

A teoria da escala metabólica em plantas

Metabolic Scaling Theory - WBE (West, Brown & Enquist)

Luciana F. Alves

Novembro/2011

TEORIA DA ESCALA METABÓLICA

PRINCÍPIOS BÁSICOS

A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology

Geoffrey B. West, James H. Brown,* Brian J. Enquist

Science **276**, 122 (1997)

- Tamanho (massa, tamanho do corpo) afetaria todas as características estruturais, funcionais e ecológicas dos organismos
- taxa metabólica: taxa em que os organismos capturam, transformam e gastam energia [desde o metabolismo celular, sistema respiratório e circulatório de mamíferos, até o sistema vascular de plantas]
- Essa lei da escala, segundo WBE, seria praticamente universal e teria origem nos princípios geométricos e hidrodinâmicos comuns que governam o transporte de materiais para dar suporte ao metabolismo celular

TEORIA DA ESCALA METABÓLICA EM PLANTAS

A general model for the structure and allometry of plant vascular systems

Nature **400**, 664(1999)

Geoffrey B. West^{*,†}, James H. Brown^{†,‡} & Brian J. Enquist^{†,‡}

- Restrições biomecânicas nas plantas (hidrodinâmicas, geometria de ramos e sustentação) seriam mais importantes do que a capacidade de captar recursos (competição) e particionar esses recursos para as funções de manutenção, crescimento e reprodução
- relações dependentes de tamanho governariam a produtividade, estrutura, uso de recursos e a dinâmica de populações e comunidade de plantas

Table 1 Predicted values of scaling exponents for physiological and anatomical variables of plant vascular systems.

Variable	Plant mass		Branch radius		
	Exponent predicted	Symbol	Symbol	Exponent	
				Predicted	Observed
Number of leaves	$\frac{2}{3}$ (0.75)	n_0^L	n_k^L	2 (2.00)	2.007 (ref. 12)
Number of branches	$\frac{2}{3}$ (0.75)	N_0	N_k	-2 (-2.00)	-2.00 (ref. 6)
Number of tubes	$\frac{2}{3}$ (0.75)	n_0	n_k	2 (2.00)	n.d.
Branch length	$\frac{1}{4}$ (0.25)	l_0	l_k	$\frac{2}{3}$ (0.67)	0.652 (ref. 6)
Branch radius	$\frac{1}{3}$ (0.375)	r_0			
Area of conductive tissue	$\frac{7}{8}$ (0.875)	A_0^{CT}	A_k^{CT}	$\frac{7}{8}$ (2.33)	2.13 (ref. 8)
Tube radius	$\frac{1}{16}$ (0.0625)	a_0	a_k	$\frac{1}{8}$ (0.167)	n.d.
Conductivity	1 (1.00)	K_0	K_k	$\frac{8}{3}$ (2.67)	2.63 (ref. 12)
Leaf-specific conductivity	$\frac{1}{4}$ (0.25)	L_0	L_k	$\frac{2}{3}$ (0.67)	0.727 (ref. 17)
Fluid flow rate			$\dot{Q}_k$	2 (2.00)	n.d.
Metabolic rate	$\frac{1}{4}$ (0.75)	$\dot{Q}_0$			
Pressure gradient	$-\frac{1}{4}$ (-0.25)	$\Delta P_0/l_0$	$\Delta P_k/l_k$	$-\frac{2}{3}$ (-0.67)	n.d.
Fluid velocity	$-\frac{1}{8}$ (-0.125)	u_0	u_k	$-\frac{1}{3}$ (-0.33)	n.d.
Branch resistance	$-\frac{3}{4}$ (-0.75)	Z_0	Z_k	$-\frac{1}{3}$ (-0.33)	n.d.
Tree height	$\frac{1}{4}$ (0.25)	h			
Reproductive biomass	$\frac{2}{3}$ (0.75)				
Total fluid volume	$\frac{20}{24}$ (1.0415)				

Values are given as a function of total plant mass, M , and branch radius, r_k . For the latter case, predictions are compared with measured values in the last column. References cited do not quote confidence levels, except for branch length, where they are given as ± 0.036 . Because botanists rarely report allometric scaling with mass, no values for observed exponents are quoted. n.d., no data available.

**Allometric scaling of
plant energetics
and population density**

Brian J. Enquist*, James H. Brown* & Geoffrey B. West†

Nature 396, 163 (1998)

**Allometric scaling of production
and life-history variation
in vascular plants**

Brian J. Enquist*†, Geoffrey B. West†‡, Eric L. Charnov§
& James H. Brown§†

Nature 401, 907 (1999)

**Invariant scaling relations across
tree-dominated communities**

Brian J. Enquist* & Karl J. Niklas†

Nature 410, 655 (2001)

TEORIA DA ESCALA METABÓLICA EM PLANTAS

- A teoria assume que processos biomecânicos regulam o número de árvores de diferentes tamanhos em uma determinada área de floresta
- Enquist e colaboradores propuseram que florestas naturais possuiriam distribuições de tamanho (size-density distributions - SDDs) de formato não-variável

$$N \sim M^{-3/4} \sim D^{-2}$$

$$M_{\text{foliar}} \sim M^{3/4}$$

$$D \sim M^{3/8}$$

$$\text{Fotossíntese bruta (tx metabólica, uso de recursos)} \sim M^{3/4}$$

PROBLEMAS COM A TEORIA DA ESCALA METABÓLICA EM PLANTAS

- A teoria faz previsões e suposições que não são necessariamente verdadeiras em florestas naturais com árvores de diferentes idades (mixed-aged forests)

[Coomes 2006]

Todas as folhas no dossel de uma floresta possuem a mesma tx fotossintética

Todos os indivíduos recebem (e utilizam) a mesma quantidade de energia

- Derivaram a teoria a partir de trabalhos anteriores realizados em florestas com árvores de mesma idade (even-aged forests) sob desbaste (self-thinning)
 - Não levaram em consideração influencia da competição assimétrica por luz, a disponibilidade de nutrientes e a perturbação
- A partição de energia é improvável
- Estudos subsequentes não encontraram o mesmo ajuste, principalmente para FTs

DESAFIANDO A TEORIA

Ecology Letters, (2003) 6: 980–989

doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00520.x

Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships

Coomes et al. 2003

1. SDD descreve a estrutura da floresta em um ponto no tempo
 2. Mas resulta de processos dinâmicos de recrutamento, mortalidade e crescimento
 3. Processos constantes no tempo – tamanho populacional estável – steady-state
 4. Estudos anteriores – função exponencial negativa
- dados de florestas temperadas da Nova Zelândia e dados de FTs de Gentry, mostraram que nenhuma função descreveu acuradamente a SDD

Melhor ajuste:

Para árvores pequenas – função de escala (mas diferente de -2)

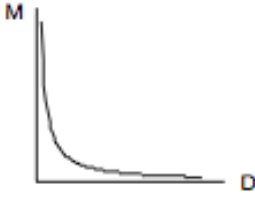
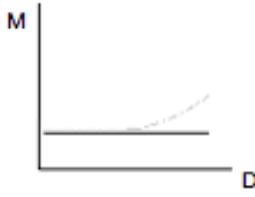
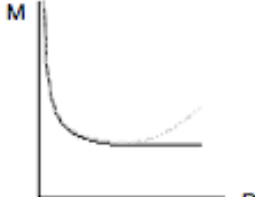
Para árvores grandes – exponencial negativa

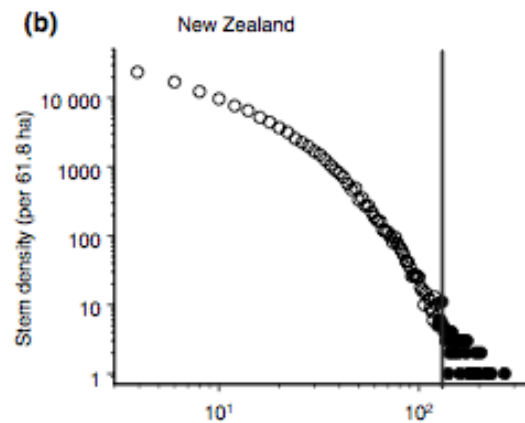
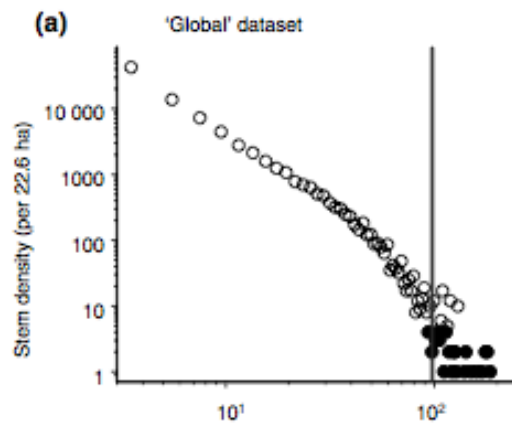
Quais processos gerariam estes padrões distintos par árvores pequenas e grandes:

1. Competição por luz

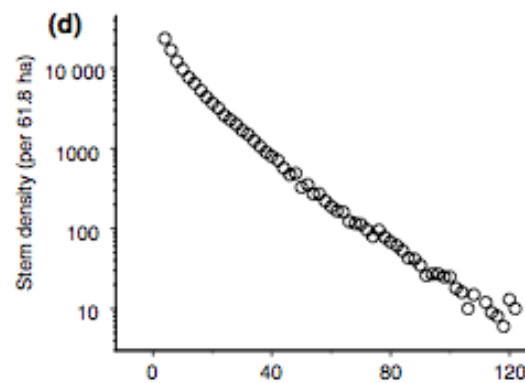
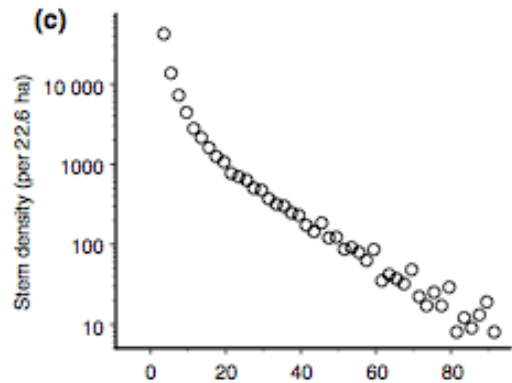
2. Perturbações naturais

Table 1 Hypothesized effects of competition and exogenous disturbance on size-specific mortality rates and stem size-density distributions

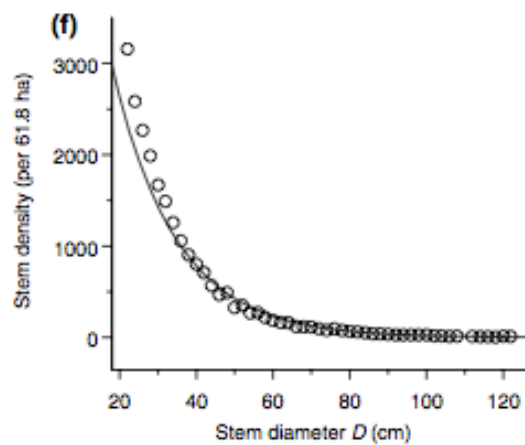
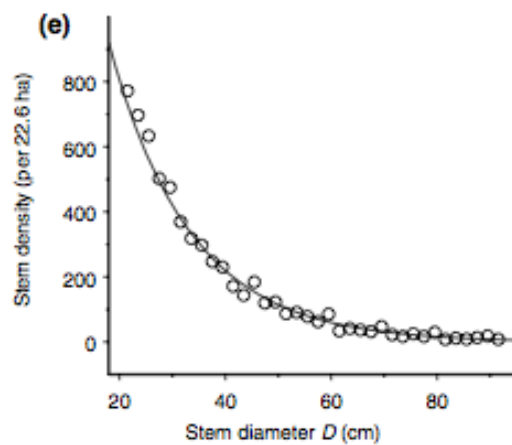
Process	Size-specific mortality pattern	Shape of size-density distribution
(a) Competition	Mortality rate highest for small stems and declining progressively with stem size	 Scaling function. Linear on log-log axes
(b) Exogenous disturbance	Constant rate of mortality with size (black), or increasing for the largest stems (grey)	 Negative exponential function. Linear on linear-log axes
(c) Competition and exogenous disturbance	Small diameters: as for competition. Intermediate-large diameters: as for exogenous disturbance	 Downward curving at large dbh on log-log scale. Upward curving at small dbh on linear-log scale



Log-log
 Função de escala: linha reta,
 inclinação de -2



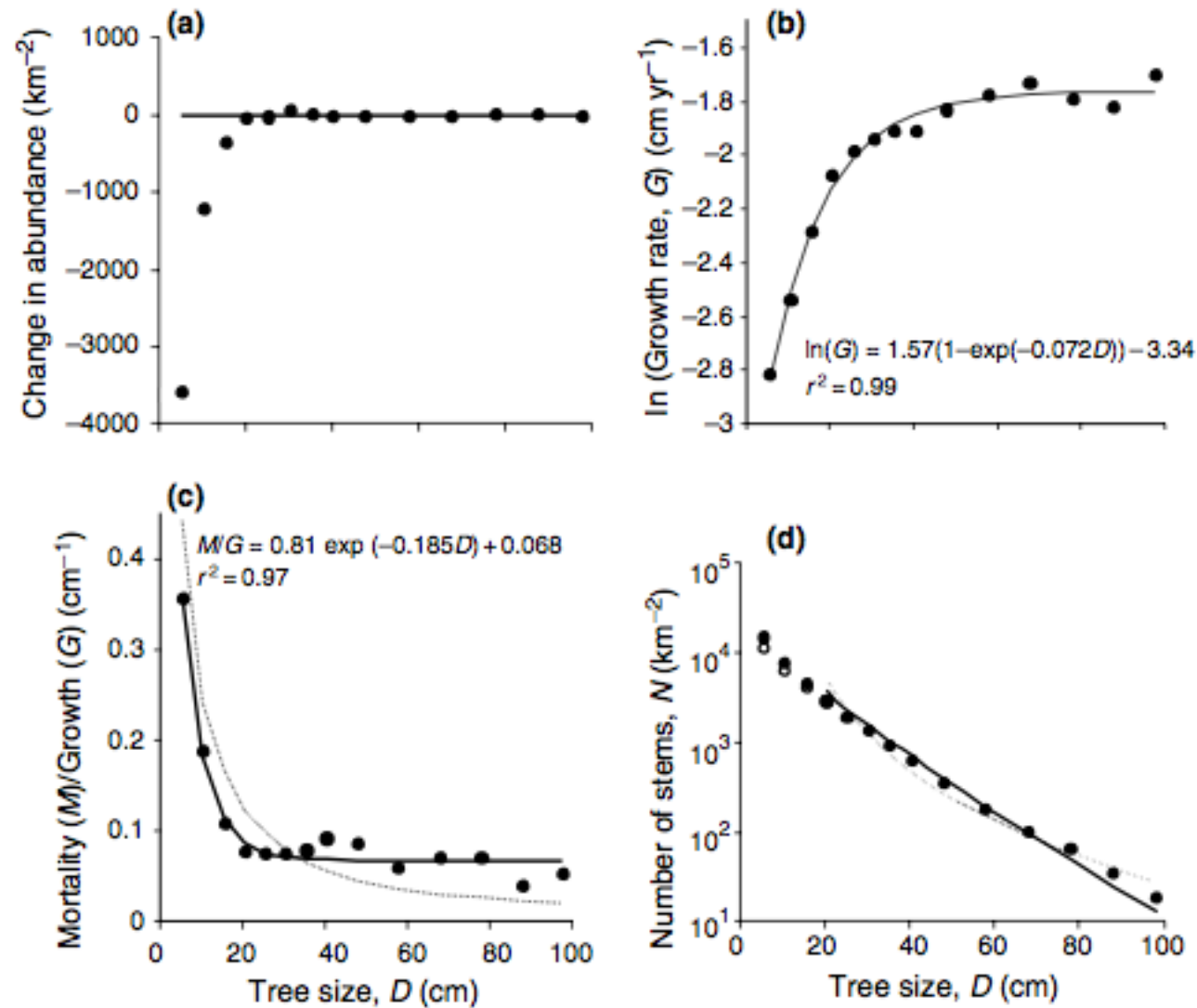
Log-linear
 Função exponencial negativa: linha
 reta



Árvores grandes
 Curva exponencial negativa

Fig. 1 Coomes et al 2003

Florestas da Nova Zelândia – dinâmica 8-29 anos



Linha pontilhada (c) seria a função de escala -2 para SDD

Fig. 2, Coomes et al 2003

ALTERNATIVA: TEORIA DEMOGRÁFICA

Coomes et al 2003, Kohyama et al 2003

Ecology Letters, (2006) 9: 589–602

doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00915.x

Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models

Ecology Letters, (2006) 9: 575–588

doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00904.x

Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests

Muller-Laundau et al 2006

- A teoria da escala metabólica prevê que a abundancia de árvores em floresta vai variar em função do D^{-2}
- A teoria demográfica explica a abundancia das árvores em termos de escala de mortalidade e crescimento

Previsões

Teoria da escala metabólica

Em comunidades de plantas (equilíbrio):

- biomass $M \sim M^{-3/4}$
- $N \sim D^{-2}$
- $G(D) \sim D^{1/3}$

Teoria demográfica

- Exponencial: tx de crescimento e mortalidade constante com tamanho
- Potencial: crescimento e mortalidade funções escalares do diâmetro, e a mortalidade é proporcional a tx relativa de crescimento
- Weilbull: crescimento função escalar do diâmetro e a mortalidade é constante
- Quasi-Weilbull: crescimento e mortalidade funções escalares do diâmetro

Muller-Laundau et al 2006

- Testou as teorias para 14 florestas (> 2 mi arvores)
- SDDs são mais próximas as previsões da teoria demográfica
- Variações entre as florestas (SDDs) são parcialmente explicadas pelas variações entre os locais nas taxas de crescimento e mortalidade

Muller-Landau et al 2006: os expoentes para $G(D)$ diferiram de previsto pela teoria na maioria locais avaliados e variaram muito entre os locais

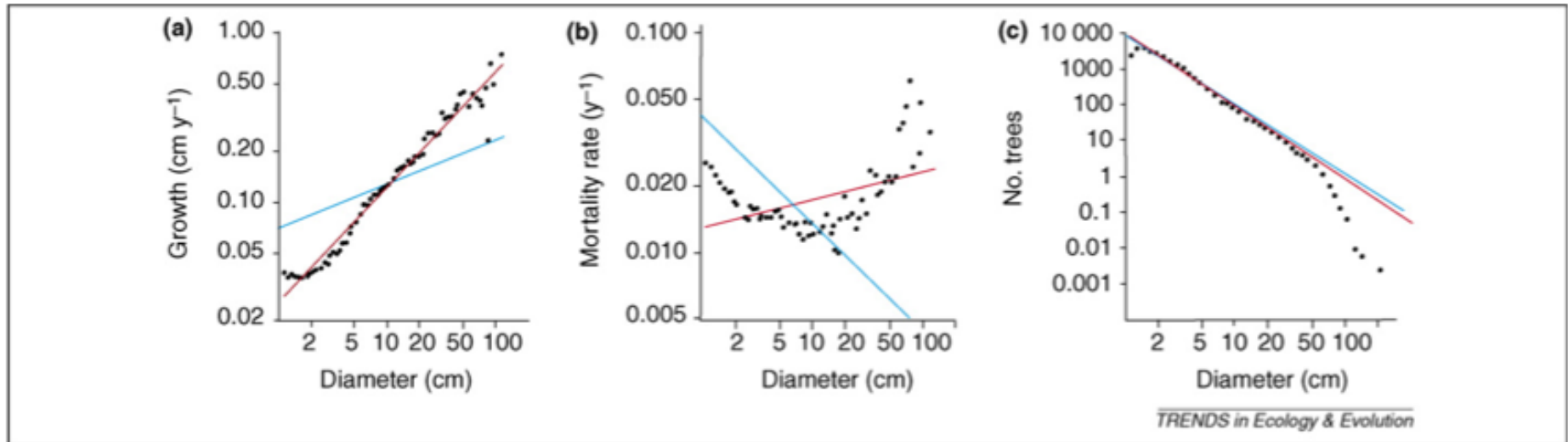
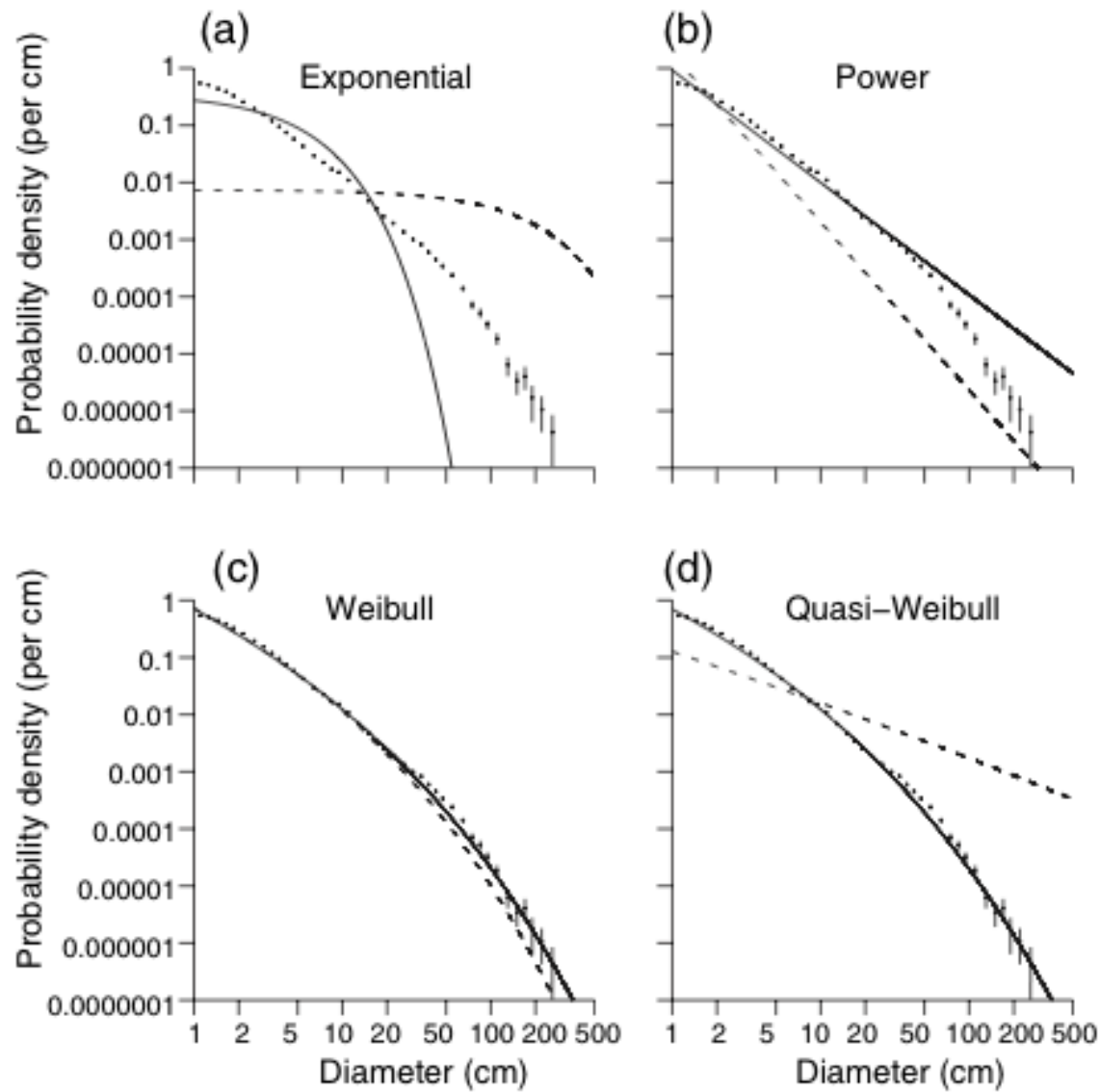


Figure 1. The scaling of growth (a), mortality (b) and stem density (c) with stem diameter, determined for 171 000 trees within 25 ha of tropical rain forest in Sri Lanka. All axes are on the log scale. Power functions fitted to the growth and mortality data (in red) deviated substantially from those predicted by WBE theory (in blue), whereas the function fitted to the stem density data was similar to the theoretical curve, but had fewer large trees than predicted.

Fig 1 Coomes 2006

- SDD de uma floresta é uma propriedade que emerge da demografia
- Sistema em equilíbrio dinâmico = SDD poderia ser estimada a partir curvas de $G(D)$ e $M(D)$ dependentes de tamanho
- Usando dados demográficos observados - SDD estimada se ajustou as distribuições observadas na maioria das FTs
- A forma da SDD mais comum foram as distr. quasi-Weibull e Weibull

SDD – BCI (1990)



- Barras verticais – observado
- Linha solida: ajuste (verossimilhanca)
- Pontilhado: previsto teoria demografica

Fig. 2 Muller-Laundau et al 2006

MAIS DADOS EMPÍRICOS – COMO A TEORIA NÃO SE SUSTENTA

Enquist et al 2009 (PNAS 106: 7046) – extensão da teoria e resposta as críticas

- Admitem que as suposições iniciais foram muito simplistas, mas não admitem que a teoria demográfica representa uma melhor alternativa
- A critica principal é que a teoria demográfica usa crescimento dependente de tamanho e mortalidade como parâmetros de entrada para gerar as distribuições de tamanho (mas elas se ajustaram ao observado)
- Acreditam que a teoria demográfica é complementar a teoria da escala metabólica
- Russo et al 2007
- Coomes & Allen (2009)
- Stark et al (2011)
- Coomes et al (2011) – incorporando modelos hierárquicos de crescimento e a competição por luz

Bibliografia Recomendada

Seminal papers

- West, G.B., Brown, J.H. & Enquist, B.J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276:122–126
- Enquist, B.J. et al. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395:163–165
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L. & Brown, J.H. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401:907–911
- West et al. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 395:664–667
- **Enquist, B.J. & Niklas, K.J. 2001. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature* 410:655–660**
- Enquist, B.J. & Niklas, K.J. 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science* 295:1517–1520
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771– 1789
- West et al. 2009. A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *PNAS* 106:7040-7045
- **Enquist et al 2009. Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *PNAS* 106: 7046–7051**

Bibliografia Recomendada

Challenging the WBE theory

- **Coomes et al 2003. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. Ecol. Lett. 6, 980–989**
- **Coomes 2006. Challenges to the generality of WBE theory. TREE 21:593-596.**
- Muller-Landau et al. 2006a. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. Ecol. Lett. 9, 575–588.
- **Muller-Landau et al. 2006b. Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models. Ecol. Lett. 9, 589–602**
- Russo et al. 2007. Growth-size scaling relationships of woody plant species differ from predictions of the Metabolic Ecology Model. Ecology Letters, 10, 889–901.
- Coomes & Allen 2009. Testing the Metabolic Scaling Theory of tree growth. Journal of Ecology 97:1369–1373
- Stark et al 2011. Response to Coomes & Allen (2009) 'Testing the metabolic scaling theory of tree growth. Journal of Ecology 99:741–747.
- **Coomes et al 2011. Moving on from Metabolic Scaling Theory: hierarchical models of tree growth and asymmetric competition for light. Journal of Ecology 99:748–756**

Exercício

As distribuições de tamanho de uma floresta Atlântica de terras baixas e das espécies mais abundantes se ajustam ao modelo previsto pela teoria da escala metabólica?

Exercício

- Ajustar modelos de distribuição de tamanho
- Comparar diferentes modelos usando Akaike's information criterion, AICc
[o melhor ajuste de modelo tem o menor valor de AICc]
- Modelos (Coomes et al. 2003):
 1. Função de escala ($\log N = a \log D + c$)
 2. Função de escala com um termo quadrático ($\log N = a \log D + b \log D^2 + c$)
 3. Exponencial negativa ($\log N = a D + c$)
 4. Exponencial negativa com um termo quadrático ($\log N = a D + b D^2 + c$)

onde: N é a densidade de ind. em uma classe de diâmetro D (midpoint); Log base 10

Avaliar se a SDD será melhor ajustada por uma função de escala ou uma exponencial negativa, ou se a SDD se desvia de uma dessas funções com a adição de um termo quadrático (melhor ajuste?)

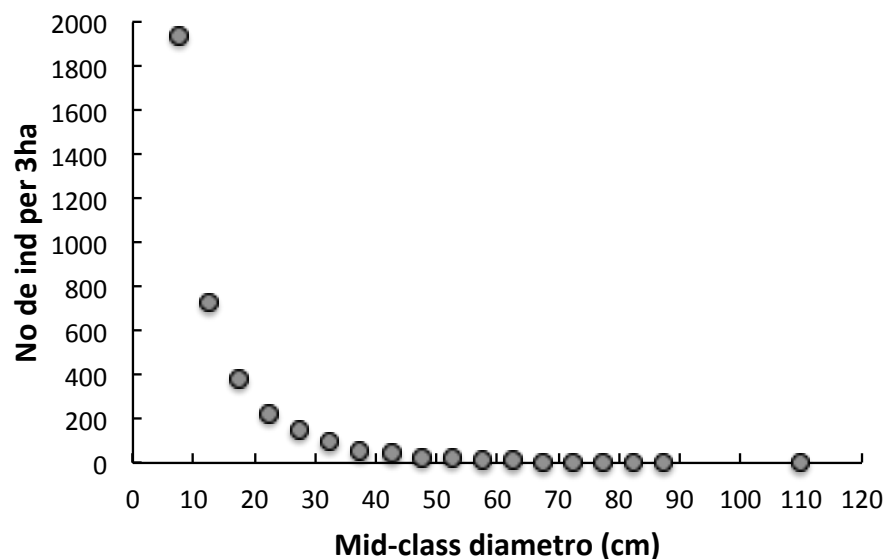
Projeto Temático

Gradiente Funcional

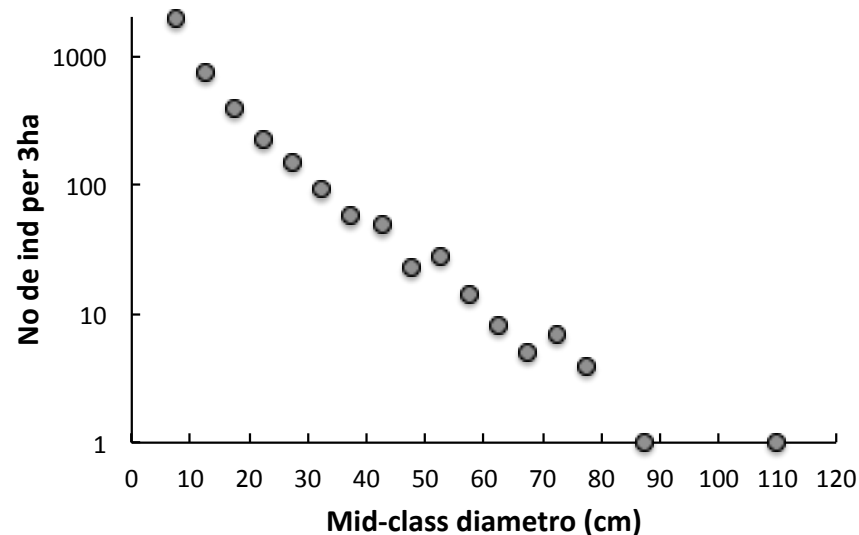


- Floresta tropical de terras baixas (Floresta Atlântica, Ubatuba, SP)
- 4 parcelas de 1ha; todos os troncos acima de 4.8cm dap
- 237 espécies identificadas de palmeiras e árvores em 3 hectares (B, D, E)
- total de 3715 ind vivos no 1o censo (2006) = 1238 ind.ha-1

Floresta de terras baixas



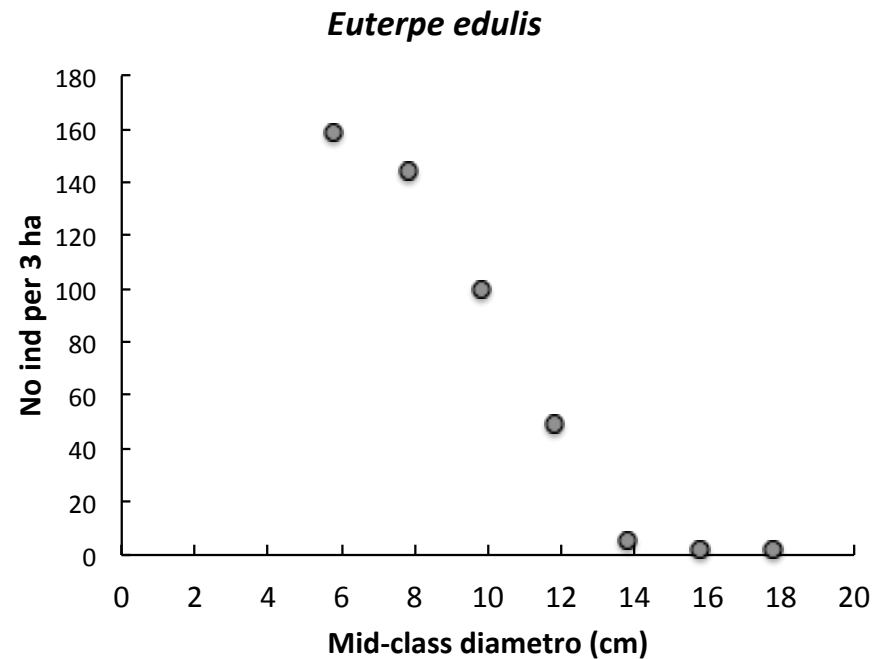
Floresta de terras baixas



Euterpe edulis (Arecaceae)



- Uma das espécies mais abundantes da Mata Atlântica
- Amplitude de diâmetro nos 3 hectares: 4.8 – 17.6 cm
- $N = 462 \text{ ind}/3 \text{ ha}$ (154 ind.ha^{-1})

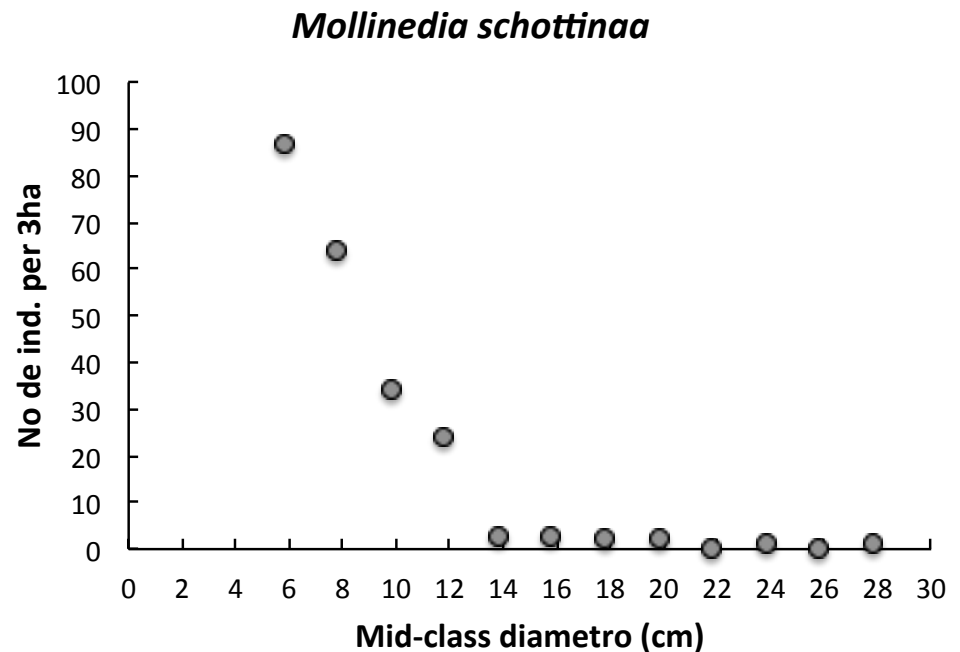


Mollinedia schottiana (Monimiaceae)



Source: Flora Digital (UFRGS)

- Espécie bastante abundante no subosque
- Amplitude de diâmetro nos 3 hectares: 4.8 – 28.2 cm
- N = 221 ind/3ha (73.6 ind.ha⁻¹)

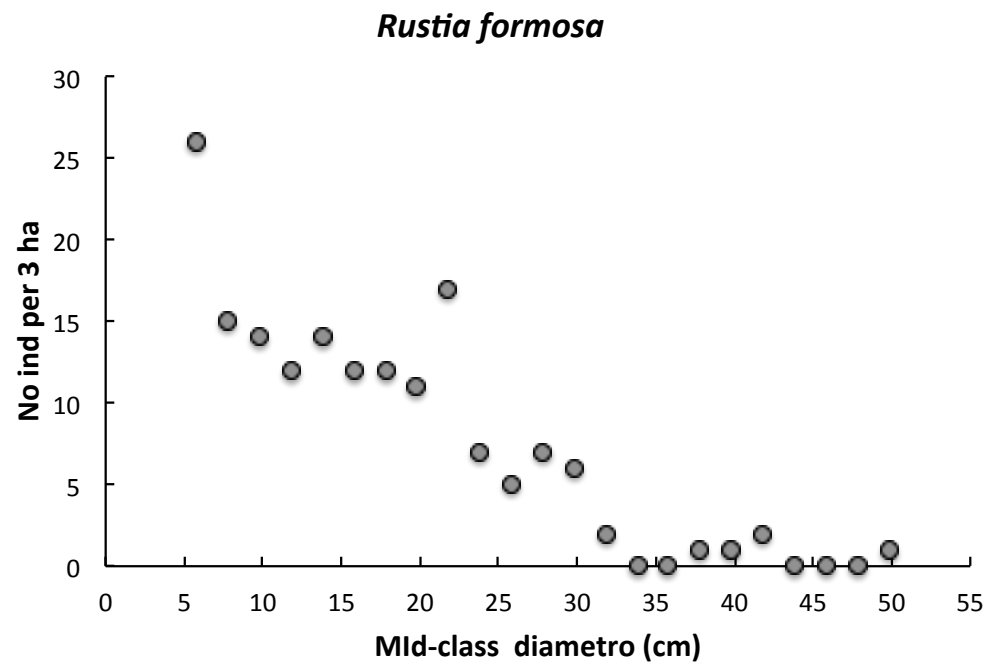


Rustia formosa (Rubiaceae)



Source: Field Museum

- Espécie típica de subdossel
- Amplitude de diâmetro nos 3 hectares: 4.9 – 49.5 cm
- $N = 165 \text{ ind}/3\text{ha}$ ($55.1 \text{ ind}.\text{ha}^{-1}$)

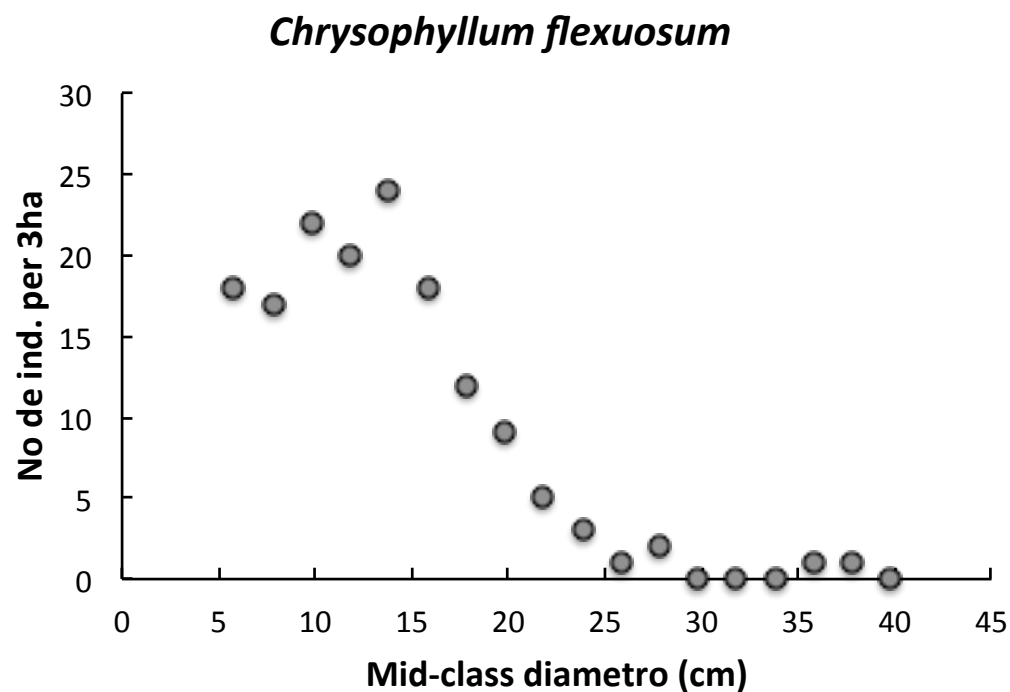


Chrysophyllum flexuosum (Sapotaceae)

- Espécie bastante abundante no subdossel
- Amplitude de diâmetro nos 3 hectares: 4.8 – 40 cm (72)
- N = 153 ind/3ha (51.0 ind.ha⁻¹)



Source: Field Museum



Resultados - Tabela

Dados	Modelos	Parametros			AICc
		a (SE)	b (SE)	c (SE)	
Floresta, Euterpe, Mollinedia, Rustia, Chrysophyllum	1. Escala				
	2. Escala + quadratico				
	3. Exponencial negativa				
	4. Exponencial negativa + quadratico				