



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA CONSERVAÇÃO E
MANEJO DA VIDA SILVESTRE

**Arquitetura de ramos, alocação de biomassa e herbivoria em duas
espécies arbóreas com diferentes histórias de vida em uma Floresta
Tropical Semidecidual**

Bárbara de Carvalho Barbosa

Orientador: Dr. Geraldo Wilson Fernandes

Co-orientador: Dr. Sérgio Pontes Ribeiro

Belo Horizonte

Fevereiro 2014

Bárbara de Carvalho Barbosa

Arquitetura de ramos, alocação de biomassa e herbivoria em duas espécies arbóreas com diferentes histórias de vida em uma Floresta Tropical Semidecidual

Dissertação apresentada ao Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre.

Orientador:

Dr. Geraldo Wilson Fernandes

Co-orientador:

Dr. Sérvio Pontes Ribeiro


Belo Horizonte
Instituto de Ciências Biológicas
Universidade Federal de Minas Gerais

2014

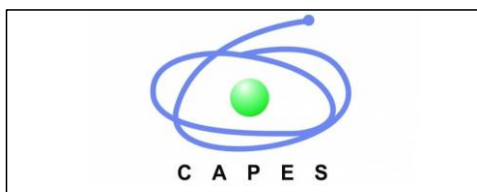
Apoio:

	Programa de Pós Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais
	Universidade Federal de Ouro Preto

Financiamento:

	Pesquisas Ecológicas de Longa Duração - CNPq
---	---

Bolsa:

	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
---	--

*À Carminha Carvalho (in memoriam) dedico
este trabalho. Meu exemplo de persistência,
coragem e alegria acima de tudo.*

"A vida não é brincadeira, amigo.
A vida é arte do encontro.
Embora haja tanto desencontro pela vida."

Vinicius de Moraes

AGRADECIMENTOS

Ao professor Geraldo Wilson Fernandes pela oportunidade de trabalhar com ele, por abrir novos horizontes e permitir o experimentar novidades. Sempre acreditando na nossa capacidade de chegar lá! Muito obrigada!

Ao professor Sérgio Pontes Ribeiro, que muito gentilmente aceitou trabalhar nesse projeto, cedendo apoio logístico do PELD/Rio Doce além de compartilhar ideias sobre seu sistema de estudo no Parque Estadual do Rio Doce, tornando toda essa empreitada real e concreta. À você toda minha gratidão, respeito e admiração.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Evolutiva de Insetos de Dossel e Sucessão Natural da UFOP, pela amizade, pelas considerações e discussões enriquecedoras nesse trabalho. Às amigas Letizia Migliore pela ajuda imprescindível em campo e Tássia Pontes em especial, que realizou com zelo parte das atividades de laboratório deste projeto.

Ao Laboratório de Ecologia Evolutiva e Biodiversidade (LEEB/UFMG) pelo acolhimento e aprendizado.

Aos amigos da pós pelo crescimento intelectual, em especial Marina Schmoeller e Ana Carolina Vieira Pires.

Ao Parque Estadual do Rio Doce, PELD/CNPq e IEF por facilitar a logística e realização do projeto.

Ao nosso auxiliar em campo, Lino, que sempre torna nossas viagens de campo mais leves e divertidas!

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Localização do Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais, Brasil (a); área do PERD e seus limites com os municípios de Mariléia, Timóteo e Corenel Fabriciano (b); paisagem dentro do PERD (c). (Mapa modificado de Silva 2001). 17
- Figura 2:** Indivíduo arbóreo de *Mabea fistulifera* Mart. no Parque Estadual do Rio Doce (PERD) (a); Imagem ampliada dos galhos de *M. fistulifera* evidenciando suas inflorescências e infrutescências (b e c); prancha de *M. fistulifera* (d) (fonte: Flora Brasiliensis). Fotos: B.C. Barbosa 2013. 19
- Figura 3:** Orla da Lagoa Dom Helvécio no Parque Estadual do Rio Doce (PERD) (a); dominância de *Byrsonima sericea* na orla da lagoa (b); indivíduos arbóreos de *B. sericea* (c); copa emergente de um indivíduo de *B. sericea* (d); imagem ampliada da ramificação lateral de *B. sericea* (e) e imagem ampliada evidenciando os galhos de *B. sericea* (f). Fotos: S.P. Ribeiro 2013. 20
- Figura 4:** Indivíduos de *Byrsonima sericea* com evidente inclinação da copa às margens da Lagoa Dom Helvécio, Parque do Rio Doce (PERD). 21
- Figura 5:** Evidência da unidade de construção (UC) na copa de um indivíduo de *M. fistulifera* (a), Unidade de construção evidenciada na copa de um indivíduo de *B. sericea*, Parque Estadual do Rio Doce (b). 23
- Figura 6:** Angulação em função da altura da ramificação das unidades de construções (UC's) de *Mabea fistulifera* (a) e *Byrsonima sericea* (b). A angulação não difere entre as espécies, mas apenas *M. fistulifera* responde à altura, exibindo ângulos mais fechados quando a UC ramifica na parte mais alta da copa da árvore. 29
- Figura 7:** Comprimento da UC (a); biomassa total (b); intensidade de folhas (c); CAP da UC (d); proporção da massa foliar (e); proporção da massa da UC (f) e número total de folhas (g) para diferentes ângulos de *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*. 30
- Figura 8:** Área foliar (a) e massa foliar específica (MFE)(b) para diferentes graus de angulação em *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*. 32
- Figura 9:** Análise de covariância para área foliar perdida e área foliar em *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*. 33

Figura 10: Análise de covariância para % da área foliar perdida e área foliar em <i>Mabea fistulifera</i> e <i>Byrsonima sericea</i>	34
Figura 11: Análise de covariância para MFE (a) e área foliar perdida por herbivoria (b) para as concentrações de nitrogênio foliar em <i>Mabea fistulifera</i> e <i>Byrsonima sericea</i>	34
Figura 12: Copa inclinada de <i>Byrsonima sericea</i> por sobre a Lagoa Dom Helvécio no Parque Estadual do Rio Doce (PERD/MG) - Foto: S.P. Ribeiro, arte: B.C. Barbosa.....	38

- Tabela 1:** Luz ambiente, arquitetura das árvores e características das unidades de construções (UC's) de *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*..... 28
- Tabela 2:** Análises de covariância (ANCOVA) para as diferentes características das unidades de construções (UC) entre espécies e angulações das UC's. P-valor significativo quando $p < 0.05$ (*). 31
- Tabela 3:** Análises de covariância (ANCOVA) para as diferentes características foliares entre espécies e angulações das UC's. P-valor significativo quando $p < 0.05$ (*). 32
- Tabela 4:** Efeitos das características foliares na herbivoria em *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*. Regressão múltipla (stepwise-forward). P-valor significativo quando $p < 0.05$ (*). 33

AGRADECIMENTOS	6
LISTA DE FIGURAS	7
LISTA DE TABELAS	9
SUMÁRIO	10
RESUMO	11
INTRODUÇÃO	12
MATERIAL E MÉTODOS	17
Área de estudo	17
Espécies estudadas	18
Coleta de dados	21
<i>Dados descritivos</i>	21
<i>Delineamento amostral</i>	23
<i>Variáveis derivadas</i>	24
Análise dos dados	24
RESULTADOS	27
Caracterização geral do sistema	27
Relações de alocação de biomassa nas unidades de construções (UC's)	28
Características foliares versus herbivoria	31
DISCUSSÃO	35
Características das árvores e das UC's	35
Angulação versus alocação de biomassa	36
Características foliares versus herbivoria	37
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	40

Estudos sobre alocação de biomassa nas copas das árvores tem descrito padrões importantes para a relação de custo/benefício no desenvolvimento das plantas. As mudanças de número, tamanho, estrutura e orientação espacial de galhos e folhas refletem como as plantas otimizam a captura da luz disponível, definindo a direção futura de crescimento da árvore. Este trabalho buscou compreender como a angulação dos ramos de árvores pioneiras e persistentes interfere na alocação de biomassa entre galhos e folhas, e em que direção as alterações nas características foliares decorrentes das angulações, influenciam na taxa de herbivoria nessas espécies. O estudo foi realizado no Parque Estadual do Rio Doce com indivíduos de uma população de *Mabea fistulifera* (pioneira) e de uma população de *Byrsonima sericea* (persistente). Dez indivíduos de cada espécie foram escolhidos, dos quais foram coletados três unidades de extensão de galho (unidades de construções/UC's). Destas foram mensuradas as características morfológicas, de biomassa e de herbivoria. Os resultados permitem concluir que os padrões de alocação de biomassa entre galho e folhas não se alteram em função da angulação e são mantidos entre espécies pioneiras e persistentes, sugerindo que a angulação seja uma variável resposta à altura em que ramifica e com isso não interfere nas características das UC's. A angulação interfere apenas nas características foliares, alterando os investimentos em área foliar e massa foliar, sendo que essas alterações são diferentes entre as espécies. Além disso, os danos causados pela herbivoria se relacionam indiretamente com a massa foliar específica, e também pode estar associada com a maior concentração de nitrogênio encontrada para as folhas de *M. fistulifera*, além de que, as características de *M. fistulifera* foram as que melhor responderam à variação da angulação das UC's.

Palavras-chave: alocação de biomassa, arquitetura de copa de árvore, *Byrsonima sericea*, esclerofilia, herbivoria, *Mabea fistulifera*, Parque Estadual do Rio Doce.

As florestas tropicais são caracterizadas pela estrutura complexa do dossel (Richards 1996) que permite a ocorrência de uma diversidade de ambientes heterogêneos para as árvores (Aiba & Kohyama 1997). Essa heterogeneidade permite a coexistência de espécies de árvores com histórias de vida distintas. Em relação, por exemplo, a suas características arquitetônicas (O'Brien et al. 1995, Pearcy & Yang 1998, Valladares et al. 2002), as histórias de vida refletem diferentes estratégias para captura eficiente da luz, padrões de alocação de biomassa, estratégia de crescimento em altura e realização de trocas gasosas (Ishii & Asano 2010, Kitajima et al. 2005, Pearcy et al. 2004, Yamada et al. 2000).

Os padrões de crescimento das árvores são bastante diversos entre espécies (Hallé et al. 1978) onde as plantas exibem uma variedade extraordinária de ramificações e arranjo das folhas (Valladares & Niinemets, 2007). O desenvolvimento da copa das árvores é definido pela repetição de unidades arquitetônicas - galhos e folhas - (Bell 1999), que são construídas com base em um modelo genético pré-determinado (Bartélémy & Caraglio 2007, Sussex 2001). Entretanto, algumas espécies tem habilidade para ajustar seu crescimento (plasticidade fenotípica) em respostas às heterogeneidades ambientais, principalmente em relação a luz (Barbosa 2011).

A luz é um dos fatores determinantes para o estabelecimento, crescimento e sobrevivência de árvores tropicais (Nicotra et al. 1999) e a forma da copa e o arranjo das folhas são as características que afetam diretamente a eficiência na sua captura (Honda 1978, Sterck & Bongers 2001). Assim, a arquitetura da copa no presente determina a eficiência na interceptação da luz e restringe e define a direção futura de crescimento da árvore (Hallé et al. 1978).

De acordo com Kitajima et al. (2005), a modificação na inclinação dos galhos e folhas, leva a uma exploração mais efetiva da luz disponível. Portanto, as mudanças de número, tamanho, estrutura, e orientação espacial das unidades arquitetônicas podem refletir a relação de custo/benefício no desenvolvimento da planta (Mori & Niinemets 2010). Osada et al. (2004) mostrou que árvores mais altas da floresta temperada, permitem uma maior disponibilidade de densidade de fluxo de fótons (PPFD-luz) dentro das copas e que o crescimento dos galhos é regulado por essa luz disponível. Ele também encontrou que a massa total alocada para galhos ou folhas, é dependente da altura da árvore. Essas mudanças na estrutura dos galhos com a altura também foram encontradas para a espécie tropical *Elateriospermum tapos* (Osada et al. 2002). Ou seja, essas alterações nas características dos galhos em função da disponibilidade de luz e aumento em altura é adaptativo e permite que árvores pequenas maximizem o crescimento em altura e as árvores grandes maximizem a captura de luz.

Plantas que exibem diferentes histórias de vida exibem também diferentes padrões de alocação de biomassa (Weiner 2004). Plantas pioneiras tendem a alocar recursos estrategicamente para o crescimento, inicialmente, e depois para reprodução. As espécies persistentes alocam muito recurso para sua sobrevivência e manutenção, reproduzindo tardiamente e crescendo lentamente. Entretanto, este é um padrão de alocação de recursos herdado geneticamente (Weiner 2004, Wright et al. 2006).

Intraespecificamente, a relação de recursos alocados dentro da copa da árvore pode variar para maximizar a captura de luz (Pooter 2001), para crescer em ambientes heterogêneos e competitivos (King 2003, Osada 2006) e aumentar a tolerância à herbivoria (Schuldt et al. 2012). Jarčuška & Milla (2012) mostraram variação intraespecífica nos padrões de alocação de biomassa em diferentes tipos de galhos. Neste estudo, a massa foliar média nos galhos pequenos não foi afetada pela massa do

galho e a massa foliar média exibiu uma fração maior de biomassa alocada para as folhas, em contraste com os galhos longos. Ou seja, ambos os tipos de galhos desenvolvem funções diferenciadas dentro da copa.

Osada et al. (2002) compararam a alometria dos galhos com a altura da copa. As árvores altas produzem galhos com a mesma massa em relação aos galhos das árvores baixas da mesma espécie, entretanto são mais grossos e menores. Essa produção de galhos menores nas árvores altas pode reduzir o estresse mecânico e hidráulico da árvore. Além disso, árvores mais altas produzem galhos com maior quantidade de folhas de baixo peso seco e massa foliar específica (MFE) grande. Essa adaptação faz com que o auto-sombreamento causado pelas folhas dentro da copa seja reduzido.

Embora os muitos trabalhos tenham encontrado significativas correlações com a altura das árvores para explicar as variações nos padrões de alocação de biomassa e mudanças nas estruturas dos galhos, a angulação como possível variável explicativa desses fatores não foi utilizada. Osada (2006; 2011) mostrou que a angulação dos galhos diminui quanto mais alto for seu ponto de ramificação e que a disponibilidade de luz na posição em que ramifica afeta a massa do galho formado ali.

Além dos estudos de alocação de biomassa no processo de construção de copas, alguns trabalhos abordam os efeitos da complexidade estrutural na diversidade de insetos herbívoros associados às árvores. A hipótese clássica de Lawton (1983) prediz que plantas estruturalmente mais complexas oferecem maior número de micro-habitats para insetos herbívoros. Campos et al. (2006b) encontrou um aumento significativo no número de formigas e insetos com o aumento da altura da árvore e foi descrito também relação positiva da abundância de insetos galhadores com o número de ramificações em *Macaiera radula* (Melastomataceae) (Lara et al. 2008). Entretanto, tais trabalhos abordam apenas riqueza e abundância de herbívoros em relação às características

arquitetônicas das árvores, não descrevendo os efeitos da complexidade estrutural nas taxas de herbivoria (Araújo et al. 2006, Campos et al. 2006, Hannunen 2002, Lara et al. 2008). Por outro lado, Ribeiro & Basset (2007) mostraram uma relação significativa para esclerofilia foliar e altura da árvore, onde a herbivoria diminui inversamente quanto mais esclerófilas forem as folhas.

Considerando então que uma árvore dispõe seus galhos estrategicamente para maximizar a captura da luz disponível, que maiores angulações dos ramos dessa árvore, menor será seu crescimento em altura (Osada 2011) e que, folhas de dossel são folhas mais esclerófilas e com isso menos atacadas por insetos herbívoros (Ribeiro & Basset 2007); este estudo se propõe a avaliar os padrões de alocação de biomassa intraespecíficos em uma espécie pioneira e outra persistente de uma Floresta Tropical Semidecidual.

As hipóteses aqui testadas são exclusivas deste estudo, não tendo sido testadas em trabalhos anteriores:

Hipótese 1) Existem diferenças na relação biomassa foliar e biomassa do galho em função do demanda evolutiva conflitiva (*trade-off*) com a angulação dos galhos. A predição é que quando a busca por luz favorece angulações de galhos mais abertas, a alocação de biomassa no ramo (galhos e folhas) precisará ficar mais concentrada no galho do que nas folhas, de forma a aumentar a resistência ao estresse mecânico causado pela tensão sobre o ângulo. Este padrão de alocação de biomassa seria também uma pré-adaptação para a ocupação de habitats de ecótono com ambientes aquáticos. Ou seja, ser capaz de suportar o peso de um galho inclinado seria um pressuposto morfológico para crescer galhos com folhas adaptadas ao sol pleno, típicas de dossel, assim capazes de ocupar os ambientes extremos sobre ambientes aquáticos. Por outro lado, galhos que crescem mais próximos da superfície da copa e que buscam luz ao

topo, por terem angulações mais fechadas em relação ao tronco sofrem menos tensão e podem assim alocar mais biomassa para as folhas e não para os galhos.

Hipótese 2) Esta relação alométrica entre galhos e folhas afeta a alometria entre massa e área foliar, e portanto, sua vulnerabilidade à herbivoria. A predição é que ramos de maior inclinação, e assim com limitações mecânicas para alocação de biomassa em folhas, estarão constrangidos em dois aspectos da formação de suas folhas: serão desfavorecidos na produção de folhas pesadas, por um lado, e de folhas pequenas, por outro. Em outras palavras, a impossibilidade de gerar muitas folhas ou folhas pesadas, em associação com a necessidade de ampliar a área fotossintética (pois estão em galhos previsivelmente sombreados) resultará em folhas maiores e mais finas e, conseqüentemente, com menor MFE. Este tipo de folha é mais vulnerável à herbivoria do que folhas menores e mais esclerófilas, como observado no topo das copas (Ribeiro et al. 1994; Ribeiro & Basset 2007; Ribeiro et al. 2011).

Área de estudo

Este estudo foi realizado no Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais (42°38'W, 19°45'S). O PERD representa o mais extenso remanescente de Floresta Atlântica em Minas Gerais ocupando uma área de aproximadamente 36.000 ha, nos quais se distribuem florestas em diferentes estágios sucessionais, desde ambientes de capoeiras até florestas em estágio clímax (Silva 2001).

No PERD, o clima é tropical sazonal, quente e semiúmido, apresentando temperaturas médias entre 20°C e 22°C, podendo chegar a 40°C no verão e 3°C no inverno (Silva 2001). O regime pluviométrico consiste em uma estação chuvosa nos meses de verão e uma estação seca no inverno de 4 a 5 meses de duração, ambas bem definidas, com precipitação média anual de 1.500 mm . O relevo é caracterizado pela presença de colinas, com topos nivelados (“mar de morros”) e altitudes variando entre 200 e 500 metros (Silva 2001, Figura 1).

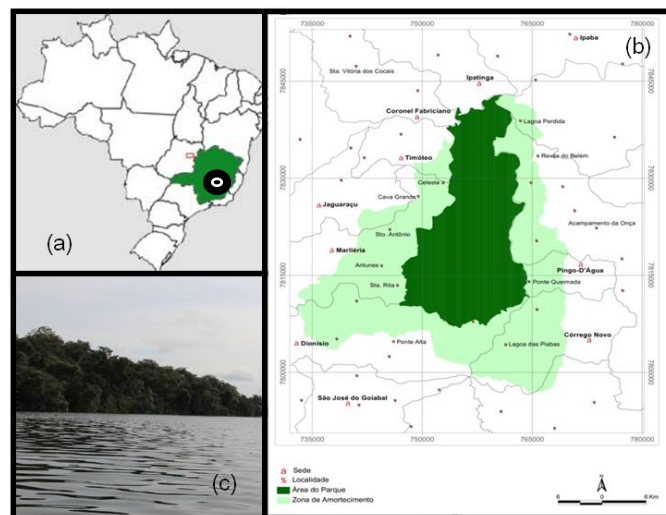


Figura 1: Localização do Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais, Brasil (a); área do PERD e seus limites com os municípios de Mariléia, Timóteo e Corenel Fabriciano (b); paisagem dentro do PERD (c). (Mapa modificado de Silva 2001).

Espécies estudadas

Mabea fistulifera Mart. (Euphorbiaceae) é uma espécie nativa do Brasil com ampla distribuição ocorrendo do sudeste ao norte do país em áreas de Cerrado e de transição para a Floresta Semidecídua (Figura 2). Ela é conhecida popularmente como "canudeiro" (região norte) e "canudo de pito" (região sudeste) (Cordeiro et al. 2013, Lorenzi 2000). *Mabea fistulifera* é uma espécie pioneira constituinte de matas secundárias, onde cresce naturalmente em capoeiras, clareiras, bordas de mata e também em locais com impacto antrópico acentuado (Leal Filho & Borges 1992). *Mabea fistulifera* perde parte de suas folhas na estação seca do ano, podendo ser considerada como uma espécie semidecídua (B.C. Barbosa, obs. pess.). Sua floração ocorre durante os meses de janeiro a abril, tendo seu pico de floração em abril e maio, início da estação seca (Lorenzi 2000). A sua produção abundante de néctar e pólen durante a estação seca oferece uma fonte de alimento estratégica para muitos animais como aves (Olmos & Boulhosa 2000, Vieira et al. 1992), macacos (Assumpção 1981, Ferrari & Strier 1992, Passos & Kim 1999), gambás (Vieira et al. 1991) morcegos e insetos (Vieira & Carvalho-Okano 1996).

No PERD esta espécie ocorre em todos os tipos de matas, compondo os vários estratos de floresta. Possui distribuição espacial ampla, sendo encontrada em ambientes em diferentes estágios sucessionais (S.P. Ribeiro, obs. pess.). Para este estudo a população de *M. fistulifera* escolhida ocorre em uma área denominada Porto Capim, que é caracterizada por uma vegetação tipicamente secundária que vem sofrendo regeneração após incêndios de 1964 e 1967 (Silva 2001).

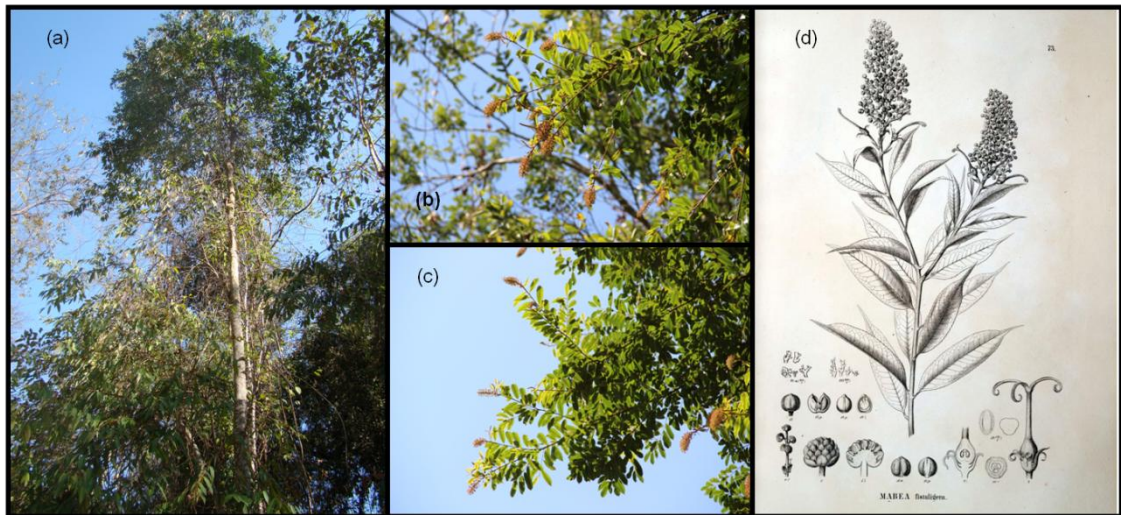


Figura 2: Indivíduo arbóreo de *Mabea fistulifera* Mart. no Parque Estadual do Rio Doce (PERD) (a); Imagem ampliada dos galhos de *M. fistulifera* evidenciando suas inflorescências e infrutescências (b e c); prancha de *M. fistulifera* (d) (fonte: Flora Brasiliensis). Fotos: B.C. Barbosa 2013.

Byrsonima sericea DC. (Malpighiaceae) é uma espécie nativa do Brasil e possui ampla distribuição nos Estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Goiás e Minas Gerais nas Restingas litorâneas e Matas Estacionais Semidecíduas (Lorenzi 2000). *Byrsonima sericea* possui floração nos meses de setembro a novembro e produz óleo floral através de glândulas especializadas, os elaióforos localizados em suas sépalas, tendo as abelhas como os principais polinizadores (Teixeira & Machado 2000). Seus frutos amadurecem entre março e abril produzindo grande quantidade de sementes viáveis que são dispersadas pela avifauna (Lorenzi 2000). A ciclagem de folhas na sua copa é constante, de modo que as folhas mais velhas caem e folhas novas substituem a folhagem da copa permanecendo perene o ano inteiro (S.P. Ribeiro, obs. pess.). Esta é uma espécie persistente e é popularmente conhecida como "murici" e "murici-da-praia" pois apresenta abundância considerável em áreas de restinga (Sacramento et al. 2007), além de apresentar também como hábitat beiras de rios e córregos (Lorenzi 2000).

No PERD, esta espécie é muito comum nas bordas dos lagos (altura entre 5-8m) e em região de mata (altura média de 20m) onde havia antigos escoadouros (baixadas mais úmidas) (Soares 2002). Para este trabalho a população de *B. sericea* escolhida ocorre na orla da Lagoa Dom Helvécio (Figura 3), a maior lagoa do PERD, sem registros de alterações antrópicas e onde *B. sericea* é a espécie dominante.

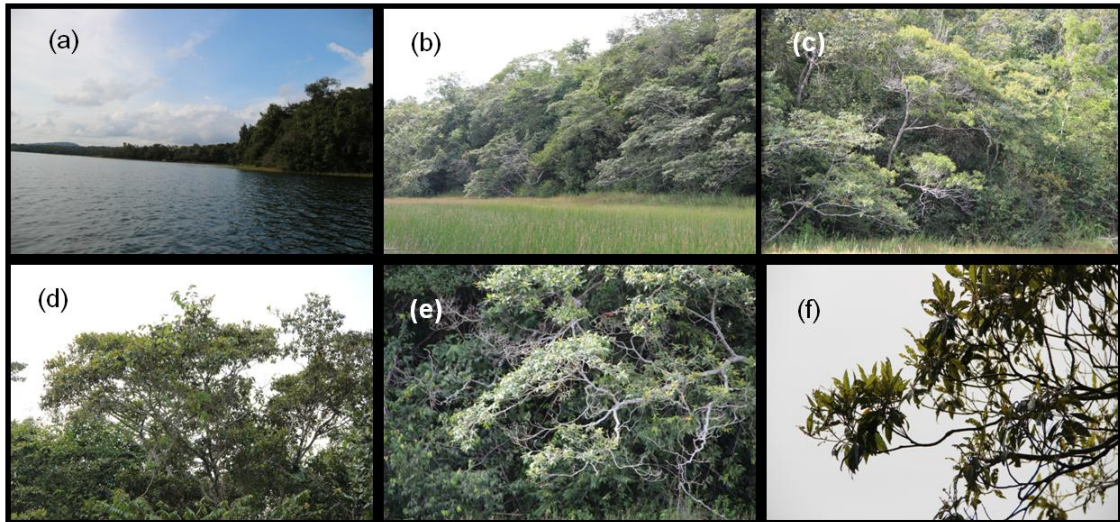


Figura 3: Orla da Lagoa Dom Helvécio no Parque Estadual do Rio Doce (PERD) (a); dominância de *Byrsonima sericea* na orla da lagoa (b); indivíduos arbóreos de *B. sericea* (c); copa emergente de um indivíduo de *B. sericea* (d); imagem ampliada da ramificação lateral de *B. sericea* (e) e imagem ampliada evidenciando os galhos de *B. sericea* (f). Fotos: S.P. Ribeiro 2013.

Nesse ambiente, os indivíduos de *B. sericea* exibem uma copa inclinada para a lagoa. A partir do fuste, a projeção dos ramos é conformada lateralmente e, conseqüentemente, uma parte substancial da copa se inclina sobre a lagoa enquanto a outra parte da copa se estrutura verticalmente, compondo o dossel superior da floresta (Figura 4).



Figura 4: Indivíduos de *Byrsonima sericea* com evidente inclinação da copa às margens da Lagoa Dom Helvécio, Parque do Rio Doce (PERD).

Dados preliminares (S.P. Ribeiro et al., em preparação) sobre a fisiologia foliar nestas copas inclinadas corroboram a hipótese de que o estresse hidráulico e nutricional - causado pela distância do ramo à raiz - sobre as folhas das copas inclinadas é semelhante aos encontrados nos galhos verticalmente dispostos (veja Sanches et al. 2010). Do ponto de vista de micro-habitat para insetos herbívoros, as condições de insolação, dessecação e esclerofilia foliar nas copas inclinadas sobre o lago e na superfície do dossel são também similares (veja Campos et al. 2006a; Ribeiro & Basset 2007, Ribeiro et al. 2008). Desta forma, estas folhas foram consideradas similares às de dossel superior para esta espécie.

Coleta de dados

Este estudo foi realizado em Abril de 2013, no final da estação chuvosa. Para acessar as copas das árvores e realizar as coletas, foram utilizadas técnicas de escalada, escada, binóculo e podão.

Dados descritivos

Medidas ambientais e medidas de caracterização arquitetônica das espécies estudadas foram realizadas a fim de descrever o sistema de estudo (Tabela 1). Foram selecionados 10 indivíduos adultos ($CAP > 25$ cm) de *M. fistulifera* no Porto Capim e 10 indivíduos de *B. sericea* nas encostas de um dos braços da Lagoa Dom Helvécio dos quais se obteve: altura total das árvores (m), altura do fuste das árvores (m), circunferência do tronco à altura do peito (CAP, cm), número de ramificações das árvores (und) e o número de unidades de construções (UC's, und.).

Segundo Bell et al. (1999), UC's consistem no acúmulo repetido de ramificações que definem o padrão de expansão da copa, ou seja, a UC é uma unidade de extensão do galho. Para *M. fistulifera*, Barbosa (2011) descreveu sua UC como sendo os galhos que sofrem interrupção de seu crescimento, formam uma estrutura arredondada e desta estrutura são formado os galhos das UC's, que definem a expansão da sua copa (Figura 5a). Para *B. sericea*, nós definimos a UC quando produzida em separado da unidade anterior de extensão do galho, observando os padrões de rebrotamento na base do galho (Figura 5b). Osada et al. (2002) utiliza dos mesmo princípios para definir galhos novos (*current shoots*) em árvores tropicais.

Mediu-se também a intensidade luminosa nas UC's mais expostas à luz solar (PPFD - μmol de fótons), com um luxímetro digital (MLM 1011) e a concentração de carbono e nitrogênio nas folhas das UC's. Para as análises de carbono e nitrogênio, 2,5 gramas de folhas secas de cada árvore foram enviadas ao Laboratório de Análise Química de Solo, Tecido Vegetal e Fertilizante (Dep. de Solos/Universidade Federal de Viçosa).



Figura 5: Evidência da unidade de construção (UC) na copa de um indivíduo de *M. fistulifera* (a), Unidade de construção evidenciada na copa de um indivíduo de *B. sericea*, Parque Estadual do Rio Doce (b).

Delineamento amostral

Dos 10 indivíduos de *M. fistulifera* de *B. sericea* foram coletadas três UC's que apresentassem galhos e folhas novos e para cada UC se obteve: altura da base onde a UC ramifica (m), o grau de angulação da UC ($^{\circ}$), comprimento da UC (cm), circunferência do ramo da UC (mm) e o número total de folhas da UC (und).

Em laboratório foram obtidos a massa seca foliar total da UC (g) e a massa seca total dos galhos da UC (g). Portanto, as UC's foram as unidades amostrais deste estudo. Foram selecionadas 10 folhas intactas de cada UC para análise de biomassa medindo a área foliar média (cm^2) e a média da massa foliar seca (g). Para a avaliação da herbivoria, foram selecionadas 10 folhas do terceiro nó de cada UC. Esse padrão foi escolhido para garantir que as folhas não seriam muito novas, o que não iria refletir os danos totais por herbivoria e nem senescentes, que são folhas evitadas por insetos herbívoros. Delas se obteve a média da área foliar perdida (cm^2) e a porcentagem (%) da área foliar herbivorada.

Todos os galhos e folhas foram secos em estufa a 60°C por 72 horas (Cornelissen et al. 2003) e posteriormente foram pesados em balança analítica, precisão de 0.0001g. A área foliar foi obtida antes da secagem em estufa. As folhas foram

escaneadas em scanner de mesa e a área foliar foi obtida com o programa SigmaScan Pro 5.

Variáveis derivadas

Quatro variáveis foram geradas a partir das medidas obtidas previamente para a realização das análises de alocação de biomassa (Hipótese 1).

1) a biomassa total (b_t) foi obtida pela soma da massa seca foliar total da UC e massa seca total dos galhos da UC:

$$b_t = mFT + mUC$$

onde, mFT = peso seco foliar médio * número total de folhas, mUC = peso seco dos galhos da UC.

2) a proporção da massa foliar (MF) foi obtida pela razão da massa seca foliar total da UC pela massa seca total dos galhos da UC:

$$MF = mFT / mUC$$

3) a proporção da massa da UC ($pmUC$), que foi gerada a partir da razão da massa seca total dos galhos da UC pela biomassa total da UC:

$$pmUC = mUC / b_t$$

e 4) intensidade de folhas (IF) (Kleiman & Aarssen 2007); obtida pela razão do número de folhas totais de cada UC com a massa seca total dos galhos da UC.

$$IF = NF_t / mUC$$

onde NF_t = número total de folhas.

Análise dos dados

Os dados foram primeiramente testados quanto a normalidade e homocedasticidade das variâncias, e foram transformadas ($\log x+1$) para atender aos

pressupostos das análises. Inicialmente, foi realizado um teste-t para a caracterização geral das espécies quanto à arquitetura e características das UC's.

O efeito da altura de ramificação da UC sobre a angulação do mesmo foi testado via regressão linear simples. Em seguida, para testar a hipótese 1 (de que existe diferenças na relação na alocação de biomassa foliar e biomassa do galho da UC em função da angulação do ramo da UC), foram usadas as variáveis derivadas e as variáveis da arquitetura (comprimento da UC (cm), circunferência do ramo da UC (mm) e número total de folhas). Uma análise de covariância (ANCOVA) foi realizada para testar a hipótese 1, onde a angulação foi usada como variável independente e as variáveis derivadas e da arquitetura foram dependentes, tendo como covariáveis as espécies *M. fistulifera* e *B. sericea*.

Para testar a hipótese 2 (de que a relação de alocação de biomassa entre folhas e galhos da UC altera as características foliares e com isso, a susceptibilidade das mesmas à herbivoria), uma ANCOVA similar foi realizada com área foliar e massa foliar específica (MFE) como variáveis dependentes e a angulação como variável independente. A MFE foi calculada como a razão da massa seca foliar pela área foliar ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$). Posteriormente, foi realizada uma pré-seleção de variáveis explicativas via uma regressão linear múltipla, modelo *stepwise-forward*, usando as distintas medidas foliares a fim de selecionar aquelas de maior influência sobre a herbivoria, independentemente da espécie estudada. Uma ANCOVA foi realizada posteriormente para verificar a relação dessa variável de maior influência (independente) com a área foliar perdida e a porcentagem da área foliar perdida (variáveis dependentes). As espécies *M. fistulifera* e *B. sericea* foram as covariáveis.

Segundo Wright et al. (2004), o espectro de economia foliar de baixas para altas concentrações de nitrogênio foliar em algumas espécies, constitui também em um

espectro de diminuição da MFE. Para verificar essa relação com a herbivoria em *M. fistulifera* e *B. sericea*, uma ANCOVA foi realizada tendo nitrogênio foliar como variável independente, MFE e área foliar perdida como variáveis dependentes e as espécies como covariáveis. Todos os testes foram realizados com o software STATISTCA 7.

Caracterização geral do sistema

A intensidade luminosa média que chega tanto no dossel dos indivíduos de *M. fistulifera* quanto de *B. sericea*, é similar embora o PPFD mínimo em *M. fistulifera* seja quase metade do mínimo em *B. sericea* (Tabela 1). Isso provavelmente se deve ao sombreamento causado pelas árvores vizinhas na mata de Porto Capim, onde elas ocorrem. Os indivíduos de *M. fistulifera*, são mais altos (teste-t: 7.59, $p < 0.0001$, Tabela 1), embora a altura do fuste (teste-t: 0.74, $p > 0.05$) e o CAP tenha sido similar para ambas espécies (teste-t: 0.56, $p > 0.05$). Entretanto, *B. sericea* apresentou maior número de ramificações na copa (teste-t: 5.43, $p < 0.001$) e esse fator parece não ter afetado a expansão da copa, mensurada pelo número de UC's muito similar entre as espécies (teste-t: 1.24, $p > 0.05$, Tabela 1).

As UC's de *M. fistulifera* foram maiores, mais finas e com menor massa seca, comparadas as de *B. sericea*, que foram menores, mais grossas e com maior peso seco. Entretanto, o número total de folhas por UC não variou entre as espécies (teste-t: 0.42, $p > 0.05$, Tabela 1), assim como a área foliar média (teste-t: 0.86, $p > 0.05$, Tabela 1). Por outro lado, *B. sericea* apresentou folhas mais pesadas (teste-t: 3.13, $p < 0.05$, Tabela 1) e com maior MFE (teste-t: 12.88, $p < 0.0001$, Tabela 1). Em relação à área foliar perdida, *M. fistulifera* foi que apresentou maior perda de área foliar por herbivoria (teste-t: 2.46, $p < 0.05$, Tabela 1) e folhas com maior concentração de nitrogênio (teste-t: 12.22, $p < 0.0001$, Tabela 1), não apresentando variação para a concentração de carbono, comparada a *B. sericea* (teste-t: 0.8, $p > 0.05$, Tabela 1).

Tabela 1: Luz ambiente, arquitetura das árvores e características das unidades de construções (UC's) de *M. fistulifera* e *B. sericea*. Diferenças significativas entre as espécies foram indicadas por * ($p < 0.05$).

Parâmetros	<i>Mabea fistulifera</i>					<i>Byrsonima sericea</i>				
	<i>n</i>	Média	DP	Máx.	Min.	<i>n</i>	Média	DP	Máx.	Min.
Luz ambiente (PPFD)										
Luz incidente no dossel (10:00 am - 15:00 pm)	10	1293.3		1909.2	647.5	10	1521.9		1901.8	1150.7
Arquitetura das árvores										
Altura total (m)*	10	14.11	2.98	18	9	10	6.61	1.05	8	5
Altura do fuste (m)	10	4.58	2.89	10.3	0.44	10	2.51	1.57	5	0.26
CAP (m)	10	0.62	0.14	0.8	0.41	10	0.63	0.25	1.09	0.26
Número de ramificações (und)*	10	3.89	0.78	5	3	10	9.56	1.81	14	7
Número de UC's (und)	10	36.44	19.78	66	15	10	40.11	8.3	48	23
Características das UC's										
Circunferência do ramo (mm)*	30	7.14	1.33	9.9	4.6	30	9.02	1.23	11	5.3
Comprimento (cm)*	30	105.83	20.43	1.5	0.8	30	61.57	9.36	83	44
Número de folhas (und)	30	286.28	125.43	542	87	30	261.77	87	484	102
Área foliar (cm ²)	30	13.67	4.57	26.26	6.6	30	12.56	3.19	21.57	8
Peso seco foliar (g)*	30	0.10	0.03	0.17	0.05	30	0.18	0.04	0.29	0.13
Massa foliar específica (g/cm ²)*	30	0.007	0.002	0.018	0.004	30	0.014	0.001	0.017	0.012
Área foliar perdida (cm ²)*	30	2.29	2.42	8.92	0.05	30	0.92	0.098	1.19	0.73
Massa seca da UC (g)*	30	18.87	8.03	34.44	6.15	30	29.28	10.14	54.91	8.75
Massa foliar total (g)*	30	31.99	18.63	80.4	4.94	30	46.49	21.01	98.36	14.43
Concentração foliar C/N										
Carbono (dag/kg)	10	56.12	0.34	56.47	55.61	10	56.22	0.21	56.39	55.71
Nitrogênio (dag/kg)*	10	2.83	0.24	3.2	2.43	10	1.37	0.29	1.64	0.59

Relações de alocação de biomassa nas unidades de construções (UC's)

A angulação média das UC's de *M. fistulifera* foi afetada significativamente pela altura de ramificação, sendo mais fechadas quanto mais alta for a ramificação (Regressão linear: $r^2 = 0.46$, $p < 0.01$. Figura 6a). Por outro lado, *B. sericea* não teve sua angulação influenciada pela altura (Regressão linear: $r^2 = 0.18$, $p > 0.05$, Figura 6b).

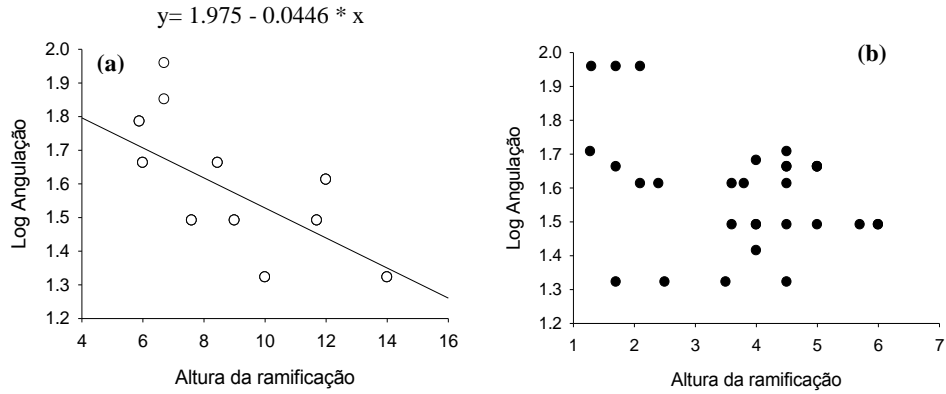


Figura 6: Angulação em função da altura da ramificação das unidades de construções (UC's) de *M. fistulifera* (a) e *B. sericea* (b). A angulação não difere entre as espécies, mas apenas *M. fistulifera* responde à altura, exibindo ângulos mais fechados quando a UC ramifica na parte mais alta da copa da árvore.

O comprimento da UC foi a única variável que respondeu significativamente ao aumento da angulação e apenas em *M. fistulifera*. (Tabela 2; Figura 7a). A biomassa total e a circunferência do ramo da UC não variaram significativamente com a angulação, mas diferiram entre as espécies, onde *B. sericea* apresentou maiores valores de biomassa total e circunferência do ramo da UC do que *M. fistulifera*, (Tabela 2, Figura 7b, d). A intensidade de folhas também não variou em função da angulação, mas neste caso *M. fistulifera* apresentou maior intensidade do que *B. sericea* (Tabela 2; Figura 7c).

Por outro lado, a proporção da massa foliar (Figura 7e), a proporção massa do galho (Figura 7f) e número total de folhas (Figura 7g) não variaram entre as duas espécies e não foram afetadas significativamente pela angulação (Tabela 2). Ou seja, o padrão de alocação de biomassa na relação galho-folha foi similar independente da angulação e a despeito das histórias de vida das espécies, não corroborando a hipótese 1.

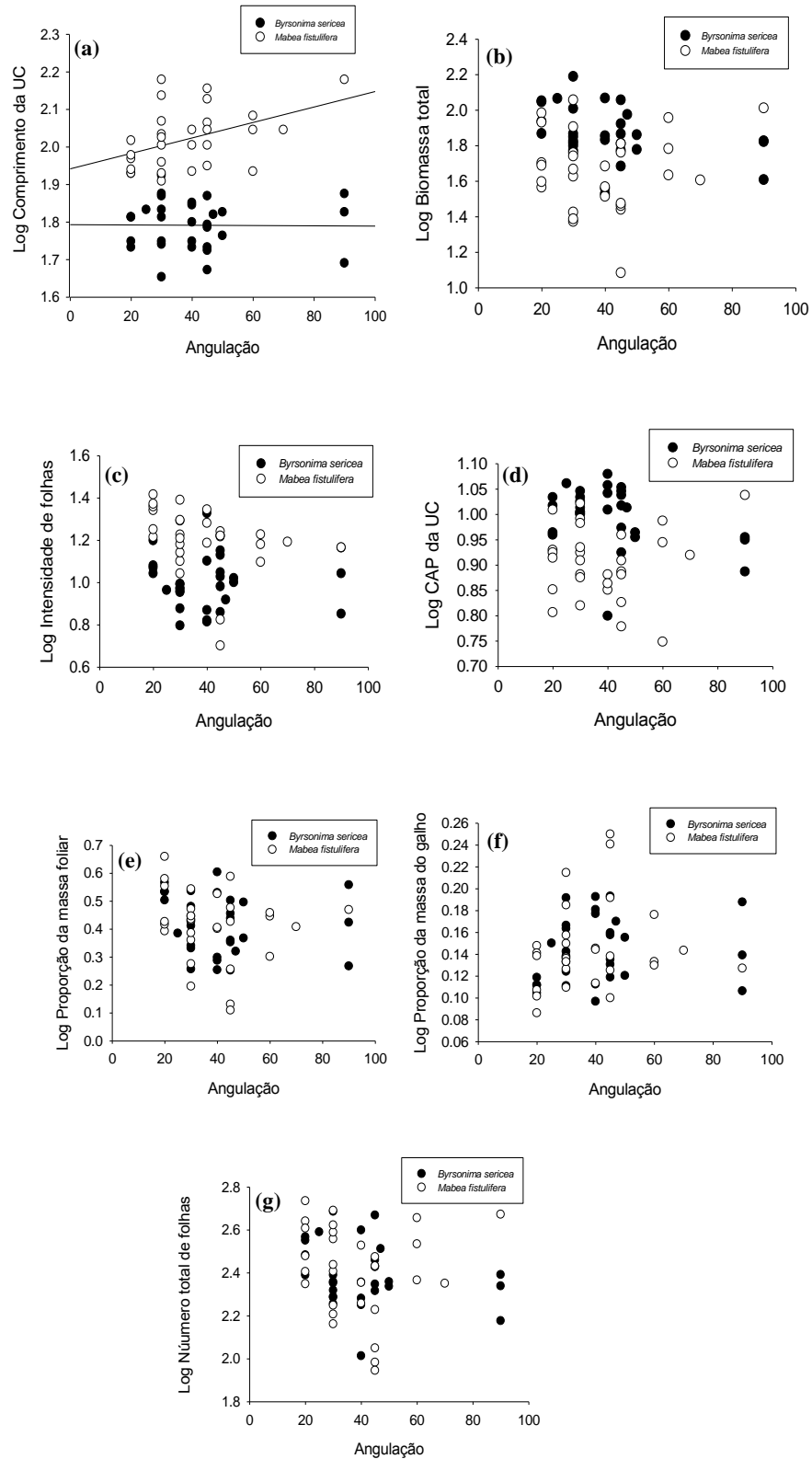


Figura 7: Comprimento da UC (a); biomassa total (b); intensidade de folhas (c); CAP da UC (d); proporção da massa foliar (e); proporção da massa da UC (f) e número total de folhas (g) para diferentes ângulos de *M. fistulifera* e *B. sericea*.

Tabela 2: Análises de covariância (ANCOVA) para as diferentes características das unidades de construções (UC) entre espécies e angulações das UC's. P-valor significativo quando $p < 0.05$ (*).

Características	Espécies x Angulação		Espécies		Angulação	
	$F_{1,58}$	P	$F_{1,58}$	P	$F_{1,58}$	P
Comprimento da UC	4.11	0.047*	10.88	0.001*	3.78	0.056
Biomassa total	2.15	0.14	9.13	0.003*	0.43	0.51
Circunferência do ramo da UC	2.89	0.09	14.66	0.0003*	0.65	0.42
Intensidade de folhas	2.26	0.13	13.49	0.0005*	1.94	0.16
Proporção da massa foliar	0.041	0.83	0.009	0.92	1.41	0.24
Proporção da massa do galho	0.021	0.88	0.0001	0.99	1.21	0.27
Número total de folhas	0.21	0.64	0.08	0.77	1.08	0.31

Características foliares versus herbivoria

As duas características foliares aqui analisadas responderam significativamente à angulação do galho, mas em intensidade e direções distintas, dependendo da espécie estudada (Figura 8, Tabela 3). A área foliar aumenta em *M. fistulifera* quanto maior o grau de angulação, enquanto que para *B. sericea* essa relação é nula (Figura 8a). Finalmente, a massa foliar específica (MFE) diminuiu a medida que a angulação da UC aumentou para *M. fistulifera*, ou seja, o incremento de biomassa por cm^2 de folha diminuiu com o aumento da angulação para esta espécie (Figura 8b). Porém, *M. fistulifera*, pioneira, foi a espécie com menor esclerofilia que *B. sericea*, ficando menos esclerófila ainda quando há inclinações forçando o crescimento de seus ramos (Tabela 3, interação de fatores). Estes resultados corroboram a primeira parte da hipótese 2 para *M. fistulifera*, de que UC's com maior angulação apresentariam folhas maiores e menos esclerófilas.

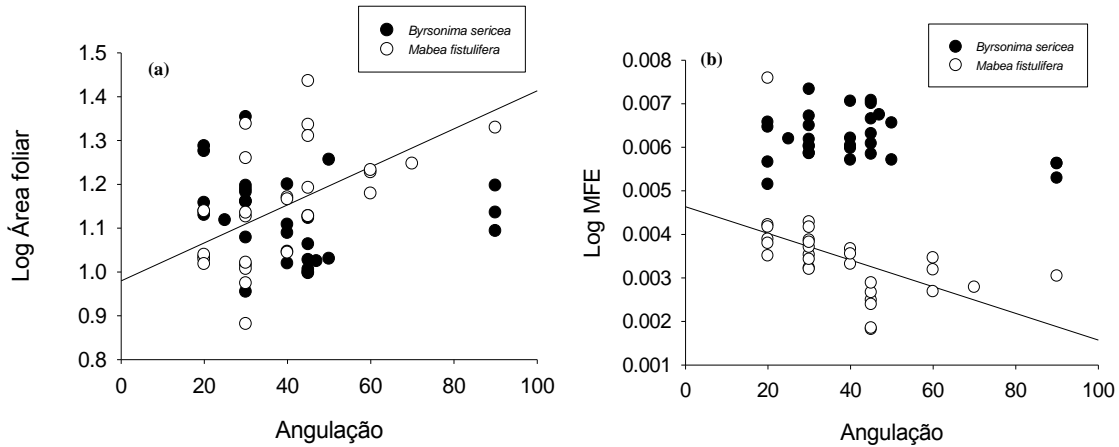


Figura 8: Área foliar (a) e Massa foliar específica (MFE)(b) para diferentes graus de angulação em *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*.

Tabela 3: Análises de covariância (ANCOVA) para as diferentes características foliares entre espécies e angulações das UC's. P-valor significativo quando $p < 0.05$ (*).

Características	Espécies x Angulação		Espécies		Angulação	
	$F_{1;58}$	P	$F_{1;58}$	P	$F_{1;58}$	P
Área foliar	11.82	0.001*	7.35	0.008*	4.81	0.03*
MFE	4.31	0.042*	15.58	0.0002*	12.14	0.0009*

Dentre os parâmetros analisados (Tabela 4) só foi verificado efeito significativo da área foliar sobre herbivoria. Além disto, este efeito foi distintamente verificado em *M. fistulifera*, onde a herbivoria aumentou em resposta ao aumento da área foliar (Figura 9). Embora a área foliar de *B. sericea* tenha variado na mesma escala de *M. fistulifera* (Figura 9, Tabela 1), em *B. sericea* este parâmetro não afetou a herbivoria, resultando em uma interação significativa de fatores (ANCOVA, interação de fatores: $F_{1;58} = 6.7$, $p < 0.01$). Finalmente, mesmo não tendo sido observado um efeito direto da esclerofilia (MFE, Tabela 4) sobre a herbivoria, a perda de área foliar por mastigação

foi significativamente maior em *M. fistulifera* que em *B. sericea* (ANCOVA, espécies: $F_{1;58} = 5.5$, $p < 0.03$). O resultado para porcentagem (%) de área foliar perdida mostrou que as folhas maiores de *M. fistulifera* tem maior porcentagem de área perdida por herbivoria em relação as folhas menores (Figura 10). Por outro lado, em *B. sericea* o tamanho da folha não exerce influência na % de área foliar herbivorada (ANCOVA, interação de fatores: $F_{1;58} = 7.07$, $p = 0.01$, Figura 10).

Tabela 4: Efeitos das características foliares na herbivoria em *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*. Regressão múltipla (*stepwise-forward*). P-valor significativo quando $p < 0.05$ (*).

	Coefficiente	Desvio Padrão	t	P - valor
Constante	-1.2	0.35	-3.39	0.001
Log Área foliar	0.67	0.23	2.85	0.006*
Log MFE	-0.03	0.06	0.46	0.64
Log Intensidade folhas	0.25	0.16	1.56	0.12
Log C/N	0.87	0.63	1.38	0.18

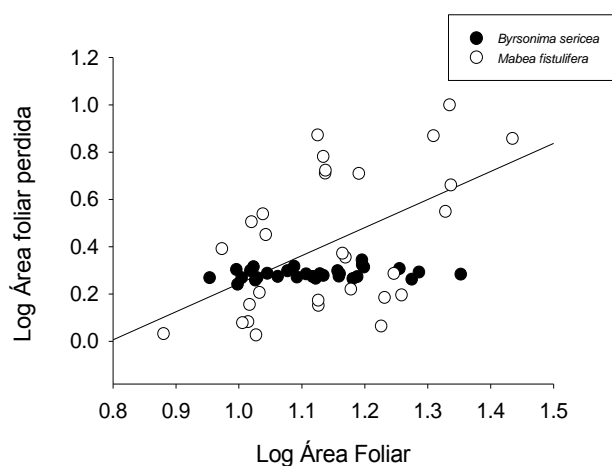


Figura 9: Análise de covariância para área foliar perdida e área foliar em *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*.

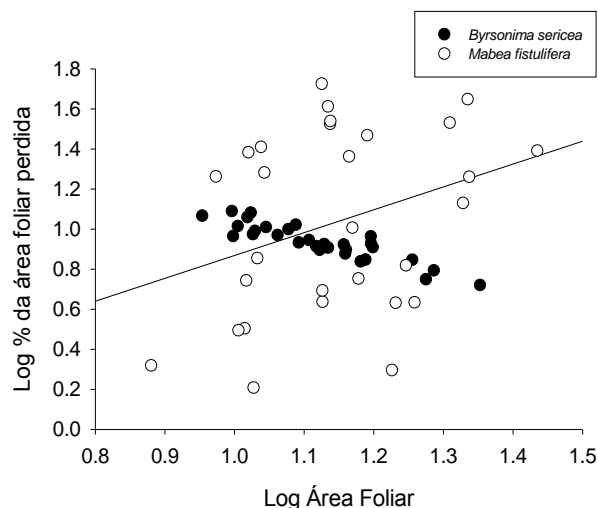


Figura 10: Análise de covariância para % da área foliar perdida e área foliar em *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*.

A MFE diminuiu significativamente com o aumento da concentração de nitrogênio foliar em *M. fistulifera* e não apresentou relação para as folhas de *B. sericea* (ANCOVA interação de fatores: $F_{1:58} = 30.35$, $p < 0.0001$, Figura 11a). Por outro lado, o efeito da concentração de nitrogênio foliar sobre a área foliar perdida não foi significativo para ambas as espécies (ANCOVA interação de fatores: $F_{1:58} = 0.74$, $p > 0.05$, Figura 11b).

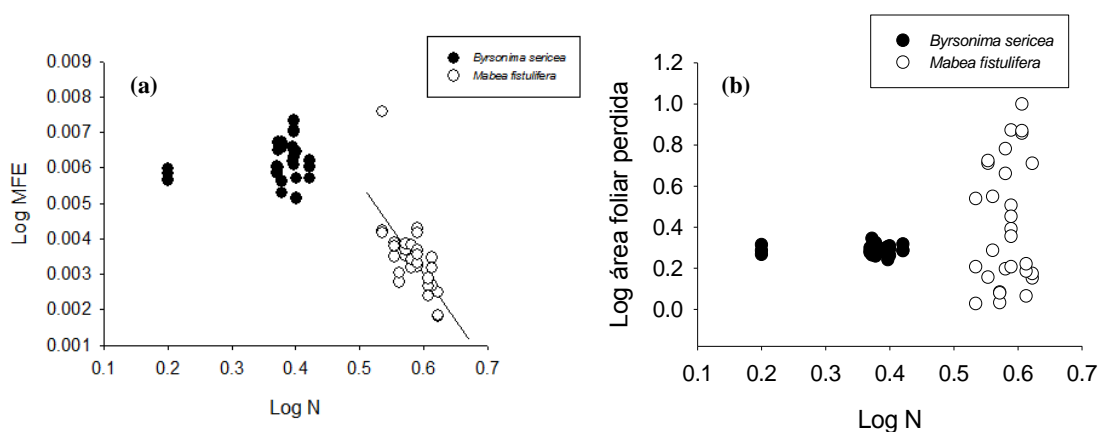


Figura 11: Análise de covariância para MFE (a) e área foliar perdida por herbivoria (b) para as concentrações de nitrogênio foliar em *Mabea fistulifera* e *Byrsonima sericea*.

Características das árvores e das UC's

Mabea fistulifera exibiu maior altura e também fuste mais alto com uma copa menos ramificada, comparando com *B. sericea*. Entretanto, o CAP e número de UC's na copa das árvores foram similares para ambas espécies. A arquitetura dos indivíduos de *B. sericea* de fuste baixo e com o triplo de ramificações é coerente com a estratégia dessa espécie no ambiente em que ocorre, para explorar a área por sobre o ambiente aquático. A interrupção do crescimento contínuo do fuste, dando lugar às muitas ramificações e UC's, permite que a copa se incline tornando a captura de luz mais efetiva. Por outro lado, *M. fistulifera* garante, com o crescimento contínuo do fuste, a ocupação do dossel, sem a necessidade de ramificar muito para construção da sua copa.

Como esperado para espécies pioneiras, *M. fistulifera* exibiu UC's com menor biomassa e maior comprimento, folhas com menor MFE, maior área média de folha herbivorada e maior disponibilidade de nitrogênio foliar, em relação à espécie persistente *B. sericea*. Essas características também são coerentes com o hábito de cada espécie e adequadas ao espaço que ocupam no ambiente. Como visto, as espécies pioneiras investem mais em crescimento e menos em MFE (Niklas et al. 2007). Esta é uma característica de plantas com crescimento rápido, conferindo vantagem durante o processo de crescimento em condições de maior produtividade (Wright et al. 2006). Por outro lado, *B. sericea* investiu em maior quantidade de biomassa nas UC's e nas folhas em detrimento do investimento em comprimento ou da área foliar. Essas características garantem suporte mecânico para expansão da sua copa por sobre a lagoa. Existem evidências que as folhas da copa inclinada de *B. sericea* apresentam menor condutância estomática (gs); maior rendimento quântico potencial (Fv/Fm) e folhas maiores e mais

espessas em relação as folhas de um estrato superior da mesma copa (S.P. Ribeiro, dados não publicados). Em função dessas características típicas de folhas de dossel e em concordância com os dados foliares aqui descritos, é possível afirmar que a inclinação dos galhos desta espécie sobre o lago resulta na continuidade do ambiente ecofisiológico do dossel nesta faixa ecotonal, condição atualmente sob investigação mais aprofundada.

A relação de C/N foliar é um importante parâmetro usado para descrever a característica funcional das plantas (Aerts & Chapin 2000, Coley et al. 1985). Altas taxas de C/N correspondem à plantas esclerófilas, aquelas de folhas mais duras, (Loveless 1962, Ribeiro & Fernandes 2000). Coley (1987) mostrou que espécies tolerantes à sombra (persistentes) exibem folhas mais duras e são pouco atacadas por insetos herbívoros, como também foi aqui encontrado para *B. sericea*, folhas com maior peso seco (dureza) e menores taxas de herbivoria. A autora sugere que embora a dureza confira um suporte estrutural para a folha, a maior pressão seletiva por folhas mais duras (e com isso esclerófilas) é a herbivoria.

Angulação versus alocação de biomassa

Osada (2011) mostrou que a angulação dos ramos é um determinante secundário no declínio da taxa de crescimento em altura das espécies decíduas e Osada (2006) mostrou que a estrutura do ramo é fortemente restringida pela altura na qual ramifica em *Rhus trichocarpa*. Entretanto, neste trabalho essa relação positiva entre altura de ramificação e angulação ocorre apenas para *M. fistulifera*. Como as medidas em *B. sericea* foram realizadas no "dossel dobrado" (S.P. Ribeiro, em preparação), sugere-se que a altura de ramificação entre as UC's coletadas não tenha variado a ponto de

influenciar na angulação, não sendo encontrada essa relação de angulação *versus* altura para esse hábito inclinado.

Embora a literatura tenha demonstrado fortes influências da altura nas características dos galhos, neste trabalho o grau de angulação da UC não influenciou os padrões de alocação de biomassa na relação galho-folha, mesmo tendo apresentado relação positiva apenas com o comprimento da UC em *M. fistulifera*. Portanto, esses resultados não corroboram a primeira hipótese de que uma maior concentração de massa será alocada para os galhos da UC em função do estresse mecânico causado pela angulação. Por outro lado, há evidências de que a angulação seja também uma variável resposta da altura em que a UC ramifica, a fim de minimizar o estresse mecânico e hidráulico consequentes do crescimento da planta. Com isso, a angulação sofre influência ao invés de exercer influência na alocação da biomassa e, independente do grau de angulação o padrão da proporção de biomassa alocada para folhas em relação aos galhos é similar para as duas histórias de vida.

Características foliares versus herbivoria

Muitos trabalhos já mostraram que as características do galho afetam as características foliares e os processos de alocação de biomassa (Jarčuška & Milla 2012; Kleiman & Aarssen 2007, Xiang et al. 2009). Assim como tamanho dos galhos, massa do galho e intensidade de folhas/massa do galho, a angulação também influi sobre a alocação de biomassa para as folhas em *M. fistulifera*; o que corrobora a primeira parte da segunda hipótese deste trabalho, onde o *trade-off* da alocação entre galho e folhas iria alterar as características foliares. Wright et al. (2006) encontrou que a AFE aumenta com o tamanho da folha e tende a se associar com galhos mais finos. Neste trabalho, encontramos resultado similar para *M. fistulifera*. Ou seja, UC's de *M. fistulifera* que

ramificam em uma altura mais baixa na copa tendem a exibir ângulos mais abertos, são mais compridas e mais finas. Essas UC's exibem folhas maiores em detrimento da MFE e com maior disponibilidade de nitrogênio foliar, como descrito no trabalho de Wright et al. (2004). Estas são as folhas que sofrem maior herbivoria. Tais características exibidas por *M. fistulifera* são típicas de árvores em ambientes sombreados, o que talvez seja o caso das UC's de angulação mais abertas.

Por outro lado, *B. sericea* também apresentou características coerentes para o hábito que exibe e o habitat que ocupa nas bordas da lagoa com a continuidade das características do dossel superior até as folhagens baixas, próximas da água. O habitat que ocupa e a forma em que estrutura sua copa inclinada exige um maior incremento de biomassa como suporte estrutural tanto nos galhos como para as folhas, garantindo a ocupação do espaço. A angulação nesse cenário não causa tanta influência, uma vez que não são apenas as UC's que se dobram, mas toda a copa está dobrada (Figura 12).



Figura 12: Copa inclinada de *Byrsonima sericea* por sobre a Lagoa Dom Helvécio no Parque Estadual do Rio Doce (PERD/MG) - Foto: S.P. Ribeiro, arte: B.C. Barbosa.

Folhas com valores altos para MFE, tendem a ser folhas com um tempo de vida muito longo, inclusive, o alto investimento em biomassa foliar assegura um tempo de vida mais longo (Reich et al. 1999). Por outro lado, as espécies que apresentam folhas com baixa MFE conseguem uma melhor taxa potencial de retorno por grama investido na folha, ou seja, o potencial fotossintético é alto por área de captura de luz (Westoby 1998; Westoby et al. 2000). Essas características também são coerentes com os resultados encontrados para as histórias de vida estudadas. *Mabea fistulifera* por exemplo, perde folhas no processo de construção da sua copa (Barbosa 2011), sendo interessante produzir folhas de alto potencial fotossintético para garantir seu rápido crescimento. Por outro lado, *B. sericea* investe mais no suporte estrutural da folha, através do investimento em biomassa, garantindo sua permanência e função por longos períodos no ambiente. Segundo Coley et al. (1985), quando o recurso à essas árvores não é um fator limitante, a ciclagem de folhas dentro da copa de espécies pioneiras é grande e o investimento estrutural nas folhas é portanto, menor. Com isso, essas folhas são mais herbivoradas. Ou seja, o custo de produção dessas folhas é baixo, comparado com o custo de produção das folhas de espécies persistentes, como *B. sericeae*, que sendo mais estruturadas são menos herbivoradas.

Em suma, os resultados permitem concluir que a relação do custo-benefício de baixo investimento em biomassa foliar em ramos de maiores angulações é refletida portanto, na maior herbivoria encontrada nas folhas menos esclerófilas de *M. fistulifera*. Por outro lado, *B. sericea* não respondeu aos pressupostos da relação de custo benefício. Isso se deve à inclinação total da sua copa, que exibiu altos valores de massa seca tanto para seus galhos e folhas. Ou seja, a demanda por biomassa para galhos e folhas em uma copa inclinada independe da angulação dos ramos dentro da copa, pois todas as estruturas precisam suportar o estresse mecânico causado pela inclinação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts R. & Chapin III F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30:1-67.
- Aiba S.I. & Kohyama T. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology*, 85: 611-624.
- Araújo A.P.A., Paula J.D., Carneiro M.A.A. & Schoereder J.H. 2006. Effects of host plant architecture on colonization by galling insects. *Austral Ecology*, 31: 342-348.
- Assumpção C.T. 1981. *Cebus apella* and *Brachyteles arachnoides*(Cebidae) as potential pollinators of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). *Journal of Mammalogy*, 62: 386-388.
- Barbosa B.C. 2011. Plasticidade na arquitetura de indivíduos de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae) em ambientes de borda e interior de uma floresta semidecidual. Monografia de conclusão de curso, Universidade Federal de Ouro Preto. 55p.
- Barthélémy D. & Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, 99: 375-407.
- Bell A.D., Bell A. & Dines T.D. 1999. Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66: 481-499.
- Campos R.I., Soares J.P., Martins R.P. & Ribeiro S.P. 2006a. Effect of habitat structure on ant assemblages associated to two pioneer tree species (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 47: 722-723.
- Campos R.I., Vasconcelos H.L., Ribeiro S.P., Neves F.S. & Soares J.P. 2006b. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography*, 29: 442-450.
- Coley P.D. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist*, 106: 251-263.
- Coley P.D., Bryant J.P., Chapin III F.S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science*, 230: 895-899.
- Cordeiro, I.; Secco, R.; Melo, A.L.d.; Sales, M.F.d.; Silva, M.J.da; Oliveira, L.S.D.d.; Souza, S.M.A. *Mabea* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do

Rio de Janeiro. Disponível em:

<<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB22717>>. Acesso em: 22 Nov. 2013.

- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., Ter Steege H., Morgan H.D., Van Der Heijden M.G.A., Pausas, J.G. and Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335–380.
- Ferrari S.F. & Strier K.B. 1992. Exploitation of *Mabea fistulifera* nectar by marmosets (*Callithrix flaviceps*) and muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 8: 225-239.
- Halle´ F., Oldeman R.A.A. & Tomlinson P.B. 1978. *Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Hannunen S. 2002. Vegetation architecture and redistribution of insects moving on plant surface. *Ecological Modelling*, 155: 149-157.
- Honda H. 1978. Tree branch angle: maximizing effective leaf area. *Science*, 199: 888-889.
- Ishii H. & Asano S. 2010. The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecological Research*, 25: 715-722.
- Jarčuška B. & Milla R. 2012. Shoot-level biomass allocation is affected by shoot type in *Fagus sylvatica*. *Journal of Plant Ecology*, 5: 422-428.
- King D.A. 2003. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Functional Ecology*, 17: 482-488.
- Kitajima K, Mulkey S.S. & Wright J. 2005. Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. *Annals of Botany*, 95: 535-547.
- Kleiman D. & Aarssen L.W. 2007. The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, 95: 376-382.
- Lara D.P., Oliveira L.A., Azevedo I.F.P., Xavier M.F., Silveira F.A.O., Carneiro M.A.A. & Fernandes G.W. 2008. Relationship between host plant architecture and gall abundance and survival. *Revista Brasileira de Entomologia*, 52: 78-81.
- Lawton J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 28: 23-39.

- Leal Filho N. & Borges E.E.L. 1992. Influência da temperatura e da luz na germinação de sementes de canudo de pito (*Mabea fistulifera* Mart.). *Revista Brasileira de Sementes*, 14: 57-60.
- Lorenzi H. 2000. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP.
- Loveless A.R. 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. *Annals of Botany*, 26: 551-561.
- Mori A. & Niinemets U. 2010. Plant responses to heterogeneous environments: scaling from shoot modules and whole-plant functions to ecosystem processes. *Ecological Research*, 25: 691-692.
- Nicotra A.B., Chazdon R.L. & Iriarte S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80: 1908-1926.
- Niklas K.J., Cobb E.D., Niinemets U., Reich P.B., Sellin A., Shipley B. & Wright I.J. 2007. "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 8891-8896.
- O'Brien S.T., Hubbell S.P., Spiro P., Condit R. & Foster R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology*, 76: 1926-1939.
- Olmos F. & Boulhosa R.L.P. 2000. A meeting of opportunists: birds and others visitors of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) inflorescences. *Ararajuba*, 8: 93-98.
- Osada N. 2006. Crown development in a pioneer tree, *Rhus trichocarpa*, in relation to the structure and growth of individual branches. *New Phytologist*, 172: 667-678.
- Osada N. 2011. Height-dependent changes in shoot structure and tree allometry in relation to maximum height in four deciduous tree species. *Functional Ecology*, 25: 777-786.
- Osada N., Takeda H., Furukawa A. & Awang M. 2002. Changes in shoot allometry with increasing tree height in a tropical canopy species, *Elateriospermum tapos*. *Tree Physiology*, 22: 625-632.
- Osada N., Tateno R., Hyodo F. & Takeda H. 2004. Changes in crown architecture with tree height in two deciduous tree species: developmental constraints or plastic response to the competition for light?. *Forest Ecology and Management*, 188: 337-347.

- Passos F.C. & Kim A.C. 1999. Nectar feeding on *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae) by black lion tamarins, *Leontopithecus chrysopygus* Mikan, (Callitrichidae), during the dry season in southeastern Brazil. *Mammalia*, 63: 519-521.
- Pearcy R.W. & Yang W. 1998. The functional morphology of light capture and carbon gain in the Redwood forest understorey plant *Adenocaulon bicolor* Hook. *Functional Ecology*, 12: 543-552.
- Pearcy R.W., Valladares F., Wright S.J. & Lasso E. 2004. A functional analysis of the crown architecture of tropical forest *Psychotria* species: Do species vary in light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth? *Oecologia*, 139: 163–167.
- Poorter L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*, 15: 113-123.
- Reich P.B., Ellsworth D.S., Walter M.B., Vose J.M., Gresham C., Volin J.C. & Bowman W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80: 1955-1969.
- Ribeiro S.P. & Basset Y. 2007. Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: the importance of leaf sclerophylly. *Ecography*, 30: 663-672.
- Ribeiro S.P. & Fernandes G.W. 2000. Interações entre insetos e plantas no cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. *Oecologia Brasiliensis*, 3: 299-320.
- Ribeiro S.P., Pimenta H.R. & Fernandes G.W. 1994. Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica*, 26: 302-307.
- Ribeiro S.P., Silva Jr. M.B., Tagliati, M.C. & Chavana-Bryant, C. 2011. Vegetation traits and herbivory distribution in an Australian subtropical forest. *Memoirs of the Queensland Museum*, 50: 481-493.
- Ribeiro S.P., Soares J.P., Campos R.I. & Martins R.P. 2008. Insect herbivores species associated to pioneer tree species: contrasting within forest and ecotone canopy habitats. *Revista Brasileira de Zoociências*, 10: 141-152.
- Richards P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*. 2nd ed. Cambridge University Press. Cambridge.
- Sacramento A.C., Zickel C.S. & Almeida Jr. E.B. 2007. Aspectos florísticos da vegetação de restinga no litoral de Pernambuco. *Revista Árvore*, 31: 1121-1130.

- Sanches M.C., Ribeiro S.P., Dalvi V.C., Barbosa M., Sousa H.C. & Lemos-Filho J.P. 2010. Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae): comparing saplings and emergent trees. *Trees*, 24: 79-88.
- Schuldt A., Bruelheide H., Durka W., Eichenberg D., Fischer M, Kröber W., Härdtle W., Ma K., Michalski S.G., Palm W., Schmid B., Welk E., Zhou H. & Assmann T. 2012. Plant traits affecting herbivory on tree recruits in highly diverse subtropical forests. *Ecology Letters*, 15: 732-739.
- Silva L.V.C. 2001. Diagnóstico da cobertura vegetal. Contribuição ao Plano de Manejo do Parque Estadual do Rio Doce. Projeto Doces Matas. Relatório Técnico.
- Soares J.P. 2002. Estudo da relação entre as características abióticas e bióticas na compartimentação de comunidades ecológicas do Parque Estadual do Rio Doce/MG com base na geomorfologia e na relação inseto-planta. 2006. Dissertação (Mestrado em Recursos Naturais e Evolução Crustal). Universidade Federal de Ouro Preto.
- Sterck F.J. & Bongers F. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology*, 89: 1-13.
- Sussex I.M. & Kerk N.M. 2001. The evolution of plant architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 4: 33-37.
- Teixeira L.A.G. & Machado I.C. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 14: 347-357.
- Valladares F. & Niinemets U. The architecture of plant crown: from design rules to light capture and performance. pp 101-149. In: Pugnaire, F. & Valladares, F. (eds.) 2007. *Functional Plant Ecology*. CRC Press, New York.
- Valladares F., Skillman J.B. & Percy R.W. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany*, 89: 1275-1284.
- Vieira M.F. & Carvalho-Okano, R.M. 1996. Pollination biology of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) in southeastern Brazil. *Biotropica*, 28: 61-68.
- Vieira M.F., Carvalho-Okano R.M. & Sazima M. 1991. The common opossum, *Didelphis marsupialis*, as a pollinator of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). *Ciência e Cultura*, 43 :390-393.

- Vieira, M.F., Mattos G.T. & Carvalho-Okano R.M. 1992. *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) na alimentação de aves na região de Viçosa, Minas Gerais, Brasil. *Iheringia*, 73: 65-68.
- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6: 207-215.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199: 213–227
- Westoby M., Warton D.& Reich P.B. 2000 The time value of leaf area. *The American Naturalist*, 155: 649–656.
- Wright I.J., Falster D.S., Pickup M. & Westoby M. 2006. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum*, 127: 445-456.
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin F.S., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M-L, Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E. & Villar R. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827
- Xiang S., Wu N. & Sun S. 2009. Within-twig biomass allocation in subtropical evergreen broad-leaved species along an altitudinal gradient: allometric scaling analysis. *Trees*, 23: 637-647.
- Yamada T., Yamakura T. & Lee H.S. 2000. Architectural and allometric differences among *Scaphium* species are related to microhabitat preferences. *Functional Ecology*, 14: 731-737.