

nt

Tereza Cristina Souza Sposito



Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida por (a) candidato (a) Tereza Cristina Souza Sposito
54
II
e aprovada para Comissão Julgadora.

Flávio A. Maes dos Santos

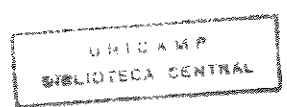
Arquitetura e alometria de três espécies de *Cecropia* (Cecropiaceae) da Região Sudeste do Brasil.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas, área de Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Flávio A. Maes dos Santos

Campinas

1994



Esta tese é dedicada a minha mãe Zilah e ao meu avô Antônio que deixaram esta vida no ano de 1992, quando iniciei o mestrado e vim para Campinas. Por terem sempre acreditado em mim e serem entusiastas da minha paixão por biologia.

" Mas as imbaúbas! As queridas imbaúbas jovens, que são toda uma paisagem!... Depuradas, esguias, femininas, sempre suportando o cipó-braçadeira, que lhes galga o corpo com espirais constrictas. De perto, na tectura sóbria - só três ou quatro esgalhos - as folhas são estrelas verdes, mãos verdes espalmadas; mais longe, levantam-se das grotas, como chaminés alvacentas; longe-longo, porém, pelo morro, estão moças cor de madrugada, encantadas, presas no labirinto do mato."

João Guimarães Rosa,
em *Sagarana*.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Flávio A. Maães dos Santos, pela orientação, pela amizade, dedicação, paciência, programas para análise de dados e sobretudo pelo conhecimento que venho adquirindo durante estes anos de trabalho juntos.

Aos professores Dr. Fernando R. Martins, Dr. George Shepherd e Dr. John Hay pelas contribuições que deram ao examinar a versão preliminar desta tese.

Ao Fundo de Apoio ao Ensino e a Pesquisa - FAEP - UNICAMP, pelo financiamento que permitiu a realização deste trabalho.

À CAPES, pela bolsa de mestrado.

Ao CPQBA - Centro Pluridisciplinar de Pesquisas Químicas, Biológicas e Agrícolas da UNICAMP, por permitir o uso do medidor de área foliar, em especial ao Pedro Magalhães, Marcos e à Glyn.

Aqueles que me ajudaram nos trabalhos de campo, um agradecimento muito especial: Jair, Giovana, Andréa, Ordener, Márcio, Marise, Marcel, Renato, Cibele e os funcionários da CVRD em Linhares: Gilson e Manuel.

Ao Botânico Jorge P. P. Carauta, do Herbário da FEEMA-RJ e aos Prof. Dr. João Semir e Prof. Dr. George Shepherd, do Depto. de Botânica da UNICAMP pelas discussões sobre as espécies.

Aos Professores e funcionários do Departamento de Botânica, sempre dispostos a colaborar de todas as formas.

Ao Marquinho, pelas discussões sobre física que ajudaram bastante no trabalho.

A todos os que autorizaram e/ou facilitaram minha coleta de dados nos locais visitados: Cristina L. Ferreira (Fazenda Intervales), Carlos Eduardo (Mata do Jambreiro), Renato M. de Jesus e equipe (Reserva Florestal de Linhares), Haroldo Lima (Poço das Antas), Yara Novelli, Marcos e Tim (Ilha do Cardoso) e Profa. Claudete Aguiar e Ronaldo (Serra do Japi).

À Cláudia, Raoni, Uirá e D. Nancy que me adotaram em Campinas num período tão difícil da minha vida, agradeço do fundo do coração.

À Luciana e família com quem dividi e ainda divido tantos sentimentos comuns.

Ao Paulo Inácio pelas discussões e sugestões na tese e pela grande amizade.
À Cristiana e família pelo carinho que sempre recebi de todos.

Aos amigos José Eugênio e Lúcio, com quem sempre discuti e aprendi ecologia, além de compartilhar uma longa amizade.

A todos os amigos da Botânica, da Ecologia e de Campinas, companheiros de todas as horas: Ingrid, Alan, Ângela, Luciana Alves, Lucilene, Ari, Ana Odete, Andréa Spina, Andréa Cardoso, Pira, Silvana, Patrícia, Carmem, Cláudio Muller, Cristininha, Elcida, Rosângela, Cristiana, Valéria, João Renato, Mary, Pedroni e Camilinha, Neguinho, Rudi, André, Marco Aurélio, Roberta, Silvia Gandolfi, Monique, Rodolfo, Maristela, Inara, Sirayma, Emerson, Jarbas, Airton, Flavinha, Dani, Nancy, Bruce, Zeca, Danda, Isabela, Adriana, Isac, Bel, Helinho, Rina, Silvia Serrão, Parada, Martinho, Ciça, Ivan, Luciano, o pessoal da Vila São João. E se esqueci de alguém, desculpe-me.

À minha família Ordener, Regina, Paulo, Nando, Vó Maria, Didi e Eva, por que o apoio e carinho que tive de todos foram fundamentais para a concretização deste trabalho. Obrigada por tudo.

SUMÁRIO

Capítulo 1 - Variação morfológica dos caracteres vegetativos de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil.

1.1 INTRODUÇÃO	2
1.2 MÉTODOS	3
1.2.1 Gênero e espécies	3
1.2.2 Áreas de Estudo	9
1.2.3 Coleta de dados	23
1.3 RESULTADOS	26
1.4 DISCUSSÃO	35

Capítulo 2 - Padrão de ramificação de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil

2.1 INTRODUÇÃO	40
2.2 MÉTODOS	41
2.2.1 Definição dos termos de acordo com Strahler (1957)	41
2.2 Coleta e análise de dados	41
2.3 RESULTADOS	42
2.4 DISCUSSÃO	47

Capítulo 3 - Relações alométricas entre o diâmetro e a altura de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil.

3.1 INTRODUÇÃO	52
3.2 MÉTODOS	53
3.2.1 Alometria	54
3.2.2 Comparação das espécies com valores teóricos	55
3.3 RESULTADOS	55
3.4 DISCUSSÃO	60

Capítulo 4 - Relações alométricas da copa das árvores de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil.

4.1 INTRODUÇÃO	63
4.2 MÉTODOS	64
4.3 RESULTADOS	64
4.3.1 Número de ramos	64
4.3.2 Número de folhas	65
4.3.3 Área foliar total	72
4.4 DISCUSSÃO	74

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	77
6. RESUMO	81
7. ABSTRACT	82
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	83
9. ANEXO I	89

LISTA DAS FIGURAS E TABELAS

Figura 1.1 - Ramo de uma árvore feminina de <i>C. glazioui</i> mostrando uma infrutescência, em Linhares (ES)	5
Figura 1.2 - <i>C. hololeuca</i> - Acima: ramo de uma árvore masculina com uma inflorescência; abaixo à esquerda: ramo de uma árvore feminina mostrando uma infrutescência; abaixo à direita: inflorescência feminina, em Linhares (ES).....	7
Figura 1.3 - <i>C. pachystachya</i> - Acima: ramo de uma árvore masculina com as inflorescências, em Linhares (ES); abaixo à esquerda: ramo de uma árvore feminina com infrutescências , na Ilha do Cardoso (SP); abaixo à direita: outra infrutescência, em Linhares (ES).....	8
Figura 1.4 - Localização das áreas de estudo na Região Sudeste do Brasil. 1. Reserva Biológica da Mata do Jambreiro (MG); 2. Reserva Florestal de Linhares (ES); 3. Reserva Biológica de Poço das Antas (RJ); 4. Serra do Japi (SP); 5. Fazenda Intervales (SP); 6. Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP).....	10
Figura 1.5 - Aspecto geral da Reserva Biológica da Mata do Jambreiro (MG). Acima vegetação de encosta; abaixo área alterada próxima à floresta	14
Figura 1.6 - Diagrama climático das áreas de estudo na Região Sudeste do Brasil. a) Reserva Biológica da Mata do Jambreiro (MG); b) Reserva Florestal de Linhares (ES); c) Reserva Biológica de Poço das Antas (RJ); d) Serra do Japi (SP); e) Fazenda Intervales (SP); f) Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP).Fonte: ver Tabela 1.1.....	15
Figura 1.7 - Aspecto da floresta alta na Reserva Florestal de Linhares (ES)	16
Figura 1.8 - Vegetação de “mussununga” na Reserva Florestal de Linhares (ES).....	16
Figura 1.9 - Vegetação do “nativo” na Reserva Florestal de Linhares (ES).....	17
Figura 1.10 - Aspecto geral da vegetação da Reserva Biológica de Poço das Antas (RJ).....	18
Figura 1.11 - Vegetação de encosta da Serra do Japi (SP).....	20
Figura 1.12 - Vegetação da trilha da Barragem do DAE na Serra do Japi (SP).....	20
Figura 1.13 - Aspecto geral da floresta na estrada do Carmo, na Fazenda Intervales (SP).....	21
Figura 1.14 - Início da estrada da captação onde ocorre floresta de restinga, no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP).....	22
Figura 1.15 - Estrada da captação próximo à base da encosta da montanha, no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP).....	23
Figura 1.16 - Medidas realizadas nas espécies de <i>Cecropia</i> : Altura; altura da 1ª ramificação; circunferência a 1,30 m do solo; número de entrenós em um segmento de 1 metro; número de folhas; número de ramos.....	25

Figura 1.17 - "Box-plots" das medidas de altura (a), diâmetro (b), número de ramos (c) e número de folhas (d) das espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. G = *C. glazioui*, H = *C. hololeuca*, e P = *C. pachystachya*. Em um "box-plot" o retângulo delimita 50 % das observações e o traço central marca a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição exceto os pontos extremos ("outliers"), que são representados por asteriscos, e aqueles muito extremos que são os círculos.28

Figura 1.18 - "Box-plots" do número de folhas por ramo (a) e área foliar (b) das espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. G = *C. glazioui*, H = *C. hololeuca*, e P = *C. pachystachya*30

Figura 1.19 - Variação da área foliar em função da altura nas espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. Média \pm erro padrão; os valores de n para cada classe estão entre parênteses. A seta indica a altura média de ramificação A) *C. glazioui* (8,13,11,13,8,11,3,2,4,5); B) *C. hololeuca* (2,4,3,6,6,7,4,3,3,3); C) *C. pachystachya* (10,27,27,27,18,7,3); D) Média das três espécies: (—) *C. glazioui*, (—) *C. hololeuca*, (.....) *C. pachystachya*.31

Figura 1.20 - "Box-plots" da altura de ramificação (a), número de entrenós por metro (b) e comprimento do entrenó (c) das espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. G = *C. glazioui*, H = *C. hololeuca*, e P = *C. pachystachya*33

Figura 1.21 - Regressão entre o número de entrenós por metro e a altura (m) das espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. A) *C. glazioui*, B) *C. hololeuca*, e C) *C. pachystachya*. Os parâmetros das regressões encontram-se na Tabela 1.4.34

Figura 2.1 - Exemplos de sistema de ramificação ordenados pelo método de Strahler. a) Sistema de ramificação com $Tr = 2,0$; b) Sistema com $Tr = 3,0$; c) Sistema com $Tr = 9,0$. (extraído de Barker *et al.* 1973).....42

Figura 2.2 - Modelos de ramificação de três espécies de *Cecropia* que ocorrem na Região Sudeste do Brasil, deduzidos a partir da observação de indivíduos nas diversas fases de desenvolvimento. As setas indicam crescimento indeterminado.43

Figura 2.3 - Dois indivíduos com padrão de ramificação bem desenvolvido A) *C. glazioui* em Linhares (ES) com ramificações bem horizontais. Observar os sinais de quebras de ramo no caule; B) *C. hololeuca* na Mata do Jambreiro. De cada ramo lateral saem 2 a 4 ramos. As folhas ficam aproximadamente no mesmo nível44

Figura 2.4 - Distribuição do número de ramos de ordem n em três espécies de *Cecropia* na Região Sudeste do Brasil. a) Número de indivíduos com ramos de ordem 1. b) Número de indivíduos com ramos de ordem 2 a 3 em *C. glazioui*; c) Número de indivíduos com ramos de ordem 2 a 5 em *C. hololeuca*; d) Número de indivíduos com ramos de ordem 2 a 3 em *C. pachystachya*46

Figura 2.5 - "Box-plot" da taxa de ramificação de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil G= *C. glazioui*; H= *C. hololeuca*; P= *C. pachystachya*.47

Figura 3.1 - Regressão entre o diâmetro (cm) e altura (m) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil ($\log D = a + b \log H$). a) *C. glazioui*; b) *C. hololeuca*; c) *C. pachystachya* d) *C. glazioui* (linha contínua) *C. hololeuca* (linha tracejada) *C. pachystachya* (linha pontilhada). A linha tracejada isolada representa o limite de quebra (McMahon 1973) : $\log D = 1.5 \log H - 1$ (ver anexo I). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 3.1.....58

Figura 3.2 - Fator de segurança do diâmetro do caule (d/d_{\min} , onde d é o diâmetro observado e d_{\min} é o diâmetro mínimo teórico do limite de quebra da árvore segundo McMahon (1973)) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. a) *C. glazioui*; b) *C. hololeuca*; c) *C. pachystachya*. A linha ajustada pela opção DWLS (ver Métodos) mostra a tendência dos dados em cada gráfico.59

Figura 4.1 - Regressão entre a) número de ramos e altura (m) b) número de ramos e diâmetro (cm) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log y = a + b \log x$). *C. glazioui* (linha contínua) *C. hololeuca* (linha tracejada) *C. pachystachya* (linha pontilhada). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 4.1.66

Figura 4.2 - Regressão entre a) número de folhas e altura (m) b) número de folhas e diâmetro (cm) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log y = a + b \log x$). De cima para baixo: *C. glazioui*, *C. hololeuca* e *C. pachystachya*. Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 4.2. plantas não ramificadas; + plantas ramificadas.....69

Figura 4.3 - Regressão entre o número de folhas e o número de ramos das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. a) *C. glazioui*; b) *C. hololeuca*; c) *C. pachystachya*; d) As três espécies com os pontos omitidos para maior clareza. *C. glazioui* (linha contínua); *C. hololeuca*; (linha tracejada); *C. pachystachya* (linha pontilhada). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 4.4 71

Figura 4.4 - Regressão entre a) área foliar total e altura (m) b) área foliar total e diâmetro (cm) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log y = a + b \log x$). *C. glazioui* (linha contínua), *C. hololeuca* (linha tracejada) e *C. pachystachya* (linha pontilhada). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 4.5. 73

Tabela 1.1-Caracterização dos locais visitados na Região Sudeste do Brasil. 11

Tabela 1.2- Medidas de *Cecropia* spp. na Região Sudeste do Brasil. N = número de casos27

Tabela 1.3- Medidas de *Cecropia* spp. na Região Sudeste do Brasil.....27

Tabela 1.4- Regressões lineares e testes estatísticos para o número de entrenós por metro e a altura (m) das espécies de *Cecropia* amostradas na Região Sudeste do Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si..... 32

Tabela 2.1 - Taxas de ramificação de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil, calculadas segundo Strahler (1957). Letras iguais não diferem significativamente entre si (teste de múltiplos contrastes descrito em Zar 1984:p.201). 45

Tabela 2.2 - Coeficientes de correlação de Spearman entre a taxa de ramificação (Tr), altura e diâmetro de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil..... 47

Tabela 3.1 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares entre diâmetro (cm) e altura (m) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil ($\log D = a + b \log H$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e Teste de Scheffé, $P < 0,05$).....56

Tabela 3.2 - Comparação das inclinações das regressões lineares entre diâmetro (cm) e altura (m) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil com os valores teóricos previstos pelos modelos de similaridade elástica ($b=3/2$), similaridade de tensão ($b=2$), similaridade geométrica ($b=1$) (McMahon & Kronauer 1976). O teste *t* foi usado para as comparações entre os valores de *b* teóricos e estimados para cada espécie. *** $P < 0,001$, * $P < 0,05$ 56

Tabela 3.3 - Parâmetros das regressões lineares entre diâmetro (cm) e altura (m) para as espécies da família Cecropiaceae ($\log D = a + b \log H$) e para o gênero *Cecropia*57

Tabela 3.4 - ANCOVA para a comparação entre os parâmetros das regressões das espécies de *Cecropia* do Sudeste do Brasil com a equação estimada para o gênero *Cecropia*. Os valores encontram-se na Tabela 3.3. Para cada comparação $gl = 1$, $n = N$ da espécie + 30.....57

Tabela 4.1 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares entre número de ramos (R) e altura (H) e número de ramos e diâmetro (D) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil ($\log R = a + b \log H (D)$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$).....65

Tabela 4.2 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares para o número de folhas (F) e a altura (H) e número de folhas e diâmetro ($\log F = a + b \log D (H)$) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$)67

Tabela 4.3 - Comparação dos interceptos das regressões lineares entre número de folhas (F) e diâmetro para *C. pachystachya* da Região Sudeste do Brasil. ($\log F = a + b \log D$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$)70

Tabela 4.4 - Estimativa dos parâmetros da regressão linear entre número de folhas (F) e número de ramos (R) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log F = a + b \log R$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$).....70

Tabela 4.5 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares para área foliar total (A) e altura (H) e área foliar total e diâmetro (D) das espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log A = a + b \log H (D)$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$).....73

Capítulo 1- Variação morfológica dos caracteres vegetativos de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil.

1.1 INTRODUÇÃO

Tamanho e forma são características de grande variação entre os diversos taxa, entre populações e entre os indivíduos (Begon *et al.* 1986). Mais do que uma questão de escala, esta variação é um reflexo do processo evolutivo e retrata as adaptações dos organismos às limitações do ambiente. Portanto, juntamente com os padrões de crescimento, diferenciação e reprodução dos seres vivos, o tamanho e a forma são componentes da história de vida dos organismos.

As variações nas proporções e tamanho dos indivíduos podem ser estudadas através das relações alométricas (McMahon & Bonner 1986; Reiss 1989). Uma relação alométrica é aquela na qual uma propriedade física ou fisiológica de um organismo varia com o tamanho do organismo. Desse modo, a alometria se constitui como um elemento importante nos estudos de comparação, pois uma característica envolvida numa relação alométrica afeta outros componentes da história de vida dos organismos (Begon *et al.* 1986).

Aspectos ligados à ontogenia dos indivíduos (mudanças que ocorrem à medida que o organismo se desenvolve) e à filogenia (mudanças que são aparentes quando taxa relacionados são comparados) (Begon *et al.* 1986) podem ser analisados utilizando a alometria numa abordagem comparativa. Em animais, a relação entre superfície e massa corporal, taxas metabólicas, aspectos fisiológicos da respiração e circulação, tamanho de órgãos, efeito da temperatura e reprodução são alguns dos muitos exemplos frequentemente analisados através de comparações alométricas (revisão em Peters 1983). Nas plantas, os estudos sobre alometria incluem estimativas de biomassa (Whittaker & Woodwell 1968; Ruark *et al.* 1987; Clough & Scott 1989), relações entre órgãos vegetativos e reprodutivos (Hunt & Nobel 1987; Bond & Midgley 1988; Peters *et al.* 1988; Le Maitre & Midgley 1991), estudos sobre competição e "self-thinning" (Mohler *et al.* 1978; Weiner & Thomas 1992).

Particularmente em árvores, os estudos comparativos das relações alométricas constituem uma ferramenta simples e poderosa no estudo da ecologia de florestas e da evolução do hábito arbóreo (Rich *et al.* 1986), pois existe uma grande variação na morfologia das estruturas das plantas. Muitas das características da arquitetura das árvores estão relacionadas com a habilidade de assimilação do indivíduo, o que por sua vez, deve refletir o nicho de cada espécie na comunidade (Koyhama 1987). O arranjo espacial e orientação das folhas e o padrão de ramificação interagem para produzir um microambiente que é

determinante e ao mesmo tempo resultado dos processos de crescimento e desenvolvimento das plantas (Nicola & Pickett 1983).

As espécies de *Cecropia*, conhecidas no Brasil como embaúbas, são um grupo de plantas muito interessante para estudos alométricos, pois a simplicidade de sua arquitetura facilita a realização de medidas. Aspectos importantes da história de vida destas plantas podem ser explorados, pois as embaúbas são espécies pioneiras nas florestas e a maior parte de suas espécies apresentam uma relação de mutualismo com formigas (Berg 1978a). Apesar de ser um gênero muito estudado nas diversas áreas da ecologia, o conhecimento sobre estas plantas é ainda incipiente, principalmente em relação às espécies extra-amazônicas do Brasil.

Na região Sudeste do Brasil ocorrem três espécies de *Cecropia*, uma delas não mirmecófila. O objetivo deste estudo é comparar relações entre as dimensões do caule e copa destas árvores através da análise das relações alométricas. Basicamente, as perguntas levantadas são:

1. Como é a variação morfológica interespecífica dos caracteres vegetativos destas espécies ?
2. Existe variação interespecífica no padrão de ramificação e na taxa de ramificação da copa das árvores ?
3. As relações alométricas entre o diâmetro e a altura são semelhantes entre estas espécies ?
4. As relações alométricas da copa das árvores são semelhantes entre as espécies?
5. Quais as possíveis implicações na história de vida destas espécies das diferenças ou semelhanças alométricas entre elas com relação à mirmecofilia?

Estas perguntas serão abordadas em diferentes capítulos nesta tese. Esta primeira parte trata da questão 1. Os outros capítulos tratarão das perguntas seguintes.

1.2 MÉTODOS

1.2.1 Gênero e espécies

Cecropia (Cecropiaceae) é um gênero da América tropical com provavelmente 70-80 espécies, formado por árvores de pequeno a grande porte, de folhas grandes e peltadas (Berg 1978b). Apresenta o caule e ramos ocós, marcados por nós que correspondem à cicatriz da estípula que protege a gema terminal (Joly

1977). São plantas heliófilas, de crescimento rápido e estão associadas aos processos iniciais de sucessão (Whitmore 1989; Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992).

A maioria das espécies é mirmecófila, apresentando uma estrutura aveludada na base do pecíolo denominada triquílio, que produz corpúsculos ricos em lipídios e glicogênio (corpúsculos müllerianos) utilizados pelas formigas como alimento (Rickson 1971, 1976). Formigas do gênero *Azteca* (Formicidae, Dolichoderinae) habitam os entrenós ocos de espécies de *Cecropia*. Eventualmente, outros gêneros pertencentes a outras subfamílias podem também ocorrer (Davidson *et al.* 1991).

Plantas ocupadas por formigas podem ser beneficiadas através da proteção contra herbívoros (Benson 1985; Schupp 1986; Morais 1988; Davidson *et al.* 1991; Rocha & Bergallo 1992) e trepadeiras (Janzen 1969; Cavalcanti e Kitayama 1988). Esta associação é definida como uma relação de mutualismo. Entretanto, dúvidas sobre os benefícios que a planta receberia têm sido levantadas nos trabalhos de Andrade & Carauta (1979, 1982) e Putz & Holbrook (1988).

A sistemática do gênero *Cecropia* apresenta ainda algumas dúvidas (Berg 1978a). Não foi feita uma revisão do gênero e o material de herbário existente muitas vezes é insuficiente para permitir as identificações.

Na Região Sudeste ocorrem três espécies: *C. glazioui* Sneth., *C. hololeuca* Miq. (não mirmecófila) e *C. pachystachya* Trécul. Duas espécies de *Azteca* ocorrem nas espécies mirmecófilas desta região: *A. alfari* Emery, 1893 e *A. muelleri* Emery, 1893. Ambas podem ocorrer nas duas espécies, mas *A. alfari* é mais comumente encontrada em *C. pachystachya*, enquanto *A. muelleri* é mais comum em *C. glazioui* (Benson 1985, Harada & Benson 1988). Outras espécies de formiga podem ocorrer esporadicamente nestas espécies (Obs. pessoal), mas a existência de uma relação de mutualismo neste caso é desconhecida.

Segundo J.P.P. Carauta (com. pes.), o que é reconhecido como *C. pachystachya* seria na verdade um grupo formado por *C. pachystachya* Trécul, *C. lyratiloba* Miq. e *C. catarinensis* Cuatr.. As diferenças entre estas espécies estariam relacionadas à presença de lenticelas no caule, cor da estípula e ramificação da copa. C. C. Berg não concorda com esta separação e reconhece apenas *C. pachystachya* como espécie (J. P. P. Carauta com. pes.). Nas exsicatas observadas por mim no Herbário GUA, da FEEMA-RJ, não consegui encontrar diferenças que pudessem confirmar esta divisão. Durante o trabalho de campo, não observei padrões com relação às lenticelas. O que pude notar é que elas

ocorrem basicamente em *C. pachystachya*, mas um indivíduo de *C. glazioui* da Ilha do Cardoso apresentava lenticelas na casca, o que não é muito comum nesta espécie. Portanto, neste estudo *C. pachystachya* será tratada como espécie, embora eu reconheça a ocorrência de variações morfológicas entre os locais de ocorrência destas plantas, principalmente no que se refere à cor da estípula.

Uma breve descrição das espécies será apresentada porém sem a intenção de fazê-la nos moldes dos estudos taxonômicos, mas sim de ressaltar caracteres que permitam a sua identificação.

1. *Cecropia glazioui* Sneth. (Fig.1.1)

Árvores (até 23 metros de altura). Raízes-escoras em geral presentes. Folhas arredondadas, lobadas, com 25 a 70 cm de diâmetro, subcoriáceas, com até 13 segmentos, oblongos a lanceolados, ápice arredondado a acuminado. Superfície superior da lâmina com pêlos rígidos, áspera, superfície inferior pubérula. Pecíolo com ca. de 55 cm de comprimento, piloso, com triquílios na base. Estípulas com 15 a 27 cm de comprimento, quando novas esverdeadas, vermelho-escuras a vináceas nas plantas adultas, ou às vezes esverdeadas. Inflorescências masculinas aos pares, pêndulas, com espata. Amentilhos 4-12. Inflorescências femininas 2 a 4, pêndulas na maturação, verdes ou amarronzadas, com espata. Amentilhos 4-8.



Figura 1.1 - Ramo de uma árvore feminina de *C. glazioui* mostrando uma infrutescência, em Linhares (ES).

2. *Cecropia hololeuca* Miq. (Fig. 1.2)

Árvores (até 20 metros de altura). Folhas arredondadas, lobadas, com 40 a 120 cm de diâmetro, coriáceas, com até 12 segmentos, subobovados a oblongos ou lanceolados, ápice arredondado a subagudo ou curtamente acuminado. Superfície superior da lâmina com pêlos aracnóideos brancos, densos quando a folha é nova ou bastante esparsos à medida que a folha cresce, superfície inferior com densos pêlos aracnóideos. Pecíolo glabro, ou com pêlos aracnóideos sem triquílios na base. Estípulas com 10 a 40 cm de comprimento, externamente branco-vilosa, com densos pêlos aracnóideos. Inflorescências masculinas aos pares. Amentilhos 9-13. Inflorescências femininas aos pares, pêndulas na frutificação, com espata reduzida a uma bráctea escamiforme, podendo eventualmente florescer antes da ramificação. Amentilhos 4-8, quase negros.

3. *Cecropia pachystachya* Trécul (Fig. 1.3)

Árvores (até 12 metros de altura). Folhas arredondadas, lobadas, com 20 a 60 cm de diâmetro, subcoriáceas, com até 13 segmentos, inteiros ou lobados na parte basal, subobovados a oblanceolados, ápice curtamente acuminado ou subobtusos. Superfície superior da lâmina áspera, superfície inferior com pêlos longos, curtos e também aracnóideos. Pecíolo com 10 a 55 cm de comprimento, piloso, com triquílios na base. Estípulas com 10 a 20 cm de comprimento, branca, rosada ou às vezes avermelhada. Inflorescências masculinas aos pares, mais ou menos pêndulas, com espata, muitas vezes florescendo antes da ramificação. Amentilhos 5-10. Inflorescências femininas aos pares, pêndulas na frutificação, em geral verdes, com espata. Amentilhos 3-4.



Figura 1.2 - *C. hololeuca* - Acima: ramo de uma árvore masculina com uma inflorescência; abaixo à esquerda: ramo de uma árvore feminina mostrando uma infrutescência; abaixo à direita: inflorescência feminina, em Linhares (ES).



Figura 1.3 - *C. pachystachya* - Acima: ramo de uma árvore masculina com as inflorescências, em Linhares (ES); abaixo à esquerda: ramo de uma árvore feminina com infrutescências, na Ilha do Cardoso (SP); abaixo à direita: outra infrutescência, em Linhares (ES).

1.2.2 Áreas de Estudo

Foram escolhidas seis áreas de estudo na Região Sudeste do Brasil, uma em cada estado, com exceção de São Paulo, que teve três locais incluídos (Fig. 1.4). Em Minas Gerais, a área de coleta foi a Reserva Biológica da Mata do Jambreiro; no estado do Rio de Janeiro foi amostrada a Reserva Biológica de Poço das Antas, e no Espírito Santo a Reserva Florestal de Linhares. Em todos estes locais ocorrem as três espécies. Em São Paulo foram visitadas a Serra do Japi, o Parque Estadual da Ilha do Cardoso e a Fazenda Intervales. Nesta última, somente *C. glazioui* foi encontrada. Na Serra do Japi ocorrem as três espécies, mas *C. pachystachya* não foi encontrada em número suficiente para a amostragem. Na Ilha do Cardoso não foi encontrada *C. hololeuca*. A Tabela 1.1 lista as características das áreas amostradas. É importante ressaltar que os dados meteorológicos dos locais 1, 3 e 5 não são suficientes para uma boa estimativa dos índices de pluviosidade e temperatura médios, pois o número de anos de coleta é pequeno. No caso da Serra do Japi não existe uma estação no próprio local. Portanto, para estes locais os índices apresentados foram considerados como aproximações.

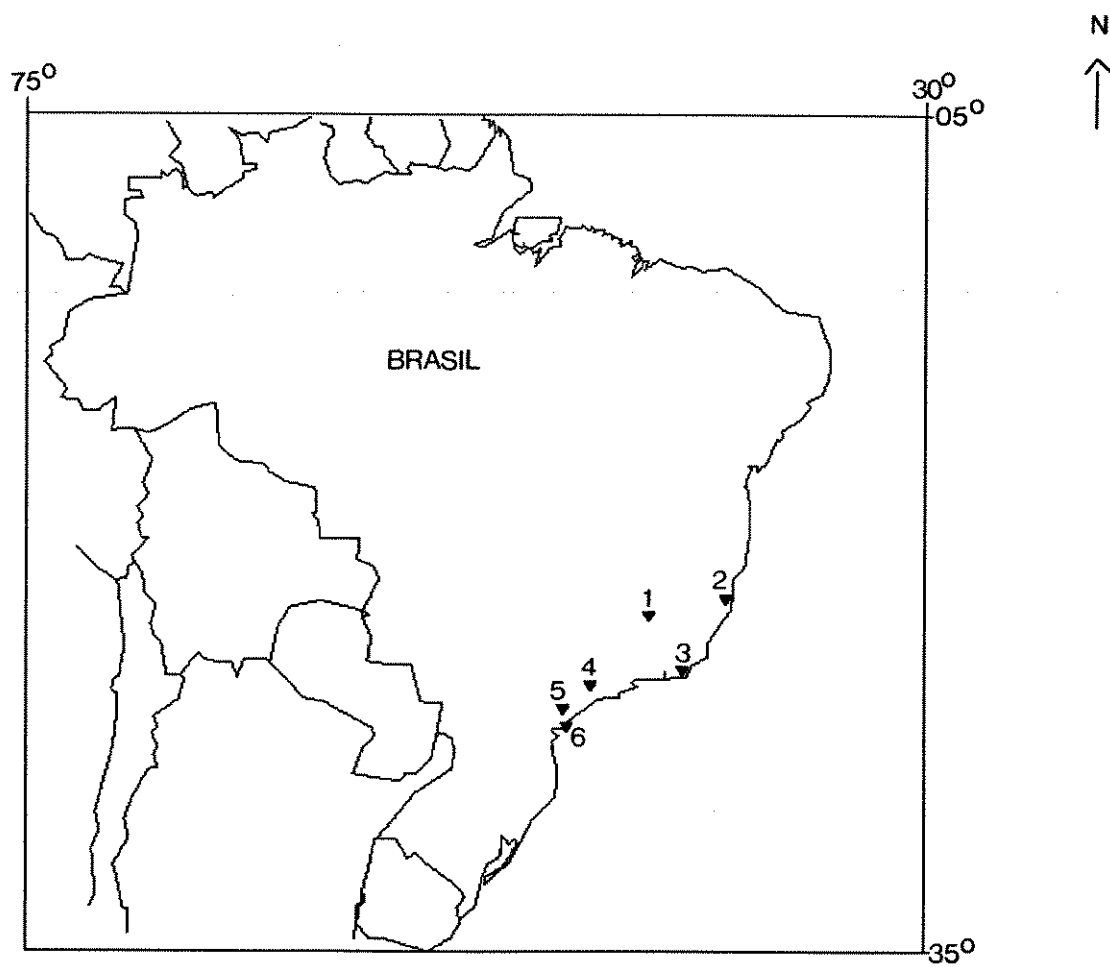


Figura 1.4 - Localização das áreas de estudo na Região Sudeste do Brasil. 1. Reserva Biológica da Mata do Jambreiro (MG); 2. Reserva Florestal de Linhares (ES); 3. Reserva Biológica de Poço das Antas (RJ); 4. Serra do Japi (SP); 5. Fazenda Intervaes (SP); 6. Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP).

Tabela 1.1 - Caracterização dos locais visitados na Região Sudeste do Brasil.

Local	Coordenadas geográficas	Área total (ha)	Pluviosidade média anual (mm) #	Temperatura média anual (°C) #	Altitude (m)	Espécies amostradas
1. Reserva Biológica da Mata do Jambreiro (MG)	19° 58' a 19° 59' S	912	1 500	18	800-1065	<i>C. glazioui</i>
	43° 52' a 43° 55' W					<i>C. hololeuca</i> <i>C. pachystachya</i>
2. Reserva Florestal de Linhares (ES)	19° 06' a 19° 18' S	21 787	1 242	23	até 60	<i>C. glazioui</i>
	39° 45' a 40° 19' W					<i>C. hololeuca</i> <i>C. pachystachya</i>
3. Reserva Biológica de Poço das Antas (RJ)	22° 30' a 22° 33' S	5 500	1 898	24	até 100	<i>C. glazioui</i>
	42° 15' a 42° 19' W					<i>C. hololeuca</i> <i>C. pachystachya</i>
4. Serra do Japi (SP)	23° 11' S	10 000	1 502	19	870-1170	<i>C. glazioui</i>
	46° 52' W					<i>C. hololeuca</i>
5. Fazenda Intervalles (SP)	24° 12' a 24° 25' S	38 354	1 522	18	790	<i>C. glazioui</i>
	48° 03' a 48° 30' W					
6. Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP)	25° 03' a 25° 18' S	22 500	2 037	21	até 800	<i>C. glazioui</i>
	47° 53' a 48° 05' W					<i>C. pachystachya</i>

Fonte: 1. 5.º Distrito de Meteorologia (1983-1990); 2. Reserva Florestal de Linhares (1975-1993); 3. Reserva Biológica de Poço das Antas (1983-1993); Kierulff 1993; Oliveira 1993; 4. Pinto 1992 - Jundiá - E3025 (SP) (1938-1988); 5. Fazenda Intervalles (1992-1993); 6. Funari *et al.* 1986 - Cananéia (SP) (1956-1975).

1. Reserva Biológica da Mata do Jambreiro - Minas Gerais

A Reserva Biológica da Mata do Jambreiro localiza-se no município de Nova Lima, região Centro-Sudeste do estado, na vertente sul da Serra do Curral (Fig. 1.4, Tab.1.1). Esta área pertence a MBR - Minerações Brasileiras Reunidas S. A. que explora minério de ferro na serra. A mata faz limite com a mina de Águas Claras, tendo perdido 10 hectares de área em função da construção da barragem de contenção de rejeitos. Em 1978, foi cedida por 20 anos ao Instituto Estadual de Florestas - IEF-MG, como reserva biológica (Fig. 1.5).

A pluviosidade anual média é de 1824 mm e a temperatura média anual é de 19 °C (Tab. 1.1), de acordo com os dados meteorológicos coletados na área entre 1983 e 1990. As chuvas estão concentradas no período de outubro a março e durante os meses de inverno ocorre uma estação seca (Fig.1.6a).

O relevo é montanhoso e a vegetação da área é composta em sua maior parte por floresta estacional semidecidual submontana (Andrade 1992). Aparentemente, a floresta apresenta pouca caducifolia para um clima estacional. Ocorrem também manchas de cerrado e campos nos limites com as matas.

Os indivíduos de *C. glazioui* e *C. hololeuca* amostrados ocorrem ao longo das estradas de acesso à barragem. Os indivíduos de *C. pachystachya* ocorrem em sua maior parte em área de transição entre mata e campo cerrado degradado ou em áreas abertas e barrancos ao longo das estradas.

2. Reserva Florestal de Linhares - Espírito Santo

A Reserva Florestal de Linhares é um remanescente de mata atlântica pertencente à Companhia Vale do Rio Doce (CVRD) (Fig. 1.4, Tab. 1.1). Localizada entre os municípios de Linhares e São Mateus ao norte do estado do Espírito Santo, é uma das poucas reservas florestais do estado (Jesus 1988).

Esta reserva foi iniciada com a compra de terras na década de 50 pela CVRD, ao que tudo indica, com o objetivo de estabelecer um estoque madeireiro para a produção de dormentes. Segundo Jesus (1988), nenhum programa de exploração madeireira foi implantado e a cobertura florestal permaneceu praticamente como estava na época de sua implantação.

O fato de esta reserva ter sido formada pela união de vários terrenos que foram comprados gradativamente torna a sua forma bastante irregular, além de ser cortada por várias estradas de serviço. Estes dois fatores propiciaram o

aparecimento de grande quantidade de embaúbas nas bordas de mata, ou mesmo em grandes clareiras.

De acordo com o balanço hídrico do local (Thornthwaite & Mather 1955), o clima da região pode ser classificado como úmido, subúmido, megatérmico, com a ocorrência de uma estação seca nos meses de inverno, e excedente hídrico em dezembro e janeiro (Fig. 1.6b). A pluviosidade anual média é de 1242 mm e a temperatura anual média é de 23° C (Tab.1.1).

A cobertura vegetal é em sua maior parte composta por floresta ombrófila semidecídua (Fig.1.7). Ocorre ainda uma formação denominada "mussununga" (Fig.1.8), que apresenta fisionomia de floresta com árvores de menor porte e mais espaçadas. Outra formação que ocorre na área é o "nativo" (Fig.1.9), campos abertos com vegetação graminóide ou vegetação arbustivo-arbórea em moitas características (Jesus 1988; Peixoto & Gentry 1990).

C. glazioui e *C. hololeuca* ocorrem ao longo das estradas nas bordas da mata. *C. pachystachya* ocorre na mussununga, no nativo e nas áreas de transição entre mussununga e floresta alta.

As plantas amostradas localizam-se nas estradas do Flamengo, Gávea e Roxinho.

3. Reserva Biológica de Poço das Antas - Rio de Janeiro

A Reserva Biológica de Poço das Antas está localizada no município de Silva Jardim, Rio de Janeiro (Fig. 1.4, Tab. 1.1). Foi criada em 1975 e representa atualmente a maior área remanescente contínua de mata atlântica da Baixada Litorânea do estado do Rio de Janeiro. Além de preservar este ecossistema, a criação da Reserva teve ainda como objetivo garantir a sobrevivência do mico-leão-dourado (*Leontopithecus rosalia*), espécie de primata endêmico desta região e altamente ameaçada de extinção (Oliveira 1993).



Figura 1.5 - Aspecto geral da Reserva Biológica da Mata do Jambreiro (MG). Acima vegetação de encosta; abaixo área alterada próxima à floresta.

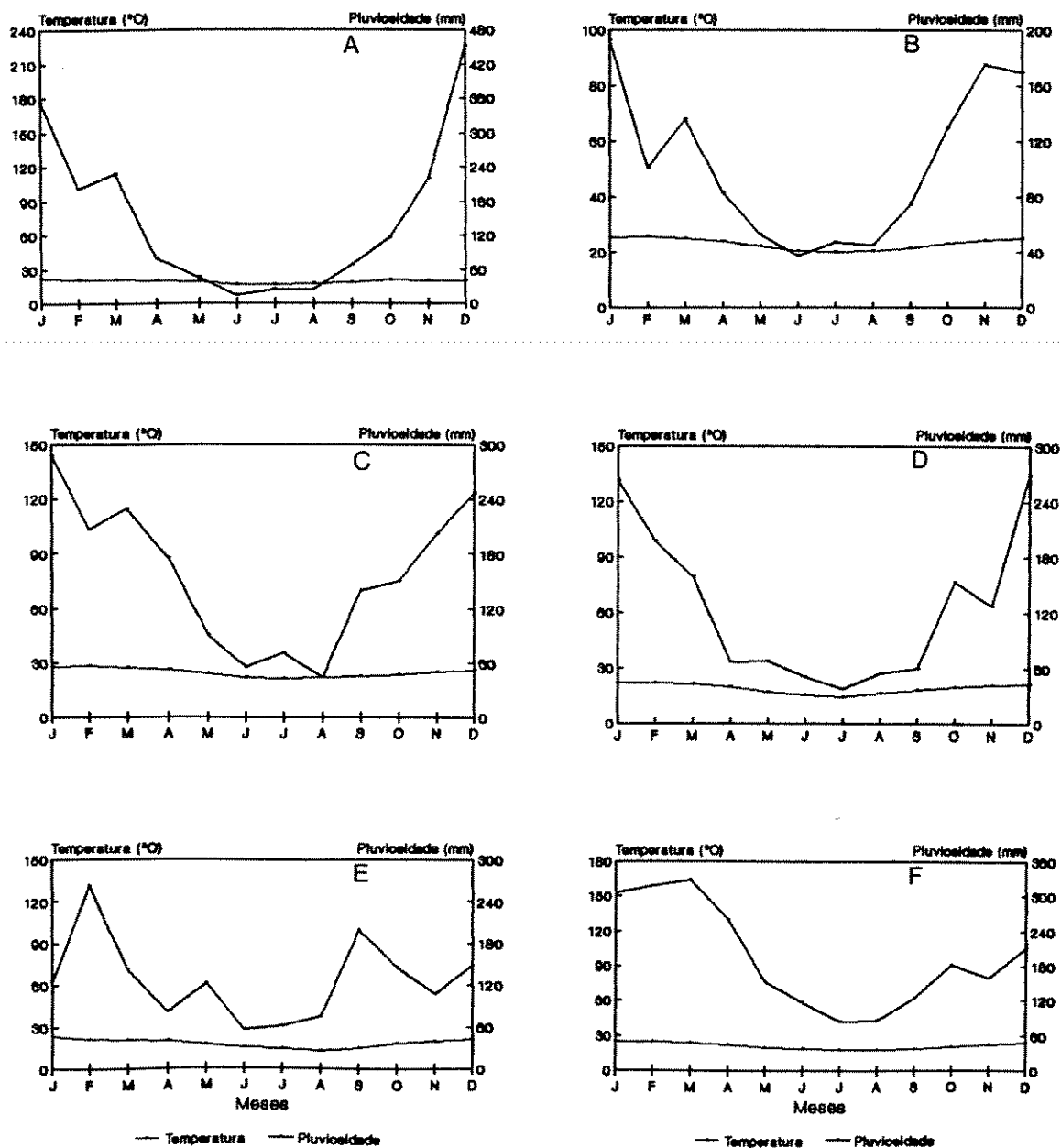


Figura 1.6 - Diagrama climático das áreas de estudo na Região Sudeste do Brasil. a) Reserva Biológica da Mata do Jambreiro (MG); b) Reserva Florestal de Linhares (ES); c) Reserva Biológica de Poço das Antas (RJ); d) Serra do Japi (SP); e) Fazenda Intervalles (SP); f) Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP). Fonte: ver Tabela 1.1.



Figura 1.7 - Aspecto da floresta alta na Reserva Florestal de Linhares (ES).



Figura 1.8 - Vegetação de “mussununga” na Reserva Florestal de Linhares (ES).



Figura 1.9- Vegetação do “nativo” na Reserva Florestal de Linhares (ES).

A vegetação da reserva é bastante diversa, com a ocorrência de florestas em diferentes estádios sucessionais (Fig.1.10) e pastagens abandonadas, com a ocorrência de capim gordura (*Melinis minutiflora*) que cobre grandes áreas; ocorrem ainda áreas de turfa e brejos (Oliveira 1993). Com base na interpretação de imagens de satélite, calcula-se que apenas 2 873 hectares (52,2 %) da reserva estejam cobertos por mata (Kierulff 1993). Porém, este método não permite uma distinção de tipos de vegetação semelhantes e neste cálculo devem estar incluídas áreas de capoeira nos mais variados estágios.

A Reserva possui uma estação meteorológica que desde 1983 está em funcionamento. A temperatura média anual entre 1983 e 1993 foi de 24 °C (Tab.1.1). A região é marcada por verões extremamente quentes e úmidos, tendo sido registradas temperaturas próximas de 40°C (Oliveira 1993). A precipitação anual média é de aproximadamente 1898 mm, com uma diminuição da quantidade de chuva nos meses de inverno (Fig. 1.6c, Tab. 1.1).

As árvores foram amostradas ao longo das estradas que ocorrem na Reserva. *C. pachystachya* ocorre nas áreas abertas de transição ou em capoeiras. *C. glazioui* e *C. hololeuca* ocorrem nas bordas de mata e eventualmente dentro também.



Figura 1.10 - Aspecto geral da vegetação da Reserva Biológica de Poço das Antas (RJ).

4. Serra do Japi - São Paulo

A serra do Japi é uma área de montanhas localizada entre os municípios de Cabreúva e Jundiá, no estado de São Paulo (Fig. 1.4, Tab.1.1). É um maciço de quartzito e faz parte do planalto cristalino atlântico. Seu relevo montanhoso, com altitudes que variam de 870 a 1170 metros, produz gradientes altitudinais proporcionando uma heterogeneidade fisionômica às matas que a recobrem (Rodrigues *et al.* 1989).

Como não existem informações climáticas coletadas na serra, não é possível dizer ao certo a precipitação anual. Os postos mais próximos localizados em Cajamar e nas regiões noroeste (E3025) e nordeste de Jundiá, apresentam respectivamente 1907, 1500 e 1367 mm anuais de chuva. Não foi verificada a

ocorrência de déficit hídrico na região (Pinto 1992), mas uma grande queda nos índices pluviométricos ocorre nos meses de inverno (Fig.1.6d)

A vegetação da serra é composta principalmente por floresta mesófila semidecídua (Leitão-Filho 1992) (Fig.1.11). A área estudada localiza-se na face oeste da serra, próxima à represa do Departamento de Água e Esgoto (DAE). As árvores amostradas localizavam-se ao longo da trilha que sai ao lado da represa e vai subindo a serra em direção à Base de Estudos de Ecologia e Educação Ambiental (Fig.1.12), muitas vezes margeando o rio. Somente *C. glazioui* e *C. hololeuca* foram amostradas. Embora *C. pachystachya* ocorra na serra, o número de indivíduos era pequeno para ser amostrado.

5. Fazenda Intervales - São Paulo

A Fazenda Intervales localiza-se na Área de Proteção Ambiental da Serra do Mar, entre os municípios de Ribeirão Grande, Eldorado, Guapiara, Iporanga e Sete Barras, ao sul do estado de São Paulo (Fig. 1.4, Tab. 1.1). Limita-se a nordeste com o Parque Estadual de Carlos Botelho, a noroeste com a Estação Ecológica de Xitué e a sudoeste com o Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), perfazendo um total de 116 863,99 hectares de área preservada.

A área é administrada pela Fundação para a Conservação e Produção Florestal do Estado de São Paulo responsável pela conservação da área e gerenciamento dos programas ambientais.

A área é coberta por floresta atlântica em diferentes estados de conservação, sendo que a área estudada, próxima ao ribeirão do Carmo, é relativamente mais alterada quando comparada com as áreas do Saibadela e Barra Grande, que possuem matas primárias. Os indivíduos de *C. glazioui* ocorrem ao longo de toda a estrada que sai da sede até à base do Carmo (Fig.1.13) e na continuação desta estrada que vai da base do Carmo em direção a um local denominado Leite.

A estação meteorológica foi instalada em março de 1990 e os dados são incompletos para alguns anos. No ano de 1992 a pluviosidade foi de 1391,5 mm e em 1993 foi de 1651,9 mm. A temperatura média em 1993 foi de 18,61 °C. Pelas informações colhidas na área parece que não ocorre uma estação seca no local (Fig. 1.6e).



Figura 1.11 - Vegetação de encosta da Serra do Japi (SP).



Figura 1.12 - Vegetação da trilha da Barragem do DAE na Serra do Japi (SP).

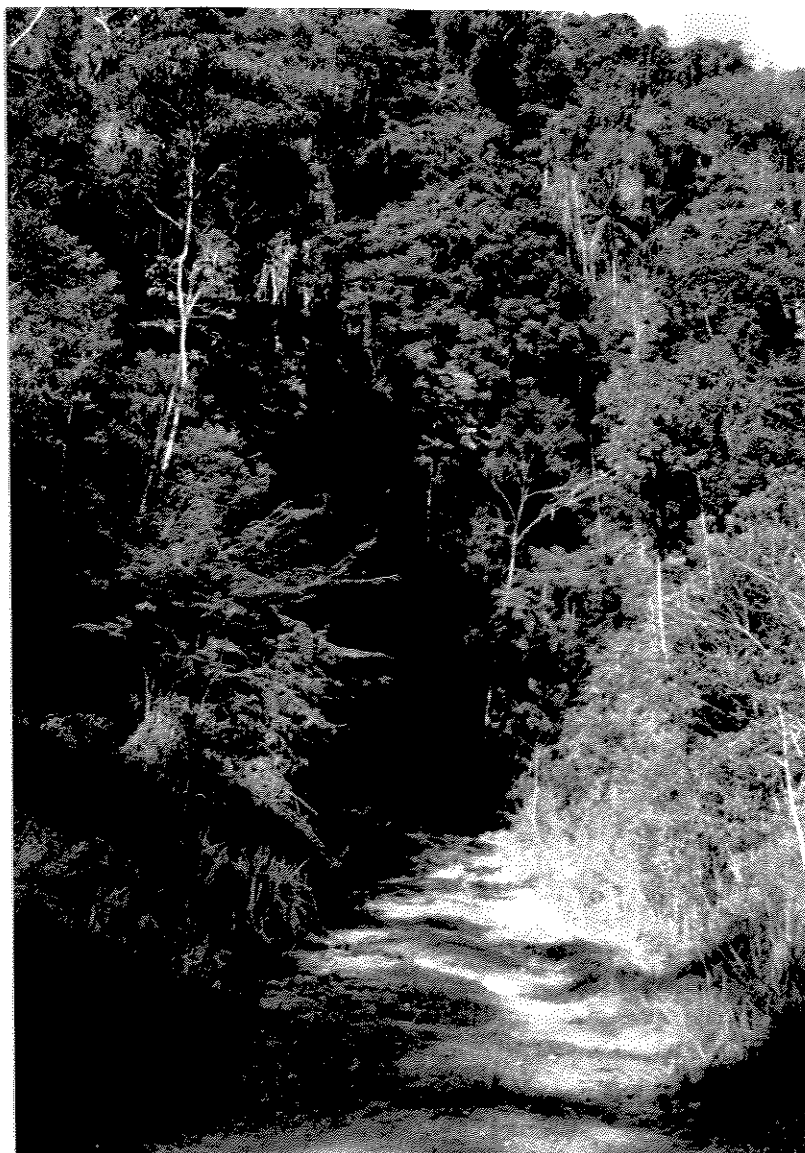


Figura 1.13 - Aspecto geral da floresta na estrada do Carmo, na Fazenda Intervales (SP).

6. Parque Estadual da Ilha do Cardoso - São Paulo

O Parque Estadual da Ilha do Cardoso situa-se no litoral do estado de São Paulo, no município de Cananéia (Fig. 1.4, Tab. 1.1). Com um comprimento total de 30 Km e largura máxima de 10 Km, a ilha do Cardoso perfaz uma área de 22500 hectares aproximadamente (Negreiros *et al.* 1974 *apud* Melo *et al.* 1991).

A topografia da ilha é predominantemente montanhosa, com a região central dominada por um maciço montanhoso que atinge mais de 800 metros de altitude (Melo *et al.* 1991) (Fig.1.14). Cinco formações ocorrem na Ilha: vegetação pioneira de dunas, vegetação de restinga, floresta pluvial tropical de

planície litorânea, floresta pluvial tropical da Serra do Mar e vegetação de mangue (Noffs & Baptista-Noffs 1982). Existem ainda as formações arbustivas de morro e as formações naturais que sofreram influência antrópica que podem ser em conjunto denominadas vegetação secundária (Melo *et al.* 1991).

O clima é influenciado por fatores locais como maritimidade, topografia acidentada e vegetação. Pode ser considerado megatérmico, superúmido, sem déficit de água e grande excesso hídrico no verão. A média de pluviosidade anual é de 2327 mm e a temperatura média anual é de 21,2 °C (1956-1975) (Fig. 1.6f). Os dados meteorológicos foram obtidos na cidade de Cananéia, na Estação Meteorológica de Cananéia do Instituto Oceanográfico da USP, que é bastante próxima do parque (Funari *et al.* 1986).

Os indivíduos foram amostrados em uma larga estrada abandonada que liga a base do CEPARNIC ao local de captação de água. A vegetação ao longo desta estrada inicia-se como uma mata de restinga e, à medida que a estrada avança em direção à base da encosta da montanha, a vegetação aumenta de porte (Fig.1.15). Na restinga ocorre apenas *C. pachystachya*. Aos poucos, *C. glazioui* começa a surgir e *C. pachystachya* deixa de ocorrer; ao longo do rio Perequê só ocorre *C. glazioui*.



Figura 1.14 - Início da estrada da captação onde ocorre floresta de restinga, no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP).



Figura 1.15 - Estrada da captação próximo à base da encosta da montanha, no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP).

1.2.3 Coleta de dados

Em cada local visitado foram tomadas as medidas das árvores que se encontravam ao longo de estradas e que não apresentavam sinais de quebra. Este procedimento facilitou a coleta, uma vez que com a utilização de trena e clinômetro para medir altura é necessária uma distância razoável em linha reta, o que tornaria o trabalho em áreas mais fechadas bastante difícil de ser realizado. Os indivíduos foram incluídos na amostra à medida que se caminhava na estrada, buscando amostrar todo o espectro de alturas das três espécies, a partir de 1 metro de altura. Este tipo de amostragem foi adotado por ser usual em estudos de alometria e arquitetura. Uma amostragem feita ao acaso apresentaria muitos inconvenientes para sua realização e poderia apresentar problemas se ao sortear indivíduos o espectro de alturas não fosse totalmente abrangido. Estudos comparativos entre resultados de amostragem aleatória e amostragem sistemática demonstraram que em muitas situações de campo, a amostragem sistemática é equivalente à aleatória (Krebs 1989).

As medidas tomadas de cada indivíduo foram a altura, a altura da 1ª ramificação, a circunferência à altura do peito, número de entrenós em um segmento de um metro, número de ramificações e número de folhas (Fig. 1.16).

A medida das alturas foi feita por comparação com uma vara de altura conhecida, ou com a utilização de uma trena de 30 m e um clinômetro (S.S.K. Showa Sokki., CO, Tokyo, Japan) para as árvores acima de 9 metros. Este último método baseia-se em trigonometria. A tangente do ângulo, formado pela altura do olho do observador e a altura da árvore, é multiplicada pela distância entre o observador e a árvore, e somada ao complemento da altura.

Foi considerada como altura total da árvore a altura até o final da copa (Fig. 1.16). Nas árvores não ramificadas considerou-se a porção final da estípula. A altura de ramificação foi considerada como a altura de emissão do primeiro ramo. ~~*Cecropia glazioui* pode perder os ramos mais velhos à medida que cresce.~~ Nesse caso, uma pequena porção do ramo que permanece no caule foi utilizada como referência para a medida de altura da 1ª ramificação.

O diâmetro foi obtido através da circunferência do tronco dividida por 3,14 (π). A medida foi tomada a 1,30 m de altura (altura do peito) (Fig. 1.16).

O número de entrenós por metro foi contado entre 1,5 e 2,5 m de altura no caule (Fig. 1.16). Um número maior de entrenós em 1 metro significa que os entrenós apresentam comprimento menor e vice-versa. Uma estimativa do tamanho médio de um entrenó foi obtida através da divisão de 1 metro pelo número de entrenós. Cada entrenó produzido pela planta significa aumento em altura e produção de uma folha. Duas possíveis estratégias de crescimento podem ser inferidas através desta medida: 1) a produção de um grande número de entrenós pequenos e 2) a produção de um pequeno número de entrenós grandes. Assim, esta medida juntamente com o número de folhas fornece informações sobre o crescimento das plantas no passado.

O número de folhas e de ramificações foi contado diretamente com a ajuda de um binóculo 8 X 24 (Pentax, Japan). Dividindo-se o número total de folhas pelo número de ramos de cada árvore obteve-se uma estimativa do número de folhas por ramo. Foi feito um desenho esquemático de cada árvore ramificada para verificar possíveis diferenças no padrão de ramificação.

Com o auxílio de um podão corta-galhos de aproximadamente 7,5 m foi coletada uma folha de cada indivíduo para uma estimativa de área. As folhas foram cortadas em vários segmentos e mantidas em sacos plásticos na geladeira.

As medidas foram feitas em um medidor de área foliar (Model LI-3000, Li-Cor, USA).

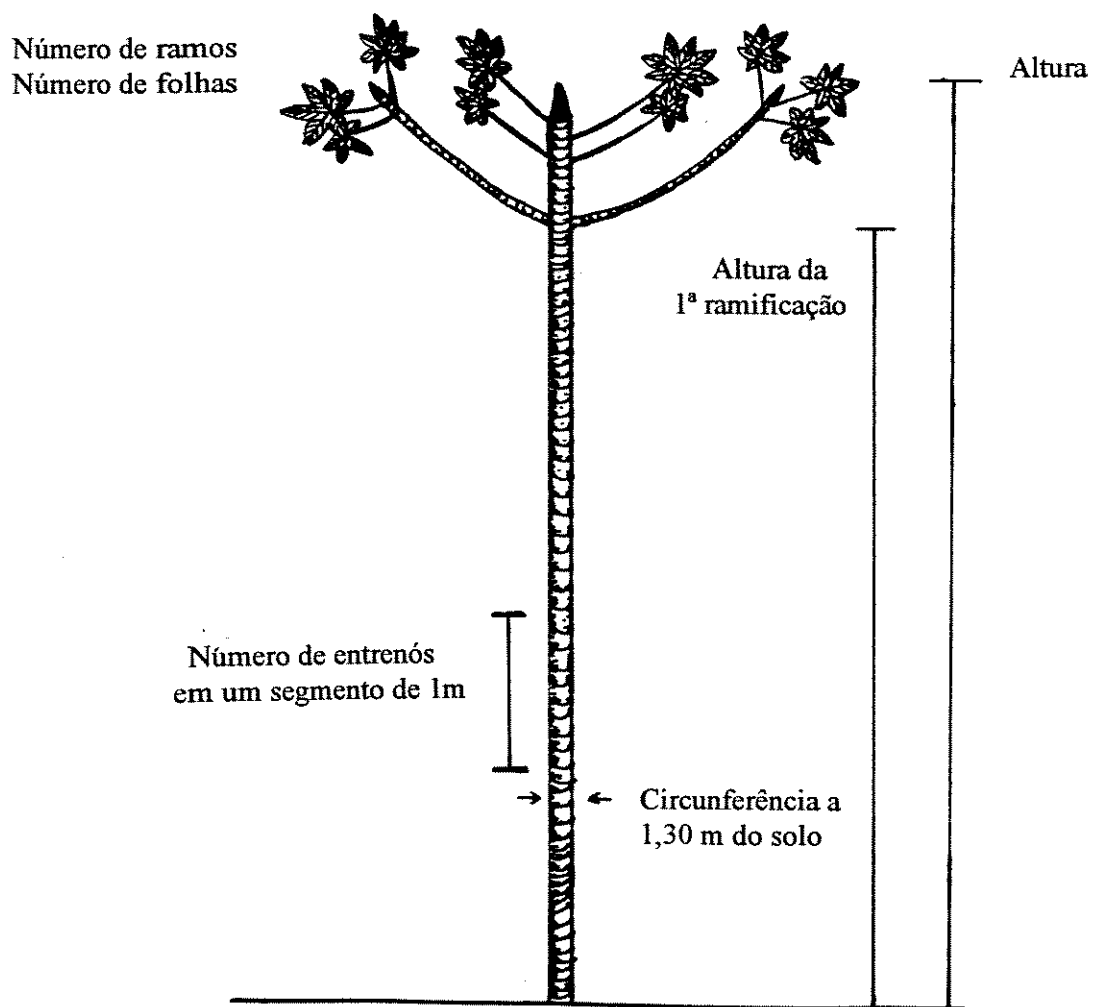


Figura 1.16 - Medidas realizadas nas espécies de *Cecropia*: Altura; altura da 1ª ramificação; circunferência a 1,30 m do solo; número de entrenós em um segmento de 1 metro; número de folhas; número de ramos.

A folha do 3º entrenó a partir da gema apical foi preferencialmente escolhida, numa tentativa de utilizar folhas de mesma idade em cada árvore. Somente na coleta de Linhares foi possível obter uma amostragem de folhas das três espécies abrangendo todo o espectro de alturas das plantas, pois houve a disponibilidade de um funcionário da CVRD especializado em subir em árvores. Para *C. pachystachya* quase todas as árvores tiveram folhas coletadas por serem mais baixas. Para os outros locais e espécies a coleta foi incompleta.

Algumas folhas foram coletadas do chão, pois muitas vezes era possível identificar a árvore da qual ela havia caído. Isto pode ser feito porque as folhas de *Cecropia* spp. estudadas são pesadas e caem quase sempre embaixo da copa da árvore. Se não houver vizinhos da mesma espécie muito próximos, pode-se ter certeza da origem da folha (Obs. pessoal). Só foram coletadas do chão folhas que ainda tivessem alguma cor verde pois depois de um certo estágio fica impossível desenrolar a folha para medir.

As diferenças entre as médias das medidas foram testadas através de análise de variância (ANOVA) e teste de Tukey (Zar 1984). A relação entre o número de entrenós e altura foi analisada através de regressão linear de quadrados mínimos, análise de covariância (ANCOVA) e o teste *a posteriori* de Scheffé. A ANCOVA testa possíveis diferenças entre as inclinações das retas. Se o resultado da ANCOVA não revelar diferenças entre as inclinações, uma inclinação comum para as retas é calculada. Esta inclinação comum é usada para o cálculo de novos valores para o intercepto em y , que são novamente testados pelo teste de Scheffé.

Coletas de material fértil foram realizadas para posterior prensagem e incorporação no Herbário UEC, do Instituto de Biologia da UNICAMP, como material testemunho do trabalho (UEC 28638; 28639; 28640; 28643; 28644).

1.3 RESULTADOS

As medidas das espécies de *Cecropia* amostradas encontram-se nas Tabelas 1.2 e 1.3. A espécie que apresentou a maior altura foi *C. glazioui* com cerca de 23 metros (Fig.1.17a, Tab. 1.2). *Cecropia hololeuca* atingiu cerca de 20 metros e *C. pachystachya* pode ter até 12 metros de altura. A distribuição dos diâmetros destas espécies (Fig.1.17b, Tab.1.2) mostra que *C. pachystachya* apresentou os menores valores.

Tabela 1.2- Medidas de *Cecropia* spp. na Região Sudeste do Brasil. N = número de casos

ESPÉCIE	Altura (m) (mín - máx)	Diâmetro (cm) (mín - máx)	Número de ramos (mín - máx)	Número de folhas (mín - máx)
<i>C. glazioui</i>	1 - 23,35	1 - 31,19	2 - 25	2 - 225
N	253	252	108	252
<i>C. hololeuca</i>	1 - 20,22	1,3 - 39,8	2 - 58	7 - 649
N	103	102	57	100
<i>C. pachystachya</i>	1,18 - 12	1,1 - 18,47	2 - 42	4 - 466
N	124	124	57	123

Tabela 1.3 - Medidas de *Cecropia* spp. na Região Sudeste do Brasil.

ESPÉCIE	Número de folhas por ramo#	Área foliar (m ²)	Altura da 1 ^a ramificação(m)	Número de entrenós
<i>C. glazioui</i>	9,0 ± 1,88*a	0,3 ± 0,19a	10,9 ± 2,60a	28,2 ± 10,74a
C.V. %	20,81	71,9	23,9	38
N	107	78	106	218
<i>C. hololeuca</i>	9,9 ± 1,82b	0,5 ± 0,35b	9,2 ± 2,21b	18,2 ± 9,06b
C.V. %	18,3	65,2	24,1	49,7
N	56	41	58	90
<i>C. pachystachya</i>	10,3 ± 2,30b	0,1 ± 0,08c	5,3 ± 1,51c	33,6 ± 14,10c
C.V. %	22,4	71,5	28,5	41,9
N	57	119	57	104

* Média ± 1 desvio padrão, C.V. = coeficiente de variação, N = número de casos.

ANOVA e Teste de Tukey (P < 0,05); para os valores de F ver texto. Letras iguais não diferem significativamente entre si.

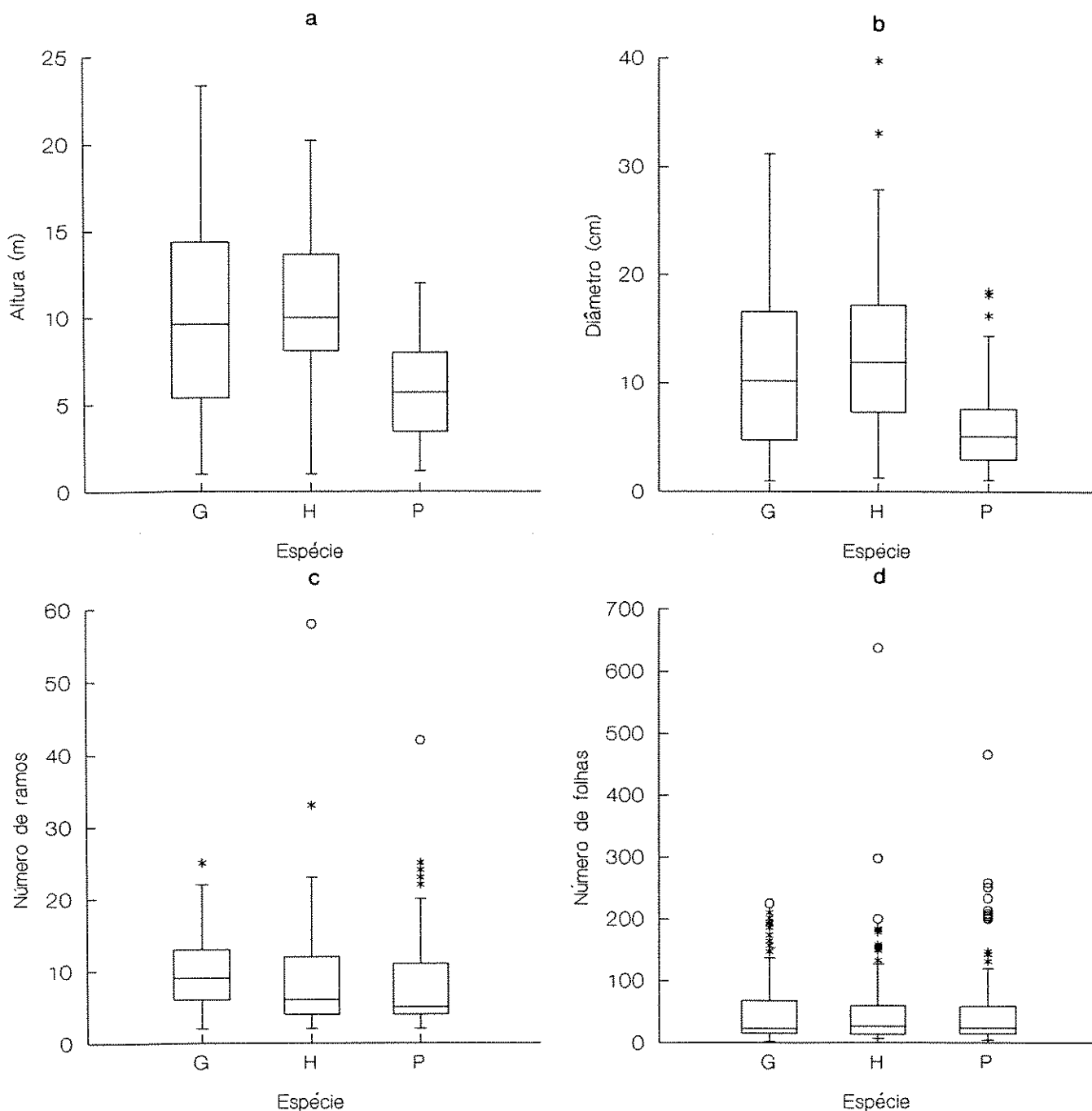


Figura 1.17 - "Box-plots" das medidas de altura (a), diâmetro (b), número de ramos (c) e número de folhas (d) das espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. G = *C. glazioui*, H = *C. hololeuca*, e P = *C. pachystachya*. Em um "box-plot" o retângulo delimita 50 % das observações e o traço central marca a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição exceto os pontos extremos ("outliers"), que são representados por asteriscos, e aqueles muito extremos que são os círculos.

Cecropia glazioui apresentou um máximo de 25 ramos (Fig. 1.17c, Tab. 1.2), enquanto *C. hololeuca* e *C. pachystachya* podem ter mais de 40 ramos. Estas duas espécies também apresentam os maiores números de folhas (Fig. 1.17d e Tab. 1.2). O número médio de folhas estimado por ramo ficou entre 5 e 15 para as três espécies (Fig. 1.18a). As médias das três espécies (Tab. 1.3) foram significativamente diferentes (ANOVA $F=8,824$; $P<0,001$; $gl=2$; $n=220$). *Cecropia glazioui* apresentou a menor média (9,0 folhas por ramo) e a maior média foi de *C. pachystachya* (10,3 folhas por ramo), embora esta última não tenha diferido significativamente de *C. hololeuca* (9,9 folhas por ramo) (Tab. 1.3).

As maiores folhas são as de *C. hololeuca* e as menores de *C. pachystachya* (Fig. 1.18b, Tab. 1.3, ANOVA, $F=77,95$; $P<0,001$; $gl=2$; $n=237$). A área foliar destas espécies varia em função do tamanho da planta. As folhas aumentam em área à medida que as plantas aumentam em altura, e a partir de uma certa altura a área da folha começa a diminuir (Fig. 1.19). Em *C. glazioui* (Fig. 1.19a) e em *C. hololeuca* (Fig. 1.19b) a diminuição da área foliar acontece depois da ramificação. Em *C. pachystachya*, a área da folha começa a diminuir a partir de 8 metros de altura (Fig. 1.19c). Comparando-se as três espécies num mesmo gráfico (Fig. 1.19d), pode-se verificar que a diminuição da área da folha é mais acentuada em *C. glazioui* e *C. hololeuca* do que em *C. pachystachya*. O coeficiente de variação intra-específico da área foliar é bastante alto (Tab. 1.3), pois além da diferença devida à altura das árvores, a variação de tamanho das folhas em indivíduos da mesma classe de tamanho também é grande, como pode ser observado pelo desvio-padrão das médias de área foliar das classes de altura representados na Figura 1.19.

As três espécies se ramificam em alturas diferentes (ANOVA $F=74,678$; $P<0,001$; $gl=2$; $n=237$). A altura da 1ª ramificação (Fig. 1.20a, Tab. 1.3) é maior em *C. glazioui* e *C. hololeuca* do que em *C. pachystachya*. Enquanto as duas primeiras começam a se ramificar por volta de 9-10 metros, a última inicia sua ramificação em torno de 5 metros de altura. A altura média de ramificação é aproximadamente a metade da altura máxima em cada espécie.

O número de entrenós por metro é significativamente diferente nestas espécies (ANOVA $F=42,651$; $P<0,001$; $gl=2$; $n=414$). A menor média é de *C. hololeuca* (Fig. 1.20b, Tab. 1.3). Isto significa que os seus entrenós são maiores quando comparados com as outras duas espécies (Fig. 1.20c). O número de entrenós por metro é uma característica que varia bastante entre as plantas (C.V.

entre 38 e 49%). Uma vez que o crescimento se faz por produção de entrenós isto deve representar uma variação no crescimento das plantas também.

Entre as espécies, os valores dos coeficientes de variação para uma mesma medida são muito próximos entre si (por exemplo, o número de folhas por ramo apresenta um C.V. entre 18 e 22 %, Tab. 1.3). Porém, entre algumas medidas as proporções são bastante diferentes. Possivelmente, existe uma combinação de fatores ambientais e/ou genéticos que influenciam mais fortemente determinadas características do que outras, mas tudo indica que, entre as espécies, as medidas estão variando na mesma magnitude.

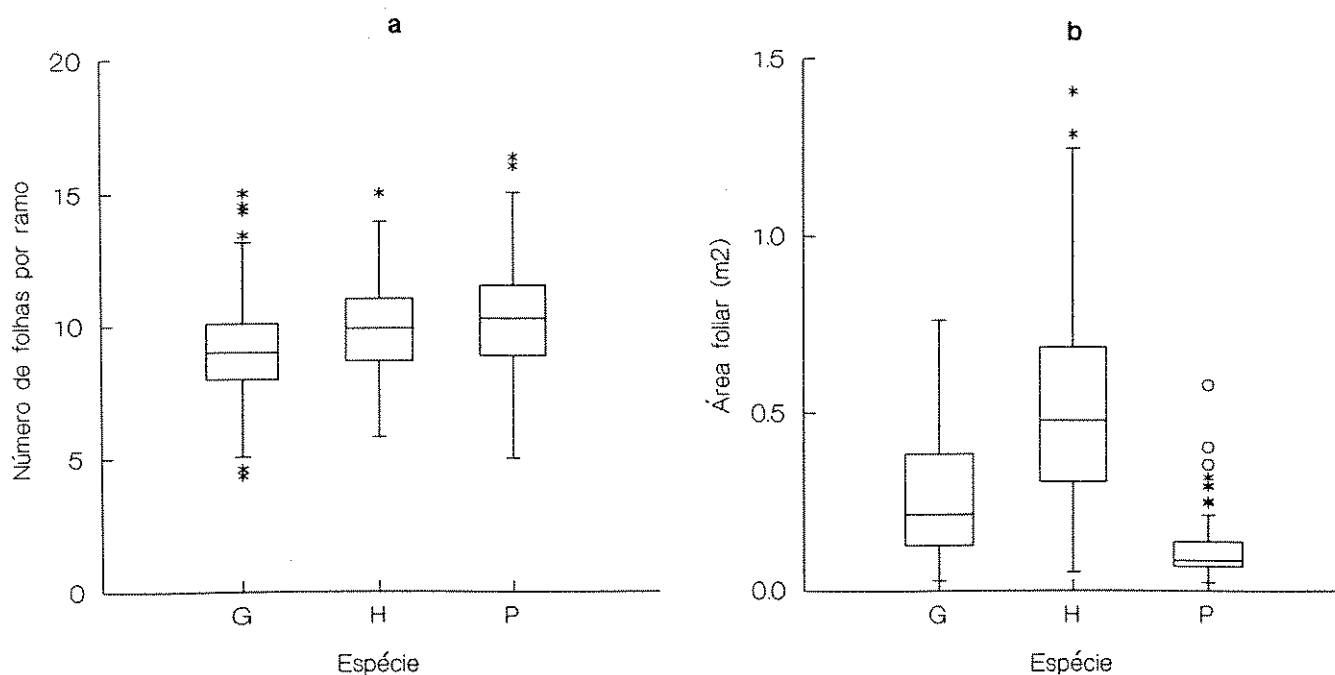


Figura 1.18 - "Box-plots" número de folhas por ramo (a) e área foliar (b) das espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. G = *C. glazioui*, H = *C. hololeuca*, e P = *C. pachystachya*.

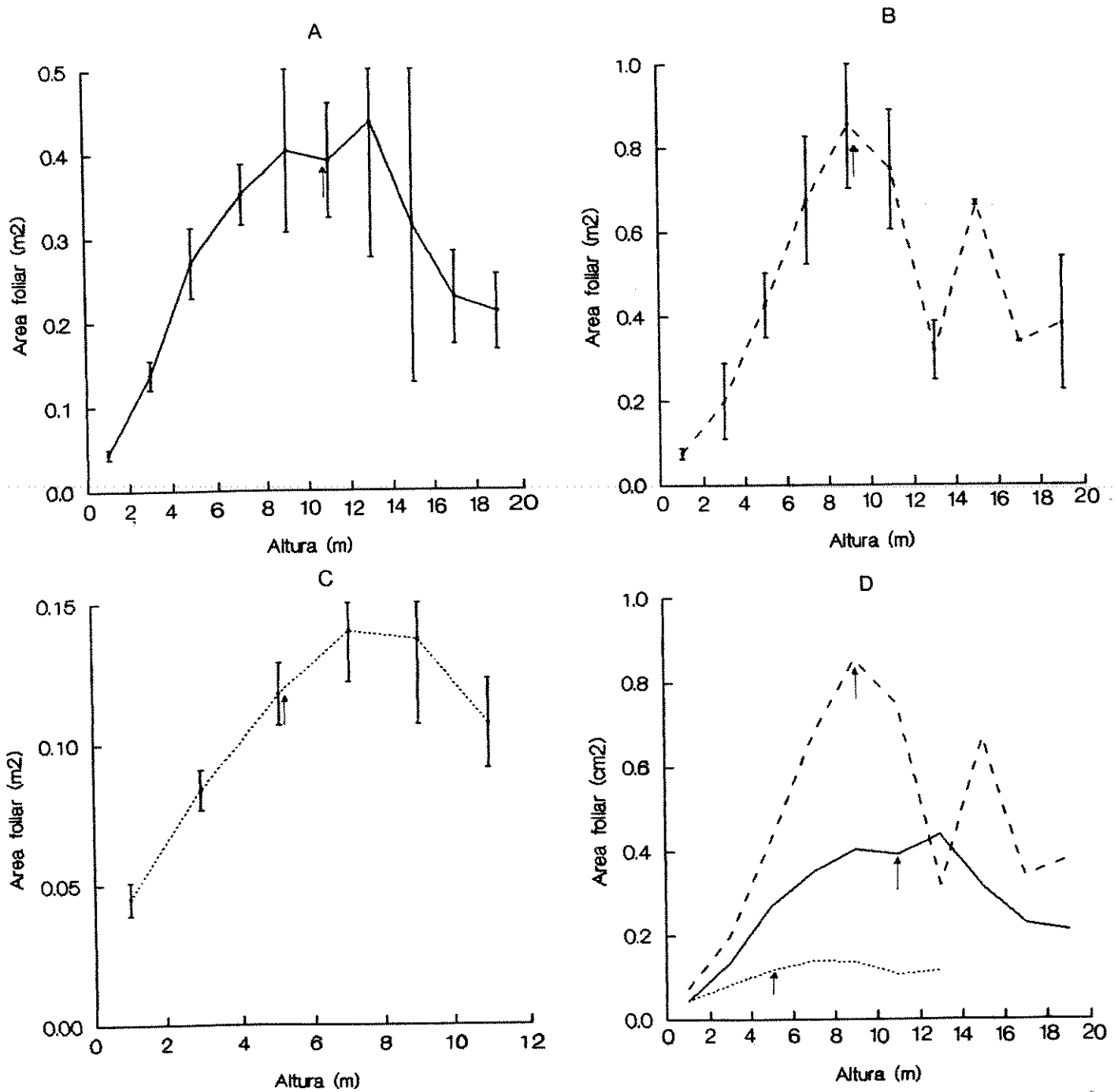


Figura 1.19 - Variação da área foliar em função da altura nas espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. Média \pm erro padrão; os valores de n para cada classe estão entre parênteses. A seta indica a altura média de ramificação A) *C. glazioui* (8,13,11,13,8,11,3,2,4,5); B) *C. hololeuca* (2,4,3,6,6,7,4,3,3,3); C) *C. pachystachya* (10,27,27,27,18,7,3); D) Média das três espécies: (—) *C. glazioui*, (---) *C. hololeuca*, (.....) *C. pachystachya*.

As regressões entre o número de entrenós por metro e a altura estão representadas na Figura 1.21. Aparentemente, existiria uma tendência a uma diminuição no número de entrenós por metro em plantas mais altas, pois as inclinações são significativamente diferentes de zero (Tab. 1.4). Entretanto, os coeficientes de determinação são muito baixos, mostrando que a altura explica apenas 8 % da variação no número de entrenós por metro em *C. glazioui* e *C. pachystachya* e cerca de 12 % em *C. hololeuca*. As inclinações não são significativamente diferentes entre as espécies (ANCOVA $F=2,576$; $P = 0,077$; $gl=2$; $n=412$), mas diferenças significativas foram encontradas entre os valores de a (ANCOVA $F=34,459$; $P < 0,001$; $gl=2$, $n=412$) refletindo as diferenças entre as médias desta medida. Sendo assim, podemos considerar que o número de entrenós entre 1,5 e 2,5 m serve como uma estimativa do número de entrenós em um segmento das plantas. Com isso, é possível comparar os tamanhos de entrenós das espécies, independente do tamanho do indivíduo.

Tabela 1.4- Regressões lineares e testes estatísticos para o número de entrenós por metro e a altura (m) das espécies de *Cecropia* amostradas na Região Sudeste do Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si #.

Espécie	a	b	r^2	N	b comum	estimativa de a
<i>C. glazioui</i>	34,26	- 0,55***	0,081	218	-0,66	35,55 a
<i>C. hololeuca</i>	26,89	- 0,79 **	0,125	90		25,52 b
<i>C. pachystachya</i>	43,03	- 1,46**	0,081	104		37,88 a

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação , N= número de casos. ANOVA *** $P < 0,001$ ** $P < 0,002$

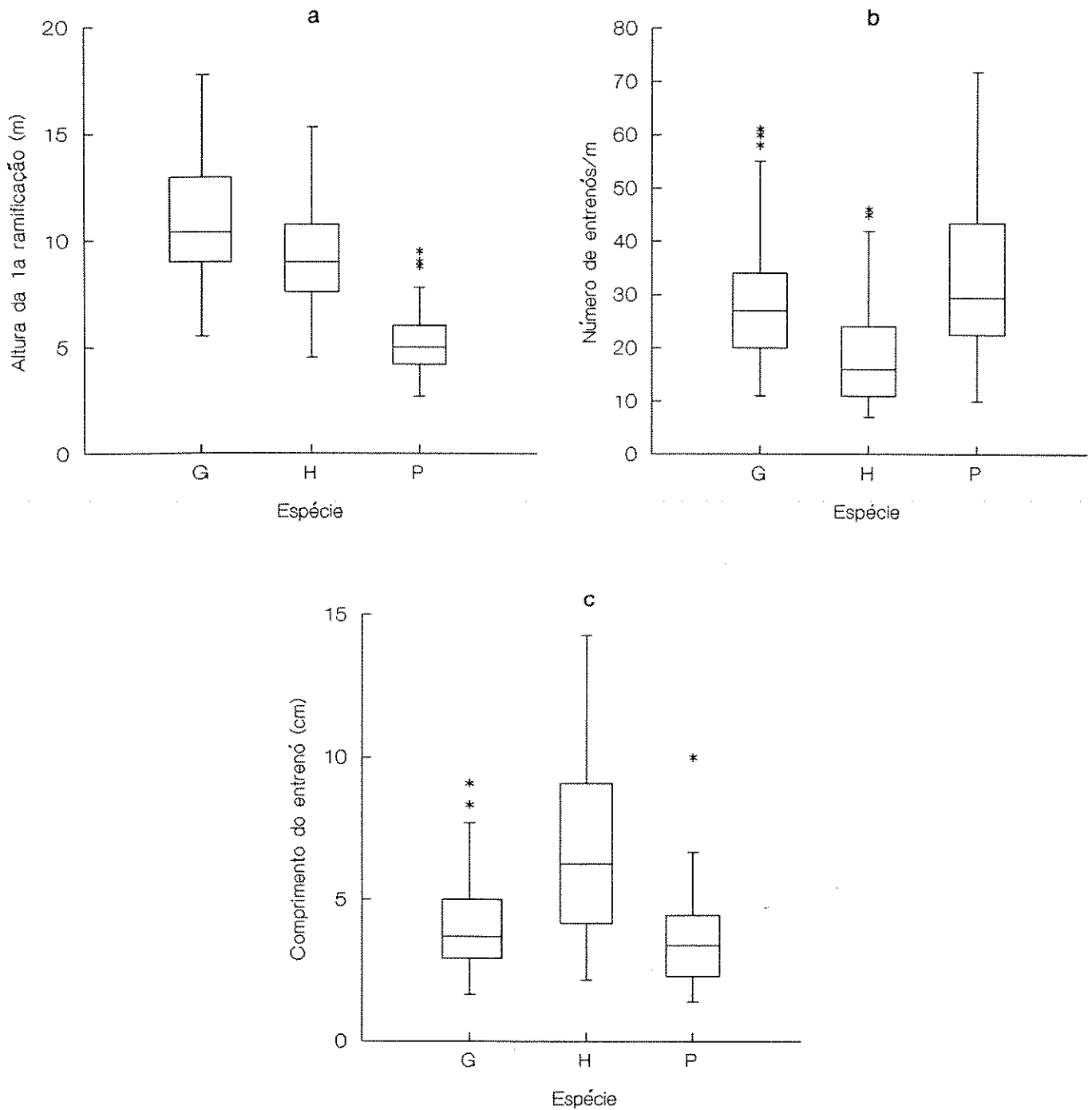


Figura 1.20 - "Box-plots" da altura de ramificação (a), número de entrenós por metro (b) e comprimento do entrenó (c) das espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. G = *C. glazioui*, H = *C. hololeuca*, e P = *C. pachystachya*.

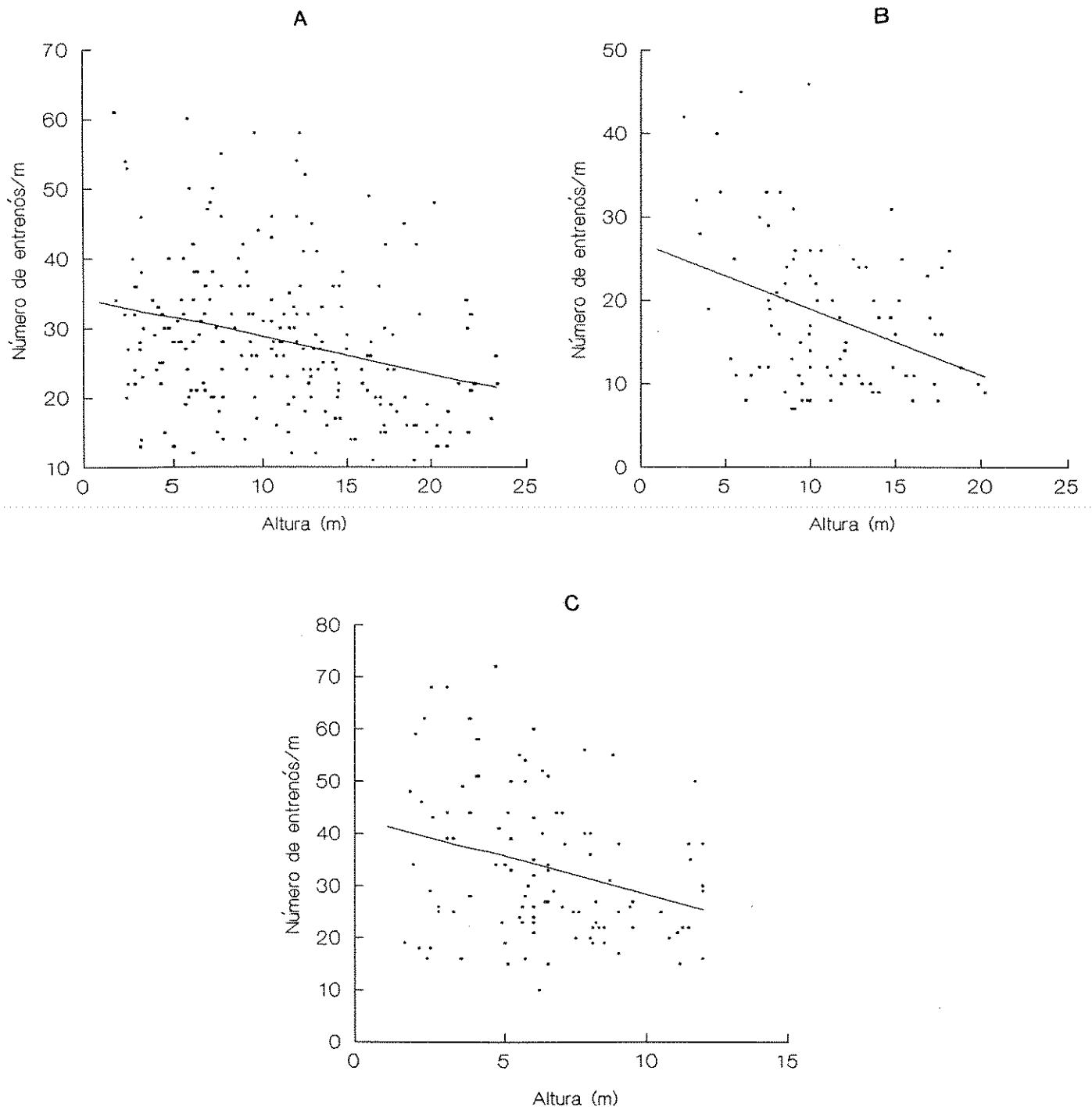


Figura 1.21 - Regressão entre o número de entrenós por metro e a altura (m) das espécies de *Cecropia* amostradas na região Sudeste do Brasil. A) *C. glazioui*, B) *C. hololeuca*, e C) *C. pachystachya*. Os parâmetros das regressões encontram-se na Tabela 1.4.

1.4 DISCUSSÃO

A arquitetura das árvores é uma característica que pode ser influenciada pelas condições de crescimento: árvores que crescem em locais abertos apresentam uma copa mais baixa e mais esférica, enquanto árvores de floresta tendem a apresentar um tronco longo e uma copa mais estreita (Hallé *et al.* 1978, Torquebiau 1986). A altura em que se inicia a ramificação é uma medida indicativa das condições de crescimento sendo utilizada para a caracterização de mosaicos florestais. Na caracterização destes mosaicos, a altura de ramificação é denominada ponto de inversão morfológica porque abaixo dela o tronco é apenas uma unidade de grande porte; acima dela, as reiteraões são unidades sucessivas que se tornam progressivamente menores. Através do ponto de inversão morfológica são caracterizadas as eco-unidades das floresta. Eco-unidades são unidades vegetacionais que iniciaram seu crescimento no mesmo momento, em determinada área (Hallé *et al.* 1978, Torquebiau 1986).

O ponto de inversão morfológica é uma resposta à variação ambiental mas também é uma característica de cada espécie. A capacidade de cada planta de iniciar sua ramificação numa faixa de altura relativamente constante significa que uma árvore é característica de um determinado estrato florestal quando madura (Torquebiau 1986). Sendo *Cecropia* um gênero de árvores pioneiras associadas a clareiras, e portanto, a locais com grande intensidade luminosa, pelo menos teoricamente, estas espécies poderiam apresentar a mesma altura de ramificação. As diferenças encontradas entre as espécies refletem as diferenças dos seus habitats.

Cecropia pachystachya ocupa ambientes de transição entre restinga e mata, cerrado e mata, beiras de estrada ou a mussununga de Linhares (ES). Embora não tenha sido feita uma avaliação quantitativa destes tipos vegetacionais, os ambientes citados são, pela sua própria definição, ambientes onde a vegetação é mais aberta e de menor porte que o de uma floresta. Nestes ambientes, *C. pachystachya* é uma espécie pioneira e dificilmente será sombreada por outras espécies, pois o dossel é sempre mais baixo. O ponto de inversão morfológica e a altura desta espécie são ajustados ao seu habitat.

Cecropia glazioui e *C. hololeuca*, embora esporadicamente ocorram isoladas, estão mais associadas à ocorrência de florestas. Nesta situação, outras árvores, pioneiras ou não, estarão à sua volta crescendo juntas e uma planta que inicie sua ramificação cedo, corre o risco de ser sombreada por outras futuramente,

quando o dossel se fechar. Desse modo, as diferenças na altura de ramificação destas espécies refletem os diferentes ambientes em que elas ocorrem.

O comprimento do entrenó mostrou-se uma medida bastante variável. Como ele é uma indicação do crescimento das plantas, este deve variar tanto entre como dentro das espécies. Em espécies de *Cecropia* da Costa Rica, foi verificado que os indivíduos apresentavam uma alternância de entrenós curtos e longos (Davis 1970). Esta característica foi atribuída à sequência de meses secos e chuvosos, sugerindo que a pluviosidade é um fator importante no alongamento dos entrenós. O efeito da sazonalidade climática também foi observado em *C. glazioui*. Entrenós produzidos na estação chuvosa foram maiores que os da estação seca num estudo de um ano do crescimento desta espécie (Sposito & Santos 1993). Portanto, a quantidade de água disponível para cada planta pode ser um dos fatores que causa variação no comprimento dos entrenós.

As comparações entre as espécies mostraram que *C. hololeuca* teve o maior entrenó. Esta diferença pode estar relacionada ao tamanho das folhas, pois folhas maiores devem ter pecíolos mais grossos para sustentá-las. Sendo assim, o entrenó deve ser comprido o suficiente para conter a base do pecíolo. Por sua vez, entrenós maiores juntamente com suas respectivas folhas grandes podem ter um custo de produção maior, sugerindo talvez um crescimento mais lento. Então, é possível que existam duas alternativas de crescimento para estas espécies: a produção de menos entrenós porém mais longos como em *C. hololeuca*, ou mais entrenós curtos como em *C. glazioui* e *C. pachystachya*. No segundo caso, significaria também a produção de mais folhas.

Diferenças significativas entre o crescimento de duas destas espécies foram encontradas num estudo comparativo feito no Rio de Janeiro (Santos, submetido à Biotropica) com plantas até 4 metros de altura. Neste estudo, a taxa de crescimento de *C. glazioui* foi maior que a de *C. hololeuca*, e o maior entrenó foi de *C. glazioui*. Diferenças relacionadas ao ponto de medida do entrenó na árvore e a própria variação desta medida podem ser a causa da diferença entre estes dados e os resultados aqui descritos.

Apesar da grande dispersão dos pontos na regressão entre o número de entrenós/m e a altura, pode-se perceber que houve uma tendência das plantas mais altas apresentarem entrenós maiores. Esta tendência pode ser explicada por duas alternativas: 1) um possível alongamento do entrenó após a sua produção; 2) plantas que produzem entrenós grandes são mais altas. A segunda alternativa é baseada em observações realizadas sobre o crescimento de *C. glazioui* (Sposito &

Santos, dados inéditos, Sposito & Santos 1993). A produção mensal de entrenós nesta espécie é relativamente semelhante em plantas de alturas próximas. Supondo que duas plantas de mesma altura produzam o mesmo número de entrenós e que uma delas produza entrenós maiores, haverá obviamente um ganho em altura para esta planta. Portanto, o crescimento das plantas é determinado pela taxa de produção de entrenós e pelo comprimento destes, embora um alongamento posterior do entrenó não possa ser totalmente descartado.

Muitos dos caracteres morfológicos das plantas variam com o nível de irradiação a que elas estão submetidas e/ou ecologicamente restritas. As diversas características relacionadas para plantas de sol incluem filotaxia espiralada, gemas apicais eretas e orientação da folha também ereta (revisão em Givnish 1988). As duas primeiras ocorrem nas espécies de *Cecropia* amostradas, mas em todas elas a orientação das folhas é horizontal. Além disso, tem sido demonstrado que espécies arbóreas tolerantes à sombra geralmente apresentam folhas maiores se comparadas com aquelas intolerantes (White 1983). Folhas menores poderiam conferir mais resistência à seca, uma vez que o calor seria mais facilmente dissipado por convecção. Por sua vez, folhas maiores representariam uma maneira efetiva de preencher lacunas entre folhas adjacentes dentro de uma única camada foliar maximizando a interceptação da radiação sob condições limitantes. Estas duas situações estão relacionadas respectivamente às formas arbóreas de muitas camadas e uma camada, propostas por Horn (1971).

Comparadas com a maioria das espécies arbóreas tropicais as folhas de *Cecropia* serão sempre grandes. Poucas plantas apresentam folhas com 1 m² de área como alguns indivíduos de *C. hololeuca*. Portanto, no que se refere à orientação e área da folha, este gênero não se enquadra dentro das características apontadas para plantas de sol. Seriam necessários estudos no sentido de esclarecer como as características anatômicas e fisiológicas se situam quanto às outras adaptações sugeridas para este grupo de plantas.

Se por um lado, folhas grandes são mais sensíveis à dessecação, por outro lado, podem proporcionar uma grande área foliar total, e conseqüentemente uma maior superfície fotossintética. Considerando que plantas pioneiras precisam crescer rapidamente, e que o seu tempo de vida é mais curto, pode ser mais vantajoso para este grupo de plantas produzir folhas grandes se houver um ganho líquido entre o custo de produção das folhas e a produção de biomassa total que esta estratégia pode oferecer.

Mesmo sendo este grupo composto por plantas heliófilas, é importante considerar que pode haver um gradiente entre uma espécie mais tolerante à sombra e uma espécie menos tolerante. Assim sendo, as diferenças em área foliar podem estar sugerindo uma ordem decrescente de tolerância à sombra, composta por *C. hololeuca*, *C. glazioui* e *C. pachystachya*. Esta hipótese poderia ser testada experimentalmente.

**Capítulo 2- Padrão de ramificação de três espécies de
Cecropia da Região Sudeste do Brasil.**

2.1 INTRODUÇÃO

O padrão de ramificação é uma característica morfológica bastante conspícua nas plantas lenhosas, e apesar de pouco estudado, seu significado adaptativo vem se mostrando cada vez mais evidente. Entre as potenciais funções adaptativas estão a exposição eficiente das folhas ao sol, minimização do tecido não fotossintético (Horn 1971, Whitney 1976), força estrutural (McMahon & Kronauer 1976) e otimização de translocação (Leopold 1971).

O sistema de ramificação das plantas pode ser descrito como uma hierarquia de unidades de ordem sucessivas. O processo de aplicar uma seqüência de ordenação aos ramos pode ser feito a partir da porção proximal final da planta, isto é do tronco de uma árvore até os últimos ramos distais (ordenação centrífuga) (Hallé *et al.* 1978, Bell 1991) ou pode começar da periferia e seguir em direção ao tronco principal (ordenação centrípeta) (Horton 1945 *apud* Leopold 1971). Este último procedimento supõe que a forma de ramificação das árvores seja análoga à bacia de drenagem de um rio no qual a rede de canais e afluentes servem às várias partes da área de drenagem como rotas em direção ao oceano.

O sistema de Horton foi ligeiramente modificado por Strahler (1957), sendo um dos métodos mais utilizados devido à sua simplicidade e à falta de ambiguidade na sua aplicação (Barker *et al.* 1973). Outra grande vantagem deste método consiste em permitir comparações entre sistemas de tamanho diferentes uma vez que a ordenação dos ramos não apresenta unidade de medida.

Outra maneira de descrever o desenvolvimento das árvores consiste na análise de sua arquitetura. Hallé *et al.* (1978) descreveram 23 modelos para árvores tropicais, cada um representando uma seqüência particular de desenvolvimento do processo de ramificação. O modelo arquitetural é um processo dinâmico e para ser determinado necessita de um acompanhamento das várias fases do crescimento das plantas. Neste sistema, *Cecropia* apresenta o modelo de Rauh (Hallé *et al.* 1978).

O objetivo deste estudo é descrever os modelos de ramificação de três espécies de *Cecropia* da região Sudeste do Brasil e comparar suas taxas de ramificação.

2.2 MÉTODOS

2.2.1. Definição dos termos de acordo com Strahler (1957)

O tipo de ramificação das árvores consiste de um único caule dando origem a uma série de divisões de pequenos ramos terminais. No método de ordenação de Strahler (1957), os ramos terminais são de ordem 1 e dois destes ramos se encontram formando um ramo de ordem 2. Dois ramos de ordem 2 se encontram formando um ramo de ordem 3 e assim vai até o tronco principal. Quando dois ramos de ordem diferente se encontram, o ramo formado leva o número de ordem do maior dos dois ramos. Finalmente dois ramos contíguos de mesma ordem constituem apenas um ramo. Neste método não há necessidade de fazer julgamentos sobre qual é o ramo mais importante em cada bifurcação como no método de Horton (Barker *et al.* 1973).

A figura 2.1 exemplifica o modelo de ordenação de Strahler. Na figura 2.1a temos 8 ramos de 1ª ordem, 4 de 2ª ordem, 2 de 3ª ordem e 1 de 4ª ordem. O logaritmo do número de ramos em cada ordem quando plotado contra a ordem do ramo produz uma relação linear. O antilog do valor absoluto da inclinação desta reta é a taxa de bifurcação ou de ramificação (Tr). Um determinado valor de Tr implica que há em média, Tr vezes o número de ramos de cada ordem na ordem inferior. A menor taxa de ramificação possível num sistema ordenado por este método é 2,0. Este valor é encontrado quando existe uma simetria dicotômica (Fig. 2.1a). Quando a ramificação ocorre por uma série de ramos laterais, qualquer valor de Tr acima de 2,0 é possível teoricamente. O sistema da Figura 2.1b tem uma $Tr = 9,0$. Graus intermediários de simetria produzem valores baixos de taxas de ramificação. O sistema da Figura 2.1c tem valor de 3,0. Não existe limite teórico para a Tr neste sistema (Barker *et al.* 1973).

2.2.2. Coleta e análise de dados

A descrição dos locais e indivíduos amostrados encontra-se no item “Áreas de Estudo” do capítulo 1 desta tese. Foi feito um esquema da ramificação das árvores para posterior ordenação e contagem dos ramos conforme a descrição do item anterior. A taxa de ramificação (Tr) foi calculada para todos os indivíduos que apresentavam 5 ou mais ramos de ordem 1, pois plantas com menos de 5 ramos geralmente estão ainda iniciando o processo de ramificação (obs. pessoal). Ramos mortos (sem folhas) não foram incluídos na contagem por não serem funcionais. As taxas de ramificação foram comparadas através de análise de

variância de Kruskal-Wallis e um teste não-paramétrico de múltiplos contrastes semelhante ao teste de Scheffé (Zar 1984, p.201).

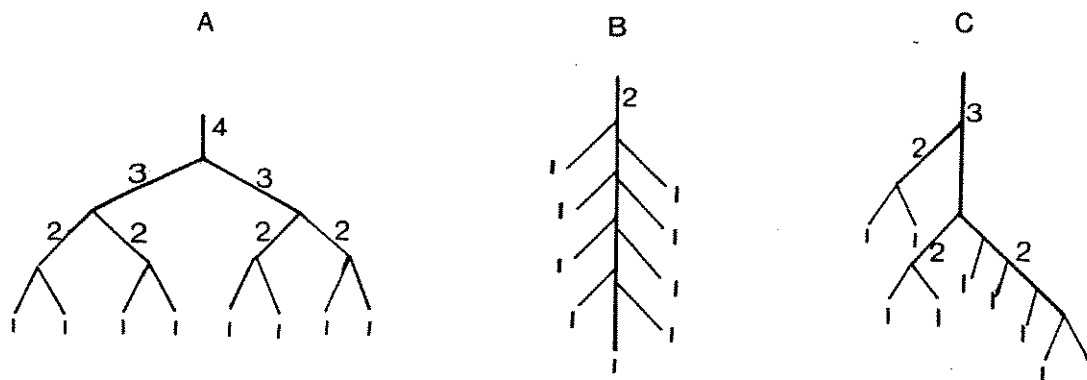


Figura 2.1 - Exemplos de sistema de ramificação ordenados pelo método de Strahler. a) Sistema de ramificação com $Tr = 2,0$; b) Sistema com $Tr = 9,0$; c) Sistema com $Tr = 3,0$. (extraído de Barker *et al.* 1973)

2.3 RESULTADOS

As três espécies pertencem ao modelo de Rauh (Hallé *et al.* 1978). Neste modelo a arquitetura é determinada por um tronco monopodial que cresce ritmicamente e então desenvolve fileiras de ramos morfogeneticamente idênticos ao tronco. As flores são sempre laterais e sem nenhum efeito no crescimento do sistema caulinar.

Apesar da variação no padrão de ramificação das espécies, através da observação de diversos estágios foi possível identificar uma tendência comum para cada uma delas. Em *C. glazioui* a ramificação inicia-se com a formação de 4 a 5 ramos que saem de um mesmo ponto no caule (Fig 2.2a, 2.3a). O ramo principal se mantém e após este crescer mais ou menos 1 metro em altura emite mais 4 ou 5 ramos. Podem surgir bifurcações nos ramos laterais mas isto é pouco comum nesta espécie. Em *C. hololeuca* surgem de 3 a 4 ramos que crescem junto com o ramo central. Os ramos laterais são formados em todos os ramos e não só a partir do ramo central (Fig.2.2b, 2.3b). *C. pachystachya* parece ter o mesmo padrão de *C. glazioui* só que com uma tendência maior a formar bifurcações nos ramos laterais (Fig. 2.2c, 1.9 cap.1).

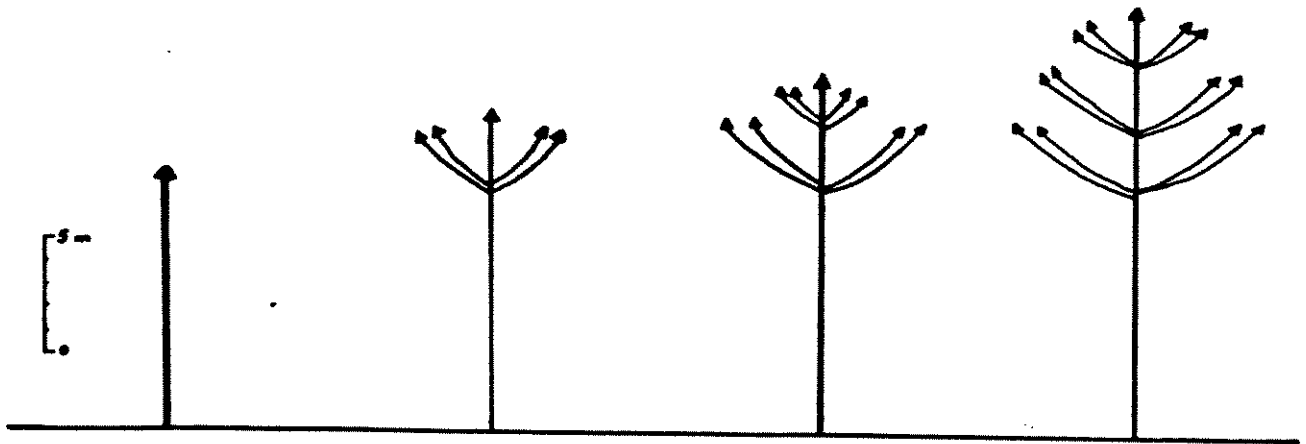
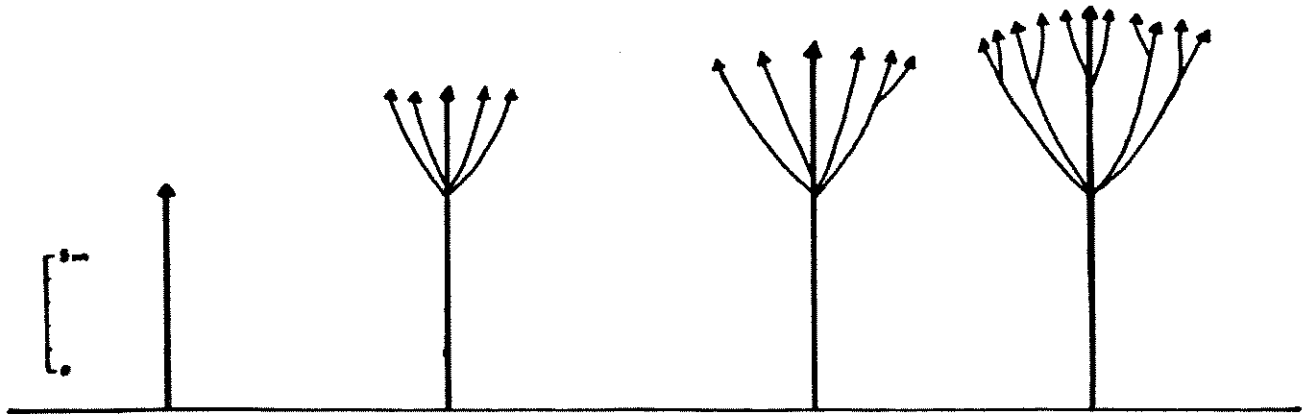
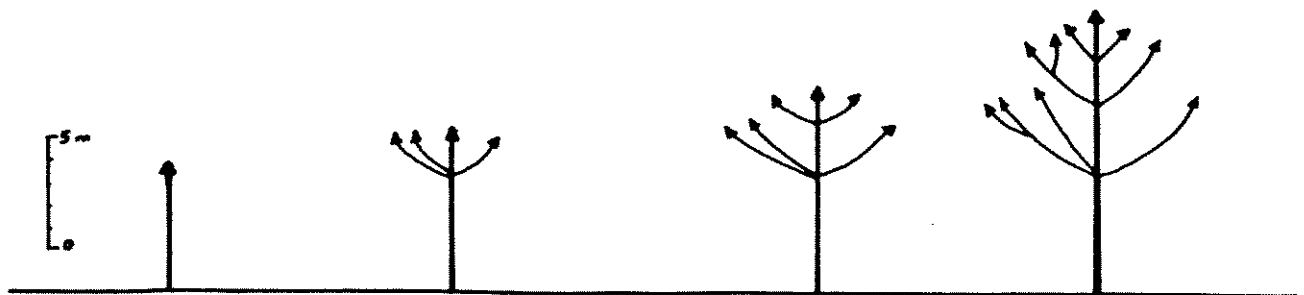
a) *Cecropia glazioui*b) *Cecropia hololeuca*c) *Cecropia pachystachya*

Figura 2.2 - Modelos de ramificação de três espécies de *Cecropia* que ocorrem na Região Sudeste do Brasil, deduzidos a partir da observação de indivíduos nas diversas fases de desenvolvimento. As setas indicam crescimento indeterminado.



A



B

Figura 2.3 - Dois indivíduos com padrão de ramificação bem desenvolvido a) *C. glazioui* em Linhares (ES) com ramificações bem horizontais. Observar os sinais de quebra de ramo no caule; b) *C. hololeuca* na Mata do Jambreiro. De cada ramo lateral saem 2 a 4 ramos . As folhas ficam aproximadamente no mesmo nível.

As distribuições do número de ramos por indivíduos em cada espécie encontram-se na Figura 2.4. Nas três espécies a maior parte das plantas (entre 70 e 80 % dos indivíduos) apresentou entre 5 e 15 ramos de ordem 1. *Cecropia hololeuca* e *C. pachystachya* apresentaram um ou dois indivíduos com mais de 30 ramos (Fig.2.4a). Com relação às outras ordens, as diferenças são bastante evidentes. *C. glazioui* apresentou a maior parte dos indivíduos com um ou dois ramos de ordem 2 e cerca de 25 % das árvores amostradas chegam à ordem 3 (Fig.2.4b). Em *C. hololeuca*, os indivíduos apresentaram mais ramos de ordem 2 e 3, sendo que cerca de 66 % deles chegam à ordem 3 (Fig.2.4c). Ocorreram também 2 indivíduos com ramos de ordem 4 e um com ramo de ordem 5. *C. pachystachya* também apresentou mais indivíduos com mais ramos de ordem 2 e cerca de 50 % deles chegaram à ordem 3 (Fig. 2.4d).

A comparação entre as taxas de ramificação mostrou que *C. glazioui* apresentou taxas de ramificação significativamente maiores que as outras duas espécies (Kruskal-Wallis = 47,34; $P < 0,001$; $gl=2$; $n=173$) (Tab.2.1). *C. hololeuca* e *C. pachystachya* não apresentaram diferenças significativas entre as medidas destas taxas (Tab.2.1). O valor máximo destas espécies foi de 7 e 11 respectivamente, enquanto a maior taxa de *C. glazioui* foi de 25 (Fig.2.5).

Em *C. hololeuca* e *C. pachystachya* não foram encontradas correlações significativas entre a taxa de ramificação e o diâmetro ou a altura (Tab.2.2). Em *C. glazioui* esta medida foi positivamente correlacionada com o diâmetro ou a altura (Tab.2.2). Embora estas variáveis expliquem uma pequena porcentagem da variação da *Tr* (9% para altura e 19,2% para o diâmetro), esta relação está sugerindo que a taxa de ramificação da copa pode aumentar à medida que a planta cresce.

Tabela 2.1 - Taxas de ramificação de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil, calculadas segundo Strahler (1957). Letras iguais não diferem significativamente entre si (teste de múltiplos contrastes descrito em Zar 1984:p.201).

Espécie	Taxa de ramificação (mediana)	Número de indivíduos	Amplitude (<i>Tr</i>)
<i>C. glazioui</i> a	8,00	94	2,64-25
<i>C. hololeuca</i> b	3,74	42	2,23-7
<i>C. pachystachya</i> b	5,00	37	2,23-10,99



Figura 2.4 - Distribuição do número de ramos de ordem n em três espécies de *Cecropia* na Região Sudeste do Brasil. a) Número de indivíduos com ramos de ordem 1. b) Número de indivíduos com ramos de ordem 2 a 3 em *C. glaziovii* ; c) Número de indivíduos com ramos de

Tabela 2.2 - Coeficientes de correlação de Spearman entre a taxa de ramificação (*Tr*), altura e diâmetro de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil.

	<i>C. glazioui</i>	<i>C. hololeuca</i>	<i>C. pachystachya</i>
	Tr	Tr	Tr
Altura (m)	0,301 **	-0,189 (n.s)	-0,034 (n.s)
Diâmetro (cm)	0,439***	-0,092 (n.s)	-0,296 (n.s)
N	93	41	37

** P < 0,002, *** P < 0,001, n.s.= não significativo, N = número de casos

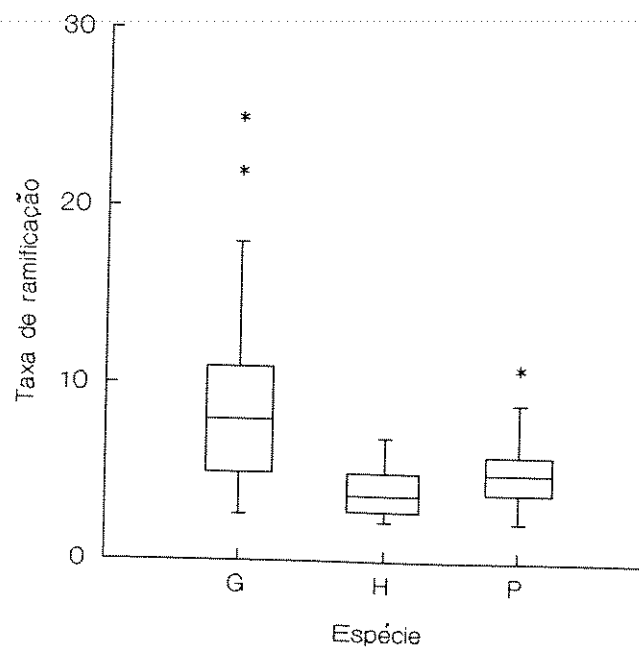


Figura 2.5 - “Box-plot” da taxa de ramificação de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. G = *C. glazioui*, H = *C. hololeuca* e P = *C. pachystachya*.

2.4. DISCUSSÃO

As descrições do padrão de ramificação das espécies mostraram que, apesar de as três espécies pertencerem ao mesmo modelo arquitetural, existem variações nas copas das árvores, como pode ser observado através das diferenças nas taxas de ramificação. O fato de *C. glazioui* ter apresentado uma copa com mais ramos

laterais do que as outras duas espécies pode ter implicações nas relações de custo-benefício da planta referentes à construção dos ramos.

O comprimento dos ramos pode ser analisado da mesma forma que a taxa de ramificação, ou seja através de relações lineares entre o logaritmo do comprimento do ramo e o número de ordem do ramo. Entretanto, esta medida não foi feita porque todos os locais visitados são áreas de conservação e não permitem o corte de árvores. Mas através dos modelos esquemáticos de ramificação das árvores (Fig.2.2) pode ser observado que em *C. glazioui*, os ramos inferiores que foram primeiramente formados tendem a ficar cada vez mais longos (Fig.2.3a). Como eles estão mais próximos do plano horizontal o risco de quebra aumenta. Não por acaso, a quebra dos primeiros ramos formados foi um fenômeno bastante observado nesta espécie e muito raro nas outras. A força gravitacional que um ramo horizontal tem que suportar é maior do que em troncos ou ramos quase verticais (Horn 1971).

Dois outros aspectos apontam também para possíveis dificuldades na sustentação dos ramos em *C. glazioui*. O primeiro é que o número médio de folhas por ramo nesta espécie foi significativamente menor que em *C. hololeuca* e *C. pachystachya* (cap. 1 desta tese). O segundo refere-se à presença de raízes-escoras nesta espécie. Embora este tipo de raiz possa apresentar um significado adaptativo particular para cada espécie, sua importância para o suporte mecânico de árvores altas e instáveis, sujeitas à ação do vento por exemplo, é bastante evidente (Jeník 1978). A diminuição da área das folhas depois de iniciado o processo de ramificação (cap. 1 desta tese) que ocorre em todas as espécies, provavelmente também contribui para a redução do peso nos ramos.

Particularmente em *Cecropia*, o número de ramos pode influenciar na taxa de fecundidade dos indivíduos. Em *C. obtusifolia*, na Reserva de Los Tuxtlas no México, a produção anual de espádices foi linear e positivamente correlacionada com o número de ramos por árvore e com o diâmetro (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992). Esta deve ser um relação comum para o gênero devido à posição axilar das inflorescências. Em *C. glazioui*, a *Tr* está correlacionada com diâmetro e altura, indicando aumento da produção de ramos, e conseqüentemente aumento do esforço reprodutivo com a idade. Assim, a quebra de ramos pode representar uma perda significativa para o "fitness" da planta .

Em *C. hololeuca* e *C. pachystachya* altura e diâmetro não foram significativamente correlacionados com a taxa de ramificação (Tab. 2.2). Entretanto, algumas evidências apontam para uma tendência à diminuição desta

taxa com o tamanho. Em primeiro lugar, porque os coeficientes de correlação, apesar de não significativos, apresentam sinal negativo sugerindo uma relação inversa entre Tr e tamanho. Segundo, porque o número de ramos aumenta em função da altura e diâmetro nas três espécies (cap. 4 desta tese) mas nas duas espécies em questão a Tr não aumenta. E finalmente, porque os modelos de ramificação destas espécies mostram um aumento no número de ramos de ordem 2 e 3 (Fig. 2.2 e 2.4). Porém, através da observação das árvores parece que esta tendência é mais forte em *C. hololeuca* do que em *C. pachystachya*.

Na análise de Leopold (1971), os sistemas de ramificação são como redes de segmentos servindo a uma determinada superfície. Os processos que regem a formação destas redes seriam governados por tendências opostas que deveriam produzir esta superfície com um gasto mínimo de energia e a utilização uniforme desta energia. Essencialmente, elas representariam uma tentativa de obter com o menor gasto energético com estruturas não fotossintetizadoras, uma superfície fotossintética sem sobreposição. Nesta situação, uma superfície plana seria servida mais eficientemente por um sistema de galhos ramificados com muitas ordens e uma Tr baixa. A superfície de um cilindro alto e fino seria melhor servida por um ramo axial com ramos individuais saindo deste ramo, e portanto com uma Tr alta (Leopold 1971). Aparentemente, *C. hololeuca* e *C. glazioui* representam exemplos destas duas alternativas (Fig. 2.1).

Whitney (1976) sugeriu que a taxa de ramificação seria relativamente constante para cada espécie em particular, e que espécies pioneiras apresentariam altas taxas de bifurcação. Entretanto variações desta taxa foram encontradas em indivíduos da mesma espécie que habitavam locais sombreados e ensolarados. Em *Acer saccharum* (Steingraeber *et al.* 1979) e em *Cornus florida* e *Acer rubrum* (Pickett & Kempf 1980), todas espécies de regiões temperadas, plantas de floresta tiveram Tr significativamente menor do que as de ambiente de campo. No presente estudo, todas as plantas estavam no sol e diferenças interespecíficas significativas de Tr foram encontradas. Naturalmente, dentro de cada espécie devem ocorrer variações na Tr e possivelmente elas devem estar relacionadas ao ambiente. Mas a existência de diferenças nas Tr entre estas espécies de *Cecropia* pode indicar alguma adaptação importante, pois elas são muito parecidas, apresentam o mesmo modelo arquitetural e, pelo menos teoricamente, são todas heliófilas.

Nem todas as árvores conseguem desenvolver o modelo arquitetural de forma padrão, pois muitos fatores têm influência no processo de crescimento em

florestas tropicais (Hallé *et al.* 1978). Mas talvez, as diferenças de arquitetura possam ser uma das razões porque *C. hololeuca* é sempre vista nas serras dos estados de Minas Gerais e Rio de Janeiro como manchas brancas dentro das matas. O modelo arquitetural de *C. hololeuca*, com uma copa mais plana, uma *Tr* menor e um fuste alto, pode permanecer na mata sem ter suas folhas sombreadas pelas árvores vizinhas. Isto não ocorreria com *C. glazioui* se ela desenvolvesse o seu modelo plenamente, pois à medida que as árvores em volta fossem crescendo e o dossel se fechando, os ramos inferiores seriam sombreados e acabariam sendo descartados. Além da perda de folhas, isto poderia representar também a diminuição da taxa de fecundidade. Os locais onde os indivíduos de *C. glazioui* são mais abundantes são as beiras de estrada em florestas e beiras de rio. Estas observações podem ser objeto de estudos futuros, com a intenção de verificar as associações das espécies com determinados habitats.

Capítulo 3- Relações alométricas entre o diâmetro e a altura de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil.

3.1. INTRODUÇÃO

A relação entre o diâmetro e a altura em árvores parece ser moldada pela combinação das forças que o caule deve suportar para manter-se de pé sustentando a copa em posição aérea. Estudos desenvolvidos para demonstrar a influência destas forças, levando em conta a força vertical da gravidade produzida pelo peso da planta e a pressão horizontal do vento, produziram modelos para prever a altura baseado no diâmetro do caule. Para as árvores (incluindo gimnospermas e dicotiledôneas), os modelos propostos são o de similaridade elástica e o de similaridade de tensão constante (“stress similarity”), enquanto as espécies não lenhosas parecem estar mais adequadas ao modelo de similaridade geométrica (McMahon & Kronauer 1976; Dean & Long 1986; Norberg 1988; Niklas 1993a).

O modelo de similaridade elástica considera o caule como sendo um cilindro que resiste ao tombamento devido ao seu próprio peso. Este modelo veio da observação de que a altura das árvores limita-se a 1/4 da altura que poderia levar um cilindro de diâmetro uniforme a dobrar-se sob seu próprio peso (McMahon 1973, McMahon & Bonner 1986). A altura crítica de tombamento (H) foi prevista pela fórmula de Greenhill (1881) *apud* McMahon (1973):

$$H = C (E/\rho)^{1/3} D^{2/3},$$

onde C é uma constante de proporcionalidade, E é o módulo de elasticidade de Young, ρ é a densidade da madeira que constitui o caule e D é o diâmetro (ver Anexo I). Portanto, para um cilindro uniforme, o logaritmo da altura crítica de tombamento está linearmente relacionado ao logaritmo do diâmetro com uma inclinação de 2/3 ou 0,67. Uma comparação entre medidas de um grande número de árvores de espécies norte-americanas demonstrou que nenhuma delas ultrapassa este limite (McMahon 1973). Neste modelo portanto, $h \propto d^{2/3}$, ou $d \propto h^{3/2}$, onde h é a altura e d o diâmetro.

No modelo de tensão constante, o tamanho do caule em qualquer ponto varia de tal modo que a força de dobramento permanece constante por toda a sua extensão. Neste modelo $h \propto d^{1/2}$ ou $d \propto h^2$ (Dean & Long 1986). No modelo de similaridade geométrica $h \propto d$ (expoente =1,0) e portanto o incremento em diâmetro é diretamente proporcional a altura ou vice-versa, o que pode ser interpretado como um crescimento isométrico.

Discussões recentes questionam a validade destes modelos (Niklas 1993 a,b) embora muitas das espécies arbóreas analisadas sob este aspecto estejam de acordo com um ou outro modelo (McMahon & Kronauer 1976; Dean & Long 1986). A principal crítica baseia-se na constatação de que E/ρ não é uma constante entre os diferentes tipos de tecidos vegetais (Niklas 1993 b). Como consequência, as variações interespecíficas de E/ρ podem estar governando as escalas de altura das plantas.

O objetivo deste estudo é comparar as relações alométricas entre o diâmetro e a altura de três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil e verificar se elas se enquadram ou não dentro dos modelos previstos para espécies arbóreas. Uma comparação destas espécies com outras do mesmo gênero será feita utilizando os dados disponíveis na literatura.

3.2 . MÉTODOS

Os locais e as espécies analisadas estão descritos no item métodos do capítulo 1 desta tese, assim como a descrição da coleta de dados. Equações entre o diâmetro (cm) e a altura (m) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste foram calculadas e analisadas segundo a descrição no item 3.2.1 Uma equação geral para o gênero foi estimada através dos dados disponíveis na literatura e os dados resultantes deste estudo. Dados disponíveis sobre outras espécies da família Cecropiaceae foram incluídos neste estudo para efeito de comparação.

Através da divisão do diâmetro observado pelo diâmetro mínimo que a árvore deve apresentar para não se quebrar, calculado segundo o modelo de similaridade elástica (McMahon 1973), obteve-se o fator de segurança das espécies (d/d_{\min}). Este fator representa uma estimativa aproximada, já que dados sobre a densidade da madeira não foram coletados. Uma linha mostrando a tendência da variação do fator de segurança em função da altura foi ajustada através da opção DWLS (Distance Weighted Least Squares Smoothing), do programa SYSTAT (Wilkinson 1990). Esta opção ajusta uma linha para um conjunto de pontos através dos quadrados mínimos. Para cada segmento da linha é ajustada uma regressão quadrática múltipla ponderada pela distância dos pontos. Isto produz uma curva ponderada localmente ao longo da distribuição amostral. Diferentemente de ajustes lineares ou polinomiais, DWLS é calculada de forma a permitir uma flexibilidade local, que ajusta melhor os pontos. Um parâmetro de

tensão ($1/n$) controla o quanto a linha será flexionada neste ajuste.(McLain 1974 *apud* Wilkinson 1990).

3.2.1 Alometria

As relações alométricas dos organismos são geralmente expressas através de funções derivadas de regressões lineares das variáveis transformadas em logaritmos. A equação que expressa estas relações é:

$$y = a x^b, \text{ ou } \log y = \log a + b \log x,$$

onde **a** e **b** são parâmetros obtidos através de regressão linear (Sokal & Rohlf 1981, King 1990, Kohyama & Hotta 1990).

Nas comparações interespecíficas ou entre vários locais, as diferenças podem aparecer tanto em **a** (o intercepto de y) como em **b** (a inclinação da reta). Se o valor de **b** é diferente entre espécies, o maior valor de **b** apresentará maior incremento de y por incremento de x . Se a inclinação não difere mas a constante **a** é diferente entre espécies, aquelas com maiores valores de **a** apresentarão valores de y maiores para qualquer valor de x (Kohyama & Hotta 1990).

Neste estudo, foi usada regressão de quadrados mínimos na análise, para efeito de comparação com trabalhos anteriores. Nos estudos de alometria, Ricker (1984) sugeriu o uso da regressão funcional (ou regressão de média geométrica) pois as observações (x e y) apresentam uma variabilidade natural mútua. Entretanto, quando os valores de r são altos, como acontece geralmente com dados alométricos, os resultados dos dois métodos são similares, pois a inclinação da regressão funcional é o resultado da divisão do valor de **b** por r (Reiss 1989).

As relações alométricas foram analisadas através de regressões lineares das variáveis log-transformadas (logaritmo de base 10). A análise de covariância (ANCOVA) foi utilizada para testar as diferenças entre as retas (Snedecor & Cochran 1967). Comparações múltiplas entre as retas foram feitas pelo teste a posteriori de Scheffé ($P < 0,05$) (Huitema 1980; Zar 1984), por ser este o teste mais adequado quando o número de casos é diferente para os tratamentos. A ANCOVA testa possíveis diferenças entre as inclinações das retas. Se o resultado da ANCOVA não revelar diferenças entre as inclinações, uma inclinação comum para as retas é calculada. Esta inclinação comum é usada para o cálculo de novos valores para o intercepto em y , que são novamente testados pelo teste de Scheffé.

Todos os testes foram feitos no programa ANCOVA31 para análise de covariância e teste de Scheffé, feito pelo Prof. Flávio A. M. dos Santos e no pacote estatístico e gráfico SYSTAT (Wilkinson 1990).

3.2.2 Comparações das espécies com valores teóricos

Os valores de b encontrados para as três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste foram comparados com os coeficientes propostos para similaridade elástica ($b=1,5$), similaridade geométrica ($b=1$) e similaridade de tensão constante ($b=2$) (McMahon & Kronauer 1976) através do teste t (Zar 1984).

Para estimar uma equação para o gênero *Cecropia*, os dados para cada espécie foram estimados pela resolução da equação de cada espécie para cinco valores da variável independente, espaçados igualmente em toda a amplitude da variável (Pastor *et al.* 1984 *apud* Brand & Smith 1985). Assim, foram determinados 5 valores de altura dentro da amplitude de cada amostra, calculados os valores de diâmetro, e o conjunto destes valores foi utilizado para o ajuste de uma equação para o gênero *Cecropia*. A equação de *C. sciadophylla* (Hay 1982) foi recalculada, pois no trabalho original a altura era a variável dependente. As equações das três espécies da Região Sudeste foram comparadas com a equação do gênero através de ANCOVA.

3.3 RESULTADOS

Os parâmetros obtidos para as regressões entre diâmetro e altura das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste, incluindo todos os locais de amostragem encontram-se na Tabela 3.1. A altura explica uma grande proporção da variação do diâmetro das árvores (coeficientes de determinação entre 0,822 e 0,913). As inclinações das retas não apresentaram diferenças significativas (ANCOVA $F=2,478$; $P=0,083$; $gl=2$; $n=478$), mas os interceptos em y foram significativamente diferentes (ANCOVA $F=5,624$; $P=0,004$; $gl=2$; $n=478$) (Fig.3.1). O valor de a para *C. pachystachya* foi significativamente diferente de *C. glazioui* e *C. hololeuca*. Nesse caso, para uma mesma altura, o diâmetro em *C. pachystachya* será sempre menor que nas outras duas espécies. O fator de segurança diminui com a altura nas três espécies (Fig.3.2), mas aparentemente esta diminuição é bem menos acentuada a partir de 5 metros de altura.

Os coeficientes propostos pelos modelos de similaridade elástica, de tensão constante e geométrica foram significativamente diferentes das inclinações das retas das espécies de *Cecropia* do sudeste (valores de t na Tabela 3.2). A comparação entre as três espécies do Sudeste com a equação gerada para o gênero *Cecropia* (Tab. 3.3) mostrou que estas espécies não apresentam diferenças significativas com o gênero (Tab. 3.4).

Tabela 3.1 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares entre diâmetro (cm) e altura (m) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil ($\log D = a + b \log H$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e Teste de Scheffé, $P < 0,05$).

Espécie	a [#]	b	r ²	N	b comum	estimativa de a
<i>C. glazioui</i>	-0,053	1,086a	0,913***	252	1,099	- 0,065 a
<i>C. hololeuca</i>	-0,160	1,199a	0,822***	102		- 0,063 a
<i>C. pachystachya</i>	-0,089	1,076a	0,871***	124		- 0,106 b

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r² = coeficiente de determinação, N = número de casos, ANOVA *** P < 0,001

Tabela 3.2 - Comparação das inclinações das regressões lineares entre diâmetro (cm) e altura (m) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil com os valores teóricos previstos pelos modelos de similaridade elástica (b=3/2), similaridade de tensão (b=2), similaridade geométrica (b=1) (McMahon & Kronauer 1976). O teste t foi usado para as comparações entre os valores de b teóricos e estimados para cada espécie. *** P < 0,001, * P < 0,05

Espécie	b	b=3/2	b=2	b=1
<i>C. glazioui</i>	1,086	t=19,50***	t= 43,07***	t= 4,06***
<i>C. hololeuca</i>	1,199	t= 5,39***	t= 14,34***	t= 3,56***
<i>C. pachystachya</i>	1,076	t=11,28***	t= 24,60***	t=2,03*

Tabela 3.3 - Parâmetros das regressões lineares entre diâmetro (cm) e altura (m) para as espécies da família Cecropiaceae ($\log D = a + b \log H$) e para o gênero *Cecropia*.

Espécie	a #	b	r ²	Amplitude de altura (m)	N	Localidade
<i>C. glazioui</i>	-0,053	1,086	0,913	1- 23,30	252	SE/Brasil
<i>C. hololeuca</i>	-0,160	1,199	0,822	1- 20,22	102	SE/Brasil
<i>C. pachystachya</i>	-0,089	1,076	0,871	1 - 12,0	124	SE/Brasil
<i>C. obtusifolia</i>	-0,018	1,069	0,953	1 - 35,0	142	México (1)
<i>C. obtusa</i>	-0,075	0,894	0,820	1 - 5,0	71	Carajás/Brasil (2)
<i>C. sciadophylla</i>	-0,018	0,906	0,810	1 - 9,7	91	Manaus/Brasil (3)
<i>Cecropia</i> spp.	-0,054	1,078	0,987	-	30	-
<i>Pourouma aspera</i>	-2,35*	1,24	0,956	1 - 35,0	50	Costa Rica (4)

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r² = coeficiente de determinação, N = número de casos.

Referências: (1) Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos (1992), (2) Santos & Hay (Dados inéditos), (3) Hay (1982) (modificado), (4) Rich *et al.* 1986 (*diâmetro em metros).

Tabela 3.4 - ANCOVA para a comparação entre os parâmetros das regressões das espécies de *Cecropia* do Sudeste do Brasil com a equação estimada para o gênero *Cecropia*. Os valores encontram-se na Tabela 3.3. Para cada comparação gl = 1, n = N da espécie + 30.

Espécie	Hipótese nula b = b <i>Cecropia</i> spp.			Hipótese nula a = a <i>Cecropia</i> spp.		
	F	P	b comum	F	P	a comum
<i>C. glazioui</i>	0,028	0,843	1,085	0,154	0,696	- 0,052
<i>C. hololeuca</i>	2,77	0,095	1,141	0,003	0,910	- 0,103
<i>C. pachystachya</i>	0,0008	0,927	1,077	3,391	0,064	- 0,083

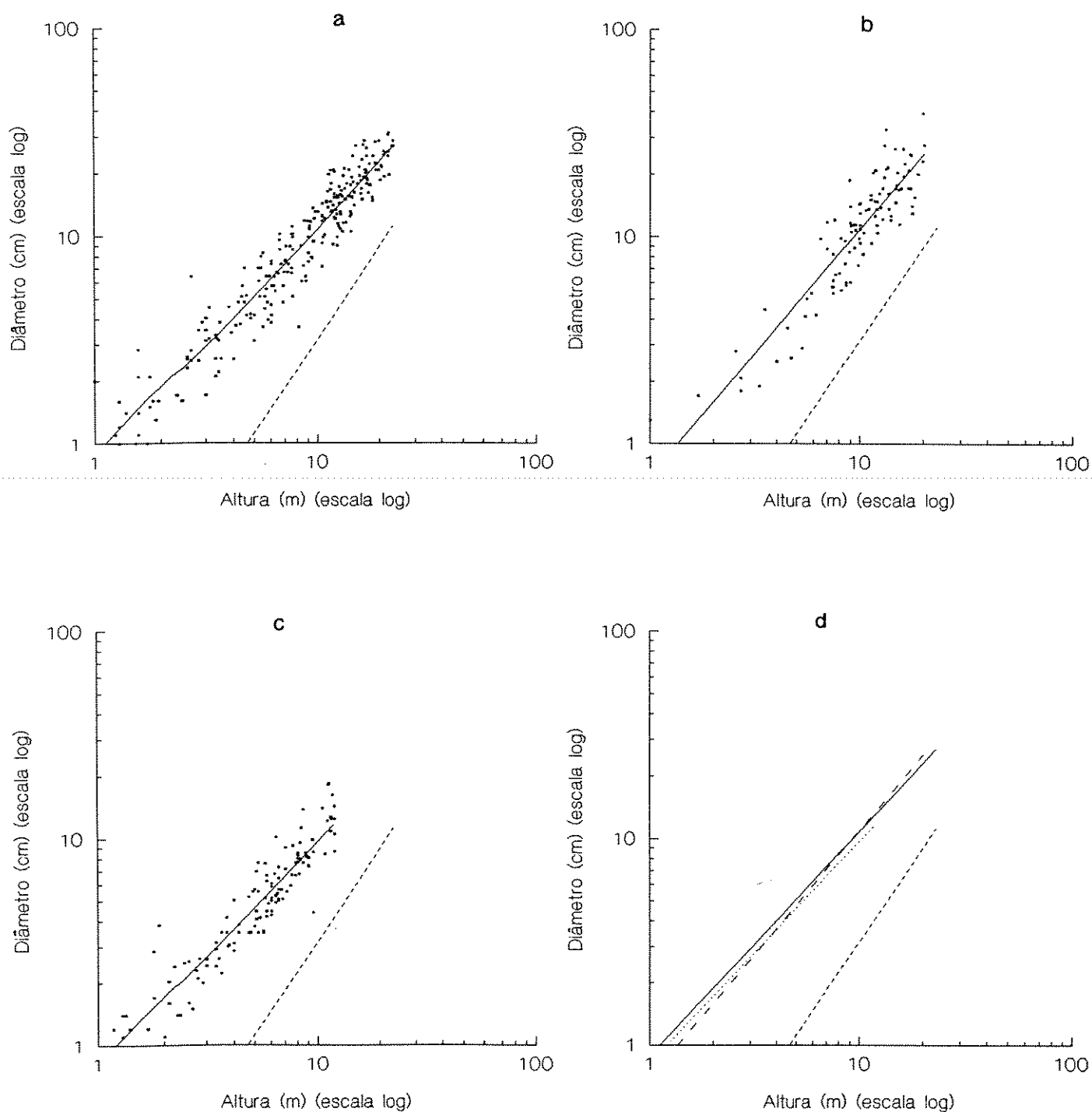


Figura 3.1 - Regressão entre o diâmetro (cm) e altura (m) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil ($\log D = a + b \log H$). a) *C. glazioui* ; b) *C. hololeuca*; c) *C. pachystachya* d) *C. glazioui* (linha contínua) *C. hololeuca* (linha tracejada) *C. pachystachya* (linha pontilhada). A linha tracejada isolada representa o limite de quebra (McMahon 1973) : $\log D = 1.5 \log H - 1$ (ver anexo I). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 3.1

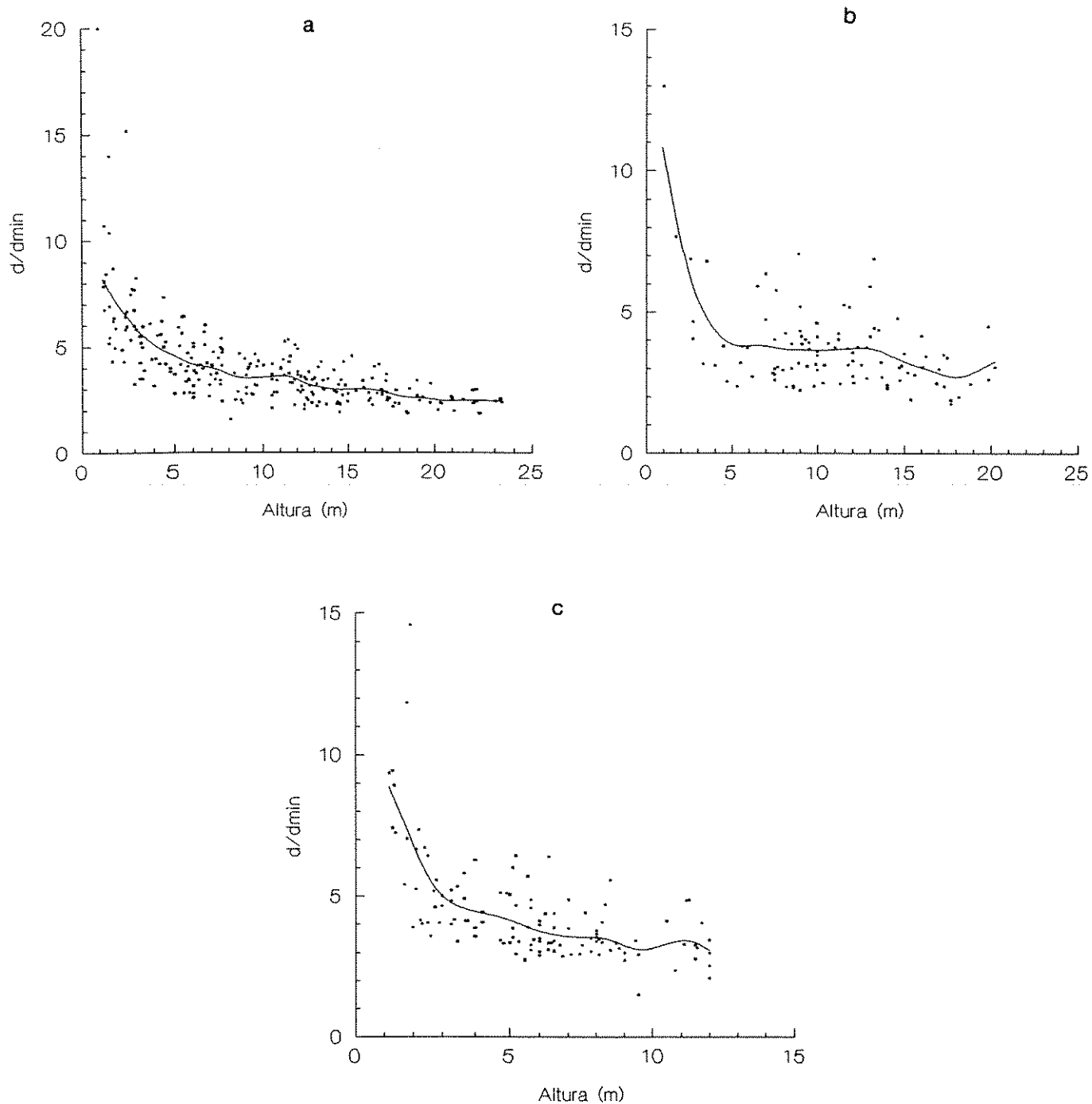


Figura 3.2 - Fator de segurança do diâmetro do caule (d/d_{min} , onde d é o diâmetro observado e d_{min} é o diâmetro mínimo teórico do limite de quebra da árvore segundo McMahon (1973)) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. a) *C. glazioui*; b) *C. hololeuca*; c) *C. pachystachya*. A linha ajustada pela opção DWLS (ver Métodos) mostra a tendência dos dados em cada gráfico.

3.4. DISCUSSÃO

Os resultados encontrados mostraram que as inclinações das regressões entre diâmetro e altura para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste foram significativamente diferentes de todos os valores previstos pelos modelos de similaridade elástica, similaridade de tensão constante e similaridade geométrica. Entretanto, os valores encontrados são muito próximos de 1,0, indicando que este grupo de plantas está mais próximo do modelo de similaridade geométrica, ou seja de isometria entre diâmetro e altura. De acordo com a escala de expoentes apresentada por Niklas (1993a), valores próximos de 1,0 foram encontrados para espécies não lenhosas (musgos, pteridófitas, dicotiledôneas herbáceas e palmeiras) enquanto as espécies lenhosas se enquadram melhor dentro do modelo de similaridade de tensão ($b=2$). Isto contradiz a premissa de que gimnospermas e dicotiledôneas lenhosas estariam mais adequadas ao modelo de similaridade elástica (McMahon 1973, McMahon & Kronauer 1976). A principal deficiência do modelo de similaridade elástica consiste em considerar que plantas de diferentes tamanhos são constituídas do mesmo material, (i.e. tecido vegetal) e portanto, apresentam as mesmas propriedades mecânicas (Niklas 1993 a).

O fator de segurança diminuiu com o aumento da altura nas três espécies, mostrando que este fator em *Cecropia* é dependente do tamanho. Mas, em espécies lenhosas, o fator de segurança é independente da altura (McMahon 1973), enquanto espécies não lenhosas apresentam fatores de segurança dependentes do tamanho, diminuindo com o aumento da altura (Niklas 1994).

É muito provável que entre as três espécies amostradas a constante E/ρ seja semelhante, pois pertencem ao mesmo gênero e apresentam relações diâmetro altura semelhante. Entretanto, é importante salientar que as estimativas do fator de segurança de *Cecropia* representam aproximações, pois foram calculadas usando valores de madeira dura. A gravidade específica para o gênero está na faixa de 0,25-0,55 g/cm³ (Bonsen & ter Welle 1983). *Cecropia glazioui* apresenta um valor médio de 0,36 g/cm³ (A. Fidalgo, com. pes.), o que representa cerca de 60% da densidade utilizada no cálculo do fator de segurança (ver Anexo I). O módulo de elasticidade pode ser menor também, mas é muito difícil estimá-lo sem o uso de aparelhagem adequada. Portanto, estes resultados mostram que a relação diâmetro-altura das espécies de *Cecropia* amostradas não concordam com as de espécies lenhosas. Possivelmente, a densidade e o módulo de elasticidade das

madeiras têm grande influência nesta relação e devem ser estimados para uma maior precisão na determinação do diâmetro crítico das espécies.

O fato de a planta ser ou não mirmecófila parece não ser relevante nas relações entre o diâmetro e a altura. A comparação entre as três espécies e a equação estimada para o gênero *Cecropia* sugere que as relações de proporção estão ligadas à filogenia do grupo. Além disso, nas três espécies as inclinações menores que o limite de $3/2$, mostram que estas árvores não investem muito em diâmetro para crescer em altura. Em espécies que apresentam intolerância à sombra, seria esperada uma seleção no sentido de investir mais em crescimento em altura do que em força e longevidade (King 1981). Em *C. obtusifolia* (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992) e *Pourouma aspera* (Rich *et al.* 1986), que são também espécies pioneiras e pertencentes à mesma família, foram encontrados resultados muito semelhantes.

Uma questão que surge neste caso é se todas as espécies pioneiras se aproximariam da similaridade geométrica ou se esta seria uma característica das espécies da família Cecropiaceae. Uma análise preliminar de espécies consideradas pioneiras da Mata de Santa Genebra localizada em Campinas, no estado de São Paulo (Tamashiro, Shepherd & Rodrigues, dados inéditos) apresentou uma inclinação de 0,66 para a regressão entre o diâmetro e a altura ($n = 85$ indivíduos). Uma das espécies, *Acacia polyphylla*, apresentou um valor de $b=0,835$ ($n=27$). Esta amostragem incluiu árvores com diâmetro maior ou igual a 4,77 cm e não inclui palmeiras ou fetos arborescentes. Mas o fato é que, se comparados com os valores encontrados para espécies arbóreas, eles estão abaixo dos valores previstos nos modelos para espécies lenhosas, mas também não se aproximam do modelo de similaridade geométrica.

Os resultados encontrados sugerem uma afinidade muito grande entre as espécies de *Cecropia* no que se refere à estabilidade mecânica do caule. As proporções destas árvores favorecem um rápido crescimento em altura com baixos fatores de segurança, quando é considerado o diâmetro crítico calculado segundo o modelo de similaridade elástica.

Capítulo 4 - Relações alométricas da copa das
árvores de três espécies de *Cecropia* da Região
Sudeste do Brasil.

4.1 INTRODUÇÃO

O gênero *Cecropia* é composto em sua maior parte por espécies que apresentam uma associação mutualística com formigas, principalmente do gênero *Azteca* (Harada & Benson 1988). No Brasil ocorrem duas espécies que não apresentam esta associação: *C. sciadophylla*, encontrada na Amazônia (Berg 1978b) e *C. hololeuca* que ocorre na Região Sudeste. Estas plantas não apresentam os triquílios na base do pecíolo das folhas, onde nas espécies mirmecófilas são produzidos os corpúsculos müllerianos, que são ricos em glicogênio e servem de alimento para as formigas.

A construção dos triquílios e produção dos corpúsculos possivelmente representa um custo alto para as espécies mirmecófilas (Janzen 1973, Davidson & Fisher 1991), mas pode ser compensado pela proteção que as formigas podem oferecer contra herbívoros e trepadeiras (Schupp 1986, Cavalcanti & Kitayama 1988) além da possibilidade de absorção de nutrientes oriundos dos ninhos construídos no caule oco das plantas (Luizão & Carvalho 1981). As espécies não mirmecófilas não têm gastos associados à essas estruturas, mas podem investir em outros tipos de defesa quer sejam mecânicas ou químicas.

Plantas mirmecófilas produzem os recursos que as formigas utilizam em quantidades proporcionais às taxas de crescimento da espécie vegetal, de acordo com a quantidade de luz e nutrientes disponíveis. A associação entre uma determinada formiga e sua planta hospedeira depende de um ajuste entre as taxas de produção de recursos utilizados pelas formigas e a demanda de recursos para o crescimento das colônias (Davidson *et al.* 1991). Portanto, as características de crescimento da planta e do seu habitat são fatores que influenciam a sua colonização pelas formigas.

Algumas informações sobre o crescimento das plantas podem ser inferidas através da análise da copa das árvores. O objetivo deste estudo é comparar as relações alométricas entre as dimensões da copa e o tamanho das árvores de três espécies de *Cecropia* da região Sudeste, uma delas não mirmecófila. Basicamente, as perguntas levantadas são:

- As relações alométricas da copa das árvores são semelhantes entre estas espécies?
- Quais as possíveis implicações das diferenças ou semelhanças alométricas entre elas, e como elas podem estar relacionadas à mirmecofilia?

4.2 MÉTODOS

Os locais e as espécies analisadas estão descritos no item métodos do capítulo 1 desta tese, assim como a descrição da coleta de dados. A partir das medidas realizadas foi calculada ainda a área foliar total para cada árvore cuja folha foi coletada para medida de área. A área foliar total é o resultado da multiplicação do número de folhas pela área da folha coletada.

Utilizando as medidas tomadas foram feitas regressões entre número de ramos, número de folhas e área foliar total x altura e diâmetro das árvores. A análise destas relações alométricas seguiu o mesmo procedimento descrito no item 3.2.1 sobre alometria do capítulo 3 desta tese.

4.3 RESULTADOS

As Tabelas 4.1, 4.2, 4.3 e 4.5 apresentam os valores das inclinações, interceptos em y , coeficiente de determinação e os níveis de significância para as regressões das medidas relacionadas ao tamanho da copa. A altura e o diâmetro foram incluídos como variáveis independentes no cálculo das regressões para o número de ramos, número de folhas e área foliar total. Os coeficientes de determinação são maiores quando se utiliza o diâmetro, indicando que esta variável explica uma porcentagem maior da variação das medidas da copa das árvores. Por esta razão, os testes para diferenças entre retas foram feitos somente para o diâmetro.

4.3.1 Número de ramos

Os parâmetros para as regressões entre número de ramos e altura, e número de ramos e diâmetro encontram-se na Tabela 4.1. Considerando-se o diâmetro como variável independente, as inclinações das retas não foram significativamente diferentes (ANCOVA $F=2,644$; $P=0,071$; $gl=2$; $n=219$). Os valores de a foram significativamente diferentes (ANCOVA $F=70,68$; $P<0,001$; $gl=2$; $n=219$). *C. pachystachya* apresentou um valor de a significativamente maior que as outras duas espécies (Fig.4.1). Estas diferenças de intercepto em y refletem as diferenças na altura de ramificação destas espécies (cap. 1 desta tese). Na altura em que os primeiros ramos começam a ser produzidos em *C. pachystachya*, as outras duas espécies ainda estão na fase de caule monopodial.

Assim, o intercepto é maior porque até aproximadamente 10 metros, somente *C. pachystachya* apresenta ramificações no caule.

4.3.2 Número de folhas

Os valores das regressões para número de folhas e altura, e número de folhas e diâmetro encontram-se na Tabela 4.2. As comparações entre as retas mostram que existem diferenças significativas entre as inclinações tanto para as plantas ramificadas (ANCOVA $F=3,772$; $P=0,024$; $gl=2$; $n=218$) como para as não ramificadas (ANCOVA $F=4,335$; $P=0,014$; $gl=2$; $n=254$). Antes da ramificação o valor de **b** em *C. hololeuca* é significativamente menor que em *C. glazioui*. (Tab. 4.2, Fig. 4.2). Após a ramificação, esta situação se inverte e é *C. hololeuca* que apresenta uma inclinação significativamente maior, indicando que a taxa de aumento de folhas em função do diâmetro nas plantas ramificadas é maior nesta espécie.

Tabela 4.1 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares entre número de ramos (R) e altura (H) e número de ramos e diâmetro (D) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil ($\log R = a + b \log H (D)$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$).

Espécie	a #	b	r ²	N	b comum	estimativa de a
No de ramos x altura (m)						
<i>C. glazioui</i>	-0,597	1,306	0,346***	107		
<i>C. hololeuca</i>	-1,201	1,821	0,324***	57		
<i>C. pachystachya</i>	-0,164	1,102	0,178***	57		
No de ramos x diâmetro (cm)						
<i>C. glazioui</i>	-0,964	1,524a	0,612***	106	1,671	-1,146a
<i>C. hololeuca</i>	-1,624	2,020a	0,709***	56		-1,199a
<i>C. pachystachya</i>	-0,630	1,605a	0,603***	57		-0,689b

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r² = coeficiente de determinação ANOVA *** $P < 0,001$, N = número de casos.

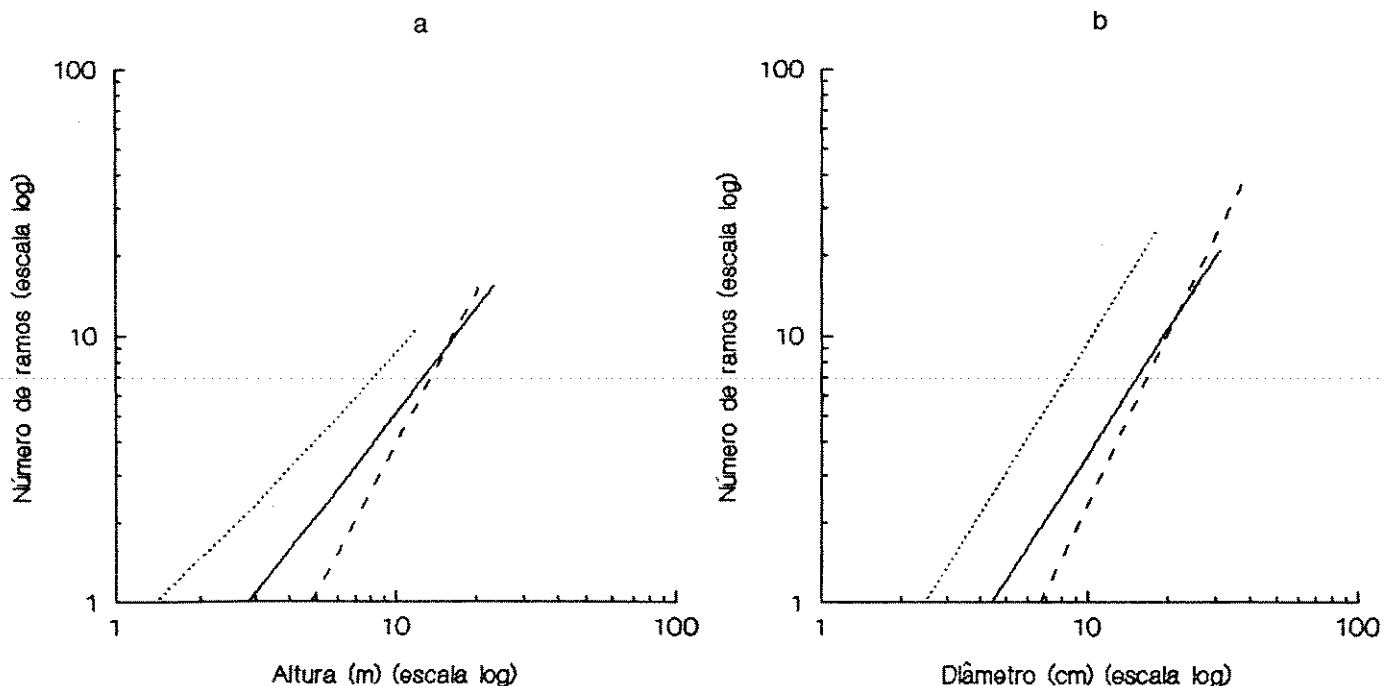


Figura 4.1 - Regressão entre a) número de ramos e altura (m) b) número de ramos e diâmetro (cm) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log y = a + b \log x$). *C. glazioui* (linha contínua) *C. hololeuca* (linha tracejada) *C. pachystachya* (linha pontilhada). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 4.1.

Para *C. pachystachya*, a regressão entre o número de folhas e o diâmetro não apresentou diferenças significativas na inclinação da reta em relação às outras duas espécies (Tab. 4.2), mas os valores de a foram significativamente diferentes. Comparada com as outras, *C. pachystachya* apresentou o intercepto em y significativamente maior, tanto antes como depois da ramificação (Tab. 4.3). Isto pode ser um indício de que a longevidade e/ou a produção de folhas nesta espécie é maior. É possível também que estas diferenças estejam relacionadas ao tamanho, pois sendo o seu porte menor, o mesmo diâmetro pode estar representando uma fase diferente de desenvolvimento em relação às outras duas espécies.

Tabela 4.2 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares para o número de folhas (F) e a altura (H) e número de folhas e diâmetro ($\log F = a + b \log D$ (H)) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$).

Espécie	a #	b	r ²	N
No de folhas x altura (m)				
plantas não ramificadas				
<i>C. glazioui</i>	0,863	0,443	0,429**	145
<i>C. hololeuca</i>	0,898	0,213	0,205**	45
<i>C. pachystachya</i>	1,001	0,290	0,119*	65
No de folhas x altura (m)				
plantas ramificadas				
<i>C. glazioui</i>	0,533	1,149	0,304*	107
<i>C. hololeuca</i>	-0,129	1,743	0,312*	55
<i>C. pachystachya</i>	0,864	1,063	0,151**	58
No de folhas x diâmetro (cm)				
plantas não ramificadas				
<i>C. glazioui</i>	0,855	0,460 a	0,542**	145
<i>C. hololeuca</i>	0,908	0,214 b	0,267**	45
<i>C. pachystachya</i>	1,012	0,337 ab	0,149**	65
No de folhas x diâmetro (cm)				
plantas ramificadas				
<i>C. glazioui</i>	0,174	1,370 a	0,564**	106
<i>C. hololeuca</i>	-0,608	2,000 b	0,721**	54
<i>C. pachystachya</i>	0,357	1,613 ab	0,554**	58

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r² = coeficiente de determinação, N = número de casos ANOVA ** P < 0,002, * P < 0,003.

O número de folhas destas espécies aumenta em função do número de ramos (Fig. 4.3). Os coeficientes de determinação mostram que a produção de ramos explica 85% da variação do número de folhas em *C. glazioui* e cerca de 97% em *C. pachystachya* e *C. hololeuca* (Tab. 4.4), portanto mais do que o diâmetro e a altura das plantas. As inclinações das retas foram significativamente diferentes (ANCOVA $F = 36,434$; $P < 0,001$; $gl=2$; $n=472$) e *C. glazioui* apresentou uma inclinação significativamente menor do que as outras duas espécies. Isto significa que a taxa de aumento das folhas em função do número de

ramos é menor nesta espécie. *C. hololeuca* e *C. pachystachya* não apresentaram diferenças entre as inclinações mas os valores de a foram significativamente diferentes (ANCOVA $F=5,804$; $P=0,017$; $gl=1$; $n= 159$), mostrando que para um mesmo número de ramos, *C. pachystachya* apresenta mais folhas que *C. hololeuca*. Este resultado é coerente com as diferenças no número de folhas por ramo (Cap. 1 desta tese), que é significativamente maior nestas duas espécies.

Na fase jovem, quando o caule é monopodial, as regressões entre o número de folhas e o diâmetro mostram um gradiente de inclinações onde $C. glazioui \geq C. pachystachya \geq C. hololeuca$. Na fase adulta, o aumento do número de folhas está relacionado à produção de ramos. Ocorre uma inversão neste gradiente de inclinações e *C. hololeuca* passa a ter a maior inclinação.

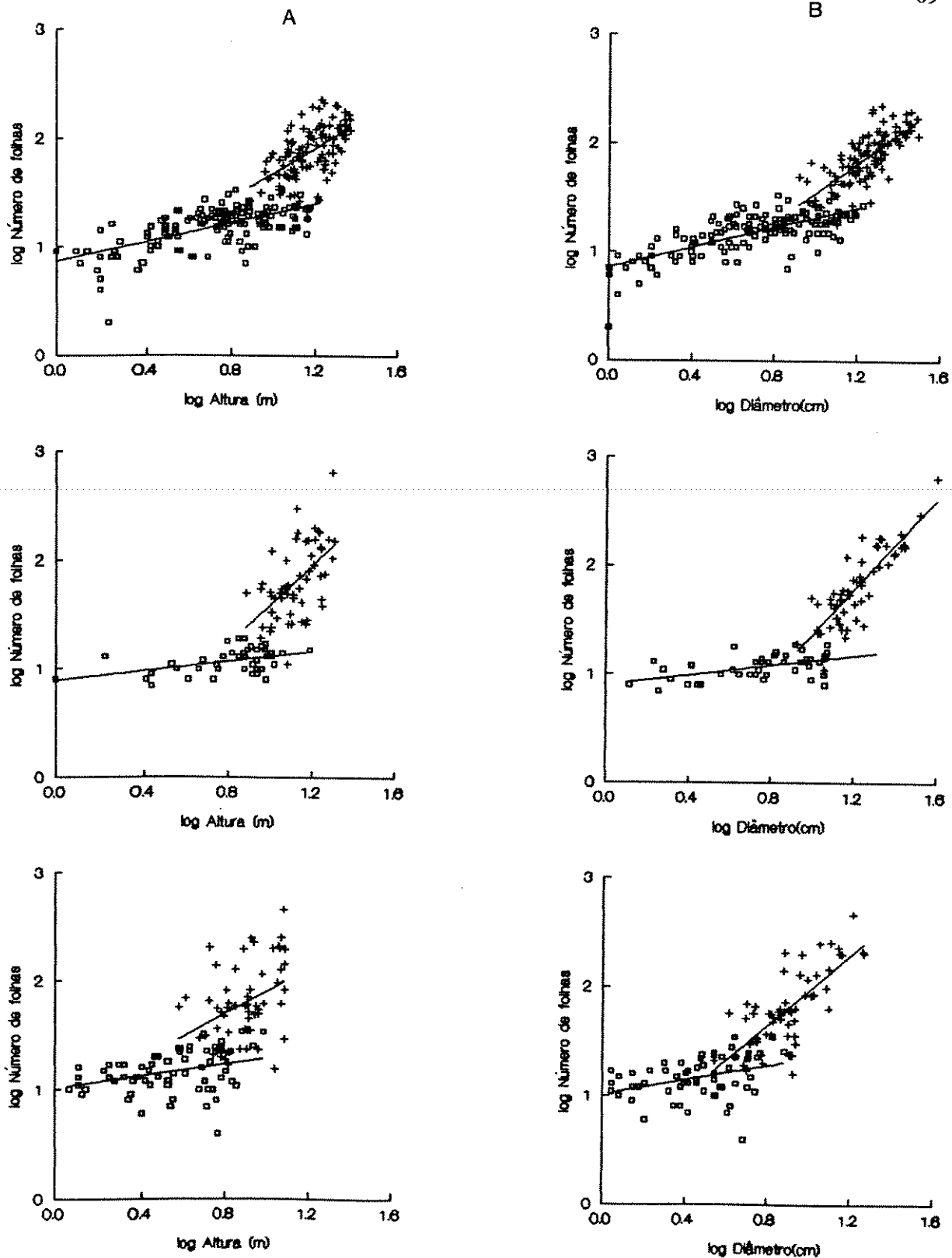


Figura 4.2 - Regressão entre a) número de folhas e altura (m) b) número de folhas e diâmetro (cm) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log y = a + b \log x$). De cima para baixo: *C. glazioui*, *C. hololeuca* e *C. pachystachya*. Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 4.2. plantas não ramificadas; + plantas ramificadas.

Tabela 4.3 - Comparação dos interceptos das regressões lineares entre número de folhas (F) e diâmetro para *C. pachystachya* da Região Sudeste do Brasil. ($\log F = a + b \log D$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$).

Espécie	a #	b	r^2	N	b comum	estimativa de a
No de folhas x diâmetro(cm)						
não ramificadas						
<i>C. glazioui</i>	0,855	0,460a	0,542	145	0,436	0,871a
<i>C. pachystachya</i>	1,012	0,337a	0,149	65		0,966b
<i>C. hololeuca</i>	0,908	0,214a	0,267	45	0,276	0,861a
<i>C. pachystachya</i>	1,012	0,337a	0,149	65		1,040b
No de folhas x diâmetro(cm)						
ramificadas						
<i>C. glazioui</i>	0,174	1,370a	0,564	106	1,479	-0,038a
<i>C. pachystachya</i>	0,357	1,613a	0,554	58		0,476b
<i>C. hololeuca</i>	-0,608	2,000a	0,721	54	1,771	-0,329a
<i>C. pachystachya</i>	0,357	1,613a	0,554	58		0,215b

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação, N = número de casos

Tabela 4.4 - Estimativa dos parâmetros da regressão linear entre número de folhas (F) e número de ramos (R) para as espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log F = a + b \log R$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$).

Espécie	a #	b	r^2	N	b comum	estimativa de a
<i>C. glazioui</i>	9,326	7,974a	0,850***	78	-	-
<i>C. hololeuca</i>	0,089	9,984b	0,970***	41	10,031	-0,171a
<i>C. pachystachya</i>	3,983	10,086b	0,964***	118		4,243b

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação, N = número de casos ANOVA ** $P < 0,002$, * $P < 0,003$.

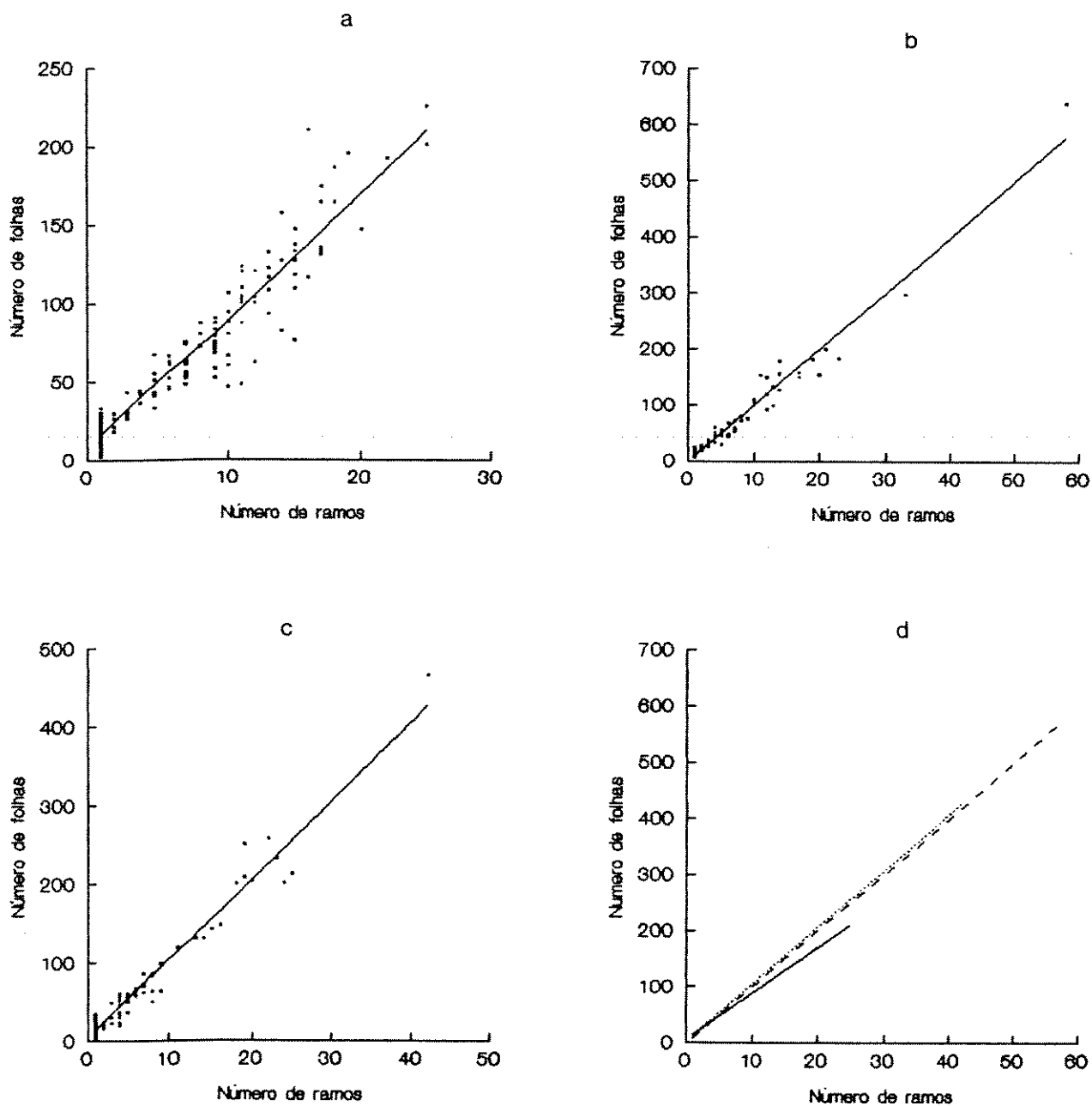


Figura 4.3 - Regressão entre o número de folhas e o número de ramos das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil . a) *C. glazioui*; b) *C. hololeuca*; c) *C. pachystachya*; d) As três espécies com os pontos omitidos para maior clareza. *C. glazioui* (linha contínua); *C. hololeuca*; (linha tracejada); *C. pachystachya* (linha pontilhada). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 4.4.

4.3.3 Área foliar total

As regressões para a área foliar total das três espécies (Tab.4.5, Fig.4.4) não apresentaram diferenças significativas entre as inclinações considerando-se o diâmetro como variável independente (ANCOVA $F=0,812$; $P=0,445$; $gl=2$; $n=236$). Isto indica que a relação entre o aumento da área foliar total e o aumento do diâmetro é bastante semelhante entre as três espécies. O mesmo ocorre quando a altura é considerada (Fig.4.5a). Os interceptos em y foram significativamente diferentes (ANCOVA $F=8,446$; $P<0,001$; $gl=2$; $n=236$). *Cecropia hololeuca* apresentou o maior valor de a , e significativamente diferente de *C. glazioui* e *C. pachystachya*, que não apresentaram diferenças significativas entre elas.

A área foliar total é o resultado da multiplicação da área da folha pelo número de folhas. Considerando-se as diferenças do tamanho das folhas destas espécies (cap.1, Fig. 1.18 e 1.19), o resultado das regressões pode ser explicado por um balanço entre as características relacionadas à área das folhas, número de folhas e número de ramos. A relação entre número de folhas e número de ramos mostrou que a taxa de incremento no número de folhas em função da produção de ramos é maior em *C. hololeuca* e *C. pachystachya* do que em *C. glazioui* (Tab.4.4). Além disso, entre *C. hololeuca* e *C. pachystachya* a regressão entre o número de folhas e o número de ramos apresentou um valor de a significativamente maior em *C. pachystachya*. Uma vez que não foram encontradas diferenças significativas entre *C. pachystachya* e *C. glazioui* para área foliar total, em *C. pachystachya* o número de folhas e de ramificações parece estar compensando a menor área da folha. Além disso, a diminuição da área da folha em *C. pachystachya* é mais branda do que nas outras duas espécies (cap. 1, Fig.1.19), o que também contribui para a relação se manter constante.

Em *C. hololeuca*, a diferença do intercepto em y para área foliar total parece ser devida principalmente ao tamanho de suas folhas. Entretanto, como a diminuição da área da folha é muito acentuada nesta espécie (Fig.1.19, cap. 1), provavelmente o número de folhas e de ramificações deve contribuir para a manutenção de um aumento constante da área foliar total.

Tabela 4.5 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares para área foliar total (A) e altura (H) e área foliar total e diâmetro (D) das espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log A = a + b \log H (D)$). Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e teste de Scheffé, $P < 0,05$).

Espécie	a #	b	r^2	N	b comum	estimativa de a
Área foliar total (m ²) x altura (m)						
<i>C. glazioui</i>	-0,673	1,711	0,777**	78		
<i>C. hololeuca</i>	-0,560	1,830	0,776**	41		
<i>C. pachystachya</i>	-0,654	1,548	0,580**	118		
Área foliar total (m ²) x diâmetro (cm)						
<i>C. glazioui</i>	-0,610	1,615a	0,842**	78	1,581	-0,583 a
<i>C. hololeuca</i>	-0,503	1,672a	0,886**	40	-	-0,415 b
<i>C. pachystachya</i>	-0,567	1,504a	0,715**	118	-	-0,618 a

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação, N = número de casos ANOVA ** $P < 0,002$, * $P < 0,003$.

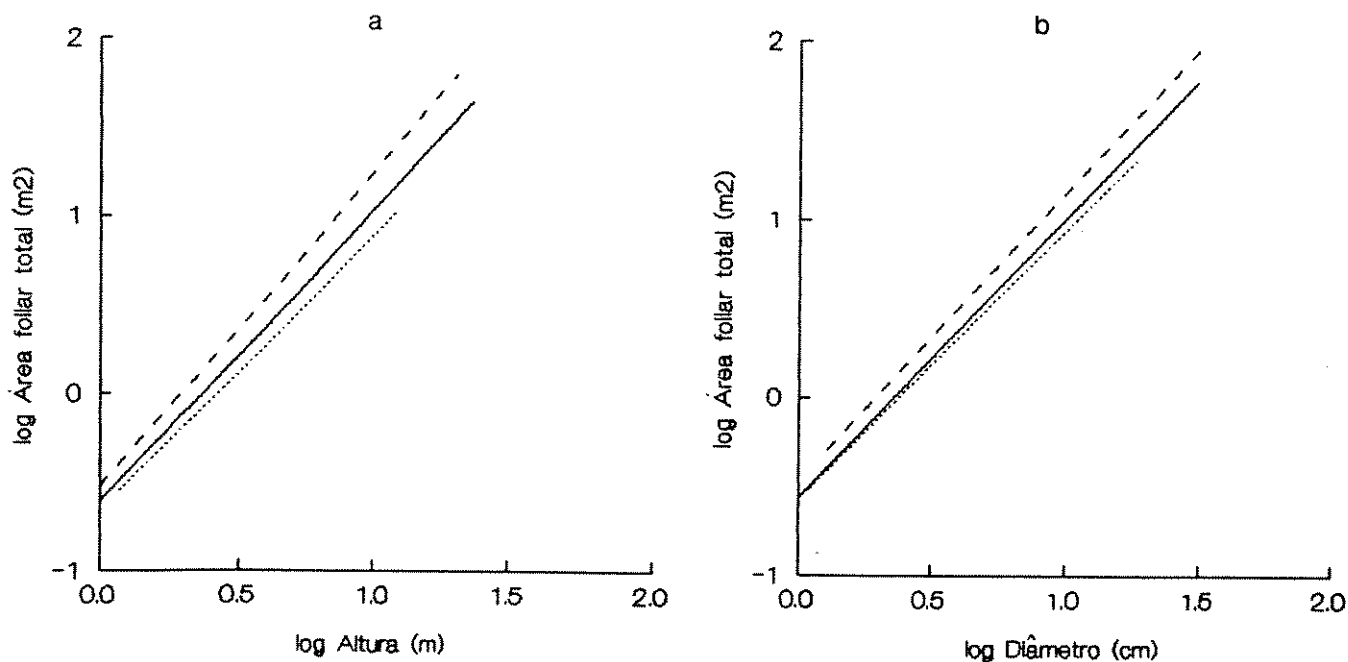


Figura 4.4 - Regressão entre a) área foliar total e altura (m) b) área foliar total e diâmetro (cm) das três espécies de *Cecropia* da Região Sudeste do Brasil. ($\log y = a + b \log x$). *C. glazioui* (linha contínua), *C. hololeuca* (linha tracejada) e *C. pachystachya* (linha pontilhada). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 4.5.

4.4. DISCUSSÃO

De modo geral, as relações alométricas das três espécies revelaram um padrão semelhante ao de *C. obtusifolia* no México (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992). Os indivíduos apresentam um caule monopodial com poucas folhas grandes. Na fase jovem, a área foliar aumenta pelo aumento do tamanho da folha e não pelo número de folhas. Depois da ramificação, a área da folha começa a diminuir mas a área foliar total permanece com uma taxa constante de aumento devido ao aumento do número de ramos. O diâmetro explica uma maior proporção da variação na dimensão das copas das árvores. Entretanto, para as três espécies estudadas ocorrem variações dentro deste padrão reveladas pelas diferenças encontradas na análise das regressões.

As relações entre o número de folhas e o tamanho das plantas estão indicando possíveis diferenças nos padrões de crescimento. Estas variações parecem estar relacionadas ao fato de a planta ser ou não mirmecófila. As relações alométricas de *C. glazioui* na fase jovem sugerem uma taxa de produção de folhas maior do que a de *C. hololeuca*, pois as inclinações das retas foram diferentes para as espécies. Além disso, as duas espécies mirmecófilas apresentam os entrenós e folhas menores que em *C. hololeuca*, o que reforça a existência de uma dicotomia entre mais entrenós curtos com folhas menores ou menos entrenós mais longos com folhas maiores.

Se de fato existirem estas alternativas, então a tendência das espécies mirmecófilas seria investir na produção de folhas, pois assim ocorreria uma grande oferta de triquílios em atividade, liberando corpúsculos para serem utilizados pelas formigas. Produção de folhas significa também produção de entrenós e oferta de espaço para o crescimento da colônia. Por outro lado, estudos quantitativos sobre herbivoria em espécies arbóreas tropicais demonstraram que folhas mais novas, tanto em espécies tolerantes como nas intolerantes à sombra, são mais consumidas pelos herbívoros (Coley 1983, 1987). Seria importante saber que tipo de comportamento as formigas apresentam quanto ao patrulhamento ou defesa das folhas. Se somente as folhas que tiverem os triquílios ativos, ou seja as folhas mais novas, se beneficiarem da defesa das formigas, então este tipo de defesa pode ser bem específico para a proteção destas folhas, ficando as folhas mais velhas dependentes apenas das defesas químicas e/ou mecânicas para reduzir a taxa de herbivoria.

Não foram encontradas informações sobre produção de corpúsculos müllerianos nas espécies estudadas, mas nas espécies de *Cecropia* da Costa Rica, a produção de corpúsculos müllerianos está concentrada somente nos 2 ou 3 triquílios terminais dos ramos foliares das árvores maduras. A produção cessa abruptamente nas folhas proximais (Longino 1991). Nas seis espécies mirmecófilas de *Cecropia* que ocorrem na região ocidental da Amazônia (Peru), as taxas de produção de corpúsculos müllerianos diminuem com o aumento da idade da folha (Davidson & Fisher 1991).

Seria esperado que *C. pachystachya*, que teve o menor entrenó e as menores folhas (cap.1 desta tese), também apresentasse diferenças significativas com *C. hololeuca* em relação ao número de folhas. Mas pelos valores das inclinações encontradas ela parece intermediária entre as outras duas espécies. É possível que diferenças relacionadas ao habitat das espécies possam estar influenciando o crescimento. *C. pachystachya* ocupa ambientes de cerrado, restinga, algumas vezes ambientes alagados, beiras de estrada, bordas de mata (Obs. pes.), que apresentam condições ambientais muito diferentes de uma floresta.

Nas relações de mutualismo que envolvem formigas, a atividade das operárias e o nível de agressividade podem ser muito importantes na determinação da capacidade de proteger suas plantas hospedeiras da herbivoria. Uma vez que existem diferenças na proteção conferida pelas formigas, se a herbivoria for intensa, formigas mais tímidas podem ser restritas à ambientes com recursos mais favoráveis. Nestes locais, as perdas provocadas pelos herbívoros poderiam ser parcialmente compensadas por um rápido crescimento da planta promovido pelas condições favoráveis do ambiente. Se as formigas são restritas à hospedeiras de rápido crescimento devido à sua demanda relativamente alta de energia e sua capacidade de proteção, as espécies de formigas especializadas em plantas de crescimento rápido devem ser colonizadoras e/ou competidoras superiores para suas hospedeiras preferidas (Davidson *et al.* 1991).

As duas espécies de *Azteca* que ocorrem nas espécies mirmecófilas do Sudeste parecem ter níveis de agressividade diferentes. *A. alfari* é considerada uma formiga de baixa agressividade e as plantas em que esta espécie ocorre apresentam taxas altas de herbivoria se comparadas com outras espécies de formiga (Longino 1991). *A. muelleri* parece ser uma espécie mais agressiva (obs. pessoal). Embora não seja uma regra, é mais comum encontrar *A. muelleri* em *C. glazioui*. Como esta espécie apresentou a maior inclinação para a regressão entre o

número de folhas e o diâmetro, é possível que sua taxa de produção de folhas seja maior, e que ela seja a hospedeira preferida de *A. muelleri*. Uma comparação entre as taxas de crescimento das duas espécies mirmecófitas e uma investigação mais detalhada sobre as características dos solos de ocorrência das espécies que influenciem o crescimento poderiam contribuir para elucidar estas preferências.

Independente de a planta ser ou não mirmecófila, a proporção com que a área foliar aumenta em função do tamanho é a mesma para as três espécies. Uma vez que existem diferenças na área das folhas e no número de folhas entre as espécies, esta proporção é mantida por um balanço entre número de folhas, número de ramos e variação da área das folhas em função do tamanho em cada espécie. Em *C. pachystachya*, a menor área das folhas parece ser compensada pelo maior número de folhas, pelo número de ramos e pela diminuição menos acentuada da área das suas folhas em relação ao tamanho, o que faz com que a relação entre área foliar e tamanho se mantenha semelhante à de *C. glazioui*. *Cecropia hololeuca*, a espécie não mirmecófila, apresentou a maior área foliar pois o valor de a para área foliar total nesta espécie foi significativamente maior do que nas outras duas. Este resultado pode ter sido devido ao maior número de ramos e/ou à área da folha. Mas independente de qual dos fatores ou combinação deles levou a este resultado, fica claro que existe uma maior superfície fotossintética nesta espécie que não apresenta defesas bióticas, i.e. formigas. Possivelmente, outros tipos de defesa contra herbívoros, químicas (ex. taninos, Coley 1986) ou mecânicas (ex. tricomas, Juniper & Jeffrey 1983) podem estar atuando eficientemente em *C. hololeuca*. Schimper (1888) *apud* Janzen (1973) já havia levantado a hipótese de que a densa pilosidade branca desta espécie poderia ser um mecanismo de proteção na ausência de formigas. Entretanto, é importante salientar que esta pilosidade aparece na planta quando ela é adulta. Plantas jovens não apresentam estes pêlos nas folhas (Obs. pessoal).

Considerações finais

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies de *Cecropia* analisadas são bastante semelhantes nos vários aspectos estudados. Os resultados encontrados sugerem que muitas das características destas plantas estão relacionadas ao habitat que elas ocupam e à sua condição de espécie pioneira. Árvores pioneiras precisam de uma alta taxa de alongamento vertical para poderem atingir o dossel rapidamente. Para tal, necessitam de uma grande área foliar e em *Cecropia* esta taxa alta de crescimento pode ser obtida através da produção de poucas folhas grandes, ao contrário de muitas folhas pequenas, como ocorre em muitas espécies pioneiras.

Cecropia glazioui e *C. hololeuca* são mais altas que *C. pachystachya*, mas na maior parte dos caracteres vegetativos, as três espécies apresentaram relações de proporção semelhantes. Porém, características relacionadas à área das folhas, número de folhas e padrão de ramificação diferiram entre as espécies. As comparações mostraram que *C. glazioui* e *C. hololeuca* apresentaram características comuns que podem estar relacionadas ao habitat que elas ocupam como altura, diâmetro e altura de ramificação. Estas mesmas características em *C. pachystachya* também estão de acordo com as características de habitats mais abertos tipicamente ocupados por esta espécie.

Os caracteres que mostraram diferenças significativas entre *C. glazioui* e *C. hololeuca*, como as taxas de ramificação, número de folhas, número de entrenós e área das folhas sugeriram, em todos os casos, uma contraposição entre características de plantas tolerantes e intolerantes à sombra. Por exemplo, taxas de ramificação baixas e folhas muito grandes são características atribuídas às plantas tolerantes (Cap.1 e 2). Quando estas duas espécies foram comparadas, *C. hololeuca* apresentou estas características, assim como evidências de crescimento mais lento (Cap.4), que também é uma característica de plantas tolerantes. É possível que uma taxa de crescimento lento possa ter levado à perda da mirmecofilia em *C. hololeuca*, já que uma taxa alta de produção de folhas, e conseqüentemente, de corpúsculos müllerianos, é muito importante para o crescimento das colônias.

Investimento em defesas químicas e mecânicas e taxa de crescimento estão negativamente correlacionados em algumas espécies arbóreas tropicais, provavelmente porque o impacto proporcional da herbivoria nestas espécies seja maior. Se os herbívoros consomem quantidades e não porcentagens, a remoção de determinada área por dia representa uma porção maior da produção líquida de uma

espécie de crescimento lento, do que uma de crescimento rápido. Por esta razão, espécies de crescimento lento apresentariam uma quantidade maior de defesas (Coley 1983,1987, Coley *et al.* 1985, Gulmon & Mooney 1986). Embora a quantificação de defesas não tenha sido estudada nas espécies de *Cecropia* do sudeste, pelo menos visualmente, *C. hololeuca* apresenta uma folha mais dura que a de *C. glazioui*, o que sugere a presença de mais fibras. Uma característica sempre observada ao coletar folhas do chão para medidas era que as folhas secas de *C. glazioui* sempre se enrolam, enquanto as de *C. hololeuca*, mesmo secas permanecem mais planas. *Cecropia glazioui* deve ter menos fibras e mais água nas folhas do que *C. hololeuca*, e por isso, ao secar a sua folha enrola.

Cecropia glazioui e *C. hololeuca* geralmente ocorrem juntas nas florestas. Na fase inicial de crescimento, até aproximadamente 1 metro de altura, ambas contam somente com defesas químicas e mecânicas da folha, pois os triquílios começam a surgir em *C. glazioui* entre 0,4 e 0,6 m de altura. Até o momento de serem colonizadas pelas formigas e estas serem vistas na planta, *C. glazioui* deve estar com cerca de 1-1,30 m (Obs. pes.). Portanto, a partir dessa altura, teoricamente *C. glazioui* poderia contar com a defesa das formigas contra trepadeiras e herbívoros. Talvez na fase de planta jovem, a mirmecofilia atue de modo decisivo no estabelecimento dos indivíduos. A sobrevivência de plantas jovens destas espécies precisa ser comparada para verificar que vantagens a mirmecofilia traz para as espécies. Em todos os locais visitados foi difícil encontrar indivíduos de *C. hololeuca* entre 1 e 5 metros de altura, enquanto isso não ocorreu com *C. glazioui*. Esta sempre foi a espécie mais abundante com todas as classes de tamanho presentes (exceção à Ilha do Cardoso).

A ocorrência das espécies nos locais visitados mostrou que *C. hololeuca* está associada a ambiente de altitude e/ou locais mais secos. Em São Paulo por exemplo, *C. hololeuca* ocorre na Serra de Caraguatatuba, mas não ocorre nas partes baixas do litoral. Esta espécie também não foi encontrada na Fazenda Intervales nem na Ilha do Cardoso, locais que apresentam clima superúmido. Pode ser que esta espécie não suporte ambientes muito úmidos, ou que não consiga competir em condições de igualdade com *C. glazioui* pela ausência de formigas para proteção contra herbívoros.

As características morfológicas e alométricas de *C. pachystachya* sugerem uma ligação com seu habitat. Uma comparação intraespecífica desta espécie pode, futuramente, esclarecer possíveis diferenças relacionadas aos locais em que ela foi amostrada. Até o momento não consegui evidências de que este grupo seja

formado por mais de uma espécie. Ela é uma espécie que varia bastante, principalmente com relação à cor da estípula. Talvez esta variação se deva às diferenças de solo e clima dos seus vários locais de ocorrência.

Neste estudo, a abordagem proporcionada pelas relações alométricas foi bastante válida. A comparação das três espécies de *Cecropia* demonstrou uma afinidade muito grande no gênero. Questões mais específicas sobre a morfologia de *Cecropia* podem ser estudadas no futuro e esclarecer outros pontos importantes para a compreensão da história de vida destas plantas e suas formigas.

6. RESUMO

- *Cecropia glazioui*, *C. hololeuca* e *C. pachystachya* são árvores pioneiras do sudeste do Brasil. Espécies de *Cecropia* geralmente apresentam uma associação mutualística com formigas do gênero *Azteca*. Em *C. hololeuca* esta associação não ocorre. Nas outras duas espécies podem ser encontradas *Azteca muelleri* e *A. alfari* habitando os entrenós ociosos das árvores.

- Com o objetivo de descrever e comparar as relações entre as dimensões do caule e da copa destas árvores, foram visitados seis locais da Região Sudeste do Brasil em que estas espécies ocorrem. As medidas tomadas de cada indivíduo foram a altura, a altura da 1ª ramificação, o diâmetro, número de entrenós em um segmento de um metro, número de ramificações e número de folhas. Foram colhidas amostras de folhas para medidas de área foliar. Um desenho esquemático do padrão de ramificação foi feito para ordenação dos ramos e determinação da taxa de ramificação. Relações entre a altura e o diâmetro foram analisadas através de regressões lineares e análise de covariância. Relações entre as variáveis da copa das árvores e o diâmetro e a altura foram analisadas também através de regressões lineares.

- *Cecropia glazioui* e *C. hololeuca* são mais altas que *C. pachystachya*, mas na maior parte dos caracteres vegetativos, as três espécies apresentam relações de proporção semelhantes. As comparações mostraram que *C. glazioui* e *C. hololeuca* apresentaram características comuns, que podem estar relacionadas ao habitat que elas ocupam como altura, diâmetro e altura da ramificação. Estas mesmas características em *C. pachystachya* também estão de acordo com as características de habitats mais abertos tipicamente ocupados por esta espécie. Características relacionadas à área das folhas, número de folhas, número de entrenós e padrão de ramificação diferiram entre as espécies.

- O padrão de ramificação das árvores apresentou diferenças relacionadas às taxas de ramificação. No caso de *C. glazioui* e *C. hololeuca*, as variações encontradas podem ter efeitos na permanência destas espécies no dossel da floresta.

- As relações alométricas entre diâmetro e a altura das três espécies foram semelhantes e independentes da condição de mirmecofilia da planta. As inclinações encontradas para as regressões indicam que as três espécies estão próximas de um crescimento isométrico, ou seja, diâmetro diretamente proporcional à altura.

- Características relacionadas ao tamanho dos entrenós mostraram que *C. hololeuca* apresentou entrenós maiores que o das outras duas espécies. A relação entre o número de folhas e o diâmetro foi diferente entre as espécies. *Cecropia hololeuca* apresentou a menor inclinação na fase de caule monopodial. Estas características indicam que nesta espécie, o crescimento pode ser mais lento, com a produção de folhas e entrenós grandes. Em contraposição, *Cecropia glazioui* e *C. pachystachya* apresentaram entrenós menores. Estes resultados podem estar associados a presença ou não de mirmecofilia na planta.

7. ABSTRACT

- *Cecropia glazioui*, *C. hololeuca* and *C. pachystachya* are common pioneer forest trees in Southeast Brasil. Most *Cecropia* species have mutualistic associations with ants of the genus *Azteca*. *C. hololeuca* is a non-myrmecophyte species. In *C. glazioui* and *C. pachystachya* the two *Azteca* species that inhabit the hollow internodes are *A. muelleri* and *A. alfari*.

- This thesis describes and compares stem and crown relationships in these three species. The study was carried out in six sites in Southeast Brasil. Tree height, first branching height, leaf number, branch number and number of internodes in one meter section were determined for individuals. Leaf samples were collected to estimate leaf area. Branching model sketches were made in order to determinate branch ordination and bifurcation rates. Height-diameter relationships and relationships between crown architecture and size was analized. Regression analyses and analysis of covariance were used in log-transformed data to compare species.

- *Cecropia glazioui* and *C. hololeuca* are higher than *C. pachystachya*. Height, diameter and first branching height are common traits in *C. glazioui* and *C. hololeuca*, and are related to the forest habitat occupied by these species. The same traits in *C. pachystachya* are related to the typical open habitats of this species. Leaf area, leaf number, internodes number and branching patterns are different between species.

- In branching patterns, the differences between species are related to the bifurcation rate. These differences may affect canopy persistence of *C. glazioui* and *C. hololeuca* in forests.

- Allometric relationships between diameter and height were similar for the three species and indifferent to the ant associations. Slopes of the linear regressions showed that the tree growth approximates to isometric growth.

- Internode size of *C. hololeuca* was larger than the other two species. The relationship between leaf number and diameter was different between species. In the monopodial stem phase, the slope of *C. hololeuca* was the lowest of the three species. These two characters indicate that growth in *C. hololeuca* may be slower than in the two other species. In contrast, *C. glazioui* and *C. pachystachya* have smaller internodes. This result may be associated with the myrmecophytic conditions of these species.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. **Journal of Ecology**. **80**:275-290.
- ANDRADE, J. C. & CARAUTA, J. P. P. 1979. Associação *Cecropia-Azteca* na restinga do Recreio dos Bandeirantes, Rio de Janeiro, RJ. **Bradea**. **3**:31-33.
- ANDRADE, J. C. & CARAUTA, J. P. P. 1982. The *Cecropia-Azteca* association: a case of mutualism? **Biotropica**. **14**:15.
- ANDRADE, P. M. 1992. Estrutura do estrato herbáceo de trechos da Reserva Biológica Mata do Jambreiro, Nova Lima, MG. Tese de Mestrado. Campinas. Universidade Estadual de Campinas. 90 p.
- BARKER, S. B., CUMMING, G. & HORSFIELD, K. 1973. Quantitative morphometry of the branching structure of trees. **Journal of Theoretical Biology** **40**: 33-43.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. 1986. **Ecology: individuals, populations and communities**. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- BELL, A. D. 1991. **Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology**. Oxford University Press, Oxford. 341 pp.
- BENSON, W. W. 1985. Amazon ant-plants. In: G. T. Prance & T. E. Lovejoy. **Key environments: Amazonia**. Pergamon Press, Oxford.
- BERG, C. C. 1978 a. Espécies de *Cecropia* da Amazônia Brasileira. **Acta Amazonica**. **8**(2):149-182.
- BERG, C. C. 1978 b. Cecropiaceae: a new family of the Urticales. **Taxon**. **27**:39-44.
- BOND, W. J. & MIDGLEY, J. 1988. Allometry and sexual differences in leaf size. **American Naturalist**. **131** (6):901-910.
- BONSEN, K. & ter WELLE, B. J. H. 1983. Comparative wood and leaf anatomy of the Cecropiaceae (Urticales). **Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Section B Adansonia Botanique Phytochimie**. **5** (2):151-177.
- BRAND, G. J. & SMITH, W. B. 1985. Evaluating allometric shrub biomass equations fit to generated data. **Canadian Journal of Botany**. **63**:64-67.
- CAVALCANTI, R. B. & KITAYAMA, K. 1988. Será que *Azteca* defende *Cecropia* contra trepadeiras parasitas? In: Simpósio Internacional sobre Ecologia Evolutiva de Herbívoros Tropicais. 1988, Campinas. **Anais**. Campinas, Unicamp, p.22.
- CLOUGH, B. F. & SCOTT, K. 1989. Allometric relationships for estimating above-ground biomass in six mangrove species. **Forest Ecology and Management**. **27**:117-127.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs**. **53**(2):209-233.

- COLEY, P. D. 1986. Costs and benefits of defense by tannins in neotropical tree. **Oecologia**, **70**:238-241.
- COLEY, P. D. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: porqué los herbívoros prefieren ciertas especies?. **Revista de Biología Tropical**. **35**:151-164.
- COLEY, P. D., BRYANT, J. P. & CHAPIN III, F. S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. **Science**. **230**:895-899.
- DAVIDSON, D. W. & FISHER, B. L. 1991. Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of light regime. In: C.R. Huxley & D. F. Cutler. (eds.). **Ant-plant interactions**.pp. 289-309. Oxford University Press, New York.
- DAVIDSON, D. W., FOSTER, R. B. SNELLING, R. R. & LOZADA, P. W. 1991. Variable composition of some tropical ant-plant symbioses. In: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes e W.W. Benson (orgs.) **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. pp.145-175. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- DAVIS, R. B. 1970. Seasonal differences in internodal lengths in *Cecropia* trees; a suggested method for measurement of past growth in height. **Turrialba** **20**:100-104.
- DEAN, T. J. & LONG, J. N. 1986. Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. **Annals of Botany**. **58**: 833-840.
- FUNARI, F. L.; STRUFFALDI - DE VUONO, Y. & SALUM, S. T. 1986. Balanço hídrico de duas áreas de Mata Atlântica: Reserva Biológica de Paranapiacaba e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Estado de São Paulo). In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 6., 1986, Campinas. **Anais**. Campinas: M. F. A. Pereira & M. A. S. Massei. eds.p.95-101.
- GIVNISH, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**. **15**: 63-92.
- GULMON, S. L. & MOONEY, H. A. 1986. Costs of defense and their effects on plant productivity. In: T. J. Givnish (ed.) **On the economy of plant form and function**.pp:681-698. Cambridge University Press, Cambridge.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B. 1978. **Tropical trees and forests: an architectural analysis**. Springer-Verlag, Berlin. 441 p.
- HARADA, A. Y. & BENSON, W. W. 1988. Espécies de *Azteca* (Hymenoptera, Formicidae) especializadas em *Cecropia* spp. (Moraceae): distribuição geográfica e considerações ecológicas. **Revista Brasileira de Entomologia**. **32** (3/4):423-435.
- HAY, J. D. 1982. Estimativas da biomassa de indivíduos jovens de *Cecropia sciadophylla* (Moraceae). **Acta Amazonica** **12**(1): 33-39.
- HORN, H.S. 1971. **The adaptive geometry of trees**. Princeton University Press, Princeton. 144 pp.

- HUITEMA, B. E. 1980. **The analysis of covariance and alternatives**. John Wiley & Sons, New York. 445 pp.
- HUNT, E. R. & NOBEL, P. S. 1987. Allometric root/shoot relationships and predicted water uptake for desert succulents. **Annals of Botany** 59:571-577.
- JANZEN, D. H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. **Ecology**. 50:147-153.
- JANZEN, D. H. 1973. Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its ants *Azteca*. **Biotropica**. 5(1):15-28.
- JENÍK, J. 1978. Roots and root systems in tropical trees: morphologic and ecologic aspects. In: P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). **Tropical trees as living systems**. pp.323-349. Cambridge University Press. Cambridge.
- JESUS, R. M. 1988. A Reserva Florestal da CVRD. In: Congresso Florestal Estadual, 6., Nova Prata-RS, **Anais**.v.2,p.59-112.
-
- JOLY, A. B. 1977. **Botânica: introdução à taxonomia vegetal**. 4 ed. Companhia Editora Nacional, São Paulo. 777 p.
- JUNIPER, B. E. & JEFFREE, C. E. 1983. **Plant surfaces**. Edward Arnold Ltd., London. 93 pp.
- KIERULFF, M. C. M. 1993. Avaliação das populações selvagens de mico-leão-dourado, *Leontopithecus rosalia*, e proposta de estratégia para sua conservação. Tese de Mestrado. Belo Horizonte. Universidade Federal de Minas Gerais.
- KING, D. A. 1981. Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. **Oecologia** 51:351-356.
- KING, D. A. 1990. Allometry of saplings and understory trees of Panamanian forest. **Functional Ecology**.4:27-32.
- KOBYAMA, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. **Functional Ecology**. 1:399-404.
- KOBYAMA, T. & HOTTA, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. **Functional Ecology**. 4: 515-521.
- KREBS, C. J. 1989. **Ecological Methodology**. Harper & Row Pub., New York. 654 pp.
- LE MAITRE, D. C. & MIDGLEY, J. J. 1991. Allometric relationships between leaf and inflorescence mass in the genus *Protea* (Proteaceae): an analysis of the exceptions to the rule. **Functional Ecology**. 5: 476-484.
- LEITÃO-FILHO, H. F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In: L.P.C. Morellato (org). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora da Unicamp, Campinas. p.40-62.
- LEOPOLD, L. B.1971. Trees and streams: the efficiency of branching patterns. **Journal of Theoretical Biology**. 31: 339-354.

- LONGINO, J. T.. 1991. *Azteca ants in Cecropia trees: taxonomy, colony structure and behaviour.* In: C.R Huxley & D. F. Cutler. (eds.). **Ant-plant interactions.** pp.271-288. Oxford University Press, New York.
- LUIZÃO, F.J. & CARVALHO, R. M. F. 1981. Estimativa da biomassa de raízes de duas espécies de *Cecropia* e sua relação com a associação ou não das plantas a formigas. **Acta Amazonica.** 11:93-96.
- MCMAHON, T. 1973. Size and shape in biology. **Science.** 179:1201-1204.
- MCMAHON, T. A. & BONNER, J. T. 1986. **Tamaño y vida.** Prensa Científica. Biblioteca Scientific American, Barcelona. 255 p.
- MCMAHON, T. A. & KRONAUER, R. E. 1976. Tree structures: deducing the principle of mechanical design. **Journal of Theoretical Biology.** 59: 443-446.
- MELO, M. M. R. F.; BARROS, F.; WANDERLEY, M. G. L.; JUNG-MENDAÇOLLI, S. L. & CHIEA, S. A. 1991. **Flora fanerogâmica da Ilha do Cardoso:** Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. Instituto de Botânica, São Paulo.
- MOHLER, C. L.; MARKS, P. L. & SPRUGEL, D. G. 1978. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. **Journal of Ecology.** 66: 599-614.
- MORAIS, H. C. 1988. Herbivoria em embaúbas (Cecropiaceae). In: Simpósio Internacional sobre Ecologia Evolutiva de Herbívoros Tropicais. 1988, Campinas. **Anais.** Campinas, Unicamp, p.47.
- NICOLA, A. & PICKETT, S.T.A. 1983. The adaptive architecture of shrub canopies: leaf display and biomass allocation in relation to light environment. **New Phytologist** 93: 301-310.
- NIKLAS, K. J. 1993 a. The scaling of plant height: a comparison among major plant clades and anatomical grades. **Annals of Botany.** 72:165-172.
- NIKLAS, K. J. 1993 b. Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. **Annals of Botany.** 72:173-179.
- NIKLAS, K. J. 1994. The allometry of safety-factors for plant heights. **American Journal of Botany.** 81 (3):345-351.
- NOFFS, M. S. & BAPTISTA-NOFFS, L. J. 1982. Mapa da vegetação do Parque Estadual da Ilha do Cardoso - as principais formações. In: Congresso Nacional sobre Essências Nativas, 1982, Campos do Jordão. **Anais.** São Paulo: Instituto Florestal, 1982. v. 1, p. 620-628.
- NORBERG, R. A. 1988. Theory of growth geometry of plants and self-thinning of plant populations: geometric similarity, elastic similarity, and different growth modes of plant parts. **The American Naturalist.** 131(2):220-256.
- OLIVEIRA, P. P. 1993. Sucessão vegetacional e estrutura de comunidades de pequenos mamíferos em áreas de capim afetadas pelo fogo, na Reserva Biológica de Poço das Antas, RJ. Tese de Mestrado. Belo Horizonte. Universidade Federal de Minas Gerais.

- PEIXOTO, A. L. & GENTRY, A. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). **Revista Brasileira de Botânica**. 13:19-25.
- PETERS, R. H. 1983. **The ecological implications of body size**. Cambridge University Press, Cambridge. 329 pp.
- PETERS, R. H.; CLOUTIER, S.; DUBÉ, D.; EVANS, A.; HASTINGS, P.; KAISER, H. KOHN, D. & SARWER-FONER, B. 1988. The allometry of the weight of fruit on trees and shrubs in Barbados. **Oecologia**. 74: 612-616.
- PICKETT, S. T. A. & KEMPF, J.S. 1980. Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. **New Phytologist**. 86: 219-228.
- PINTO, H. S. 1992. Clima da Serra do Japi. In: L.P.C. Morellato (org). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil**. Editora da Unicamp, Campinas.p. 30-38.
- PUTZ, F. E. & HOLBROOK, N. M. 1988. Further observations on the dissolution of mutualism between *Cecropia* and its ants: the Malaysian case. **Oikos**. 53:121-125.
- REISS, M. J. 1989. **The allometry of growth and reproduction**. Cambridge University Press, Cambridge. 182 pp.
- RICH, P. M., HELENURM, K., KEARNS, D., MORSE, S. R., PALMER, M. W. & SHORT, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**. 113(3):241-246.
- RICKER, W. E. 1984. Computation and uses of central trend lines. **Canadian Journal of Zoology**. 62:1897-1905.
- RICKSON, F. R. 1971. Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata* - a higher green plant. **Science**. 173:344-347.
- RICKSON, F. R. 1976. Anatomical development of the leaf trichillium and Müllerian bodies of *Cecropia peltata* L. **American Journal of Botany**. 63 (9):1266-1271.
- RICKSON, F. R. 1977. Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean islands. **American Journal of Botany**. 64 (5):582-592.
- ROCHA, C. F. D. & BERGALLO, H. G. 1992. Bigger ant colonies reduce herbivory and herbivore residence time on leaves of an ant-plant: *Azteca muelleri* vs. *Coelomera ruficornis* on *Cecropia pachystachya*. **Oecologia**. 91: 249-252.
- RODRIGUES, R. R.; MORELLATO, L. P. C.; JOLY, C.A. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua, na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Revista Brasileira de Botânica**. 12:71-84.
- RUARK, G. A., MARTIN, G. L. & BOCKHEIM, J. G. 1987. Comparison of constant and variable allometric ratios for estimating *Populus tremuloides* biomass. **Forest Science** 33 (2):294-300.

- SANTOS, F. A. M. (manuscrito submetido à **Biotropica**). Growth and leaf life-history of two *Cecropia* species.
- SCHUPP, E. W. 1986. *Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. **Oecologia**. **70**: 379-385.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G. 1967. **Statistical methods**. 6 ed. Iowa State University Press, Ames.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1981. **Biometry**. 2 ed. W. H. Freeman, San Francisco.
- SPOSITO, T. C. & SANTOS, F.A.M. 1993. Efeito da sazonalidade climática no crescimento de *Cecropia glazioui* Sneth. (Cecropiaceae) na Mata do Jambreiro, Nova Lima, MG. III Encontro de Pós-Graduação em Ciências Biológicas In: Resumos. Campinas, Unicamp. p.38.
- STEINGRAEBER, D. A., KASCHT, L. J. & FRANCK, D. H. 1979. Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (*Acer saccharum*) saplings. **American Journal of Botany**. **66** (4):441-445.
- STRAHLER, A. N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. **Transactions of the American Geophysical Union**. **38** (6): 913-920.
- THORNTHWAITE, C. W. & MATHER, J. R. 1955. The water balance. **Publi. Climatol.**, Laboratory of Climatology, **8** (1). 104pp.
- TORQUEBIAU, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implications for practical forestry. **Journal of Tropical Ecology**. **2**(4):301-325.
- WEINER, J. & THOMAS, S. C. 1992. Competition and allometry in three species of annual plants. **Ecology**. **73** (2):648-656.
- WHITE, P. S. 1983. Corner's rule in eastern deciduous trees: allometry and its implications for the adaptive architecture of trees. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **110** (2): 203-212.
- WHITNEY, G. G. 1976. The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **103** (2):67-72.
- WHITMORE, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology**. **70** (3):536-538.
- WHITTAKER, R. H. & WOODWELL, G. M. 1968. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York. **Journal of Ecology**. **56**:1-25.
- WILKINSON, L. 1990. **SYSTAT: The System for Statisticians**. Evanston, SYSTAT Inc., 676 pp.
- ZAR, J. H. 1984. **Biostatistical analysis**. 2 ed. Prentice Hall., New Jersey. 717 pp.

ANEXO I - Demonstração da equação utilizada no Capítulo 3.

A altura crítica de tombamento (H) prevista pela fórmula de Greenhill (1881) *apud* McMahon (1973) é dada pela fórmula:

$$H = C (E/\rho)^{1/3} D^{2/3} \quad \text{eq. (1)}$$

O texto de McMahon (1973) fornece os seguintes valores:

$$C = 0,792; \quad E = 1,05 \times 10^5 \text{ kg/m}^2 \quad \rho = 6,18 \times 10^2 \text{ kg/m}^3$$

Utilizando estes valores, foi calculado o diâmetro crítico de tombamento :

$$E/\rho = 169,903 \quad \therefore \quad (E/\rho)^{1/3} = 5,539$$

$$H = 0,792 \times 5,539 D^{2/3}$$

$$H = 4,387 D^{2/3} \quad \therefore \quad H/4,387 = D^{2/3} \quad \therefore \quad 1/4,387 \times H = D^{2/3}$$

$$\therefore (0,228) H = D^{2/3} \quad \therefore (0,228)^{3/2} H^{3/2} = D \quad \therefore 0,109 H^{3/2} = D$$

Se arredondarmos 0,109 para 0,1 temos:

$$D = 0,1 H^{1.5} \quad \therefore \quad \log D = 1.5 \log H - 1 \quad \text{eq.(2)}$$

Portanto, a eq. (2) foi utilizada para calcular o diâmetro crítico de tombamento. Embora não haja nenhuma citação no texto de McMahon (1973) sobre unidades, nesta equação o diâmetro está em cm e a altura em m. Desta forma, coincide com as linhas apresentadas nas figuras dos trabalhos de McMahon (1973) (D e H em metros), Rich *et al.* (1986) (D e H em metros) e Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos (1992) (D em centímetros e H em metros). A equação apresentada em Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos (1992) não coincide com a eq.(2), porém a linha traçada na Figura 6.a do manuscrito é coincidente com a eq. (2), pois quando a altura =0, o diâmetro = 0,1.

Uma equação que considere D e H em m, deve apresentar $C = 17,063$, pois se considerarmos que ao medir D em cm temos que dividir o seu valor por 100 (10^2), para expressarmos em m devemos reescrever a equação como:

$$H = 17,063 (E/\rho)^{1/3} (D/100)^{2/3}$$

$$H = 17,063 (E/\rho)^{1/3} (1/100)^{2/3} (D)^{2/3}$$

$$H = 17,063 (E/\rho)^{1/3} (0,01)^{2/3} (D)^{2/3}$$

$$H = 17,063 (E/\rho)^{1/3} (0,046) (D)^{2/3}$$

$$H = (17,063 \times 0,046) (E/\rho)^{1/3} (D)^{2/3}$$

$$H = 0,792 (E/\rho)^{1/3} (D)^{2/3}$$

Houve portanto uma troca de escala, embora nenhum dos textos faça qualquer menção sobre isto. Portanto, as equações utilizadas no capítulo 3 foram baseadas nos valores e nas figuras das referências já mencionadas.