

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

ABORDAGEM TEÓRICO-EXPERIMENTAL DAS
RELAÇÕES DE ESCALA E FRACTALIDADE: UMA
APLICAÇÃO DO MODELO “WBE” EM ÁREA DE
VÁRZEA DA FLORESTA AMAZÔNICA

ADRIANO PEREIRA GUILHERME

Orientadora: Prof^a Dr^a Iramaia Jorge Cabral De Paulo

Cuiabá, MT
Junho de 2017

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

ABORDAGEM TEÓRICO-EXPERIMENTAL DAS RELAÇÕES DE
ESCALA E FRACTALIDADE: UMA APLICAÇÃO DO MODELO
“WBE” EM ÁREA DE VÁRZEA DA FLORESTA AMAZÔNICA

ADRIANO PEREIRA GUILHERME

*Tese apresentada ao Programa de Pós-
graduação em Física Ambiental da
Universidade Federal de Mato Grosso,
como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutor em Física
Ambiental.*

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Iramaia Jorge Cabral De Paulo

Cuiabá, MT
Junho de 2017

Dados Internacionais de Catalogação na Fonte.

P436a Pereira Guilherme, Adriano.
ABORDAGEM TEÓRICO-EXPERIMENTAL DAS RELAÇÕES DE ESCALA
E FRACTALIDADE: UMA APLICAÇÃO DO MODELO “WBE” EM ÁREA DE
VÁRZEA DA FLORESTA AMAZÔNICA / Adriano Pereira Guilherme. -- 2017
100 f. : il. color. ; 30 cm.

Orientadora: Iramaia Jorge Cabral De Paulo.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Física,
Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental, Cuiabá, 2017.
Inclui bibliografia.

1. Fractais. 2. Alometria. 3. Amazônia. I. 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.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental

FOLHA DE APROVAÇÃO

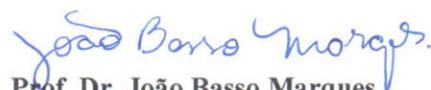
TÍTULO: ABORDAGEM TEÓRICO-EXPERIMENTAL DAS RELAÇÕES DE ESCALA E FRACTALIDADE: UMA APLICAÇÃO DO MODELO “WBE” EM ÁREA DE VÁRZEA DA FLORESTA AMAZÔNICA

AUTOR: ADRIANO PEREIRA GUILHERME

Tese de Doutorado defendida e aprovada em 06 de junho de 2017, pela comissão julgadora:



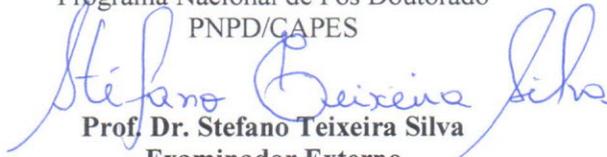
Prof. Dra. Iramaia Jorge Cabral de Paulo
Orientadora
Instituto de Física - UFMT



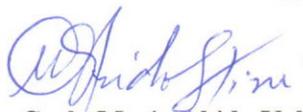
Prof. Dr. João Basso Marques
Examinador Interno
Programa Nacional de Pós Doutorado
PNPD/CAPES



Prof. Dr. Leone Francisco Amorim Curado
Examinador Interno
Instituto de Física - UFMT



Prof. Dr. Stefano Teixeira Silva
Examinador Externo
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia
de Mato Grosso – IFMT



Prof. Dra. Carla Maria Abido Valentini
Examinadora Externa
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Mato Grosso – IFMT

AGRADECIMENTOS

- Aos meus pais e familiares, por tudo;
- À minha esposa Ayane pelo apoio e companheirismo;
- À minha orientadora, Prof^a Dr^a Iramaia Jorge Cabral de Paulo, pelo estímulo constante e competente orientação;
- Ao meu amigo Deniz pelas importantes discussões e colaborações;
- A todos que colaboraram com o trabalho, especialmente aos colegas de UFAM, Magno e Prof^a Raquel, e ao meu ex-aluno Valcileo, pelo apoio durante as pesquisas;
- Ao meu amigo Lucas Rocha (Kogima), pela valiosa contribuição, mesmo distante.
- Aos demais colegas e professores do programa, pelo prazeroso convívio;
- À CAPES pelo apoio financeiro através Programa de Doutorado Interinstitucional (DINTER), convênio UFAM (receptora) e UFMT (promotora).

Nós somos uma maneira do Cosmos conhecer a si mesmo.

(Carl Sagan)

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	ix
LISTA DE SÍMBOLOS	x
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DA LITERATURA	4
2.1. ALOMETRIA	4
2.2. FRACTAIS	8
2.2.1. Dimensão Fractal	11
2.2.2. Fractais na Natureza	17
2.3. O MODELO DE WEST, BROWN E ENQUIST (WBE)	20
2.4. DEMAIS ESTUDOS SOBRE A GEOMETRIA DAS ÁRVORES	26
2.5. A FLORESTA AMAZÔNICA	29
3. MATERIAL E MÉTODOS	34
3.1. LOCALIZAÇÃO E DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	34
3.2. COLETA DE DADOS E DEMAIS PROCEDIMENTOS.....	35
3.3. ESTIMATIVA DA DIMENSÃO FRACTAL DOS GALHOS	42
4. RESULTADOS E DISCUSSÕES	43
4.1. CARACTERÍSTICAS DA VEGETAÇÃO NA ÁREA DE ESTUDO	43
4.2. DISTRIBUIÇÃO DE TRONCOS E GALHOS	44
4.3. ESTIMATIVA DA DIMENSÃO FRACTAL DOS GALHOS	46
4.4. FRACTALIDADE.....	47
4.5. VENAÇÃO DAS FOLHAS	50
4.6. AFINAL, POR QUE AS ÁRVORES SÃO COMO SÃO?	52
5. CONCLUSÕES	63
A1. A EVOLUÇÃO DAS PLANTAS	68
A2. A TEORIA UNIVERSAL DA ESTRATÉGIA ADAPTATIVA	82
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1	Resultado obtido por Brody (1934) ou “curva do rato ao elefante” 7
Figura 2.2	Desenho do movimento browniano feito por J. Perrin..... 10
Figura 2.3	Fractal ideal típico e fractal aproximado (samambaia) 11
Figura 2.4	Processo de construção do fractal Triângulo de Sierpinski 13
Figura 2.5	Processo de multiplicação de figuras auto-semelhantes..... 14
Figura 2.6	Processo de formação do <i>Conjunto de Koch</i> 15
Figura 2.7	O método da contagem de caixa para a estimativa da dimensão fractal do conjunto de Koch. 16
Figura 2.8	A Costa da Grã-Bretanha medida com várias “régua” distintas. 17
Figura 2.9	Auto-similaridade estatística no movimento browniano 18
Figura 2.10	Exemplos de fractais na Natureza 19
Figura 2.11	Exemplos ilustrativos de ramificação no modelo WBE..... 21
Figura 2.12	Árvore fractal ideal..... 25
Figura 2.13	Distribuição de frequência do número de galhos por diâmetro em três diferentes espécies e distribuição de frequência do número de indivíduos por diâmetro à altura do peito em várias regiões do planeta 26
Figura 2.14	Manuscrito de Leonardo da Vinci e simulação de design de Eloy..... 27
Figura 2.15	O design unifica o vivo e o inanimado. Delta do Rio Lena e pulmão.... 28
Figura 2.16	A Bioma Amazônia 29
Figura 2.17	Mata de igapó..... 31
Figura 2.18	Mata de várzea 32
Figura 2.19	Mata de terra firme 33
Figura 3.1	Local das coletas de dados (mapa) 35
Figura 3.2	Área de coleta de dados. Dia da coleta das espessuras dos troncos 36
Figura 3.3	Exemplar de <i>Inga alba</i> selecionado para análise 37
Figura 3.4	Um exemplo típico das ambiguidades que podem surgir na <i>Inga alba</i> . 38
Figura 3.5	<i>Inga alba</i> e suas muitas bifurcações..... 39
Figura 3.6	<i>Envireira</i> 40
Figura 4.1	Distribuição dos diâmetros dos troncos no quadrilátero de estudo 44
Figura 4.2	Distribuição dos diâmetros dos troncos numa área do cerrado em Minas Gerais 45
Figura 4.3	Expoentes da curva de ajuste para a distribuição de diâmetros dos

	troncos plotados com a latitude e com o número de espécies por sítio (dados de 227 locais espalhados pelos 6 continentes).	45
Figura 4.4	Distribuição dos diâmetros dos galhos – <i>Inga Alba</i> e <i>envireira</i>	46
Figura 4.5	Histograma e <i>box-plot</i> das relações entre diâmetros (β) e comprimentos (γ) na <i>Inga Alba</i>	46
Figura 4.6	Histograma e <i>box-plot</i> das relações entre diâmetros (β) e comprimentos (γ) na <i>envireira</i>	47
Figura 4.7	Folhas da <i>Inga alba</i> e <i>envireira</i>	51
Figura 4.8	Venação das folhas da <i>Inga alba</i> e <i>envireira</i>	51
Figura 4.9	Folhas esqueletizadas	52
Figura 4.10	Distribuição global da riqueza de espécies de palmeiras	54
Figura 4.11	Média de energia solar incidente no globo (soma anual e diária)	55
Figura 4.12	Varição máxima anual da temperatura média mensal de superfície.....	55
Figura 4.13	Relação entre altura e diâmetro (dap) de troncos para vários tipos de árvores	56
Figura 4.14	Árvores simuladas pelos modelos de Honda	57
Figura 4.15	Eficiência na captação de raios solares pelas coníferas	59
Figura 4.16	Exemplares do Pinheiro-manso (esq.) e da Araucária (dir.).....	59
Figura 4.17	(a) Rearranjo de galhos para reduzir o torque total em situações de perda de grandes galhos ou parte do tronco. (b) Regra de escala que garante maior resistência ao tronco em episódios de fortes ventos.	60
Figura 4.18	Vegetação natural na superfície do globo	61
Figura 4.19	Média da velocidade do vento sobre a água e sobre a terra	62
Figura 4.20	Alguns dos diversos formatos de ramificação nas árvores.....	62

LISTA DE TABELAS

Tabela 2.1	Generalização do processo de cópias geradas ao dobrar o lado (aresta) de uma figura	12
Tabela 2.2	Dimensões fractais aproximadas de diversas estruturas e processos naturais	19
Tabela 4.1	Breve estatística descritiva das relações entre diâmetros (β) e comprimentos (γ) de gerações subsequentes de galhos na espécie <i>Inga alba</i> e <i>envireira</i>	49
Tabela 4.2	Dimensões fractais estimadas da venação das folhas de quatro espécies distintas	52

LISTA DE SÍMBOLOS

M	Massa do organismo.
V	Volume do organismo.
S	Superfície do organismo.
L	Comprimento característico do organismo.
B	Taxa metabólica basal.
b	Expoente da lei de potência que relaciona taxa metabólica basal e massa.
d	Dimensão genérica (fractal ou não).
$N(\varepsilon)$	Número de hipercubos no processo de <i>box-counting</i> .
ε	Dimensão linear do hipercubo no <i>box-counting</i> .
k	Nível de ramificação de uma estrutura.
N	Número total de níveis de ramificação.
l_k	Comprimento do vaso no k -ésimo nível de ramificação.
r_k	Raio do vaso no k -ésimo nível de ramificação.
d_k	Diâmetro do vaso no k -ésimo nível de ramificação.
\bar{u}_k	Velocidade média de passagem de fluido no nível k .
\dot{Q}_k	Vazão de fluido no nível k .
n_k	Número de ramificações (vasos “filhos”) no nível k .
β_k	Razão entre diâmetros do galho “pai” (nível k) e galho “filho”.
γ_k	Razão entre comprimentos do galho “pai” (nível k) e galho “filho”.
V_f	Volume total de fluido transportado pela rede.
φ	Expoente na lei de potência da distribuição dos troncos.
dbh/dap	<i>Diameter at breast height</i> ou Diâmetro à altura do peito (do tronco).
\bar{x}	Valor médio (para β e γ).
S	Desvio padrão.
CV	Coefficiente de variação.
a_q	Amplitude interquartílica.

RESUMO

GUILHERME, A. P. Abordagem teórico-experimental das relações de escala e fractalidade: uma aplicação do modelo “WBE” em área de várzea da floresta amazônica. Cuiabá, 2017, 100f. Tese (Doutorado em Física Ambiental) – Instituto de Física, Universidade Federal de Mato Grosso.

No contexto de mudanças climáticas e ambientais, podemos perguntar como a Evolução agiu no sentido de otimizar a captação e distribuição de recursos nos seres vivos. Formas geométricas chamadas Fractais aparentemente estão presentes em inúmeras situações na natureza, parecendo ser um tipo de estrutura que leva a algum tipo de vantagem evolutiva. De forma geral, a geometria parece explicar grande parte do sucesso dos seres vivos, fato estudado pela Alometria. A justificativa de querer encontrar modelos que resultem em boas relações alométricas se dá pelo fato de tais relações permitirem, em tese, extrapolar as propriedades de plantas individuais ou de pequenas áreas florestais para a Floresta como um todo, suposição razoável devido à auto-similaridade presente na geometria fractal. Este trabalho busca responder às seguintes questões: 1) Há uma relação do tipo lei de potência (livre de escala) para a distribuição dos diâmetros dos troncos na área de estudo? E se há, existe semelhança com outros trabalhos na literatura (universalidade)? 2) Há uma relação semelhante com respeito à distribuição de diâmetros e comprimentos de galhos em algumas espécies nessa mesma área? Se há, existe semelhança com a distribuição dos troncos, de tal forma que possamos dizer que a árvore “imita” a floresta em que está contida? 3) Em que medida as suposições do modelo WBE são válidas para descrever as estruturas estudadas? 4) Por que as árvores têm os formatos que têm e qual o papel do padrão de ramificação? Usando como metodologia para a pesquisa a medida de troncos em uma área, de galhos para duas espécies (*Inga alba* e *Bocageopsis*), da análise de imagem para a venação de folhas e de revisão da literatura, foi possível responder parcialmente às questões levantadas: 1) Encontramos uma lei de potência na área de estudo, mas este comportamento não parece ser universal. 2) Há também uma lei de potência para o diâmetro dos galhos, mas não da mesma forma que os troncos. 3) Há graus variados de auto-similaridade, mas algum grau de fractalidade pode ser inferido. Existiu certa concordância entre os resultados e a previsão de certos parâmetros (β e γ), mas nada se pôde afirmar sobre a invariância dos capilares. 4) Muitos ajustes entre diferentes objetivos resultam na grande diversidade de formatos, embora a otimização na captação de radiação solar pareça preponderar.

Palavras-chave: Fractais, Alometria, Amazônia

ABSTRACT

GUILHERME, A. P. **Theoretical and experimental approach of scale relations and an application of the "WBE" model in floodplain area of the Amazon rainforest.** Cuiabá, 2017, 100p. Thesis (Doctorate in Environmental Physics) – Physics Institute, Federal University of Mato Grosso.

In the context of climate and environmental changes, we can ask how Evolution optimized the grasping and distribution of resources in living beings. Geometric shapes called fractals are apparently present in innumerable situations in nature, seeming to be a kind of structure that leads to some kind of evolutionary advantage. In general, geometry is considered to explain much of the success of living beings, a fact studied by Allometry. The reasons to find models that result in good allometric relationships is such that relations allow, in theory, to extrapolate the properties of individual plants or small forest areas to the Forest as a whole, a reasonable assumption due to the present self-similarity in fractal geometry. This thesis aims to study the following questions: 1) Is there a power-law (scale-free) relation for the distribution of trunk diameters in the study area? If affirmative, is there universality? 2) Is there a similar relationship with respect to the distribution of diameters and lengths of branches in some species in the same area? If so, is there similarity to the distribution of trunks? 3) What the extension of WBE model assumptions to validate the studied structures? 4) Why do trees have the formats they have and what is the role of the branching pattern? Using as a research methodology the measurement of tree branches of two species (*Inga alba* and *Bocageopsis*), from image analysis to leaf venation and literature review, it was possible to partially answer the questions raised: 1) We find a power law in the study area, but this behavior does not appear to be universal. 2) There is also a power law for the diameter of the branches, but not in the same way as the trunks. 3) There are varying degrees of self-similarity, but some degree of fractality can be inferred. There was some agreement between the results and the prediction of certain parameters (β and γ), but nothing could be said about the invariance of the capillaries. 4) Many adjustments between different objectives result in the great diversity of formats, although the optimization in the capture of solar radiation seems to prevail.

Keywords: Fractals, Allometry, Amazon

1. INTRODUÇÃO

Há décadas a humanidade tem se preocupado em intensidade crescente com o meio ambiente, muito embora de forma aparentemente insuficiente, como temos percebido pelos últimos relatórios do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC) (ONU, 2014). Apesar do tema ainda ser bastante controverso (MOLION, 2008), é evidente a grande importância de se compreender em maior profundidade os seres vivos, com bom destaque para o *design* e metabolismo de ecossistemas, pois são assuntos provavelmente ligados às dinâmicas climáticas nas mais diversas escalas.

Neste contexto, podemos nos perguntar: Como a Evolução, selecionando o organismos mais competitivos e adaptados ao longo de seus bilhões de anos, agiu no sentido de otimizar a captação e distribuição de recursos nos seres vivos? Como as plantas, por exemplo, evoluíram para buscar maximizar a captação de luz solar, água e nutrientes, ao mesmo tempo em que minimizam a energia gasta para distribuir seiva por todas as suas células? Uma hipótese bastante razoável seria supor que os formatos geométricos e relações que envolvem o metabolismo sejam parte da resposta a tais questões. Perguntas semelhantes podem ser feitas em relação aos animais.

Há um bom tempo essas questões vêm sendo levantadas, com respostas elaboradas e consistentes, embora ainda haja muito que responder. Formas geométricas chamadas Fractais, os quais serão mais detalhadamente explicados ao longo desta tese, aparentemente estão presentes em inúmeras situações na natureza, parecendo ser um tipo de estrutura que leva a algum tipo de vantagem evolutiva, o que não se aplica somente aos seres vivos (DAWKINS, 1986), pois certamente muitos já se perguntaram o que estaria por trás dos formatos característicos dos rios ou dos raios. Também já é conhecido o fato de que, a despeito das inúmeras diferenças entre os seres vivos, algumas relações envolvendo tamanho, massa e taxas metabólicas parecem seguir padrões aproximadamente universais. O estudo destas relações é um ramo da Biologia chamado Alometria. Ou seja, para compreender estes fenômenos de forma ampla, precisamos compreender as conexões entre Geometria, Biologia, Física e Química, em situações não idealizadas.

Desde o século XIX já se procurava relações alométricas (RUBNER, 1883, apud SCHMIDT-NIELSEN, 1984), com modelos rudimentares e leis empíricas. Mas em 1997, pesquisadores do *Santa Fé Institute*, no Novo México (EUA), propuseram um modelo geral (modelo WBE) para tentar explicar a origem das leis de potência que aparecem na natureza, em especial o curioso fato de existir uma Lei de Potência $3/4$ relacionando a taxa metabólica e a massa dos seres vivos, característica de praticamente todos os organismos estudados (WEST, 1997). O modelo assume que a energia gasta é a mínima possível e que os vasos terminais (ou capilares) são invariantes entre os organismos. Isto é, os menores vasos sanguíneos possuem tamanhos semelhantes tanto em um elefante quanto em um rato, por exemplo. Além disso, também é levantada a suposição de que a ramificação destes vasos possui um padrão fractal. Com estas hipóteses e um elegante procedimento matemático, foi possível chegar a relações próximas do obtido empiricamente. Iremos detalhar o modelo em um momento posterior.

A justificativa (na área da Física Ambiental) de querer encontrar modelos que resultem em boas relações alométricas se dá pelo fato de tais relações permitirem, em tese, extrapolar as propriedades de plantas individuais ou de pequenas áreas florestais para a Floresta como um todo, embasando futuros modelos mais precisos que podem ajudar a compreender e modelar fenômenos mais complexos como o Balanço de Energia da Floresta, dinâmicas microclimáticas, etc. Esta suposição é razoável, pois a geometria fractal (ou aproximadamente fractal) apresenta auto-similaridade e, uma vez que encontremos tais estruturas na geometria de árvores e galhos, é natural supor que a Floresta seja formada por “embriões fractais” de características semelhantes às suas próprias. O local estudado foi uma área de várzea (alagamentos sazonais) no centro da Floresta Amazônica, região de importância ímpar, principalmente do ponto de vista ecológico e climático.

Esta tese focou basicamente em aspectos geométricos, deixando as questões metabólicas para trabalhos futuros, salvo no que concerne a revisões bibliográficas. Como objetivo geral, buscou-se fazer uma abordagem das relações de escala e fractalidade com aplicação do modelo “WBE” em uma área de várzea da Floresta Amazônica. Especificamente, visamos responder da melhor maneira possível às

seguintes questões: 1) Há uma relação do tipo lei de potência (livre de escala) para a distribuição dos diâmetros dos troncos na área de estudo? E se há, existe semelhança com outros trabalhos na literatura (universalidade)? 2) Há uma relação semelhante com respeito à distribuição de diâmetros e comprimentos de galhos em algumas espécies nessa mesma área? Se há, existe semelhança com a distribuição dos troncos, de tal forma que possamos dizer que a árvore “imita” a floresta em que está contida? 3) Em que medida as suposições do modelo WBE são válidas para descrever as estruturas estudadas? 4) Por que as árvores têm os formatos que têm e qual o papel do padrão de ramificação? Esta última resposta exigiu, além dos poucos resultados aqui obtidos, uma vasta revisão de literatura, além de algumas conjecturas que podem ser elucidadas em trabalhos futuros.

2. REVISÃO DA LITERATURA

Neste capítulo veremos em maior profundidade os temas brevemente abordados no capítulo anterior. Em especial focaremos na Alometria, desde seus primórdios aos resultados mais recentes, nos Fractais e nos conceitos e métodos de cálculo das dimensões fractais, num dos principais modelos que explicam a origem das relações alométricas e, por fim, nos debruçaremos na descrição da Floresta Amazônica.

2.1 ALOMETRIA

Desde os antigos gregos, em especial na Escola Pitagórica, se afirmava que na Natureza a matemática, ou mais rigorosamente, os números permeavam todas as coisas. Aristóteles explica em seu *Corpus Aristotelicum* que

os denominados pitagóricos captaram por vez primeira as matemáticas e, além de desenvolvê-las, educados por elas, acreditaram que os princípios delas eram os princípios de todas as coisas. Como os números eram, por natureza, os princípios delas (...) e apareciam os números como primeiros em toda a natureza, pensaram que os elementos dos números eram os elementos de todas as coisas.

De certa forma podemos dizer que a Ciência nunca abandonou completamente a essência destas afirmações, e mesmo em ramos fora das ditas Ciências Exatas, se busca frequentemente relações matemáticas que expliquem, modelem, generalizem ou prevejam certos fenômenos. Esta é exatamente a situação que ocorre na Alometria.

Os seres vivos são diferentes entre si, profundamente diferentes, em vários aspectos. Poderíamos passar horas enumerando as diferenças entre um peixe e uma oliveira ou entre um cogumelo e um verme. Dentre as inúmeras distinções, uma das que mais chama a atenção é a diferença de tamanho e massa. Tomemos o exemplo de um pequeno micro-organismo, o qual terá massa da ordem de 10^{-13} g, e uma sequoia gigante (árvore nativa da América do Norte), com massa da ordem de 10^9 g. São espantosas 22 ordens de grandeza (BARTHOLOMEW, 1981). Provavelmente o tamanho é a principal característica dos seres vivos influenciando muito em seu estilo de sobrevivência. A vida evoluiu para esta imensa variedade de tamanhos,

possibilitando os seres vivos de se adaptarem aos mais diversos ambientes, cobrindo o planeta praticamente todo, no que hoje chamamos de Biosfera (DAWKINS, 2001).

No entanto, para que esta variação de tamanho ocorresse ao longo das gerações, suas estruturas básicas e funções orgânicas tiveram que se ajustar, a fim de compensar as mudanças geométricas. Um elefante, por exemplo, tem muito mais dificuldade de perder o calor produzido internamente do que um rato. Assim, a taxa metabólica e os mecanismos de refrigeração devem ser diferentes nestes dois animais. O ramo da biologia que estuda essas relações de escala é a Alometria.

Apesar da mudança de tamanho, algumas características estruturais, anatômicas e fisiológicas são razoavelmente invariantes nos seres vivos, fato este que pode ser descrito por relações matemáticas conhecidas como leis de escala ou leis de potência (BRODY, 1934). Estas leis aparecem frequentemente em fenômenos naturais, inclusive na Biologia, onde são habitualmente conhecidas como equações alométricas. Uma lei de potência é uma relação com a seguinte forma:

$$y(x) = ax^b \quad (2.1)$$

Onde y é a variável dependente, a é uma constante, x é a variável independente e b é o expoente de escala. A existência frequente deste tipo de relação na Natureza não é uma coincidência. Na realidade, este comportamento ocorre sempre que exista uma relação direta entre as taxas relativas de variação temporal entre as variáveis, ou seja:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} \propto \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} \quad (2.2)$$

Com simples procedimentos do cálculo diferencial e integral e um breve trabalho algébrico, chega-se facilmente em (2.1).

Embora tenhamos sugerido que o tamanho seja uma das principais características que diferencia os seres vivos, as formas muito diversificadas entre os diferentes organismos dificulta a caracterização por um comprimento linear característico, o que levou os estudiosos da Alometria, principalmente nos primórdios da teoria, a adotar a massa M como a variável independente mais comumente usada.

Já como variáveis dependentes, as possibilidades são muitas. Dentre as variáveis mais recorrentes na literatura (WEST, 1997) podemos citar o raio e comprimento da aorta, troncos e galhos, densidade de capilares, frequência cardíaca, tempo de vida, taxas metabólicas, duração de ciclos de respiração ou circulação, tempo para atingir a maturidade sexual, dentre muitas outras. Em tese, poderíamos procurar uma relação de escala para praticamente todas as características quantificáveis em um ser vivo.

Talvez as relações alométricas mais evidentes sejam as dependências de comprimento e superfície para objetos regulares simples (como no caso de uma esfera ou cubo). Nesta situação, podemos definir um comprimento característico L , uma superfície característica S e um volume característico V . Nesta simplificação (BARBOSA, 2007), em geral temos $S \sim L^2$ e $V \sim L^3$. Considerando a densidade ρ constante, obtemos $M \sim \rho V \sim L^3$, ou na forma da equação (2.1):

$$L = a_L M^{1/3} \quad \text{e} \quad S = a_S M^{2/3} \quad (2.3)$$

Onde as constantes dependerão da forma do objeto e das unidades utilizadas.

Com base nestas premissas, e já sabendo que a taxa metabólica basal¹ (B) dos animais seguia uma relação alométrica (fato conhecido desde o século XVII), o fisiologista alemão Max Rubner elaborou uma teoria que ficou conhecida como Lei de Rubner (RUBNER, 1883). Ele supôs que para os animais de sangue quente (homeotermos), a produção de calor pelo metabolismo deveria ser proporcional ao que se perde pela superfície. Sendo assim, ele propôs que $B \sim S \sim M^{2/3}$. Ele testou sua teoria experimentalmente, medindo a taxa metabólica basal em cães de vários tamanhos, chegando às seguintes conclusões: 1) A taxa metabólica específica (por unidade de massa) era maior em cães menores. Isso é razoável, visto que os cães menores têm a razão superfície/volume (S/V) maior. 2) A produção de calor por unidade de superfície era praticamente a mesma (em torno de 1000 kcal/m² por dia), independente do tamanho do cão. Tal resultado concorda com sua teoria de que $S/V \sim M^b$. A conclusão teórica de que $b = 2/3$ ficou conhecida como lei de superfície de Rubner e ficou incontestada por cerca de meio século.

¹ Taxa metabólica de organismos em repouso, ou seja, o gasto de energia, por unidade de tempo, apenas para manter as funções vitais.

Em 1932, o biólogo suíço Max Kleiber realizou um experimento semelhante ao de Rubner, porém com muitas outras espécies de mamíferos, com massas variando entre 0,15 a 679 kg. A partir de uma regressão linear em escala logarítmica, o expoente obtido por ele foi de 0,74 (KLEIBER, 1932). Este valor se aproxima muito mais de $3/4$, contrariando a lei de Rubner do expoente $2/3$. Dois anos depois, Brody e colaboradores (BRODY, 1934, apud SCHMIDT-NIELSEN, 1984) incluíram novas espécies na análise e chegaram à famosa “curva do rato ao elefante”, que pode ser vista na Figura (2.1), obtendo agora um expoente igual a 0,734, novamente se aproximando de $3/4$ mais do que de $2/3$.

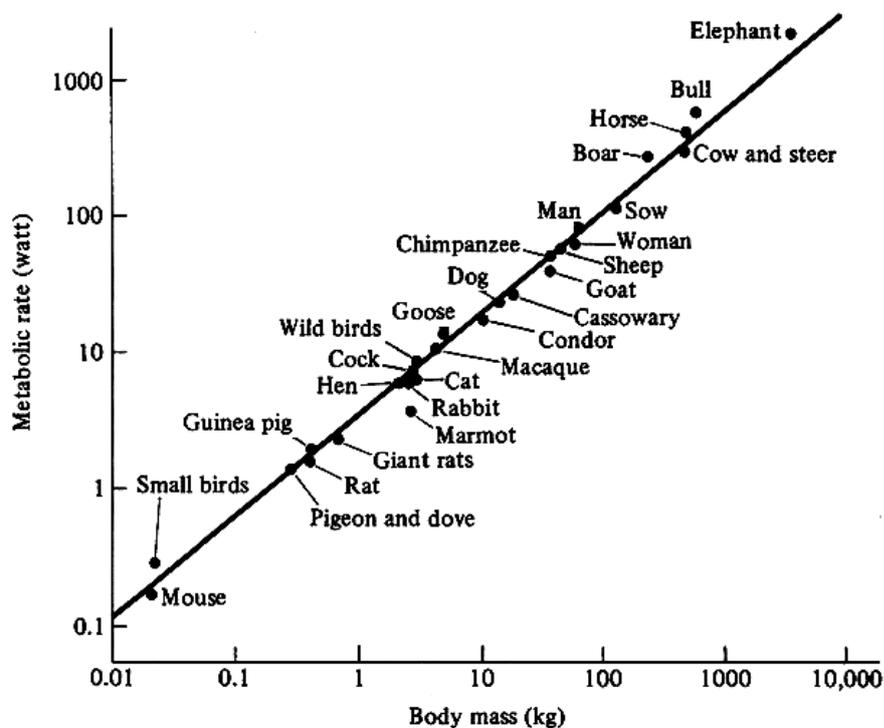


Figura 2.1: Resultado obtido por Brody (1934), incluindo os dados obtidos por Kleiber (1932). Esta curva, relacionando a taxa metabólica basal B (em *watts*) e a massa corporal do animal (em *kg*), ficou conhecida como a “curva do rato ao elefante”. A relação do tipo lei de potência é evidente (perceba a escala logarítmica). **FONTE:** Schmidt-Nielsen (1984)

Desde então muitos artigos foram publicados na área de Alometria, onde diversas características foram relacionadas com a massa corporal a partir de um expoente múltiplo de $1/4$. Dentre essas características estudadas, podemos citar a frequência cardíaca e respiratória, o raio da aorta, o tempo de circulação do sangue no sistema cardiovascular dos mamíferos, o tempo fisiológico e novamente a taxa

metabólica basal. Estes resultados podem ser obtidos nos livros de Peters (1983), Calder (1984) e Schmidt-Nielsen (1984).

Ao longo do século XX, muita literatura foi produzida (ver livros citados no parágrafo anterior) indicando que as relações alométricas, em especial com expoentes múltiplos de $1/4$, são abundantes na Natureza. Tais resultados eram em sua maioria empíricos e faltava um amparo teórico satisfatório para explicá-los, mas o debate não esfriou. Neste contexto, chamaremos a atenção para a visão de um grupo de cientistas do *Santa Fé Institute*, no Novo México. Em 1997, West, Brown e Enquist, (um físico e dois biólogos, respectivamente), propuseram um modelo interessante para explicar a origem das leis da Alometria. Dentre várias hipóteses, a principal era de que a distribuição de nutrientes era feita por uma estrutura ramificada que segue uma geometria conhecida por *fractal* (WEST, 1997). De fato, este tipo de estrutura parece estar profundamente presente na natureza. Este fenômeno é importante, e antes de entrar nos detalhes do desenvolvimento da teoria, vale a pena dedicar uma seção a ele.

2.2 FRACTAIS

Comentamos na seção anterior sobre a Escola Pitagórica, e podemos lembrar aqui que ela foi muito influente na criação da geometria, em especial na concepção dos sólidos platônicos. Desde então, a preocupação com as *formas* características da Natureza é constante, e, muito embora tenham existido grandes avanços no desenvolvimento da geometria, algumas questões começaram a ser elucidadas recentemente. Mas o fato é que não existe uma resposta única e concisa para a questão derradeira: “Qual a geometria da Natureza?” (MOREIRA, 2008).

Além dos mais de mil anos de predominância da visão aristotélica de mundo, o próprio Renascimento do século XVI e XVII parecia reforçar algumas concepções idealizadas da Natureza, enfatizando a “perfeição” da geometria Euclidiana, como podemos ver na citação de Sir Isaac Newton em seu famoso *Principia* (1686):

[...] a descrição de linhas retas e círculos, sobre as quais a geometria se funda, pertence à mecânica. [...] é a glória da geometria que de poucos princípios, tirados do nada, ela é capaz de produzir tantas coisas.

Mas a Natureza não parece sempre ter este comportamento tão regular e elegante. Quando olhamos uma pedra, uma árvore, um rio ou um animal qualquer, nos parece óbvio que os sólidos platônicos, com toda sua elegância matemática e sua beleza intrínseca, não são suficientes para descrevê-los. Até o movimento, até pouco tempo consagrados em suas belas trajetórias retas, elípticas ou parabólicas, muitas vezes toma formas tão erráticas que parece não haver mais regularidade alguma.

Um exemplo emblemático é o chamado *movimento browniano*, descoberto em 1827 pelo botânico escocês Robert Brown, o qual examinou ao microscópio o percurso de um grão de pólen (Figura 2.2). Esta observação ajudou a embasar experimentalmente a teoria atômica, pois poderia ser explicada pelo choque aleatório de átomos e moléculas no grão de pólen. Já em 1913, o grande físico francês Jean Baptiste Perrin, inspirado nas propostas teóricas de Einstein, sugere em seu livro *Les atomes*, que estas “curvas irregulares” e repletas de pontos não deriváveis poderiam ser utilizadas para modelar várias situações naturais que não possuíam ainda uma boa explicação (PERRIN, 1913 apud MOREIRA, 2008). Ele diz:

Aqueles que ouvem falar de curvas sem tangentes, ou de funções sem derivadas, pensam frequentemente que a natureza não apresenta tais complicações, e nem mesmo as sugere. O contrário, contudo, é verdadeiro, [...] Poderíamos encontrar situações nas quais o uso de uma função sem derivada fosse mais simples do que o de uma função que pudesse ser diferenciável. Quando isto ocorrer, o estudo matemático dos contínuos irregulares provará seu valor prático... Contudo, essa esperança é nada mais que um sonho, ainda.

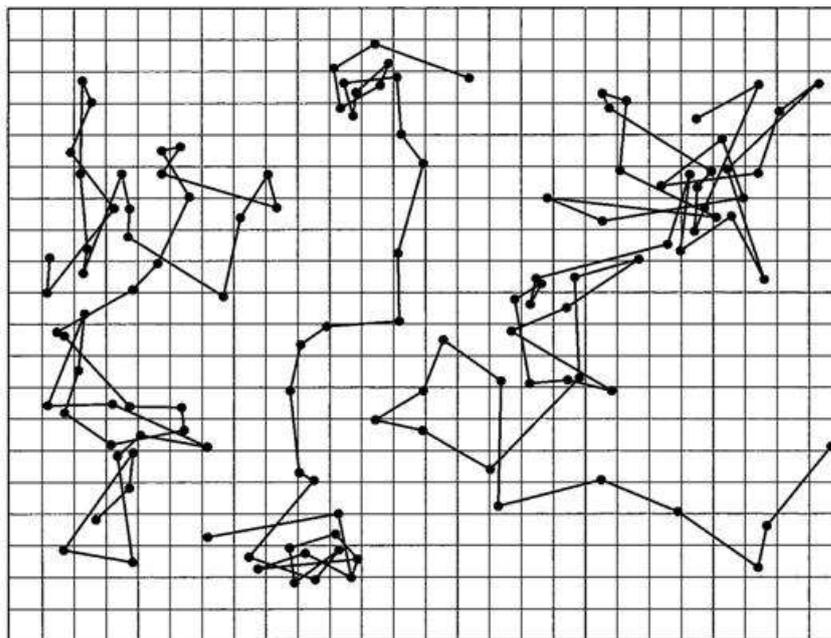


Figura 2.2: Desenho feito por J. Perrin ao observar a trajetória de um grão de pólen, repetindo o experimento de R. Brown. Esta é a imagem clássica do famoso *movimento browniano*. **FONTE:** Moreira (2008)

O sonho de Perrin começou a se tornar realidade com as ideias de um matemático, também cidadão francês (embora nascido na Polônia). Seu nome era Benoit Mandelbrot, e ele propôs uma nova geometria baseada em um *slogan* no mínimo interessante: “Nuvens não são esferas, montanhas não são cones, linhas costeiras não são círculos, cascas de árvores não são suaves nem o raio se propaga em linha reta” (MANDELBROT, 1983). É clara a contraposição feita aos pensadores anteriores que por tantos séculos idealizaram a geometria euclidiana, tão útil para descrever uma série de formas e fenômenos, mas certamente não os mais irregulares. Com essa perspectiva de Mandelbrot e outros colaboradores, a ideia dos fractais começou a surgir. Mas o que são e o que significam?

O termo “fractal” foi cunhado pelo próprio Mandelbrot e tem origem no radical *fractus*, do latim *frangere*, que significa *quebrar, produzir pedaços, fragmentar* (MANDELBROT, 1983). Embora o termo seja muito associado à irregularidade, os fractais possuem certas propriedades que são, digamos assim, uma certa “regularidade na irregularidade”. São elas (MOREIRA, 2008):

- 1) A auto-similaridade, que significa uma invariância do fractal mediante uma transformação de escala. Ou seja, em todo nível que olhamos, o fractal parece o mesmo (Figura 2.3(a)). A estrutura sempre se assemelha a uma de suas partes, indefinidamente. Evidente que na natureza isso tem um limite e a auto-similaridade não pode ser perfeita como também não pode acontecer numa quantidade infinita de mudanças de escalas (Figura 2.3(b)).

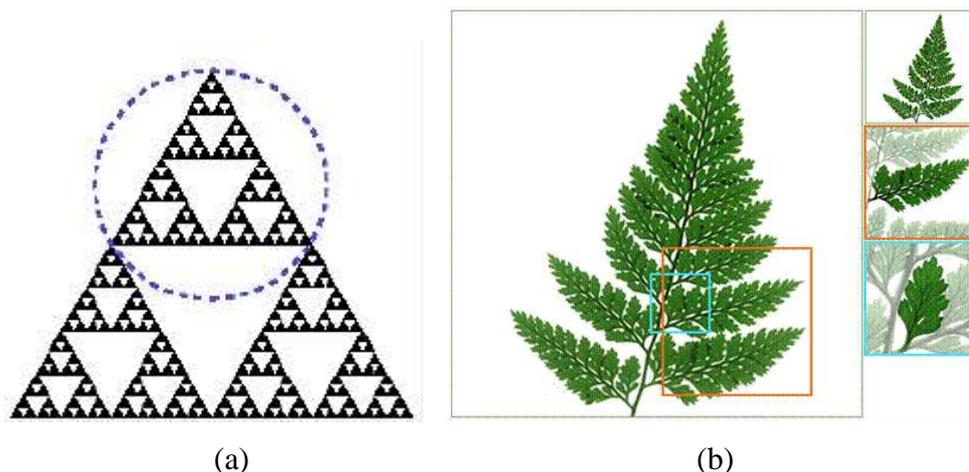


Figura 2.3: (a) Um fractal ideal típico, com auto-similaridade exata (limitada ao poder de resolução da imagem). (b) Uma ilustração de samambaia, onde a auto-similaridade é limitada, mas evidente. **FONTE:** https://en.wikipedia.org/wiki/Sierpinski_triangle e <https://catiaosorio.wordpress.com/tag/fractais-na-natureza>.

- 2) A grande irregularidade e não-suavidade da estrutura, com uma infinidade de pontos não-deriváveis e grande “fragmentação”. Esta é uma propriedade difícil de quantificar, e para isso precisamos da próxima característica.
- 3) Possuir uma dimensão não necessariamente inteira. É complicado entendermos essa característica com nossa visão simplista do conceito de *dimensão*. Então vamos nos delongar um pouco nesta questão.

2.2.1. Dimensão Fractal

O conceito de dimensão nos remete imediatamente à ideia de ponto, reta, plano e espaço, e suas respectivas dimensões espaciais (zero, uma, duas e três). Esta ideia pode estar associada à quantidade de informação (número de coordenadas) para se localizar um ponto qualquer no “espaço”. Na reta precisamos de uma (x), no plano de duas (x, y) e no espaço de três (x, y, z). Também podemos associar a dimensão ao

conceito de medida de comprimento. No entanto, para explicarmos a dimensão fractal, usaremos outra abordagem.

Tomemos como exemplo um segmento de reta de comprimento unitário. Dobrando seu comprimento, temos duas cópias idênticas do segmento original. Se agora tivermos um quadrado de lado unitário, ao dobrarmos seus lados, teremos quatro cópias do original. Se fizermos o mesmo procedimento com a aresta de um cubo unitário, teremos oito cópias do cubo, e assim por diante para qualquer hipercubo de d dimensões (Figura 2.4). Procurando uma fórmula empírica para determinarmos o número de cópias da figura original, chegamos à Tabela 2.1:

Figura	Dimensão	Nº de cópias
Segmento de reta	1	$2 = 2^1$
Quadrado	2	$4 = 2^2$
Cubo	3	$8 = 2^3$
Hipercubo qualquer	d	$n = 2^d$

Tabela 2.1: Generalização do processo de cópias geradas ao dobrar o lado (aresta) de uma figura.

No entanto, se fizermos o mesmo processo de duplicação da aresta com a Figura 2.4, a coisa fica um pouco diferente. Nesta perspectiva, vemos que o processo gerou, na primeira duplicação, três cópias idênticas, o que não confere nenhum valor inteiro para a dimensão d . Neste caso, teríamos que resolver a equação $3 = 2^d$ (aplicando logaritmos em ambos os lados), o que resultaria numa dimensão de valor $d \approx 1,58496...$. Esta dimensão não inteira é a principal característica dos fractais. Se continuarmos indefinidamente a duplicar as arestas desta figura para obtermos figuras auto-semelhantes, chegamos ao fractal conhecido como *Triângulo de Sierpinski*.

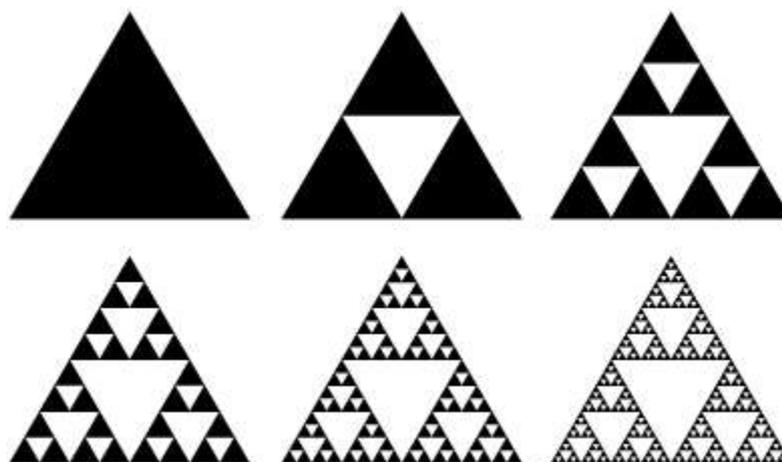


Figura 2.4: Processo de construção do fractal conhecido como Triângulo de Sierpinski. **FONTE:** <http://www.cplusplus.com/articles/LyTbqMoL/>.

Se procurarmos generalizar este processo de cálculo da dimensão, podemos chegar à Dimensão de Hausdorff-Hesicovitch. Para isso, vamos pensar em divisão (e não duplicação) das arestas. Seja um segmento de reta de comprimento L , subdividida em N comprimentos iguais de tamanho U (Figura 2.5). Claramente, $U = L/N$ ou $N = L/U$. Este é o número de cópias do segmento. No caso de um quadrado de lado L , a subdivisão de seu lado em n ($n=1, 2, 3, \dots$) partes de comprimento U resultará em N quadrados semelhantes. Agora podemos observar que o lado de cada quadrado menor terá o comprimento $U = L/\sqrt{N}$ ou $N = (L/U)^2$. De forma semelhante, para um cubo, teremos as arestas dos cubos menores com tamanho $U = L/\sqrt[3]{N}$ ou $N = (L/U)^3$ e, de forma geral, para um hipercubo, teremos $N = (L/U)^d$. Definiremos a dimensão, neste caso (SILVA, 2010) como:

$$d = \frac{\log N}{\log(L/U)} \quad (2.4)$$

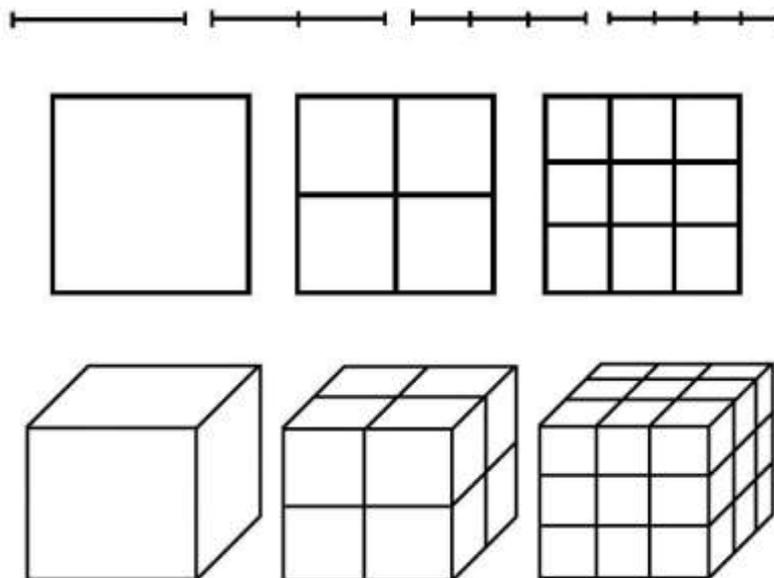


Figura 2.5: Processo de multiplicação de figuras auto-semelhantes para um segmento de reta, um quadrado e um cubo. Note que a aplicação da Equação 2.4, em qualquer situação, resulta nas dimensões d com valores 1, 2 e 3, respectivamente. **FONTE:** Silva (2010)

Podemos verificar facilmente a validade desta equação para, por exemplo, um cubo com arestas divididas em três partes. Neste caso, $U=L/3$ e $N=27$. Substituindo, teremos $d = \log 27 / \log [L / (L/3)] = \log 27 / \log 3 = 3$.

Numa outra ideia de dimensão, o matemático russo Andrei Kolmogorov introduziu a noção de *capacidade* para definir a dimensão de um conjunto (MOREIRA, 2008). Neste contexto, a dimensão mede o quanto o objeto considerado preenche o espaço em que está imerso. Como é a definição mais adequada para ser utilizada nos fractais, é muitas vezes conhecida como *dimensão fractal* e tem uma grande proximidade com a dimensão de Hausdorff. Matematicamente, ela é definida como:

$$d = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\log N(\varepsilon)}{\log(1/\varepsilon)} \quad (2.5)$$

Onde $N(\varepsilon)$ é o número mínimo de hipercubos elementares necessários para cobrir o conjunto considerado e ε é a dimensão linear de cada um desses hipercubos (MOREIRA, 2008). Para exemplificar, vamos calcular a dimensão fractal do *Conjunto de Koch*, mostrado na Figura 2.6. Podemos ver que a cada passo de “fractalização”, o número de cópias é quadruplicado, mas as figuras auto-semelhantes

têm apenas $1/3$ do comprimento da anterior. De forma geral, o número de cópias é 4^n , com cada cópia tendo comprimento igual a $(1/3)^n$ do original. Evidentemente, quando $\varepsilon \rightarrow 0$, $n \rightarrow \infty$, e a dimensão se torna:

$$d = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\log 4^n}{\log [1/(1/3)]^n} = \frac{\log 4}{\log 3} \quad (2.6)$$

Que resulta no valor aproximado de 1,26. Ou seja, um valor não inteiro, como presumido para um fractal típico.

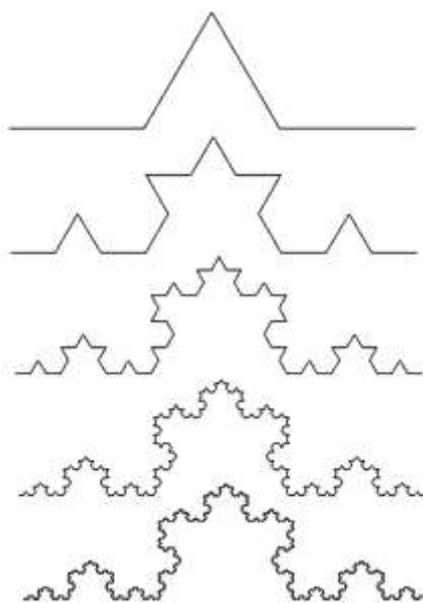


Figura 2.6: Processo de formação do *Conjunto de Koch*. **FONTE:** <http://www.fractalcurves.com/Turtle.html>.

Dada essa explanação sobre a dimensão de fractais, podemos nos questionar como calcular a dimensão para figuras reais, onde a auto-semelhança não é tão evidente e o cálculo analítico se torna inviável. Nestes casos, um método eficiente e que conserva a ideia de preenchimento do espaço dada por Kolmogorov é a *contagem de caixas*. A proposta é simples. Divide-se a área (ou volume) no qual o objeto está imerso em idênticos cubos elementares (“caixas”) de aresta ε . Conta-se o número N de caixas que contêm ao menos um ponto do objeto considerado. Isso é feito sucessivas vezes, com cubos de arestas cada vez menores, e ao fim se plota um gráfico de $\log N$ por $\log(1/\varepsilon)$. Quando a curva começa a ter um comportamento

retilíneo, a dimensão fractal é tomada como o coeficiente angular deste trecho. Pela limitação computacional, a dimensão fractal assim calculada pode apenas ser considerada uma estimativa, mas pode ser uma aproximação muito boa. Podemos ver um exemplo na Figura 2.7.

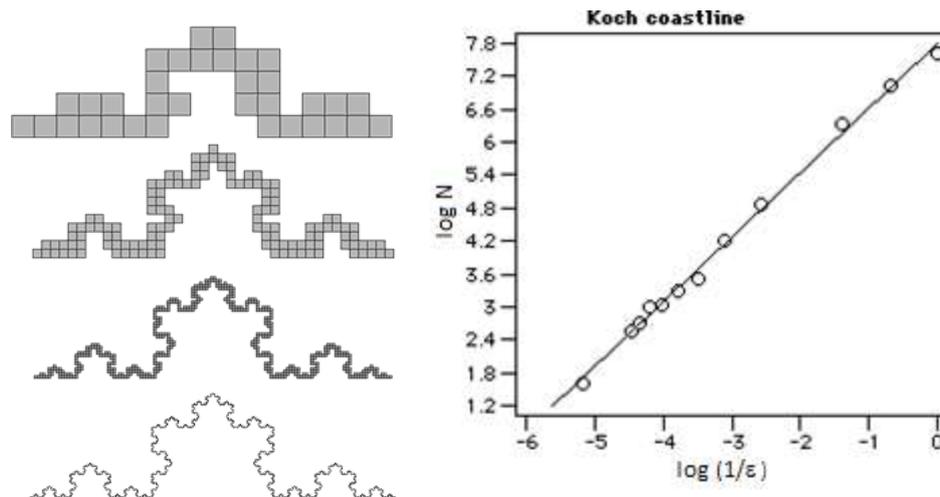


Figura 2.7: O método da contagem de caixa para a estimativa da dimensão fractal do conjunto de Koch. Aqui a estimativa resultou em $d = 1,18$, diferindo do resultado analítico (1,26) em apenas 6%.

FONTE:

<http://ckw.phys.ncku.edu.tw/public/pub/Notes/NonlinearPhysics/Web/Chaos/ChaosHypertext/hypertextbook.com/chaos/33.html>

Mas depois de tanto nos delongarmos na questão da dimensão fractal, é inevitável fazermos uma pergunta crucial: o que ela significa no caso dos fractais naturais? Vamos tentar elucidar a questão com outra questão, proposta por Mandelbrot em 1967. Ele escreveu um artigo cujo título começava com uma pergunta aparentemente simples: “Qual o comprimento da costa da Grã-Bretanha?” (MANDELBROT, 1967). Obviamente, se examinarmos a Figura 2.8, vamos notar que a resposta não é imediata e depende da “régua” utilizada, pois um litoral é, em geral, bastante irregular. Podemos pensar isso também em termos de ocupação do espaço e nas caixas como “réguas”. Se o lado das caixas (ε) diminui, o comprimento da costa $L(\varepsilon)$ vai aumentar segundo a relação $L(\varepsilon) \sim \varepsilon^{1-d}$ (MOREIRA, 2008), onde d é a dimensão fractal. Como ε deve ser pequeno (muito menor do que uma medida unitária adequada), o comprimento tende a crescer com a dimensão. De forma geral, um objeto fractal com maior dimensão fractal tende a ocupar mais o espaço que está

inserido, no sentido de ser mais irregular, mais recortado, mais *fragmentado*. Isso fica evidente na comparação entre as dimensões fractais das costas da Grã-Bretanha ($d=1,25$) e da Noruega ($d=1,52$), país conhecido por seus fiordes e litoral extremamente irregular. Podemos perceber esse significado também com base nos dados da Tabela 2.2. Ainda poderíamos dizer que a dimensão fractal pode ser entendida como uma medida da complexidade do objeto, embora esta afirmação deva ser feita com um grande cuidado. Aliás, cabe aqui um alerta. Embora significativa, a dimensão fractal não carrega em si, ao menos não de forma automática e evidente, informações precisas sobre as características ou processos físicos que levaram as estruturas a tomarem determinadas formas ou preferirem dinâmicas particulares. Em suma, embora possa ter importância em algumas situações, como veremos adiante, uma boa estimativa da dimensão fractal não é o objetivo final ou o “santo graal” da ciência dos fractais.



Figura 2.8: A Costa da Grã-Bretanha medida com várias “régua” distintas (as arestas dos quadrados). A medida será mais precisa quanto menor o tamanho das caixas. **FONTE:** <http://kyrcha.info/2013/04/18/tutorials-calculating-the-fractal-dimension-of-the-greek-coastline-1-25/>

2.2.2 Fractais na Natureza

Nas seções anteriores já nos antecipamos ao dizer que a geometria fractal está abundantemente presente na Natureza. Agora vamos apenas reforçar essa constatação com alguns exemplos e aplicações da ciência dos fractais em situações

reais. Iniciaremos falando novamente do movimento browniano. Antes apenas sugerimos que o movimento era errático, com curvas nada suaves. Mas talvez o mais interessante seja que, em uma grande variedade de escalas, essas trajetórias são auto-selhantes (Figura 2.9). Se olharmos trechos do movimento com um poder de resolução progressivamente maior, vemos uma aparente repetição do estilo de movimento. Obviamente não é uma repetição exata, mas as características gerais são preservadas.

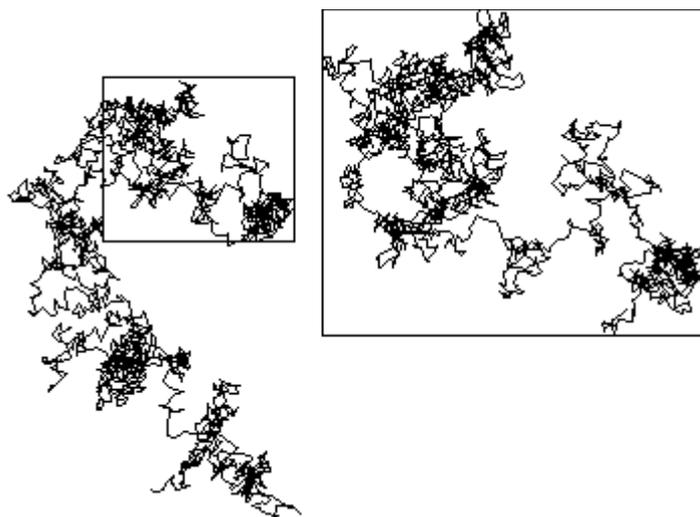


Figura 2.9: Auto-similaridade estatística no movimento browniano. **FONTE:** <https://goo.gl/ypW1Ta>

Uma recente aplicação dos fractais tem sido utilizada na oncologia (KLEIN, 2013), onde a dimensão fractal de interfaces entre tecidos ou do crescimento de células tumorais pode indicar câncer ou até mesmo inferir a agressividade desse câncer. Mais relacionado com a temática desta tese está os já conhecidos padrões fractais na ramificação e vascularização de plantas e animais. Na Figura 2.10 fica evidente como essa geometria é predominante em algumas estruturas, como os pulmões ou o os galhos de algumas espécies. O motivo para estas estruturas adotarem este padrão será discutido mais adiante. Enfim, poderíamos nos dedicar a várias páginas com exemplos e imagens de fractais na Natureza, mas seremos concisos e deixaremos apenas uma tabela com algumas informações interessantes de estruturas e fenômenos deste tipo (Tabela 2.2).

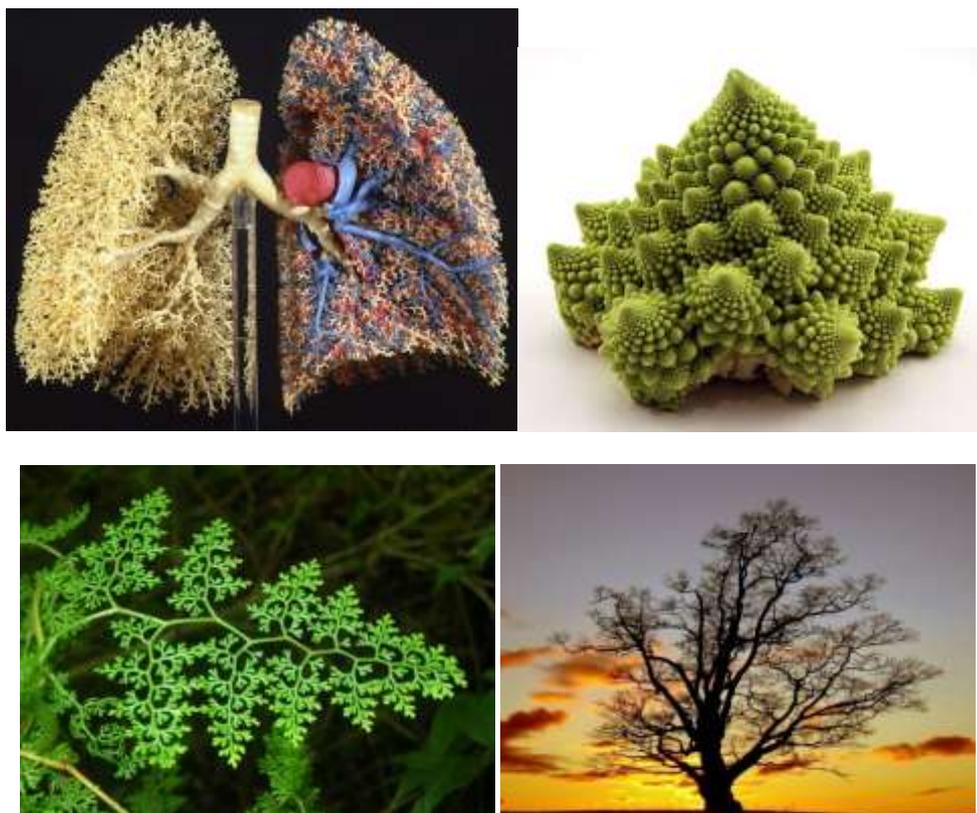


Figura 2.10: Exemplos de fractais na Natureza. Respectivamente: a estrutura de ramificação dos alvéolos pulmonares e vasos sanguíneos num modelo de pulmão humano; o brócolis romanesco; uma folha de um tipo de samambaia e uma árvore com galhos ramificados em padrão auto-semelhante.

FONTE: <https://thereisnocavalry.wordpress.com/2012/08/09/fractals-in-nature/>

ÁREA	SISTEMA	DIMENSÃO FRACTAL
Biologia	Olho humano	~1,7
	Pulmão	~2,2
	Cérebro dos mamíferos	~2,6
	Ramificação de plantas	~2,2 a 2,8
	Proteínas	~1,6 a 2,4
	Colônias de fungos e bactérias	~1,4 (borda) e ~1,9 (massa)
Geociências	Linhas costeiras	~1,2 a 1,4
	Contornos topográficos de montanhas	~1,1 a 1,3
	Rochas fragmentadas	~2,1 a 2,6
Cosmologia	Distribuição das galáxias no Universo	~1,2
Demais Estruturas	Nuvens (projeção do perímetro)	~1,35
	Aglomerados de metais em catodos	~2,43

Tabela 2.2: Dimensões fractais aproximadas de diversas estruturas e processos naturais. Perceba que maiores valores de d estão relacionados à maior fragmentação (*fractalidade*²) ou, ao menos aparentemente, à maior complexidade. **FONTE:** Moreira (2010)

² Embora seja um neologismo, em virtude do uso corrente, usaremos o termo “fractalidade” sem aspas ou qualquer outra forma de destaque.

2.3 O MODELO DE WEST, BROWN E ENQUIST (WBE)

Chegou o momento de juntarmos o conteúdo das duas seções anteriores. As relações alométricas e a geometria fractal de uma série de estruturas naturais são um fato, como já mostrado. A seleção natural, com quatro bilhões de anos para agir, sendo aproximadamente 500 milhões apenas para moldar os organismos multicelulares, certamente deve tê-los levado (e continua levando) por caminhos que otimizassem suas capacidades de captar e distribuir recursos. Assim, um modelo que leve em consideração todos esses fatores, talvez pudesse explicar os valores típicos de expoentes alométricos. Foi o que fizeram, em 1997, os pesquisadores Geoffrey B. West, James H. Brown e Brian J. Enquist, quando propuseram um modelo explicando a origem dos expoentes múltiplos de $1/4$ nas relações de alometria. Para isso, três suposições básicas foram consideradas verdadeiras (WEST, 1997):

- 1) A rede de distribuição de nutrientes nos organismos mais complexos segue um padrão de ramificação fractal, de tal forma que preencha todo o volume do mesmo.
- 2) As grandezas (como espessura e comprimento) relacionadas à última ramificação da rede, conhecidos por vasos capilares, são invariantes em relação à massa e à espécie.
- 3) A rede de distribuição foi aperfeiçoada por seleção natural de tal forma que o transporte de recursos gasta o mínimo de energia possível. Em outras palavras, a impedância (resistência ao transporte dos fluidos como sangue e seiva) é minimizada.

Essas hipóteses são razoáveis em um grande número de situações. Como já visto, as redes de distribuição de nutrientes parecem seguir padrões fractais na sua ramificação, o que é evidenciado na literatura (PETERS, 1983 e NIELSEN, 1984). Isso faz sentido, pois todas as partes do organismo, inclusive as menores, precisam ser alcançadas pela rede. Além disso, embora os organismos sejam muito diferentes em tamanho, suas células possuem dimensões semelhantes e independentes da massa (NIELSEN, 1984), o que faz com que os capilares também sejam invariantes. Por fim, a hipótese da otimização da energia é natural, pois a corrida por sobrevivência

entre as espécies tende a gerar contínuos processos de seleção dos mais aptos e eficientes.

Vamos considerar o modelo (WEST, 1997) baseado numa estrutura de sucessivas ramificações de “tubos” sucessivamente menores (Figura 2.11C), iniciando pelo maior, como na Figura 2.11A. Em tese, essa ideia pode ser estendida ao mecanismo de distribuição de nutrientes em plantas (Figura 2.11B), talvez de maneira até mais adequada, dada a quase inelasticidade dos vasos em vegetais lenhosos. Por conveniência, usaremos os termos típicos do sistema circulatório em mamíferos, como aorta (maior vaso), artérias e capilares (últimos e menores vasos). Alguns parâmetros importantes para o desenvolvimento do modelo estão ilustrados na Figura 2.11D.

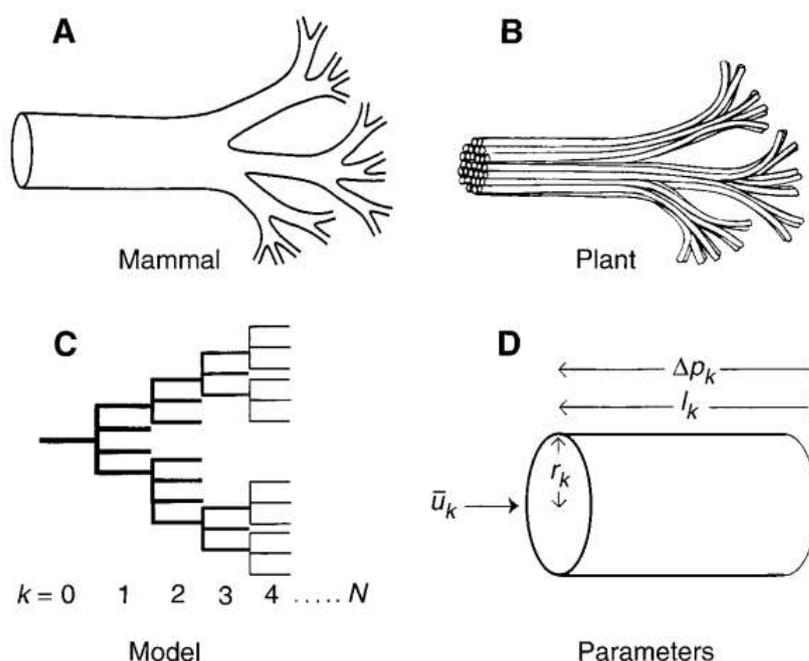


Figura 2.11: (A) Exemplos ilustrativos de ramificações no sistema circulatório de mamíferos e (B) plantas. (C) O esquema geral do modelo de WBE e (D) os parâmetros de cada vaso. **FONTE:** West, et al (1997).

A rede se inicia a partir da aorta (nível 0), a qual se ramifica num processo repetido N vezes, num padrão fractal de cópias auto-semelhantes, até atingir o último nível, o dos capilares. Num nível k qualquer, cada vaso terá um comprimento l_k , raio r_k e velocidade média de passagem de fluido (sangue ou seiva, por exemplo) \bar{u}_k . Assim, a vazão de fluido por cada vaso será $\dot{Q}_k = \pi r_k^2 \bar{u}_k$. Cada vaso se ramifica em

n_k vasos “filhos”, o que nos leva ao número total de vasos no k -ésimo nível de ramificação $N_k = n_0 n_1 \dots n_k$. Considerando o fluido incompressível, a sua vazão deve se conservar, de tal forma que

$$\dot{Q}_0 = N_k \dot{Q}_k = N_c \dot{Q}_c = N_c \pi r_c^2 \bar{u}_c \quad (2.7)$$

Onde o índice c se refere aos capilares. Conforme nossa segunda hipótese, as variáveis relativas aos capilares são invariantes com a massa M , de tal forma que o produto $\pi r_c^2 \bar{u}_c$ deve ser aproximadamente constante. Isso implica que o fluxo de sangue na aorta será proporcional ao número de capilares do organismo: $\dot{Q}_0 \propto N_c$.

Como todos os nutrientes e oxigênio necessários para o metabolismo são transportados pelo fluido, é natural supor que a taxa metabólica seja proporcional ao fluxo na aorta, ou seja, $B \propto \dot{Q}_0$. Também é natural supor que o número total de capilares seja proporcional a alguma potência da massa. Logo, $B \propto \dot{Q}_0 \propto N_c = n_0 n_1 \dots n_N \propto M^b$.

Iremos agora introduzir os fatores $\beta_k \equiv r_{k+1}/r_k$ e $\gamma_k \equiv l_{k+1}/l_k$, os quais relacionam os raios e comprimentos dos vasos “filhos” com os vasos “pais”. A hipótese de auto-semelhança pura nos diz que ambos são independentes do nível, ou seja, $\beta_k = \beta$, $\gamma_k = \gamma$ e $n_k = n$. A veracidade dessa hipótese é uma das mais facilmente testáveis do modelo. Também é fácil notar um crescimento em proporção geométrica do número de ramificações, de tal forma que $N_k = n^k \rightarrow N_c = n^N$. Assim, $n^N \propto M^b$, o que resulta em

$$b = \frac{N \ln n}{\ln(M/M_0)} \quad (2.8)$$

Onde M_0 é um fator de normalização. Se isolarmos N nesta equação, é possível perceber que mesmo um animal muito grande não terá tantos níveis de ramificação a mais que animais pequenos, pois o número de níveis varia com o logaritmo de M .

Com algum trabalho algébrico e aproximações adequadas, usando $r_k = \beta^{-(N-k)} r_c$ e $l_k = \gamma^{-(N-k)} l_c$ e também a invariância das dimensões dos capilares, é possível mostrar que o volume total de fluido transportado pela rede é

$$V_f = \sum_{k=0}^N N_k V_k = \sum_{k=0}^N n^k \pi r_k^2 l_k \sim (\gamma \beta^2)^{-N} \quad (2.9)$$

Considerando que $V_f \sim M$, a equação 2.8 se transforma em

$$b = -\frac{\ln n}{\ln(\gamma \beta^2)} \quad (2.10)$$

Que é justamente o principal objetivo do modelo. É preciso agora calcular as quantidades γ e β como funções de n .

Para que a rede seja eficiente em termos de distribuição de nutrientes, garantindo que todas as células fiquem próximas a algum capilar, ela deve preencher todo o espaço do organismo. Assim, a ramificação ocorre de tal forma que um grupo de células servidas por um capilar forme o que se chama de *volume de serviço*, simplificada para uma esfera com raio igual ao comprimento do capilar. A hipótese fractal afirma que deve haver conservação do volume ocupado de uma geração (nível) para a outra, ou seja:

$$\frac{4\pi}{3} \left(\frac{l_k}{2}\right)^3 N_k = \frac{4\pi}{3} \left(\frac{l_{k+1}}{2}\right)^3 N_{k+1} = cte \quad (2.9)$$

O que nos dá prontamente que $\gamma = n_k^{-1/3} = n^{-1/3}$. A razão β pode ser encontrada se supormos que a ramificação da rede conserva a área total de passagem de fluido, $\pi r_k^2 = n \pi r_{k+1}^2$. Isto implica que $\beta = n^{-1/2}$, o que nos permite finalmente chegar em

$$b = 3/4 \quad (2.11)$$

Resultado este que nos dá o valor encontrado por Kleiber e Brody.

Façamos aqui uma consideração importante. Usamos apenas as duas primeiras hipóteses do modelo, e não provamos que os resultados acima são provenientes da minimização da energia. De fato, os próprios autores, usando técnicas de minimização por multiplicadores de Lagrange, não obtiveram o mesmo

resultado para β ao minimizar a impedância³ (WEST, 1997). Isso gerou uma série de críticas ao modelo (KOZŁOWSKI, 2004), gerando respostas dos criadores (BROWN, 2005). Foram também feitas sugestões de flexibilização das hipóteses do modelo (RAMPAL, 2006) e abordagens matemáticas mais elaboradas (BARBOSA, 2007). West, Brown e Enquist também propuseram uma explicação para a abundância de expoentes múltiplos de 1/4 nas relações alométricas com base geométrica, argumentando que a Seleção Natural tende a maximizar a capacidade metabólica e as superfícies de trocas de nutrientes (vasos, intestinos, pulmões, etc) ao passo que minimiza as distâncias de percurso de fluidos (WEST, 1999). Toda esta polêmica envolvendo o modelo nos faz concluir serem necessários mais estudos para comprovar sua validade ou seu limite de validade, incluindo a veracidade das premissas básicas.

Apesar das críticas, West, Brown e Enquist continuaram a trabalhar com relações de escala e propuseram outra teoria, desta vez para a dinâmica e estrutura de uma floresta (WEST, 2009). Neste trabalho, eles procuraram testar a hipótese de que a distribuição dos diâmetros dos troncos numa área de floresta tem um formato semelhante à distribuição dos diâmetros dos galhos em uma única árvore desta área. Ou seja, a premissa é de que os indivíduos (plantas) pertencentes a um bioma são partes auto-semelhantes do bioma como um todo (“a árvore é a floresta”). De forma mais específica, a ideia foi mostrar que existe uma lei de potência relacionando o número de indivíduos (ou galhos) N com o diâmetro d destes indivíduos (ou galhos) de tal forma que

$$N = N_0 d^\varphi \quad (2.12)$$

Onde N_0 é um fator de normalização e o expoente φ deveria ser próximo, tanto na distribuição de troncos quanto na de galhos (no mesmo bioma).

Os argumentos para lançar a hipótese de que a distribuição dos diâmetros dos troncos segue uma lei de potência (WEST, 2001) é uma ideia reforçada por boa quantidade de estudos disponíveis na literatura, como veremos nos resultados e

³ A minimização da impedância total da rede, $Z = \sum Z_k / N_k = \sum 8\eta l_k / \pi r_k^4 N_k$, resulta em $\beta_k = n_k^{-1/3}$, não sendo possível obter o expoente b . A demonstração deste resultado pode ser encontrada em BARBOSA, 2007 (p.30).

discussões. Para o caso dos galhos de uma única árvore, se supormos que a mesma é idealmente fractal (Fig. 2.12) e que a área é preservada, podemos deduzir como o número de galhos N_k em cada geração se relaciona com o raio r_k e com o comprimento l_k .

Vamos primeiro supor que a área de secção é preservada a cada geração, de tal forma que a área de secção do tronco é igual em qualquer geração: $\pi r_0^2 = n\pi r_1^2 = \dots = n^k \pi r_k^2$. Como $N_k = n^k$, segue que $N_k = r_0^2 r_k^{-2}$ ou:

$$N_k \propto r_k^{-2} \quad (2.13)$$

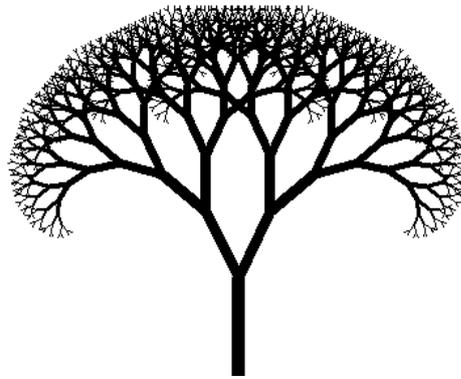


Figura 2.12: Árvore fractal ideal. Note que o número de galhos na k -ésima geração é dada por $N_k = n^k$ (neste desenho, $n = 2$), onde $k = 0$ é o tronco.

De forma similar, se notarmos que o comprimento de um galho na k -ésima geração é $l_k = \gamma^k l_0$ e lembrarmos que $\gamma = n^{-1/3} \rightarrow n = \gamma^{-3}$, então $N_k = \gamma^{-3k}$, o que resulta em $N_k = l_0^3 l_k^{-3}$ ou :

$$N_k \propto l_k^{-3} \quad (2.14)$$

De fato, os resultados aparentemente se aproximaram dessa ideia (WEST, 2009), e a distribuição dos diâmetros de galhos de várias espécies (em uma floresta) e a distribuição dos diâmetros de troncos (em várias regiões do planeta) mostraram uma dependência do tipo lei de potência com o expoente girando em torno de $-2,0$ a $-2,1$ (Figura 2.13). Este também é um dos pontos mais facilmente testáveis da teoria e que precisa ser bem evidenciado, pois a validade desta hipótese nos permitiria, por exemplo, extrapolar conclusões de estudos feitos com poucos indivíduos (ou até mesmo um) para tirar conclusões sobre uma floresta inteira.

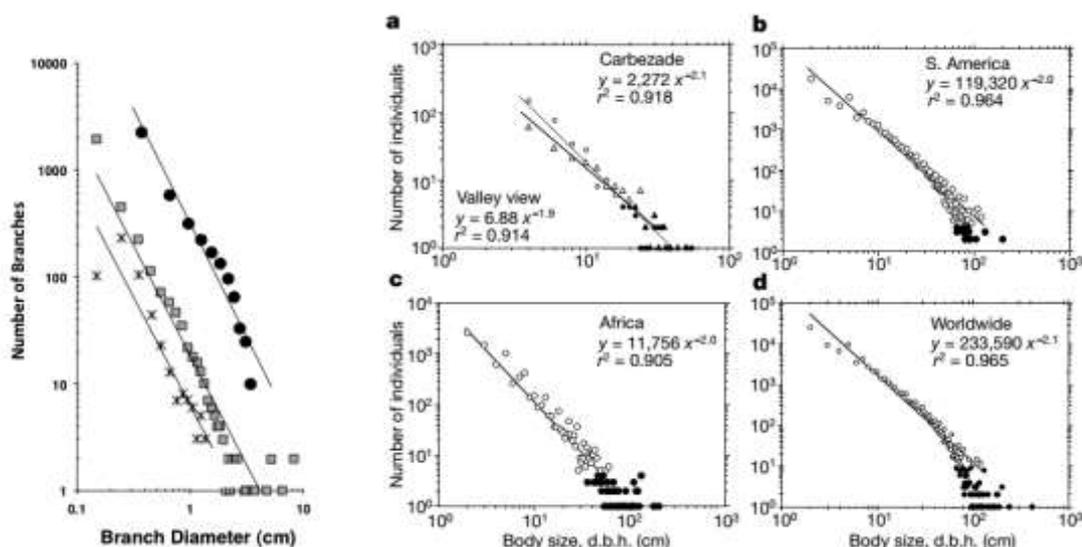


Figura 2.13: Esq.: Distribuição de frequência do número de galhos por diâmetro em três diferentes espécies, com expoentes -2,13 (círculos), -2,03 (estrelas) e -2,05 (quadrados). **FONTE:** West, et al (2009). Dir.: Distribuição de frequência do número de indivíduos por diâmetro à altura do peito (*diameter at breast height: d.b.h.*) em várias áreas florestais ao redor do planeta **FONTE:** Enquist (2001)

2.4 DEMAIS ESTUDOS SOBRE A GEOMETRIA DAS ÁRVORES

Embora este trabalho se proponha principalmente a estudar e testar algumas hipóteses da teoria de WBE, uma preocupação ainda maior consiste em entender mais a fundo o “porquê” das árvores serem como são.

Leonardo da Vinci já procurava leis e padrões acerca do formato das árvores, e, a partir de alguma análise (Fig. 2.14a), sugeriu que “todos os galhos de uma árvore, em todos os níveis de alturas, quando colocados juntos, são iguais ao tronco em largura” (RICHTER, 1970). Esta é basicamente a hipótese de que a área de secção dos galhos se preserva, não importa a geração. É importante ressaltar que essa não é automaticamente a preservação de área que usamos anteriormente nas deduções do expoente b , pois aqui estamos falando em espessura de galhos e não em vasos de condução, muito embora seja razoável supor uma proporcionalidade entre estas duas quantidades. Em 2011, Christophe Eloy propôs que a “Lei de Leonardo” era uma consequência da melhor distribuição de estresse mecânico em ocasiões de fortes ventos, o que resultava em uma menor probabilidade de fratura em troncos e galhos de primeiras gerações (ELOY, 2011), dando mais chance de recuperação.

Eloy argumenta, entre outras coisas, que o tecido de condução no interior dos galhos pode ser de apenas ~5% em alguns casos, o que reforça a ideia da proeminência da importância estrutural na geometria das árvores. De fato, suas modelagens resultaram em *designs* muito semelhantes a árvores verdadeiras (fig. 2.14b).

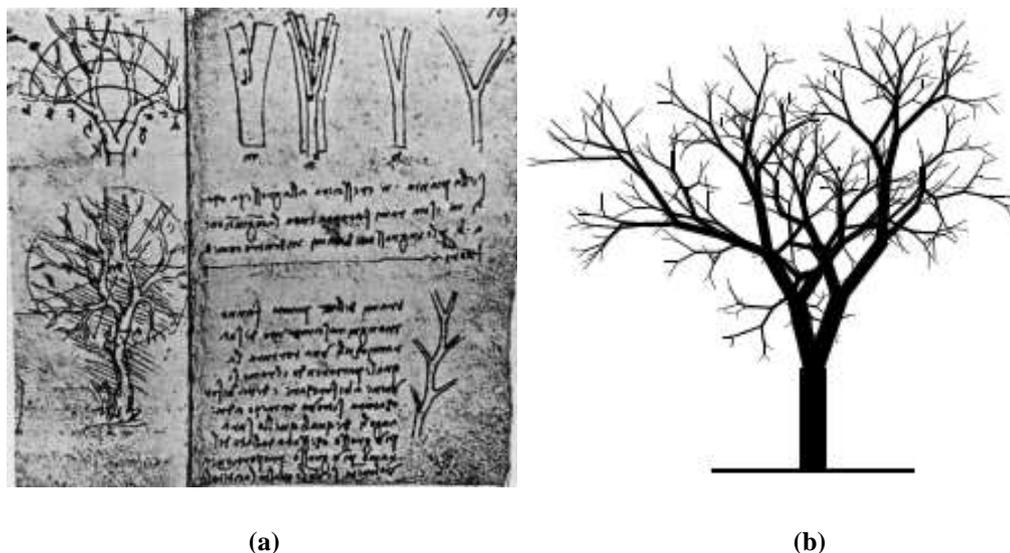


Figura 2.14: (a) Manuscrito de Leonardo da Vinci em que ele propõe a preservação da área. **FONTE:** RICHTER, 1970. (b) Simulação de *design* de árvore feita por Eloy. **FONTE:** ELOY, 2011.

Outra abordagem, mais ambiciosa, surgiu em 1996, um ano antes do famoso artigo de WBE. Trata-se da Teoria Constructal (*Constructal Theory*) de Adrian Bejan. Esta teoria chega a propor uma reformulação na Termodinâmica, com o enunciado de uma nova Lei:

“Para um sistema finito que persiste no tempo (que vive), este deve evoluir de tal forma que permita maior acesso às correntes que fluem através dele”. (BEJAN, 1997)

Este enunciado não necessariamente se refere apenas a seres vivos, mas a quaisquer sistemas que evoluem, ou seja, que não estão em equilíbrio termodinâmico. De maneira geral, esta teoria foca-se no *design* das estruturas, e seus defensores argumentam que o ele é um fenômeno universal na natureza, regido pela física. O *design* emerge naturalmente quando algo está fluindo e passando por estruturas que podem se modificar com alguma liberdade (BEJAN, 2013), o que, de certa forma, unifica o vivo e o inanimado (fig. 2.15). É também uma teoria

eminentemente preditiva, não se atendo a descrever os formatos das estruturas, mas principalmente a deduzi-los a partir de seu princípio de facilitação de fluxo.

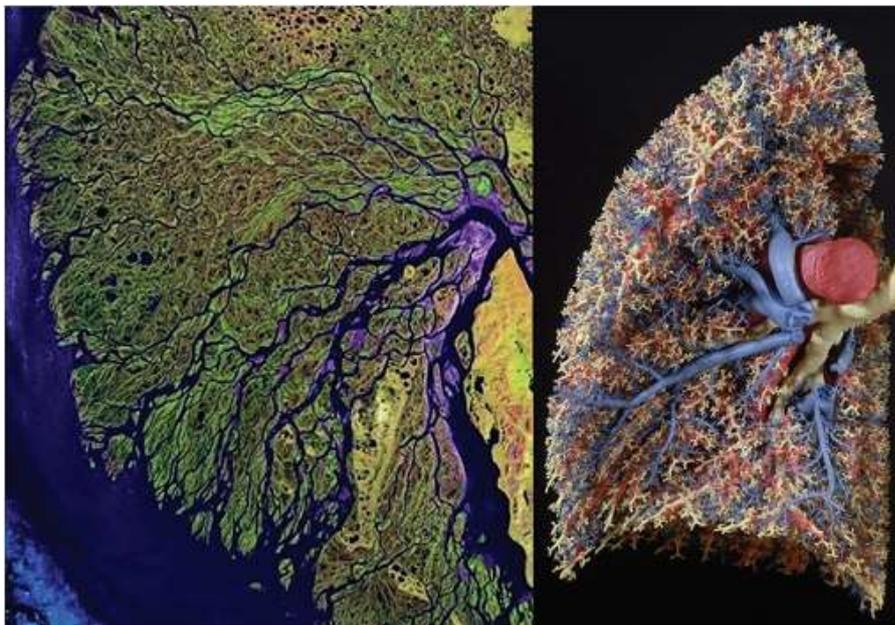


Figura 2.15: O design unifica o vivo e o inanimado. O lado esquerdo mostra o delta do Rio Lena, na Sibéria. O lado direito mostra uma réplica do pulmão humano. Pela Teoria Constructal, ambos os formatos chegaram nesta forma para facilitar o fluxo de alguma coisa (água, gases e sangue, no caso).
FONTE: BEJAN, 2013.

Esta teoria tem sido aplicada em diversas áreas, passando pela física, biologia, engenharia e até ciências sociais (BEJAN, 2013). No entanto, o que nos interessa é a questão do design de árvores e da floresta. Bejan e colaboradores publicaram um artigo em 2008 com o objetivo de conectar o formato das raízes, troncos, copas e da floresta com a Teoria Constructal (BEJAN, 2008). Deduziram teoricamente diversas características: o formato aproximadamente cônico de raízes, troncos e galhos (em especial nas coníferas), o formato próximo do cilíndrico dos vasos condutores, o expoente $1/3$ na relação entre o comprimento da árvore e sua massa, bem como entre o fluxo de água e a massa, a proporcionalidade inversa entre o tamanho das árvores e sua quantidade. Obtiveram também outros resultados importantes, como a dedução da Lei de Leonardo, de Huber e até a sequência de Fibonacci na posição dos galhos.

Em particular, Bejan e Morega argumentaram que a Teoria Constructal, além de mais antiga, é mais abrangente que a teoria de WBE, pois baseia-se em um único

princípio fundamental e as hipóteses do modelo de WBE podem ser derivados a partir da Lei Constructal (BEJAN, 2005).

2.5 A FLORESTA AMAZÔNICA

O bioma Amazônia (Fig. 2.16) representa cerca de 30% de todas as florestas tropicais remanescentes do mundo. De importância reconhecida mundialmente, principalmente por conta de sua larga extensão (4,2 milhões de km² somente em território brasileiro) e enorme diversidade de ambientes, está presente no território mais nove países sul-americanos, sendo também a maior floresta tropical do mundo (SERVIÇO FLORESTAL BRASILEIRO, 2010). É chamada de Floresta latifoliada equatorial (PENA, [201?]). Por estar em baixas latitudes, recebe uma forte entrada de energia solar. O clima é equatorial, com temperaturas médias muito altas e chuvas abundantes que caem o ano inteiro (SUSÇUARANA, [201?]). No entanto, existem duas estações razoavelmente bem definidas: uma seca e outra chuvosa.



Figura 2.16: O bioma Amazônia (delimitado em amarelo). Fonte: http://wwf.panda.org/what_we_do/where_we_work/amazon/about_the_amazon/

É na região amazônica que se encontra a maior bacia hidrográfica do mundo, tendo como principais rios o Solimões, o Negro e, fruto da junção destes, o

rio Amazonas, o maior rio do mundo em extensão e volume de água. Outros rios grandes, médios e pequenos atravessam essa região. Estima-se que cerca de 15-16% das águas que deságuam nos oceanos são provenientes da bacia Amazônica (WWF, 201?).

Os solos apresentam baixa retenção de nutrientes, pois a grande quantidade de chuvas lixiviam esses solos, retirando seus nutrientes. Porém, uma fina camada de nutrientes se forma a partir da decomposição de folhas, galhos, frutos e animais mortos, sendo muito importante para as plantas da região (SUSÇUARANA, [201?]). Apesar dos solos quimicamente pobres, os poucos nutrientes do solo são absorvidos rapidamente pelas raízes das árvores, que os liberam novamente para o solo, realizando uma constante e rápida ciclagem de nutrientes. Também há um fato bastante notório, apontado desde a década de 1990 (SWAP, 1992), e evidenciado em maior profundidade pela Agência Espacial Americana (NASA). Com a ajuda de imagens do satélite *Calipso*, e a partir de análise espectral, foi possível mostrar que a Amazônia recebe anualmente milhões de toneladas de poeira vindo diretamente do Saara. As partículas, suspensas em massas de ar que cruzam o Atlântico, carregam uma grande quantidade de nutrientes (principalmente fósforo), pois o deserto do norte da África já foi um leito oceânico e uma floresta tropical (GRAY, 2015).

A floresta é considerada bastante heterogênea, havendo um elevado quantitativo de espécies, com mais de 30 mil tipos de plantas. Além disso, ela é perene, ou seja, permanece verde durante todo o ano. Apresenta uma densidade elevada, o que é propício ao grande número de árvores por m^2 . No entanto, é curioso o fato apontado por estudos recentes (STEEGE, 2013) que mostram uma grande predominância de poucas espécies. Das aproximadamente 16 mil espécies arbóreas estimadas para a floresta, apenas uma minoria de 227 (1,4%) destas respondem por mais da metade das quase 400 bilhões de árvores estimadas na região. A espécie mais abundante é um tipo de palmeira⁴ de açaí, a *Euterpe precatória* que, juntamente com outra espécie de açaí (*E. oleracea*), somam em torno de nove bilhões de

⁴ Nesta tese, para efeitos de simplificação, será usado o termo “palmeira” para se referir às *Arecaceas*, uma família de monocotiledôneas. Pelo mesmo motivo, as grandes eudicotiledôneas e as grandes gimnospermas serão simplesmente chamadas de “árvores”. Tal discussão será feita no apêndice A1, quando forem levantados questionamentos acerca da evolução das plantas.

indivíduos. Mais de uma palmeira de açaí para cada ser humano na Terra! Discutiremos este fato e outros relativos à floresta nas nossas considerações finais.

A cobertura florestal na região está subdividida - com base no critério fisionômico - em dois subtipos: matas de planície de inundação (terminologia regional - mata de várzea e mata de igapó) e matas de terra firme (PANDOLFO, 1978, apud GAMA, 2005). A menor diversidade ocorre porque poucas espécies dispõem de mecanismos morfofisiológicos que tolerem o ritmo sazonal de inundação (SILVA, 1992).

Mata de igapó: também chamada de floresta alagada, a mata de igapó caracteriza-se por se localizar muito próxima aos rios, estando na maior parte do tempo inundada. Apresenta plantas de pequeno porte em comparação ao restante da vegetação da Amazônia e que costumam ser hidrófilas, ou seja, adaptadas à umidade. Possui, em geral, raízes elevadas que acompanham os troncos. A palmeira jauari (*Astrocaryum jauari*) e a vitória-régia são também encontradas nesse ambiente.



Figura 2.17: Mata de igapó. FONTE: <http://www.infoescola.com/biomas/igapo/> .

Mata de várzea: localiza-se em terras mais baixas e está sujeita a inundações periódicas. Nas partes mais altas as árvores são capazes de suportar inundações por alguns meses. Elas brotam quando a água está baixando e florescem e dão frutos quando a água está subindo. Os solos são mais férteis, pois no período de cheia as

águas depositam sedimentos ricos em nutrientes nesses solos. Destacam-se árvores como o cumaru, seringueira e jatobá. Devido à sua fertilidade e proximidade dos rios, é a principal área agricultável da região. Normalmente apresenta menor diversidade do que a terra firme e abriga animais e plantas adaptados a condições hidrológicas sazonais (JUNK, 1989).



Figura 2.18: Mata de várzea. FONTE: <http://vitormarigo.com.br/2014/12/30/fotografia-de-natureza-na-amazonia/20071009-00077/> .

Mata de terra firme: também chamada de *caetê*, a mata de terra firme caracteriza-se por se encontrar relativamente distante dos grandes cursos d'água, localizando-se em planaltos sedimentares. Em razão disso, não costuma ser alvo de inundações, recobrando a maior parte da floresta e apresentando as maiores médias de altura (algumas árvores chegam a alcançar os 60m).



Figura 2.19: Mata de terra firme. FONTE: http://br.geoview.info/mata_terra_firme.72658843p .

A importância da Floresta Amazônica reside, principalmente, em sua função ambiental. No entanto, ao contrário da crença popular, sua importância não está na capacidade de produção de oxigênio, já que o mesmo é consumido pela própria floresta. No entanto, ela ajuda a regular a temperatura do planeta ao estocar uma imensa quantidade de carbono e por uma colossal evapotranspiração diária, evitando que grande parte da radiação solar seja absorvida como calor sensível, ao mesmo tempo que promove uma grande formação de nuvens de importância crucial no regime de chuvas do continente sul-americano através dos denominados Rios Voadores. Conjecturas apontam inclusive para uma forte relação entre o desmatamento da Amazônia e a forte seca ocorrida nos últimos anos no sudeste brasileiro (FEARNSIDE, 2015), embora não haja consenso (NARLOCH, 2014).

Por fim, é importante não confundir o Bioma Amazônia com a Floresta Amazônica. O primeiro termo refere-se às características gerais que envolvem a mata, os animais, os rios, os solos e a flora, e o segundo limita-se às características da floresta, em especial ao que é relativo à vegetação.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCALIZAÇÃO E DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo localiza-se numa ilha no meio do rio Solimões, conhecida por Ilha da Botija, povoada esparsamente por comunidades ribeirinhas. Dista cerca de 30 km da zona urbana do município de Coari-AM. A região fica aproximadamente no centro geográfico do estado, no coração da Floresta Amazônica. O clima é equatorial quente e úmido, correspondendo à classificação de Köppen ao tipo Am (PEEL, 2007), com precipitação pluvial anual igual ou superior a 2.000 mm e com médias anuais de temperatura e umidade relativa de 27°C e 84%, respectivamente. A zona urbana está localizada próxima ao Rio Solimões entre os Lagos Coari e Mamiá, com uma altitude média de 46 m. A escolha da região se deu por dois motivos principais: conhecermos alguns de seus ex-moradores (ainda com família lá morando) e, por ser uma ilha, é um local razoavelmente intocado, com grandes áreas de mata virgem. A vegetação é típica de regiões sazonalmente alagadas, e consiste em muitas árvores e pouca (quase nenhuma) vegetação rasteira, exceto pelos brotos que em sua maioria morrem nas ocasiões de cheia. Isso faz com que a área de várzea amazônica não seja extremamente fechada, em contraste com as áreas de terra firme. No entanto, o dossel é bem fechado e não há muita distinção neste caso. Há grande diversidade de espécies arbóreas, incluindo várias espécies com raízes adventícias (que partem do caule e ficam expostas) e tabulares (raízes achatadas em forma de tábuas), estratégias evolutivas que conferem grande poder de sustentação em períodos de alagamento. Uma característica geral é a abundância de troncos compridos que começam a ramificar apenas nas proximidades do dossel e quase todas as árvores estão à altura do dossel, independente de seus diâmetros (com exceção das muito jovens), sugerindo que a principal competição no ambiente de estudo é por luz solar e que as árvores “canalizam” sua energia em crescer verticalmente, já que não vale a pena ramificar “cedo demais”, pois as folhas destes ramos ficariam na sombra. A localização no GPS ficou em S 04°05,037' e W 063°06,480', elevação de 44 m, ficando cerca de 40 minutos de caminhada desde a comunidade local que nos serviu como base de apoio (na costa sul da ilha).

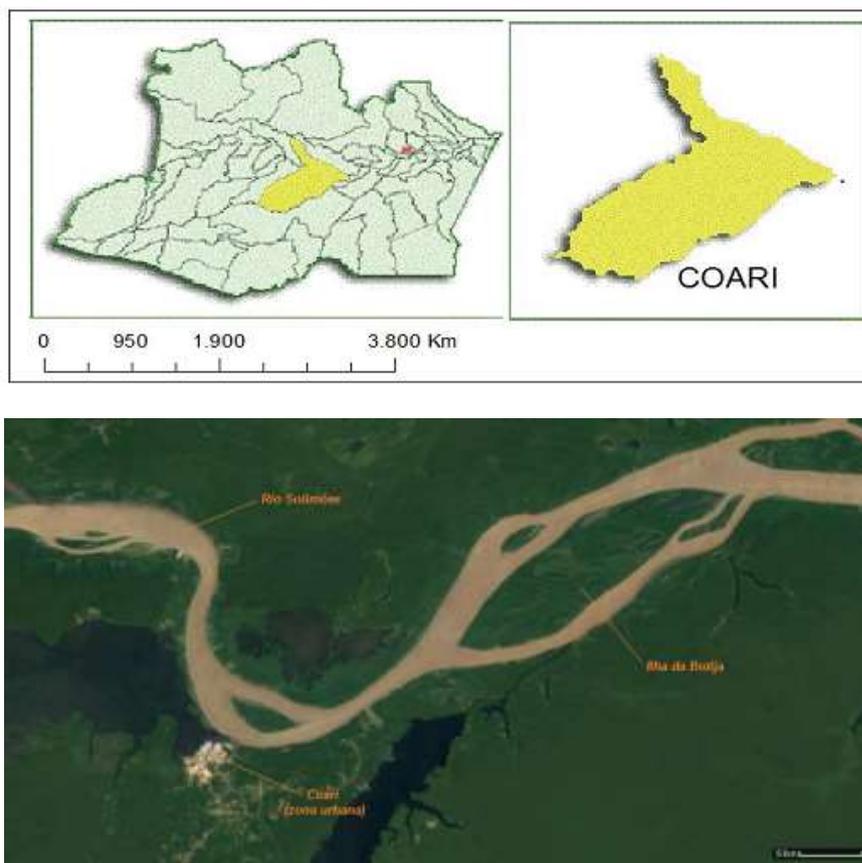


Figura 3.1: Local das coletas dos dados. Acima: Localização do município de Coari no estado do Amazonas. Abaixo: Ilha da Botija, onde os dados foram efetivamente coletados. FONTE: Google.

3.2 COLETA DE DADOS E DEMAIS PROCEDIMENTOS

Na primeira etapa de coleta, para a medição do diâmetro dos troncos, foi isolado um quadrilátero medindo aproximadamente 25 x 11 m (275 m²) com fita própria para demarcação (amarela e preta). O tamanho da área foi delineado estimando-se que deveria haver entre 150 a 200 troncos mensuráveis em seu interior. Dentro deste quadrilátero foram medidas as espessuras de todas as plantas com altura maior do que 1,50 m. O diâmetro foi medida à altura do peito (dap), com exceção dos indivíduos muito pequenos, onde a ramificação ocorria antes desta altura de corte. Neste caso, foram medidos os diâmetros um pouco antes da primeira ramificação. Para não haver confusão e não se repetir a medição na mesma árvore ou deixar de fazê-la em alguma, cada tronco medido foi marcado com um pedaço de fita adesiva branca (fig. 3.2). Os instrumentos utilizados foram uma fita métrica simples de costura (para os troncos mais grossos) e um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm para os troncos mais finos.

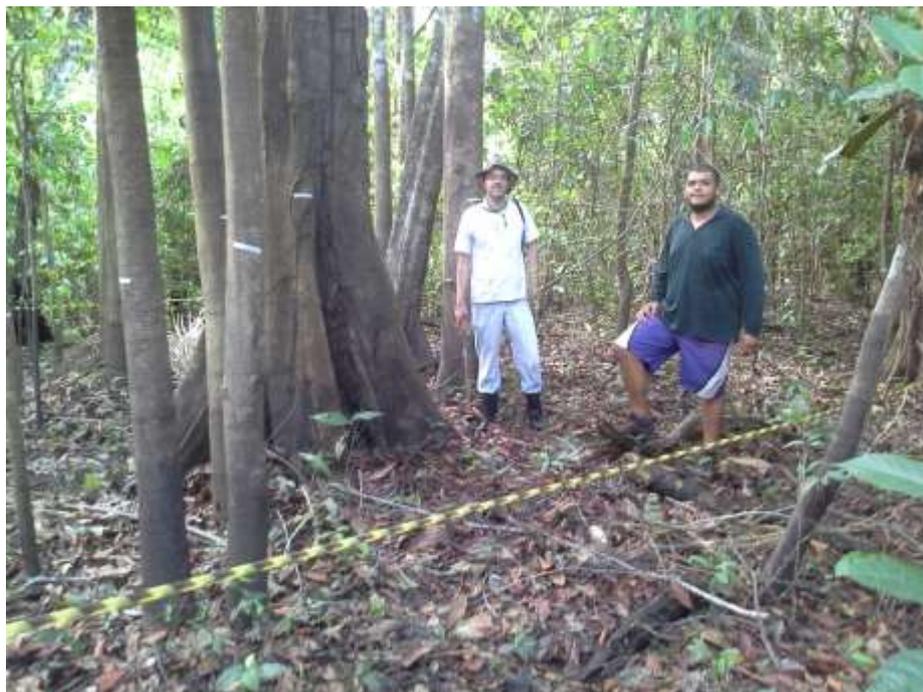


Figura 3.2: Área de coleta de dados. Dia da coleta das espessuras dos troncos na área demarcada: uma típica área de várzea da floresta amazônica. FONTE: Arquivo pessoal.

Na segunda etapa de coleta, para as medidas dos galhos de espécies pertencentes ao quadrilátero demarcado, foram escolhidos um indivíduo da espécie *Inga alba* (Sw.) e uma espécie conhecida popularmente por *envireira*, certamente pertencente à família *Annonaceae* e muito provavelmente do gênero *Bocageopsis*⁵. Por razões ambientais, nenhuma árvore grande foi derrubada, e optamos por espécies menores para estudo. Prezando eficiência e tempo, alguns galhos foram escolhidos como amostras (Fig. 3.3), dada a impossibilidade de fazer todas as medidas com a rotulagem adequada (ver próximo parágrafo) nas árvores como um todo. Além do mais, a grande maioria das gerações ocorre num único galho, o que é suficiente para analisarmos a fractalidade da árvore. O critério de escolha dos dois espécimes analisados no quadrilátero foi pela aparente representatividade, pois são de espécies com relativa abundância na região e são bastante diferentes entre si. Nos baseamos também no conhecimento tradicional de um habitante local que nos acompanhou, pois ele conhecia o nome popular dos indivíduos, o que nos permitiria pesquisar a respeito futuramente. Mas, de toda forma, algum grau de arbitrariedade na escolha foi inevitável.

⁵ Em virtude da identificação da espécie ter sido parcial, o espécime referido será tratado nesta tese simplesmente por *envireira*.

Foram então realizadas todas as medidas de interesse: diâmetro do tronco (na base e imediatamente antes da primeira bifurcação, para saber o afinamento), altura da árvore, diâmetro da copa, diâmetro e comprimento dos galhos nas amostras. Para não haver confusão, cada galho medido foi marcado com uma fita adesiva branca e as folhas foram retiradas. A técnica de rotulagem consistiu em nomear cada galho principal com um algarismo (1, 2, 3,...), os galhos “filhos” com dois algarismos (11, 12, 21, 22, ...), os “netos” com três (111, 112, 121, 122, ...) e assim sucessivamente. Dessa forma, é possível saber pelo rótulo toda a “genealogia” de cada galho. Por exemplo, o galho rotulado como 1122 é “filho” do 112, que é “filho” do 11 que, por fim, é filho do 1. Isso permite que haja precisão no momento de calcular as relações (razões) entre diâmetros (β) e comprimentos (γ) de galhos de gerações subsequentes.



Figura 3.3: Exemplar de *Inga alba* (seta vermelha), selecionado para análise. Os galhos circutados (e apontados) em laranja foram selecionados como amostra para as medições. FONTE: Arquivo pessoal.

No entanto, surgiram algumas dificuldades metodológicas relativas a ambiguidades, o que nos forçou a adotar certos critérios. Por exemplo, nem sempre fica evidente o que é uma bifurcação, e algumas vezes apenas parece que houve uma ramificação secundária (um “filho” apenas), pois um dos galhos é bem menor que o outro, sendo que o maior parece ser a “continuação” do galho anterior (Fig. 3.4). A questão é que definir quando é ou não uma bifurcação legítima (dois “filhos”) se torna um tanto arbitrário. Quando se considera uma bifurcação mesmo, ou quando se considera que um dos galhos é “filho” e outro uma continuação do “pai”? Para reduzir arbitrariedades, para a *Inga alba* (Fig. 3.5) foi considerado que cada ponto de ramificação era uma bifurcação legítima, o que facilitou o trabalho, mas pode ter superestimado a frequência de alguns diâmetros (e comprimentos), e influenciado algumas razões β e γ . Já para a *envireira*, a situação foi um pouco diferente, pois a ambiguidade era menos acentuada e era mais evidente quando tínhamos uma bifurcação ou um galho principal e seus “filhos” (Fig. 3.6), embora isso tenha trazido um pouco de arbitrariedade nas medidas.



Figura 3.4: Um exemplo típico das ambiguidades que podem surgir na *Inga alba* quando um galho é visivelmente mais grosso que seu possível “irmão”. À esquerda, se consideraria que um galho “pai” bifurcou em dois “filhos”, e à direita, que um “pai” teve apenas um “filho”. Para evitar arbitrariedades, somente se considerou a situação da esquerda. FONTE: Arquivo pessoal.



Figura 3.5: *Inga alba* e suas muitas bifurcações (eventualmente ambíguas). FONTE: Arquivo pessoal.



Figura 3.6: *Envireira*, com bifurcações mais evidentes contrastando com “multifurcações”, ou seja, galhos principais com muitos “filhos”. FONTE: Arquivo pessoal.

Outra dificuldade metodológica apresentada aconteceu nas últimas ramificações. Nesta região começa a ficar difícil distinguir, na *Inga alba* entre pecíolos e galhos, por exemplo. Para contornar este problema que acabava por superestimar valores de comprimento dos galhos mais finos, um corte foi estabelecido para galhos com diâmetro inferior a 3,5 mm (pela baixa e irregular quantidade de dados abaixo deste valor). Não foi necessário este procedimento na *envireira*, mas o comportamento anômalo dos galhos terminais levou a desconsiderá-los na curva de ajuste. Provavelmente por se tratar de galhos em formação inicial, sua contagem foi relativamente pequena, o que não se encaixou numa lei de potência. Talvez este tenha sido o mesmo motivo da anomalia na parte terminal da *Inga alba*. As curvas de ajuste foram feitas com o *software* Graph 4.4.2.

Para o estudo da venação das folhas, as mesmas foram coletadas durante o dia e reidratadas no dia seguinte (numa bacia com água), já que ressecam muito rapidamente e ficam retorcidas. Em seguida, foram colocadas numa vasilha contendo água sanitária comercial (solução de hipoclorito de sódio em concentração desconhecida) e monitoradas até a descoloração (retirada da clorofila, processo também chamado de diafanização). Neste ponto, foram lavadas com cuidado em água corrente, colocadas numa solução com álcool etílico 54% e levadas ao laboratório para pigmentação com safranina e observação na lupa. No entanto, muitas dificuldades técnicas apareceram, sendo a principal delas a impossibilidade de digitalizar a imagem, o que acabou sendo feito via uma foto do visor da lupa, não gerando uma imagem de grande qualidade que possibilitasse análises quantitativas. Mas algumas sugestões acerca da geometria da venação puderam ser feitas, como veremos na seção seguinte.

Visto que as imagens por pigmentação não foram muito satisfatórias, outro processo foi tentado. Trata-se da *esqueletização*, onde o objetivo é retirar todo o tecido da folha, exceto os vasos condutores. Existem vários métodos, e o processo pode resultar muito diferente, dependendo da espécie envolvida. Os métodos tentados foram fervura prolongada com carbonato de sódio, com soda cáustica comercial (NaOH + NaCl, 50% de cada) e, finalmente, soluções de várias concentrações de hidróxido de sódio, também seguida por horas de ebulição e cuidadosa remoção do tecido com um pincel. Apenas o último método foi razoavelmente satisfatório, e principalmente com espécimes de teste (a goiabeira, ou *Psidium guajava* e a ixora gigante, ou *Ixora chinensis*), que esqueletizaram em soluções de 20 g/L. Na sequência, os “esqueletos” foram tingidos de preto. Nas folhas de *Inga alba* e *envireira*, a remoção de tecido não condutor foi incompleta. A vantagem deste processo é a possibilidade de estudar os vasos isoladamente com auxílio de programas de imagem (Fractalyse⁶), sendo possível calcular a dimensão fractal da estrutura da venação, o que não foi conseguido via imagens por pigmentação (pelo baixo contraste). No entanto, o processo é bastante agressivo e difícil em alguns casos. Por exemplo, a folha de *Inga alba* ficou imersa em solução hidróxido de sódio a 60 g/L por duas semanas e tecido não-condutor ainda

⁶ O software é gratuito e pode ser obtido em <http://www.fractalyse.org/en-home.html>.

permaneceu, mesmo com lesões causadas com o pincel. O mesmo aconteceu no caso da *envireira*, com o agravante do esqueleto ter ficado extremamente frágil e pouco manipulável.

3.3. ESTIMATIVA DA DIMENSÃO FRACTAL DOS GALHOS

Neste caso, procuramos encontrar uma estimativa para a dimensão fractal das árvores (das amostras) pelo método de *box-counting*. Como não temos um arquivo com informações tridimensionais dos galhos (com coordenadas x , y , z , por exemplo), havia dificuldade em executar o processo descrito na Revisão da Literatura. Optou-se então por uma aproximação (MORAES, 2015). Como já foi visto (eq. 2.9), o volume total de fluido transportado pela rede é dado por $V_f = \sum_{k=0}^N n^k \pi r_k^2 l_k$, o qual foi considerado como o próprio volume dos galhos somados. Se imaginarmos um paralelepípedo que encerra a amostra (da ordem de m^3), e o dividirmos em, digamos, um bilhão de cubos de volume v_ε (ordem de mm^3), teremos $\varepsilon \approx 0,001 m$ e o número de cubos ocupado pela amostra (no paralelepípedo) será $N = V_f / v_\varepsilon$. Aproximando a equação (2.5) para $d = \log N / \log(1/\varepsilon)$, é possível estimar a dimensão fractal a partir do volume da amostra de galhos.

4. RESULTADOS E DISCUSSÕES

4.1 CARACTERÍSTICAS DA VEGETAÇÃO NA ÁREA DE ESTUDO

O quadrilátero examinado estava numa região típica de várzea amazônica, com grande diversidade de espécies arbóreas, incluindo várias espécies com raízes adventícias (que partem do caule e ficam expostas) e tabulares (raízes achatadas em forma de tábuas que conferem enorme poder de sustentação, útil em solos que ficam sazonalmente alagados). Uma característica que chama a atenção e vale ser mencionada é que, de maneira geral, os troncos são compridos e começam a ramificar apenas nas proximidades do dossel, o que faz todo o sentido do ponto de vista evolutivo. O ambiente amazônico é sempre úmido, tem baixa oscilação de temperatura, um regime de chuvas bastante regular e, de forma geral, não sofre com grandes episódios de distúrbios ambientais. Sendo assim, as árvores precisam competir sobretudo por radiação solar, e não vale a pena ramificar “cedo demais”, pois as folhas destes ramos ficariam na sombra. Resta às espécies investir no crescimento vertical o máximo possível quando jovens. Os brotos no solo são incontáveis, e provavelmente a esmagadora maioria morre em cada ocasião de cheia, ficando apenas uma pequena parte que chegará eventualmente à altura do dossel.

Como já mencionado, duas espécies foram analisadas no quadrilátero. A *Inga alba*, popularmente conhecida como ingá-ferro, ingá-vermelha, ingáí (dentre outros), é uma eudicotiledônea pertencente à família das *Fabaceae*. O gênero *Inga* é bastante comum ao longo da América Latina e possui cerca de 300 espécies. É uma árvore que pode chegar a 40 m de altura. Possui folhas compostas (folhas divididas em folíolos) com três a quatro pares de folíolos, sendo os superiores sempre maiores, geralmente o dobro dos inferiores em tamanho (GOMES, 2014). Ao menos no espécime analisado, ficou evidente (Fig. 3.5) que sua ramificação é sucessivamente dicotômica ($n = 2$). Os dados de interesse são altura: 8,25 m; diâmetro à altura do peito: 8,8 cm; diâmetro da base: 10,5 cm; diâmetro ao bifurcar: 7,2 cm; diâmetro da copa: 4,2 m. A outra espécie foi a *envireira* (também chamada eventualmente de vassourinha pelos ribeirinhos), de espécie não identificada, mas provavelmente uma *Anonaceae* (também uma eudicotiledônea) do gênero *Bocageopsis*. Possui folhas simples, alternadas e pequenas, com margem inteira. Diferente da *Inga* (dicotômica),

a ramificação consistia principalmente de galhos principais com vários “filhos”, embora se apresentassem bifurcações. Os ribeirinhos usam as fibras de sua casca para a fabricação da *envira*, uma tira fibrosa que serve genericamente como corda. Os dados de interesse são altura: 14,2 m; diâmetro à altura do peito: 10,5 cm; diâmetro da base: 13,2 cm; diâmetro ao ramificar (início da copa): 5,0 cm; diâmetro da copa: 2,4 m.

4.2 DISTRIBUIÇÕES DE TRONCOS E GALHOS

Com relação ao diâmetro dos troncos do quadrilátero em estudo, foi feita a distribuição de frequência⁷ das medidas e plotado um gráfico em escala logarítmica (fig. 4.1). A curva de ajuste do tipo lei de potência teve boa concordância ($R^2 > 0,97$). Esse comportamento era previsto teoricamente com um expoente igual a -2 (WEST, 2009), mas não há uma convergência inquestionável para este valor em distribuições reais (MULLER-LANDAU, 2006 e WANG, 2009). Dentro do bioma sul-americano, cabe citar um trabalho realizado com árvores do Cerrado (SILVA JÚNIOR, 1988), em que podemos verificar (Fig. 4.2) não só a discordância com o expoente teórico de -2 (o resultado foi próximo de -3,7), mas a própria ideia de universalidade do comportamento tipo lei de potência (R^2 de apenas 0,64).

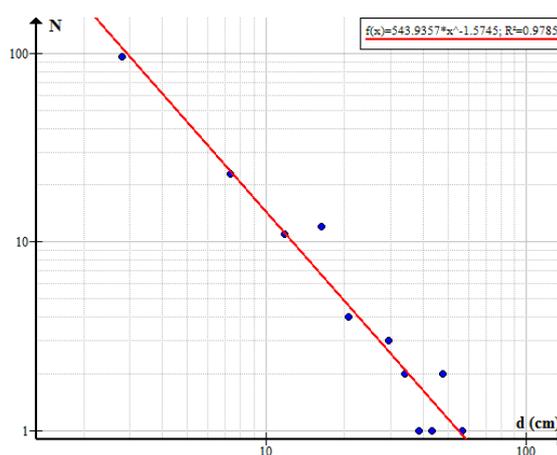


Figura 4.1: Distribuição dos diâmetros (cm) dos troncos no quadrilátero de estudo. N é o número de troncos com diâmetro d. Expoente da curva de ajuste (lei de potência): -1,5745. $R^2 = 0,9785$.

⁷ A tarefa de construir uma distribuição de frequências é simples, mas requer certas regras. O conjunto de dados é subdividido em tamanhos iguais (classes ou *ranges* de valores) para depois se fazer a contagem de dados em cada classe. Para estabelecer a quantidade destas classes, seguimos uma “regra de bom senso” da estatística: o valor inteiro mais próximo da raiz quadrada do número de dados. Existem várias variações, como classes de tamanhos diferentes, mas se optou pelo método usual.

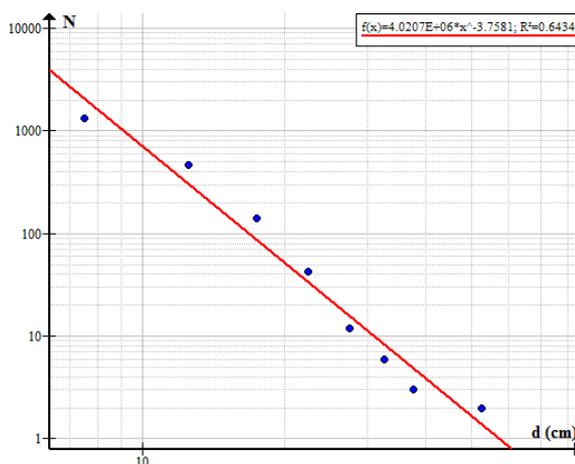


Figura 4.2: Distribuição dos diâmetros dos troncos numa área do cerrado em Minas Gerais. N é o número de troncos com diâmetro d. Expoente da curva de ajuste (lei de potência): -3,7581. $R^2 = 0,6434$. FONTE: Silva Júnior, 1988 (dados).

De fato, Enquist e Niklas mostraram, num trabalho que incluiu um grande número de dados globais (ENQUIST, 2001), que os expoentes de distribuição dos diâmetros dos troncos podem variar consideravelmente, com extremos próximos de 0,0 e -3,0 (fig. 4.3). Além disso, parece haver uma leve dependência entre estes expoentes com a latitude, mas não com a densidade de espécies por sítio.

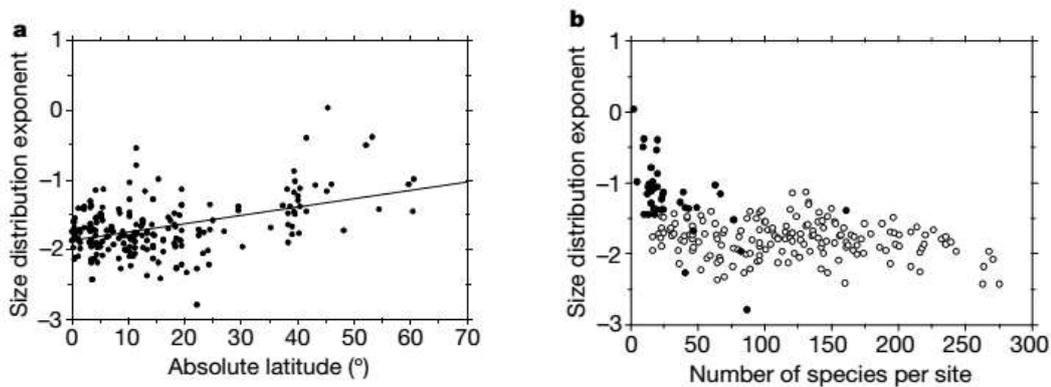


Figura 4.3: Expoentes da curva de ajuste (tipo lei de potência) para a distribuição de diâmetros dos troncos (dap) plotados: (a) com a latitude e (b) com o número de espécies por sítio (dados de 227 locais espalhados pelos 6 continentes). FONTE: Enquist, 2001.

Para testar a hipótese de que a distribuição dos diâmetros dos galhos tem um comportamento tipo lei de potência e que um indivíduo “imita” a floresta, foram comparadas as distribuições (Fig. 4.4) das duas espécies de árvores estudadas com a distribuição dos troncos no quadrilátero.

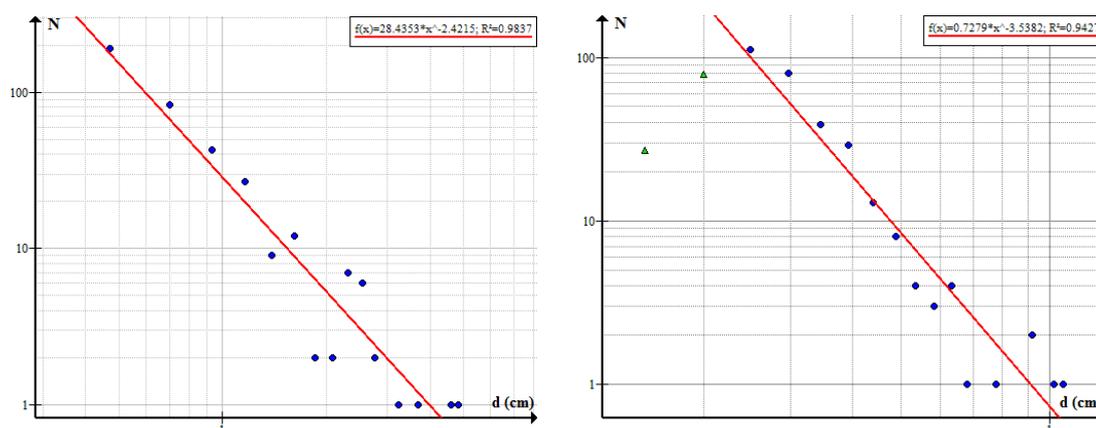


Figura 4.4: Distribuição dos diâmetros dos galhos – *Inga Alba* (esq.) e *envireira* (dir.). N é o número de galhos com diâmetro d . Expoentes das curvas de ajuste (lei de potência): $-2,4215$ e $-3,5382$. $R^2 = 0,9837$ e $0,9427$. Os pontos representados por triângulos foram desconsiderados no ajuste.

4.3 RELAÇÕES ENTRE GERAÇÕES DE RAMIFICAÇÃO

A partir dos valores medidos, foram calculadas as razões $\beta = r_{k+1}/r_k$ e $\gamma = l_{k+1}/l_k$. Para cada espécie, foi decidido fazer um histograma para estas quantidades (Fig. 4.5 e 4.6) para ajudar na análise da auto-similaridade.

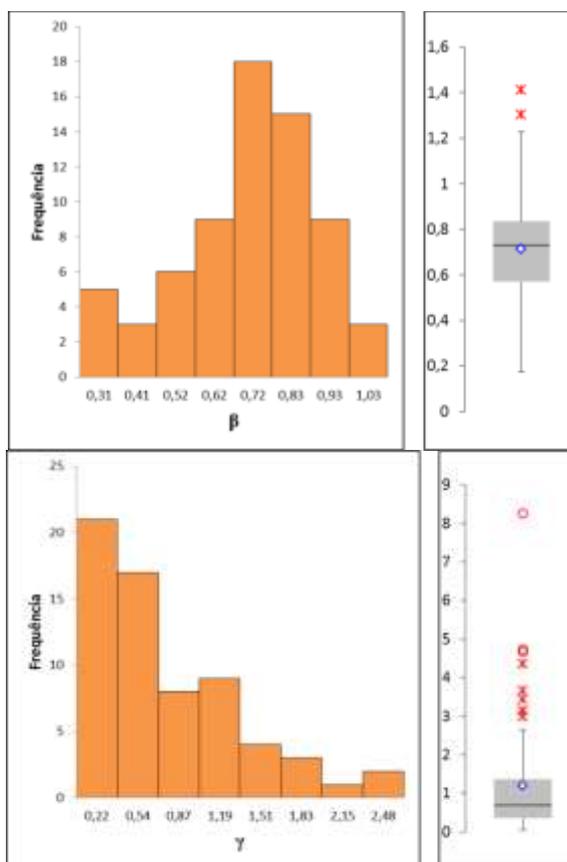


Figura 4.5: Histograma e *box-plot* das relações entre diâmetros (β) e comprimentos (γ) em gerações subsequentes de galhos numa amostra da árvore da espécie *Inga Alba*. Podemos notar um pico razoavelmente pronunciado em β em torno de 0,7, sugerindo conservação da área em bifurcações.

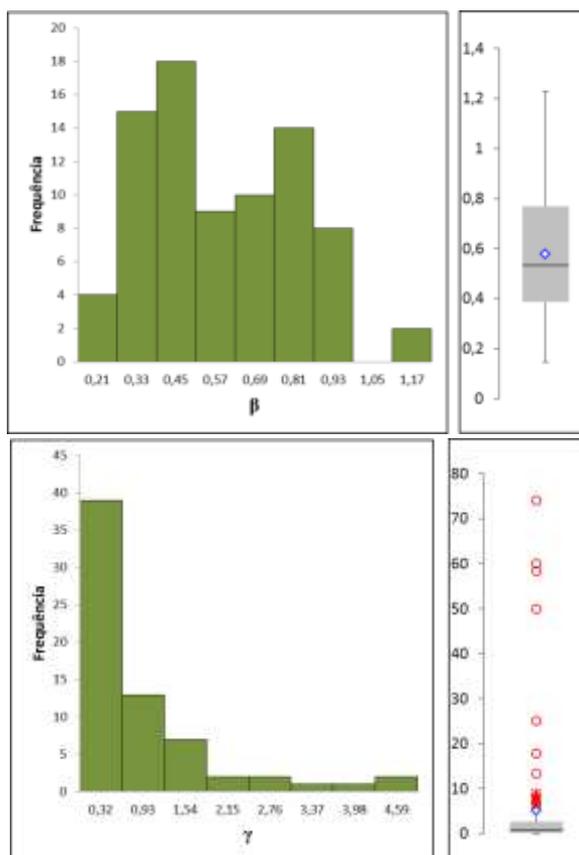


Figura 4.6: Histograma e *box-plot* das relações entre diâmetros (β) e comprimentos (γ) em gerações subsequentes de galhos numa amostra da árvore da espécie *envireira*. Podemos notar dois picos pouco pronunciados em β , sugerindo uma ramificação “multifurcada” (primeiro pico) em combinação com bifurcações (segundo pico).

4.4 FRACTALIDADE

Um dos principais objetivos deste trabalho é testar a teoria de WBE, inclusive a hipótese de fractalidade nos padrões de ramificação das árvores. Obviamente, como qualquer estrutura natural, não esperamos uma auto-similaridade exata. Uma maneira de medi-la é a partir da dimensão fractal, mas isso pode ser um tanto enganoso, pois os métodos para estimar a dimensão fractal a partir de objetos reais sempre darão algum valor numérico, mesmo o objeto não tendo uma característica típica de hierarquia de repetição em sua estrutura. De toda forma, consideramos importante fazê-lo pelo método de *box-counting*, seguindo o exposto na seção 3.3. As dimensões encontradas foram 1,777 e 1,834, respectivamente para o *Inga alba* e para a *envireira*. No entanto há de se reconhecer que o método não é muito preciso, não apenas pela aproximação de galhos a cilindros, mas pela ausência de múltiplas

alterações no tamanho das “caixas” que fariam a dimensão convergir para um valor mais adequado.

As deduções que resultaram nas leis de potência dadas pelas relações 2.13 e 2.14 podem sugerir outra abordagem para estimar a fractalidade. As únicas hipóteses lançadas para estas deduções é a de que a árvore é um fractal ideal e que a área total de secção é preservada na mudança de gerações. Sendo assim, uma distribuição real de diâmetros ou comprimentos que resultem respectivamente numa lei de potência com expoentes -2 e -3 sugere fortemente que a árvore em estudo se aproxima de uma estrutura fractal (ao menos na forma da Fig. 2.12). Como as distribuições foram feitas para os diâmetros, vamos discutir sobre eles. Um expoente menos negativo (p. e. -1,5) significa uma menor densidade de galhos finos, enquanto um expoente mais negativo (p. e. -2,5) significa o oposto.

Também parece razoável tentar relacionar a fractalidade com os histogramas de β e γ . Para uma árvore fractal ideal, as relações entre diâmetros (β) e comprimentos (γ) em gerações subsequentes (k e $k+1$) deveriam ter sempre o mesmo valor, independente do galho ou da geração. Neste caso nem faria sentido pensar em uma distribuição de frequências. Certamente não é o que acontece e nem esperaríamos que acontecesse numa árvore real. Mas podemos sugerir que, quanto mais pronunciada (estreita) for a distribuição destas quantidades, mais próxima de um fractal ideal a árvore será. Uma medida de dispersão ligada a essa questão do pronunciamento da distribuição é o desvio padrão (s), mas para que se possa comparar esta característica em árvores diferentes (em tamanho, espécie, região, etc), é mais interessante usarmos o coeficiente de variação (CV), definido como a razão entre o desvio padrão e a média: $CV=100.s/\bar{x}$, expresso em percentagem. Assim, um grande valor de CV expressa grande variabilidade nos valores de β e γ , indicando baixa fractalidade. Outra medida que pode ajudar a caracterizar a distribuição é a amplitude interquartilica a_q , definida como a diferença entre o 3º e o 1º quartil⁸, pois um baixo valor de a_q significa concentração de 50% dos dados mais centrais num

⁸ Os quartis são valores que dividem o conjunto em quatro quantidades iguais de dados. 25% dos dados ficam abaixo do 1º quartil, 50% abaixo do 2º (mediana) e 75% abaixo do 3º. São amplamente usados na estatística descritiva por serem insensíveis a valores extremos, diferente do que acontece com a média e a variância, por exemplo. Por essa razão a amplitude interquartilica serve, em algumas situações, como a mais adequada medida de dispersão.

pequeno intervalo, o que também sugeriria alta fractalidade. Olhando visualmente o histograma para as razões β do *Inga Alba* (Fig. 4.5), podemos ver que há um pronunciamento da distribuição em torno de $0,7 \sim 0,8$. É razoável aceitar que o mesmo não ocorre na distribuição dos valores de γ pelas dificuldades metodológicas relativas à ambiguidade nas ramificações, conforme relatado na seção anterior. Em decorrência disso, não parece que a estatística descritiva para γ colabore para algum entendimento dos fenômenos que aqui são estudados, o que pode ser reforçado pelo *box-plot*, o qual mostra uma grande diferença entre média e mediana e uma grande quantidade de dados discrepantes. Comportamento um pouco diferente apresentou a *envireira* (Fig. 4.6), em especial pela característica de ter menos bifurcações evidentes e mais galhos principais com muitos “filhos”. Novamente, a quantidade de dados discrepantes e o comportamento dos valores de γ não permite muitas conclusões a partir da estatística descritiva. No máximo podemos compreender a intensidade de algumas discrepâncias pelo fato de existirem galhos muito curtos que bifurcaram em galhos muito maiores (os galhos que carregavam as folhas em geral eram grandes). Com relação ao histograma de β , notamos que não há um único pico, e sim dois. As quantidades que poderiam sugerir maior ou menor grau de fractalidade (CV e a_q) sugerem que há maior auto-semelhança na *Inga alba* que na *envireira* (tabela 4.1) e, grosseiramente, poderíamos dizer que a primeira é “mais fractal” que a segunda. É importante ressaltar que os histogramas desconsideraram os valores discrepantes.

Espécie (razão)	\bar{x}	S	CV	a_q
<i>Inga Alba</i> (β)	0,710	0,187	26,4 %	0,252
<i>Inga Alba</i> (γ)	0,780	0,593	76,1 %	0,985
<i>Envireira</i> (β)	0,578	0,236	40,91 %	0,383
<i>Envireira</i> (γ)	0,868	1,099	126,7 %	2,283

Tabela 4.1: Breve estatística descritiva das relações entre diâmetros (β) e comprimentos (γ) de gerações subsequentes de galhos na espécie *Inga alba* e *envireira*.

Embora não tenha sido quantificado, o tipo de ramificação da espécie *Inga Alba* é predominante, ou quase que exclusivamente, dicotômica (bifurcada, ou $n = 2$). Assumindo como válida a regra da preservação da área (Lei de Leonardo), num caso de bifurcação em dois galhos idênticos (o que seria a regra numa árvore fractal), a preservação da área significaria que $\pi r_k^2 = 2\pi r_{k+1}^2$ ou, de outra forma,

$r_{k+1}/r_k \equiv \beta = 1/\sqrt{2}$. Este valor equivale a aproximadamente 0,707 e é bastante significativo que o valor médio que encontramos para β na *Inga alba* seja tão próximo (0,710 ou $\approx 0,4\%$ de diferença). Isso significa que, embora haja uma razoável variabilidade entre as razões dos diâmetros, bem como a bifurcação em galhos de diâmetros bem diferentes, *em média* a preservação de área aconteceu nessa espécie. Se isso acontece por razões hidrodinâmicas (como sugere o modelo WBE) ou mecânicas, como sugere o modelo de Eloy, é difícil responder. Provavelmente seja um misto das duas coisas e estas razões devem variar substancialmente entre espécies e ambientes, como será discutido mais adiante. Na *envireira* o comportamento foi novamente diferente, e o pico mais pronunciado ocorreu num valor menor de β . Provavelmente o maior, ao redor de 0,45, esteja ligado aos galhos com muitos “filhos” e o outro pico, ao redor de 0,81, esteja relacionado com as bifurcações. Podemos sugerir que o fator de alagamento sazonal pode ser uma das causas para este comportamento bimodal.

4.5 VENAÇÃO DAS FOLHAS

Uma das hipóteses da teoria de WBE se refere à invariância dos vasos terminais, também chamados de capilares. Esses são os vasos que de fato nutrem as células, pois praticamente toda célula do organismo está em contato com algum desses vasos. Devido a limitações técnicas e materiais, não foi possível verificar essa hipótese quantitativamente, nem calcular a densidade dos capilares, mas alguma sugestão pode ser feita visualmente pela análise da Fig. 4.8. Como a escala é a mesma, parece que, de maneira geral, os capilares da *envireira* são um pouco mais finos que os da *Inga alba*, e mais claro ainda é o padrão da estrutura de ramificação bastante distinto. O mais curioso talvez seja o fato da ramificação da folha da *Inga* ter uma estrutura mais hierárquica, com várias ramificações secundárias, terciárias, etc. Já na folha de *envireira* há uma venação principal e todas as outras aparentam serem estruturas terminais, configurando pouca hierarquização. Isso parece repetir um pouco o padrão de ramificação dos galhos dessas árvores, como discutido anteriormente.



Figura 4.7: Folhas da espécie *Inga alba* (folíolos - esq.) e da *envireira* (dir.). FONTE: Arquivo pessoal.

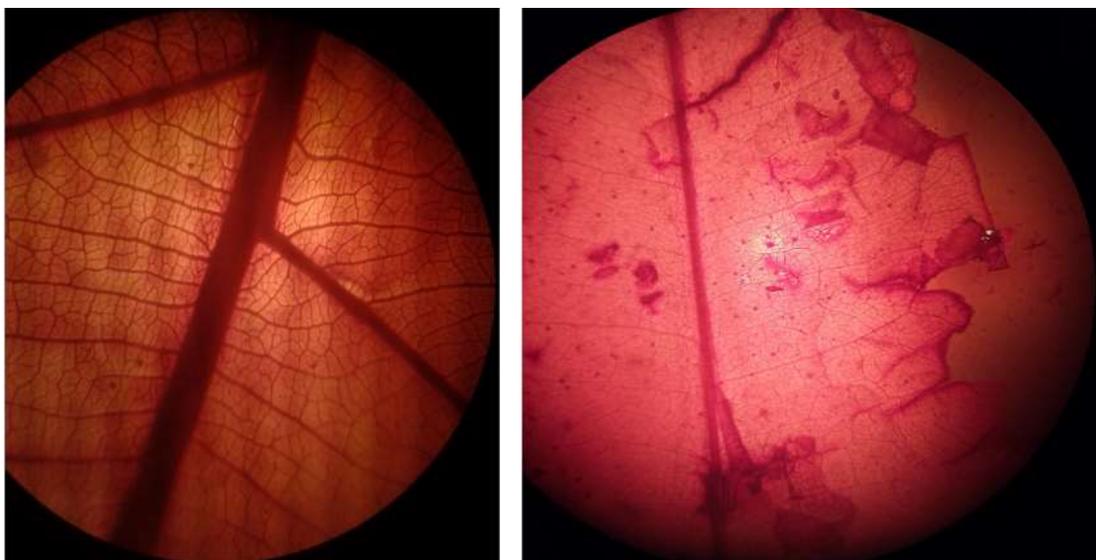


Figura 4.8: Venação das folhas da *Inga alba* (esq.) e *envireira* (dir.). FONTE: Arquivo pessoal.

Como relatado anteriormente, o processo de esqueletização (Fig. 4.9) teve vários obstáculos. Mesmo assim, a dimensão fractal foi calculada em todos os casos pelo método de box-counting (Tabela 4.2).

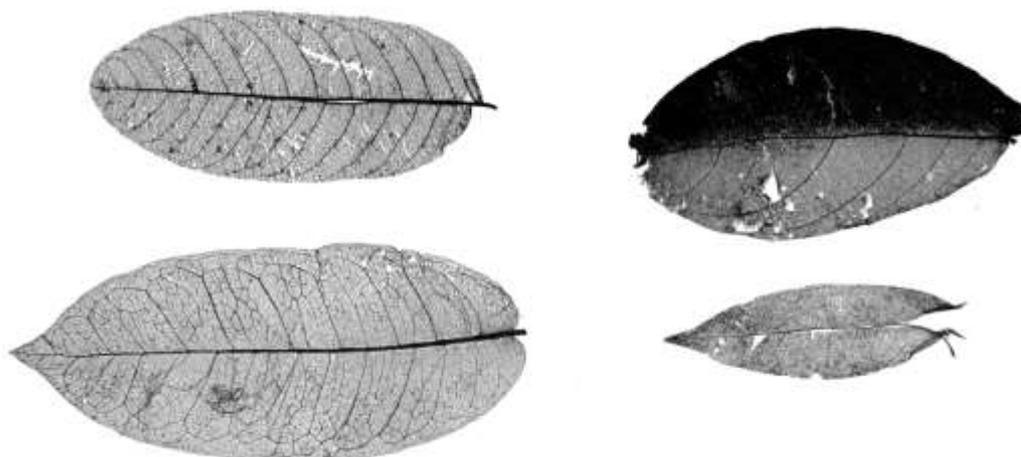


Figura 4.9: Folhas esqueletizadas pelo processo de fervura em solução de soda cáustica. Da esquerda para a direita e de cima para baixo: *Psidium guajava*, *Inga alba* (apenas metade foi esqueletizada), *Ixora chinensis* e *envireira* (gênero *Bocageopsis*). FONTE: Arquivo pessoal.

Espécie	<i>Psidium guajava</i>	<i>Ixora chinensis</i>	<i>Inga alba</i>	<i>Envireira</i>
Dim. fractal	1,762	1,889	1,903	1,878

Tabela 4.2: Dimensões fractais estimadas da venação das folhas de quatro espécies distintas. Método de *box-counting* utilizando o programa Fractalyse.

4.6 AFINAL, POR QUE AS ÁRVORES SÃO COMO SÃO?

Ao longo deste trabalho foram apresentadas diversas teorias sobre por que as árvores tomaram os formatos que têm atualmente, em toda sua gama de diversidade. Considerando que as primeiras plantas pouco diferiam de algas verdes disformes (ver Apêndice 1), o que levou à existência de gigantescas coníferas na América do Norte e de florestas abarrotadas de espécies lenhosas nas florestas tropicais, apenas para citar dois exemplos? As sugestões apresentadas pelas teorias de WBE, Eloy ou Bejan parecem promissoras e ajudam a elucidar uma série de questionamentos, mas talvez se excedam por quererem partir de princípios muito universais. Provavelmente não fora um único motivo e uma única etapa na evolução que trouxe as árvores ao que são hoje. Vamos pensar na questão das árvores monocotiledôneas (*Arecaceas* ou palmeiras) *versus* eudicotiledôneas (quase a totalidade das outras angiospermas), pois as diferenças são muitas. Podemos sugerir que as eudicotiledôneas têm um sucesso evolutivo relativamente maior, pois são muito mais numerosas em número de exemplares e diversidade de espécies, o que faz todo o sentido pelo seu padrão de ramificação e distribuição de nutrientes, segundo a ótica da teoria de WBE. Mas se esse fosse o único princípio norteador da evolução das árvores, as palmeiras sequer existiriam, uma vez que há indícios de que elas são mais derivadas (menos

primitivas) que grande parte das eudicotiledôneas. Assim, nem podemos afirmar que elas estão em extinção, numa era de substituição por árvores de padrão mais ramificado. O que explica então a persistência de palmeiras, com relativa abundância, ao menos em áreas tropicais? A sugestão que fica com este trabalho é que nessas áreas as palmeiras simplesmente “não precisam” de muita complexidade estrutural. As regiões tropicais são úmidas e ensolaradas, e os ventos são relativamente fracos (Fig. 4.18). Com abundância de nutrientes, radiação solar e pouco vento, todas as vantagens trazidas pelas estruturas ramificadas parecem não ser tão cruciais na sobrevivência das espécies. Podemos reforçar nossa sugestão com a análise de uma série de mapas com informações sobre a abundância de espécies de palmeiras (Fig. 4.10), a taxa de radiação solar (Fig. 4.11) e a variação anual de temperatura (Fig. 4.12). Percebe-se que há uma quantidade muito maior de palmeiras nas regiões tropicais. Na realidade, a biodiversidade é sempre muito maior em florestas tropicais, mas é notável que as palmeiras existam muito raramente longe dessa faixa próxima ao equador. Também pode ser sugerido, analisando o mapa de variabilidade anual de temperatura, que as palmeiras podem ser demasiadamente sensíveis a mudanças bruscas.

Na região de estudo percebemos visivelmente que, embora não exatamente raras, as palmeiras são muito menos numerosas do que as outras árvores. No quadrilátero estudado, de um total de 156 troncos medidos, apenas 3 eram de palmeiras. Embora tenha sido sugerido (STEEGE, 2013) uma hiperdominância de palmeiras em algumas regiões da Amazônia, isso se dá não por conta de sua dominância em números absolutos, mas pela diversidade muito maior das eudicotiledôneas (mais numerosas, mas mais diversificadas).

Entretanto, embora aparentemente desvantajosa sob a ótica da teoria WBE, as palmeiras possuem suas vantagens. Como não há galhos e conseqüentemente uma menor captação de luz solar, é preciso que elas sejam altas, ficando acima do dossel. A estratégia é ter um caule alto e relativamente fino, por economia de recursos. Isso só é possível justamente por conta das palmeiras não terem galhos (menor peso lateral) e seus troncos usualmente terem menor módulo de Young, conferindo maior flexibilidade (WINDSOR-COLINS, 2007). De fato, a razão altura/diâmetro basal é

significativamente maior nas palmeiras (chegando a mais de 150), enquanto nas eudicotiledôneas ou gimnospermas quase nunca chega a 100 (Fig. 4.13). Em resumo, as palmeiras são mais “baratas”, e o segredo da sua sobrevivência parece estar nisso. Além disso, possuem algumas peculiaridades que podem ser vantajosas em áreas quentes, como bainhas ao redor dos feixes vasculares, maior quantidade de esclerênquima nas folhas, o que confere maior reforço e combate o colapamento dos vasos condutores no excesso de luminosidade e, ainda, grãos de pólen maiores e anemófilos (carregados pelo vento) que garantem dispersão mais eficiente e menos dependente de animais (ROCHA, 2016).

Um estudo (SALM, 2007) sobre os fatores determinantes da distribuição de palmeiras numa região do sudoeste amazônico reforça algumas conjecturas aqui colocadas. Apesar das espécies terem mostrado padrões de distribuição diversos, a abundância e riqueza de palmeiras foram significativamente superiores nas regiões mais baixas, revelando uma forte influência de umidade na adaptação dessas plantas. De maneira geral, se evidenciou uma forte associação a fatores climáticos, o que pode estar também relacionado à existência de um meristema apical único e insubstituível com pouca margem para sobrevivência em ambientes com frequentes eventos perturbativos (ver Apêndice A2).

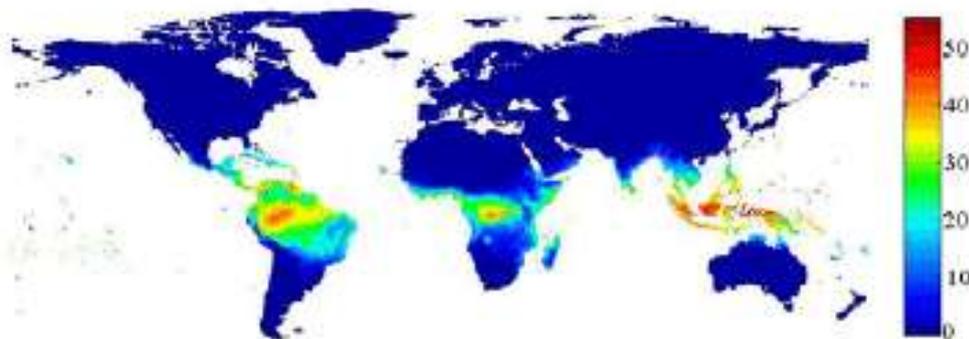


Figura 4.10: Distribuição global da riqueza de espécies de palmeiras. A escala em cores representa o número estimado de espécies na região. FONTE: Salm, 2007.

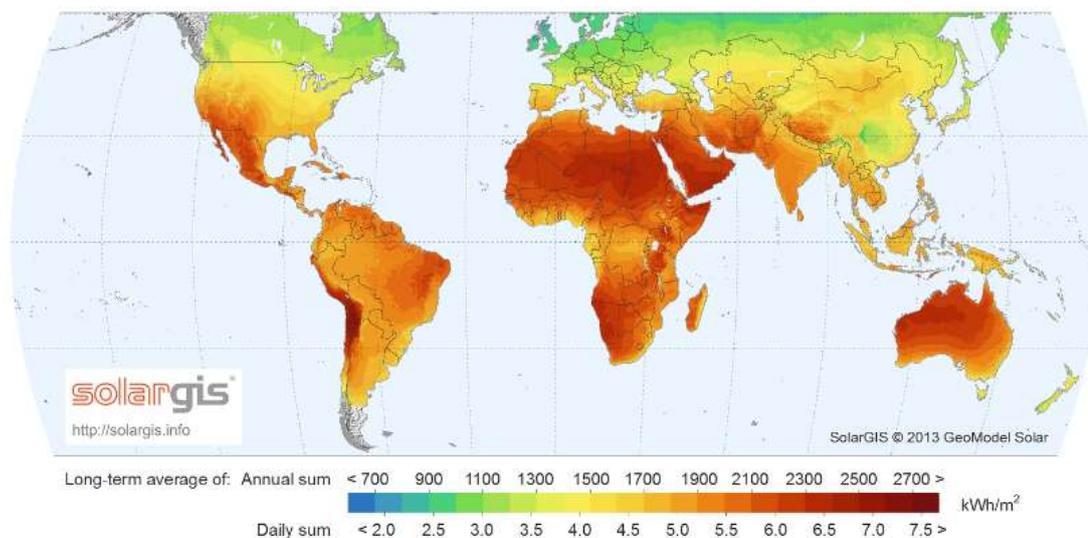


Figura 4.11: Média de energia solar incidente no globo (soma anual e diária), em kWh/m². FONTE: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:SolarGIS-Solar-map-World-map-en.png>

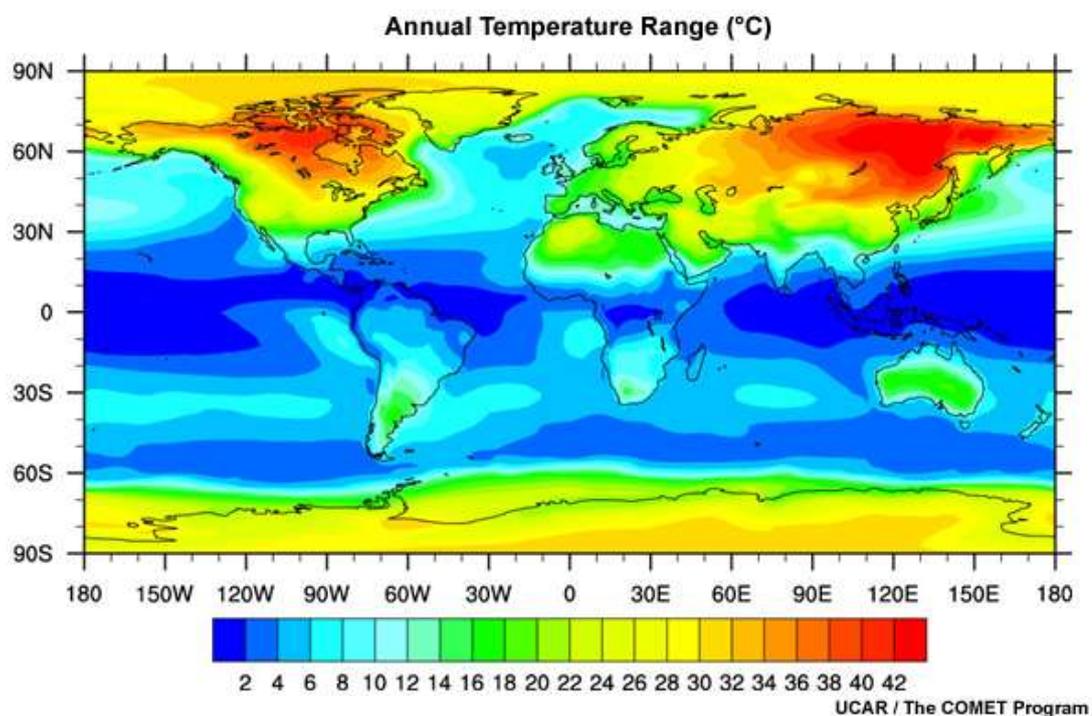


Figura 4.12: Variação máxima anual da temperatura média mensal de superfície (°C). Como era de se esperar, há pouca variação nas proximidades do equador e grandes variações em maiores latitudes e regiões distantes dos oceanos. FONTE: Japanese Reanalysis Project (JRA25), 1979-2004.

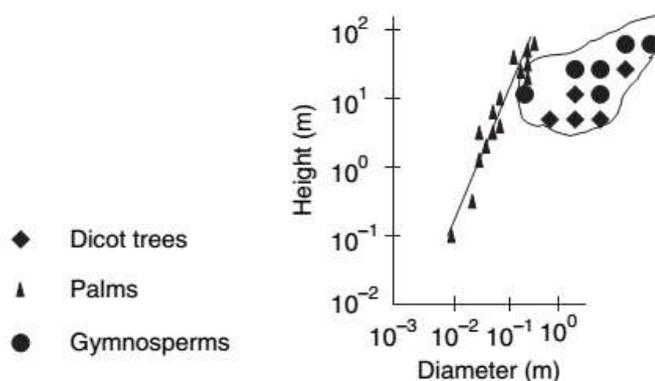


Figura 4.13: Relação entre altura e diâmetro (dap) de troncos para vários tipos de árvores. Losangos: eudicotiledôneas; Triângulos: palmeiras; Círculos: gimnospermas. FONTE: Windsor-Colins, 2007.

Retornando agora à questão das árvores de padrão ramificado, temos algumas questões a elucidar. Mesmo em regiões tropicais elas são muito mais abundantes, o que reforça a premissa de seu grande sucesso evolutivo. É de se supor que ter um tronco mais espesso (e energeticamente “caro”) que sustente uma grande estrutura de ramificação deva valer a pena. As principais teorias são baseadas na otimização de transporte de nutrientes (WBE ou Teoria Constructal, por exemplo), como se conjecturava desde a década de 1970 (LEOPOLD, 1971), quando foi proposto que uma estrutura ramificada hierarquizada era mais eficiente, em especial no sentido de minimizar o percurso total de fluidos. Vale frisar que estrutura ramificada (hierárquica) na natureza não significa necessariamente uma estrutura fractal, como observado por alguns trabalhos (AVNIR, 1998; BEJAN, 2000 e HALLEY, 2004).

Outros argumentos, como já vimos ao citar o trabalho de Eloy, focam no aspecto estrutural e mecânico das árvores (RIAN, 2014). Há evidências de que o padrão fractal faça com que haja uma melhor distribuição de forças ao longo da árvore, algo muito necessário em situações de fortes ventos. Além disso, este tipo de estrutura gera uma complexidade de padrões de vibração, o que praticamente impossibilita um aumento considerável da amplitude de balanço (JAMES, 2006). Assim, o padrão fractal causa uma espécie de “amortecimento” no movimento e também um aumento na força de arrasto que reduz rapidamente a velocidade do vento (KANG, 2011). Mas se pararmos para questionar, uma estrutura ramificada parece ser muito eficiente justamente para se auto-sustentar, e o argumento pode ser cíclico. Isto é, uma árvore seria ramificada de forma aproximadamente fractal para

otimizar a distribuição de nutrientes e resistir a estresses mecânicos, duas coisas dispensáveis se a árvore não tivesse esse tipo de estrutura dispendiosa (energética e materialmente). Então outros motivos levam as árvores a adotarem seus formatos, e o mais evidente de todos e que possivelmente seja o mais importante é a eficiência na captação de luz solar. Outros motivos podem ser conjecturados, como a multiplicidade de meristemas, o que permite à planta sobreviver e voltar a crescer mesmo após perder vários brotos, seja por ação de herbívoros ou eventos meteorológicos, diferente do que ocorre com as monocotiledôneas, as quais possuem apenas o meristema apical. Também pode ser interessante, do ponto de vista reprodutivo, ter frutos (ou esporângios, no caso das gimnospermas) espalhados ao longo de grandes copas, o que facilita evidentemente a dispersão de sementes na área ao redor do tronco. Mas isso tudo parece ter menos importância na morfologia das árvores quando comparado com a importância da captação de luz.

Em seu livro *Branches*, Philip Ball resume, em linguagem de divulgação científica, muito do que está por trás dos padrões ramificados na Natureza, como o que acontece nas bacias hidrográficas (BALL, 2011). Tais estudos foram precursores das teorias que tentam explicar a geometria das árvores, e dentre eles se destacam as ideias de Murray e Honda. Particularmente, Honda mostrou que os ângulos na ramificação eram bastante importantes na eficiência da área foliar efetiva (na captação de radiação solar) e os ângulos que mais aumentavam essa área efetiva eram bem próximos dos ângulos formados nas ramificações reais (HONDA, 1978). Seus modelos, quando modificados para simular a ação de fenômenos da natureza (gravidade, ventos, etc.) imitaram árvores de maneira razoavelmente realística (Fig. 4.14).

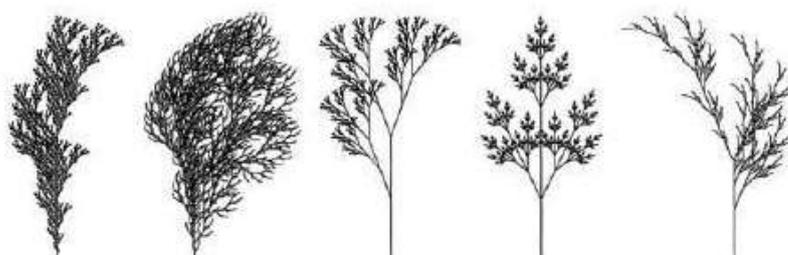


Figura 4.14: Árvores simuladas pelos modelos de Honda. FONTE: Ball, 2011.

Mas talvez a lição mais importante que fica é que, embora a busca pela luz do sol seja o fator norteador, alguns outros fatores desempenham papéis mais ou menos importantes no desenvolvimento dos formatos das árvores, dependendo da situação. Num artigo intitulado *The Shapes of Trees: A Matter of Compromise*, Peter Thomas procura resumir algumas características que aparecem em determinadas espécies e ligá-las ao ambiente, enfatizando que seus formatos (e sua diversidade) resultam de uma espécie de ajuste entre seus diferentes objetivos (THOMAS, 2001). A natureza deste ajuste pode ser difícil de apontar, mas algumas generalizações podem ser feitas. Ele separa as árvores ramificadas em duas categorias básicas: as de formato cônico (coníferas em sua maioria) e as de copa arredondada (todas as outras). Coníferas de grande latitude e/ou altitude devem sua forma à necessidade de reduzir o acúmulo de neve e de interceptar o máximo de luz solar (Fig. 4.15), pois em grandes latitudes o sol tende a estar posicionado mais próximo do horizonte que do azimute, o que explica o fato de florestas de coníferas serem bastante escuras em imagens de satélite. A questão morfológica da eficiência na captação de luz nas coníferas é reforçada pelo fato de alguns grupos, em latitudes mais baixas, se afastaram da forma cônica típica e desenvolveram copas de topo plano, em formato de taça, como é o caso do Pinheiro-manso (*Pinus pinea*) na região do Mediterrâneo e da Araucária (*Araucaria angustifolia*) na porção sul da América do Sul (Fig 4.16). Cabe aqui uma interessante observação. Estas duas espécies, quando jovens, apresentam um formato típico de pinheiro, e ao irem atingindo a maturidade, vão tomando o formato de taça. Isso sugere uma estratégia evolutiva que moldou o formato dessas gimnospermas e permitiu sua sobrevivência em ambientes mais ensolarados, onde as angiospermas dominam, sendo assim um caso de evolução convergente, pois o projeto básico das coníferas não favorece grandes copas em virtude de seu crescimento monopodial. Isso fica mais evidente na Araucária, já que o Pinheiro-manso possui um padrão de ramificação que podemos facilmente confundir com o de uma eudicotiledônea (ver Apêndice A1). Curioso é o fato de não ter havido uma evolução convergente em sentido oposto, com alguma (ou várias) espécie de gimnosperma evoluindo para atingir um formato cônico e dominar áreas de alta latitude. É uma questão a ser elucidada, mas pode ter a ver com o fato da adaptação do formato cônico ser tão mais eficiente que não se abriu espaço para a competição, o que também pode explicar a

baixa diversidade nessas regiões. Ambientes hostis não toleram muita diversidade e requerem especializações (ver Apêndice A2).

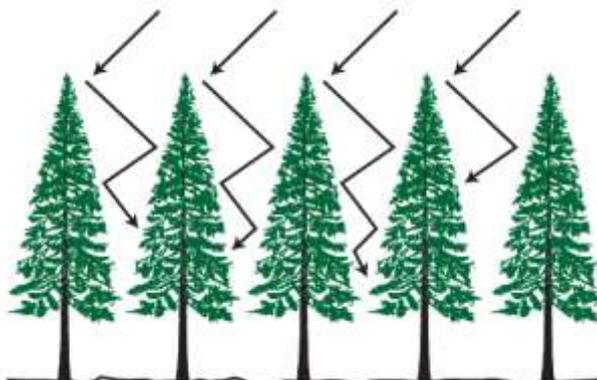


Figura 4.15: Eficiência na captação de raios solares, em alta latitude, pelas coníferas. Nessas áreas o Sol em geral está próximo do horizonte, o que favorece um formato cônico. FONTE: Thomas, 2014.



Figura 4.16: Exemplares do Pinheiro-manso (esq.) e da Araucária (dir.), duas coníferas que abandonaram sua forma cônica para aproveitar melhor a radiação solar em latitudes médias. FONTE: <http://mybonsai.com.br/articles/view/139> e <http://www.bemparana.com.br/noticia/265011/araucarias-estao-a-tres-passos-da-extincao-completa>

As copas largas e aproximadamente esféricas características de climas nublados (como a Grã-Bretanha ou costa oeste da América do Norte) também sugerem o forte efeito da necessidade de eficiência na captação de luz. Nestes ambientes a radiação predominante é difusa, vinda de todas as direções, e por isso as copas tendem a este formato. Neste caso, não faria muito sentido uma copa no estilo “taça” (o que faz no Mediterrâneo e seu clima seco e de radiação direta). Mas isso só é vantajoso em regiões com árvores espaçadas, de baixa competitividade por luz, pois boa parte das florestas tropicais possuem climas razoavelmente nublados, mas a grande densidade de árvores não permite a radiação chegar pelos lados.

Muito interessantes são as estratégias relacionadas à Biofísica das árvores. Uma regra fundamental é a tendência da distribuição do peso de tal forma que se evite torques. É curioso que quando uma árvore perde um grande galho ou até mesmo seu tronco principal acima de uma região, ocorre todo um rearranjo para que os torques se minimizem (Fig. 4.17a). Além disso, quanto maior uma árvore, mais efeitos do vento ela sofrerá e ela precisa “decidir” entre crescer para melhor aproveitar o sol ou sobreviver às cargas de vento. Este dilema é fortemente dependente das condições do ambiente durante o crescimento, e distúrbios como fortes balanços e fricção podem reduzir drasticamente o crescimento. Experimentalmente se verificou que árvores que, quando jovens, sofreram breves episódios de distúrbio mecânico (foram chacoalhadas ou atritadas diariamente por trinta segundos) cresceram cerca de apenas um terço das árvores do grupo de controle (NEEL, 1971). Outro fator que ajuda na resistência ao vento (ao distribuir melhor o estresse) é o formato aproximadamente cônico do tronco, e também a proporção entre a altura de atuação efetiva do vento (h) e o diâmetro do tronco (D) escalando de maneira aproximada como $h \sim D^3$ (METZGER, 1893), como vemos na Fig. 4.17b. Bejan e colaboradores também sugeriram que, em regiões de ventos intensos, o formato cônico é importante também na copa (BEJAN, 2008).

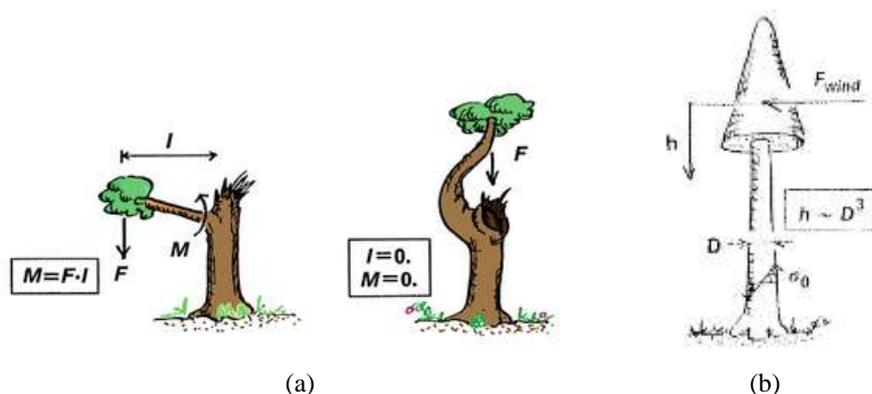


Figura 4.17: (a) Rearranjo de galhos para reduzir o torque (M) total em situações de perda de grandes galhos ou parte do tronco. (b) Regra de escala que garante maior resistência ao tronco em episódios de fortes ventos. FONTE: Rian, 2014.

Sendo assim, parece que o “casamento” entre boa captação de luz quando o sol está próximo do horizonte, pouca propensão em acumular neve e resistência ao vento é o que faz com que as coníferas sejam altamente dominantes em determinados biomas, formando florestas inteiras (fig. A7 – Apêndice 1). Essa conjectura pode ser

sugerida ao se comparar os mapas globais de vegetação natural dominante (Fig. 4.18), velocidade média do vento (Fig. 4.19) e variação anual de temperatura (Fig. 4.12). As florestas de coníferas parecem coincidir com regiões de ventos fortes⁹ e, mais ainda, com as regiões de grandes oscilações de temperatura, o que representa fortes invernos e muita neve, além de serem regiões de grande latitude.

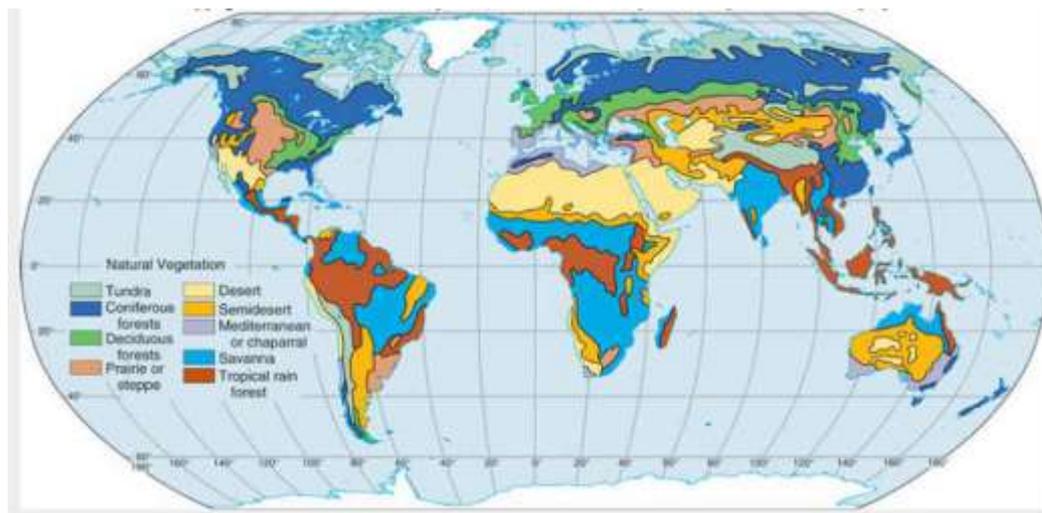


Figura 4.18: Vegetação natural na superfície do globo. Perceba a correlação entre as áreas de abundância de palmeiras e as áreas de vegetação tropical úmida (laranja escuro) deste mapa. As florestas de coníferas estão em azul escuro. FONTE: <http://suelynhomeworkhelper.weebly.com/world-map.html>

Como espécies diferentes têm naturalmente formas distintas, parece evidente que esta é uma característica de origem genética, o que implica que o ambiente e suas transformações e exigências moldaram os formatos das árvores através da evolução. Mas isso só é parcialmente verdade, pois duas árvores da mesma espécie nunca serão completamente idênticas, e parte destas diferenças é devida à interação com o meio ambiente. A forma é uma “negociação” entre muitos fatores, como ter muitas folhas, mas de forma que elas não gerem muita sombra nas outras (os galhos nascem de tal forma que os pontos dos brotos seguem a sequência de Fibonacci, e folhas superiores tendem a ser menores que as inferiores), a necessidade de polinização e dispersão de sementes, investimento otimizado em estrutura do tronco e na biomecânica de forma geral, e estratégias para lidar com dificuldades como

⁹ Uma região de fortes ventos que hoje é dominada por estepes e plantações é o centro-oeste da América do Norte. Mas sua vegetação original era dominada por florestas de coníferas (principalmente sequoias), as quais foram praticamente dizimadas durante a expansão ao oeste no século XIX.

estiagens, solos pobres, excesso ou falta de radiação, alagamentos, tempestades, etc (THOMAS, 2014). Mas apenas algumas formas parecem ser funcionais, e mesmo na alta diversidade de espécies da floresta amazônica, apenas 25 formas foram categorizadas (HALLÉET, 1978). Mas apesar disso, não deixa de ser fascinante o caminho que a evolução traçou para chegarmos às diversas formas que temos hoje (Fig. 4.20). Isso é um dos aspectos mais belos da natureza!

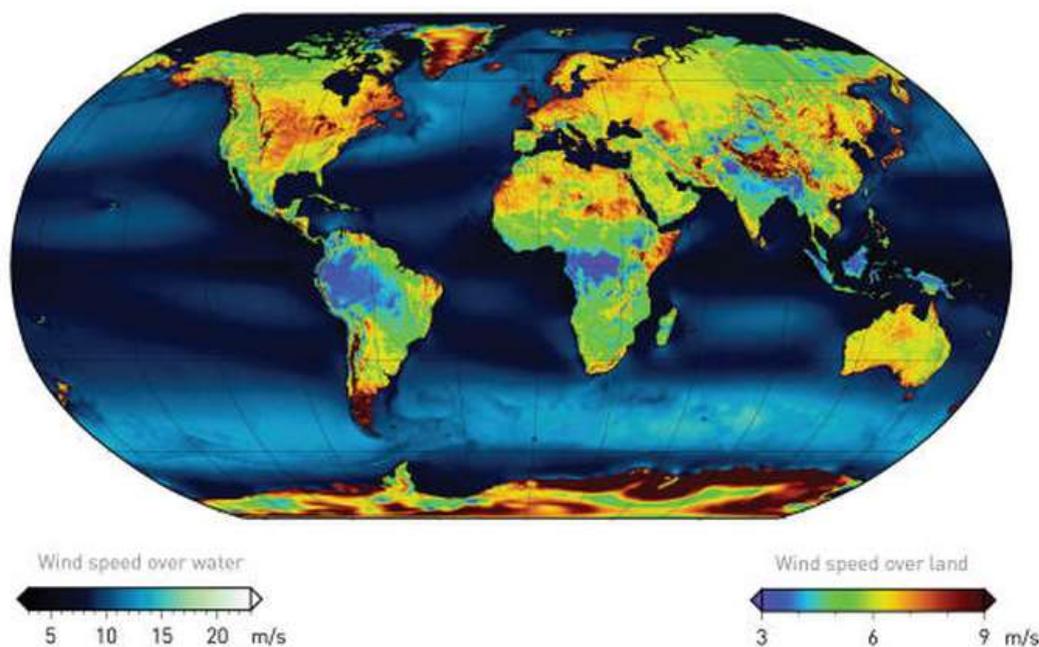


Figura 4.19: Média da velocidade do vento sobre a água (escala em azul) e sobre a terra (escala em cores). Fonte: <http://www.energybc.ca/profiles/wind.html>.



Figura 4.20: Alguns dos diversos formatos de ramificação nas árvores. FONTE: Ball, 2011.

5. CONCLUSÕES

Após tudo que foi discorrido neste trabalho, podemos tentar responder às questões postas na Introdução.

1) Há uma relação do tipo lei de potência (livre de escala) para a distribuição dos diâmetros dos troncos na área de estudo? E se há, existe semelhança com outros trabalhos na literatura (universalidade)?

A distribuição de frequência dos troncos sugere que sim. Uma curva de ajuste do tipo lei de potência teve boa concordância ($R^2 > 0,97$). Esse comportamento era previsto teoricamente (pelo modelo WBE) com um expoente igual a -2, mas não há uma convergência inquestionável para este valor em distribuições como sugere resultados na literatura, bem como o expoente que encontramos no quadrilátero de estudo de (aproximadamente -1,6). Contudo, não se pode afirmar a universalidade do comportamento tipo lei de potência na distribuição dos troncos, uma vez que um valor encontrado num estudo dentro do bioma sul-americano resultou em um expoente de -3,7 e R^2 de apenas 0,64. Num trabalho do próprio Enquist com um grande número de dados globais conclui que distribuição dos diâmetros dos troncos podem variar consideravelmente, com extremos próximos de 0,0 e -3,0.

2) Há uma relação semelhante com respeito à distribuição de diâmetros e comprimentos de galhos em algumas espécies nessa mesma área? Se há, existe semelhança com a distribuição dos troncos, de tal forma que possamos dizer que a árvore “imita” a floresta em que está contida?

Nas duas espécies analisadas, desde que desconsiderados os galhos terminais (mais finos), a distribuição de frequência dos diâmetros dos galhos seguiu sim uma lei de potência. A semelhança com a distribuições dos troncos foi no formato, mas não nos expoentes encontrados de -2,4 e -3,5 para o *Inga alba* e *envireira*, respectivamente. Esses valores não nos permitem afirmar categoricamente que as espécies de uma floresta repetem os padrões geométricos dessa mesma floresta, ou seja, nem sempre a ramificação de uma espécie “imita” a área que ela está inserida (em termos de distribuição e diâmetros). Talvez isso possa acontecer em média, mas mais estudos precisariam ser feitos, com um grande número de indivíduos.

3) *Em que medida as suposições do modelo WBE são válidas para descrever as estruturas estudadas?*

Sendo o fractal uma entidade matemática idealizada, assumir a hipótese de fractalidade para objetos reais pode ser discutível. O que tentamos fazer foi uma análise qualitativa com base em argumentos quantitativos que reflitam algum grau de auto-similaridade, a partir das distribuições de frequência dos diâmetros dos galhos e da estatística descritiva de β e γ . Pode-se afirmar que houve padrões fractais em ambas, pois uma distribuição dos diâmetros dos galhos que segue uma lei de potência sugere isso. Apenas os histogramas de β nos foram úteis, mas aparentemente podemos sugerir que a *Inga alba* mostrou características mais auto-similares que a *envireira* (pelo pronunciamento do histograma). Esta última apresentou uma característica dupla de auto-similaridade, com eventuais bifurcações e também galhos principais com muitos “filhos”. Se nos ativermos à ideia de fractal como uma estrutura hierárquica que segue leis de escala em certo *range*, então podemos concluir que a terminologia é adequada.

Sobre a venação das folhas, visualmente os padrões de ramificação são distintos, sendo que a das folhas de *Inga alba* são mais hierarquizadas que na *envireira*. Isso parece um pouco com a característica da ramificação dos galhos, mas nada muito conclusivo. A invariância nas dimensões destes vasos é uma das premissas da teoria WBE, e como não é possível afirmar nada quantitativamente, acreditamos que a resposta é inconclusiva (a partir do que foi analisado). As dimensões fractais calculadas podem ajudar a termos noções sobre densidade de capilares, pois certamente são quantidades relacionadas. No entanto, em especial nas espécies de interesse, o processo de esqueletização foi parcial, e provavelmente a dimensão fractal acabou por ser superestimada, já que a imagem não tinha apenas tecido condutor. Os valores encontrados, todos razoavelmente altos (maiores que 1,7) sugerem que a ocupação de espaço pelos capilares é elevada, a fim de atender bem as células e participar de trocas gasosas, conforme sugere a teoria WBE.

4) *Por que as árvores têm os formatos que têm e qual o papel do padrão de ramificação?*

As muitas respostas para essa pergunta foram detalhadas na seção 4.6, mas podemos dizer que os fatores são muitos, embora aparentemente guiados (na maioria dos casos) pela eficiência na captação de luz solar. Uma grande estrutura de ramificação, tenha ela elementos de auto-similaridade ou não, não faz sentido por si só, e nosso estudo nos permite inferir que a sua principal razão dessa configuração é oferecer à árvore condições de otimizar a interceptação dos raios solares. Na realidade, como bem observou Thomas em seu artigo sobre o formato das árvores e Grime em sua teoria, as árvores precisam “ajustar” suas necessidades com a disponibilidade de recursos, investindo recursos no que é necessário para sua sobrevivência e reprodução. Assim, uma copa ampla e vistosa não faz sentido se a árvore não atingir o dossel da floresta e esta precisa, sobretudo, investir em crescimento vertical. Em regiões alagadiças a necessidade de estruturas auxiliares de sustentação como as raízes tabulares são muito importantes. Em outras situações, no caso das coníferas, foi interessante elaborar uma copa cônica para captar os raios solares em altas latitudes. O caso mais emblemático de que nem sempre a complexidade estrutural é garantia de sucesso é o caso das palmeiras, uma vez que, com baixa complexidade de ramificação, consegue um relativo sucesso em algumas regiões. O que fica de mais precioso nesta reflexão é compreendermos que não há um único princípio que possa explicar o formato das árvores, e os modelos devem levar isso em consideração. A hipótese da fractalidade (com otimização do transporte de nutrientes) como o fator preponderante no formato pode ser uma inferência muito forte e que desconsidera o sucesso evolutivo das espécies que não seguem este padrão. Outras questões como resistência a estresse e a distúrbios eventuais, capacidade de recuperação e mudanças metabólicas (como o tipo de fotossíntese) podem ser fundamentais, embora o fator norteador pareça mesmo ser a capacidade de interceptar a radiação solar, salvo raras exceções.

APÊNDICE

A1. A EVOLUÇÃO DAS PLANTAS

Neste apêndice será apresentado, de maneira bastante sucinta, o provável processo de evolução das plantas. Temas como a origem da vida e o início do processo de evolução dos seres vivos serão bastante resumidos, com um detalhamento um pouco maior despendido para as plantas vasculares, objeto desta tese. A questão do processo reprodutivo e de sua evolução também não será aprofundado, para não desviar o foco.

O início da vida

Há certo consenso no meio científico, com base em evidências geológicas e técnicas avançadas de datação (em especial por decaimento de radioisótopos) de que a Terra se formou há aproximadamente 4,6 bilhões de anos (b.a.). As teorias mais aceitas para a origem da vida são de que o ambiente primordial da Terra, com atmosfera rica em hidrocarbonetos (como o metano) e descargas elétricas e a crosta rica em atividade vulcânica, permitiram o surgimento de moléculas orgânicas complexas que, em algum momento, tiveram a capacidade de se autorreplicar (DAWKINS, 1986). Deste momento em diante estava dada a largada para a grande corrida evolutiva, moldada principalmente pela seleção natural proposta por Darwin e explicada atualmente pela Teoria Sintética da Evolução, a qual também se utiliza de conceitos modernos em genética e biologia molecular para explicar o processo evolutivo. Este processo, provavelmente, ocorreu muito lentamente, e as evidências fósseis das primeiras formas de vida remontam a 3,5 b.a. (Figura A1), as quais consistem em fósseis de procariotos (células sem núcleo), provavelmente bactérias primitivas. Na época, como ainda hoje ocorre em mares quentes e pouco profundos (RAVEN, 2013), esses seres primitivos formavam estromatólitos, um tipo de “tapete microbiano”.



Figura A1: Fóssil de procarioto (esq.) e um estromatólito fossilizado (dir.). FONTE: <http://www.livescience.com/41191-ancient-microbe-fossils-found.html> .

A Teoria da Endossimbiose Sequencial

Com o decorrer do tempo, as células primitivas evoluíram para uma forma mais organizada (eucariotos) de armazenamento e reprodução de material genético e de metabolismo, com o aparecimento do núcleo celular e de organelas. Além disso, possivelmente ocorreram, por pelo menos duas vezes, a “captura” de bactérias por essas células ancestrais, resultando em um efeito benéfico para ambas as partes, no que se chama de Simbiose. Primeiramente foram capturadas as prováveis ancestrais das atuais mitocôndrias, hoje essenciais no processo de produção de energia em nível celular. Posteriormente, por uma linhagem de micro-organismos que veio a dar origem aos organismos fotossintetizantes (incluindo as plantas modernas), ocorreu o englobamento de bactérias que haviam evoluído para sintetizar alimento (açúcares), ancestrais dos atuais cloroplastos. Desta forma, ao passo que estas bactérias ancestrais encontraram segurança no interior dos ancestrais dos eucariotos modernos, estas células eucarióticas primitivas se beneficiaram com um auxílio no metabolismo (pelas mitocôndrias) e com a possibilidade de sintetizarem seu próprio alimento (tornaram-se seres autótrofos), a partir da luz solar, com a simbiose com os ancestrais dos cloroplastos. As linhagens sobreviventes de eucariotos que não executaram este último passo deram origem aos organismos heterotróficos modernos, como os fungos, alguns protistas e animais.

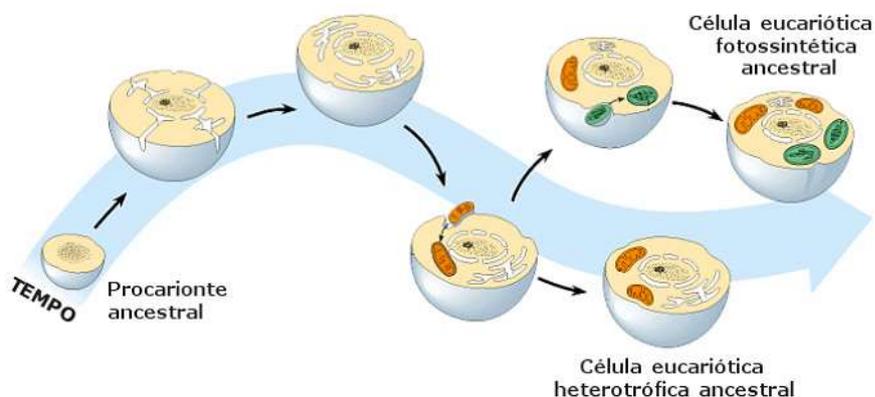


Figura A2: A Teoria da Endossimbiose Sequencial. FONTE: <http://pt.slideshare.net/emanuelbio/supermed-aula-temtica-01-enem> .

As Primeiras Plantas

As primeiras formas de vida pluricelulares e fotossintetizantes eram aquáticas, assim como toda a vida primordial, e nos são familiares ainda: as algas. Embora visualmente algumas algas aparentem muito com plantas modernas, elas não possuem grande complexidade estrutural, pois praticamente não possuem células e tecidos especializados. A linha evolutiva que originou as plantas terrestres provavelmente remonta às algas carófitas que habitavam águas rasas das margens de lagos sujeitas a períodos de secas (VEIGA, 2015). Em ambientes como esse, a seleção natural favorece os indivíduos que são capazes de sobreviver nos períodos de escassez de água. O zigoto dessas algas é protegido da desidratação por uma camada de esporopolenina, a mesma substância encontrada em grãos de pólen. O acúmulo dessas características em pelo menos uma população ancestral dessas algas tornou seus descendentes aptos a viverem de forma permanente fora da água, o que permitiu a conquista do ambiente terrestre. Esta conquista foi especialmente vantajosa, pois o ar pouco atenua a luz solar, permitindo uma fotossíntese mais eficiente. Também não havia competição por nutrientes e o dióxido de carbono era mais abundante que na água. No entanto, essa conquista só pode ser completada com algumas adaptações importantes, como a impermeabilização dos tecidos por substâncias cerosas. Por outro lado, isso impedia as trocas gasosas, o que foi resolvido com o aparecimento dos estômatos.

Conforme já mencionado anteriormente, as primeiras espécies capazes de dominar o ambiente terrestre não apresentavam raízes verdadeiras, sem as quais não poderiam ser absorvidos nutrientes do solo. No entanto, o registro fóssil sugere que há aproximadamente 420 milhões de anos (m.a.), uma adaptação teria ajudado a resolver esse problema: associações simbióticas com alguns fungos! Essas associações eram similares àquelas que atualmente são chamadas de micorrizas. Os fungos micorrízicos conseguem formar grandes redes de filamentos no solo, aumentando a capacidade de absorção de nutrientes, quando comparados com o que a planta conseguiria absorver sozinha. O fungo passa a transferir nutrientes para a planta simbiote, ao passo que a planta fornece açúcares ao fungo.

Muito possivelmente, nestes ancestrais de plantas, as porções subterrâneas tinham uma menor impermeabilização e absorviam água e sais minerais da lama, ao passo que as porções emersas possuíam maior impermeabilização e faziam a maior parte da fotossíntese. Luz e CO₂ precisavam ser obtidos diretamente do meio aéreo. Componentes minerais e água eram encontrados no solo. Esta dicotomia de ambientes forçou uma especialização. Os ramos que realizavam fotossíntese deveriam crescer em direção à luz (fototropismo positivo), e órgãos responsáveis pela absorção precisariam crescer para baixo (geotropismo positivo). Estava iniciada a escalada para a formação das folhas e raízes.

As primeiras plantas propriamente ditas não possuíam ainda um sistema vascular e o transporte de nutrientes acontecia célula a célula, o que limitava consideravelmente seu tamanho. Não possuem raízes e folhas verdadeiras, embora já apresentem alguma diferenciação de tecidos (VEIGA, 2015). Atualmente as *briófitas* são os representantes pouco modificados deste estágio inicial no processo de evolução. Evidências moleculares e de outras fontes sugerem que as plantas terrestres são descendentes de um único ancestral comum e que as briófitas incluem as plantas vivas mais antigas que divergiram da linha principal da evolução das plantas (RAVEN, 2013). Este grupo engloba as Hepáticas, os Antóceros e os conhecidos Musgos. A Figura A3 traz o cladograma¹⁰ das embriófitas (plantas

¹⁰ Atualmente, o método mais amplamente usado para classificar os seres vivos é a **cladística**. Um **clado** ou grupo monofilético é uma ramificação na “árvore” da linhagem evolutiva. Assim, todos os organismos pertencentes ao mesmo clado possuem uma origem comum.

terrestres), com as características evolutivas que originaram estes três grupos de briófitas, bem como as plantas vasculares.

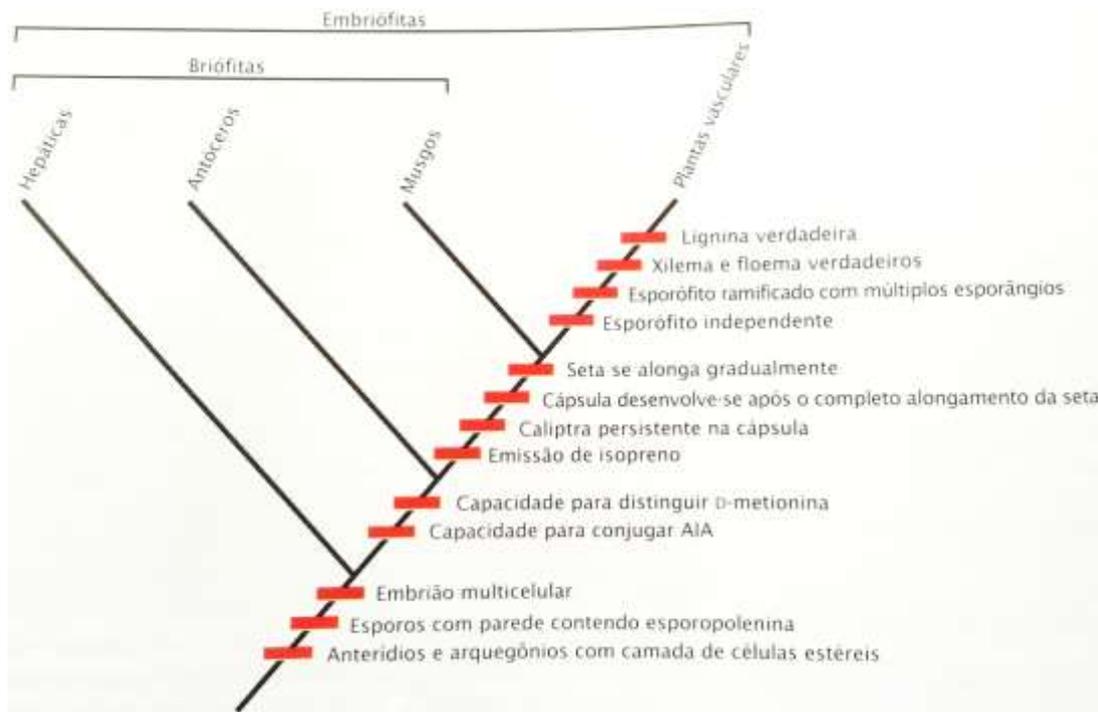


Figura A3: Cladograma das embriófitas. As tarjas vermelhas sinalizam as características adquiridas durante o processo evolutivo que desencadearam na separação dos grupos. Fonte RAVEN, 2013.

As primeiras plantas vasculares

As grandes limitações no desenvolvimento das briófitas eram a ausência de um sistema de transporte de nutrientes e de uma estrutura resistente para vencer os efeitos gravitacionais da terra firme. Os ramos aéreos precisaram desenvolver tecidos de sustentação resistentes, permitindo o crescimento fototrópico positivo, enquanto os subterrâneos deveriam crescer para baixo em busca de sais e água. Apesar de crescerem em direções opostas, há relação de dependência muito grande (VEIGA, 2015). Os ramos absortivos dependem dos produtos da fotossíntese nos aéreos, enquanto as partes aéreas necessitam da água e dos sais absorvidos pelos ramos subterrâneos. A maneira que a evolução achou para lidar com essa necessidade, ao mesmo tempo que permitiu o crescimento vertical, foi o desenvolvimento dos vasos condutores de seiva.

O aparecimento deste sistema vascular condutor de fluidos possui basicamente duas estruturas: o xilema, condutor de sais minerais e água, e o floema, condutor de material fotossintetizado (açúcares) nos ramos superiores. Para resolver o problema da força da gravidade no ambiente terrestre, apareceu a capacidade de sintetizar a lignina, substância que se incorpora às paredes das células de sustentação e do xilema, causando um enrijecimento. Estas duas características permitiram às plantas vasculares crescerem muito mais que as briófitas, permitindo mais acesso à luz solar e a níveis mais profundos de solo. Cabe ressaltar que as primeiras plantas vasculares não possuíam crescimento secundário (em espessura), embora haja exceções no registro fóssil. Os tecidos vasculares primários e o tecido fundamental associado exibem três arranjos básicos, chamados de estelos (RAVEN, 2013): o protostelo, o sifonostelo e o eustelo (Figura A4). Sifonostelos são encontrados na maioria das plantas vasculares sem sementes atuais, ao passo que os eustelos são encontrados nas plantas com sementes. Ambos parecem ter evoluído independentemente a partir do protostelo, o que sugere que nenhum dos grupos das plantas vasculares sem sementes atuais deu origem às plantas com sementes.

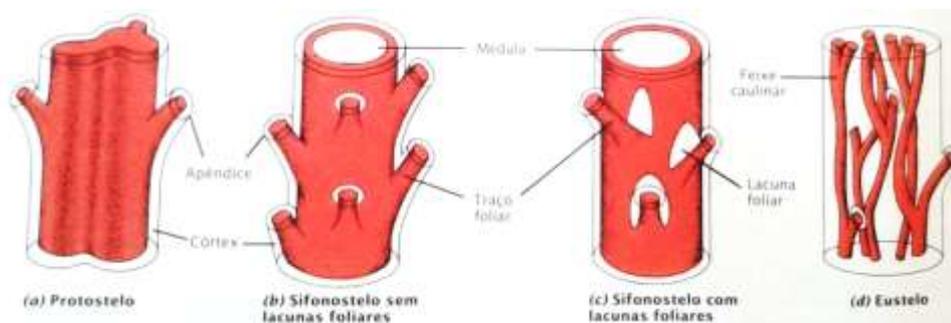


Figura A4: Tipos de estelos. Fonte: RAVEN, 2013.

Além do sistema vascular, outras modificações de sucesso surgiram. Embora haja pouca informação no registro fóssil sobre o desenvolvimento das raízes, elas devem ter se originado a partir de porções inferiores e possivelmente subterrâneas do eixo das plantas vasculares primitivas. É interessante notar que a maioria das raízes apresentam estruturas relativamente simples, parecendo ter retido muitas características primitivas. Já as folhas provavelmente se originaram como

protuberâncias do meristema apical¹¹ e, do ponto de vista evolutivo, existem fundamentalmente em dois tipos, os microfilos (com uma única nervura central e proveniente de protostelos) e os megafilos (com um sistema complexo de nervuras e provenientes do sifonostelo ou do eustelo). De acordo com algumas teorias, os microfilos surgiram de protuberâncias laterais do caule, quase como espinhos, e foram adquirindo tecido vascular paulatinamente. Já a evolução dos megafilos é um tanto mais complexa e a teoria mais aceita sugere que evoluíram a partir de um sistema inteiro de ramos por meio de uma série de passos. As primeiras plantas tinham uma **ramificação dicotômica** do caule (RAVEN, 2013), sem a presença de folhas. Ramificações desiguais resultaram em ramos com crescimento maior e menor, e estes ramos menores se “agruparam” e se ligaram em estruturas cada vez mais achatadas e propensas a receber luz solar, como “painéis”, formando assim as lâminas foliares primitivas. Todo este processo pode ser mais bem entendido a partir da Figura A5.

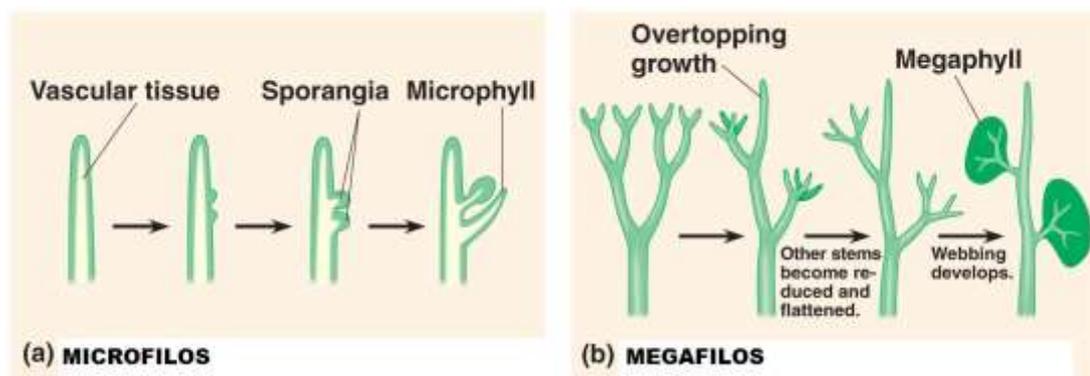


Figura A5: Teoria para a evolução (a) dos microfilos e (b) dos megafilos.

As descendentes diretas das primeiras plantas vasculares sem sementes constituem os filós das Licófitas (com microfilos) e Pteridófitas (samambaias e afins, com megafilos). Quando dominaram a terra, chegaram a atingir grandes tamanhos, embora bem inferiores às grandes árvores atuais, formando as primeiras florestas a cerca de 370 m.a (VEIGA, 2015). Uma típica paisagem do período devoniano é sugerida na Figura A6. Até então as plantas se reproduziam por esporos. O ancestral

¹¹ As plantas, como que para compensar a sua imobilidade, crescem por toda sua vida. Este crescimento se origina em **meristemas**, que são regiões de tecido embrionário. Os meristemas localizados na ponta da raiz ou sistema caulinar são responsáveis pelo crescimento em comprimento e são chamados de meristemas apicais.

comum que originou as pteridófitas teve uma ramificação evolutiva onde surgiu um elemento novo e com enorme sucesso: a semente. Essa nova estrutura protegia o embrião e o nutria com uma reserva energética inicial. Surgia uma nova etapa crucial na evolução das plantas.



Figura A6: Uma típica paisagem do Devoniano. Neste período as plantas vasculares sem sementes dominaram a paisagem, atingindo grandes tamanhos. Obra de Zdeněk Burian. Fonte: <http://scientificillustration.tumblr.com/page/882>

As primeiras plantas com sementes: as gimnospermas

No paleozoico superior surgiram plantas intermediárias, as Progimnospermas, que ainda se reproduziam por esporos, mas já produziam xilema secundário (lenho), crescendo em espessura e assim alcançando vários metros (a *Archaeopteris* atingia até 17 m e pode ter formado florestas). Aparentemente estas foram as primeiras plantas a desenvolver o eustelo como padrão de condução de seiva. Evidências sugerem que as plantas com sementes subsequentes evoluíram de plantas semelhantes às progimnospermas, embora a compreensão deste processo ainda não esteja completa (RAVEN, 2013).

Nesse período o clima da Terra ficou sensivelmente mais seco, o que foi crucial para a dominância das plantas com sementes. Esporos não resistem muito à ausência de água, e os gametas masculinos (anterozoides) também precisam de água para fecundar os gametas femininos (oosferas), problema resolvido com o

surgimento do pólen. Nesse contexto surgiram as primeiras gimnospermas propriamente ditas, hoje já extintas (as Pteridospermales, semelhantes a grandes samambaias arbóreas, e as Cordaitales). Sua predominância é tão evidente que, ao formarem florestas de grandes árvores lenhosas, geraram um imenso depósito fóssil de carvão mineral, o que dá nome ao Período Carbonífero. Atualmente temos quatro filos de gimnospermas: Cycadophyta (cicadófitas), Ginkophyta (ginko), Coniferophyta (coníferas) e Gnetophyta (gnetófitas). As mais conhecidas e numerosas são as coníferas, distribuídas em 630 espécies em 70 gêneros, cujo mais popular é o *Pinus* e suas folhas em formato de agulha, dominantes em determinadas localidades, especialmente em climas mais frios (Figura A7).



Figura A7: Floresta de coníferas na Finlândia. Fonte:

<https://global.britannica.com/science/coniferous-forest>

Podemos agora resumir um pouco a cronologia da evolução das plantas vasculares. Há cerca de 400 m.a. existiam as mais primitivas, como as riniófitas e trimerófitas. Em seguida, no Devoniano e Carbonífero, houve uma proliferação de samambaias, licófitas, esfenófitas e das progimnospermas, as quais dominaram até 300 m.a. atrás. As primeiras plantas com sementes apareceram no Devoniano Superior, levando às gimnospermas. Apesar do sucesso evolutivo das gimnospermas, sua reprodução sexuada necessitava do vento e, podemos assim dizer, de certa ajuda

do acaso. No período Cretáceo, há aproximadamente 130 m.a., uma linhagem encontrou uma maneira eficiente de usar os pequenos animais voadores já existentes para auxiliar na sua reprodução. A estratégia usada foi usar a modificação de folhas para construir uma nova estrutura, bastante atrativa para os insetos voadores: a flor.

As angiospermas

O termo “angiosperma” deriva do grego, *angeios* (bolsa), e *sperma* (semente). Seu sucesso evolutivo é indiscutível, pois, apesar de formarem o filo mais recente na cronologia das plantas terrestres, são esmagadoramente dominantes, englobando cerca de pelo menos 300 mil espécies (aproximadamente 90% do total), possivelmente ultrapassando as 400 mil (RAVEN, 2013). Já se tornaram predominantes no cretáceo médio (100 m.a. atrás). Muito provavelmente este grande sucesso encontra explicação nas inovadoras estruturas de reprodução. A formação de flores coloridas e adocicadas (néctar) atrai polinizadores, facilitando a recombinação gênica, crucial para o processo de seleção natural e consequente adaptação às eventuais mudanças de ambiente. Outra novidade foi o surgimento dos frutos, estruturas derivadas das flores que, além de protegerem e fornecerem nutrientes adicionais às sementes, são devorados por animais que espalham as sementes espacialmente através das fezes. Uma evidência disso é o desenvolvimento da capsaicina pelas pimentas. As aves possuem um trato digestivo mais curto e não possuem dentes que triturariam sementes, além de voarem para longe, diferente dos mamíferos em geral. Elas também não possuem os receptores para a capsaicina, e assim não sentem ardor nenhum ao comê-las (BATALHA, 201?). Ou seja, as pimentas elaboraram uma estratégia para serem comidas apenas pelos animais que ajudam na sua reprodução. Outras estratégias, não utilizando animais, foram desenvolvidas para dispersão da espécie. Um exemplo é o coqueiro, que produz um fruto resistente e que flutua na água. Não é de espantar que eles se disseminaram por quase todas as regiões litorâneas de clima quente, inclusive pequenas ilhas isoladas.

Todas as características em comum das angiospermas evidenciam que se trata de um grupo monofilético (descendem do mesmo ancestral), mesmo sua diversidade

sendo imensa, compreendendo plantas minúsculas como as lentilhas d'água (com poucos milímetros) até os gigantes eucaliptos australianos de 100 metros de altura. Algumas são parasitas, como a orquídea, e outras são adaptadas à aridez do deserto, como o cacto. As duas principais linhagens hoje existentes formam as classes das Monocotiledôneas, com pelo menos 90 mil espécies e das Eudicotiledôneas¹², com pelo menos 200 mil espécies. Seus nomes derivam da quantidade de cotilédones, folhas modificadas presentes nas sementes e que sustentam a planta na primeira fase de vida. As monocotiledôneas incluem plantas conhecidas, como as orquídeas, lírios, gramíneas e palmeiras. Já as eudicotiledôneas são mais diversificadas, incluindo quase todas as árvores (com exceção das coníferas), arbustos e muitas ervas (plantas não lenhosas) que conhecemos (RAVEN, 2013). A Figura A8 traz as principais diferenças entre os grupos, embora existam outras, como a quantidade de poros no grão de pólen e, também muito importante para as considerações neste trabalho, a forma de crescimento. Em geral, as monocotiledôneas (e também as coníferas) apresentam crescimento do tipo *monopodial*, enquanto as dicotiledôneas, em especial as árvores propriamente ditas, apresentam um tipo de crescimento *simpodial*. No tipo monopodial, o crescimento do caule se dá pela atividade de uma única gema (meristema e primórdios foliares) apical (MORFOLOGIA VEGETAL, 201?), que persiste por toda a vida da planta. Neste sistema, o eixo caulinar primário é mais desenvolvido que os demais (que às vezes nem existem, como nas palmeiras) e cresce verticalmente, enquanto, os ramos laterais têm crescimento oblíquo e são menos desenvolvidos, como se vê na maioria dos pinheiros (Figura A9-a). Já no sistema simpodial, várias gemas participam da formação de cada eixo. Isto acontece porque a gema apical cessa a sua atividade, sendo logo substituída por uma gema lateral, que passa a atuar como principal, e assim por diante, ou porque o eixo principal perde a sua dominância sobre os ramos laterais. Tal feito se dá em virtude da redução da influência da auxina, substância que inibe o crescimento lateral e que é produzida pelo meristema apical (RAVEN, 2013).

¹² Existem grupos mais primitivos com flor (correspondente a algo em torno de 3% do filo) que não pertencem a nenhuma dessas classes. Antigamente eram classificadas, juntamente com as eudicotiledôneas, numa único agrupamento conhecido por “dicotiledôneas”. Hoje já se sabe que esta é apenas uma classificação artificial que salientava a diferença com as monocotiledôneas e é considerada inadequada. Exemplos dessas plantas são as magnolídeas, a família do louro (Lauraceae) e as pimentas (Piperaceae).

Deste modo, o eixo principal é formado por tecidos originados das diversas gemas que se substituem gradativamente. Assim, não há uma nitidez clara do eixo principal, e o crescimento lateral e altamente ramificado é a norma (Figura A9-b).

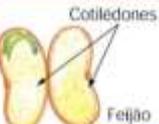
Órgão	Monocotiledôneas	Eudicotiledôneas
Raiz	 Em feixe (fasciculada).	 Pivotante ou axial.
Caulo	 Rizoma Colmo Normalmente sem crescimento em espessura: herbáceos, colmos, bulbos e rizomas.	 Tronco Normalmente com crescimento em espessura. São comuns caules lenhosos.
	 Feixes vasculares dispostos irregularmente.	 Feixes vasculares dispostos em círculo.
Folha	 Bainha Bainha geralmente desenvolvida. Nervuras paralelas.	 Bainha Bainha quase sempre reduzida. Nervuras reticuladas.
Flor	 3 sépalas 3 pétalas Sépalas e pétalas em geral organizadas em base 3 (trímeras).	 5 sépalas 5 pétalas Sépalas e pétalas geralmente organizadas em base 5 (pentâmeras). Mais raramente 2 ou 4.
Semente	 Cotilédone Miho Um cotilédone reduzido, sem reserva.	 Cotilédones Feijão Dois cotilédones com ou sem reserva.

Figura A8: As principais diferenças entre as Monocotiledôneas e Eudicotiledôneas. Fonte: (SILVA JR, 2015)

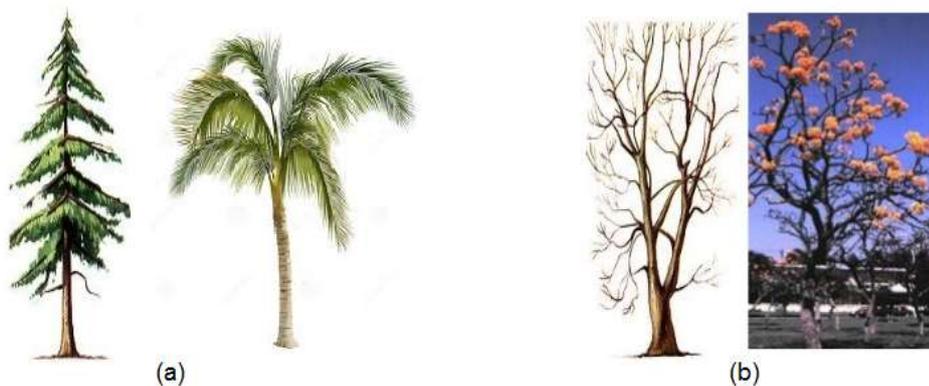


Figura A9: Tipos de crescimento do caule: (a) monopodial e (b) simpodial.

Uma questão não pode deixar de ser levantada: as monocotiledôneas derivam das dicotiledôneas ou vice-versa? No início do século XX, achava-se que as monocotiledôneas, por sua simplicidade e pelo menor número de espécies, eram basais (ancestrais) com relação à qualquer dicotiledônea. Sendo assim, teria havido uma dicotomia perfeita, onde as monocotiledôneas teriam surgido primeiro e as dicotiledôneas posteriormente. Hoje, sabe-se que na história evolutiva das plantas angiospermas, houve o surgimento inicial das plantas com dois cotilédones (dicotiledôneas) e flores maiores com características diferentes das flores atuais, seguidas de um grupo único de plantas com um cotilédone que tinham flores pequenas e conspícuas, e que compartilham um ancestral com as demais dicotiledôneas (ROCHA, 2016). Desta maneira, as dicotiledôneas não formam um grupo monofilético, como explicado anteriormente. As monocotiledôneas formaram um ramo filogenético distinto, ou seja, não são nem ancestrais e nem derivadas das eudicotiledôneas, embora tenham um ancestral em comum (Figura A10).

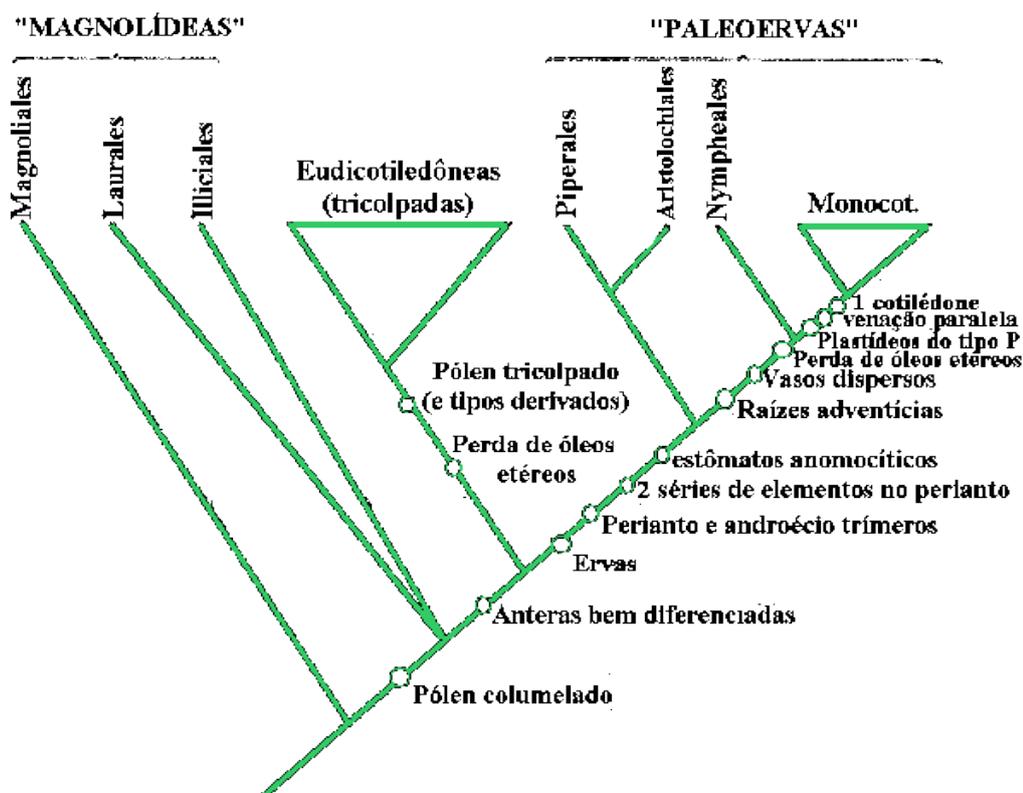


Figura A10: Cladograma das angiospermas. Fonte: DUTRA, 2002.

Para finalizar, podemos resumir na Figura A11, de maneira simplificada, a escalada evolutiva das plantas e as principais características adquiridas ao longo do

tempo. É importante deixar claro que a evolução é um processo lento, complexo e é um assunto bastante profundo. Podemos citar o exemplo da coevolução bioquímica, em que certos grupos de angiospermas desenvolveram várias substâncias (metabólicos secundários) para se protegerem dos herbívoros que, por sua vez, acabaram por contornar este problema, numa típica corrida armamentista evolucionária. Este e demais aspectos, como a evolução do ciclo reprodutivo, da flor, do fruto, bem como os detalhes intermediários, acabaram sendo omitidos por fugirem do escopo deste trabalho.

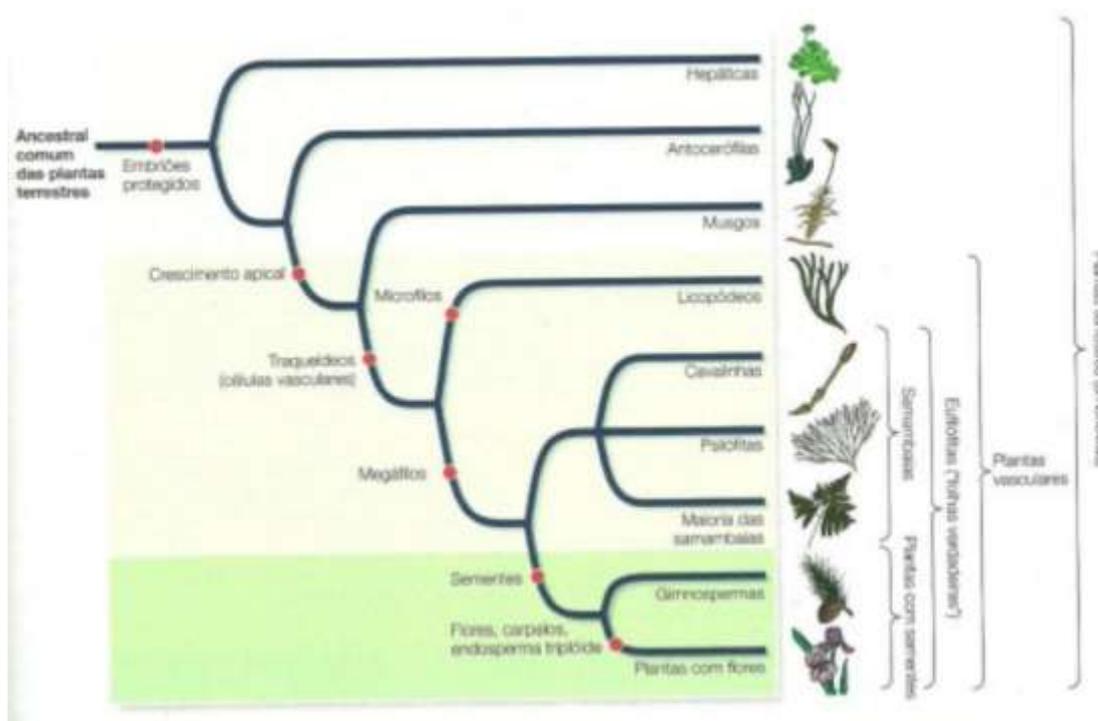


Figura A11: Cladograma das plantas terrestres. Fonte:

<http://liveplantcollections.biology.duke.edu/classes/plant-systematics/lab-2-intro-to-vascular-plants> .

A2. A TEORIA UNIVERSAL DA ESTRATÉGIA ADAPTATIVA

Tem sido um consenso geral na comunidade científica de que existe uma grande teoria que explica a biodiversidade e o processo de evolução das espécies: a seleção natural darwiniana e sua versão atual, a teoria sintética da evolução. Sendo assim, as diferentes espécies, em diferentes nichos e ambientes, procuram suas estratégias de sobrevivência e propagação de seus genes. No entanto, são relativamente recentes os avanços dos ecologistas em estabelecer uma teoria geral de *como* as diferentes características de diferentes espécies evoluem em interação com suas vizinhas e com fatores ambientais (GRIME, 2012).

Progresso significativo ocorreu com o desenvolvimento da teoria r/K (MACARTHUR, 1967), onde é estabelecida a hipótese de que existem duas estratégias estereotipadas que orientam a evolução: a estratégia r , em que há a exploração de nichos vazios e elevado número de descendentes com baixa chance individual de sobrevivência até a idade reprodutiva (por exemplo, o camundongo), e a estratégia K , em que o oposto acontece, sendo característica de espécies altamente competitivas e especializadas (por exemplo, a baleia). Nenhum organismo segue o extremo de cada estratégia, mas ocuparia algum lugar num espectro $r-K$. Esta teoria foi bastante abordada durante a década de 1970, mas a atenção acabou gerando críticas (STEARNS, 1977) e hoje é considerada um tanto rudimentar.

Na tentativa de aperfeiçoar a teoria, John Philip Grime incorporou o conceito de respostas evolucionárias à limitação de recursos (GRIME, 1977), refinamento este que permitiu o desenvolvimento da sua teoria CSR de estratégias primárias para as planas. Esta teoria propõe que cada espécie enfrenta um “dilema” entre competir por recursos, investir na tolerância ao estresse causado pelo ambiente ou se recuperar facilmente de distúrbios naturais. A sigla vem dos termos *Competition*, *Stress* e *Ruderal*. Os dois primeiros termos significam, respectivamente, Competição e Estresse. O terceiro termo não possui tradução para o português, mas se refere a plantas que têm habilidade em colonizar ambientes que sofreram distúrbios (naturais ou não). Assim, diferente da teoria r/K , as espécies ocupam posição num triângulo CSR (ou triângulo de Grime), e não num espectro linear.

Cabe aqui ressaltar o que se entende, na perspectiva da teoria, por estresse e distúrbio. Estresse consiste em condições que restringem o desenvolvimento, como restrição de luz, água ou nutrientes e extremos de temperatura. Já os Distúrbios são fenômenos associados com a destruição parcial ou total da biomassa da planta, como a ação de herbívoros ou do homem, incêndios, patógenos, tempestades, geadas, erosão, etc. A figura A12 mostra o triângulo de Grime e as possíveis estratégias combinadas que as plantas podem seguir.

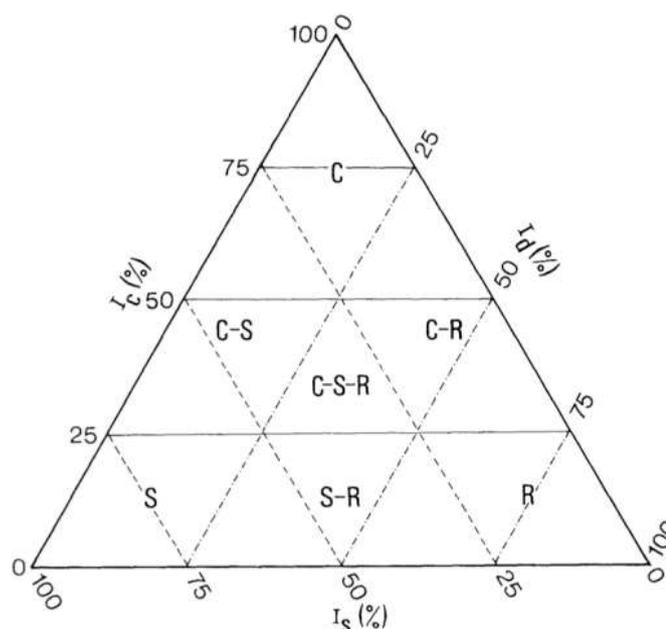


Figura A12: Triângulo de Grime: modelo descrevendo as várias combinações de estratégias de sobrevivência (e perpetuação). I_c , I_d e I_s representam, respectivamente, as importâncias relativas da competição, distúrbios e estresse. FONTE: Grime, 1977.

Determinados grupos taxiconômicos ou tipos de seres vivos podem ocupar posições bem características (figura A13), sendo que estratégias ruderais compreendem um grupo bastante homogêneo de plantas não perenes e com histórias de vida semelhante, enquanto as competidoras incluem uma ampla gama de tipos de plantas, desde ervas perenes até arbustos e árvores.

A maior dificuldade da teoria está justamente em quantificar a competição, estresse ou distúrbios, bem como seus graus de importância. Um método de implementação foi feito pelo próprio Grime e diversos colaboradores em 1997, onde foram analisadas 67 variáveis de características morfológicas, fisiológicas e nutricionais em 34 espécies que ocorrem na Inglaterra.

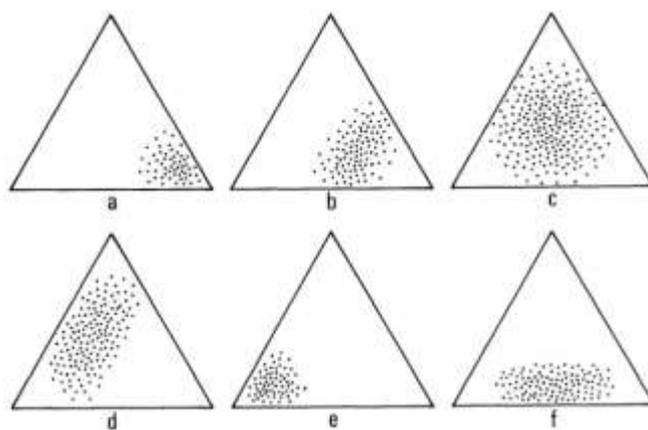


Figura A14: Diagrama descrevendo a estratégia aproximada de: (a) ervas anuais, (b) ervas bianuais, (c) ervas perenes e pteridófitas, (d) árvores e arbustos, (e) líquens e (f) briófitas. Fonte: Grime, 1977.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AVNIR, D. et al. Is the Geometry of Nature Fractal? **Science**. V. 279, p. 39-40, Janeiro de 1998.
- BALL, P. **Branches: Nature's Patterns: A Tapestry in Three Parts**. Nova Iorque: Oxford University Press, 2011.
- BARBOSA, L. **Leis de Escala Alométricas para as Taxas Metabólicas Interespecíficas e para Cadeias Alimentares**. 2007. 126f. Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2007.
- BARTHOLOMEW, G. A. A matter of size; An examination of endothermy in insects and terrestrial vertebrates. In: **Insect thermoregulation**. Editado por B. Heinrich. Nova Iorque: Wiley, 1981, p 45–78.
- BATALHA, E. Os caminhos e estratégias da pimenta. **Site da Invivo – Fiocruz**. <Disponível em <http://www.invivo.fiocruz.br/cgi/cgilua.exe/sys/start.htm?infoid=934&sid=9>> Acessado em Agosto de 2016.
- BEJAN, A. Constructal-theory network of conducting paths for cooling a heat generating volume. **International Journal of Heat Mass Transfer**. V. 40, p 799–816, Março de 1997.
- BEJAN, A. et al. Constructing a Theory for Scaling and More. **Physics Today**. V. 58(7), p. 20, Julho de 2005.
- BEJAN, A. **Shape and Structure, from Engineering to Nature**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- BEJAN, A.; LORENTE, S. Constructal law of design and evolution: Physics, biology, technology, and society. **Journal Of Applied Physics**. V. 113, p. 151301, Abril de 2013.
- BEJAN, A.; LORENTE, S.; LEE, J. Unifying constructal theory of tree roots, canopies and forests. **Journal of Theoretical Biology**. V. 254, p. 529–540, Julho de 2008.
- BRODY, S.; PROCTER, R. C.; ASHWORTH, U. S. Basal metabolism, endogenous nitrogen, creatinine and neutral sulphur excretions as functions of body weight. **Univ. Missouri Agric. Exp. Sta. Res. Bull**. V. 220, p 1-40, 1934.
- BROWN, J.; WEST, G.; ENQUIST, B. Yes, West, Brown and Enquist's Model of Allometric Scaling Is Both Mathematically Correct and Biologically Relevant. **Functional Ecology**. v. 19, No. 4, p. 735-738, Agosto de 2005.
- CALDER, W. A. **Size, function, and life history**. Cambridge: Harvard University Press, 1984.
- DAWKINS, R. **O relojoeiro cego: a teoria da evolução contra o desígnio divino**. São Paulo: Companhia das Letras, 2001. Original lançado pela Norton and Company em 1986.

DUTRA, T. L.; STRANZ, A. Os fósseis da bacia de Sergipe-Alagoas. **Phoenix**. Nº 47. Novembro de 2002. Disponível em < http://www.phoenix.org.br/phoenix47_nov02.html>

ELOY, C. Leonardo's rule, self-similarity and Wind-induced stresses in trees. **Physical Review Letters**. V. 107, p. 258101, Dezembro de 2011.

ENQUIST, B. J.; NIKLAS, K. J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. **Nature**. V. 410, p. 655-660. Abril de 2001.

FEARNSIDE, P. M. A seca e o desmatamento. **Ciência Hoje**. V. 322. Março de 2015.

GAMA, J. R. V. et al. Comparação entre florestas de várzea e de terra firme do Estado do Pará. **Árvore**. V.29, n.4. Viçosa, Agosto de 2005.

GOMES, J. I. et al. Conhecendo Espécies de Plantas da Amazônia: Ingá-Vermelha [*Inga alba* (Sw.) Willd. – Leguminosae-Mimosoideae]. **Comunicado técnico da Embrapa**. Nº 242, Belém, Fevereiro de 2014.

GRAY, E. NASA Satellite Reveals How Much Saharan Dust Feeds Amazon's Plants. **Site da Agência Aeroespacial Americana**. 22 de Fevereiro de 2015. Disponível em <<http://www.nasa.gov/content/goddard/nasa-satellite-reveals-how-much-saharan-dust-feeds-amazon-s-plants>>. Acessado em Março de 2016.

GRIME, J. P. et al.. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. **Oikos**. V. 79, p. 259-281, 1997.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**. V. 111(982), p. 1169-1194, 1977.

GRIME, J. P.; PIERCE, S. **The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems**. Oxford: John Wiley & Sons, 2012.

HALLEY, J. M. et al. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. **Ecology Letters**. V.7, p. 254–271, 2004.

HONDA, H.; FISHER, J. B. Tree Branch Angle: Maximizing Effective Leaf Area. **Science**, V. 199, p. 888-890, Fevereiro de 1978.

INFLUÊNCIA humana no aquecimento global é evidente, alerta novo relatório do IPCC. **Site das Nações unidas (ONU)**. Disponível em <<https://nacoesunidas.org/influencia-humana-no-aquecimento-global-e-evidente-alerta-novo-relatorio-do-ipcc/>>. Acessado em 22 de junho de 2016. Publicado em janeiro de 2014.

JAMES, K. R.; HARITOS, N.; ADES, P. K. Mechanical stability of trees under dynamic loads. **Am. J. Bot.** V. 93 (10), p. 1522–1530, 2006.

JUNK, W. J. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. In: Holm-Nielsen L.B. et al. (eds.), **Tropical Forests: botanical dynamics, speciation and diversity**. Academic Press London: 47-64.

KANG, H. S.; DENNIS, D.; MENEVEAU, C. Flow over fractals: drag forces and near wakes. **Fractals**. V. 19 (04), p. 387–399, 2011.

KLEIBER, M. Body size and metabolism. **Hilgardia**. V. 6, p 315–353, 1932.

KLEIN, K et al. Marker-Free Phenotyping of Tumor Cells by Fractal Analysis of Reflection Interference Contrast Microscopy Image. **Nano Letters**. Publicação online. DOI: 10.1021/nl403040230. 30 de Setembro de 2013.

KOZŁOWSKI, J. e KONARZEWSKI, M. Is West, Brown and Enquist's Model of Allometric Scaling Mathematically Correct and Biologically Relevant? **Functional Ecology**. v. 18, No. 2 p. 283-289, Abril de 2004.

LEOPOLD, L. B. Trees and Streams: The Efficiency of Branching Patterns. **Journal of theoretical Biology**. V. 31, p. 339-354, 1971.

MACARTHUR, R.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton University Press. 1967

MANDELBROT, B. How Long Is the Coast of Britain? Statistical Self-Similarity and Fractional Dimension. **Science**, New Series, Vol. 156, No. 3775, p. 636-638, 1967.

MANDELBROT, B. **The fractal geometry of nature**. Nova Iorque: W. H. Freeman, 1983.

METZGER, K. *Der Wind als* massgeblicher Faktor für das Wachstum der Baume. **Mündener Forstliche Hefte**. V. 3, p. 35-86, 1893.

MOLION, L. C. Aquecimento Global: uma visão crítica. **Revista Brasileira de Climatologia**. V. 3/4, p. 7-24, Agosto de 2008.

MORAES, T. J. **Dimensão Fractal De Espécies Arbóreas de Ecossistema Nativo Na Região Do Pantanal Mato-Grossense**. 59f. Dissertação (Mestrado em Física Ambiental) – Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 2015.

MOREIRA, I. C. Fractais. In: NUSSENZVEIG, H. M. **Complexidade e caos**. 3. Ed. Rio de Janeiro: Editora UFRJ, 2008, p. 51.

MORFOLOGIA VEGETAL – CAULE. **Apostila do Instituto de Biologia**. Universidade Federal de Uberlândia. <Disponível em <http://www.anatomiavegetal.ib.ufu.br/pdf-recursos-didaticos/morfvegetalorgaCAULE.pdf>>. Acessado em Agosto de 2016.

MULLER-LANDAU, H. C. et al. Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models. **Ecology Letters**. V. 9, 2006.

NARLOCH, L. O mito do ano: “o desmatamento da Amazônia provocou a seca no Sudeste”. **Blog pessoal no site da revista Veja**. Dezembro de 2014. <Disponível em <http://veja.abril.com.br/blog/cacador-de-mitos/clima/o-mito-do-ano-o->

desmatamento-da-amazonia-provocou-a-seca-no-sudeste/>. Acessado em Março de 2016.

NEEL, P. L.; HARRIS, R. W. Motion-induced inhibition of elongation and induction of dormancy in *Liquidambar*. **Science**, V. 173, p. 58-59, 1971.

PANDOLFO, C. **A floresta amazônica brasileira: enfoque econômico-ecológico**. Belém: SUDAM, 1978. 118 p.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**. V.11, n.S1, p.1633-1644, 2007.

PENA, R. A. Floresta Amazônica. **Brasil Escola**. Disponível em: <<http://brasilecola.uol.com.br/brasil/floresta-amazonica.htm>>. Acessado em Março de 2016.

PERRIN, J. **Les Atomes**. Librairie Félix Alcan, Paris, 1913.

PETERS, R. H. **The ecological implications of body size**. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.

RAMPAL, S. et al. Demystifying the West, Brown & Enquist model of the allometry of metabolism. *Londres*, v. 20, p. 394-399, 2006.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013.

RIAN, I. M.; SASSONE, M. Tree-inspired dendriforms and fractal-like branching structures in architecture: A brief historical overview. **Frontiers of Architectural Research**. V. 3, p. 298–323, 2014.

RICHTER, J. P. **The notebooks of Leonardo da Vinci**. Dover. Nova Iorque, 1970.

ROCHA, L. M. **Dúvidas Vegetais**. [Mensagem eletrônica pessoal]. Mensagem recebida de lucaskogima@gmail.com em 08 de Abril de 2016.

RUBNER, M. Über den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff-und Kraftwechsel, **Zeitschrift für Biologie**. Munique, v. 19, p. 535–562, 1883.

SALM, R. et al. Cross-scale determinants of palm species distribution. **Acta Amazonica**. V.37, n. 1, Manaus, 2007.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Scaling: why is animal size so important?** Cambridge: Cambridge University Press, 1984.

SERVIÇO FLORESTAL BRASILEIRO. **Florestas do Brasil em resumo - 2010: dados de 2005-2010**. Brasília: SFB, 2010.152 p. Disponível em <http://www.mma.gov.br/estruturas/sfb/_arquivos/>

SILVA JR, C; SASSON, S; CALDINI JR, N. **Biologia – Volume Único**. 6ª ed. São Paulo: Saraiva. 2015. 832 p.

SILVA JÚNIOR, M. C.; SILVA, A. F. Distribuição dos diâmetros dos troncos das espécies mais importantes do cerrado na estação florestal de experimentação de Paraopeba (EFLEX)-MG. **Acta bot. bras.** V. 2 (I-2), p. 107-126, 1988.

SILVA, M.; SOUZA, W. Dimensão Fractal. **Revista Eletrônica de Matemática da UFG.** Jataí. Disponível em www2.jatai.ufg.br/ojs/index.php/matemática. 2010.

STEARNS, S.C. "Evolution of life-history traits – critique of theory and a review of data". **Annu. Rev. Ecol. Syst.** V. 8, p. 145–171, 1977.

STEEGE, H. et al. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. **Science.** V. 342, p. 325, Outubro de 2013.

SUSÇUARANA, M. S. Floresta Amazônica. **InfoEscola.** Disponível em <<http://www.infoescola.com/biomas/floresta-amazonica/>>. Acessado em Março de 2016.

SWAP, R. et al. Saharan dust in the Amazon Basin. **Tellus.** V. 44B, p. 133-149, 1992.

THOMAS, P. **The shape of trees.** In *Trees: Their Natural History*. Cambridge: Cambridge University Press, 2ª Edição, 2014.

THOMAS, P. The shapes of trees: a matter of compromise. **Arnoldia.** V. 61 (1), p. 14–21, 2001.

VEIGA, F. O Sucesso Evolutivo das Plantas! **Blog Ciência e Diversão.** Março de 2015. <Disponível em <http://parquedaciencia.blogspot.com.br/2013/08/o-sucesso-evolutivo-das-plantas.html>>. Acessado em Agosto de 2016.

WANG, X. et al. Tree size distributions in an old-growth temperate forest. **Oikos.** V. 118, p. 25-36, 2009.

WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology, **Science.** V. 276, p. 122–126, Abril de 1997.

WEST, G.; ENQUIST, B.; BROWN, J. A general quantitative theory of forest structure and dynamics. **PNAS.** V. 106, No. 17, p. 7040-7045, Abril de 2009.

WEST, G.; ENQUIST, B.; BROWN, J. The Fourth Dimension of Life: Fractal Geometry and Allometric Scaling of Organisms. **Science.** V. 284, p. 1677-1679, Junho de 1999.

WINDSOR-COLINS, A. et al. **The palm – a model for success?** In: BRYANT, J. A.; ATHERTON, M. A.; COLLINS, M. W. *Design and Information in Biology*. WIT Press, 2007, p. 303-326.

WORLD WIDE FOUND FOR NATURE (WWF). **Inside the Amazon.** <Disponível em http://wwf.panda.org/what_we_do/where_we_work/amazon/about_the_amazon/> Acessado em Junho de 2017.