possível que o afunilamento dos tubos sejam uniformes, assim as relações de escala entre o raio da ramificação, o raio do vaso de xilema e o comprimento da ramificação são:

$$\frac{r_k}{r_N} = n^{(N-k)\frac{a}{2}}; \frac{a_k}{a_N} = \left(\frac{r_k}{r_N}\right)^{\frac{c}{a}}; \frac{l_k}{l_N} = \left(\frac{r_k}{r_N}\right)^{\frac{2}{-3a}}, \quad (3.4)$$

onde r_N e l_N são o raio e o comprimento do pecíolo respectivamente e N é o número total de ramificações. Pela configuração do modelo temos que o número total de tubos é preservado, logo são múltiplos de leis de potência cuja relações podem nos fornecer:

- número de ramificações terminais:

$$\frac{r_k}{r_N} = n^{(N-k)\frac{a}{2}} \Rightarrow \left(\frac{r_k}{r_N}\right)^{\frac{2}{a}} = \frac{n_k}{n_N} = n^{(N-k)} = n_k^L, \quad (3.5)$$

$$n_k^L = \left(\frac{r_k}{r_N}\right)^{\frac{2}{a}} \quad (3.5)$$

- A área de tecido condutivo:

$$A_k^{CT} = n_k \pi a_k^2, \quad (3.6)$$

- Proporção de tecido condutivo:

$$f_k = \frac{A_k^{CT}}{A_k^{TOT}} = n_k \frac{a_k^2}{r_k^2}, \quad (3.7)$$

A área transversal total dos ramos filhos em um dado nível k é dado por $nA_{k+1}^{TOT}/A_k^{TOT} = n\beta_k^2 = n^{1-a}$, se $a = 1$ isto reduz para uma unidade e a ramificação é a área preservada, a área transversal total em qualquer nível $nA_{k+1}^{TOT} = A_k^{TOT}$.

Ao assumir que a ramificação e o preenchimento de volume das relações acima podem ser parametrizadas em termos de dois expoentes a e c , que aqui representam duas condições restritivas: a estabilidade biomecânica e c minimização da resistência hidrodinâmicas (ENQUIST et al., 2000).

3.1.2.1 Restrições mecânicas

Conforme o crescimento das plantas, estas utilizam princípios biomecânicos para resistir a inclinações devido a forças gravitacionais e pelo vento, o que gera uma otimização das relações de escala entre o comprimento e o raio dos ramos, assim:

$$l_k = \left(\frac{E}{\rho}\right) r_k^\alpha, \quad (3.8)$$

onde E é o módulo de Young e ρ é a densidade da madeira do ramo. Se as considerações de estabilidade mecânica forem iguais a todas as ramificações então α é uma constante independente de k . Neste caso a e β_k (seção 3.1.2) são também constantes gerando uma arquitetura de ramificação que é um fractal auto-similar.

Enquist et al. (2000) (*ibid*) encontrou o valor de $\alpha = \frac{2}{3}$, a partir de análises baseadas em soluções de escalas invariantes para equações de momento fletor da haste, o

valor de α melhor se aplica este valor é mais aplicado ao tronco e aos galhos mais largos da árvore. Pela equação 3.8 tem-se uma proporcionalidade entre o comprimento e o raio da ramificação, $l_k \propto r_k$ comparando com a equação, 3.4 obtêm-se que $a = \frac{2}{3\alpha}$ caso se mantenha uniforme para todos os ramos, tem-se que α é constante e independente de k , deste modo β_k e a também são constantes e ao associar com a restrição do preenchimento de volume, encontra-se o valor de $a = 1$, o qual é a condição para a área-preservada.

Pela estabilidade biomecânica pode se descrever o comportamento das ramificações como um agrupamento de vasos firmemente embalados com o diâmetro dos vasos constantes. Para $a = 1$ implica que a área de uma folha qualquer em um ramo é $A_k^L = C_L r_k^2$, onde $C_L \equiv A_L / (r_k^2)$ invariante, A_L é a área de uma folha. O número de ramos de um determinado tamanho é

$$N_k = n^N \left(\frac{r_N}{r_k} \right)^{\frac{2}{a}} \text{ ou } N_k \propto r_k^{-2} \quad (3.9)$$

3.1.2.2 Restrições hidrodinâmicas

O aumento do tamanho de uma planta também aumenta o caminho ao qual os recursos devem percorrer para suprir todo indivíduo. A resistência hidrodinâmica de um determinado vaso Z_k^i é fornecida pela fórmula de Poiseuille que governa o fluxo do fluido nos vasos,

$$Z_k^i = \frac{8\eta l_k}{a_k^4}, \quad (3.10)$$

onde η é a viscosidade do fluido. Qualquer alteração no diâmetro do vaso gera uma mudança desproporcional na resistência, pois o raio dos vasos está na quarta potência, caso o diâmetro não varie, então a resistência hidrodinâmica aumenta linearmente com a distância percorrida independente de qualquer restrição mecânica. A resistência total de um único vaso que vai desde o tronco até o pecíolo é a soma das resistências através de todos os elementos.

$$Z_i = \left[\frac{1 - \left[(n^{1/3} - 1) \frac{l_T}{l_k} \right]^{(1-6c)}}{1 - n^{(1/3-2c)}} \right] Z_N, \quad (3.11)$$

onde Z_N é dado pela fórmula de Poiseuille na última ramificação, o comprimento total é dado por $l_T = \sum_{k=0}^N l_k = \frac{l_0}{1 - n^{-1/3}}$, o ponto crucial é quando $l_T \gg l_k$ o comportamento de Z_i depende do grau de afunilamento, onde c pode ser menor, maior ou igual a $\frac{1}{6}$.

- Se $c < \frac{1}{6}$, então $Z_i \propto (l_T/l_k)^{(1-6c)}$, logo a resistência total da rede aumenta com o caminho do comprimento total.

- Se, $c > \frac{1}{6}$ então $Z_i \approx Z_N/1 - n^{(1/3-2c)}$, o qual mostra ser o menor valor, esta é uma propriedade que é uma constante que se mantém, independente do tipo de planta ou do tamanho.

3.1.3 Relações alométricas

A partir dos princípios do modelo e estabelecendo as condições do preenchimento do volume e preservação da área, pode-se derivar as relações alométricas considerando o volume total do indivíduo V_w , caso a densidade seja constante este é proporcional a massa total do indivíduo. Assim,

$$V_w = \sum_{k=0}^N \pi n^k r_k^2 l_k = \frac{(\gamma\beta^2)^{-N} V_N}{(1 - n\gamma\beta^2)}, \quad (3.12)$$

onde $\gamma = n^{-1/3}$, $\beta = n^{-a/2}$ e V_N o volume de um pecíolo, conseqüentemente o número de ramificações terminais ou folhas deve estar em escala com a massa, então $n_0^L = n^N \propto M^{3/(1+a)}$, também pode-se escrever relações de escala do comprimento e do raio com a massa total do indivíduo $l_0 \propto M^{1/(a+3)}$ e $r_0 \propto M^{3a/2(a+3)}$, quando $a = 1$ tem-se $l_0 \propto M^{1/4}$ e $r_0 \propto M^{3/8}$.

3.1.3.1 Gradiente de pressão

A variação da pressão através de um ramo de ordem k é dado por $\Delta P = Q_i Z_k^i$, onde Q_i é a taxa de volume de fluxo em um único vaso e a proporção do gradiente de pressão entre os níveis de ramificação é:

$$\left(\frac{\Delta P_{k+1}}{l_{k+1}} \right) \left(\frac{l_k}{\Delta P_k} \right) = \left(\frac{l_k}{l_{k+1}} \right)^{6c} = \left(\frac{l_k}{l_{k+1}} \right) \quad (3.13)$$

Quando $c = \frac{1}{6}$, tem-se que o gradiente de pressão entre as ramificações depende apenas do comprimento do ramo, pois a variação de pressão ΔP sob o indivíduo é considerada como sendo a pressão entre o ar e o solo, logo independe do tamanho do indivíduo ou do mecanismo que gera a diferença de pressão. A proporção entre o pecíolo e o tronco fornece a seguinte relação de escala $l_N/l_0 \propto M^{-1/4}$.

3.1.3.2 Taxa metabólica

Para determinar a taxa metabólica do indivíduo, pode-se partir da variação de pressão $\Delta P = Q_i Z_k^i$, isolando Q_i tem-se: $Q_i = \Delta P/Z_k^i$, quando $c > \frac{1}{6}$, obtém-se o quarto princípio do modelo o qual a resistência hidráulica possui o menor valor, assim tanto ΔP quanto Z_k^i são independentes do tamanho do indivíduo, logo $Q_i \propto M_0$, ou seja, a taxa de

volume do fluxo do fluido é a mesma para todas as plantas. A taxa de volume para todos os vasos é descrito por $Q_0 \propto M^{3/(1+3a)}$ quando $a = 1$ $Q_0 \propto M^{\frac{3}{4}}$.

Enquist et al. (2000) diz que o transporte através da planta não fornece somente o uso de água e nutrientes, mas também mede a fotossíntese bruta e assim sendo a taxa metabólica. Complementa que por meio de restrições fisiológicas e estequiométricas o fluxo de água, nutrientes e de fotossíntese possuem um expoente alométrico equivalente, assim a taxa de transpiração e o transporte de recurso pelo xilema, embora geralmente ignorados indicam o metabolismo de toda planta então,

$$Q_0 \propto B; \quad (3.14)$$

$$B \propto M^{\frac{3}{4}} \quad (3.15)$$

3.1.3.3 Tecido condutivo e altura máxima das árvore

Ao combinar as equações 3.4, 3.5 e 3.6 tem-se a relação de escala para a área de tecido condutivo na ramificação em um nível k , $A_k^{CT} \propto r_k^{2(1+c)/a} \propto A_k^{TOT(7/6)}$, onde A_k^{TOT} é a área total da ramificação, pela área do tecido condutivo pode-se obter também o número de folhas de uma ramificação, $n_k^L, A_k^{CT} \propto (n_k^L)^{7/6}$, o qual é dependente apenas de c .

Assim a proporção de tecido condutivo relativo ao total de ramificações é dado por $f_k = \left(\frac{n_N a_N^2}{r_N}\right) \left(\frac{r_k}{r_N}\right)^{2(1+c-a)/a} \propto r_k^{1/3}$, desde que $f_k \leq 1$, pode-se estipular uma limitação do máximo da altura e do raio de uma árvore, para determinar o máximo da altura de uma árvore é no caso quando a resistência hidrodinâmica não é mais independente do comprimento da ramificação assim,

$$r_0^{MAX} = r_N \left(\frac{r_N^2}{a_N^2 n_N}\right)^{a/2(1+c-a)}; l_0^{MAX} = l_N \left(\frac{r_N^2}{a_N^2 n_N}\right)^{1/3(1+c-a)} \quad (3.16)$$

Quando a altura máxima for equivalente ao comprimento total do vaso tem-se $h_0^{MAX} = \frac{l_0^{MAX}}{(1 - n^{-1/3})}$, para $a = 1$ e $c = \frac{1}{6}$ as relações de escala tem a seguinte forma, $r_0^{MAX} = r_N \left(\frac{r_N^2}{a_N^2 n_N}\right)^3$ e $l_0^{MAX} = l_N \left(\frac{r_N^2}{a_N^2 n_N}\right)^2$.

West et al. (1999) descrevem o modelo como uma “média idealizada” de uma planta, que pode ser o ponto de partida para modelos mais elaborados que incorporam:

- Variação no tamanho do vaso dentro ou entre plantas em diferentes ambientes;
- Fluxos horizontais entre tubos paralelo;
- Variação na simetria do tubo e em seu comportamento;
- Variação de α , que é não todos os ramos estão sujeitos a restrições biomecânicas.

- Há um desvio na precisão do preenchimento do volume, por exemplo, de palmeiras e vinhas.

3.2 Críticas ao modelo WBE

O modelo WBE foi e ainda é alvo de várias críticas, no meio científico, a respeito do seu âmbito de validade e poder explicativo. Contudo, parece promissor do ponto de vista epistemológico, na ótica de Karl Popper (1902-1994) uma vez que atende ao critério de falseabilidade. Para Popper, uma teoria é científica quando ela é falseável. Ou seja, uma teoria pode ser corroborada por fatos, mas também pode ser refutada. O erro não é encarado como, o inimigo do conhecimento que deve ser evitado a qualquer preço, mas deve ser encarado como o principal impulsionador do conhecimento humano, ao gerar a crítica que faz a ciência progredir.

“No meu entender”, afirma Popper (1986, p. 93), “o conhecimento humano consiste em teorias, hipóteses e conjecturas que nós formulamos como produto de nossas atividades intelectuais”. [...] iniciamos nossas investigações partindo de problemas. Sempre nos encontramos numa situação problemática e escolhemos um problema que esperamos poder solucionar. A solução, que sempre tem o caráter de tentativa, consiste numa teoria, numa hipótese, numa conjectura. As várias teorias rivais são comparadas e discutidas criticamente, a fim de se identificar suas deficiências; os resultados permanentemente cambiantes, sempre inconcludentes, dessa discussão crítica, formam o que poderia ser denominado a ciência do momento. POPPER (1986).

Nessa perspectiva o modelo WBE parece promissor. A seguir, serão apresentadas algumas críticas ao modelo e as respostas fornecidas pelos autores a elas durante o período de 2004 a 2007:

Kozłowski e Konarzewski (2004) questionam a validade do modelo WBE, quanto a ser matematicamente coeso e sua relevância do ponto de vista biológico. Sobre o modelo para as plantas questionam o aspecto em que a configuração dos vasos constituem-se de agrupamentos independentes uns dos outros não prevendo uma comunicação lateral entre os mesmos. Por mais que os autores do modelo defendam que os vasos devem ser entendidos como uma unidade completa e integrada, o modelo faz o estudo de somente um vaso e assume que os demais atuam da mesma forma, o que segundo esses autores não é justificado em plantas. Argumentam que em plantas reais é possível que existam comunicações laterais entre os vasos, que serviriam para equilibrar a pressão da água especialmente quando há uma bolha de ar bloqueando o fluxo.

Outro ponto discutido é a necessidade de representar o sistema vascular para plantas como um fractal auto-similar de preenchimento de espaço, pois Kozłowski e Konar-

zewski (2004) entendem que pelo modelo WBE os vasos não se ramificam, no caso se divergem em pontos de ramificação, ou seja, um vaso de maior ordem se divide em n vasos de menor ordem sucessivamente até desaparecer, mas isso não é observado nas plantas. Asseveram que na realidade ao invés de desaparecerem a ramificação em dicotômicas com n sempre igual a 2, do tipo espinha de peixe com agrupamento de vasos de maior ordem não desaparecendo a ramificação, mas se tornando cada vez mais fina.



Figura 3.4: Ramificação padrão espinha de peixe.
Fonte: Acervo pessoal

Por fim contestam se as ramificações que seguem um padrão fractal (como estabelecido pelo segundo princípio do modelo sobre a invariância da ramificação terminal em relação ao tamanho da planta), no sentido de que se a configuração dos vasos fossem colocados paralelamente sem interconexões ao longo da folha como é representado na árvore, ou a configuração formando uma malha mais ou menos densa de vasos interconectados iriam ser semelhantes ao padrão fractal proposto pelo modelo, então fazem a seguinte pergunta “Qual seria a unidade final e o volume de serviço nesse caso”?

Em resposta os autores (BROWN et al., 2005) comentam que o modelo incorpora explicitamente não apenas a estrutura do agrupamento de vasos, mas também o papel mecânico do sistema vascular em plantas que se encontra em melhor detalhe nos artigos de West et al. (1999), Enquist et al. (2000); West et al. (2000). Quanto a pergunta sobre a ramificação final e o volume de serviço, respondem que o modelo foi construído considerando o transporte de fluídos do tronco para os pecíolos, através dos xilemas das plantas angiospermas, assim a unidade terminal é o pecíolo e não há um análogo preciso para o volume de serviço, mas o número de folhas é visto como em escala com $M^{\frac{3}{4}}$ como observado empiricamente.

Reich et al. (2006) também estudaram as relações de escala em plantas e encontraram que o expoente de escala alométrico é aproximadamente isométrico ($\theta = 1$) para a

taxa de respiração e concentração de nitrogênio, com relação à massa total do indivíduo, diferente do proposto pelo modelo WBE cujo o expoente é de $\frac{3}{4}$. Eles argumentam que o modelo WBE para animais parece estar de acordo a maioria dos dados mostrando que existem evidências que relacionam com a potência de $\frac{3}{4}$ com a massa, por isso alguns pesquisadores especulam que o expoente de $\frac{3}{4}$ seja um fator comum no campo de relações de escala na biologia, assim surgiram várias teorias para prever e explicar estas relações de escala. Uma delas é baseada no design no padrão fractal de troca de superfícies e preenchimento de espaço para a distribuição de recurso tais como o sistema vascular animal. Esta teoria sugere que a fisiologia está restrita a uma rede de ramificação hierárquica que otimiza e supre os nutrientes de todas as partes de um organismo tridimensional.

Reich et al. (2006) comentam que a base de dados utilizada pelo modelo WBE foi escassa e dispersa, realizada uma observação de 20 plantas ou parte de plantas individuais, insuficientes para testar as previsões do modelo, logo, é necessário uma aplicação em uma maior gama de indivíduos em diferentes condições ambientais. A pesquisa realizada por Reich et al. (2006) envolveu 500 observações em 43 espécies de plantas perenes, de idades entre 1 mês e 25 anos, fazendo medições da massa total do indivíduo, concentração de nitrogênio em diferentes condições de ambiente, algumas amostras estiveram sob condições controladas regulando fatores tais como, temperatura, luz, fornecimento de nitrogênio e concentração de CO_2 da atmosfera, onde encontraram que o expoente alométrico é aproximadamente isométrico ($\theta \approx 1$), os dados coletados compreendem 5 ordens de grandeza das 12 ordens do sistema vascular de plantas. O expoente isométrico leva a entender que as plantas e os animais seguem diferentes relações de escala através de diferentes mecanismos.

Enquist et al. (2007) afirmam que as descobertas feitas por Reich et al. (2006) onde questionam o princípio central da teoria de escala metabólica que interpreta como expoente alométrico $\theta = \frac{3}{4}$, independente do tamanho do indivíduo estão incorretas e que de fato, os dados encontrados corroboram com o modelo. Os autores apontam uma série de violações do modelo para plantas (WEST et al., 1999) tais como: a rede de ramificação é o volume preenchido; a resistência hidrodinâmica é minimizada; a ramificação terminal é independente de M e as adaptações biomecânicas negam os efeitos da gravidade, estes princípios também são válidos para plântulas e árvores jovens. O núcleo destes princípios estão nas relações dos traços covariantes, ou seja, mudam de escala junto com a assimilação de carbono R , fotossíntese bruta P , taxa de fluxo no tronco da planta Q_0 , o número n_L e a massa M_L das folhas, cujo o expoente de escala pode ser obtido da geometria de ramificação, dinâmica e biomecânica da rede, assim $\theta = \frac{1}{(2a + b)}$, a caracteriza a proporção dos raios em diferentes níveis e b é a proporção de ramificação do comprimento entre os níveis. A razão das descobertas não estarem corretas pode ser vista em dois pontos.

Primeiro, as relações de escala isométrica são resultados de violações aos princípios do modelo, pois para pequenas plantas a atuação da gravidade sob elas não desenvolve um papel importante, outro fator é que há poucos níveis de ramificação, logo o espaço preenchido está incompleto. O modelo WBE (WEST et al., 1999) prevê um expoente de escala próximo de 1, mas para plantas muito pequenas, entretanto, com o crescimento da planta, a gravidade atua de forma significativa em sua arquitetura e observa-se que o expoente de escala varia de $\theta \approx 1$ para $\frac{3}{4}$ (WEST et al., 1999). Segundo ponto está na correlação problemática e enganosa entre a taxa de respiração R com a concentração de nitrogênio N , $R \propto N$ como método alternativo de mecanismo de escala, porque analisando a fisiologia ao nível foliar N varia em todas as estruturas, assim fica incerto explicar como é a escala de N .

3.3 Extensões do modelo

3.3.1 Escala e morfologia nas folhas

A construção da rede vascular das folhas (PRICE; ENQUIST, 2007) parece violar em alguns pontos dos pressupostos do modelo WBE.

- Existe um contraste na geometria de ramificação de toda planta, a morfologia da folha se aproxima mais de objetos bidimensionais a medida que a proporção entre a espessura da lâmina da folha e a área de superfície torna-se cada vez menor.
- A minimização de energia ou a resistência hidráulica na rede de venação da folha não se mantém, pois as propriedades dentro da folha e da rede de xilema no tronco da árvore diferem. A principal diferença está na troca de água e nutrientes com as células ativas, demanda taxas de transporte mais lentas e um aumento na resistência hidráulica total, isso resulta em uma resistência hidráulica no transporte de fluidos dentro da folha constitui um gargalo hidráulico significativo.
- A forma e a função do sistema vascular de toda planta busca a minimização da resistência hidráulica, para fornecer uma entrega eficiente de água e nutrientes orgânicos para as ramificações terminais. Já as folhas se comportam como se houvesse vazamento nos tubos, onde o fluxo dos fluídos são retardados e a perda de fluido ocorre tanto ao longo da orientação do vaso quanto através das paredes, particularmente nos vasos de ordem mais alta.

3.3.1.1 Extensão do modelo

Nesta extensão (PRICE; ENQUIST, 2007) para as folhas foram formulados quatro pressupostos específicos sobre a geometria da rede de ramificação nas folhas.

1) A proporção do comprimento (b), a folha primeiramente cresce em duas dimensões com um investimento relativamente baixo na espessura.

Considerando apenas a parte dimensional $\gamma \rightarrow n^{-b}$, onde b deve estar entre $1/3$ e $1/2$ se aproxima de $1/2$ com a rede do vaso aumentando e preenchendo o espaço bidimensional. Espera-se que o valor de b possa se aproximar de $1/2$ quando a proporção entre a espessura da lâmina da folha e a área de superfície se torna significativamente pequena.

2) Enquanto a rede vascular que supri a folha possui o design para fornecer um transporte eficiente até as ramificações terminais, as folhas irão selecionar (I) que o fornecimento de água e nutrientes através da rede sejam tanto lateralmente quanto nos terminais e (II) promova um fornecimento mais lento para que a troca de água e nutrientes possa ocorrer.

Se a seleção natural agir de forma a diminuir a taxa de fluxo de fluidos através da rede na folha, então a área transversal da rede que supre as células fotossintéticas devem aumentar a cada geração. Assim, $\beta \rightarrow n^{-a}$ onde a deve ser menor do que $< 1/2$.

3) Levando em consideração que existem diferentes espécies de folhas tanto na forma quando em função, logo essa diferença é o que determina o investimento diferencial no tecido da folha. Esse investimento pode ser estudado por dois caminhos.

O primeiro decorre do trabalho de Murray (MURRAY, 1926), no qual ele desenvolveu uma lei que prevê a espessura das ramificações na rede de transporte, tal que a média do custo e manutenção do transporte dos fluidos no vasos é minimizado. A otimização dessa configuração na rede, a soma do raio ao cubo em cada nível de ramificação deve ser equivalente a $\sum r_k^3 = \sum r_{k+1}^3$, no qual o coeficiente que possui relação com o raio na ramificação deve ser $a = 1/3$. Relações de escala derivadas da lei de Murray devem ter como objetivo diminuir as taxas de fluxo de fluido.

Porém os autores ressaltam que na lei de Murray os vasos não fornecem suporte estrutural e que o volume do fluxo é preservado, logo sua completa aplicação para as folhas não é possível, entretanto mesmo que o investimento biomecânico e perda de volume contribuam para desvios nesta lei não está bem definido, pois se o investimento for mínimo a perda de volume ocorrerá nas veias de ordem superior, as relações de escala para ordem inferiores podem dominar e valores próximos da lei de Murray podem ser observados. Assim espera-se que a se aproxime de $1/3$, mas o alcance partindo de $1/2$ até um limite abaixo indeterminado como encontrado nas demandas de variação hidrodinâmica nas folhas e no investimento diferencial na estrutura do tecido.

O segundo está nas diferenças na densidade do tecido. Assumindo que $M \propto V$. Então a densidade de tecido aparente (ρ) é definida constante a razão entre a massa da folha seca pelo volume da folha úmida durante todo processo ontogênico ou através das espécies, A normalização das medidas lineares das características morfológicas das plantas tais como o diâmetro do caule, comprimento ou área de superfície, quando expressados em função da massa são potencialmente influenciados pela densidade de tecido aparente

da planta. Podemos representar essa relação pela equação abaixo:

$$A_s \propto \left(\frac{M}{\rho}\right)^\theta \quad (3.17)$$

Aplicando o logaritmo em ambos os lados temos:

$$\log(A_s) \propto -\theta \log(\rho) + \theta \log(M), \quad (3.18)$$

onde ρ é a densidade de tecido aparente (massa seca por volume úmido). No geral, a densidade de tecido aparente da folha não possui grandes variações dentro da espécie; contudo entre espécies há uma variabilidade significativa, isso sugere que conforme a densidade de tecido aparente da folha aumenta pelas espécies, a normalização da equação acima, ou qualquer regressão dimensional versus massa, diminuirá. Assim, deve-se ter cuidado com relação às interpretações mecanicistas de declives em regressões interespecíficas, especialmente quando a densidade do tecido é variável.

4) O último pressuposto define que a rede vascular em muitas folhas são reticulares com veias de segunda, terceira ou quarta ordem que se conectam e formam loops fechados. Deste modo, assume-se que dentro das ramificações de ordem mais altas, as dimensões e fluxo de volume da ramificação são proporcionais a ramificação anterior das quais estão conectadas. Por exemplo quando duas ramificações de nível k são conectadas por uma única ramificação de nível $k + 1$, as dimensões de $k + 1$ são proporcionais a soma das contribuições das duas ramificações anteriores.

3.3.2 Extensão para covariância alométrica na forma e função na botânica

Para as relações alométricas do comprimento, raio do tronco, raio do vaso são dados por:

$$\gamma_k = \frac{l_k + 1}{l_k} = n^{-b}; \beta_k = \frac{r_k + 1}{r_k} = n^{-a}; \delta_k = \frac{a_k + 1}{a_k} = n^{-c}. \quad (3.19)$$

Os expoentes a e b representam os traços da proporção do raio e do comprimento respectivamente. Pelo modelo original tem-se que os valores de $a = \frac{1}{2}$ e $b = \frac{1}{3}$, fornecem o expoente alométrico $\theta = \frac{3}{4}$. Price et al. (2007)(PRICE et al., 2007) afirma que o modelo WBE original não está de acordo com todo espectro morfológico das plantas, tais como suculentas, palmeiras, mudas, cipós e plantas herbáceas com caules fotossintéticos. Contudo tais plantas com divergentes morfologias podem ser caracterizadas por diferentes valores de a e b . O foco desta extensão é investigar se tais variações na geometria de ramificação pode nos levar a traços alométricos covariantes previsíveis de acordo com o ponto central do modelo.

Para examinar partiu-se do preenchimento de espaço e energia mínima da rami-

ificação. Destacam-se seis relações de escala alométrica em termos da área de superfície fotossintética A_S , raio do tronco r_0 , altura l e massa total da planta M .

$$A_S \propto M^\theta; r_0 \propto M^{a\theta}; l_0 \propto M^{b\theta} \quad (3.20)$$

e

$$l_0 \propto r_0^{\frac{b}{a}}; A_S \propto r_0^{\frac{1}{a}}; A_S \propto l_0^{\frac{1}{b}} \quad (3.21)$$

3.3.2.1 Seleção para minimizar a resistência hidráulica total da planta e o comprimento do percurso

No espectro morfológico vegetal há espécies ou grupos funcionais de determinados indivíduos (REICH et al., 2006; PRICE; ENQUIST, 2007), os quais a condutância vascular não é limitada pelo metabolismo ou balanço de carbono da planta, assim, o quarto princípio do modelo original da minimização da resistência hidráulica não pode ser completamente respeitado, gerando diferentes valores de a e b . Pelo modelo original a resistência hidrodinâmica é estudada pela fórmula de Poiseuille, equação 3.10, o qual é diretamente proporcional ao comprimento da ramificação e inversamente a quarta potência do raio dos vasos. Além disso, se a variação do vaso for mais proximamente ligada ao raio externo da ramificação do que com a altura, então tanto a variação do raio do tronco da planta, quanto a altura serão ambos correspondentes a variação hidráulica de toda a planta.

O grau de preenchimento de volume reflete os custos associados a coleta dos recursos, pois arquitetura da ramificação estará mais ligada a com a coleta de luz nas folhas e com a coleta de água e nutrientes nas raízes. A partir disto têm-se três cenários possíveis que controlam as variações de escala na botânica para o comprimento e o raio:

1. Se a seleção agir primariamente na minimização da resistência hidrodinâmica, então a variação no expoente fractal para o comprimento b será consideravelmente maior que o expoente do raio a ;
2. Se a seleção atuar para maximizar o preenchimento de volume da ramificação natural da rede, então o expoente fractal do raio a , será ilimitado e assim consideravelmente maior que o expoente do comprimento b , o qual estaria fortemente restrito;
3. Se a seleção for minimizar a resistência hidrodinâmica e maximizar o preenchimento de volume da ramificação natural da rede simultaneamente, então se observa que a variação do expoente para o raio do tronco a será levemente maior que a variação de comprimento b .

3.3.2.2 Variabilidade em Restrições Biomecânicas

A variação dos expoentes de escala para o comprimento b e o raio a , implicam em violações nas restrições biomecânicas apresentadas no modelo original (WEST et al., 1999), para evitar que o tronco das plantas se curvem, devido a sua própria sustentação, às plantas devem investir em um tecido estrutural de maior densidade para resistir ao aumento da tensão e forças compressivas.

Podemos definir uma altura crítica a qual o tronco da planta possa atingir sem que comece a curvar devido a sua própria massa como:

$$l_{cric} \propto C \left(\frac{E}{\rho} \right)^{\frac{1}{3}} r^{\frac{2}{3}}, \quad (3.22)$$

onde E é o módulo elástico de Young, ρ é a densidade do tecido e C é uma constante de proporcionalidade. No modelo original a partir das equações de momento fletor para o tronco, $\frac{b}{a} = \frac{2}{3}$ e assume $\frac{E}{\rho}$ como constante, mas (PRICE et al., 2007) diz que na literatura encontra-se que $\frac{E}{\rho}$ varia através do espectro vegetal, então as relações de escala vão variar.

Se $\frac{E}{\rho}$ aumenta conforme o aumento do raio do tronco, então $\frac{b}{a} > \frac{2}{3}$ e se $\frac{E}{\rho}$ diminui com a diminuição do raio do tronco, logo $\frac{b}{a} < \frac{2}{3}$.

Esta extensão do modelo onde os princípios do modelo estão mais flexíveis, permitindo um estudo mais completo de diferentes espécies dentro das mais de 12 ordens de grandeza, na qual o espectro morfológico vegetal se estende, assim pode-se obter uma compreensão maior das relações de escala do indivíduo com o meio.

3.3.3 Extensão para dinâmica e estrutura de florestas

Esta extensão do modelo WBE segue um padrão que considera o sistema ecológico de uma área A caracterizado por uma distribuição de tamanho, essa distribuição pode ser visualizada dividindo os indivíduos por classe de tamanhos, onde um nível k qualquer possua Δn_k indivíduos de tamanhos similares. Em cada classe os indivíduos são caracterizados pelo raio da haste da planta ou pelo tronco da árvore, possuindo um alcance de $k = 0$ até $k = K$. Este modelo faz uso da informação do raio dos indivíduos, pois este é um fator determinante para a compreensão da estabilidade biomecânica e para o estudo do fluxo de recursos das raízes às folhas.

Para a compreensão da fisiologia e morfologia dos indivíduos este modelo também é representado por uma lei de potência similar à **equação 2**, onde a variável dependente é o raio do tronco da árvore $Y = Y_0 r^\phi$, seguindo os princípios abaixo:

1. Enquanto a anatomia e fisiologia das folhas possam variar através dos indivíduos, elas são independentes do tamanho da planta;

2. O número total de folhas, n_k^L e a área total de folhas por indivíduos, $a_k^L = n_k^L a^L$, ambos estão em escala com $r_k^{\frac{1}{a}}$;
3. As taxas metabólicas individuais ou gasto energético são expressos por $B = B_0 r^{\frac{1}{a}}$, assim $B_k \propto n_k^L \propto a_k^L \propto r_k^{\frac{1}{a}}$;
4. A média total da massa da árvore m_k , está em escala com $m_k \propto r_k^{\frac{2a+b}{a}} \propto l_k^{\frac{a}{b}}$, assim $r_k^{\frac{1}{a}} \propto l_k^{\frac{1}{b}}$, onde l_k é o comprimento do tronco que é proporcional a altura h_k da árvore.

Os valores de a e b refletem a biomecânica e a geometria da rede de ramificação das plantas.

3.3.3.1 Escalonamento das dimensões do dossel e a importância do preenchimento de espaço

West et al. (2009) define o dossel da árvore como uma superfície Euclidiana regular que engloba as folhas e galhos, isso vai contra a estrutura do tipo fractal utilizado para o estudo de folhas, galhos e ramificações ou a área de superfície de todas as folhas. A combinar os dois tipos de geometrias em escala e utilizando a quarta relação de escala descrita acima, pode-se igualar o raio do dossel com o raio do tronco da árvore para qualquer classe de tamanho k , desta forma:

$$r_k^{can} \propto l_k \propto h_k \propto r_k^{\frac{2}{3}}, \quad (3.23)$$

onde h_k é a altura da árvore e a área de superfície do dossel em escala é descrita por $a_k^{can} \propto (r_k^{can})^2$ logo, $a_k^{can} \propto r_k^{\frac{4}{3}}$.

Tem-se o dossel da árvore é descrito por uma superfície Euclidiana regular é necessário considerar como as folhas de geometria fractal estão distribuídas nessa superfície. A razão de distribuição da área total das folhas ($a_k^L \propto r_k^2$) com a área do dossel ($a_k^{can} \propto r_k^{\frac{4}{3}}$) em cada nível k é descrita por:

$$\frac{a_k^L}{a_k^{can}} \propto r_k^{\frac{2}{3}}, \quad (3.24)$$

O que reflete um grande aumento linear da área de superfície do tipo fractal de todas as folhas em comparação com a área da superfície Euclidiana do dossel. O número de folhas no dossel n_k^L possui uma relação de escala similar ao volume do mesmo, essa semelhança se dá pois, as relações da área de superfície da folha do tipo fractal ($a_k^L \propto r_k^2$) e o volume do dossel pelo tipo Euclidiano ($v_k^{can} \propto (r_k^{can})^3$) pela equação 3.23, são idênticas. Estudando a razão entre o número de folhas e o volume temos:

$$\frac{n_k^L}{v_k^{can}} \propto r_k^2 \quad (3.25)$$

Pela equação 3.25 temos que a densidade de folhas no dossel independe da classe de altura do indivíduo voltando no primeiro pressuposto do modelo, da invariância das folhas conforme a altura da árvore. A densidade de folhas pode-se definir como o preenchimento de espaço por nível, isso implica que o número total de folhas de todas as árvores de qualquer classe de tamanho, $\Delta n_k a_k^L$, preenche igualmente a mesma quantidade de área, independente do nível k , assim:

$$\Delta n_k a_k^L = \Delta n_{k+1} a_{k+1}^L \quad (3.26)$$

Pelo modelo original (WEST et al., 1999), assumindo que cada folha individualmente de área a^L é invariante e suprida por um número igual de elementos de xilema, logo a quantidade total de elementos de xilema em todos os indivíduos dentro de uma classe de tamanho é aproximadamente o mesmo, neste caso o preenchimento de espaço é vista tanto para a área de superfície da folha, quanto para a área transversal do tronco.

As características já citadas possuem consequências importantes e não intuitivas para todo o sistema, sabe-se que a composição da resistência hidrodinâmica total se dá por uma sequência de elementos de xilema que vão desde a raiz até as folhas, o fluxo total de fluídos de todas as árvores em cada classe de tamanho é aproximadamente igual. O tronco de cada árvore e o tecido condutivo total de todo o sistema pode então ser visualizado como um composição de um número muito grande de tubos vasculares elementais que onde seu comprimento pode variar e onde cada transporte de água e nutrientes possuem a mesma para folhas em diferentes localizações dentro do dossel.

Esses tubos de xilema invariantes são englobados dentro dos troncos de cada árvore individualmente, conectando desde às raízes até as folhas através das ramificações. O preenchimento de espaço são manifestações emergentes do funcionamento das estruturas e acomodações espaciais do sistema ecológico.

3.3.3.2 Energia do sistema, estrutura de tamanho e acomodação espacial

West et al. (2009) mostra que pela primeira relação considera-se as folhas como unidades invariantes nos indivíduos, assim o fluxo de fluídos, $\dot{Q}_k$, que percorre uma árvore de ordem k e tamanho é proporcional ao número de folhas. A taxa metabólica pode expressa como em escala com o fluxo de fluídos, ou seja, $B_k \propto \dot{Q}_k \propto a_k^L \propto r_k^2$. Neste sistema temos que todas as plantas em cada classe de tamanho utilizam os recursos a uma mesma taxa, porém o número de indivíduos Δn_k decresce com r_k^{-2} , Desta forma a equação 3.27 descreve o metabolismo, essa equação também reflete a invariância dos tubos vasculares em cada classe de tamanho, temos que o volume total do dossel $\Delta n_k v_k^{can}$ e a área total de suas folha $\Delta n_k a_k^L$ em uma ordem k também são independentes do tamanho.

$$B_k^{tot} = \Delta n_k B_k \propto r_k^0. \quad (3.27)$$

Os autores defendem que cada indivíduo em um sistema ecológico cresce até que seus recursos sejam limitados, logo a competição e a taxa total de uso dos recursos pelas árvores nesse sistema é limitada pela taxa total de fornecimento de recurso disponível R , então $B_{tot} \propto R_{tot} = RA_{plot}$. Todas essas variáveis "invariantes" no nível-sistema, seguem os princípios gerais de preenchimento de espaço e otimização hierárquica da ramificação operando juntamente tanto no indivíduo quando nos níveis dentro do sistema. Para a equivalência de energia a taxa total de uso de energia para todo o sistema ecológico é dado por:

$$B_{tot} = \sum B_k^{tot} = (K + 1)B_k^{tot} = (K + 1)\Delta n_k B_k \quad (3.28)$$

Essa equação é válida para qualquer k , onde $K + 1$ é o número total de classe de tamanhos. Dividindo a equação anterior pela área A_{plot} do sistema, pode-se descrever o fluxo correspondente de todo sistema ecológico tem-se que $B_{tot}/A_{plot} = (K + 1)\rho_k B_k$, onde $\rho_k \equiv \Delta n_k/A_{plot}$ é a densidade populacional. Essas equações fornecem o básico para a previsão da estrutura e dinâmica de um sistema, bem como o entendimento de possíveis desvio por questões do espaço e detalhes taxinômicos específicos.

Analisando as relações acima pode-se transformar a formulação discreta em uma notação contínua. Através da função distribuição que representa o número de indivíduos por unidade do raio do tronco, $\Delta n_k/\Delta r_k$, tomando-se em um limite contínuo $f(r) \equiv dn/dr$. Quando a classe de tamanho são caracterizadas por um conjunto linear de raios, correspondendo a uma contante infinitesimal Δr_k , independente do ordem k , a equação nos dá:

$$f(r) \propto \frac{1}{r^2} \quad (3.29)$$

Sabendo que $r \propto m^{3/8}$, a equação 3.29 é equivalente a $f(r) \propto m^{-3/4}$ refletindo no 3/4 lei de potência de escala do metabolismo. Note que, entretanto, que se a distribuição for expressa em termos da massa, o qual é derivado quantitativamente do medição do comprimento, $g(m) = f(r)(dr/dm) \propto m^{-11/8}$, onde o resultado é um expoente $-11/8$. Discuti-se que este resultado é um problema no conjunto e na visualização da escala de espectro de tamanho em termos de distribuições discretas e/ou contínuas.

A teoria também faz previsões explícitas para o espaço entre os indivíduos na floresta. A partir da densidade de indivíduos de uma determinada classe de tamanho, ρ_k decresce com o quadrado do raio do tronco, $\rho_k \propto r_k^{-2}$ a média de distancia, d_k entre os indivíduos para o raio de um tronco é:

$$d_k \propto \frac{1}{\rho_k^{1/2}} \propto r_k. \quad (3.30)$$

Assim, a média de distância, d_k entre o tronco dos indivíduos de mesma classe de tamanho possuem relações de escala linearmente com o raio: $d_k = c_1 r_k$, com c_1 sendo uma constante de escala que reflete como os indivíduos ocupam o espaço.

Além disso a teoria prevê a sobreposição do dossel. A média de distância que separa os limites do dossel das árvores de mesmo tamanho é d_k^{can} . Determinando que $r_k^{can} = c_2 r_k^{2/3}$, onde c_2 é uma constante que reflete a geometria do dossel.

$$d_k^{can} = c_1 r_k [1 - (\frac{2c_2}{c_1}) r_k^{-1/3}]. \quad (3.31)$$

Isso prevê que os dosséis de árvores grande sobrepõe menos do que os de árvores pequenas, com o grau de sobreposição dependendo dos valores de c_1 e c_2 . Existe o valor crítico de r_k onde os dosséis apenas se tocam, ou seja $d_k^{can} = 0$, então o raio crítico é dado por $r_{\bar{k}} = (2c_2/c_1)^3$. Portanto a equação 3.31 pode ser expressa como:

$$d_k^{can} = c_1 r_k [1 - (r_{\bar{k}}/r_k)^{1/3}]. \quad (3.32)$$

Em geral, os dosséis de pequenas árvores sobrepõem até $r_k = r_{\bar{k}}$. Assim o valor de c_1 e c_2 determinam tanto a distância entre os troncos e a separação ou sobreposição dos dosséis, portanto pode-se prever a configuração espacial do sistema ecológico.

3.3.3.3 A floresta é a árvore

Comparando esta extensão para dinâmica e estruturas de florestas com o modelo West et al. (1999), temos que as relações de escalas alométricas para um sistema ecológico ou floresta são idênticas as relações de escala alométrica de uma árvore. O modelo mostra como o número de árvores de uma classe de tamanho Δn_k decresce com o raio do tronco r_k como $\Delta n_k \propto r_k^{-2} \propto m_k^{-3/4}$ se assemelha ao decréscimo de ramificações de raio R_i em uma árvore individualmente: $\Delta N_i \propto R_i^{-2}$, onde i é a classe de tamanho da ramificação na árvore. A figura abaixo mostra uma comparação de escala de um indivíduo com uma floresta inteira pode-se entender que ao compreender a arquitetura e o funcionamento de uma árvore é possível inferir sobre a estrutura e dinâmica de ecossistemas.

Quantidade de escala	Árvore individual	Floresta inteira
Área preservada	$\frac{R_{k+1}}{R_k} = \frac{1}{N^{1/2}}$	$\frac{r_{k+1}}{r_k} = \frac{1}{n^{1/2}}$
Preenchimento de espaço	$\frac{L_{k+1}}{L_k} = \frac{1}{N^{1/3}}$	$\frac{l_{k+1}}{l_k} = \frac{1}{n^{1/3}}$
Biomecânica	$R_k^2 = L_k^3$	$r_k^2 = l_k^3$
Distribuição de tamanho	$\Delta N_k \propto R_k^{-2} \propto M_k^{-3/4}$	$\Delta n_k \propto r_k^{-2} \propto m_k^{-3/4}$
Energia e fluxo de material	$B_k \propto R_k^2 \propto N_k^L \propto M_k^{3/4}$	$B_k \propto r_k^2 \propto n_k^L \propto m_k^{3/4}$

Tabela 3.1: Relações de escala entre a árvore e a floresta

Fonte: West et al., 2009 (WEST et al., 2009)

Capítulo 4

COMO ESTÁ SE DESENVOLVENDO A MST

Neste capítulo, será apresentado o resultado das análises dos 18 artigos sobre a Teoria de Escala Metabólica. O formulário de coleta de dados, busca analisar o foco da pesquisa, metodologia utilizada, resultados encontrados e discussões. A fundamentação teórica dos artigos não foi analisada pois já foi discutida no capítulo 2 deste trabalho.

Os artigos analisados foram divididos em quatro grupos (figura 4.1): O uso da MST para "comparação entre modelos", "base para a criação de um novo modelo alométrico", "desenvolvimento de novas metodologias", "Aplicação da MST e Teste da MST", com o intuito de analisar o âmbito de validade da teoria e fatores restritivos".

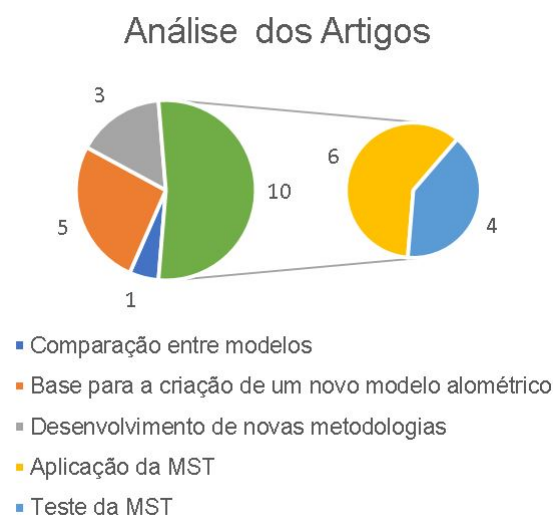


Figura 4.1: Distribuição dos artigos analisados

4.1 Desenvolvimento de novas metodologias

Nesta secção três artigos possuem o foco na utilização de sensoriamento remoto para coleta de dados biofísicos da árvore tais como: altura, quantidade de ramificações e diâmetro a altura do peito (DAP). Os artigos (TAO et al., 2015), (CHOI et al., 2016) e (MALHI et al., 2018) apresentam diferentes sensores LiDAR para a coleta de dados por sensoriamento remoto. O artigo de Tao et al. (2015) teve como objetivo o teste do algoritmo Comparative Shortest-Path (CSP) baseado na MST para a análise de dados obtidos por sensoriamento remoto T-LiDAR e mobile-LiDAR de variáveis biofísicas da vegetação (raio, DAP e altura). Para a coleta de dados a estratégia para os segmentos das árvores se baseou em três partes: ponto de normalização de nuvem, detecção do tronco com estimativa de DAP e segmentação do dossel, uma dificuldade encontrada é que alguns resultados das medições podem ser inconclusivos devido a oclusão do tronco da árvore.

4.2 Base para a criação de um novo modelo alométrico

A utilização da MST como base de novos modelos alométricos são encontradas nos artigos Choi et al. (2016), Zhang et al. (2016), Hu e Huang (2019), Fischer et al. (2019) e Shenkin et al. (2019). Os artigos de (CHOI et al., 2016) e (ABREU et al., 2016; FISCHER et al., 2019) utilizam se de dados de sensoriamento remoto para aprimoramento dos seus modelos. O de (CHOI et al., 2016) é uma atualização do modelo de Kempes et al. (2011) que combina as equações de balanço de água-energia de Penman-Monteith com as relações alométricas estabelecidas pela MST nas plantas, essa atualização implementa o uso de sensoriamento remoto para coleta de dados da altura da vegetação. A justificativa para essa implementação está na impraticabilidade de medições em campo para grandes escalas (regional e/ou continental) com atualização rápida dos dados biofísicos da vegetação. O de Fischer et al. (2019) traz um estudo das vantagens da fusão dos dados de sensoriamento remoto com modelos alométricos florestais.

O artigo de Zhang et al. (2016) busca a partir dos traços covariantes entre as relações alométricas e o tronco da árvore, desenvolver um modelo não destrutivo, onde não é necessário derrubar a árvore para obtenção dos dados biofísicos. Testou se os dados empíricos estão de acordo com a extensão para covariância alométrica na forma e função na botânica da secção **2.3.2**.

O artigo Hu e Huang (2019) buscou investigar o uso da MST para a determinação da dimensão espacial, testando a hipótese de determinar qual é o maior período verde (a máxima acumulação de tecido verde) de uma floresta para relacionar com a produtividade anual de serrapilheira. Utilizou dados de EVI e NDVI de um período de 17 anos a uma resolução de 250 m pelo satélite MODIS para definir qual é o pico de crescimento de área verde. Também foram utilizados dados de dois anos de coleta de serrapilheira coletados

mensalmente para comparação dos resultados. Verificou-se a relação entre a amplitude máxima de crescimento e o índice de estação de crescimento da vegetação.

Nos resultados encontrados houve correlações significativas entre os dados de MODIS, parâmetro de crescimento máximo de vegetação verde e a amplitude respectivamente. A estimativa do índice de vegetação mostrou que NDVI e EVI são variáveis salientes para explicar a dinâmica espacial da produção anual de serrapilheira na área estudada. Esse modelo pode não funcionar bem para ecossistemas que possuam mais de uma estação de crescimento durante a primavera, porém a aproximação espacial da MST requer uma única imagem a qual pode ter problemas de contaminação por nuvens inerentes a coleta de dados do satélite.

Em seguida o artigo Shenkin et al. (2019) busca examinar padrões gerais da copa das árvores (largura, profundidade, área de superfície e volume), formato e alometria através dados 1144 de copas de árvores individuais de 281 espécies em diferentes gradientes ambientais tais como em uma elevação de 3300m que se estende do Andes até a Amazônia no Peru, de floresta de transição de Savanna no Brasil e florestas transição de precipitação de Savanna em Ghana. Comparando os dados com diferentes modelos alométricos para o estudo da copa das árvores, por exemplo, a seção **2.3.3.3** e modificações na base da teoria para uma melhor descrição em escala da copa.

4.3 Comparação entre modelos

O uso da MST para avaliação de outros modelos foi encontrado no artigo Moore et al. (2020), busca falar a validação da teoria de equilíbrio demográfico. Essa teoria, assim como a MST utiliza-se, de dados biofísicos da vegetação como diâmetro e a distribuição de árvores para uma determinada classe de tamanho.

4.4 Aplicação e teste do âmbito de validade da MST

Para esta seção 10 artigos foram utilizados nos quais avaliou-se as metodologias utilizadas nas coletas de dados, resultados obtidos e quais foram as principais conclusões a respeito do âmbito de validade da MST.

Observou-se que nos 5 anos de aplicação da teoria de escala metabólica o principal foco foi a investigação de quais seriam os fatores externos e/ou internos do sistema ecológico que geram desvios no coeficiente alométrico do valor obtido dos dados com o previsto na teoria.

O estudo realizado pelo artigo Duncanson et al. (2015) indica os fatores que influenciam as relações alométricas. O objetivo desse estudo foi analisar se as relações alométricas se mantinham em macro escala ao aplicar a MST para as florestas dos Estados Unidos. Utilizando o banco de dados do inventário florestal norte americano (FIA),

realizou-se dois tipos de investigações a primeira baseado na secção **2.3.2** para as relação entre o diâmetro (**D**) e a altura (**H**), $H \propto D^{2/3}$ onde o expoente alométrico teórico é de $2/3$. A segunda investigação foi baseada na secção 2.3.3 testando a frequência nas distribuições (**N**) de classe de tamanho $N \propto D^{-2}$, nesse caso o expoente alométrico teórico de -2 . Dessa forma pôde-se analisar tanto o indivíduo (árvore) quanto espacialmente. Os dados utilizados para esses estudos foram 125395 indivíduos para o primeiro teste e 110216 indivíduos para o segundo teste.

Os resultados obtidos indicaram uma alta variabilidade dos expoentes alométricos com relação a localidade (latitude, longitude). A média dos expoentes foram de $H \propto D^{0.55}$ e $N \propto D^{-2.77}$ (Figura : ??) que apresentam desvios como os valores teóricos. Em florestas jovens (5m a 35m) para plantas cuja folha tipo simples se aproximam do valor teórico, para as florestas com a folhada se percebe uma relação entre o estágio de sucessão e filogenia da vegetação como o expoente alométrico. Como objetivo

O artigo Sun et al. (2017a) explora como os desvios dos coeficientes alométricos ocorrem nos diferentes tipos de sucessão florestais. Segundo NEVES e PEREIRA (2014), apud (MACIEL et al., 2003) a sucessão ecológica é o mecanismo natural que permite que a vegetação se desenvolva em lugares anteriormente inabitados (sucessão primária) como rochas nuas ou após derramamento de lava, ou que se regenere a partir de uma degradação (sucessão secundária), ou seja, que se desenvolva em lugares previamente habitados, mas que sofreram intervenções naturais ou antrópicas, como após incêndio, desmatamento, queda de árvores, deslizamento de terra, campo abandonado, entre outros.

Esse estudo tem como objetivo responder três perguntas: 1) Se as florestas em diferentes estágios de sucessão secundários irão mostrar desvios com os valores teóricos, 2) Se o valor do expoente alométrico cresce ou decresce de acordo com o estágio de sucessão e 3) Se existe variação no valor do expoente com relação a posição geográfica e se pode ser explicadas, por variáveis climáticas. Foram estudadas quatro áreas de florestas chinesas em diferentes estágios de sucessão secundário: inicial, médio, médio-avançado e avançado, totalizando 48 pontos, medindo um total de 4325 árvores. Investigou-se as relações alométricas conforme o artigo (BERGIER et al., 2015), a nível individual $H \propto D^{2/3}$ e nível de comunidade ecológica $N \propto D^{-2}$.

O artigo (SUN et al., 2017a) obteve como resultado que em uma primeira análise juntando todos os dados das quatro áreas, a média dos coeficientes foram de 0.77 para a relação $H : D$ e de -3.47 para a relação $N : D$, o que mostram ser grandes desvios comparados com os valores teóricos. A segunda análise foi feita para os dados separados para os 48 pontos estudados as médias dos expoentes alométricos foram de $0.72 - 0.78$ para $D : H$ e de $-2.92 - -2.32$ para $D : N$ (figura:4.3) também mostrando desvios com os valores teóricos.

Quando os dados são organizados de acordo como os estágios de sucessão, nota-se que as áreas de estágio de sucessão avançados seção (4.4) possuem o melhor ajuste com os previstos pela MST, o maior desvio no coeficiente alométrico foi para o estágio inicial.

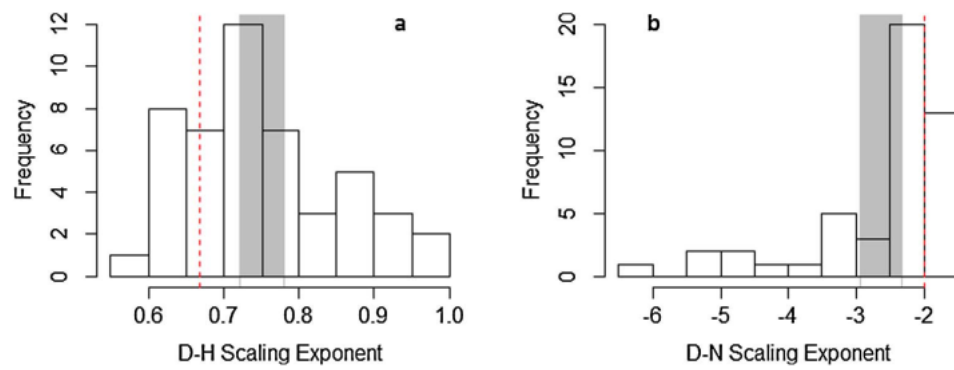


Figura 4.3: (SUN et al., 2017b) Distribuição dos expoentes alométricos (a) relação diâmetro-altura ($D : H$) e (b) distribuição do tamanho da árvore ($D : N$). As linhas vermelhas pontilhadas indicam o valor teórico e as barras cinza representam 95% de confiança intervalos de expoentes de escala média.

Também foi observado que há um aumento considerável no volume de estocagem da floresta no estágio avançado, porém a densidade dos troncos das árvores decresce conforme o avanço do estágio de sucessão. Não foram observados correlações significativas entre o tamanho dos indivíduos relacionadas a latitude e com as variáveis climáticas. Os valores dos coeficientes para $D : N$ mostram um aumento com o avanço do estágio de sucessão e para $D : H$ observa-se um decréscimo, porém não estão relacionados com a altura da floresta. O estágio de sucessão foi capaz de explicar 45% dos desvios para $D : H$ e 52% para $D : N$.

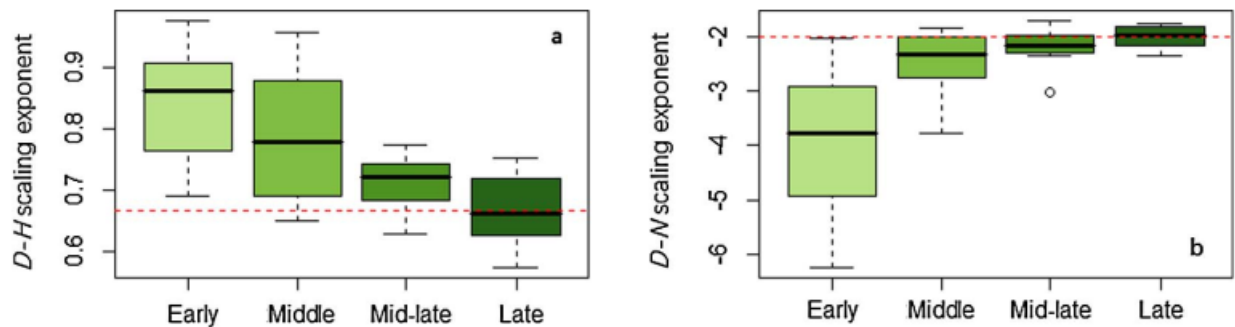


Figura 4.4: (SUN et al., 2017b) Variação dos expoentes alométricos com o estágio de sucessão para $D : H$ e $D : N$.

O artigo McCarthy et al. (2019) aplica a MST nas florestas australianas testando as seguintes hipóteses: 1) o expoente de escala e a função de distribuição de sistemas sujeitos a perturbações desviam-se do MST; 2) esses desvios são previstos por variáveis ambientais e atributos funcionais de nível de comunidade especificamente excluídos da teoria; e 3) a produtividade relativa calculada usando MST (B tot) é significativamente mais precisa ao usar distribuições de tamanho reais e medidas do que ao aplicar seus parâmetros gerais. O estudo foi realizado para 30 pontos cobrindo variáveis ambientais

que mostrem a forte influência da região, ao todo foram coletados dados de 294 árvores das quais 288 com a altura máxima da vegetação, 260 com a área específica da folha e 250 com dados da densidade do tronco.

Para verificar as hipóteses preparou-se três testes, o primeiro teste (estimativa de expoente -2), adotando todos os pressupostos e parâmetros das fórmulas MST, na qual a produtividade relativa foi calculada usando o diâmetro do maior indivíduo medido no local, o número total de troncos na parcela, e o expoente de escala -2 . Ao fazer isso, o diâmetro do maior indivíduo foi o primeiro usado para restringir o limite superior da distribuição de classe de tamanho. O segundo testou a influência do expoente de escala -2 . Repetiu-se o primeiro teste, substituindo o expoente de escala -2 pelo expoente real da distribuição de classe de tamanho calculada com base na distribuição observada. O terceiro, testou-se o pressuposto da MST que as distribuições de tamanho dos indivíduos seguem uma lei de potência, neste caso não realizou-se a transformação dos dados em eixos usando um expoente de escala, antes calcular o B tot.

A pesquisa obteve grandes variações do expoente alométrico para diversos tipos de vegetação, variando de -5.25 para um local de charneca densa a -1.43 para um local de esclerofila com um sub-bosque esparso (figura:4.5). Embora os expoentes de escala diferissem do valor previsto do MST de -2 observou-se que em locais de charneca (expoentes íngremes) e esclerofila (expoentes rasos), apenas em um ponto em que a vegetação era charneca foi significativamente diferente da previsão de MST, mas 85% dos 20 locais de esclerofila medidos tiveram um expoente menor que -2 .

Os locais de floresta tropical raramente perturbados não diferiram significativamente do MST. Os valores ajustados à lei de potência variaram de 0.02 (para um local de charneca) a 0.95 (local de floresta tropical). Embora as distribuições do tamanho do caule das florestas tropicais sigam uma distribuição da lei de potência mais aproximada, não houveram diferença significativa na qualidade do ajuste entre esses tipos de vegetação.

Áreas com alta concentração de areia no solo, são geralmente associados com expoente de escala mais íngremes. Regiões que estiveram sujeitas a incêndio possui expoentes alométricos mais íngremes, mostrando uma relação com a aridez e a frequência de fogo como perturbações nos sistemas ecológicos.

O cerrado é um um bioma do tipo savana o qual esse sistema ecológico está sujeito a frequência de queimadas, segundo (SILVA et al., 2001) o fogo pode prejudicar o estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas, reduzindo o crescimento radial, esse processo pode diminuir a reprodução sexual pela destruição direta de estruturas sexuais, o que reduz a produção de sementes no ano subsequente. Argumenta também que o fogo pode causar a morte da copa, assim limitando o tamanho das árvores, dependendo da frequência desses eventos pode impedir que os indivíduos atinjam classes de tamanho maiores, porém queimadas frequentes anuais ou bienais tende a favorecer a dominância e expansão de algumas espécies herbáceas e subarbustivas.

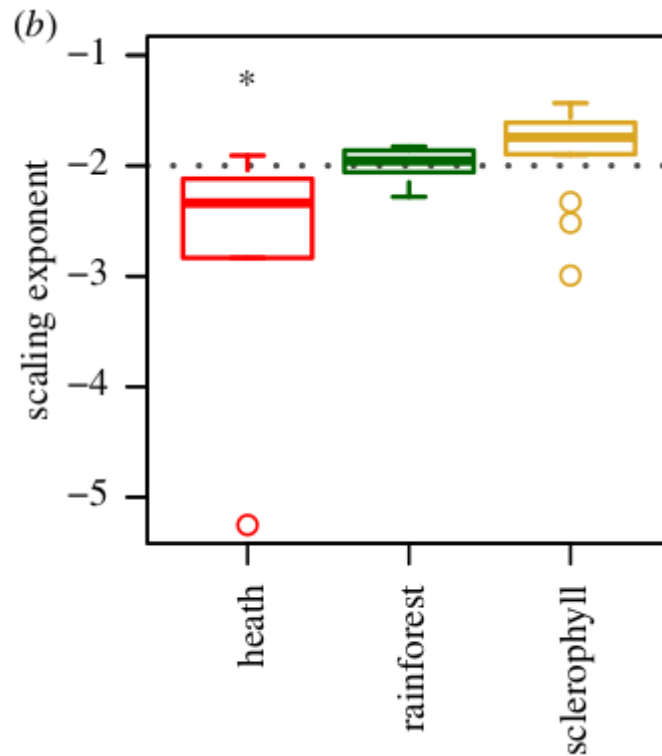


Figura 4.5: (MCCARTHY et al., 2019) figura b) Expoentes alométricos variaram de -1.43 a -5.25, com expoentes mais rasos medidos em locais de esclerofila, que têm sub-bosques esparsos, e expoentes íngremes em locais de vegetação densa de arbustos.

O artigo de Bergier et al. (2015) investigou se a MST pode ser aplicada para a vegetação lenhosa do cerrado no pantanal de Nhecolândia, aplicando para um total de 136 indivíduos, contendo as cinco espécies mais recorrentes da área e 11 outras espécies menos abundantes. Observou-se um desvio nos expoentes alométricos, para as relações entre a biomassa das folhas com a biomassa do tronco foi 22% maior comparado com o valor teórico, o maior desvio encontrado nesse estudo foi entre a biomassa das folhas com a biomassa das raízes 25% maior, já o menor desvio está na relação entre a biomassa total da planta com o diâmetro do tronco -0.4% , a MST é bem ajustada relações alométricas com o diâmetro do tronco da planta.

A fim de compreender como as relações alométricas variam no indivíduo e em diferentes tipos de vegetações (floresta natural primária, secundária e plantações) o artigo de (SUN et al., 2020) testou as seguintes hipóteses: 1) as relações alométricas das árvores estão de acordo com as previsões de MST em larga escala; 2) os desvios observados das previsões do MST são causados pelo clima, fatores bióticos e / ou filogenia; 3) fatores abióticos e bióticos influenciam as relações alométricas em plantações e florestas naturais da mesma forma ou segue padrões diferentes para as mesmas relações alométricas (L-D, S-D e R-D). Utilizando 284 dados, onde 201 L-D(biomassa da folha - diâmetro), 259 S-D

(biomassa do tronco - diâmetro) e 189 R-D (biomassa das raízes - diâmetro) separando os dados em dois grupos florestas naturais (primárias e secundárias) e em plantações.

A média dos expoentes alométricos juntando ambos os grupos tem-se que o expoente para $L - D = 2.01$ com $CI = 95\%$ (1.008 – 2.212) o que está de acordo com a teoria, para as médias de S-D e R-D foram mais baixas do que previsto com expoentes de 2.303 e 2.194 respectivamente. Quando analisados pelo tipo de floresta tem-se as relações alométricas de L-D estão de acordo com a teoria nos três tipos de floresta, já as relações S-D e R-D apresentam expoentes de acordo com a teoria somente para florestas primárias, mostrando grandes desvios para florestas secundárias, já o expoente para plantações possui desvio, entretanto está entre floresta primária e secundária (figura:4.6).

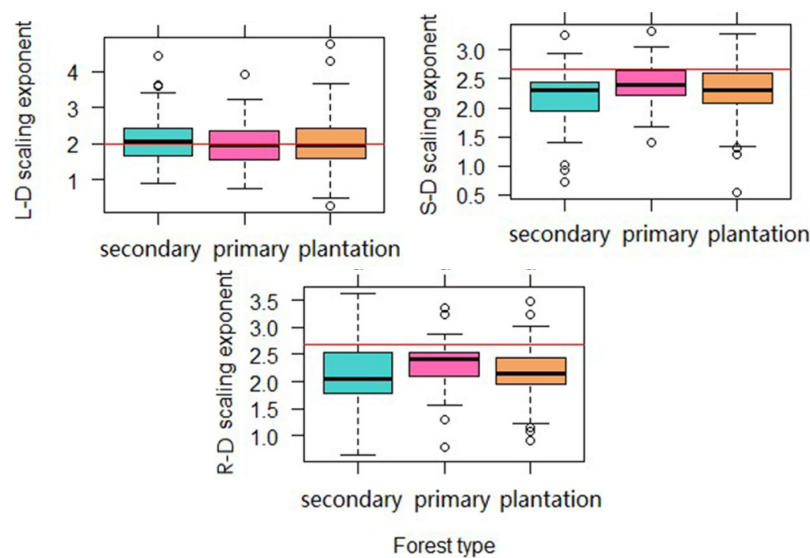


Figura 4.6: (SUN et al., 2020) Expoentes alométricos para diferente tipos de floresta, examinando para $L - D$, $S - D$ e $R - D$. A linha vermelha é o valor teórico.

Os autores argumentam que no caso de plantações, essas possuem melhores condições de solo, nutrientes e água, onde não é necessária grande uso de recursos para o crescimento das raízes para procura de água, deste modo observou-se para plantações os parâmetros que afetam nas relações alométricas são: densidade da haste da planta é positivamente correlacionado com L-D, o gênero foi significativo para explicar o expoente de S-D e a média da temperatura do mês mais frio está negativamente relacionado com o expoente R-D.

Para florestas naturais os parâmetros que afetam os expoentes alométricos são (SUN et al., 2020): potencial de evapotranspiração e média de temperatura do mês mais frio que foram significativos e negativamente correlacionados com L-D, fatores bióticos como a filogenia da folha também afetaram o expoente alométrico. Percebe-se que o estágio de sucessão possui influência nas relações alométricas de S-D e R-D, outros fatores que também afetam são o tipo da floresta (Perenes ou Decíduas) ou pelo formato da folha (simples ou composta). Embora os fatores bióticos e filogenéticos apresentem

correlações significativas, no entanto mesmo que essas relações não sejam fortes podem refletir tendências na vegetação.

Existem outros fatores externos como competição por luminosidade e de recursos limitados, porém a relação desses com as relações alométricas são fracas, indicando que as restrições biofísicas possuem forte influência no expoente alométrico.

O artigo Tu (2019) estuda as relações alométricas entre a área foliar e a massa total da planta com dados de diferentes partes do globo, testando as seguintes hipóteses: 1) Entender qual é a relação entre a área da folha e massa total da planta e se essa se aproxima do expoente alométrico de $3/4$; 2) Essa relação de escala varia para diferentes hábitos da planta (perene ou decídua), classe taxonômica (angiosperma e gimnosperma) e região geográfica (trópicos e temperados) 3) Como o padrão deste expoente variável pode ser explicado.

Utilizando a base de dados da BAAD, o estudo contou com 259634 medidas de 176 estudos diferentes de 21084 indivíduos entre 678 espécies, para verificar se o expoente de escala é conservado ou varia com o ambiente dividiu-se os dados em diferentes classificações, hábitos da planta, taxonômico e região geográfica. A média do expoente de escala foi de 0,667, entre as classificações foram observadas variações de 0,604 a 0,703.

O artigo discute que a diferença nos expoentes de plantas decíduas (0.703) e perenes (0.651) está na composição das folhas que é de dois tipos, tecido produtivo e tecido de suporte. As folhas das árvores perenes tem a vida útil muito maior do que as folhas de árvores decíduas, dessa forma é necessário maior quantidade de tecido de suporte, por outro lado a curta vida útil das folhas perenes faz necessário maior quantidade de tecido produtivo para um rápido crescimento, dessa forma, as folhas de árvores decíduas possuem maior área foliar para a mesma quantidade de massa total da planta.

Para as plantas de regiões tropicais e temperadas, observou-se no artigo Tu (2019) que o expoente de áreas tropicais (0,613) era menor do que para áreas temperadas (0,685) e que devido ao menor período de crescimento para as árvores de regiões temperadas ($23,5^\circ - 66,5^\circ$) necessitam que a área foliar seja maior para a mesma quantidade de massa total da planta. No caso das plantas angiosperma (0.675) e gimnosperma (0.604) foi discutido a configuração dos dosséis das árvores, entendeu-se que plantas gimnospérmicas, possuem uma configuração do dossel mais eficiente na captura de luz, por isso as plantas gimnospermas precisam de menos área foliar do que as plantas angiospermas para produzir a mesma massa total.

O artigo Vasseur et al. (2018) buscou examinar como a taxa de crescimento em escala varia com o tamanho do corpo para uma população geneticamente diversa de *Arabidopsis thaliana* que exhibe três ordens de grandeza, o resultado do estudo mostrou que essa espécie não teve variações significativas do valor teórico 0,725 – 0,750 este valor é o mesmo que o observado em todas as espécies de plantas vasculares. Entretanto, a relação dos dados não foi uma função de potência pura e, em vez disso, é melhor explicada

por uma função quadrática não linear, as análises indicaram que essa relação de escala curvilínea foi devido a diferenças nos expoentes entre os acessos, que pode ser estimada como a primeira derivada da função quadrática variando entre os acessos de $0,47 - 1,10$. Para a espécie estudada o desvio encontrado estava positivamente correlacionado com a sobrevivência a ambientes severamente secos e negativamente correlacionado com a redução de crescimento quando estão sob seca moderada, isso sugere que os desvios possam estar relacionados diretamente ao aumento da resistência a condições de estresse a custo da reprodução em condições benéficas.

O estudo das relações alométricas com foco na produtividade das raízes em escala com a biomassa da planta é visto no artigo Deng et al. (2020) esse trabalho conta a coleta de dados de 327 trabalhos publicados totalizando 1016 dados de indivíduos com estimativas da produtividade das raízes e biomassa cobrindo o ecossistema global terrestre, dividiu-se em 4 grupos de florestas: boreal, temperada, tropical e subtropical. Fazendo a relação de todos os dados juntos, obteve-se que o expoente alométrico não é significativamente diferente de 1,0 isso mostra uma isometria entre a produtividade das raízes com a biomassa, tem-se que o expoente é consistente com a maioria dos tipos de ecossistemas, exceto para os ecossistemas tropicais e de pastagem. O artigo também traz que as relações de escalas cujo diâmetro das raízes sejam $> 2mm$ diferem das raízes delgadas com diâmetro $< 2mm$, essa diferença gera uma mudança no expoente de ≈ 1.0 para $0,86$. As relações de escala para as raízes aparenta ser similar as do acúmulo de folhas acima do solo, entretanto não há relatos de estudos relacionando a produtividade-biomassa com as folhas.

Os artigos Issoufou et al. (2015) e Sun et al. (2017b) avaliaram o uso da MST aplicados para arbustos, investigando a validade de modelos que utilizam de relações alométricas e qual a influência no expoente alométrico quando a vegetação é submetida a poda.

Para avaliar a influência antrópica nas relações alométricas o artigo Issoufou et al. (2015), aplica a MST em arbustos da espécie *Guiera senegalensis* em quatro áreas de estudo nas quais duas foram submetidas a poda e duas com a vegetação madura, sem poda. Nas áreas de estudo foram selecionados 10% dos indivíduos que representam a vegetação arbustiva. A partir dos dados coletados utilizou-se a razão entre a área foliar e a área transversal basal do tronco (A_L/A_S) para as relações em escala com a condutância dos estômatos da folha (g_S) e com a condutância hídrica entre o solo e a folha (K_{L-S}). Observou-se que a razão decresce com os parâmetros em arbustos maduros e a razão tende a aumentar mesmo com o decréscimo dos parâmetros para os arbustos jovens. A razão A_L/A_S para arbustos maduros, segue de acordo com o previsto na teoria, onde o expoente alométrico é aproximadamente isométrico, já para arbustos jovens foi verificado um desvio no expoente alométrico o qual é 2,5 vezes maior.

O artigo Sun et al. (2017b) estuda os efeitos dos fatores internos e externos em

vegetação arbustiva num gradiente altitudinal no nordeste da China nesse trabalho avalia a aplicação de cinco modelos que utilizam relações alométricas: MST_t (Teoria de Escala Metabólica para árvores), MST_s (Teoria de Escala Metabólica para arbustos), Similaridade geométrica, similaridade elástica e estresse de similaridade, onde testou-se simultaneamente quatro relações alométricas: altura vs diâmetro do tronco ($H : D$), biomassa da folha vs biomassa do tronco ($M_L : M_S$), biomassa acima do solo vs altura ($M_A : H$) e biomassa acima do solo vs diâmetro ($M_A : D$).

Foi construída uma árvore filogenética para as 50 espécies de arbustos desse estudo para examinar o efeito da filogenia nas alometrias dos arbustos. Essa árvore filogenética foi utilizada para duas análises: 1) contrastes independentes filogenéticos (PIC). Onde espécies intimamente relacionadas tendem a ter características semelhantes, assim, pode ter uma não-independência dos dados devido à filogenia. Para testar os expoentes alométricos previsto nos modelos alométricos para cada variável estudada foi feito um PIC então comparou-se os novos dados com os dados originais. O segundo teste é devido ao encontrado que mesmo que o uso do PIC seja útil para a remoção do sinal filogenético, não é eficaz para analisar como as relações alométricas são afetados pela filogenia e fatores ambientais juntos. Para resolver esse problema criou-se grupos filogenéticos que foram usados como variáveis categóricas nos modelos multivariados de relações alométricas.

Dos cinco modelos analisados todos mostraram desvios com os dados observados, os modelos MST_T , similaridade elástica e estresse de similaridade, não tiveram suporte nos dados. Todas as quatro previsões de MST_s , e todas as três previsões de similaridade geométrica, foram apoiadas nos dados PIC. Algumas previsões dos dois modelos não foram consistentes com o teste usando dados originais. Uma vez que o teste PIC é mais robusto em comparação com o teste com dados originais.

Os avanços encontrados nos últimos 5 anos de aplicação da teoria, auxiliam na delimitação do âmbito de validade, mostrando quais fatores exercem maiores influências nas relações alométricas dos sistemas ecológicos, também nos mostram novos recursos que podem agilizar o processo de coleta de dados em larga escala.

Capítulo 5

TENDÊNCIAS DE PESQUISA E ÂMBITO DE VALIDADE DA MST

A revisão dos últimos cinco anos de aplicação da Teoria de Escala Metabólica, mostrou que o foco das investigações buscaram determinar quais são os parâmetros que geram desvios no expoente alométrico entre o valor teórico de $3/4$ e os dados observados. Encontrou-se que o fator que mais tem influência nos desvios do expoente alométrico está relacionado com o estágio de sucessão, quanto mais próximo do estágio inicial for o estágio de sucessão secundário maior será o desvio do coeficiente alométrico. Outros fatores investigados foram como as variáveis climáticas, parâmetros bióticos e abióticos influenciam diretamente ou indiretamente no tamanho da planta afetando o expoente alométrico.

Outro ponto investigado está no uso de sensoriamento remoto para mapear e colher dados de altura das árvores em macro escala. O uso destas técnicas em colaboração com a coleta de dados em campo permite a aplicação em diferentes escalas dentro dos sistemas ecológicos.

5.1 Metodologias de coleta de dados

Nos artigos analisados tem-se a presença de duas metodologias de coleta dos dados biofísicos das árvores, o método destrutivo e o não destrutivo. No primeiro método são medidos o diâmetro a altura do peito (DAP) e a área de projeção do dossel em seguida a árvore é derrubada, cortada em seções, na qual se medem a área transversal do tronco, recolhem de 15% a 25% das folhas do dossel e estima-se o volume do tronco da planta, as seções são desidratadas por um período de seis meses a temperatura ambiente para então estimar a massa total do indivíduo, utilizando a equação $Y = kM^\theta$, onde a variável independente é a massa total do indivíduo. A vantagem de utilizar essa metodologia está na facilidade de obtenção das variáveis, para uma determinada área de estudo escolhe-se

o indivíduo mais velho e mede-se o DAP, para saber com os outros indivíduos de mesma espécie se desenvolvem em escala. A desvantagem desse método é impraticável para grandes escalas, estudos que optaram por essa metodologia possuíram menos dados nas pesquisas.

A metodologia não destrutiva requer maior quantidade de dados, uma das principais dificuldades está na estimativa da alturas das árvores nesse sentido o uso de sensoriamento remoto auxilia na coleta mais precisa dessa variável, o artigo Choi et al. (2016) utiliza-se de sensoriamento remoto, combinando com dados obtidos em campo para validar as medições. Para esse tipo de metodologia a varável independente utilizada é o diâmetro dos indivíduos $Y = kD^\theta$. Muitos trabalhos utilizaram dados fornecidos pelo inventário florestal, que mede as principais variáveis biofísicas de diferentes sistemas ecológicos, fornecendo uma grande quantidade de dados para estimar o expoente alométrico para macrorregiões.

5.2 A influência do estágio de sucessão na MST

Pela revisão dos cinco anos de aplicações da teoria, verificou-se que a o estágio de sucessão é um dos parâmetros que explica a maior parte dos desvios do expoente alométrico com os valores teóricos. Pode-se definir estágios de sucessão como primários e secundários, onde esse último é subdividido em inicial, médio, médio avançado e avançado, cada um desses estágios secundários reflete o tempo necessário para a recuperação a partir de uma degradação, sejam intervenções naturais ou ações antrópicas do sistema ecológico.

Observou-se que o estágio de sucessão nos artigos Duncanson et al. (2015), Sun et al. (2017a) e Sun et al. (2020) é o parâmetro que explica cerca de 35% a 50% dos desvios nas sucessões secundárias, nas quais quanto mais inicial for o estágio de sucessão maior o desvio. Para florestas cujo estágio de sucessão é primário, o expoente alométrico está mais próximo do valor teórico previsto pela teoria. O artigo Sun et al. (2017a) ressalta a importância de se incluir os parâmetros que permitam investigar esses sistemas ecológicos que sofreram algum tipo de intervenção, pois existem um número maior de florestas secundárias do que florestas primárias, e a importância de desenvolver uma extensão da MST para esses sistemas é necessário.

5.3 Fatores climáticos, bióticos e a MST

Os fatores climáticos apresentaram ser significativos para influenciar as relações alométricas no indivíduo, porém não afetam as relações diretamente, no tamanho da planta. Segundo o artigo McCarthy et al. (2019), Tu (2019), Deng et al. (2020) e Sun et al. (2020) fatores bióticos como a filogenia e/ou taxonomia dos indivíduos mostraram ser

fracamente significativos, mas podem indicar tendências. Tem-se que esses fatores não são os principais parâmetros que alteram diretamente o expoente alométrico da planta.

5.4 A insensibilidade das folhas a fatores externos

Nos estudos realizados nos artigos Tu (2019) e Sun et al. (2020) observou-se que o expoente alométrico para as folhas apresentou estar de acordo com o valor teórico para diferentes tipos de florestas naturais (primária ou secundária) e plantações também o valor do expoente ainda se mantém próximo quando se avaliam os hábitos das plantas se são decíduas ou perenes, o mesmo se repete para árvores angiospermas e gimnospermas sendo a média para esses quatro casos é de 0,644. Uma hipótese para a insensibilidade das folhas está que a maturação da folha ocorre mais rápida que a maturação da árvore. Verifica-se que árvores maduras correspondem melhor com o valor teórico devido a diferença de tempo de maturação, a folha se mostra um objeto de estudo interessante para aplicação da teoria, podendo estimar a produtividade primária líquida do sistema.

5.5 Aplicação da MST em plantações

A aplicação da MST em plantações foi vista somente no artigo Sun et al. (2020), o qual mostrou que o desvio do expoente alométrico para esse caso está entre o expoente alométrico para florestas primárias (mais próximo do valor teórico) e florestas secundárias (maior desvio conforme o estágio de sucessão). Argumenta-se que para plantações as condições para o seu crescimento seja mais favorável do que para florestas naturais, onde não há deficit de água e nutrientes no solo, assim, a vegetação consegue atingir o estado de maturação de forma mais eficiente. Entretanto os mecanismos para as relações alométricas dessa área de estudos ainda são poucos sendo necessárias mais investigações.

5.6 O uso da MST é viável para o Cerrado?

A revisão da teoria de escala metabólica auxilia em estabelecer condições para sua aplicação de forma que esteja de acordo com os dados previstos. A MST baseia-se no modelo WBE que pode ser entendido como uma representação idealizada de uma típica distribuição de redes. As equações da teoria estabelecem uma relação alométrica entre o metabolismo do indivíduo e sua massa total com um expoente alométrico de $3/4$. A revisão identifica quais sistemas ecológicos estariam de acordo com a teoria, cujas previsões estejam mais próximas. As condições do sistema são: a teoria possui expoentes mais próximos para florestas naturais primárias, com a altura dos indivíduos maiores do que 35 m, por mais que a taxonomia, filogenia e hábitos das plantas não sejam fatores que

possuem fortes influências nas relações alométricas, segundo o artigo Tu (2019) árvores angiospermas possuem coeficientes alométricos mais próximos dos previsto. Também se encontra essa aproximação para árvores perenes, o formato da folha para florestas primárias, não afetam diretamente o expoente alométrico, o artigo Duncanson et al. (2015) argumenta que as folhas simples estão de acordo com a teoria, já as folhas compostas convergem para um valor único de 0,7.

As condições descritas acima em um primeiro momento tornam-se não aplicáveis para o bioma do Cerrado, pois para o tipo Cerradão a média de altura é de $8m - 15m$. Outro fator que dificulta a aplicação da teoria está no fato do cerrado estar sujeito a eventos de queimadas, seja por intervenções naturais, mas em sua maioria por ações antrópicas, que força o sistema, recorrentemente entrar em recuperação tornando-se uma floresta secundária. Entretanto o artigo Bergier et al. (2015) aplicou a MST para o cerrado de Mato Grosso do Sul "caracterizado por vegetações do cerrado no pantanal", onde mostrou-se ter um bom ajuste com a teoria apesar de apresentar desvios. Para uma aplicação que esteja mais de acordo com os valores previstos pode-se aplicar para as folhas, onde estas apresentam ter relações mais aproximadas com o expoente teórico para diferentes estágios de sucessão. A aplicação da MST também pode ser feita para plantações ou pode ser utilizada como recurso para determinar qual o estágio de sucessão determinado sistema ecológico se encontra a partir do desvio com o valor teórico. Outros biomas onde a MST pode ter resultados mais próximos dos valores previstos são a floresta amazônica e floresta de transição.

Capítulo 6

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O intuito desse trabalho foi de compreender e organizar as informações sobre a Teoria de Escala Metabólica para isso, dividiu-se o trabalho em duas partes: a primeira, uma revisão das bases do modelo para compreender como este foi construído e algumas críticas que forneceram extensões para uma ampla aplicação em diferentes sistemas. A segunda parte utilizou-se de uma revisão do tipo integrativa para então definir quais são os fatores restritivos dos biomas e como eles afetam as relações alométricas nos indivíduos, determinando o âmbito de validade da teoria.

Tem -se que nos últimos cinco anos a teoria foi testada para vários biomas em diferentes escalas e pode-se entender o que está sendo construído no campo da MST. Observou-se que novos modelos utilizam a MST como base, assim, expandindo as possibilidades de aplicação. O uso de sensoriamento remoto combinado, com coletas em campo para calibração e validação dos dados, permitem a aplicação em escalas regionais e macro escala. Foi observada a influência do estágio de sucessão nos expoentes de escala e por mais que os fatores climáticos e filogenéticos não apresentem influência direta no tamanho do indivíduo pode refletir tendências nas relações alométricas.

Em uma primeira análise a MST não seria aplicável para o bioma do cerrado, pois devido a sua característica de altura média da vegetação e intervenções antrópicas e/ou por queimadas, necessita de maior tempo de recuperação sendo classificada como floresta de sucessão secundária. Possíveis métodos de aplicações da teoria estariam relacionados ao teste nas folhas que mostram uma "insensibilidade" perante fatores restritivos dos biomassas, o que requer mais estudos nos mecanismos de funcionamento de suas relações alométricas. Outra área que se faz necessária mais investigações é a aplicação da teoria em plantações para a compreensão dos fatores que afetam o expoente de escala e se esses fatores são diferentes dos fatores em florestas naturais.

A revisão da MST nos últimos cinco anos, permite estabelecer qual é o estado da arte da teoria, auxiliando a delimitar o âmbito de validade de aplicação, o próximo passo no estudo da teoria está na necessidade de uma abordagem experimental nos biomas do estado de Mato Grosso. Os novos modelos teóricos desenvolvidos utilizando a MST como

base, tais como no artigos (CHOI et al., 2016) que usa de dados micrometeorológicos e a equação do balanço de água-energia juntamente com a MST para estimativa em escala da altura das florestas e no artigo (HU; HUANG, 2019) que usa imagens de EVI e NDVI com a MST para estimativa da serrapilheira da região, são modelos que podem ser aplicados com os dados e equipamentos do programa de pós-graduação em Física Ambiental.

A parte experimental da MST pode ser feita através de duas metodologias: a metodologia destrutiva onde se derruba o indivíduo mais velho do sistema ecológico para a medição dos dados biofísicos, ou da metodologia não destrutiva utilizando dados biofísicos florestais dos indivíduos já coletados, diversos artigos tiveram acesso ao inventário florestal, no Brasil existe o Inventário Florestal Nacional (IFN), entretanto os autores deste trabalho não obtiveram retorno quando procurou-se pelos dados coletados. Planeja-se aplicar a teoria de escala metabólica em plantações para a compreensão da utilização de recursos e no estudo das relações alométricas nas folhas em plantações e em florestas naturais.

REFERÊNCIAS

ABREU, N. J. A. d.; ZANELLA, M. E.; MEDEIROS, M. D. d. O papel da educação ambiental no desenvolvimento da percepção dos riscos de inundações e prevenção de acidentes e desastres naturais. *Revista Brasileira de Educação Ambiental (RevBEA)*, v. 11, n. 1, p. 97–107, 2016.

ANDRÉ, M. E. A produção acadêmica sobre formação de professores: um estudo comparativo das dissertações e teses defendidas nos anos 1990 e 2000. *Formação Docente–Revista Brasileira de Pesquisa sobre Formação de Professores*, v. 1, n. 1, p. 41–56, 2009.

BERGIER, I.; SALIS, S.; MATTOS, P. Metabolic scaling applied to native woody savanna species in the pantanal of nhacolândia. In: *Dynamics of the Pantanal Wetland in South America*. [S.l.]: Springer, 2015. p. 133–144.

BOTELHO, L. L. R.; CUNHA, C. C. de A.; MACEDO, M. O método da revisão integrativa nos estudos organizacionais. *Gestão e sociedade*, v. 5, n. 11, p. 121–136, 2011.

BROWN, J. H.; WEST, G. B.; ENQUIST, B. Yes, west, brown and enquist"s model of allometric scaling is both mathematically correct and biologically relevant. *Functional Ecology*, Wiley Online Library, v. 19, n. 4, p. 735–738, 2005.

CHOI, S.; KEMPES, C. P.; PARK, T.; GANGULY, S.; WANG, W.; XU, L.; BASU, S.; DUNGAN, J. L.; SIMARD, M.; SAATCHI, S. S. et al. Application of the metabolic scaling theory and water–energy balance equation to model large-scale patterns of maximum forest canopy height. *Global Ecology and Biogeography*, Wiley Online Library, v. 25, n. 12, p. 1428–1442, 2016.

DENG, Q.; YUAN, Z.; SHI, X.; LOCK, T. R.; KALLENBACH, R. L. Testing allometric scaling relationships in plant roots. *Forest Ecosystems*, SpringerOpen, v. 7, n. 1, p. 1–11, 2020.

DUNCANSON, L. I.; DUBAYAH, R. O.; ENQUIST, B. J. Assessing the general patterns of forest structure: quantifying tree and forest allometric scaling relationships in the united s tates. *Global Ecology and Biogeography*, Wiley Online Library, v. 24, n. 12, p. 1465–1475, 2015.

ENQUIST, B. J.; ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F.; KERKHOFF, A. J.; NIKLAS, K. J.; PRICE, C. A.; WEST, G. B. Biological scaling: does the exception prove the rule? *Nature*, Nature Publishing Group, v. 445, n. 7127, p. E9, 2007.

ENQUIST, B. J.; WEST, G. B.; BROWN, J. H. Quarter-power allometric scaling in vascular plants: functional basis and ecological consequences. In: OXFORD UNIVERSITY PRESS. *Scaling in biology*. [S.l.], 2000. p. 167–198.

FERNANDES, R. F. Desmistificando a revisão de literatura como base para redação científica: método sff. *Revista ACB: Biblioteconomia em Santa Catarina*, Associação Catarinense de Bibliotecários, v. 21, n. 3, p. 550–563, 2016.

FISCHER, F. J.; MARÉCHAUX, I.; CHAVE, J. Improving plant allometry by fusing forest models and remote sensing. *New Phytologist*, Wiley Online Library, v. 223, n. 3, p. 1159–1165, 2019.

HU, K.-T.; HUANG, C.-y. A metabolic scaling theory-driven remote sensing approach to map spatiotemporal dynamics of litterfall in a tropical montane cloud forest. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, Elsevier, v. 82, p. 101896, 2019.

HUXLEY, J. Problems of relative growth—metheun. *London, UK*, 1932.

ISSOUFOU, H. B.-A.; RAMBAL, S.; DANTEC, V. L.; OÏ, M.; LAURENT, J.-P.; SAADOU, M.; SEGHIÉRI, J. Is the wbe model appropriate for semi-arid shrubs subjected to clear cutting? *Tree physiology*, Oxford University Press, v. 35, n. 2, p. 197–208, 2015.

KEMPES, C. P.; WEST, G. B.; CROWELL, K.; GIRVAN, M. Predicting maximum tree heights and other traits from allometric scaling and resource limitations. *PLoS One*, Public Library of Science, v. 6, n. 6, p. e20551, 2011.

KOZŁOWSKI, J.; KONARZEWSKI, M. Is west, brown and enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Functional Ecology*, Wiley Online Library, v. 18, n. 2, p. 283–289, 2004.

MACIEL, M. d. N. M.; WATZLAWICK, L. F.; SCHOENINGER, E. R.; YAMAJI, F. M. Classificação ecológica das espécies arbóreas. *Revista Acadêmica Ciência Animal*, v. 1, n. 2, p. 69–78, 2003.

MALHI, Y.; JACKSON, T.; BENTLEY, L. P.; LAU, A.; SHENKIN, A.; HEROLD, M.; CALDERS, K.; BARTHOLOMEUS, H.; DISNEY, M. I. New perspectives on the ecology of tree structure and tree communities @articlemalhi2018new, title=New perspectives on the ecology of tree structure and tree communities through terrestrial laser scanning, author=Malhi, Yadvinder and Jackson, Tobias and Patrick Bentley, Lisa and Lau, Alvaro and Shenkin, Alexander and Herold, Martin and Calders, Kim and Bartholomeus, Harm and Disney, Mathias I, journal=Interface Focus, volume=8, number=2, pages=20170052, year=2018, publisher=The Royal Society through terrestrial laser scanning. *Interface Focus*, The Royal Society, v. 8, n. 2, p. 20170052, 2018.

MCCARTHY, J. K.; DWYER, J. M.; MOKANY, K. A regional-scale assessment of using metabolic scaling theory to predict ecosystem properties. *Proceedings of the Royal Society B*, The Royal Society, v. 286, n. 1915, p. 20192221, 2019.

MENDES, K. D. S.; SILVEIRA, R. C. d. C. P.; GALVÃO, C. M. Revisão integrativa: método de pesquisa para a incorporação de evidências na saúde e na enfermagem. *Texto & contexto-enfermagem*, SciELO Brasil, v. 17, n. 4, p. 758–764, 2008.

MOORE, J. R.; ARGLES, A. P.; ZHU, K.; HUNTINGFORD, C.; COX, P. M. Validation of demographic equilibrium theory against tree-size distributions and biomass density in amazonia. *Biogeosciences*, Copernicus GmbH, v. 17, n. 4, p. 1013–1032, 2020.

- MURRAY, C. D. The physiological principle of minimum work: I. the vascular system and the cost of blood volume. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, National Academy of Sciences, v. 12, n. 3, p. 207, 1926.
- NETO, J. M. Educação ambiental como campo de conhecimento: a contribuição das pesquisas acadêmicas para sua consolidação no brasil. *Pesquisa em educação ambiental*, v. 4, n. 2, p. 95–110, 2009.
- NEVES, A. P. S. F. d.; PEREIRA, J. L. A. A sucessão ecológica e suas implicações no processo de licenciamento ambiental no estado de são paulo. *Revista Acadêmica Oswaldo Cruz*, v. 1, n. 2, p. 69–78, 2014.
- POPPER, K. R. *Autobiografia intelectual*. [S.l.]: São Paulo: Cultrix, 1986. v. 2.
- PRICE, C. A.; ENQUIST, B. J. Scaling mass and morphology in leaves: an extension of the wbe model. *Ecology*, Wiley Online Library, v. 88, n. 5, p. 1132–1141, 2007.
- PRICE, C. A.; ENQUIST, B. J.; SAVAGE, V. M. A general model for allometric covariation in botanical form and function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 104, n. 32, p. 13204–13209, 2007.
- REICH, P. B.; TJOELKER, M. G.; MACHADO, J.-L.; OLEKSYN, J. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, Nature Publishing Group, v. 439, n. 7075, p. 457, 2006.
- SAVAGE, V. M.; DEEDS, E. J.; FONTANA, W. Sizing up allometric scaling theory. *PLoS computational biology*, Public Library of Science, v. 4, n. 9, p. e1000171, 2008.
- SHENKIN, A.; BENTLEY, L. P.; OLIVERAS, I.; SALINAS, N.; ADU-BREDU, S.; MARIMON, B. H.; MARIMON, B.; PEPRAH, T.; CHOQUE, E. L.; RODRIGUEZ, L. T. et al. The influence of ecosystem and phylogeny on tropical tree crown size and shape. *BioRxiv*, Cold Spring Harbor Laboratory, p. 789255, 2019.
- SILVA, D. M.; LOIOLA, P. d. P.; ROSATTI, N. B.; SILVA, I. A.; CIANCIARUSO, M. V.; BATALHA, M. A. Os efeitos dos regimes de fogo sob a vegetação de cerrado no parque nacional das emas, go: considerações para a conservação da diversidade. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2001.
- SOARES, C. B.; HOGA, L. A. K.; PEDUZZI, M.; SANGALETI, C.; YONEKURA, T.; SILVA, D. R. A. D. Revisão integrativa: conceitos e métodos utilizados na enfermagem. *Revista da Escola de Enfermagem da USP*, SciELO Brasil, v. 48, n. 2, p. 335–345, 2014.
- SOUZA, M. T. d.; SILVA, M. D. d.; CARVALHO, R. d. Revisão integrativa: o que é e como fazer. *Einstein (São Paulo)*, SciELO Brasil, v. 8, n. 1, p. 102–106, 2010.
- SUN, H.; WANG, X.; FAN, D. Effects of climate, biotic factors, and phylogeny on allometric relationships: testing the metabolic scaling theory in plantations and natural forests across china. *Forest Ecosystems*, Springer, v. 7, n. 1, p. 1–14, 2020.
- SUN, H.; WANG, X.; FAN, Y.; LIU, C.; WU, P.; LI, Q.; YIN, W. Effects of biophysical constraints, climate and phylogeny on forest shrub allometries along an altitudinal gradient in northeast china. *Scientific reports*, Nature Publishing Group, v. 7, n. 1, p. 1–9, 2017.

- SUN, H.; WANG, X.; WU, P.; HAN, W.; XU, K.; LIANG, P.; LIU, C.; YIN, W.; XIA, X. What causes greater deviations from predictions of metabolic scaling theory in earlier successional forests? *Forest Ecology and Management*, Elsevier, v. 405, p. 101–111, 2017.
- TAO, S.; WU, F.; GUO, Q.; WANG, Y.; LI, W.; XUE, B.; HU, X.; LI, P.; TIAN, D.; LI, C. et al. Segmenting tree crowns from terrestrial and mobile lidar data by exploring ecological theories. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, Elsevier, v. 110, p. 66–76, 2015.
- TEIXEIRA, P. M. M.; NETO, J. M. O estado da arte da pesquisa em ensino de biologia no brasil: um panorama baseado na análise de dissertações e teses. *Revista Electrónica de Enseñanza de las Ciencias*, v. 11, n. 1, 2012.
- TU, C. The scaling relationship of leaf area and total mass of sample plots across world trees. *Journal of Forestry Research*, Springer, v. 30, n. 6, p. 2137–2142, 2019.
- UNESP, B. P. P. d. C. M. Tipos de revisão de literatura. UNESP, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Campus em Botucatu, 2015.
- VASSEUR, F.; EXPOSITO-ALONSO, M.; AYALA-GARAY, O. J.; WANG, G.; ENQUIST, B. J.; VILE, D.; VIOLLE, C.; WEIGEL, D. Adaptive diversification of growth allometry in the plant *arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 115, n. 13, p. 3416–3421, 2018.
- WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, American Association for the Advancement of Science, v. 276, n. 5309, p. 122–126, 1997.
- WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, Nature Publishing Group, v. 400, n. 6745, p. 664, 1999.
- WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. The origin of universal scaling laws in biology. *Scaling in biology*, Oxford University Press New York, p. 87–112, 2000.
- WEST, G. B.; ENQUIST, B. J.; BROWN, J. H. A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 106, n. 17, p. 7040–7045, 2009.
- ZHANG, Z.; ZHONG, Q.; NIKLAS, K. J.; CAI, L.; YANG, Y.; CHENG, D. A predictive nondestructive model for the covariation of tree height, diameter and stem volume scaling relationships. *Scientific reports*, Nature Publishing Group, v. 6, n. 1, p. 1–9, 2016.

Apêndice A

Formulário de coleta de dados

Abaixo está o formulário de coleta de dados utilizado na leitura dos artigos para este estudo.

Formulário de coleta de dados

1) IDENTIFICAÇÃO	
TÍTULO DO ARTIGO	
TÍTULO DO PERIÓDICO	
AUTORES	
ANO DE PUBLICAÇÃO	
2) CARACTERÍSTICAS DO ESTUDO	
a) Tipo de publicação	Pesquisa ☐ Abordagem quantitativa ☐ Delineamento experimental ☐ Delineamento quase-experimental ☐ Delineamento não-experimental ☐ Abordagem qualitativa ☐ Revisão da literatura ☐ Outro:
b) Objetivo ou questão de investigação	
c) Amostra	Seleção ☐ Randômica ☐ Conveniência ☐ Outra: Tamanho Características Local
d) Tratamento dos dados	
e) Intervenções realizadas	Variável independente: Variável dependente: Instrumento de Medida: Duração do estudo Métodos aplicados:
f) Resultados	
g) Análise	☐ Tratamento estatístico: ☐ Nível de significância
h) Implicações	Conclusões justificadas com base nos resultados Quais são as recomendações dos autores
i) Nível de evidência	

3) AVALIAÇÃO DO RIGOR METODOLÓGICO	
Clareza na identificação da trajetória metodológica no texto (método empregado, sujeitos participantes, critérios de inclusão/exclusão, intervenção, resultados)	
Identificação de limitações ou vieses	

Apêndice B

Tradução dos resumos originais dos artigos sobre a Teoria de Escala Metabólica de 2015 - 2020

Abaixo estão dispostos os resumos originais dos 18 trabalhos analisados no estudo, cuja a identificação é o ano de publicação do estudo e caso tenha mais artigos no mesmo ano é acrescido uma letra em ordem alfabética.

Segmenting tree crowns from terrestrial and mobile LiDAR data by exploring ecological theories (TAO et al., 2015)

O rápido desenvolvimento de técnicas de detecção e alcance de luz (LiDAR) está promovendo a pesquisa ecológica e florestal. Durante a última década, várias técnicas de segmentação de árvore única foram desenvolvidas usando dados LiDAR aerotransportados. No entanto, a segmentação precisa da copa usando dados terrestres ou móveis LiDAR, que é um pré-requisito essencial para extrair as características da floresta no nível do ramo, ainda é um desafio, principalmente por causa das dificuldades apresentadas pela interseção da copa das árvores e o formato irregular da copa. No presente trabalho, desenvolvemos um algoritmo comparativo de caminho mais curto (CSP) para segmentar copas de árvores digitalizadas usando terrestre T-LiDAR e LiDAR móvel. O algoritmo consiste em duas etapas, a saber, detecção do tronco e subsequente segmentação da copa, sendo esta última inspirada na comprovada teoria da ecologia metabólica e no fato ecológico de que as plantas vasculares tendem a minimizar a distância de transferência até a raiz. Testamos o algoritmo em árvores de beira de estrada com varredura móvel LiDAR e florestas de coníferas e de folhas largas com varredura T-LiDAR na China. Avaliações quantitativas de nível de ponto dos resultados de segmentação mostraram que para árvores de beira de estrada escaneadas por LiDAR móvel, todos os pontos foram classificados em suas árvores correspondentes corretamente, e para florestas de folhas largas e coníferas escaneadas por T-LiDAR, coeficientes kappa variando de 0,83 a 0,93 foram obtidos.

Acreditamos que nosso algoritmo contribuirá para resolver o problema de segmentação de copas em florestas digitalizadas T-LiDAR e pode ser de interesse para pesquisadores em processamento de dados LiDAR e ecologistas florestais. Além disso, nossa pesquisa destaca as vantagens do uso de teorias ecológicas como diretrizes para o processamento de dados LiDAR.

Metabolic Scaling Applied to Native Woody Savanna Species in the Pantanal of Nhecolândia (BERGIER et al., 2015)

A invariância de escala em sistemas vivos emerge de interações complexas de organismos com o mundo físico. De acordo com a Teoria da Escala Metabólica (MST), a forma como a energia e os materiais são distribuídos geralmente segue uma lei de potência invariável escalando com a massa corporal, independente da espécie e do ambiente. Tal generalização foi definida como universal ou onipresente, o que, entretanto, não é amplamente aceito. Para espécies nativas de savana lenhosa na paisagem da Nhecolândia, o dimensionamento entre o diâmetro do tronco e toda a massa corporal da planta como $d \sim m^{\frac{3}{8}}$ segue a previsão do MST. No entanto, dados empíricos e modelo sugerem alocação de biomassa além de 50% para ramos para diâmetros de tronco acima de 18 cm, enquanto a razão raiz-tronco não varia significativamente com o tamanho da planta. O lençol freático elevado explica tal alocação de biomassa, limitando o crescimento vertical da raiz enquanto aumenta o crescimento do ramo para lidar com a evapotranspiração. Portanto, os desvios empíricos dos expoentes de escalonamento MST de particionamento de biomassa para essas plantas podem ser entendidos como adaptações eco-hidrológicas para restrições físicas conspícuas.

Assessing the general patterns of forest structure: quantifying tree and forest allometric scaling relationships in the United States (DUNCANSON et al., 2015)

Objetivo: Compreender os impulsionadores da estrutura, função e mudança florestal é um problema fundamental tanto na ecologia teórica quanto na silvicultura aplicada para mapeamento e monitoramento de carbono. Um componente importante da pesquisa de ecologia florestal frequentemente utiliza equações alométricas para aumentar as medições locais para prever propriedades florestais em grande escala e em nível de ecossistema. No entanto, ambas as alometrias aplicadas e teóricas em ecologia florestal (como a teoria de escala metabólica, MST) assumem que muitas relações de escala são insensíveis a gradientes climáticos em larga escala ou histórias de vida de espécies. Nosso objetivo é testar essas suposições mapeando a alometria florestal em escala continental em gradientes ambientais nos Estados Unidos.

Localização: Estados Unidos.

Métodos: ajustamos expoentes a duas relações alométricas em c. 100.000 parcelas de campo da Análise de Inventário Florestal (FIA): (1) a relação entre a altura de uma árvore individual e seu diâmetro, e (2) distribuições de tamanho de árvore em nível de

parcela. Comparamos expoentes ajustados a variáveis ambientais e de história de vida, como clima, topografia e estrutura da floresta, na tentativa de explicar a variabilidade alométrica e os desvios das alometrias teoricamente previstas.

Resultados: Descobrimos que a alometria estrutural das florestas varia fortemente em função da localização nos Estados Unidos. Os expoentes alométricos parecem ser aproximadamente assintota onde a teoria MST prediz com o aumento da altura da floresta, enquanto os desvios do MST são parcialmente explicados como uma função de limitações de recrutamento ambientalmente orientadas e status sucessionais.

Principais conclusões: Embora encontremos suporte para a invariância das árvores e relações de escala alométrica de povoamento em florestas que estão em estado estacionário com relação à demografia e recursos, também encontramos considerável variabilidade espacial em relações alométricas florestais quando as condições de estado estacionário são violadas. Esses achados sugerem que as extensões da teoria do escalonamento metabólico devem incorporar variação na dinâmica demográfica em florestas sucessionais mais jovens e fatores que influenciam a limitação de recrutamento.

Is the WBE model appropriate for semi-arid shrubs subjected to clear cutting? (ISSOUFOU et al., 2015)

É crucial entender os mecanismos adaptativos das plantas lenhosas que enfrentam secas periódicas para avaliar sua vulnerabilidade à crescente variabilidade climática prevista no Sahel. *Guiera senegalensis* J.F.Gmel é uma Combretaceae semi-perene comumente encontrada em pastagens, pousios e campos de cultivo do Sahel devido ao seu valor como espécie agroflorestal. Comparamos a folhagem do dossel e medidas alométricas da área foliar, área do caule e comprimento do caule e suas relações com o potencial hídrico da folha, condutância estomática (g_s) e condutância hidráulica solo-folha (K_{S-L}), na maturidade e no ano atual rebrota de *G. senegalensis* no Níger do Sahel. Em arbustos maduros, a seca sazonal reduziu a proporção entre a área da folha e a área da seção transversal do caule ($A_L : A_S$), principalmente devido à queda de folhas. O dossel das rebrotas do ano atual permaneceu com folhas permanentes, pois os arbustos produziram folhas e caules continuamente, e sua proporção $A_L : A_S$ aumentou durante a estação seca. Seu K_{S-L} aumentou, enquanto g_s diminuiu. O modelo de West, Brown e Enquist (WBE) pode, portanto, descrever tendências alométricas no ciclo de vida sazonal de arbustos maduros não perturbados, mas não de rebrotas. O corte raso anual afasta as relações de escala alométrica das previsões teóricas WBE nas rebrotas do ano atual, com expoentes de escala 2,5 vezes maiores do que os de arbustos maduros. Alto K_{S-L} (duas vezes maior que arbustos maduros) apoia esse processo de regeneração intensivo. A estratégia adaptativa descrita aqui é provavelmente comum a muitas espécies lenhosas que precisam lidar com secas sazonais severas e distúrbios regulares a longo prazo.

Application of the metabolic scaling theory and water–energy balance equation to model large-scale patterns of maximum forest canopy height (CHOI

et al., 2016)

Objetivo: a altura da floresta, uma propriedade biofísica importante, é a base da distribuição dos estoques de carbono em todas as escalas. Como as observações in situ são trabalhosas e, portanto, impraticáveis para mapeamento em grande escala e monitoramento das alturas da floresta, a maioria dos estudos anteriores adotou abordagens estatísticas para ajudar a aliviar a descontinuidade dos dados medidos no espaço e no tempo. Aqui, documentamos uma abordagem de modelagem aprimorada que vincula a teoria da escala metabólica e a equação do balanço de água-energia com observações reais, a fim de produzir padrões em larga escala de alturas de floresta.

Métodos: Nosso modelo, denominado escala alométrica e limitações de recursos (ASRL), considera o metabolismo dependente do tamanho das árvores cujo crescimento máximo é restringido pela disponibilidade local de recursos. Os preditores geoespaciais usados no modelo são altitude e precipitação mensal, radiação solar, temperatura, pressão de vapor e velocidade do vento. O histórico de perturbações (ou seja, idade do povoamento) também é incorporado para estimar as alturas da floresta contemporânea.

Resultados: Este estudo fornece um mapa de linha de base (c. 2005; grades de 1-km^2) das alturas da floresta nos Estados Unidos contíguos. O Noroeste do Pacífico / Califórnia é previsto como a região mais favorável para hospedar grandes árvores (c. 100 m) devido à precipitação anual suficiente (> 1400 mm), radiação solar moderada (c. 330 W m^{-2}) e temperatura (c. 14°C). Nossos resultados em nível sub-regional estão geralmente em concordância boa e estatisticamente significativa (P-valor $< 0,001$) com conjuntos de dados de referência independentes: medições de campo [erro absoluto médio (MAE) = $4,0$ m], LIDAR aerotransportado / espacial (MAE = $7,0$ m) e um produto florestal global existente em altura (MAE = $4,9$ m). As incertezas do modelo em nível de condado também são discutidas neste estudo.

Principais conclusões: Melhoramos a teoria do escalonamento metabólico para abordar as variações na estrutura vertical da floresta devido à eco-região e ao tipo funcional da planta. Uma compreensão mecanicista clara embutida no modelo permitiu combinações sinérgicas entre observações reais e vários geo-preditores no mapeamento de altura da floresta. Esta abordagem mostra potencial para aplicações de prognóstico, ao contrário das abordagens estatísticas anteriores.

A predictive nondestructive model for the covariation of tree height, diameter, and stem volume scaling relationships (ZHANG et al., 2016)

A teoria da escala metabólica (MST) postula que os expoentes da escala entre a altura da planta H , o diâmetro D e a biomassa M possui covariância entre espécies fileticamente diversas. No entanto, as relações entre expoentes de escala e constantes de normalização permanecem obscuras. Portanto, desenvolvemos um modelo preditivo para a covariação das relações de escala de H , D e volume do tronco V e usamos dados do abeto chinês (*Cunninghamia lanceolata*) na província de Jiangxi, China para testá-lo.

Conforme previsto pelo modelo e suportado pelos dados, as constantes de normalização são positivamente correlacionadas com seus expoentes de escala associados para D vs. V e H vs. V, enquanto as constantes de normalização são negativamente correlacionadas com os expoentes de escala de H vs. D. A previsão o modelo também rendeu estimativas confiáveis de V (erro percentual médio absoluto = $10,5 \pm 0,32\text{SE}$ em 12 locais calibrados pelo modelo). Esses resultados (1) apoiam um modelo de escalonamento de covariação totalmente novo, (2) indicam que as diferenças nas relações de escalonamento de volume da haste no nível intraespecífico são impulsionadas por respostas anatômicas ou eco fisiológicas à qualidade do local e / ou práticas de manejo, e (3) fornecem um método não destrutivo preciso para prever o volume do caule do abeto chinês.

Effects of biophysical constraints, climate and phylogeny on forest shrub allometries along an altitudinal gradient in Northeast China (SUN et al., 2017a)

Se existe uma lei geral alometria entre as espécies de plantas com diferentes tamanhos e em diferentes ambientes tem sido controverso e arbustos são particularmente úteis para examinar essas questões. Aqui nós amostramos 939 indivíduos de 50 espécies de arbustos florestais ao longo de um grande gradiente altitudinal. Testamos vários modelos de alometria com quatro relações simultaneamente (entre diâmetro do caule, altura, folha, caule e biomassa acima do solo), incluindo similaridade geométrica, elástica e de tensão, e previsões da teoria da escala metabólica em plantas pequenas (MST_s) e árvores (MST_t). Também testamos se os expoentes alométricos mudam acentuadamente com o clima e a filogenia. Os expoentes previstos de MST_t , similaridade elástica e similaridade de tensão (modelos para árvores) não foram suportados por nossos dados, enquanto MST_s e similaridade geométrica ganharam mais suporte, sugerindo que o efeito de tamanho finito é mais importante para alometrias de arbustos do que ser uma planta lenhosa. A influência do clima e da filogenia nos expoentes alométricos não foi significativa ou muito fraca, sugerindo novamente fortes restrições biofísicas nas alometrias de arbustos. Nossos resultados revelam diferenças claras de alometrias de arbustos em relação a descobertas anteriores em árvores (por exemplo, controle climático e filogenético muito mais fraco). As comparações de ervas, arbustos e árvores ao longo de um mesmo gradiente climático são necessárias para uma melhor compreensão das alometrias das plantas.

What causes greater deviations from predictions of metabolic scaling theory in earlier successional forests?(SUN et al., 2017b)

A teoria da escala metabólica (MST) é frequentemente criticada porque suas previsões não correspondem a muitas observações de que as relações alométricas mudam com o clima e as espécies. Entender por que as observações se desviam das previsões teóricas é fundamental para uma melhor contabilidade e gestão do carbono florestal em um mundo em rápido aquecimento. Aqui, usamos gráficos de floresta em gradientes sucessionais e latitudinais para testar as previsões de que: (1) os expoentes observados devem se desviar

mais das previsões do MST em estágios sucessionais anteriores; (2) os desvios podem estar relacionados a mudanças na competição, limitação de recrutamento e tamanho da árvore em estágios sucessionais e gradiente climático. Amostramos parcelas de floresta (a cada 1000 m²) de quatro estágios sucessionais (inicial a final) em quatro locais ao longo de um gradiente latitudinal (42-50 ° N) no Nordeste da China e examinamos a relação de escala entre o diâmetro e a altura da árvore (DH) e distribuição do tamanho da árvore no nível do gráfico (escala DN). Relacionamos os expoentes de escala para cada parcela ao estágio sucessional, clima, fatores topográficos locais e proxies para tamanho da árvore, competição leve e limitação de recrutamento. Usamos o modelo de equação estrutural de efeitos mistos para examinar os principais fatores que causam os desvios das previsões do MST. Os resultados mostraram que ambos os expoentes de escala D-H e D-N estão em conformidade com as previsões do MST em florestas sucessionais tardias, mas o expoente D-H morreu enquanto o expoente D-N aumentou regularmente para estágios sucessionais posteriores. Relacionamos os expoentes de escala para cada parcela ao estágio sucessional, clima, fatores topográficos locais e proxies para tamanho da árvore, competição leve e limitação de recrutamento. Usamos o modelo de equação estrutural de efeitos mistos para examinar os principais fatores que causam os desvios das previsões do MST. Os resultados mostraram que ambos os expoentes de escala D-H e D-N se conformaram com as previsões do MST em florestas sucessionais tardias, mas o expoente D-H faleceu enquanto o expoente D-N aumentou regularmente em direção aos estágios sucessionais posteriores. Esses desvios podem ser causados por processos não considerados no MST, incluindo competição leve, dinâmica demográfica e status sucessional. O futuro MST precisa incorporar esses processos ecológicos para prever melhor as alometrias para florestas perturbadas, que estão espalhadas por todo o mundo e têm papéis importantes no sequestro de carbono.

New perspectives on the ecology of tree structure and tree communities through terrestrial laser scanning (MALHI et al., 2018)

O escaneamento a laser terrestre (TLS) abre a possibilidade de descrever as estruturas tridimensionais das árvores em ambientes naturais com detalhes e precisão sem precedentes. Ele já está sendo amplamente aplicado para descrever como a biomassa e a estrutura do ecossistema variam entre os locais, mas também pode facilitar grandes avanços no desenvolvimento e teste de teorias mecanicistas da forma da árvore e da estrutura da floresta, permitindo-nos compreender por que as árvores e florestas têm biomassa e estrutura tridimensional eles fazem.

Aqui, nos concentramos nos desafios ecológicos e nos benefícios da compreensão da forma da árvore e destacamos alguns avanços relacionados à captura e descrição da forma da árvore que estão se tornando possíveis com o advento do TLS. Apresentamos exemplos de trabalhos em andamento que aplicam, ou podem potencialmente aplicar, novas medições de TLS para entender melhor as restrições na otimização da forma de árvore. As teorias das redes de distribuição de recursos, como a teoria da escala metabólica, podem

ser testadas e posteriormente refinadas. O TLS também pode fornecer novas abordagens para dimensionar a área da superfície lenhosa e a área da copa e, assim, quantificar melhor o metabolismo das árvores. Finalmente, demonstramos como podemos desenvolver uma compreensão mais mecanicista dos efeitos de evitar o risco do vento na forma e no tamanho máximo da árvore. Nos próximos anos, a TLS promete entregar grandes avanços empíricos e conceituais na compreensão quantitativa de árvores e ecossistemas dominados por árvores, levando a avanços na compreensão da ecologia de por que as árvores e os ecossistemas têm a aparência e crescem da maneira como o fazem.

Adaptive diversification of growth allometry in the plant *Arabidopsis thaliana* (VASSEUR et al., 2018)

As plantas com sementes variam enormemente em tamanho e morfologia; no entanto, a variação e covariação nas características das plantas podem ser governadas, pelo menos em parte, por leis biofísicas universais e constantes biológicas. A teoria do escalonamento metabólico (MST) postula que o metabolismo de todo o organismo e a taxa de crescimento estão sob seleção de estabilização que minimiza o escalonamento da resistência hidrodinâmica e maximiza o escalonamento da absorção de recursos. Isso restringe a variação nas características fisiológicas e na taxa de acumulação de biomassa, de modo que possam ser expressas como funções matemáticas do tamanho da planta com expoentes de escala alométrica quase constantes entre as espécies. No entanto, a variação observada nos expoentes de escala questiona os impulsionadores evolutivos e a universalidade das equações alométricas. Medimos a escala de crescimento e as características de aptidão de 451 acessos de *Arabidopsis thaliana* com genomas sequenciados. A variação entre os acessos em torno do expoente de incrustação previsto pelo MST foi correlacionada com a taxa de crescimento relativo, produção de sementes e resistência ao estresse. As análises genômicas indicam que a alometria de crescimento é afetada por muitos genes associados ao clima local e à resposta ao estresse abiótico. O gene com o efeito mais forte, PUB4, tem assinaturas moleculares de seleção balanceadora, sugerindo que a variação intraespecífica na escala de crescimento é mantida pela seleção oposta no trade-off entre a produção de sementes e a resistência ao estresse abiótico. Nossos resultados sugerem que a variação na alometria contribui para a adaptação local a ambientes contrastantes. Nossos resultados ajudam a reconciliar debates anteriores sobre a origem da escala alométrica na biologia e começam a vincular a variação adaptativa na escala alométrica a genes específicos.

A metabolic scaling theory-driven remote sensing approach to map spatiotemporal dynamics of litterfall in a tropical montane cloud forest (HU; HUANG, 2019)

A produção de serapilheira, é uma parte predominante dos ciclos de carbono e nutrientes dos ecossistemas florestais. Como um aspecto importante e relativamente invariável da produção primária, a queda de lixo pode ser um indicador da produção total da planta. No entanto, a abordagem de campo convencional para sua estimativa é tra-

balhosa e cara. Imagens de satélite óptico de alta resolução temporal podem fortalecer nossa capacidade de estimar a queda de lixo em uma vasta região, mas este método de sensoriamento remoto é limitado em algumas regiões montanhosas tropicais e quase tropicais, principalmente devido à resolução espacial grosseira e cobertura frequente de nuvens. A teoria da escala metabólica (MST) afirma que a produtividade da floresta (incluindo serapilheira) é diretamente proporcional à massa do tecido da fotossíntese (folhas) e, espacialmente, pode ser dimensionada isometricamente usando o tamanho do maior indivíduo do sistema. Neste estudo, investigamos a dimensão temporal do MST e tem-se como hipótese que a abundância máxima de folhas ao longo de um ano também poderia ser um determinante chave da produção anual de serapilheira. A relação entre a massa foliar durante o pico da estação de crescimento e a queda anual de serapilheira pode facilitar a queda de serapilheira em larga escala em terrenos montanhosos, uma vez que os índices de vegetação, como o Índice de Vegetação Aprimorado (EVI) ou o Índice de Diferença Normalizada de Vegetação (NDVI), comumente utilizado como um substituto para a abundância de folhas, pode ser derivado de imagens de satélite de resolução espacial relativamente alta. Correlacionamos a estação de crescimento de verão Landsat Enhanced Thematic Mapper plus (ETM+) EVI e NDVI para 2016 e 2017 e os dados de queda de lixo acumulados no campo temporariamente correspondentes adquiridos de hinoki (*Chamaecyparis* spp.) Florestas tropicais montanas tropicais dominantes no nordeste de Taiwan (23.98N, 120.97E). Descobrimos que a estação de crescimento de verão EVI e NDVI podem ser variáveis salientes para explicar a variação espacial da produção anual de serapilheira ($r^2 = 0,39 - 0,67, p \leq 0,01$). Os resultados têm implicações profundas para a aplicação do MST ao mapeamento regional da produção de ecossistemas no espaço e no tempo em regiões tropicais úmidas, e essas implicações podem facilitar a avaliação remota do balanço de carbono terrestre.

A regional-scale assessment of using metabolic scaling theory to predict ecosystem properties (MCCARTHY et al., 2019)

A teoria do escalonamento metabólico (MST) é um dos modelos gerais mais importantes da ecologia e pode ser usada para vincular distribuições de tamanho e produtividade em sistemas florestais. Grande parte da base do MST é baseada em distribuições de tamanho seguindo uma função de lei de potência com um expoente de escala de -2, uma propriedade considerada consistente em ecossistemas em estado estacionário. Testamos a generalidade da teoria comparando as distribuições de tamanho real com aquelas previstas usando parâmetros MST considerados gerais. Em seguida, usamos variáveis ambientais e características funcionais para explicar o desvio das expectativas teóricas. Finalmente, comparamos os valores de produtividade relativa previstos usando MST com uma medida de produtividade de sensoriamento remoto. Descobrimos que as comunidades de charnecas sujeitas ao fogo se desviaram das distribuições de tamanho previstas pelo MST, enquanto as florestas sensíveis ao fogo concordaram amplamente com a teoria. Os expoentes de es-

cala variaram de -1,4 a -5,3. O desvio da suposição da lei de potência foi melhor explicado pela área foliar específica, que varia ao longo da frequência do fogo e gradientes de umidade. Embora o MST possa ser válido em sistemas de baixa perturbação, mostramos que ele não pode ser aplicado em muitos contextos ambientais. O a teoria deve permanecer geral, mas a compreensão dos fatores que impulsionam o desvio do MST e os refinamentos subsequentes são necessários para que seja aplicada de forma robusta em escalas maiores.

The scaling relationship of leaf area and total mass of sample plots across world trees (TU, 2019)

A relação de escala entre a área foliar e a massa total da planta tem implicações importantes para a compreensão da alocação de recursos na planta. O modelo de West, Brown e Enquist (modelo WBE) considera que um expoente de escala $3/4$ da taxa metabólica versus massa total é o ideal para cada planta e foi confirmado inúmeras vezes. Embora a área foliar seja uma melhor aproximação da taxa metabólica do que a massa foliar, poucos estudos se concentraram no expoente de escala da área foliar versus a massa total e menos ainda discutiram a diversificação desse expoente de escala em diferentes condições. Aqui, analisei o expoente de escala da área foliar em relação à massa total de parcelas de amostra em plantas mundiais. Descobri que, à medida que a planta cresce, ela aloca menos recursos aos tecidos fotossintéticos do que o esperado pelo modelo WBE. Os resultados também mostram empiricamente que este expoente de escala varia significativamente para diferentes hábitos foliares da planta, classe taxonômica e região geográfica. Portanto, a estratégia da folha em resposta à pressão e restrição ambiental claramente desempenha um papel significativo.

Improving plant allometry by fusing forest models and remote sensing (FISCHER et al., 2019)

A alometria determina como a forma da árvore e a função são dimensionadas entre si, relacionadas por meio do tamanho. As relações alométricas ajudam a dimensionar processos da escala individual à global e constituem um componente central dos modelos de vegetação. Esperava-se que relacionamentos alométricos emergissem da teoria de otimização, mas isso não prevê dados empíricos de maneira adequada. Aqui, argumentamos que a fusão de dados de alta resolução, como os derivados da varredura a laser aerotransportada, com a modelagem florestal individual oferece uma visão sobre como o tamanho da planta contribui para os processos biogeoquímicos em grande escala. Revisamos os desafios no dimensionamento alométrico, como eles podem ser enfrentados por avanços na fusão de modelos de dados e como os modelos baseados em indivíduos podem servir como integradores de dados para modelos de vegetação globais dinâmicos.

The Influence of Ecosystem and Phylogeny on Tropical Tree Crown Size and Shape (SHENKIN et al., 2019)

Os tamanhos e formas das copas das árvores são de fundamental importância na ecologia, mas ainda é difícil compreender as forças que as determinam. Uma questão

fundamental que os ecologistas enfrentam é até que ponto os processos gerais e não específicos vs. processos ecológicos e dependentes do contexto são responsáveis pela formação das copas das árvores. Aqui, testamos esta questão pela primeira vez em diversos ecossistemas tropicais. Usando árvores de 20 parcelas variando em elevação, precipitação e tipo de ecossistema através dos paleo e neo-trópicos, testamos a relação entre as dimensões da copa e o tamanho da árvore. Ao analisar essas relações de escala entre gradientes ambientais, regiões biogeográficas e distância filogenética, estendemos as previsões da Teoria de Escala Metabólica (MST) para incluir como as pressões seletivas locais moldam a variação nas dimensões da coroa. Em todos os sites, encontramos forte concordância entre as tendências médias e as previsões MST para o dimensionamento do tamanho e forma da coroa, mas grande variação em torno da média. Enquanto o MST explicou aproximadamente metade da variação observada nas dimensões da copa das árvores, descobrimos que os preditores locais, do ecossistema e filogenéticos respondem pela metade da variação residual. A escala da copa não muda significativamente entre as regiões, mas muda entre os tipos de ecossistema, onde as copas das árvores de savana crescem mais rapidamente com a circunferência da árvore do que as copas das árvores da floresta. As coroas das leguminosas eram mais largas e volumosas do que as de outros taxa. Assim, embora o MST possa descrever com precisão a tendência central do tamanho da copa das árvores, as condições ecológicas locais e a história evolutiva parecem modificar a escala da forma da copa. É importante ressaltar que nossa extensão do MST incorporando essas diferenças é responsável pelos mecanismos que conduzem à variação na escala das dimensões da coroa nos trópicos. Apresentamos equações alométricas para a previsão das dimensões da copa em ecossistemas tropicais. Esses resultados são críticos ao dimensionar a função de árvores individuais para escalas espaciais maiores ou incorporar o tamanho e a forma das copas das árvores em modelos biogeoquímicos globais.

Testing allometric scaling relationships in plant roots (DENG et al., 2020)

Motivação: A teoria da escala metabólica prevê que a produtividade da planta e a biomassa dependem do tamanho. No entanto, essa teoria ainda não foi testada em raízes de plantas. **Métodos:** Neste estudo, testamos como a escala metabólica ocorre em plantas usando um conjunto de dados de raízes de plantas abrangente composto por 1.016 observações de habitats naturais. Geramos expoentes de escala metabólica por transformação logarítmica da produtividade da raiz versus biomassa. **Resultados:** Os resultados mostraram que os expoentes da escala metabólica da produtividade da raiz fina (< 2 mm de diâmetro) versus biomassa foram próximos a 1,0 para todos os tipos de ecossistemas e grupos funcionais. Os expoentes de escala diminuíram em raízes grossas (> 2 mm de diâmetro). **Conclusões:** Encontramos escamação metabólica isométrica em raízes finas, um órgão metabolicamente ativo semelhante a mudas ou mudas. Nossos resultados também indicam uma mudança na escala metabólica durante o desenvolvimento da planta. No

geral, nosso estudo apoia a ausência de qualquer expoente de escalonamento constante único unificado para relações de biomassa-metabolismo em plantas terrestres, especialmente para florestas com espécies lenhosas.

Effects of climate, biotic factors, and phylogeny on allometric relationships: testing the metabolic scaling theory in plantations and natural forests across China (SUN et al., 2020)

Motivação: A teoria do escalonamento metabólico (MST) ainda está em debate porque os expoentes alométricos observados frequentemente se desviam das previsões do MST e podem mudar significativamente dependendo do ambiente, filogenia e perturbação. Reunimos expoentes de escala publicados de literaturas para três relações alométricas ligadas à alocação de biomassa: diâmetro da biomassa da folha (L-D), diâmetro da biomassa do caule (S-D) e diâmetro da biomassa da raiz (R-D). Usamos dados de florestas naturais e plantações em toda a China para testar as seguintes hipóteses: 1) as relações alométricas das árvores apoiam as previsões de MST em larga escala; 2) os desvios observados das previsões do MST são causados pelo clima, fatores bióticos e / ou filogenia; 3) fatores abióticos e bióticos influenciam as relações alométricas em plantações e florestas naturais de forma diferente, e diferentes relações alométricas (ou seja, L-D, S-D e R-D) são afetadas de forma diferente. Relacionamos esses expoentes de escala ao gradiente climático geográfico, estágio sucessional, densidade de povoamento, forma e fenologia das folhas e filogenia. Usamos modelos de efeitos mistos para examinar os principais fatores que afetam as alometrias das árvores. Resultados: Em florestas naturais, os expoentes de escala S-D e R-D foram consistentes com as previsões do MST em florestas primárias, mas foram significativamente mais baixos em florestas secundárias. Ambos os expoentes de escala S-D e R-D em plantações tiveram um valor médio que caiu entre aqueles das florestas primárias e secundárias, apesar das plantações serem semelhantes em características de espécie e idade às florestas secundárias. Os expoentes SD e RD foram significativamente afetados por fatores que ainda não são considerados no MST, incluindo frio do inverno que explicou 2,76% – 3,24% das variações, estágio sucessional (7,91% – 8,20% das variações), densidade (um substituto para a competição, 5,86% – 8,54% das variações), e principalmente filogenia (45,86% – 56,64% das variações explicadas). No entanto, os expoentes de escala L-D estão de acordo com as previsões do MST em florestas primárias, secundárias e de plantação, e não foram explicados fortemente pela maioria dos fatores. Conclusão: MST só é aplicável a florestas primárias (estado estacionário), e clima, fatores bióticos e filogenia são as causas dos desvios observados de relações alométricas das previsões de MST. As práticas de manejo florestal em plantações têm forte influência na alometrias das árvores. A alometria L-D é mais fortemente controlada por restrições biofísicas do que as alometrias S-D e R-D, no entanto, os mecanismos por trás dessa diferença ainda precisam de exames adicionais.

Validation of demographic equilibrium theory against tree-size distri-

butions and biomass density in Amazonia (MOORE et al., 2020)

A previsão da resposta das florestas ao clima e às mudanças no uso da terra depende de modelos que podem simular a distribuição variável no tempo de diferentes tamanhos de árvores dentro de uma floresta - os chamados modelos demográficos florestais. Uma condição necessária para que tais modelos sejam confiáveis é que eles possam reproduzir as distribuições de tamanhos de árvores observadas em florestas inexistentes em todo o mundo. Em um estudo anterior, mostramos que a teoria do equilíbrio demográfico (DET) é capaz de ajustar as distribuições de diâmetro de árvore para florestas na América do Norte, usando um único parâmetro de ajuste específico do local (μ) que representa a razão da taxa de mortalidade para crescimento para uma árvore de tamanho de referência. Usamos uma forma de DET que assume que os perfis de tamanho de árvore estão em um estado estacionário resultante do equilíbrio entre uma taxa de mortalidade de árvore independente de tamanho e taxas de crescimento de árvore que variam como uma lei de potência do tamanho da árvore (medido pelo diâmetro do tronco ou biomassa). Neste estudo, testamos DET contra dados de ForestPlots para 124 locais em toda a Amazônia, ajustando, usando estimativa de máxima verossimilhança, aos dados de diâmetro de tronco medidos diretamente e também estimativas de biomassa derivadas de relações alométricas publicadas. Novamente, descobrimos que o DET se ajusta bem às distribuições de tamanho de árvore observadas, com os valores de melhor ajuste do expoente relacionando a taxa de crescimento à massa da árvore, dando uma média de $\phi = 0,71$ (0,31 para o diâmetro do tronco). Este achado é amplamente consistente com os expoentes de $\phi = 0,75$ ($\phi = 1/3$ para o diâmetro do tronco) previstos pela alometria da teoria da escala metabólica (MST). Os parâmetros ϕ e μ ajustados também mostram uma relação clara que é sugestiva de trocas de história de vida. Quando fixamos o valor MST de $\phi = 0,75$, descobrimos que os valores de melhor ajuste de μ agrupam-se em torno de 0,25 para o diâmetro do tronco, que é semelhante ao valor de melhor ajuste que encontramos para a América do Norte de 0,22. Isso sugere uma proporção preferencial ainda inexplicada de mortalidade para crescimento em florestas de tipos e locais muito diferentes.