

BT 682 A - Ecologia Vegetal

Aula 14

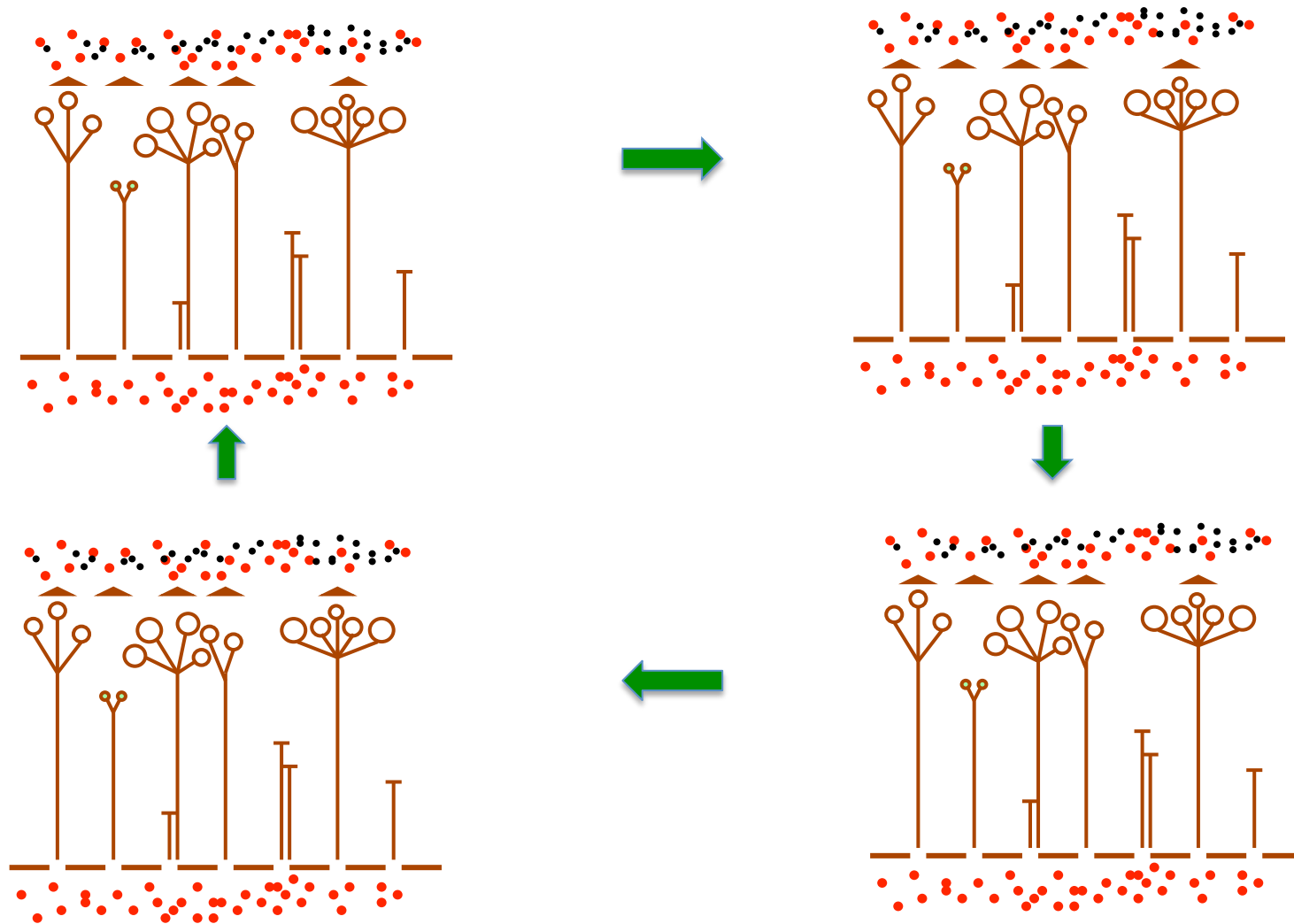
Dinâmica de comunidades

Luciana F. Alves
(2º semestre/2013)

Outline

- ✓ Comunidades: mudanças no tempo e no espaço – a questão da escala
- ✓ Sucessão: mudanças na estrutura, composição e riqueza de espécies de uma comunidade após perturbação
- ✓ Sucessão secundária e dinâmica de comunidades - Modelos de sucessão
- ✓ Mudanças na estrutura de comunidades: Fluxos e “pools”; recrutamento, mortalidade, crescimento populacional, incremento (tamanho)

Comunidades: mudanças no tempo e no espaço



Mudanças no tempo e no espaço

- Por que estudar a dinâmica temporal de comunidades?

Capacidade de entender a variedade de comunidades existentes em diferentes lugares

Questões práticas: restauração de paisagens degradadas

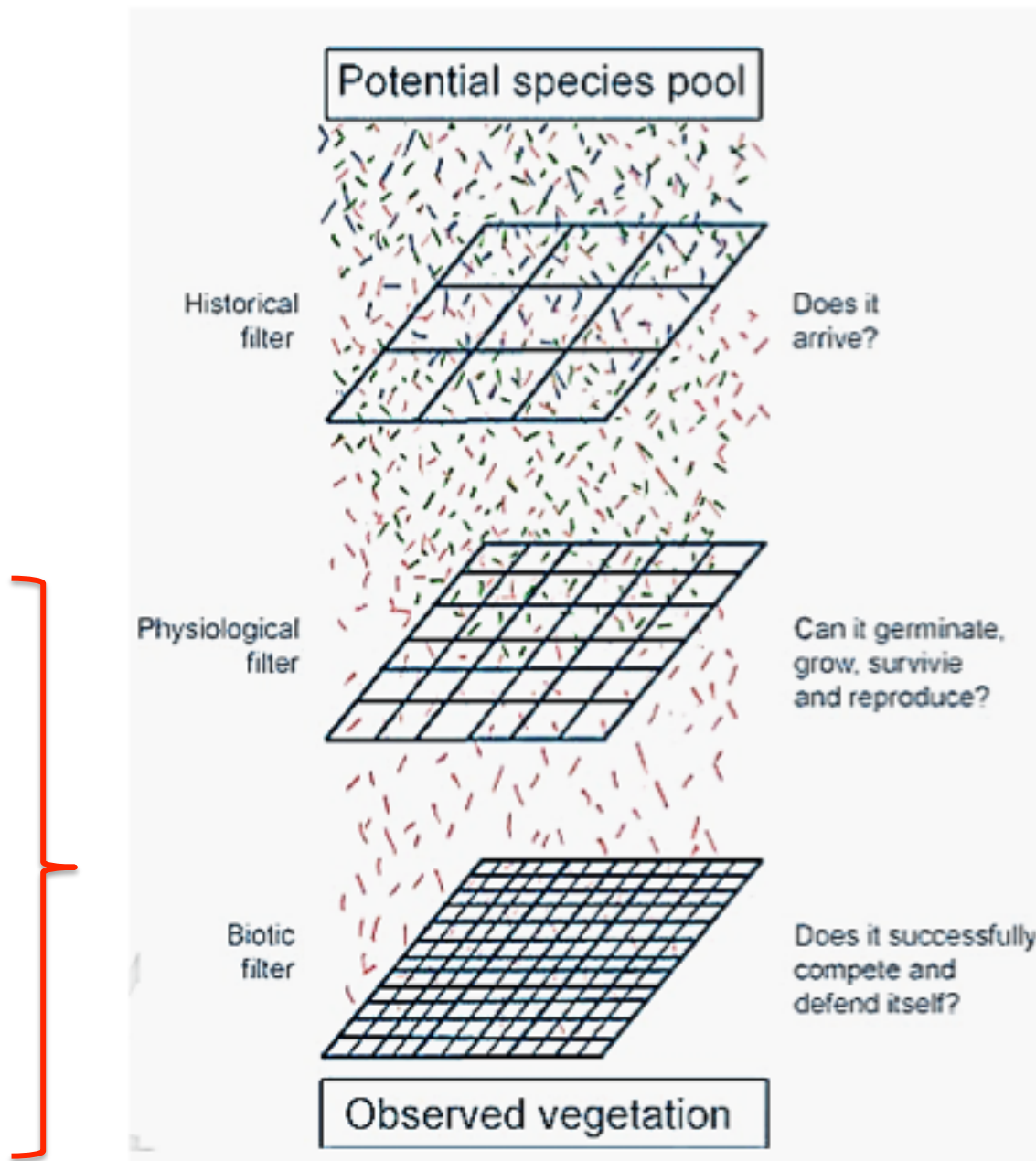
A questão da escala

A HIERARCHICAL FRAMEWORK FOR PROCESSES INFLUENCING BIODIVERSITY			
Spatial scale	Scale of species richness	Environmental variables predominantly responsible	Temporal scale at which processes occur
Local scale	Species richness within communities, within habitat patches	Fine-scale biotic and abiotic interactions, e.g., habitat structure, disturbance by fires, storms	Processes occurring on time scales of ~1–100 years
Landscape scale	Species richness between communities; turnover of species within a landscape	Soils, altitude, peninsula effect	Processes occurring on time scales of ~100–1000 years
Regional scale	Species richness of large geographical areas within continents	Radiation budget and water availability, area, latitude	Processes occurring over the last 10,000 years, i.e., since end of last glacial
Continental scale	Differences in species lineages and richness across continents	Aridification events, glacial/interglacial cycles of the Quaternary, mountain-building episodes, e.g., Tertiary uplift of the Andes	Processes occurring over the last 1–10 million years
Global scale	Differences reflected in the biogeographical realms, e.g., distribution of mammal families between continents	Continental plate movements, sea-level change	Processes occurring over the last 10–100 million years

Dentro de comunidades

Entre comunidades

CREDIT: JAMES RICHARDSON



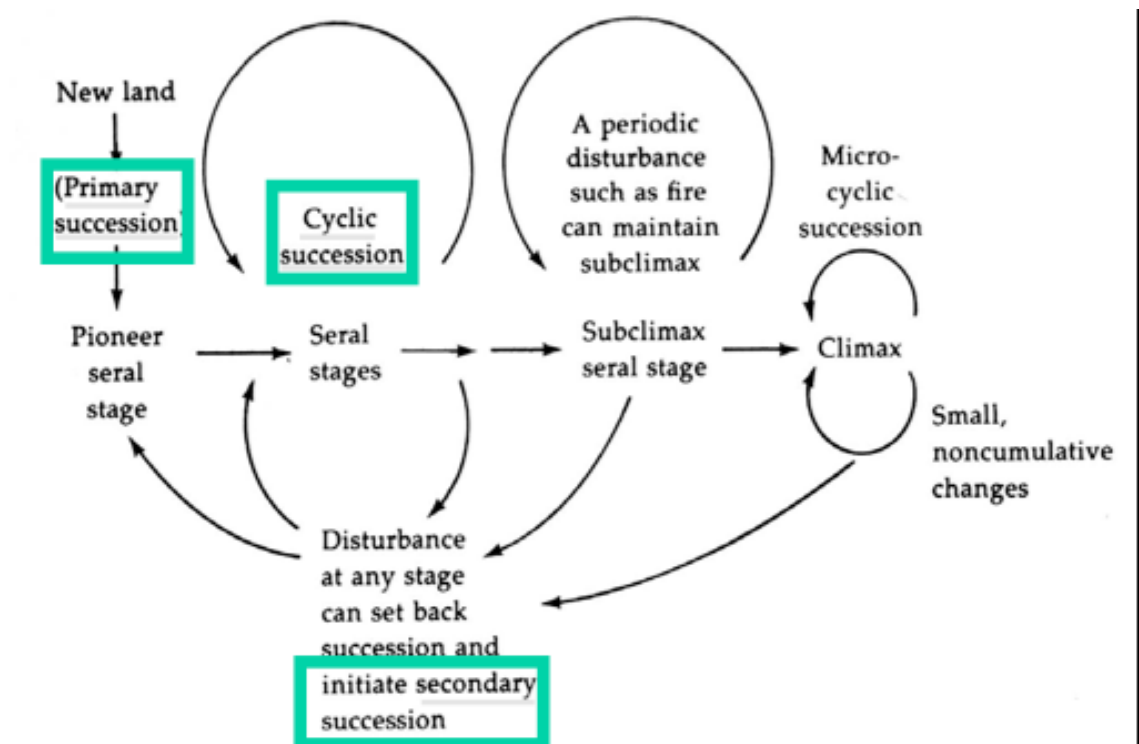
Sucessão e mudanças em comunidades

- mudanças na estrutura da comunidade no tempo
- substituição de tempo por espaço
- perturbação natural e antrópica
- foco nos processos que determinariam padrões de comunidades

Sucessão Primária

Sucessão Secundária

Sucessão primária, secundária e cíclica



Daubenmire (1968)

- **Sucessão primária**: ocorre em áreas recentemente expostas. A vegetação e o solo são totalmente removidos
- **Sucessão secundária**: ocorre quando a vegetação é removida, mas o solo permanece. A sucessão progride até o clímax através de uma série de estágios serais
- A **sucessão cíclica** pode ocorrer em qualquer estágio devido a perturbações periódicas (regulares; fogo, cheias). A vegetação não é totalmente removida
- Um subclímax pode ocorrer quando uma perturbação periódica, como o fogo, evita que a vegetação atinja o clímax

Sucessão primária

- A partir da rocha nua
- Dunas
- Lava vulcânica
- Inundação “ braço” de rio
- Degelo de glaciação



EUA



Hawaii, EUA



Peru

Sucessão secundária

Perturbação natural ou antrópica

- Queda de árvores
- Fogo
- Furacões, tempestades (*blowdowns*)
- Mudança de uso da terra (pastagens, agricultura, uso e abandono)

Sucessão cíclica

- Planícies ou margens de rios periodicamente alagáveis



Yellowstone, EUA



Manaus, Amazonia



Rio Negro, Amazonia

Sucessão: como ocorre?

- Como ocorreria o (re)estabelecimento das espécies das espécies de plantas?

Colonização após perturbação

Métodos para documentar a sucessão

- Dados históricos de longa duração coletados em parcelas (unidades amostrais) permanentes
- Monitoramento de parcelas ao longo de cronossequências
- Experimentos de manipulação
- Registros de pólen em sedimentos de lagos
- Dendrocronologia

Sucessão secundária e dinâmica de comunidades

- Quais seriam as respostas a mudanças derivadas de perturbação (antrópica e natural), invasão de espécies e mudanças climáticas?

Modelos de sucessão

Contexto histórico

- Grupo de teorias orientadas para mudanças previsíveis e direcionadas
- Grupo de teorias orientadas para o papel da estocasticidade da perturbação e a variação na resposta das comunidades

Modelos de sucessão determinísticos e estocásticos (não-equilíbrio)

Conceitos

O que é modelo?

Um modelo de sucessão é uma construção conceitual para explicar as trajetórias (*pathways*) sucessionais pela combinação de vários mecanismos, especificando a relação entre os mecanismos e as várias fases ou estágios de uma trajetória sucessional

O que é mecanismo?

Um mecanismo de sucessão é um processo de interação que contribui para a mudança sucessional. Ex., competição

O que uma trajetória (*pathway*)?

A trajetória da sucessão é um padrão temporal da mudança, isto é, a sequência de comunidades de plantas que se desenvolvem e mudam durante a sucessão

Modelos de sucessão determinísticos

- Clements (1916) via a sucessão, como um processo de mudança direcional e previsível...
- conduzido pelas reações das espécies dominantes...
- convergindo para uma comunidade de composição e estrutura estável (clímax)

Modelos de sucessão não-equilíbrio

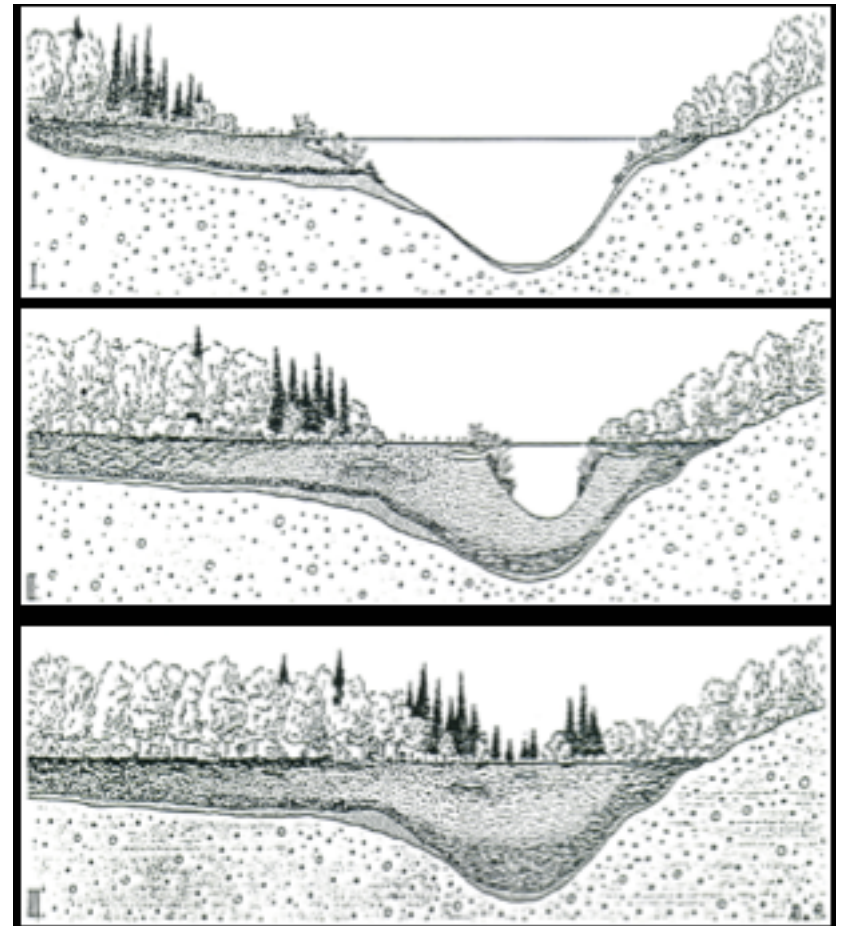
- Ideias de Gleason de sucessão
- A presença ao acaso de propágulos
- Adequabilidade de um habitat para as demandas da espécie
- Variações ambientais complexas no tempo e no espaço agem como filtros da composição de espécies

Clements vs. Cowles

- **Clements** via a sucessão como um processo previsível. Comunidade como um “superorganismo” com seres ou estágios de sucessão que se sucediam no tempo.
Cowles via a sucessão de uma forma mais dinâmica, um processo que poderia ser influenciado por inúmeras forças exteriores que, por sua vez, poderiam levar a diferentes resultados finais, dependendo de fatores locais e da paisagem como, disponibilidade de propágulos, clima, microtopografia.

Cowles Chicago School of Dynamic Ecology

- **Cowles:** foi orientador do Gleason
- Cowles e seus estudantes iniciaram a abordagem dinâmica ao estudar a mudança da vegetação no tempo
- Cowles (1899): estudou a sucessão em dunas as margens do Lago Michigan. Foi o 1º estudo de sucessão na Am. do Norte
- Foi contemporâneo e admirador de Warming, que revolucionou os estudos botânicos e ecológicos em 1896 (publicado em Inglês em 1909 como *An Introduction to the Study of Plant Communities*). Warming dedicou-se ao tema de sucessão no último capítulo do seu livro, mas não chegou a usar este termo



Pond succession in Ohio: Dachnowski

Seres e estágios

- **Seres:** comunidades de plantas que substituem umas as outras em uma sucessão ecológica a partir de um estágio pioneiro, terminando em uma associação clímax estável
- **Estágio:** qualquer segmento florística ou estruturalmente distinguível de uma sere (= um estágio seral)
- **Terminologia:** Estágios inicial, médio e avançado de regeneração. Estágios “pioneiro” e “climax”. Vegetação “primária” e “secundária”. Mosaicos sucessionais de Whitmore: clareira, construção, madura

Teoria do Climax de Frederick E. Clements

1. **Unidade de vegetação:** “o clímax não é meramente uma resposta a uma clima particular, mas sim uma expressão e indicador da...forma de vida dominante... É a expressão concreta do clima”
2. **Estabilidade e mudança:** “climaxes possuem um alto grau de estabilidade...flutuações serão passageiras/mudanças sucessionais induzem o retorno da vegetação para o clímax estável”
3. “A **unidade da vegetação**, a formação clímax, é uma entidade orgânica. Com um organismo, a formação se origina, cresce, atinge a maturidade e morre. Sua resposta ao habitat é observada nos processos e estruturas que são o registro e o resultados dessas formações. Além do mais, cada formação clímax é capaz de reproduzir-se, repetindo com fidelidade essencial, os estágios de desenvolvimento”

Conceito individualista de comunidade de plantas

Henry Allen Gleason

1. Cada espécie tem uma capacidade reprodutiva maior do que o necessário
2. Cada espécie tem um modo de dispersão
3. O ambiente de qualquer local é variável
4. O desenvolvimento da vegetação depende da disponibilidade de um novo local e do desaparecimento de uma associação existente
5. A presença de propágulos em qualquer local é o resultado da probabilidade de dispersão (*chance*)
6. As espécies (propágulos) diferem em suas adaptações (síndromes?)

Conceito individualista de comunidade de plantas

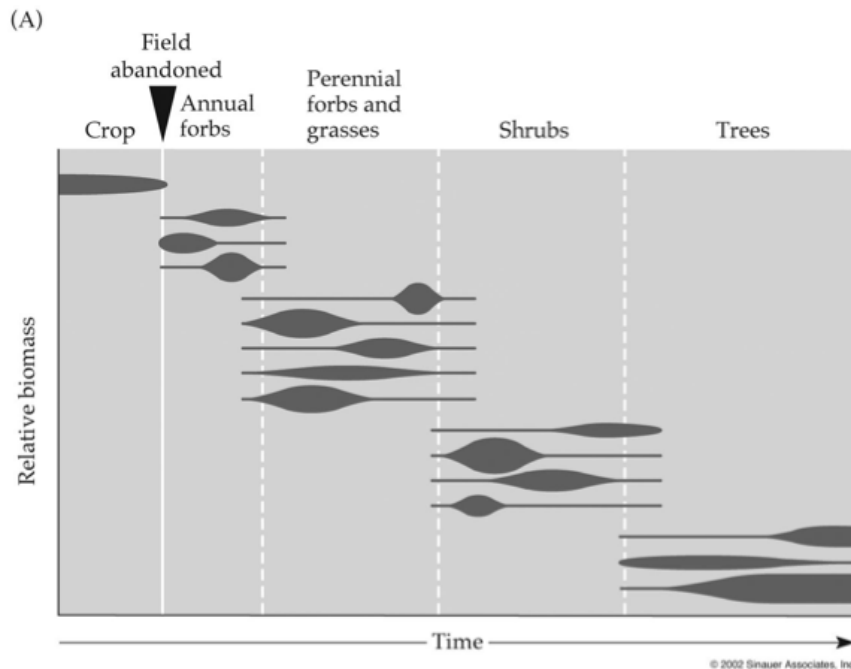
Henry Allen Gleason

7. O desenvolvimento de uma nova comunidade (biota), em qualquer lugar, é o resultado da seleção ambiental (no espaço e no tempo) a partir de uma população disponível de espécies (pré-existent) no banco de sementes ou em áreas adjacentes (dispersão)

8. A modificação do ambiente pelas plantas reduz a variação física

9. **Resumo:** “Como o ambiente varia constantemente no tempo e continuamente no espaço, e como o ambiente seleciona as espécies que constituem a vegetação a partir das espécies imigrantes, como resultado, a **vegetação varia constantemente no tempo e continuamente no espaço**”

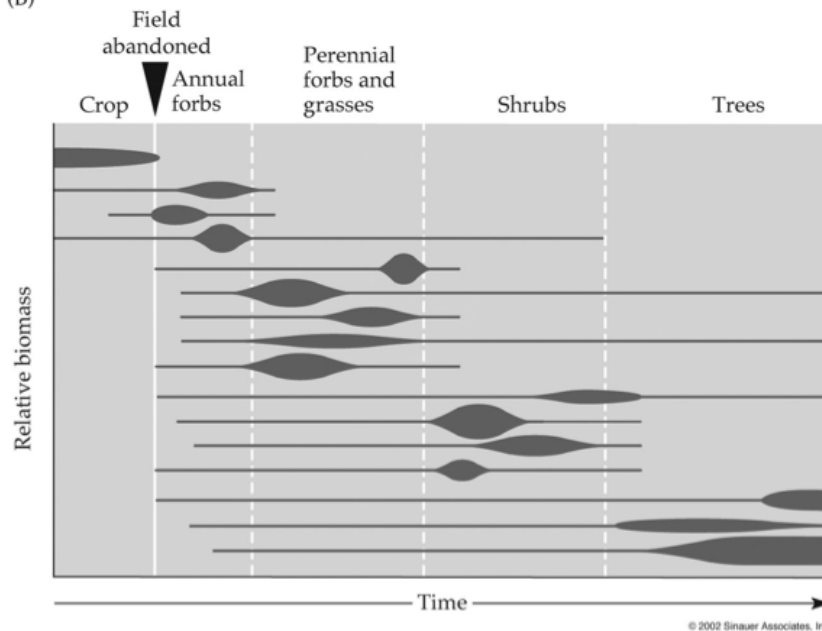
Modelo da facilitação ou substituição florística (*relay floristics*) (Egler 1954)



- Um grupo de espécies é substituído por outro grupo, representando um estágio distinto de uma sere
- Esta visão também é conhecida como facilitação no modelo de Connell & Slatyer (1977)
- Um estágio de uma sere prepara/modifica um habitat para a introdução do próximo grupo de espécies, frequentemente através de mudanças no solo (adição de nutrientes, p. ex.) ou estrutura física

Modelo da composição florística inicial (Egler 1954)

(B)



- Sugere que a composição da vegetação após perturbação é determinado pelos propágulos de espécies que existiam no local na época da perturbação e pelas espécies que chegaram primeiro no início da sucessão.
- A dominância de espécies no tempo seria resultado do crescimento diferencial e desenvolvimento das espécies presentes
- Egler contrastou esta perspectiva com o modelo de substituição florística, que representa uma sequência previsível que demanda dispersão e colonização em cada estágio

E. P. Odum (1969)

- ***Strategy of ecosystem development***: processo de desenvolvimento ordenado que é razoavelmente direcional e previsível
- Resultado da modificação do ambiente físico pela comunidade
- Culmina em um ecossistema estabilizado onde a biomassa máxima e a relação simbiótica entre organismos são mantidas por unidade de fluxo de energia disponível

Desenvolvimento do ecossistema

Odum (1969)

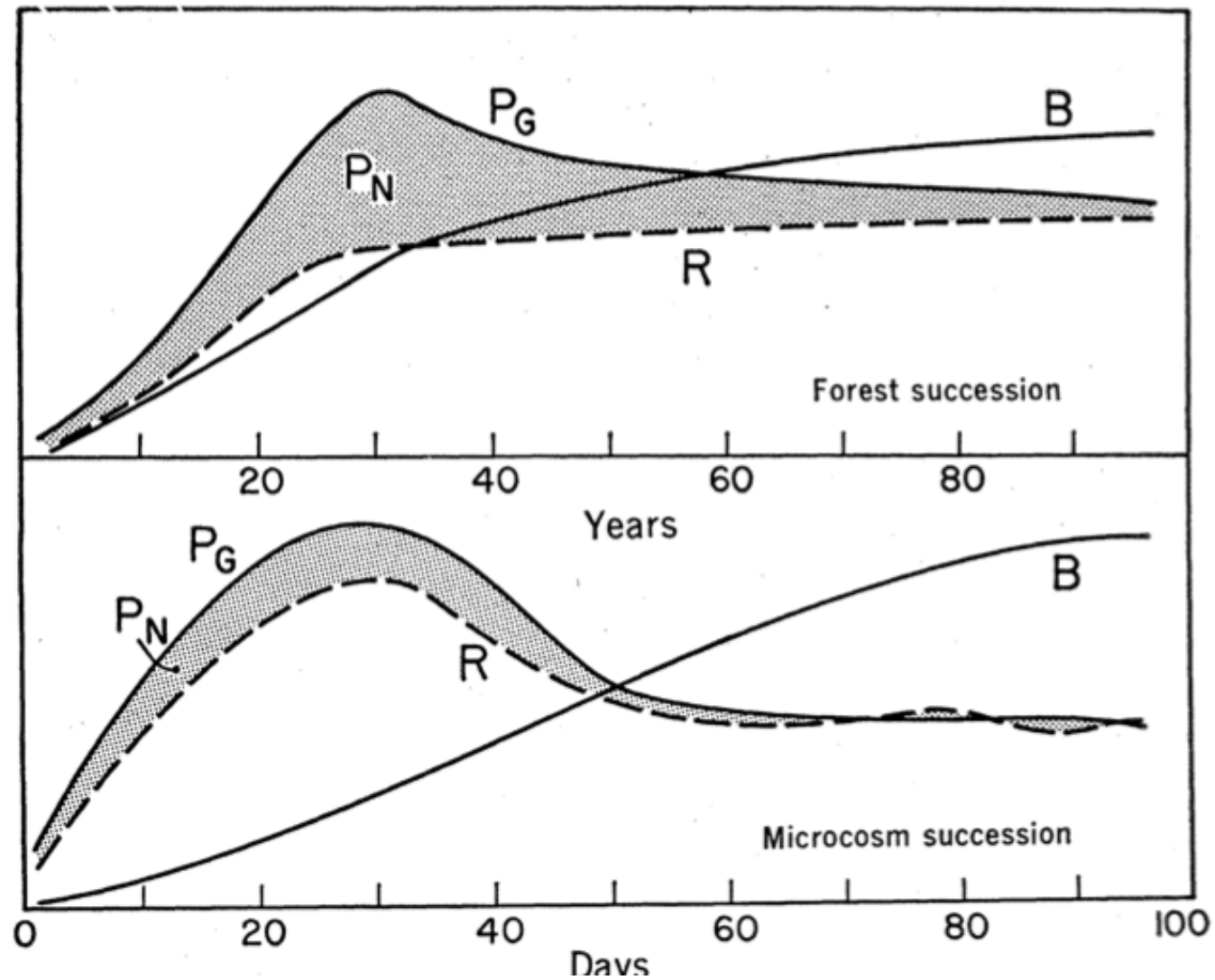


Table 1. A tabular model of ecological succession: trends to be expected in the development of ecosystems.

Ecosystem attributes	Developmental stages	Mature stages
<i>Community energetics</i>		
1. Gross production/community respiration (P/R ratio)	Greater or less than 1	Approaches 1
2. Gross production/standing crop biomass (P/B ratio)	High	Low
3. Biomass supported/unit energy flow (B/E ratio)	Low	High
4. Net community production (yield)	High	Low
5. Food chains	Linear, predominantly grazing	Weblike, predominantly detritus
<i>Community structure</i>		
6. Total organic matter	Small	Large
7. Inorganic nutrients	Extrabiotic	Intrabiotic
8. Species diversity—variety component	Low	High
9. Species diversity—equitability component	Low	High
10. Biochemical diversity	Low	High
11. Stratification and spatial heterogeneity (pattern diversity)	Poorly organized	Well-organized
<i>Life history</i>		
12. Niche specialization	Broad	Narrow
13. Size of organism	Small	Large
14. Life cycles	Short, simple	Long, complex
<i>Nutrient cycling</i>		
15. Mineral cycles	Open	Closed
16. Nutrient exchange rate, between organisms and environment	Rapid	Slow
17. Role of detritus in nutrient regeneration	Unimportant	Important
<i>Selection pressure</i>		
18. Growth form	For rapid growth ("r-selection")	For feedback control ("K-selection")
19. Production	Quantity	Quality
<i>Overall homeostasis</i>		
20. Internal symbiosis	Undeveloped	Developed
21. Nutrient conservation	Poor	Good
22. Stability (resistance to external perturbations)	Poor	Good
23. Entropy	High	Low
24. Information	Low	High

E. P. Odum (1969)

Novos questionamentos

Após a perturbação...

- Podemos detectar os padrões e processos envolvidos na sucessão?

Existe um padrão?

- Um padrão parece representar extremos de um contínuo, espécies de início e final da sucessão
- Essas diferenças envolveriam atributos da história de vida das plantas

Fisiologia

Reprodução

Dispersão

Morfologia

“Filtros” ecofisiológicos



- Fakhri Bazzaz (1979) estudou sucessão em campos agrícolas e em florestas
- Observou diferenças fotossintéticas entre espécies do início e final da sucessão relacionadas a mudanças fundamentais nas taxas de crescimento

Bazzaz, FA. 1979. The Physiological Ecology of Plant Succession. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 351-371

670 citações

Table 2 Physiological characteristics of early and late successional plants

Attribute	Early successional plants	Late successional plants
Seeds		
dispersal in time	long	short
secondary (induced) dormancy	common	uncommon ?
Seed germination		
enhanced by		
light	yes	no
fluctuating temperatures	yes	no
high NO_3^- concentrations	yes	no ?
inhibited by		
far-red light	yes	no
high CO_2 concentrations	yes	no ?
Light saturation intensity	high	low
Light compensation point	high	low
Efficiency at low light	low	high
Photosynthetic rates	high	low
Respiration rates	high	low
Transpiration rates	high	low
Stomatal and mesophyll resistances	low	high
Resistance to water transport	low	high
Acclimation potential	high	low
Recovery from resource limitation	fast	slow
Ability to compress environmental extremes	high	low ?
Physiological response breadth	broad	narrow
Resource acquisition rates	fast	low ?
Material allocation flexibility	high	low ?

Bazzaz (1979)

Hubbard Brook Studies (NH)



F. H. Bormann, Gene Likens

Estudos de longa duração conduzidos no experimento de Hubbard Brook em New Hampshire (US)

Hubbard Brook Studies (NH)

Bormann e Likens (1979) modificaram algumas bacias e realizaram experimentos com diferentes aspectos da recuperação da vegetação



3 processos gerais de recuperação da vegetação: Crescimento lateral, regeneração avançada e novos indivíduos

Table 4-1. Growth and Seedling Strategies that Function to Fill in the Dominant Layer in Disturbed Areas of Northern Hardwood Ecosystems

- | |
|---|
| <p>I. <i>Outgrowth</i>: Mostly lateral or horizontal expansion of established individuals into space temporarily freed from intense competition</p> <p>A. Clonal expansion of herbs and shrubs, e.g., hay-scented fern, hobblebush, raspberry</p> <p>B. Encroachment into an opening by crowns and roots of surrounding trees</p> |
| <p>II. <i>Upgrowth</i>: Height growth that forms a rising overstory canopy beginning at or near ground level</p> <p>A. Advance regeneration: Stems growing on the site</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Stump and root sprouts, e.g., beech, striped maple, mountain maple 2. Seedlings and saplings, e.g., beech, sugar maple, ash, yellow birch |
| <p>B. New individuals: Stems not previously growing on the site</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Stump and root sprouts from injured individuals, e.g., red maple, aspen 2. New germinants <ol style="list-style-type: none"> a. Stored or buried seeds accumulated on the site, e.g., pin cherry, raspberry, elderberry b. Current seed crop <ol style="list-style-type: none"> 1. Heavy-seeded species, which may produce abundant seedlings if a large crop of seed was produced just prior to disturbance or if there are nearby seed sources; e.g., beech, sugar maple, ash 2. Light-seeded or fugitive species (Marks, 1974), which may produce abundant seedling populations from seed produced on the site prior to disturbance or from seed introduced into the site from considerable distance and are typified by abundant and frequent production of light, highly mobile, wind-transported seed; e.g., aspen, birch |

Espécies “iniciais”: estabeleceram-se primeiro, principalmente a partir de novos indivíduos

Table 4-3. Percentage of the Largest Saplings, by Species, that Came from Advance Regeneration and New Germinants in the Sixth Growing Season after Clear-Cutting of a 60-Yr-Old Northern Hardwood Forest^a

Species	Total no. of Trees	Advance Regeneration (%)		New Individuals (%)		Percentage for Each Species	
		Sprouts	Seedlings	Sprouts	New Germinants	Advance Regeneration	New Individuals
Beech	49	3	39	7	0	86	14
Mountain maple	21	0	14	0	7	87	33
Sugar maple	50	4	17	8	21	42	58
Striped maple	50	1	19	1	29	40	60
White ash	49	0	11	3	35	22	78
Yellow birch	50	0	4	1	45	4	92
Pin cherry	50	0	0	0	50	0	100
Trembling aspen	15	0	0	0	15	0	100

^aBased on 50 circular plots 8-m in diameter; the largest individual of each species was harvested in each plot; data are limited to species presented on 15 or more plots.

Espécies “tardias”: estabeleceram-se principalmente através da regeneração avançada

Assim como Bazzaz, Bormann e Likens (1979) também observaram que as espécies “intolerantes” cresceram mais rapidamente

Table 4-6. Relationship of Tolerance Class, Density, and Stem Height for Trees in a 2-Yr-Old Northern Hardwood Forest^a

Tolerance Class	Density (No. of Stems/m ²)		Stem Height	
	Seedlings	Sprouts	<50-cm (%)	>50-cm (%)
Intolerant	15.2	0.3	38	59
Intermediate	12.6	0.7	39	26
Tolerant	5.5	2.4	23	15

^aData based on twenty 1-m² plots in three sites (P. Murphy, personal communication).

Hubbard Brook Studies (NH)

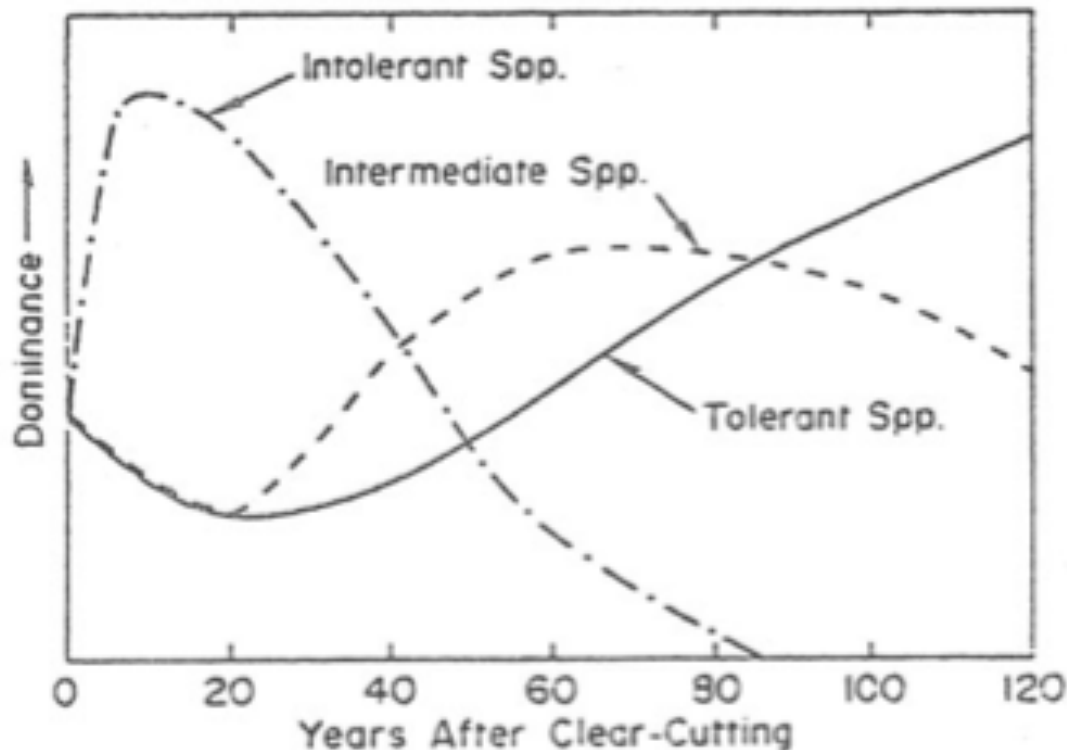


Figure 4-5. A hypothetical sequence showing trends in dominance among different shade-tolerance classes of trees after clear-cutting.

Os estudos de Hubbard Brook resultaram em um modelo de mudança na dominância da vegetação baseado em síndromes de características

Mas...

O sucesso de cada grupo não foi independente do estágio da sucessão, mas sim das oportunidades disponíveis

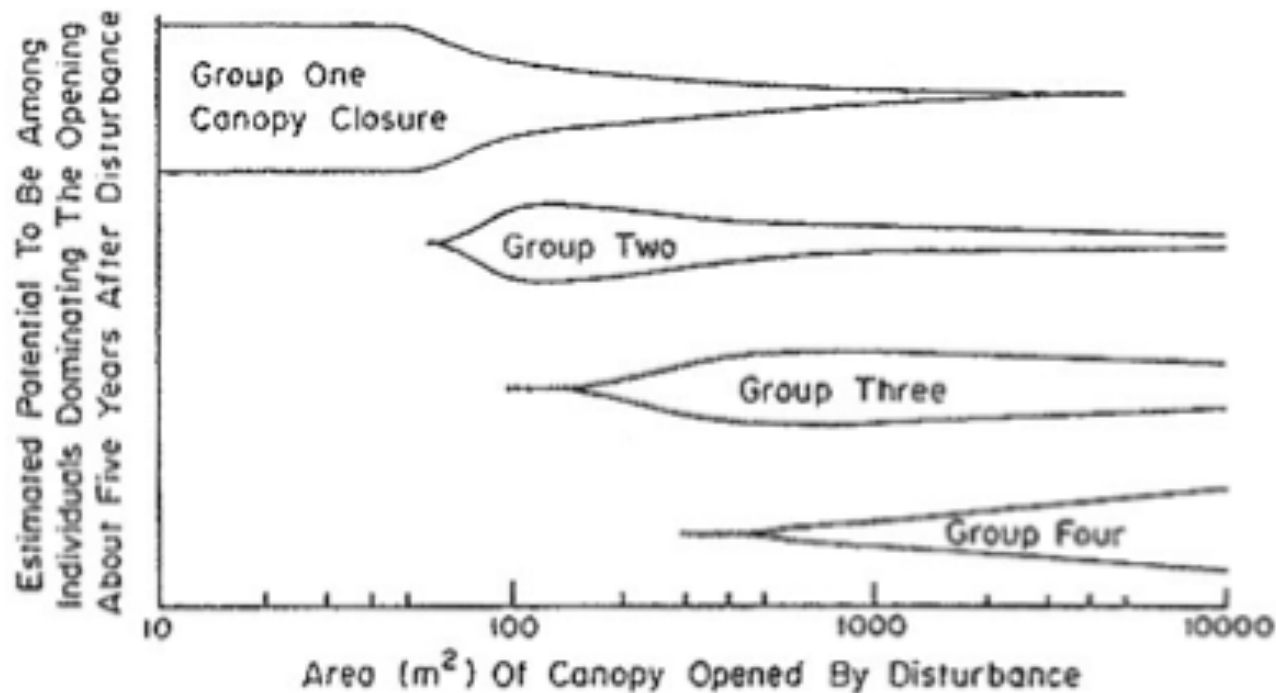


Table 4-8. Aspects of Exploitive and Conservative Growth Strategies as Found Among Tree Species of the Northern Hardwood Ecosystem^a

Aspect	Growth Strategy	
	Exploitive	Conservative
Longevity	Short	Long
Extension Growth		
Morphologic type	Indeterminate	Determinate
Time of occurrence during growing season	Throughout	Early
Height Growth		
Annual rate	Fast	Slower
Period of greatest growth	Early years	Later
Heterophylly	Yes	No
Bifurcation ratio	High	Low
Crown Characteristics		
Width	Narrower	Wider
Depth	Shallower	Deeper
Root Growth		
Root/shoot ratio	Lower	Higher
Depth of rooting	Shallower	Deeper
Photosynthetic light-saturation of individual leaves	At higher intensities	At lower intensities
Absorption of water and nutrients at lower range of availability	Less effective	More effective
Reproductive strategy		
Time to first fruiting	Shorter	Longer
Advance regeneration	No	Yes
Seed weight	Very light to heavy	Relatively heavy
Buried-seed strategy	Yes	Not well developed
Fugitive-seed strategy	Yes	No

^aMany items are expressed in relative terms. After Marks, 1975; Aber, 1976, and unpublished data; Whitney, 1976; and personal observations.

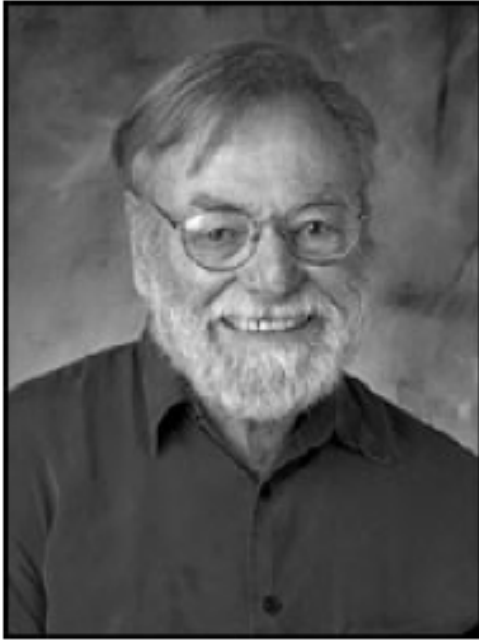
Caracterizaram as espécies em dois grupos, representando os extremos de estratégias de crescimento “Exploradoras” x “Conservadoras”

Questão:

Qual estrutura teórica pode ser usada para interpretar as mudanças na vegetação no tempo?

Novas abordagens

- Consideram a vegetação em mudança constante
- Foco nos tipos de processos envolvidos e...
- Nas síndromes (adaptativas) das espécies...
- Reconhecem as várias escalas dos processos envolvidos
- “Que processos mantêm (geram) a composição e a estrutura atual da vegetação que podemos observar?”



J. Connell

Connell & Slatyer (1977) mudaram o argumento para processos envolvidos na sucessão, ao invés de padrões

Eles se concentraram em 3 processos/
mecanismos:

Facilitação, Tolerância e Inibição



R. Slatyer

Connell & Slatyer (1977)

- **Facilitação:** fatores locais são modificados ao longo do processo de sucessão para facilitar o estabelecimento da próxima sere (ex. Aumento da matéria orgânica, fixação de N, aumento da umidade do solo para favorecer o estabelecimento de plântulas). Um grupo de espécies iniciais modificam o ambiente de maneira que o tornam menos adequado para o recrutamento de outras spp secundárias iniciais, mas mais adequado para as spp tardias (facilitação + inibição)
- **Tolerância:** plantas modificam o ambiente e o tornam desfavorável para as secundárias iniciais, mas têm pouco ou nenhum efeito no recrutamento das tardias, que crescem apesar da presença das iniciais
- **Inibição:** fatores inibem o estabelecimento de novas espécies, ou o crescimento das existentes (ex., redução na disponibilidade de luz, competição com outras espécies). Tais fatores podem facilitar o crescimento para algumas espécies, mas inibir o crescimento de outras. Spp as ocupantes modificam o ambiente e inibem spp iniciais e tardias = dominância

Connell & Slatyer (1977)

Table I
Abstract of the Connell and Slatyer (1977) models of successional mechanisms^a

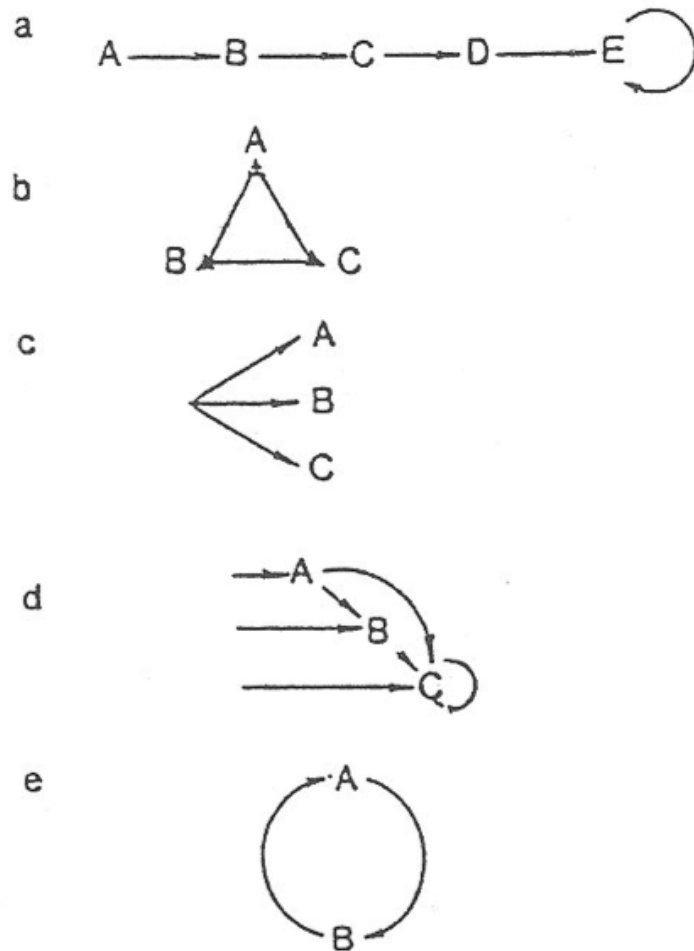
Step	Facilitation	Tolerance	Inhibition
A. Disturbance	Open site	Open site	Open site
B. Establishment	Only early species	Any species	Any species
C. Recruitment of later species	Early species disfavored Later species favored	Early species disfavored No impact on later species	All recruitment disfavored
D. Growth of later species	Later species favored	Later species grow in spite of earlier species	All subsequent invaders inhibited
E. Continuation	As above until no environmental change	As above until no more tolerant species available	No change in intact community
F. Change only with disturbance ^b	To A	To A	To A

^a The steps of each model are sequential. Disturbance can interrupt the process at any point, but is indicated here only at step F.

^b Specific site and species pool determines disturbance effects in all models.

- A maioria das trajetórias sucessionais derivadas envolve uma mistura de mecanismos
- Mais de um mecanismo pode operar simultaneamente no mesmo *stand*
- A mesma sp pode estar envolvida em mais de um mecanismo em diferentes estádios de sua história de vida

Connell & Slatyer (1977)



- Outros pesquisadores adotaram a abordagem de processos de C&S para entender como os estágios sucessionais eram substituídos no tempo
- O problema foi a variedade dos tipos de trajetórias "*pathways*" que foram descritas, combinado a ambiguidade da linguagem

S. T. A. Pickett et al. (1987)

- Esclareceram as definições de Connell e Slatyer
- Simplificaram a abordagem de sucessão ao focar no comportamento das espécies
- Reconheceram que qualquer ação por uma planta poderia “inibir” uma espécie ao mesmo tempo que poderia “facilitar” uma outra espécie



Pickett et al.

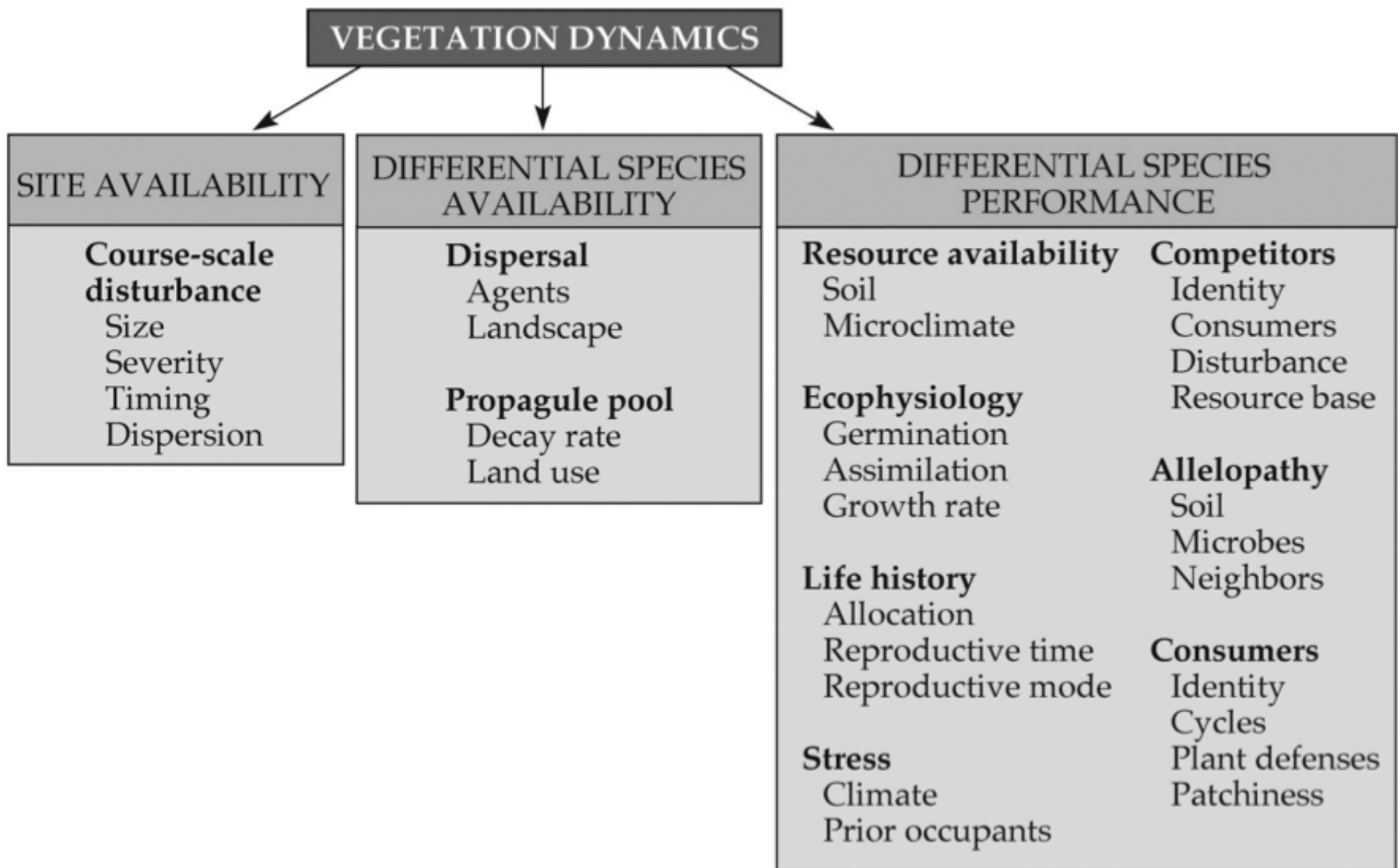
“O que causa a sucessão?”

Solução mais simples proposta:

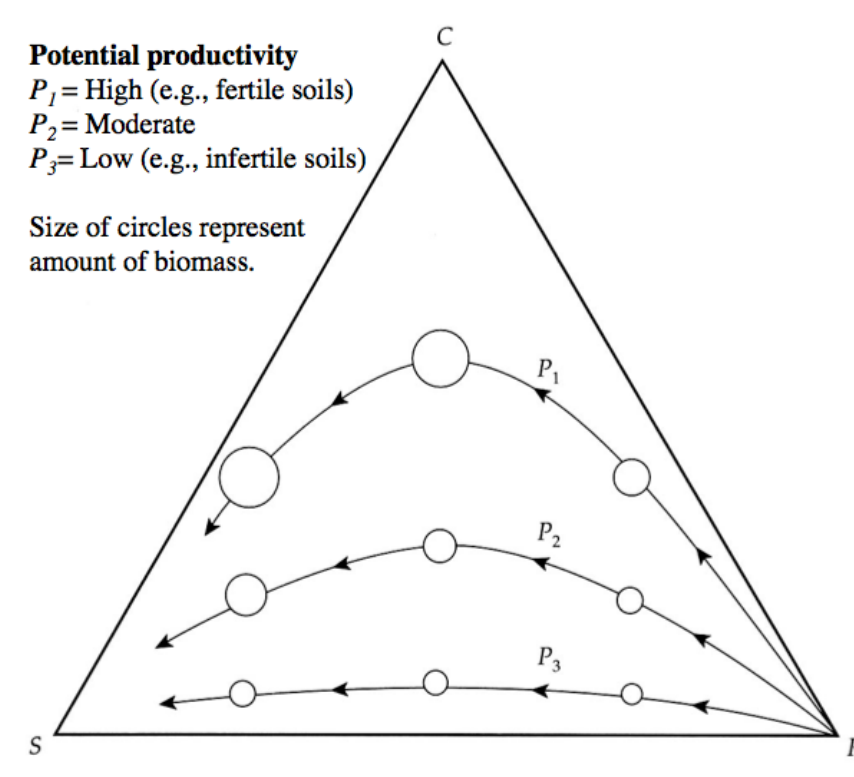
1. um local deve tornar-se disponível
2. uma espécie deve estar diferencialmente disponível
3. Uma espécie deve ter um desempenho diferencial

Pickett et al.

Desenvolveram um arcabouço (estrutura) baseados na interpretação do processo sucessional



Modelo triangular de sucessão de Grime (1979)

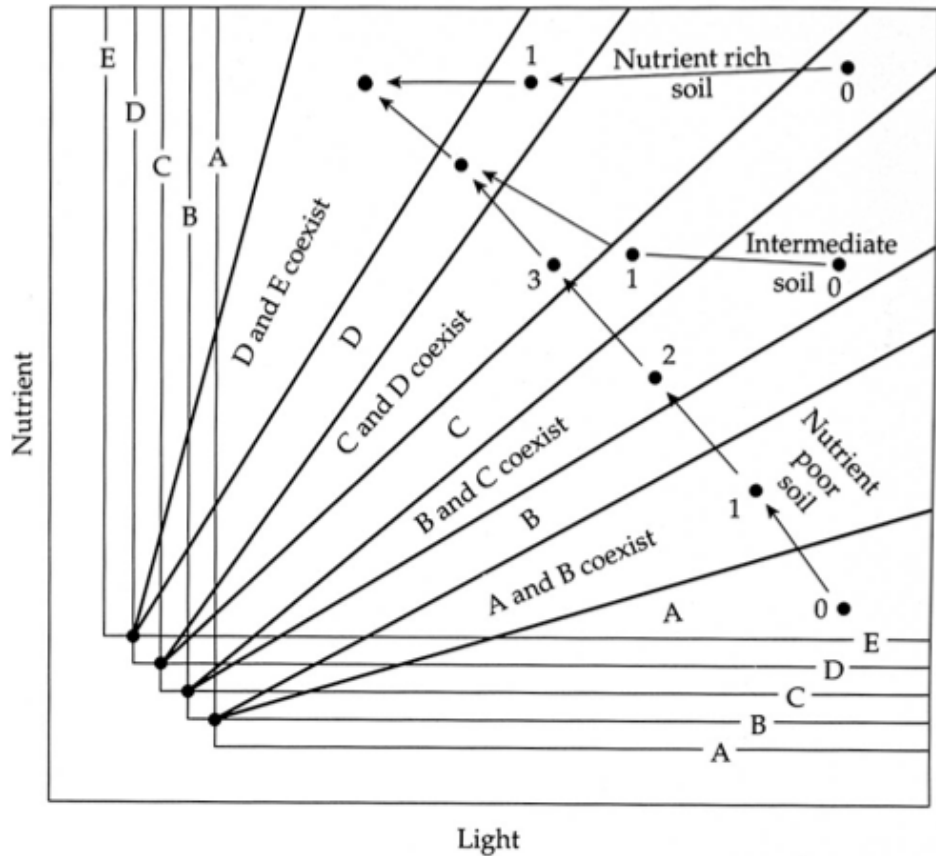


P1 sucessão em condições de alta fertilidade do solo

P3 sucessão em condições de baixa fertilidade do solo, quando a biomassa é baixa e as S-estrategistas são as principais sobreviventes

- O diagrama prevê como plantas com diferentes estratégias (R, C, S) responderiam a sucessão
- O diagrama mostra como a abundância de cada grupo mudaria se a sucessão ocorresse em diferentes condições de fertilidade do solo
- Em todas as situações, as Ruderais (plantas R-estrategistas) iniciam o processo de sucessão. A abundancia das plantas C- e S-estrategistas aumenta ao longo da sucessão
- As plantas C-estrategistas tem uma função importante particularmente no meio de cada sere

Trajetórias sucessionais utilizando a hipótese da razão de recursos de Tilman (1985)



O diagrama mostra como varias combinações de espécies poderiam ocorrer a partir de diferentes níveis de fertilidade do solo e luminosidade

- O modelo prevê uma sucessão rápida (poucos estágios; números) com mudança mínima de espécies em solos férteis e produtivos, e uma sucessão mais lenta, com maior mudança de espécies em solos inférteis, menos produtivos

Resposta hipotética de uma sistema florestal pós-perturbação - Oliver & Larson (1990)

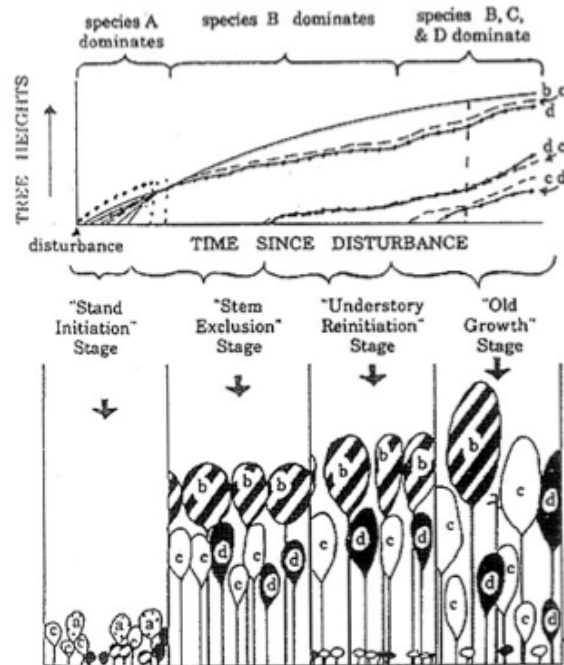


Figure 5.2 Schematic stages of stand development following major disturbances. All trees forming the forest start soon after the disturbance; however, the dominant tree type changes as stem number decreases and vertical stratification of species progresses. The height attained and the time lapsed during each stage vary with species, disturbance, and site. (Letters designate different species; from Oliver, 1981, Forest Ecology and Management 3.)

- **Inicial**: após perturbação, novos indivíduos e espécies continuam a recrutar por vários anos
- **Exclusão (*self-thinning*)**: Alguns indivíduos existentes morrem. Os sobreviventes crescem e expressam diferenças em diâmetro e altura; primeiro uma espécie e depois outra podem dominar a comunidade
- **Reiniciação do subosque**: herbáceas e arbustos aparecem novamente e sobrevivem no subosque, assim como e a regeneração avançada
- **Avançado (*old-growth*)**: espécies de dossel morrem e algumas árvores do subosque começam a crescer e ocupar estes espaços

Chazdon (2008): adaptação para florestas tropicais

Table 23.1 Vegetation dynamics processes across successional phases in tropical forests.

Phase 1: Stand initiation phase (0–10 years)

- Germination of seed-bank and newly dispersed seeds
- Resprouting of remnant trees
- Colonization by shade-intolerant and shade-tolerant pioneer trees
- Rapid height and diameter growth of woody species
- High mortality of herbaceous old-field colonizing species
- High rates of seed predation
- Seedling establishment of bird- and bat-dispersed, shade-tolerant tree species

Phase 2: Stem exclusion phase (10–25 years)

- Canopy closure
- High mortality of lianas and shrubs
- Recruitment of shade-tolerant seedlings, saplings, and trees
- Growth suppression of shade-intolerant trees in understory and subcanopy
- High mortality of short-lived, shade-intolerant pioneer trees
- Development of canopy and understory tree strata
- Seedling establishment of bird- and bat-dispersed, shade-tolerant tree species
- Recruitment of early colonizing, shade-tolerant tree and palm species into the subcanopy

Phase 3: Understory reinitiation stage (25–200 years)

- Mortality of long-lived, shade-intolerant pioneer trees
- Formation of canopy gaps
- Canopy recruitment and reproductive maturity of shade-tolerant canopy and subcanopy tree and palm species
- Increased heterogeneity in understory light availability
- Development of spatial aggregations of tree seedlings

Notes: Names of phases are derived from Oliver and Larson (1990). Dispersal remains a key process throughout, but shifts from predominantly long-distance dispersal initially to predominantly local dispersal towards the end of phase 3. Ages reflect approximate rates of succession as observed in the Caribbean lowlands of Costa Rica.

Guariguata & Ostertag (2001)

Table 4

A conceptual model showing a hypothesized sequence for the processes occurring during secondary forest succession, in reference to old-growth conditions. The crux of the model is that overstory species composition resembles old-growth conditions as the last step in the sequence; other forest characteristics or processes may resemble old-growth much earlier. The times are meant to be a guide to the time scale of these processes, but these are based on very limited empirical data

Process	Canopy vegetation	Time scale (years)	Notes
Initial colonization	Grass, herbs, ferns	1–5	Factors that affect initial colonization include: 1. Landscape features (distance to forest, topography) 2. Climate and microclimate 3. Presence/absence of past vegetation (seed bank, resprouts, remnant trees and shrubs) 4. Site characteristics (nutrient availability, soil compaction, mycorrhizae, type and intensity of past land use) 5. Multi-species interactions (seed predation, herbivory, perch availability, pathogens, competition, phenological stage)
Early forest development	Short-lived pioneers	5–20	Early stages of forest development include: 1. Canopy closure 2. Fine root biomass levels become similar to mature forest 3. Stemflow and throughfall levels become similar to mature forest 4. High rates of litterfall, NPP, and turnover of nutrients 5. Rapid accumulation of biomass, along with self-thinning and the appearance of standing dead 6. Accumulation of species, and the possibility that understory species richness is similar to mature forest
Late forest development	Long-lived pioneers	20–100	Later stages of forest development include: 1. More frequent small-scale disturbances, particularly small canopy gaps 2. Prevalence of advanced regeneration 3. Greater storage of nutrients in biomass, perhaps lower rates of NPP and litterfall 4. Low spatial heterogeneity in understory light levels
Old-growth forest	Shade-tolerant trees	100–400	Old-growth forest characterized by: 1. Very diverse overstory tree species composition 2. Prevalence of large canopy gaps, other chronic disturbances 3. Very large trees 4. High spatial heterogeneity in understory light levels

Guariguata & Ostertag (2001)

- **Florestas neotropicais:** poder regenerativo alto, se as fontes de sementes estão próximas e se o uso da terra no passado não foi intensivo
- A recuperação é totalmente dependente de interações entre fatores específicos do local e uso da terra, o que torna extremamente difícil prever as trajetórias sucessionais em paisagens antropizadas

Sucessão secundária e dinâmica de comunidades

- **Sucessão secundária** parece ser uma função da combinação de facilitação, inibição, atributos da história de vida e fatores estocásticos
- **Atributos da história de vida:** tamanho máximo, taxa de crescimento, longevidade, tamanho da semente e modo de dispersão, são fatores de importância primária controlando os padrões gerais de sucessão. Proximidade de fontes de sementes também é muito importante (contexto da paisagem)
- **Facilitação:** mudanças locais tais como, entrada de nutrientes, matéria orgânica e umidade do solo, facilitam o crescimento de espécies de estágios posteriores da sucessão (influenciam interações competitivas)
- **Inibição:** também afeta as interações competitivas entre as espécies, inibindo o crescimento de algumas (mecanismos como alelopatia, sombreamento)

Sucessão secundária e dinâmica de comunidades

- **Fatores estocásticos locais:** eventos climáticos imprevisíveis, tais como enchentes e secas severas, tempestades fortes, podem dar um *reset* ou alterar a direção da sucessão
- Tilman: claramente, a natureza das espécies envolvidas na sucessão em diferentes áreas, as particularidades de cada habitat, e os vários fatores históricos, tudo isso limita a habilidade preditiva de qualquer modelo de dinâmica e estrutura de comunidades de plantas

Sucessão secundária e dinâmica de comunidades

- Quais seriam as respostas a mudanças derivadas de perturbação (antrópica e natural), invasão de espécies e mudanças climáticas?

Sucessão secundária e perturbação antrópica (Chazdon 2003, 2008)

- Estimativas do início dos anos 2000 mostraram que existe ca. de 350 milhões de hectares de terra degradados nos trópicos (Am, Afr, As), e mais 500 mi ha de florestas com diferentes graus de degradação.
- Esforços são necessários para restaurar, recuperar pelo menos a função e a diversidade destas florestas degradadas.
- O legado do histórico de uso da terra interage com a perturbação natural, influenciando de uma maneira complexa, e pouco previsível, o processo de sucessão e regeneração em FTs (recuperação)

Sucessão secundária e perturbação antrópica (Chazdon 2003, 2008)

- O conceito de clímax/estabilidade tem sido deixado de lado em favor de um modelo de sucessão que leva em consideração o fluxo e o dinamismo.
- O conceito de dinâmica de manchas pode ser aplicado a estudos sobre a dinâmica de sucessão e recuperação após perturbação (conceito de contínuo em oposição a dicotomia sucessional)
- O balanço entre processos determinísticos e estocásticos

Escolha de variáveis para medir a recuperação

- características estruturais
- riqueza e diversidade de espécies (abundância relativa)
- composição florística
- grupos funcionais e formas de vida
- situações distintas de histórico de uso da terra, solos, elevação, fogo

Generalizações baseadas em estudos (FTs)

- Perturbações no solo são mais intensas do que perturbações no dossel, diminuindo a taxa de recuperação da estrutura e composição de espécies das florestas.
- A taxa de recuperação é rápida se o uso (perturbação) não foi intenso, se o solo é fértil (fertilidade e textura), se existem fontes de sementes próximas (dispersão de sementes)
- A recuperação da composição de espécies é mais lenta do que a recuperação da estrutura e da riqueza de espécies, e também do estoque de nutrientes do solo. Recuperação funcional é mais rápida.

Generalizações baseadas em estudos (FTs)

- Recuperação funcional e estrutural estão fortemente ligadas a fertilidade do solo
- A recuperação da composição é mais lenta e tem sua “assinatura” por mais tempo

Questão

Proponha um estudo de longa duração (até 10 anos) para entender a dinâmica sucessional de uma paisagem de floresta tropical com o seguinte histórico de uso da terra: derrubada da floresta, estabelecimento de pastagem, e subsequente abandono das pastagens. Atualmente, a paisagem contém manchas de pastagem e de florestas com diferentes idades: 5, 20, 40 anos, e floresta que não foi perturbada antropicamente. Quais atributos ou parâmetros da comunidade florestal você usaria em seu estudo? Por quê?

Bibliografia recomendada

Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies and human impact and natural disturbances. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 6 :51–71.

Guariguata et al. 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. Plant Ecology 132: 107–120.

Tabarell & Mantovani. 1999. A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). Revista Brasileira de Biologia 59:239–250.

Chazdon et al. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. Biotropica 42:31–40.

Bibliografia

- **Bazzaz, FA. 1979. The Physiological Ecology of Plant Succession. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 351-371**
- Bormann, F.H., Likens, G.E. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. New York: Springer-Verlag. 1979.
- **Chazdon, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In: Carson, W. and S. Schnitzer, Eds. Tropical Forest Community Ecology. Wiley-Blackwell Publishing, pp. 384-408**
- Clements, F.E. 1928. Nature and structure of the climax. Journal of Ecology, 24: 253-284
- Connell, JH & Slatyer, RO. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. The American Naturalist 111:1119-1144
- Crawley, M. Plant Ecology. 1997. 2nd Edition. Blackwell Science
- Daubenmire, R.F., 1968. Plant communities -a textbook of plant synecology. Harper & Row, NY.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition-a factor in old-field vegetation development. Vegetatio. 4: 412-417.

Bibliografia

- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 53: 7-26
- Grime, JP. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley.
- **Guariguata, M & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. Forest Ecology and Management 148:185-206**
- **Gurevitch, J, Scheiner, SM, Fox, GA. 2006 The Ecology of Plants. 2nd Edition. Sinauer Associates, Inc.**
- Lewis et al. 2004. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 359: 421-436.
- McMahon et al. 2010. Evidence for a recent increase in forest growth. PNAS 107: 3611-3615
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164:262-270
- Oliver, C.D. and Larson, B.C. (1990) Forest Stand Dynamics. McGraw-Hill, New York.

Bibliografia

- Sheil D. et al. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331-333.
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of succession. *The American Naturalist* 125:827-852.

Aula Prática
Mudanças na estrutura da comunidade

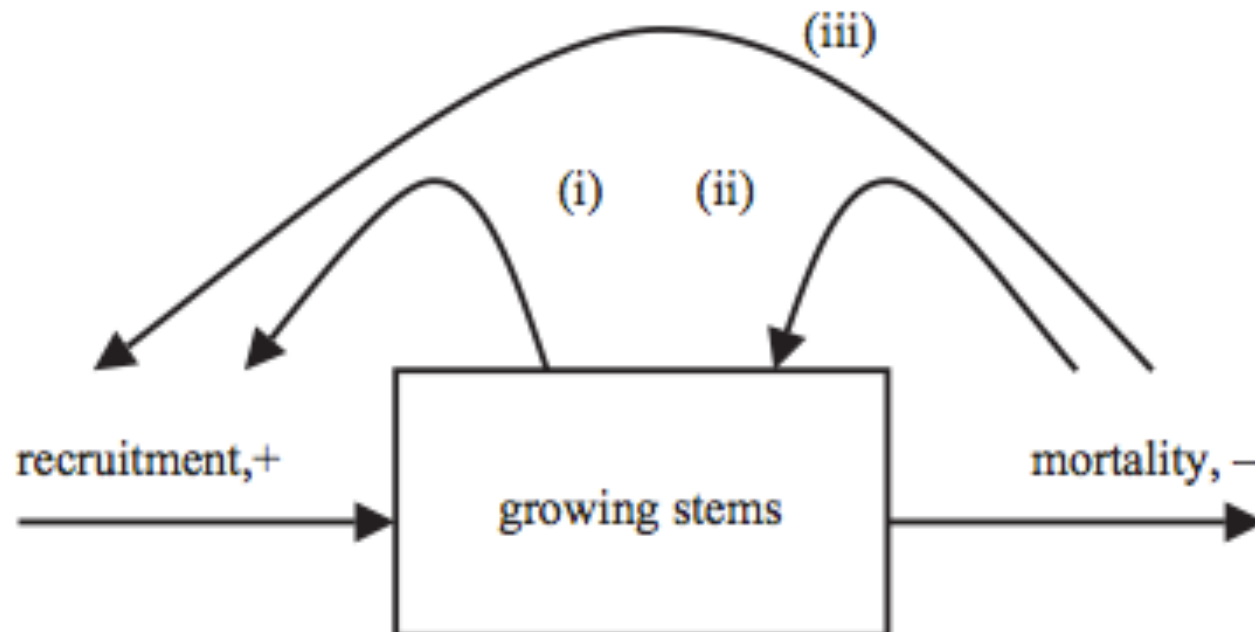
Dinâmica de comunidades

- Quais seriam as respostas a mudanças derivadas de perturbação (antrópica e natural), invasão de espécies e mudanças climáticas?

Mudanças na estrutura da comunidade

- Fluxos e “pools”
- Recrutamento, mortalidade, crescimento populacional, incremento (tamanho)

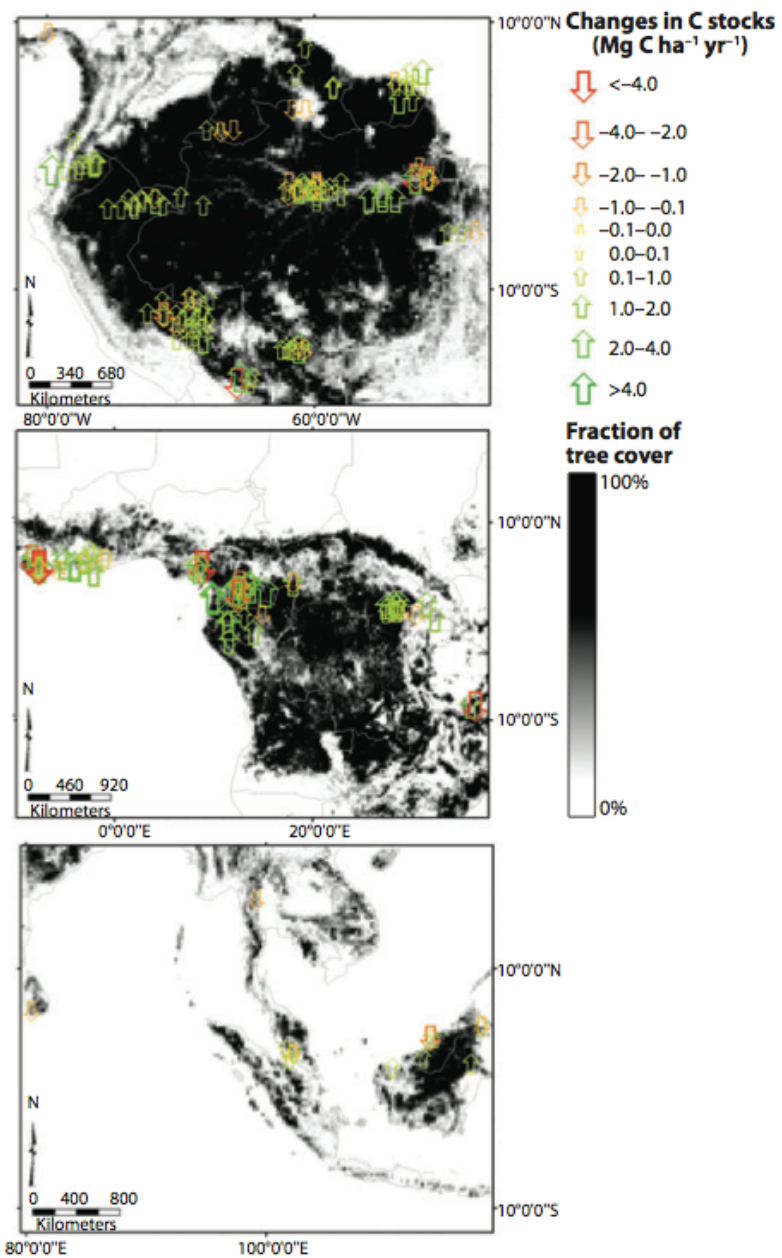
Mudanças na estrutura da comunidade



Lewis et al 2004

Florestas tropicais – Am Sul. (Rainfor)

- Aumento do *turnover* devido ao aumento simultâneo das taxas de recrutamento e mortalidade
- Taxas de recrutamento maiores do que as de mortalidade, resultando no aumento líquido do número de árvores
- Mortalidade e crescimento, em termos de biomassa, também foi observado
- Taxas de crescimento (incremento) maiores do que as de mortalidade, levando ao aumento da biomassa viva acima do solo



Rainfor

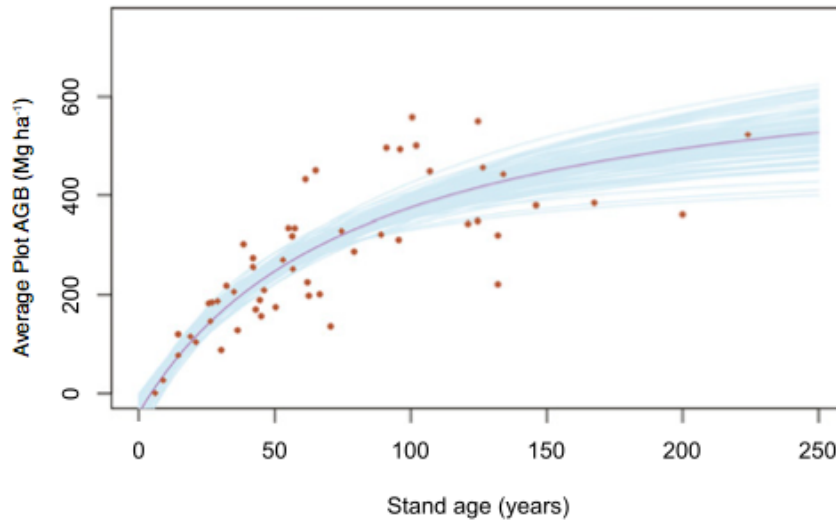
Afritron

CTFS

Florestas tropicais

- Aumento “médio” das comunidades (# indivíduos e biomassa) causado pelas taxas aceleradas de diferentes espécies com características distintas (ou seja, todos os grupos de espécies estariam respondendo de maneira semelhante a mudanças na disponibilidade de recursos)

Florestas temperadas



Mudanças na temperatura e na $[\text{CO}_2]$ provavelmente aceleraram a dinâmica dessas florestas

- McMahon et al 2010, PNAS

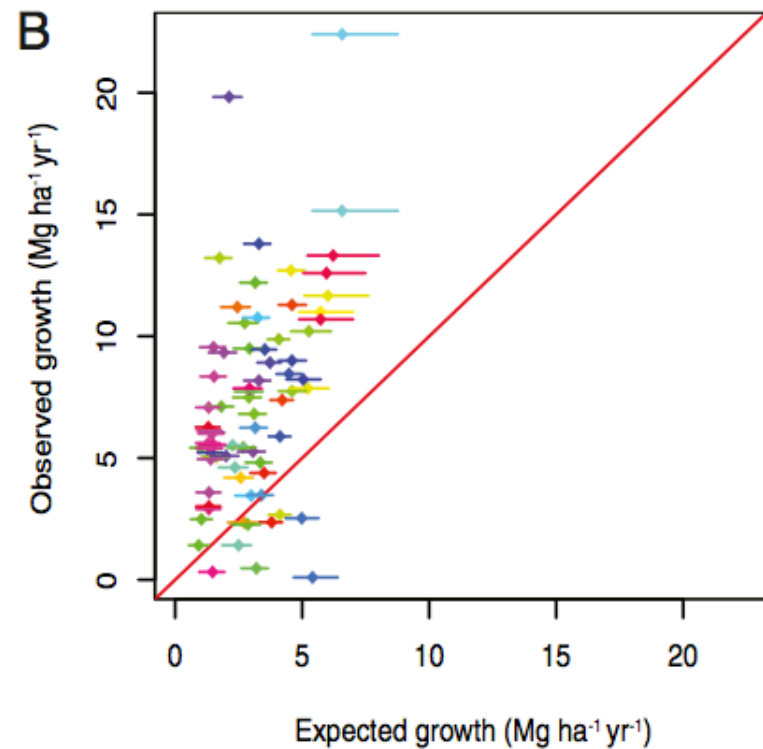


Table 1. Hypotheses to explain accelerated recent growth of forest stands

Hypothesis	Description
Increased temperature	Higher temperatures over the growing season (or growing degree day sums) can increase metabolic rates and therefore, lead to more rapid carbon sequestration.
Increased growing season	Longer growing seasons (especially earlier springs) has been observed in many systems. A longer growing season would allow stands earlier leaf-flush and therefore, increased carbon sequestration.
Increased CO ₂	Higher atmospheric CO ₂ can increase photosynthesis and lead to higher biomass accumulation.
Nutrient fertilization	Nitrogen and phosphorus fertilization from agricultural and urban runoff can increase tree growth. Atmospheric deposition of nitrogen has increased in urban and industrial regions in the United States in recent decades and could lead to soil fertilization as well.
Community composition	Some pioneer species tend to grow faster than others, especially sweet gum (<i>Liriodendron styraciflua</i>) and tulip poplar (<i>Liquidambar tulipifera</i>). An influx of these species into a plot or a preponderance of fast-growing species recently becoming dominant could lead to an increase in biomass accumulation.
Demographic stochasticity	Although a stand may follow the ensemble biomass-accumulation pattern, random deaths of large trees can lower the stand biomass, and rapid regeneration will quickly increase the biomass as if the plot were, through a death, moved to a younger state.

- McMahon et al 2010, PNAS



Projeto Temático Gradiente Funcional



- Floresta tropical de Restinga, Terras Baixas, Submontana e Montana (Floresta Atlântica, Ubatuba, SP)
- 14 parcelas de 1ha; todos os troncos acima de 4.8cm dap
- Dados provenientes de três censos (2006, 2008, 2012)

Como as taxas de mortalidade, recrutamento e turnover variaram no tempo para gradiente altitudinal?

Dinâmica de comunidades ao longo de um gradiente altitudinal

Forest type	Plot	No	N2	N3	M2	M3	R2	R3	S2	S3
Restinga	A									
Lowland	B									
	C									
	D									
	E									
Logged Lowland	F									
Submontane	G									
	H									
	I									
	J									
Montane	K									
	L									
	M									
	N									

Forest type	Plot	m%	i %	r	turnover
Restinga	A				
Lowland	B				
	C				
	D				
	E				
Logged Lowland	F				
Submontane	G				
	H				
	I				
	J				
Montane	K				
	L				
	M				
	N				

Calcular para o 1o e o 2o intervalo entre os censos

Taxas de mortalidade e recrutamento (Sheil et al. 1995, Lewis et al. 2004)

$$\text{Recrutamento} = \text{Ln} ((N_0 + R)/N_0)/t$$

$$\text{Mortalidade} = - \text{Ln} ((N_0 - M)/N_0)/t$$

onde: N_0 : número inicial de indivíduos; M : mortos; R : recrutas

Turnover = média das taxas de mortalidade e recrutamento