

BT 682 A - Ecologia Vegetal

Aula 2

I. Crescimento, alometria e alocação de recursos em plantas

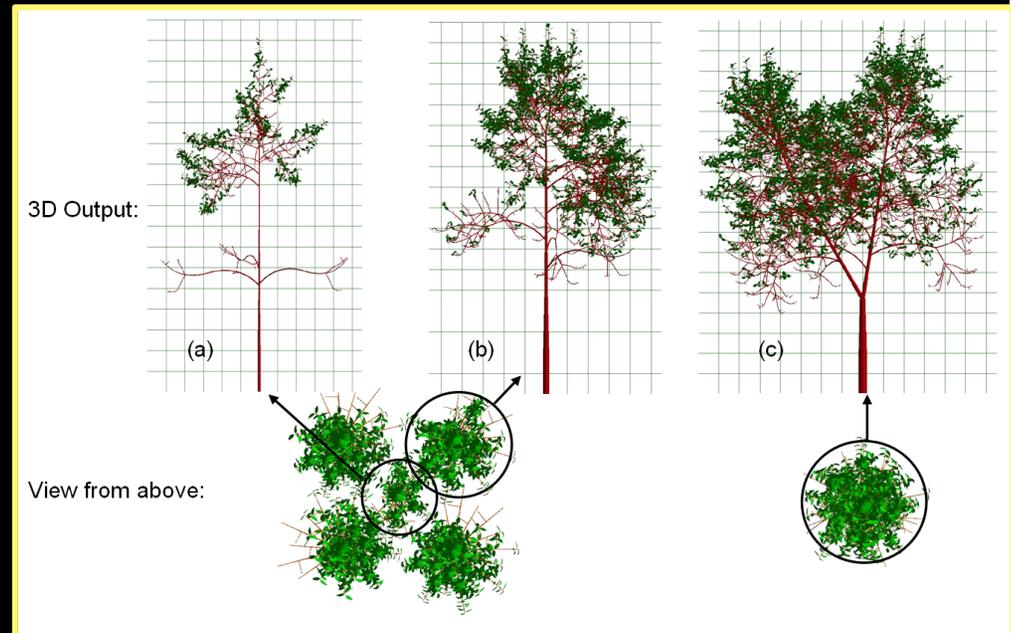
Luciana F. Alves
(2º semestre/2013)

Outline

- 1. Crescimento e alocação de recursos. Estratégias em plantas e atributos de história de vida**
- 2. Alometria e plasticidade em plantas**

O que é crescimento?

- incremento em massa total seca, volume, comprimento ou área que resulta da divisão, expansão ou diferenciação celular
- fatores ambientais, ecológicos e genéticos afetam o crescimento das plantas



Medidas - crescimento em plantas

- Taxa relativa de crescimento (RGR): mudança na massa seca da planta no tempo

Incremento em biomassa (caules, folhas, raízes)

Incremento em diâmetro

Incremento em altura

- Folhas - Número, área e massa

Razão área foliar (LAR); área foliar por unidade de massa seca da planta toda

Área foliar específica (SLA): representa a expansão foliar média em área por unidade de massa seca foliar

Razão massa foliar: fração média da massa total seca representada pelas folhas

O que é alocação de recursos?

- Representa a distribuição dos produtos do crescimento, metabólitos e nutrientes essenciais entre os órgãos da planta envolvidos na aquisição de recursos acima e abaixo do solo

alocação para **a aquisição de recursos** - crescimento

alocação para a **sobrevivência/manutenção** (reserva/defesa)

alocação para a **reprodução e estruturas reprodutivas**

Alocação de recursos – princípios

- As plantas tem um quantidade limitada de recursos para investir no **crescimento**, na **manutenção (sobrevivência)** e na **reprodução**
- **Balanço/compromissos (*trade-offs*)** na alocação de recursos dentro da planta
- Assim, elas adotam **estratégias** para alocar esses recursos de maneira eficiente (custo/benefício)

Alocação de recursos – princípios

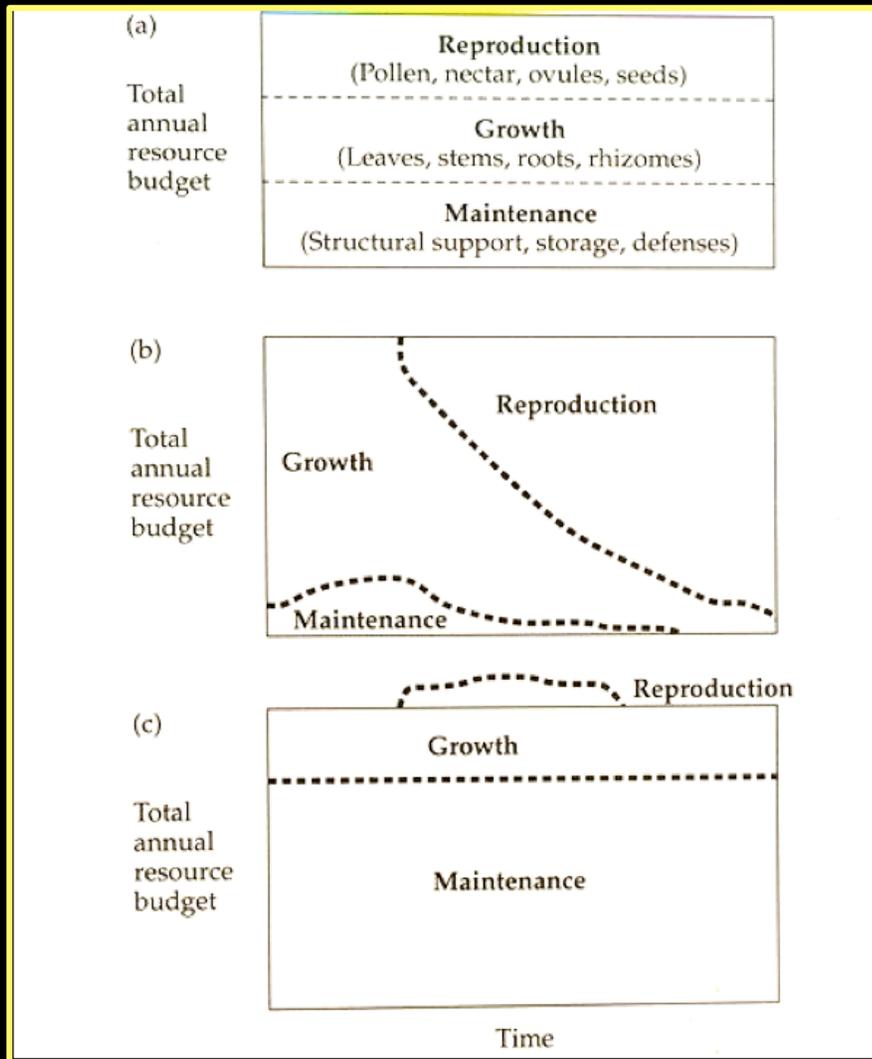
Compromissos (*trade-offs*)

1. A alocação de recursos para uma função ou desenvolvimento de órgãos da planta (raízes, caule, sementes) restringe a habilidade da planta para desenvolver outros
2. A alocação para a captura de recursos (ex., produção de raízes para capturar água e nutrientes) vai necessariamente inibir a alocação para estruturas que capturam outros recursos (ex., folhas para aquisição de carbono)

Alocação de recursos – princípios

- A **estratégia** (ou **padrão de história de vida**) é um padrão de alocação de recursos herdado geneticamente para estas funções básicas, e que evoluíram através de seleção sexual
- A heterogeneidade ambiental na intensidade de luz, temperatura e suprimento de nutrientes, assim como competição e herbivoria, modificam os padrões de **crescimento** e **alocação** em plantas

Exemplos - estratégias



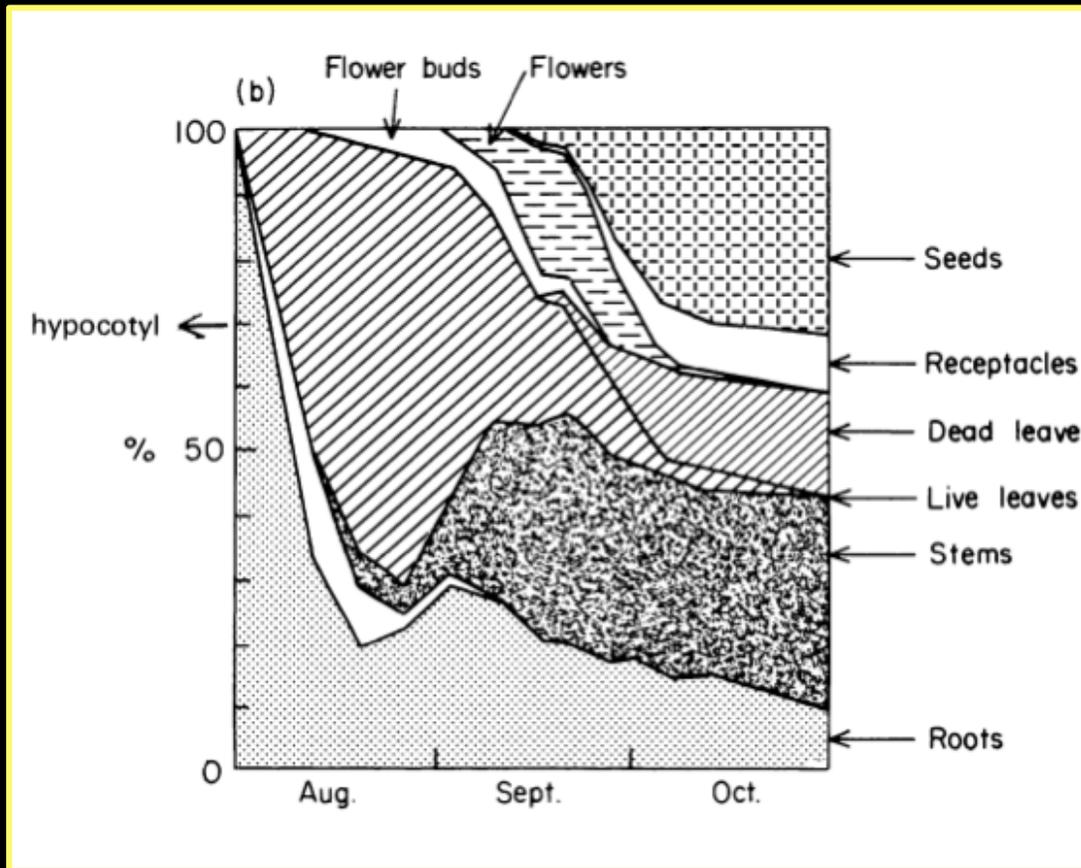
(a) **Mesmo padrão de alocação** para crescimento, manutenção e reprodução

(b) **Padrão típico de uma anual.** Maior parte dos recursos alocados para crescimento no início da estação de crescimento. Posteriormente, quase todos os recursos são alocados para a reprodução

(c) **Padrão típico de uma tolerante ao stress (árvores/arbustos).** Maioria dos recursos alocados para a manutenção, menos recursos para crescimento. Alocam recursos para a reprodução quando há uma alta disponibilidade.

Mudanças na alocação de recursos durante a ontogenia

Alocação de biomassa para diferentes estruturas durante o ciclo de vida de *Senecio vulgaris*



Alocação para aquisição de recursos

- Como os recursos são limitantes para as plantas a **competição** tem um papel importante na alocação de recursos estruturais durante o **crescimento** (folhas, raízes)
- Plantas possuem estruturas para capturar recursos essenciais localizadas em diferentes partes da planta – **acima e abaixo do solo**
- Energia para **fotossíntese**: adquirida **acima do solo** pelas folhas
- água e nutrientes: adquiridos **abaixo do solo** pelas raízes
- Plantas devem encontrar um balanço na alocação de energia entre as raízes (água e nutrientes) e os ramos (energia, fotossíntese, ganho de carbono)
- A **razão root:shoot** nos daria então indicação das estratégias de alocação de recursos em plantas

A hipótese da razão de recursos de D. Tilman (1988)



University of Minnesota

- *Resource-ratio hypothesis*
- Análise de custo/benefício de diferentes padrões de alocação de recursos em plantas
- Foco: **competição por recursos limitantes**
- As plantas se adaptaram para sobreviver em diferentes habitats alocando diferentemente seus recursos em termos de padrão de reprodução, padrões de história de vida, e mecanismos de defesa
- Diferenças na demanda relativa de recursos limitantes devem levar a diferenças na composição de comunidades de plantas

Alocação para sobrevivência

- Alocação para os **componentes de reserva**, onde os recursos são mantidos para um uso futuro
- As plantas podem estocar carbono e outros nutrientes, mas há uma variação muito grande na quantidade e tipo de nutriente, e no órgão de reserva, que pode ser: folhas, caule, raízes, ou órgãos especializados
- Alocação **para componentes de defesa** – tolerância a herbivoria vs. defesas químicas (espinhos, pelos, folhas coriáceas)

Alocação para sobrevivência

Fatores que afetam a habilidade para sobreviver:

Duração da vida

Idade da 1a reprodução

Taxas de crescimento

Tamanho da planta

Alocação para reprodução

Diferentes maneiras e seus *trade-offs*:

Reprodução sexuada

Alto investimento na produção de sementes ou na fertilização

- Alta produção de pólen X óvulos grandes (aptidão masculina x feminina)
- Grande número de pólen X pólen de tamanho grande (disseminação por vento ou animais)
- Produção de gametas X recompensa para polinizadores ou dispersores (número de óvulos X nectar/estruturas de sementes)

Alto investimento no potencial sucesso de plântulas

- Tamanho X número de sementes
- Dispersão X reserva/provisão (ex., estruturas que facilitam a dispersão por vento X qualidade ou tamanho da semente)

Reprodução vegetativa

- Rebrotas X produção de sementes

Histórias de vida

A história de vida de uma planta descreve:

- **quanto tempo ela vive**
- **quanto tempo leva para atingir a maturidade reprodutiva**
- **Idade, tamanho e reprodução**

(Stearns 1992)

- **Um padrão que tem sucesso é o que aumenta a reprodução, sobrevivência e/ou o crescimento em um ambiente particular**

História de vida – classificações

Duração do ciclo de vida

- a. Anuais: o ciclo de vida dura 1 ano
- b. Bienais (*biennial*): o ciclo de vida dura 2 anos (*pode ser mais)
- c. Perenes: muitos anos para completar o ciclo de vida

Frequência de floração

- a. Semelparas (do latim, nascido ao mesmo tempo) ou monocárpicas (do grego, um fruto)
- b. Iteroparas (do latim, nascer de novo) ou policárpicas (do grego, muitos frutos)

Forma de vida

- a. Esquema de Raunkiaer

Forma de vida (Life form)

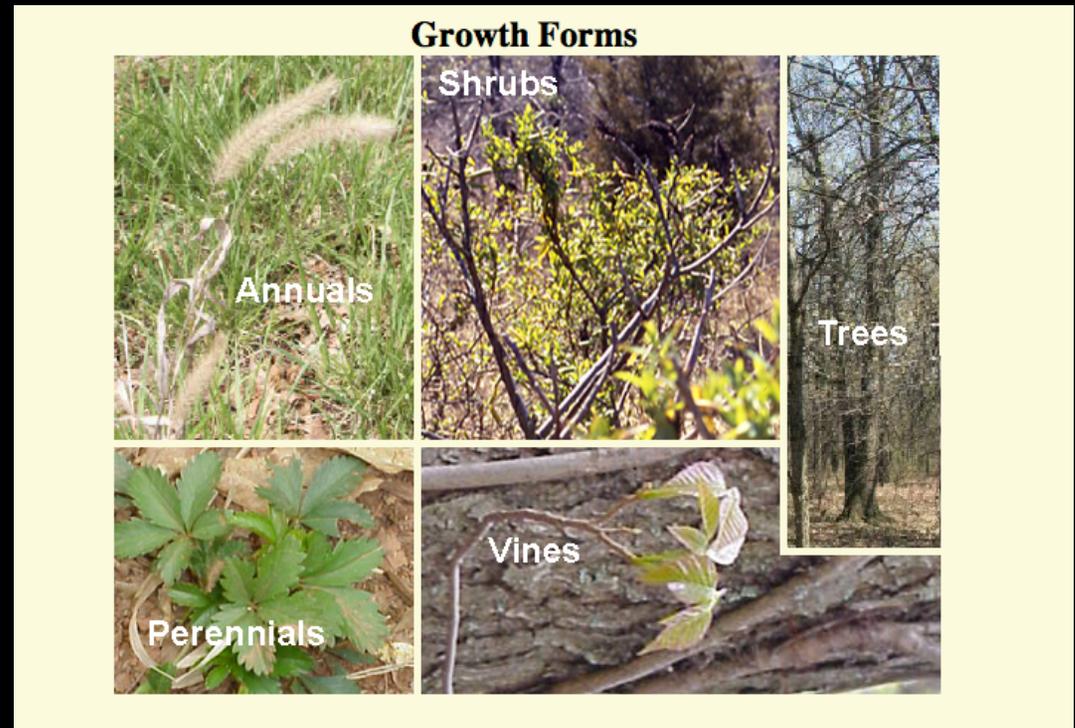
Forma de crescimento (*growth form*)

Forma de vida: Warming (1895)

Forma de vida e de crescimento seriam a mesma coisa

Formas de crescimento
(característica da planta; morfologia)

Herbáceas, Arbustos
Árvores, Trepadeiras



Formas de vida

forma de crescimento (geralmente constante) que apresenta relação óbvia com fatores ambientais. Formas de vida podem incluir formas de crescimento

Ex: grau de deciduidade, proteção a gemas, morfologia (suculência, espinhos), atributos de folhas

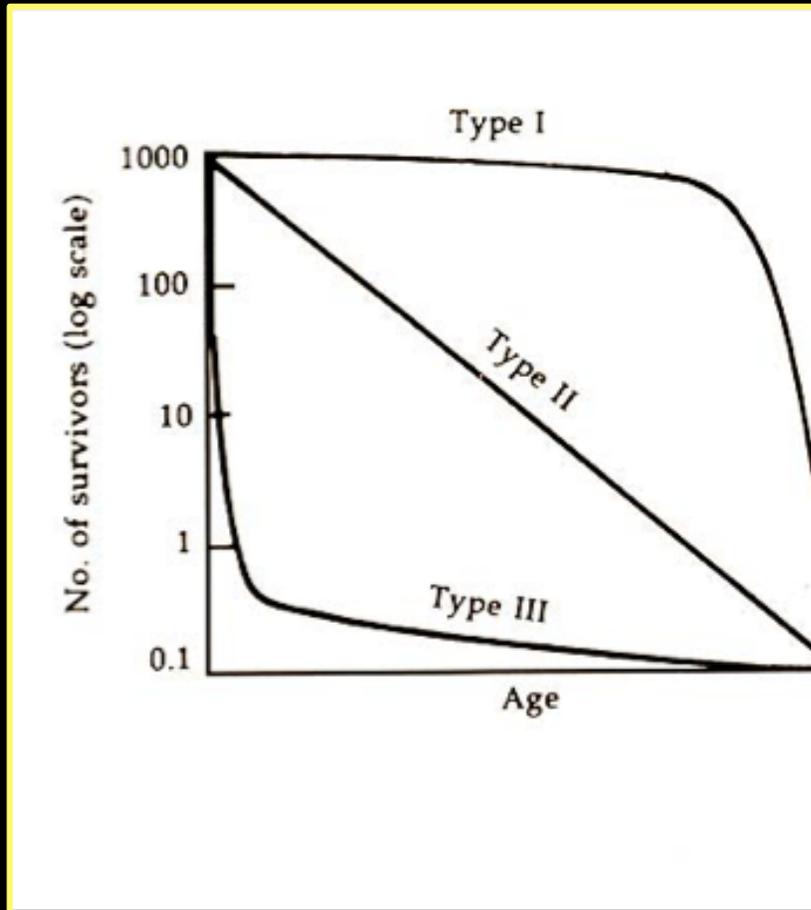
Padrões de história de vida Espécies *r*- e *K*-estrategistas (MacArthur & Wilson 1967)

- Desenvolveram o conceito de posição de organismos dentro de um espectro baseado em extremos de alocação de recursos para a reprodução.
- **Plantas *r*-estrategistas:** maximizam a sua taxa intrínseca de aumento reprodutivo, via alta produção de sementes, minimizando os custos de manutenção
- **Plantas *K*-estrategistas:** alocam a maior parte dos recursos para a sobrevivência e se reproduzem tarde na sua ontogenia
- A maioria das plantas apresentam estratégias entre esses extremo

Atributos das espécies *r*- e *K*-estrategistas

Trait type	<i>r</i> -selection	<i>K</i> -selection
Climate	Variable, unpredictable	Constant or predictable
Mortality	Density independent	Density dependent
Survivorship	Type III	Type I or II
Population size	Variable	Fairly constant, near carrying capacity
Effects of competition	Often lax	Strong
Development time	Short	Long
Life span	Short, <2 years	Long, >5 years
Seed bank	Yes	No
Allocation	Reproduction focus	Survivorship, delayed reproduction
Reproductive mode	Monocarpic	Polycarpic
Overall	Productivity	Efficiency

Curvas de sobrevivência



Tipo I: característica de organismos com mortalidade concentrada nos estágios finais da vida (ex., anuais com dormência de sementes)

Tipo II: característica de organismos com taxas de mortalidade constante

Tipo III: característica de organismos com alta taxa de mortalidade de jovens (ex., maioria das árvores)

Padrões de história de vida

Espécies com estratégias C, S, R

(J. P. Grime, 1977)



University of Sheffield

Grime descreveu uma 3ª estratégia, dividindo as espécies K-estrategistas em 2 grupos: C e S

Cada grupo especializado em uma das principais estratégias: **crescimento, reprodução e manutenção**

Competidoras (C): alocam a maioria dos recursos disponíveis para **crescimento**. Possuem uma alta eficiência na captura de recursos, dificultando que outras entrem em competição por esses mesmos recursos

Tolerantes ao stress (S): vivem em habitats onde os recursos são limitados, ou onde a sobrevivência depende da alocação da maioria dos recursos para **manutenção** e **defesa** (ex., desertos tundra ártica)

Ruderais (R): são encontradas tipicamente em habitats frequentemente perturbados, e alocam a maioria dos recursos para a **reprodução** (ex., invasoras em campos de cultura)

Atributos das espécies CSR

Trait type	Competitive	Stress-tolerant	Ruderal
Life form	Variable	Variable	Herbs
Shoot morphology	Dense canopy	Variable	Small stature
Leaf form	Variable	Leathery, needles	Variable
Leaves	Deciduous	Evergreen	Deciduous
Longevity	Long or short	Very long	Very short
Flowering	Annual	Intermittent	Annual
Reproductive maturity	Late	Late	Early
Reproductive effort	Small	Small	Large
Perennation	Buds, seeds	Leaves and roots	Seeds
Growth rate	Rapid	Slow	Rapid
Stress response	Rapid	Slow	Reproduces
Litter	Persistent, copious	Persistent, sparse	Not persistent, sparse
Palatability to herbivores	Variable	Low	Often high

O Triângulo de J. P. Grime (1977)

- Os **extremos** do triângulo representam espécies com estratégias extremas (R, S, C)
- As posições **interiores** representam diferentes combinações de características

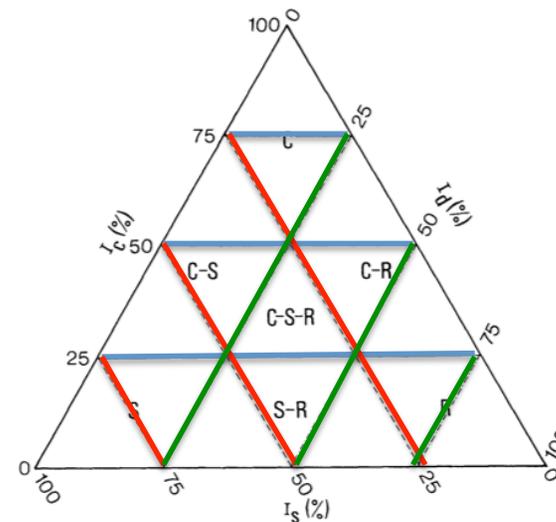
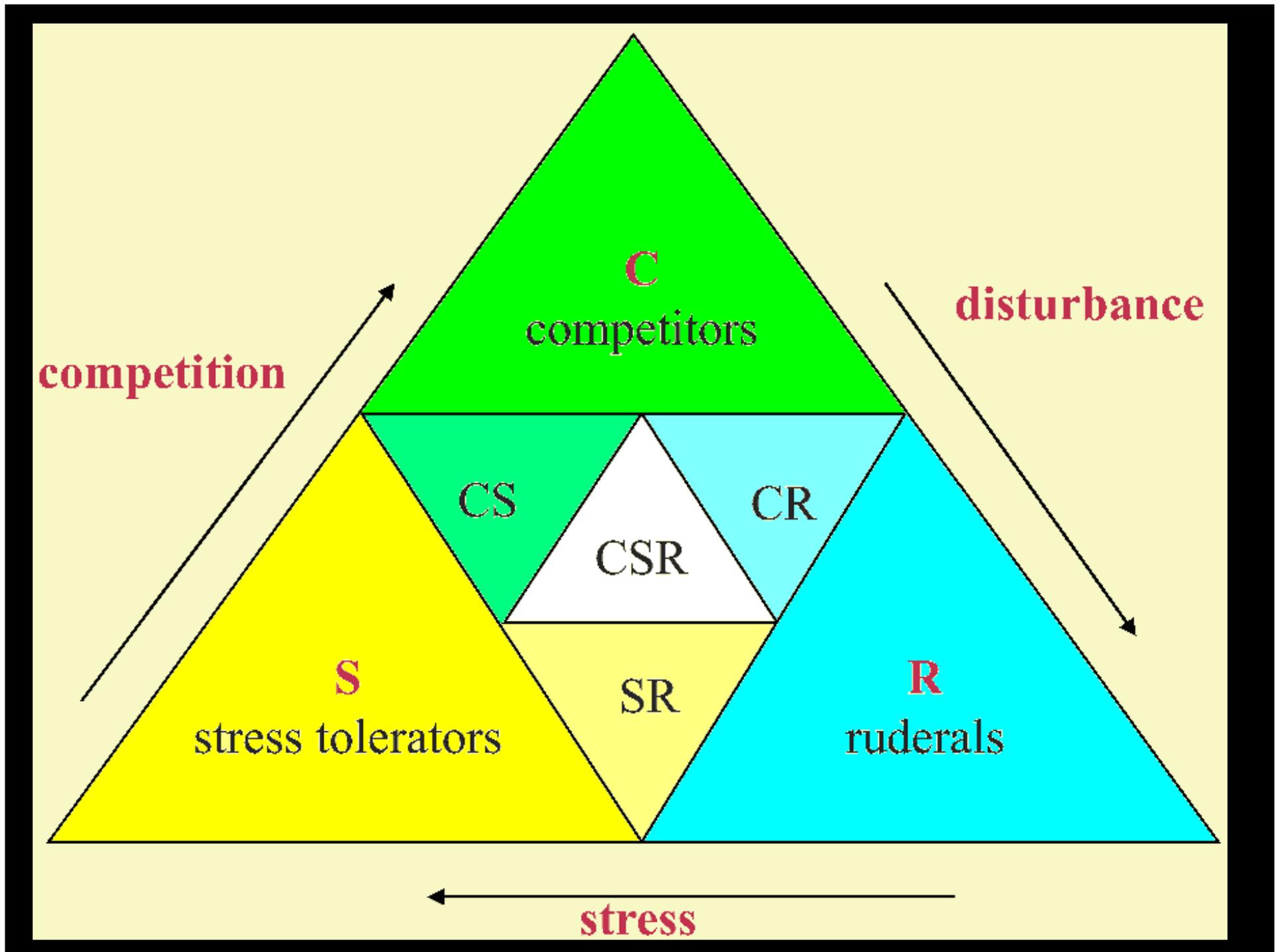


FIG. 2.—Model describing the various equilibria between competition, stress, and disturbance in vegetation and the location of primary and secondary strategies. I_c —relative importance of competition (—), I_s —relative importance of stress (---), I_d —relative importance of disturbance (·-·-). A key to the symbols for the strategies is included in the text.



Tilman x Grime

- A hipótese de Tilman razão-Recurso é uma análise de custo benefício de diferentes padrões de alocação em plantas. Ela esta focada na **competição por recursos limitantes**
- A classificação de espécies de acordo com estratégias de Grime está focada na **importância do ambiente em relação a histórias de vida de plantas**

Demografia e história de vida

- Examina como o **crescimento populacional** é afetado pela variação na **fertilidade** e **sobrevivência** dos indivíduos em função do seu **tamanho, idade** ou outra característica

Literatura recomendada

- Barbour, et al. 1999. Terrestrial Plant Ecology. 3rd ed
- Harper, J. L 1977. Population Biology of Plants
- Grime, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111: 1169-1194
- Grime et al. 1990. Bryophytes and plant strategy theory. Botanical journal of the Linnean Society 104: 175-186
- Tilman, D. 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities
- Stearns, S.C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford.
- Lambers et al. 2008. Plant Physiological Ecology. Springer, 2nd edition. Chapter 7: Growth and allocation, pp. 321-374
- Bazzaz FA, Grace J (1997) Plant resource allocation. Academic Press, San Diego, CA
- Bloom et al. 1985. Resource limitation in plants: an economic analogy. ARES 16:363-392

Literatura recomendada

Medidas de altura em árvores:

http://www.rainfor.org/upload/ManualsEnglish/TreeHeight_english%5B1%5D.pdf

Como estimar densidade da madeira:

http://www.rainfor.org/upload/ManualsEnglish/wood_density_english%5B1%5D.pdf

Referências sobre densidade da madeira:

- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. and Zanne, A. E. (2009), Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12: 351–366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- Williamson et al 2012. Radial Wood Allocation In *Schizolobium parahyba*. *American Journal of Botany* 99(6): 1010–1019. 2012.
- WIEMANN, M. C., AND G. B. WILLIAMSON. 1989a. Radial gradients in the specific gravity of wood in some tropical and temperate trees. *Forest Science* 35: 197–210.
- WIEMANN, M. C., AND G. B. WILLIAMSON. 1989b. Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. *American Journal of Botany* 76: 924–928.

Questão

Localize no triângulo de Grime a posição das seguintes formas de crescimento: **anuais, bienais, liquens, briófitas, árvores e arbustos.**

Justifique.

Referências para consulta

- Gurevitch et al. 2006. The ecology of plants. 2nd edition
- Grime, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111: 1169-1194
- Grime et al. 1990. Bryophytes and plant strategy theory. Botanical journal of the Linnean Society 104: 175-186
- Barbour, et al. 1999. Terrestrial Plant Ecology. 3rd ed.

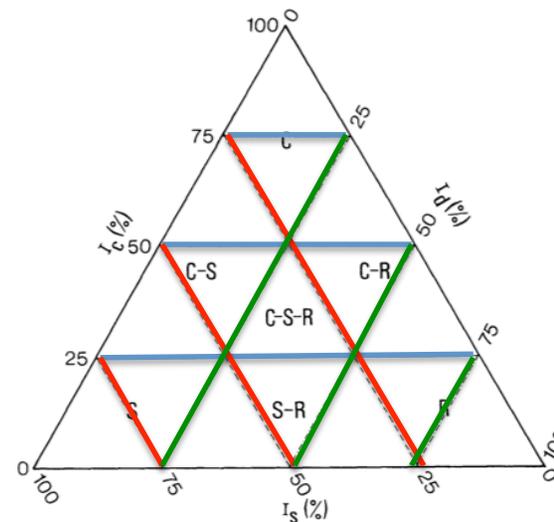


FIG. 2.—Model describing the various equilibria between competition, stress, and disturbance in vegetation and the location of primary and secondary strategies. I_c —relative importance of competition (—), I_s —relative importance of stress (---), I_d —relative importance of disturbance (·-·-). A key to the symbols for the strategies is included in the text.

Métodos de amostragem e análise de dados (P)

Medidas em estudos de campo

Medidas acima e abaixo do solo:

- Área da copa, altura, diâmetro
- Área foliar (LAI)
- Biomassa (raízes, copa, tronco)

- Medidas em outros tipos de vegetação – escalas espaciais e temporais
- Ind clonais
- Duração do Ciclo de vida
- Cobertura, densidade e frequência

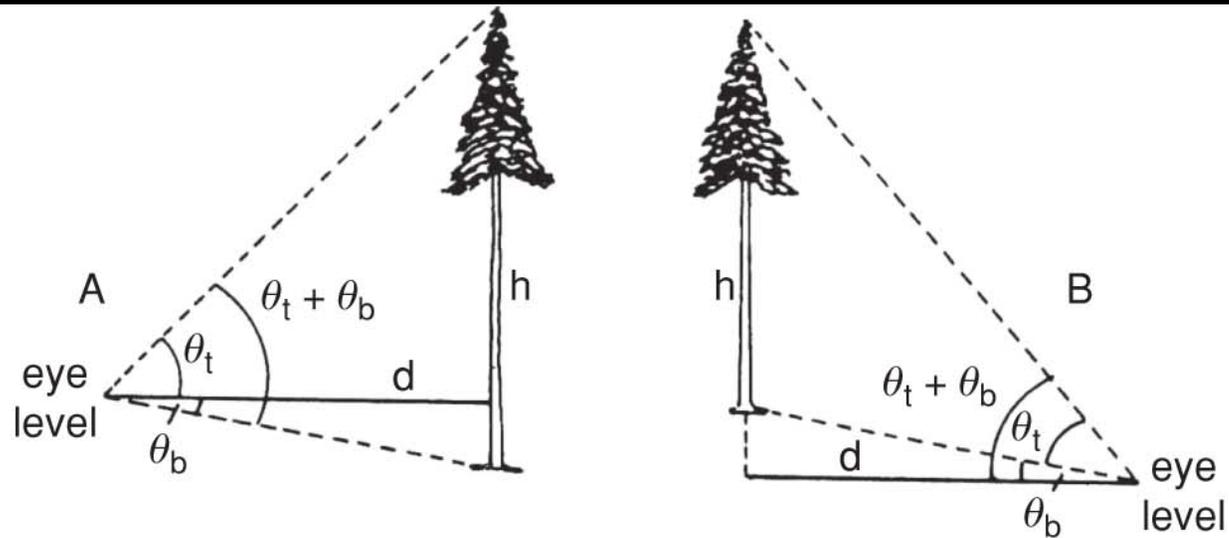
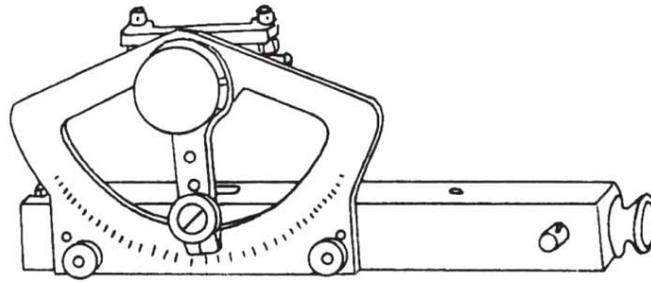
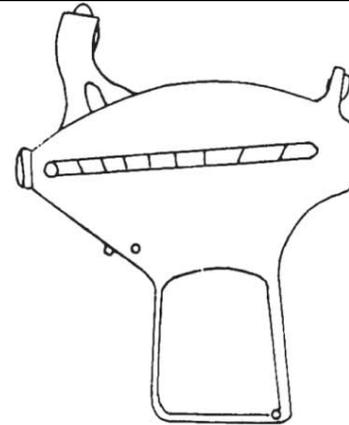


Figure 2.14 Trigonometric relations used with hypsometers to estimate tree heights (Reproduced, with permission, from Belyea, H. C. *Forest Measurement*. 1931. © John Wiley & Sons, Inc.)

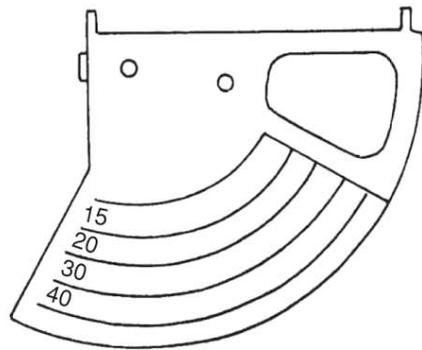
Measurements for Terrestrial Vegetation, Second Edition. Charles D. Bonham.
 © 2013 John Wiley & Sons, Ltd. Published 2013 by John Wiley & Sons, Ltd.



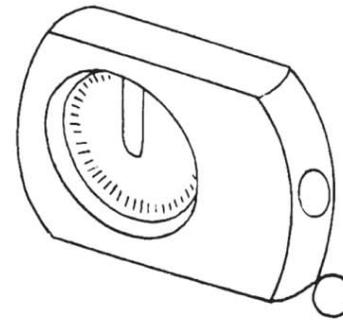
(a) Abney level



(b) Haga altimeter



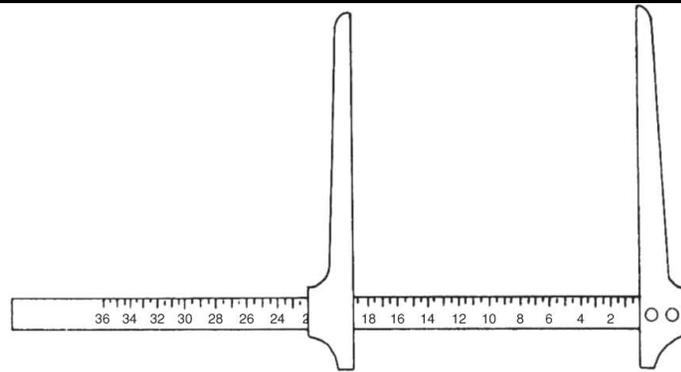
(c) Blume-Leiss



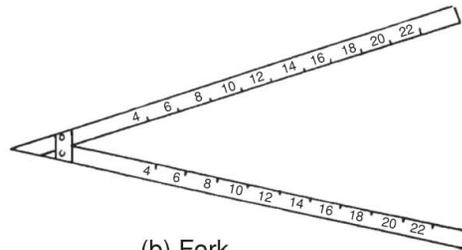
(d) Suunto clinometer

Figure 2.15 Commonly used hypsometers (Reproduced, with permission, from *Forest Mensuration*. Husch, B., Beers, T. W., and Kershaw, J. A. 2003. © John Wiley & Sons, Inc.)

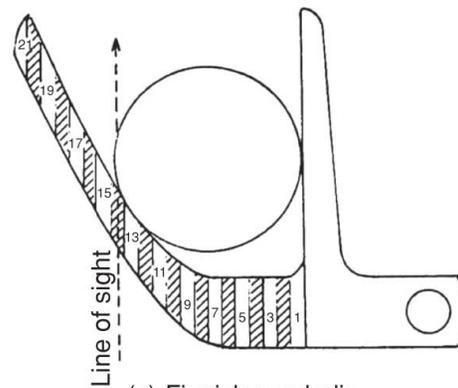
Measurements for Terrestrial Vegetation, Second Edition. Charles D. Bonham.
© 2013 John Wiley & Sons, Ltd. Published 2013 by John Wiley & Sons, Ltd.



(a) Wooden beam



(b) Fork



(c) Finnish parabolic

Figure 2.16 Three types of tree calipers (Reproduced, with permission, from *Forest Mensuration*. Husch, B., Miller, C. I., and Beer, T. W. 2002. © John Wiley & Sons, Inc.)

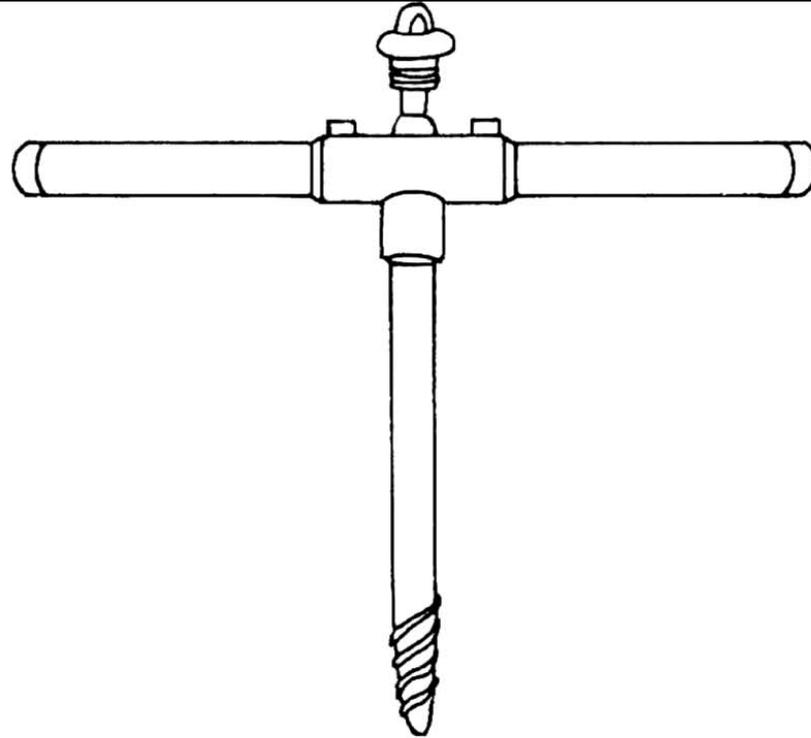


Figure 2.17 Increment borer (Reproduced, with permission, from *Forest Mensuration*. Husch, B., Miller, C. I., and Beer, T. W. 2002. © John Wiley & Sons, Inc.)

Measurements for Terrestrial Vegetation, Second Edition. Charles D. Bonham.
© 2013 John Wiley & Sons, Ltd. Published 2013 by John Wiley & Sons, Ltd.