

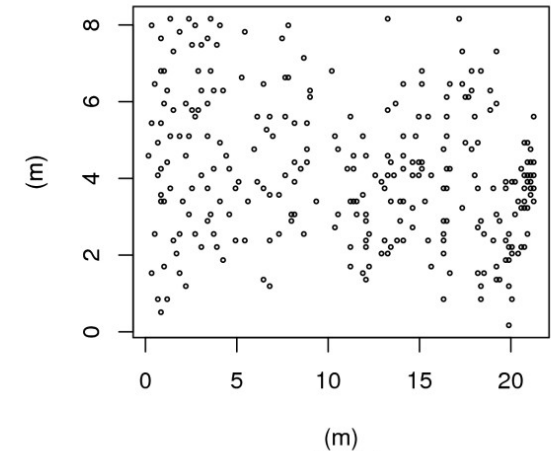
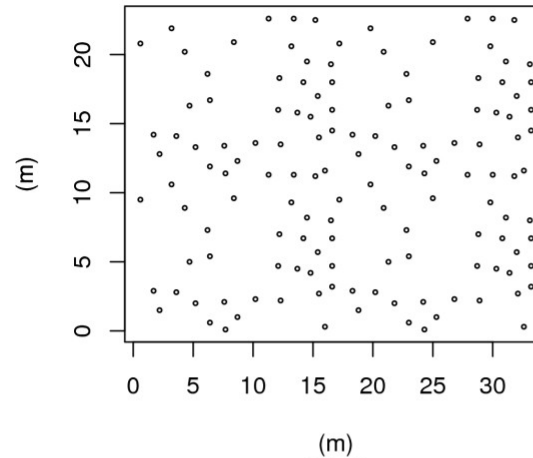
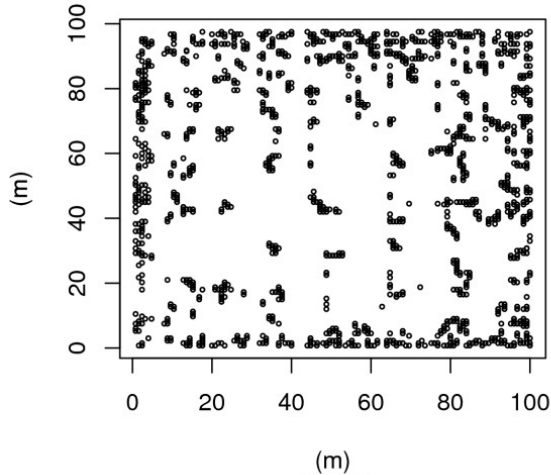
Estrutura espacial de populações de espécies arbóreas

Valéria Forni Martins

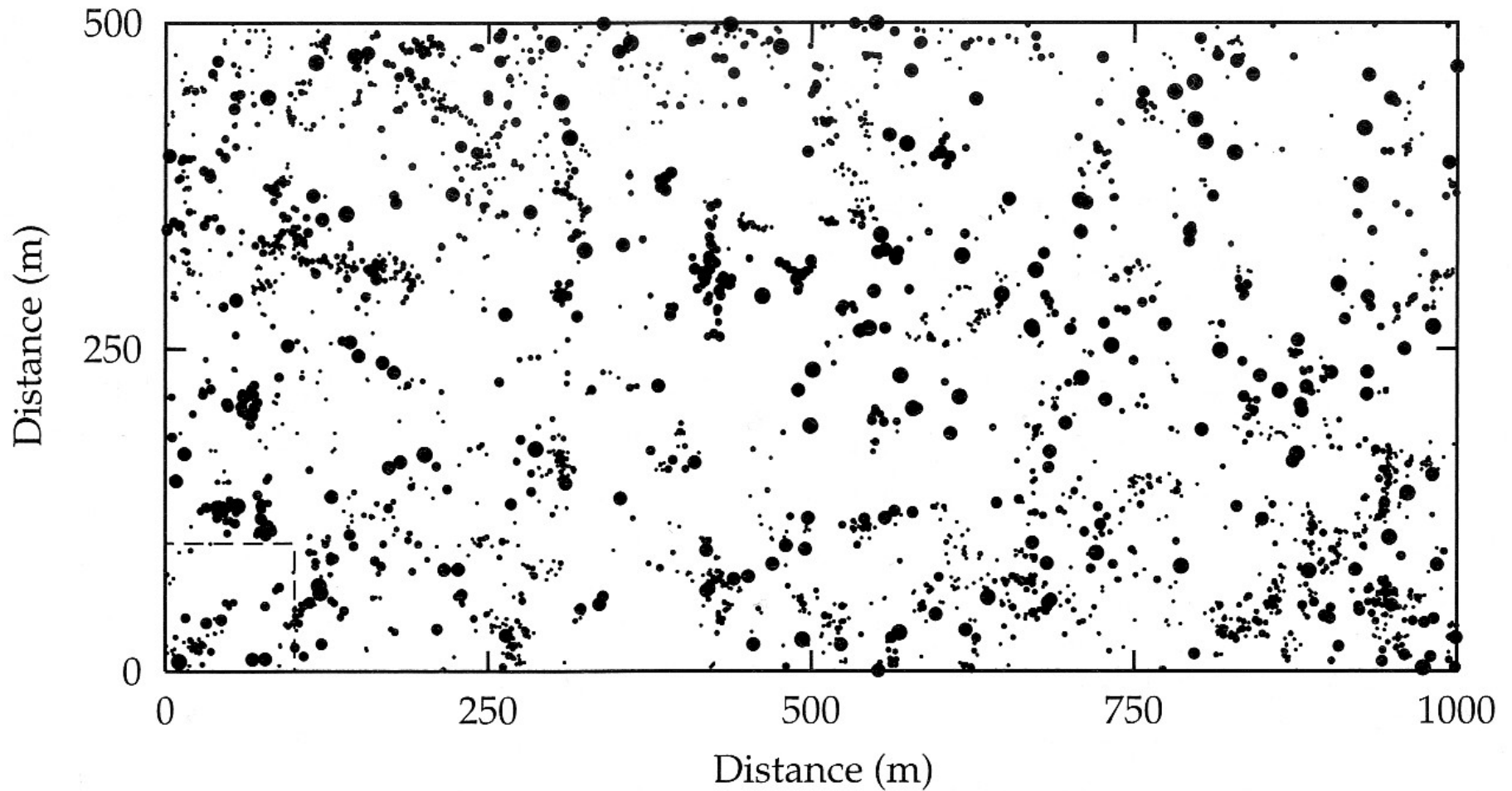
Pesquisadora Colaboradora do Depto. Biologia Vegetal,
UNICAMP

E-mail: valeriafm@gmail.com

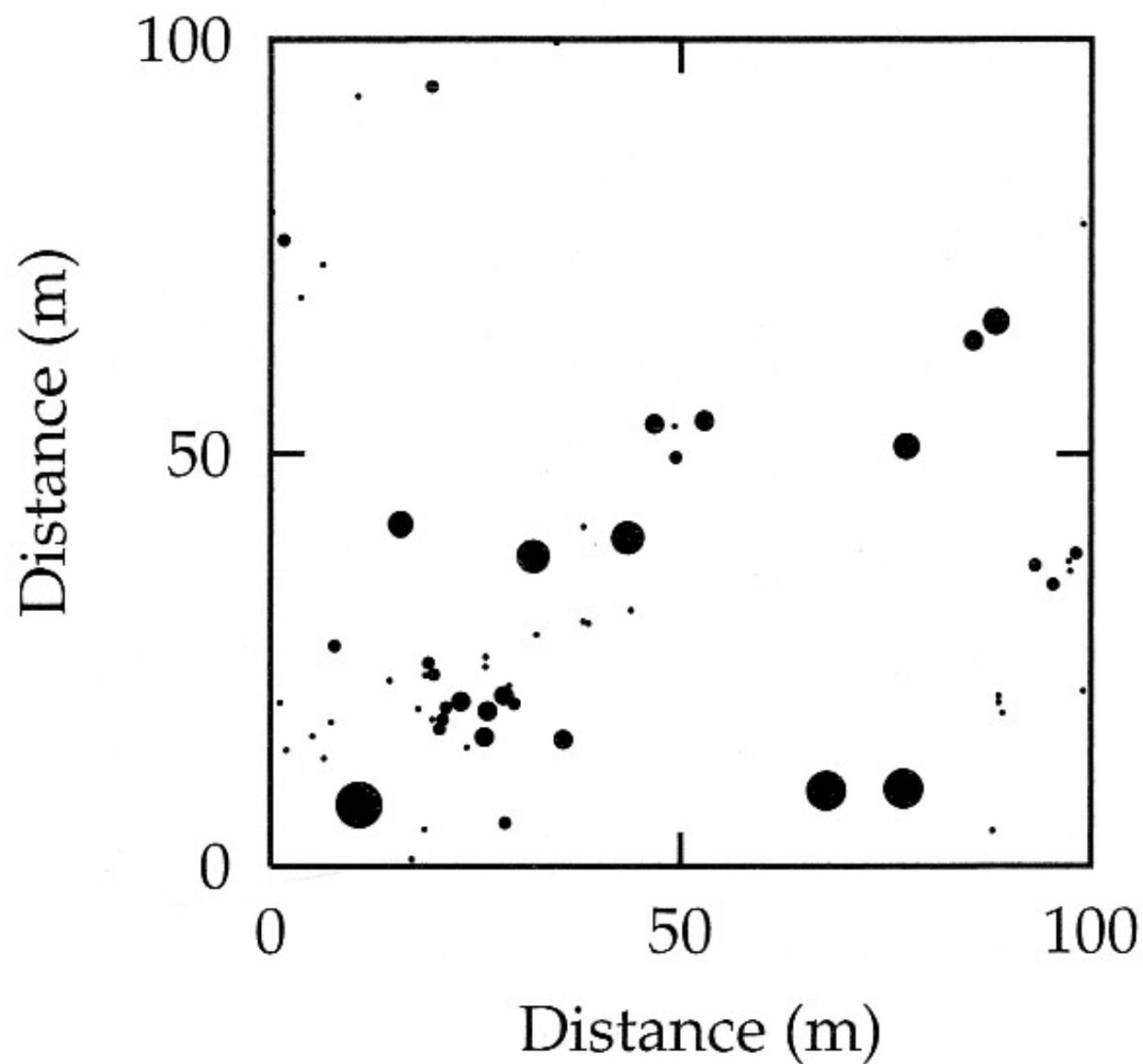
- Estrutura espacial: como é a distribuição dos indivíduos em uma determinada área.
 - Agrupada, regular ou aleatória.



- Escala em que a estrutura é observada:

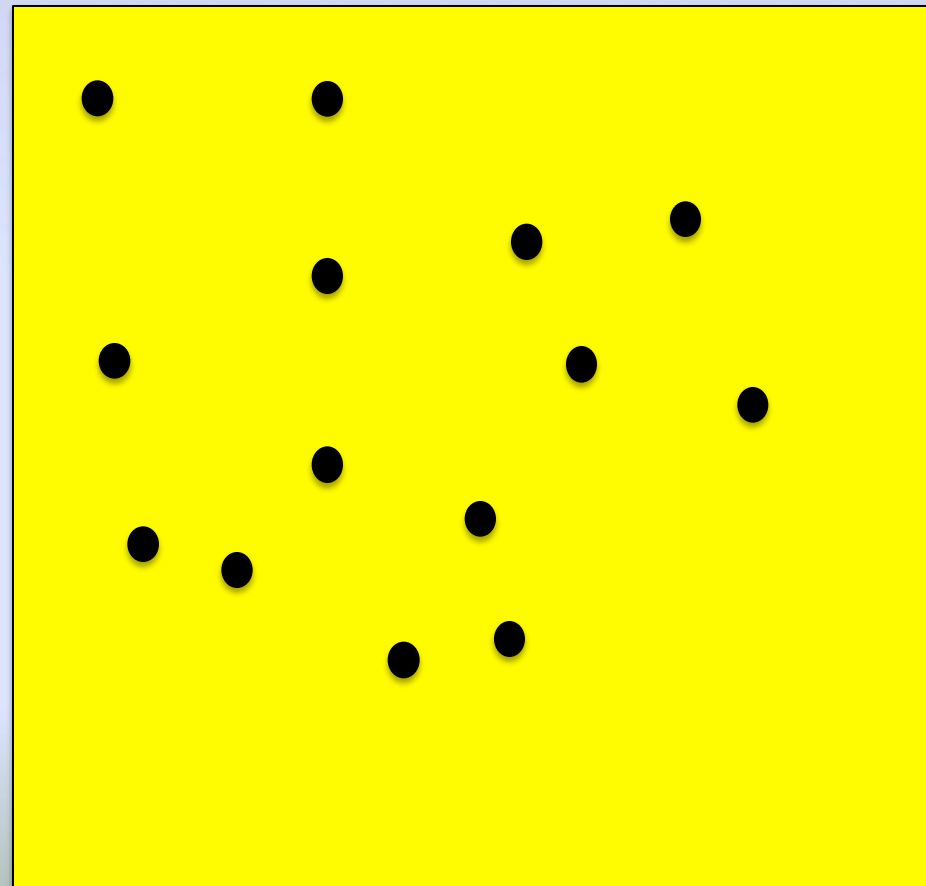
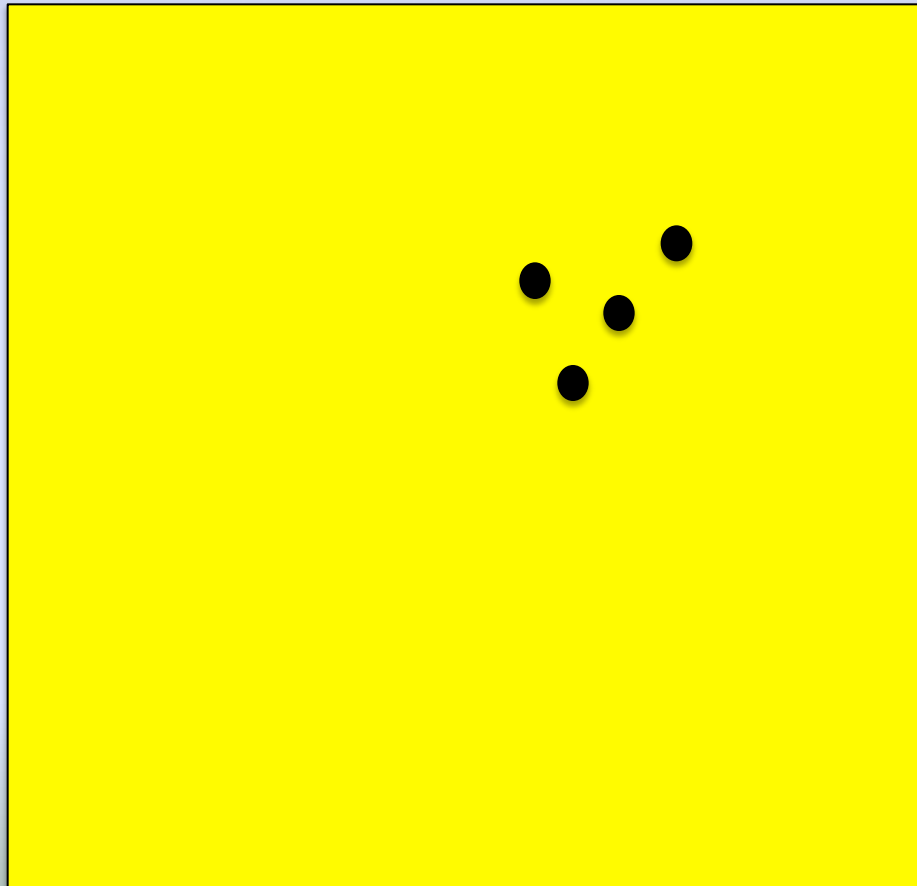


Estrutura espacial de uma população vegetal: escala da estrutura.



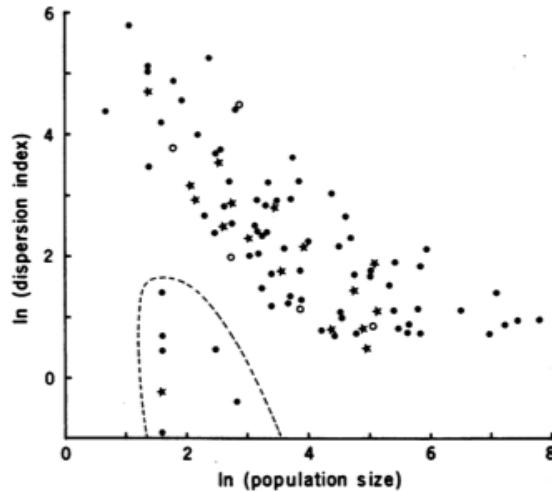
- Tema central na Ecologia Teórica: distribuição dos indivíduos é crucial para a maneira com que uma sp. utiliza recursos e com que é utilizada como recurso, bem como para sua biologia reprodutiva.
- A maior parte dos processos que contribuem para a coexistência de espécies em comunidades biodiversas tem um forte componente espacial.
- Premissa de que a estrutura espacial captura atributos essenciais e constantes: conhecimento sobre os mecanismos que promovem a coexistência.
- Maioria das spp. arbóreas tropicais ocorre com forte agregação em escalas que variam de poucos metros até algumas centenas de metros.

- (1) Densidade de indivíduos potencialmente reprodutivos ("indivíduos grandes"): populações com baixa densidade são mais agregadas.



Estrutura espacial de uma população vegetal: fatores que influenciam a estrutura espacial de spp. arbóreas.

Fig. 6. Relation between total abundance (juveniles and adults in 13.44 hectares) and dispersion pattern for 87 tree and 8 large shrub species, showing the increased clumping in rare species. The y-axis is $\log I_d$ for a quadrat size of 14 m on a side. Solid circles are outcrossed hermaphroditic species; open circles are self-compatible hermaphroditic species; and stars are dioecious species. The seven outlier species (inside dotted line) are not significantly clumped and are represented solely by very large adults.



Hubbell 1979 - Costa Rica

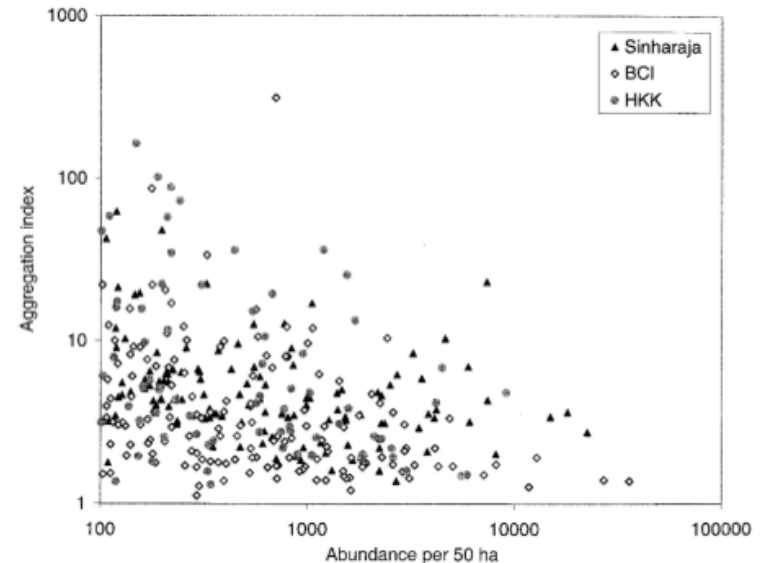


Fig. 2. Aggregation index (Ω_{0-10} , the relative density of conspecifics within 10 m of focal trees) for all species with ≥ 100 individuals at three plots, as a function of the abundance of each species, on a log-log scale.

Condit *et al.* 2000 - Panamá, Malásia e Tailândia

(2) Sistema de reprodução:

Dioecious

$$\left[\text{♀} \right] + \left[\text{♂} \right]$$

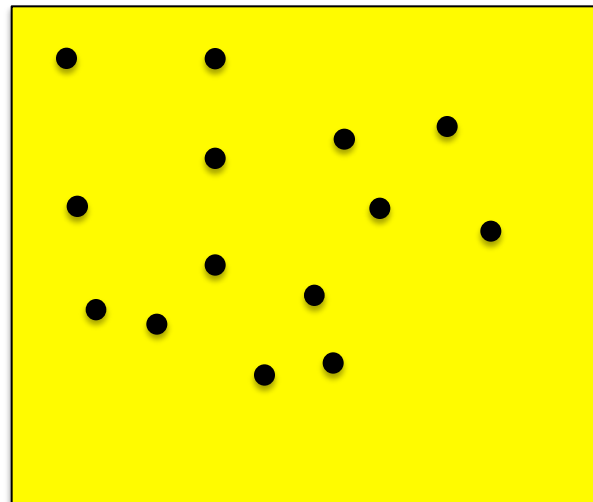
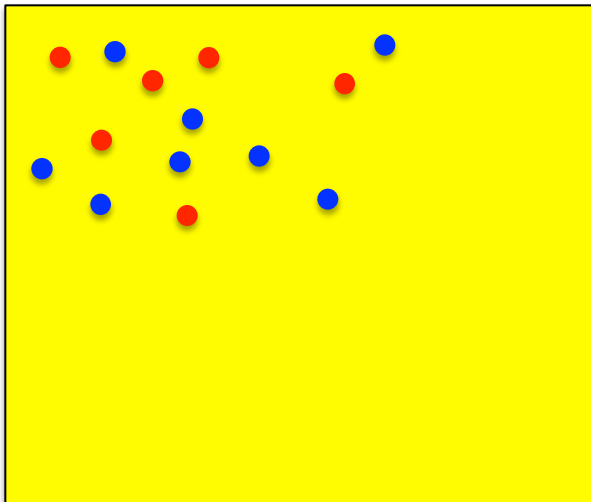
Monoecious

$$\left[\text{♀} + \text{♂} \right]$$

Homoecious

$$\left[\text{♀} \right]$$

- Muitas spp. arbóreas tropicais são dióicas, apresentando uma menor densidade de fontes de semente: mais agregadas.



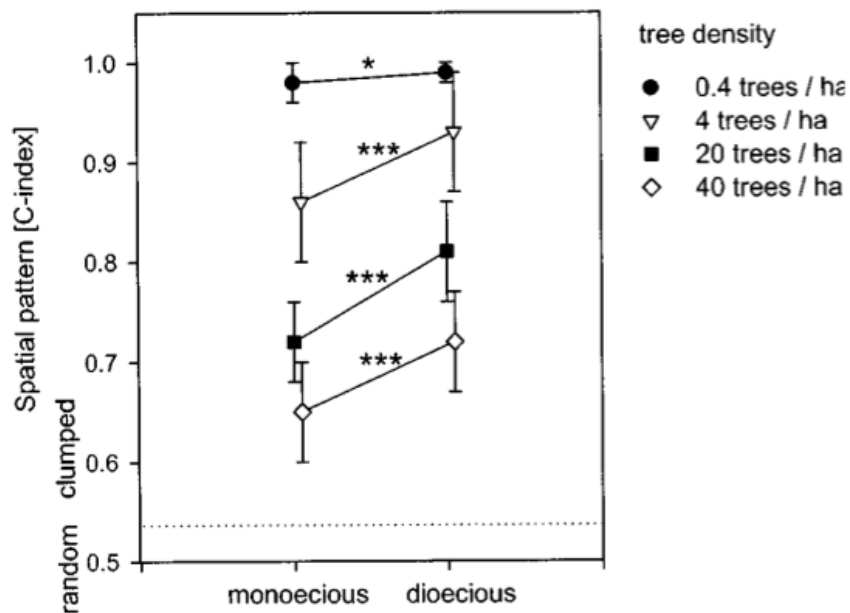


Fig. 3. Spatial pattern of tree populations measured as C-index (mean $\pm$ SD) after 300 simulated years for monoecious and dioecious tree populations at four different tree densities. Initial spatial pattern: random, dispersal distance: 20 m, distribution of dispersal distances: negative exponential. Dotted line reflects significance limit for departure from random patterns. Each mean calculated from 30 replications. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.0001$.

Bleher et al. 2002 - simulações

(3) Dispersão de sementes: dispersão a longa distância resulta em menor agregação do que dispersão local.

- Floretas tropicais da África do Sul e de Madagascar (Bleher & Böhning-Gaese 2001): estrutura regular (presença de muitas aves frugívoras) x estrutura agregada das árvores (fauna depauperada de aves frugívoras).

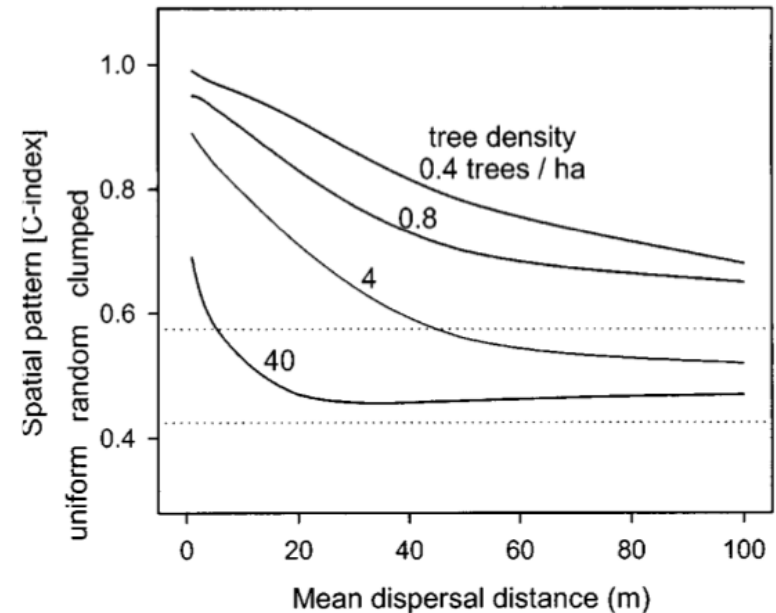


Fig. 5. Spatial pattern of tree populations (mean C-index) after 300 simulated years as a function of dispersal distance at four different tree population densities. Smoothed curves produced through cubic spline interpolation (SigmaPlot 1997). Breeding system: dioecious, initial spatial pattern: random, distribution of dispersal distances: negative exponential. Dotted lines reflect significance limit for departure from random patterns. Each mean calculated from 30 replications. Note that, to generalise the figure for other systems, all distances have to be rescaled by a factor of 3.9 m (representing the maximum overlap among trees).

Estrutura espacial de uma população vegetal: fatores que influenciam a estrutura espacial de spp. arbóreas.

+ Agregação -

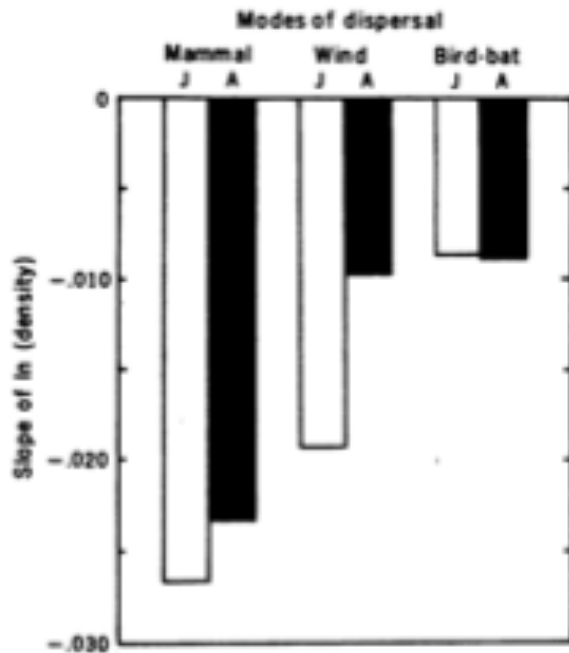


Fig. 5. Relation between the mode of seed dispersal and the steepness of the slope with which the natural log of the density (numbers per square meter) in adult (A) and juveniles (J) decreases with distance (meters) from the average adult in the population, showing the steeper slopes found in the heavier seeded, mammal-dispersed species. Sample sizes: 9 mammal-dispersed species; 12 wind-dispersed species; 9 bird- or bat-dispersed species.

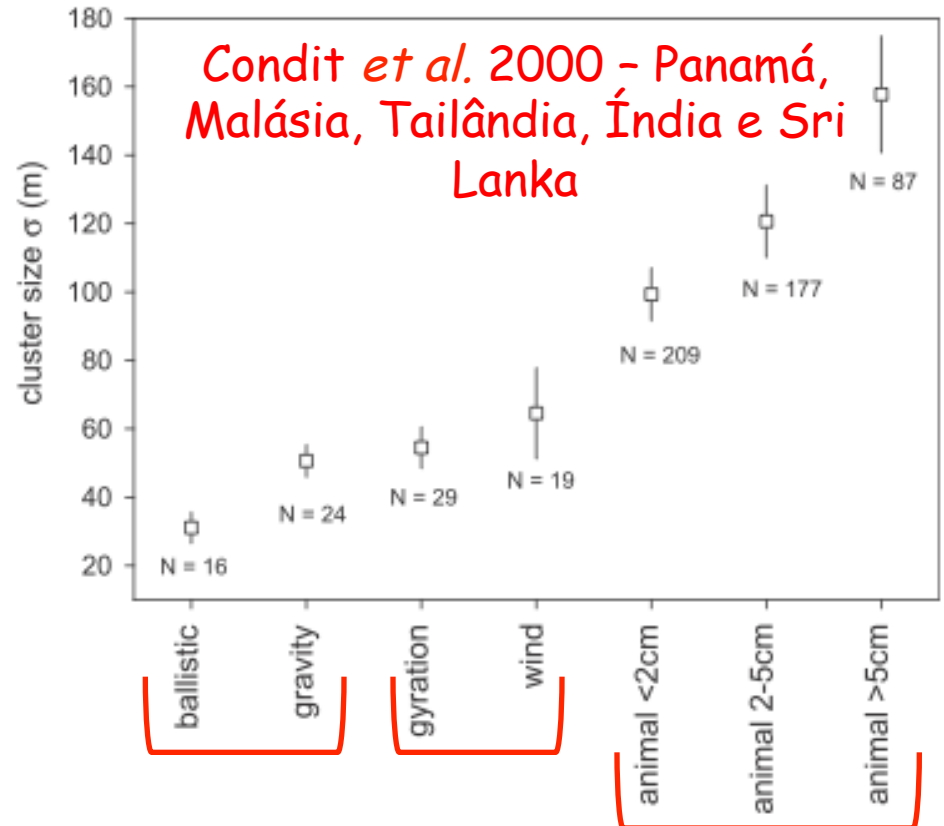
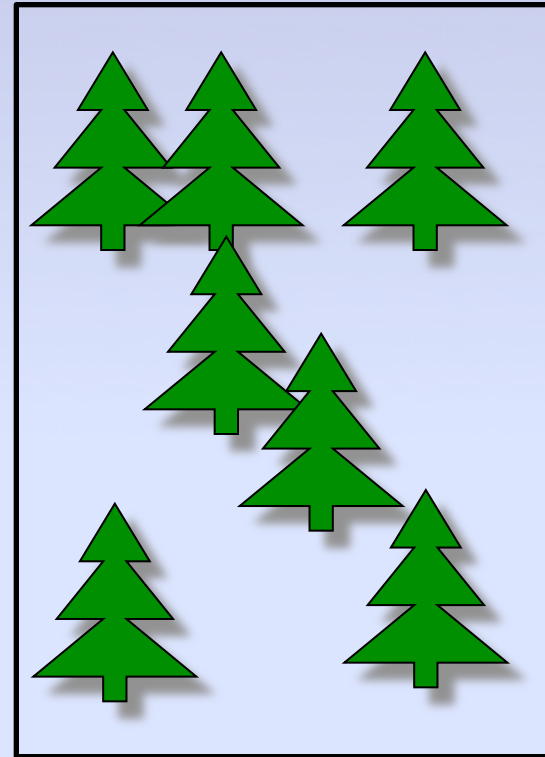
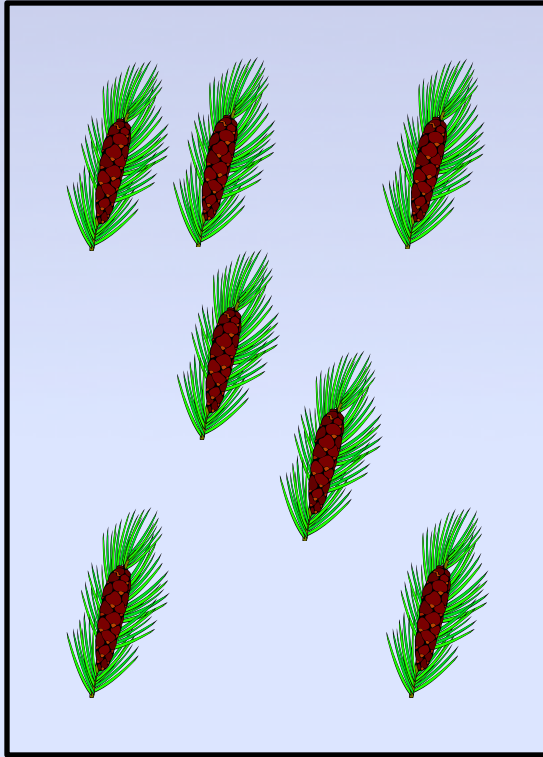


Figure 2. The Relationship between Dispersal Syndrome and Spatial Aggregation for 561 Tree Species at Pasoh, Malaysia
The figure shows the mean $\pm$ 1 standard error of the spatial cluster size (σ) for tree species in each of seven dispersal syndromes.
DOI: 10.1371/journal.pbio.0040344.g002

Hubbell 1979 - Costa Rica

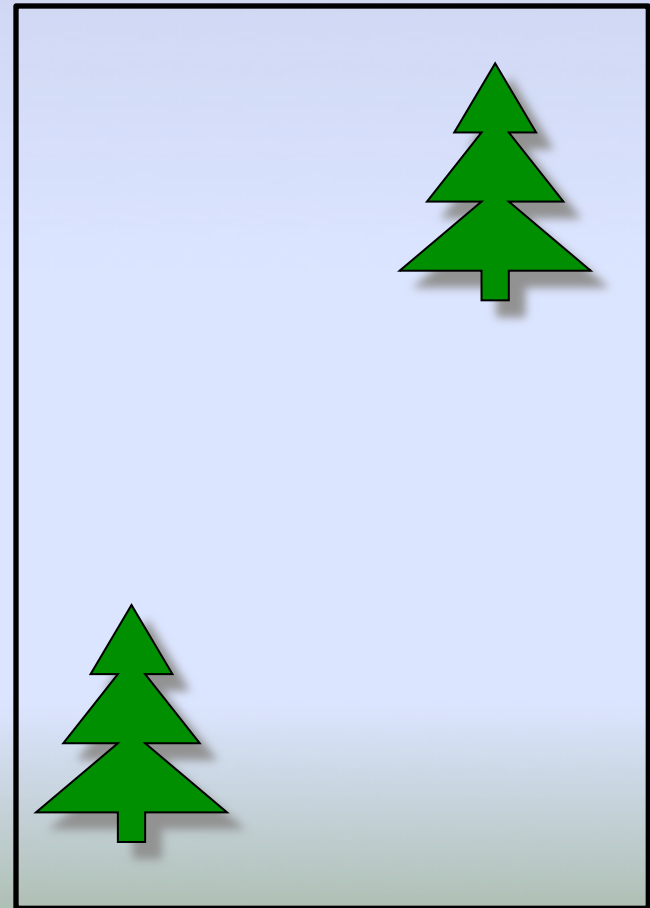
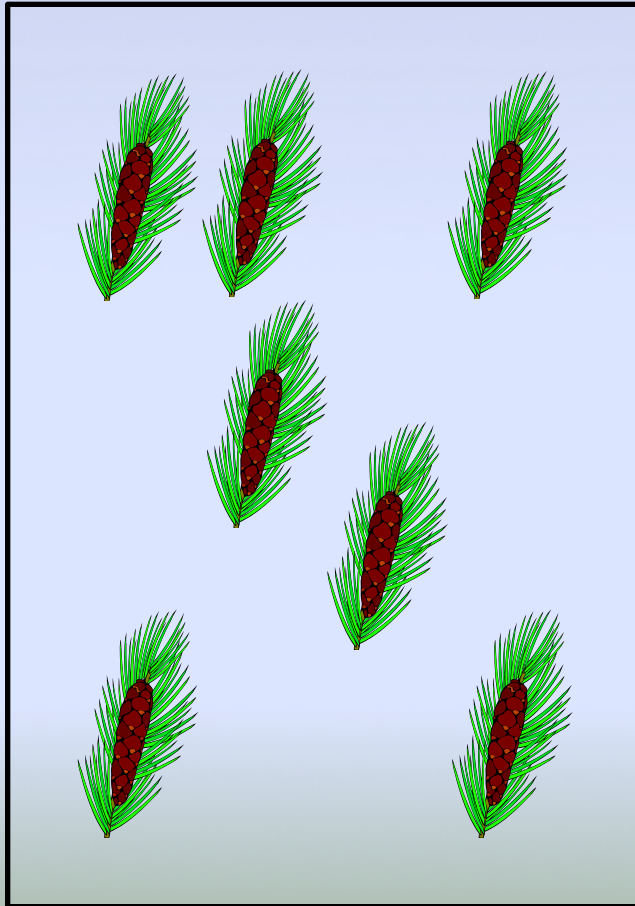
Seidler & Plotkin 2006 - Malásia

- Concordância espacial: distribuição semelhante das sementes e das plantas.

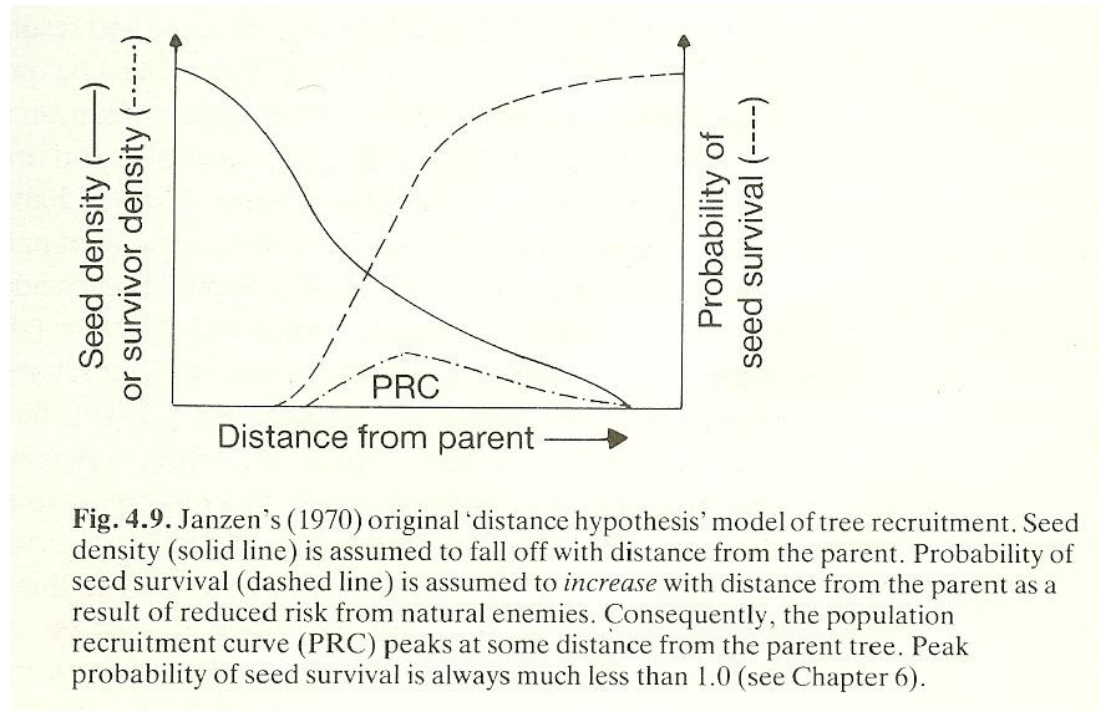


- Principal modelo é o de Hubbell (1980): abundância de sementes é tão alta embaixo de plantas parentais que a mortalidade não desacopla adultos de sementes, plântulas e jovens.

- Discordância espacial: processos pós-dispersão se sobressaem ao padrão de deposição de sementes, levando à independência ou relação negativa entre chuva de semente e estrutura espacial da população.



- Principal modelo é o Janzen-Connell: mortalidade dependente de densidade de sementes e plântulas devido a ataque de patógenos, predação e herbivoria reduz a agregação perto de plantas parentais e resulta em maior recrutamento a uma certa distância das mesmas; devido à grande abundância de sementes perto das plantas parentais, só ocorre uma redução na agregação; discordância espacial somente em casos extremos.



- Relação entre as distribuições da chuva de semente e dos indivíduos depende do grau da heterogeneidade ambiental das perdas pós-dispersão em relação à distribuição de sementes + probabilidades de sobrevivência ao longo do recrutamento.
- Chuva de semente reflete dispersão local: concordância espacial; mas isto não é uma regra...



- Grande parte das spp. tropicais e temperadas é dispersa por animais:

- Muito importante, principalmente nos trópicos: mais de 75% de mortalidade por predação das sementes depositadas perto das plantas parentais.

- Animais depositam sementes em determinados microhabitats:

- Escolha do local de forrageamento.
 - Seleção de frutos.
 - Padrões de forrageamento.
 - Preferências gerais entre os diferentes microhabitats.



- Nas florestas tropicais, as aves são o principal grupo de agentes dispersores e depositam sementes em diferentes densidades no ambiente.

- Distância da planta parental:

- Aves geralmente carregam sementes até 100 m da fonte: dispersão local.
 - Como a maioria das populações é agrupada, a agregação das plantas parentais deve resultar em uma grande heterogeneidade espacial da chuva de semente.



- Altura da vegetação:
 - Poleiros em locais com maior estrutura vertical atraem mais aves: maior abundância da chuva de semente.
 - Poleiros mais altos são mais seguros contra predadores e melhores locais para avistar presas.



- Estrutura heterogênea da vegetação (clareiras):
 - Aves frugívoras concentram suas atividades nas clareiras, que recebem um nº desproporcionalmente maior de sementes.
 - Muitos trabalhos encontraram esta relação, porém outros têm mostrado que as clareiras não apresentam uma maior chegada de sementes e uma maior emergência de plântulas.



- Características climáticas extremas: sementes agregadas sob coespecíficos ou sob outras spp. com frutos carnosos no Mediterrâneo (Alcántara *et al.* 2000, Arrieta & Suárez 2005).

- Visitação de aves: alimento e abrigo.
- Alelopatia inibe estabelecimento de indivíduos coespecíficos: concordância entre chuva de semente e adultos, mas discordância entre jovens e adultos.



- Discordância espacial entre chuva de semente e adultos pode resultar da dispersão secundária e das características do ambiente.

- Dispersão secundária reorganiza espacialmente a chuva de semente: aumento da distância de dispersão, mas também concentração de sementes em microhabitats específicos.

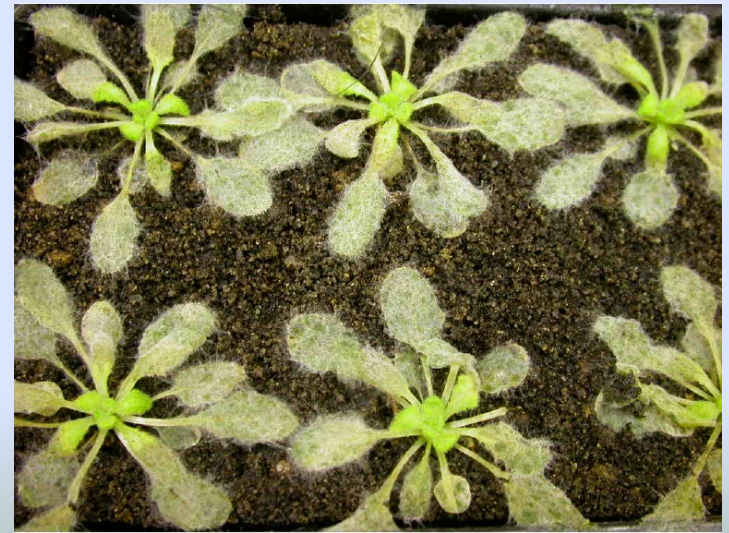


Ricinus communis

- Características da paisagem e morfologia das sementes que determina como elas se relacionam com o ambiente físico.



- Relação espacial entre sementes e plântulas (e, conseqüentemente, entre os estádios ontogenéticos subsequentes) é menos previsível ainda: concordância, discordância ou independência espacial.
- Plântula é o estágio mais crítico: predação, ataque de patógenos e germinação da semente; herbivoria, ataque de patógenos e competição da plântula.



- Discordância espacial entre sementes e novos indivíduos da população (características do ambiente):
 - Calviño-Cancela (2002): maior deposição de sementes de *Corema album* sob plantas no Mediterrâneo x maior recrutamento em solo aberto.



- Houle (1992): deposição de sementes de cinco spp. dispersas pelo vento em uma floresta semidecídua da América do Norte x distribuição de plântulas.

- Ataque de patógenos também pode levar à discordância espacial entre sementes e novos indivíduos (Augspurger 1984):
 - Fatores de mortalidade de plântulas de 9 spp. dispersas pelo vento em função das distâncias das plantas parentais em BC.
 - Dois meses: mortalidade por patógenos foi acentuada perto das plantas parentais para 6 spp. (dependente de densidade) e menor em clareiras para as 9 spp. (independente de densidade).
 - Um ano: diferentes fatores de mortalidade dependentes de distância e densidade para as 9 spp. + maior sobrevivência em clareiras para algumas spp. (formação aleatória e imprevisível).



- Desacoplamento devido ao banco de semente do solo:
 - Distribuição espacial das sementes nos bancos pode ser diferente da distribuição das sementes na chuva de semente: banco é formado pela chuva de eventos passados de dispersão.
 - Sementes nos bancos estão sujeitas a diferentes condições no espaço que afetam sua germinação e sua viabilidade.
 - Banco de semente não deve desacoplar a distribuição da chuva de semente e das plântulas em florestas tropicais: bancos são compostos principalmente por spp. pioneiras; as sucessionais tardias mantêm-se viáveis e dormentes apenas por um curto período de tempo após a dispersão.

- Concordância espacial entre sementes e novos indivíduos de algumas espécies do Mediterrâneo:
 - *Phillyrea latifolia* na savana, mas não em um local próximo de floresta (Herrera *et al.* 1994).
 - *Ilex aquifolium*, *Crataegus monogyna* e *Taxus baccata* (García *et al.* 2005).

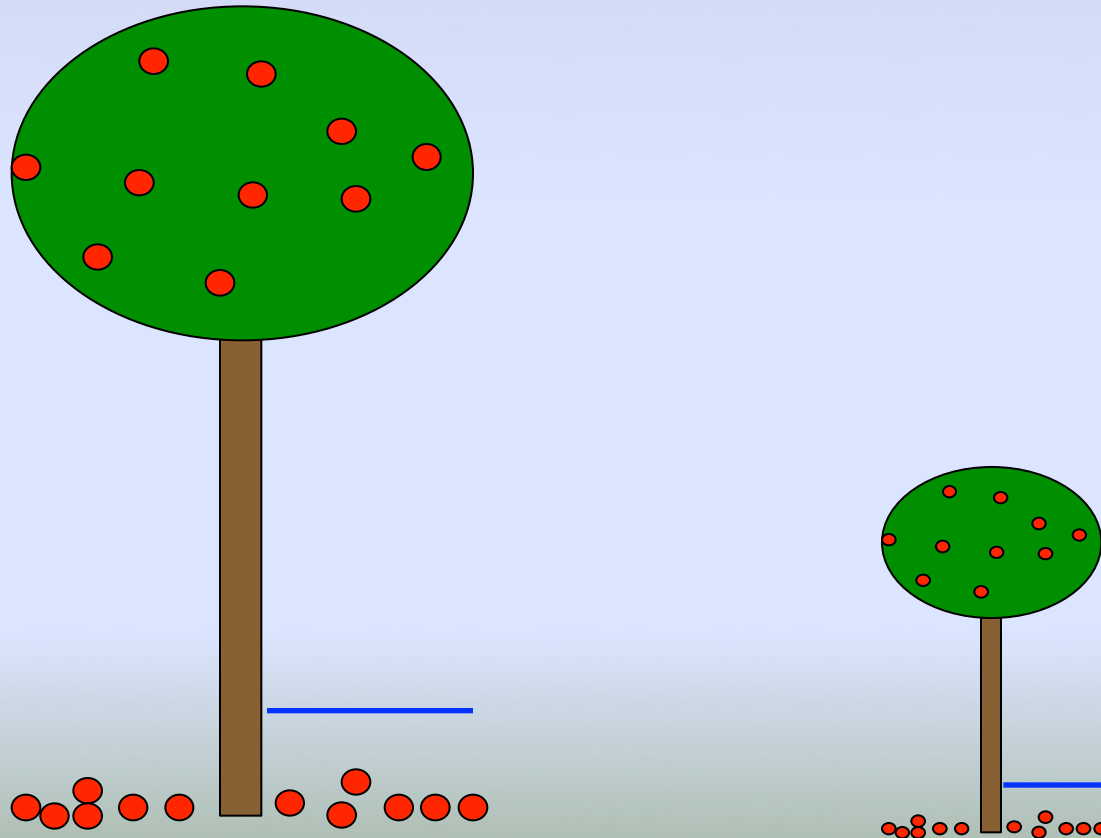


- Diversos processos entre a dispersão e o estabelecimento de adultos dificulta a previsão da estrutura espacial.
- Dispersão parece resultar no padrão agregado de spp. arbóreas, principalmente as tropicais.



(4) Altura máxima da espécie e dispersão de sementes:

- Espécies altas liberam suas sementes de alturas maiores e também de distâncias mais afastadas da base do tronco: maior distância de dispersão.



- Espécies mais altas também apresentam adaptações para dispersão a longa distância através de agentes dispersores: mecanismo de escape da alta mortalidade embaixo das amplas copas das plantas parentais.
- Altura máxima da espécie funciona como melhor preditor de distância de dispersão do que a própria massa da semente.

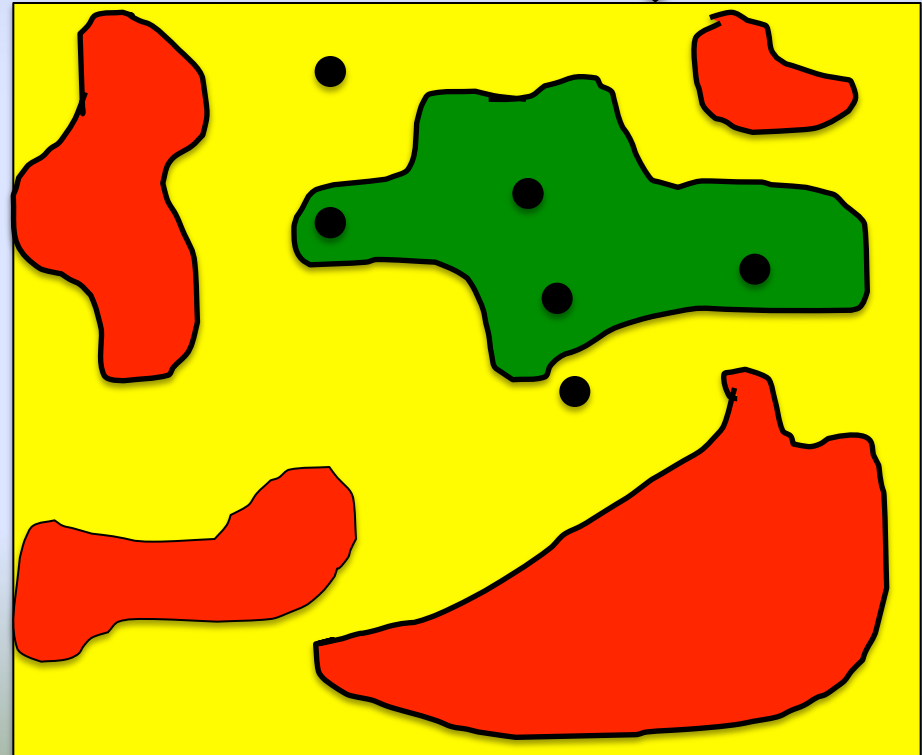
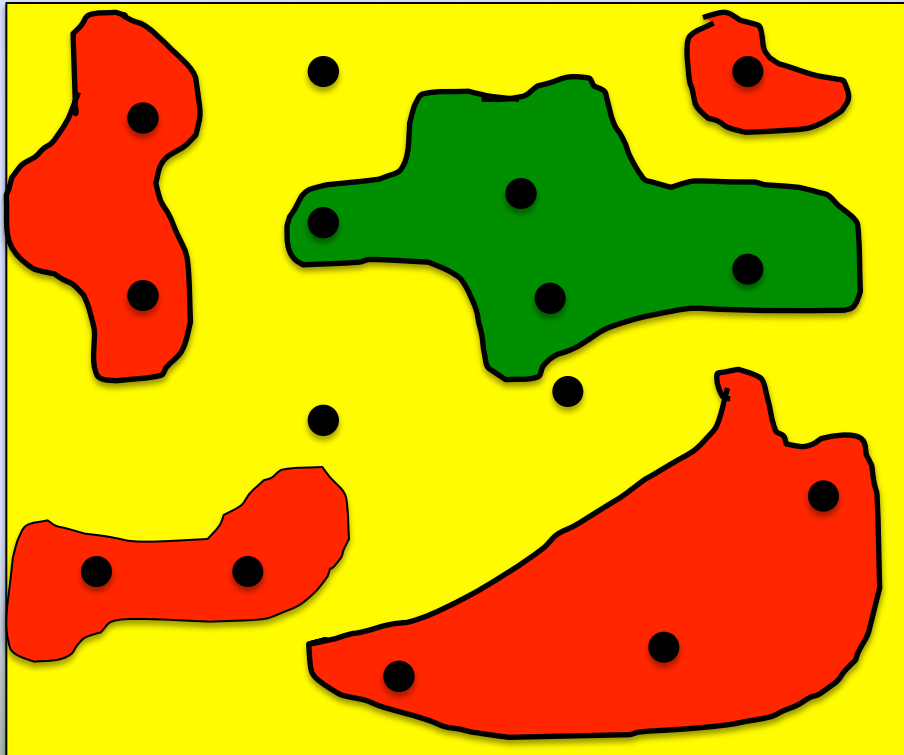


(5) Densidade da madeira:

- Espécies com baixa densidade da madeira: crescimento rápido, intolerantes à sombra e melhores colonizadoras.
 - Rápida ocupação de clareiras: forte agregação.
- Espécies com alta densidade da madeira: crescimento lento, tolerantes à sombra e dominam estágios sucessionais finais.
 - Podem ocorrer em ambientes com pouca luz: menor agregação. Encontrado por Réjou-Méchain *et al.* 2011, mas para a escala de 10-70 km.
 - Baixa densidade de indivíduos reprodutivos: maior agregação.

(6) Processos pós-dispersão:

- Heterogeneidade ambiental:
 - Solo.
 - Água.
 - Luz.
 - Topografia



Estrutura espacial de uma população vegetal: fatores que influenciam a estrutura espacial de spp. arbóreas.

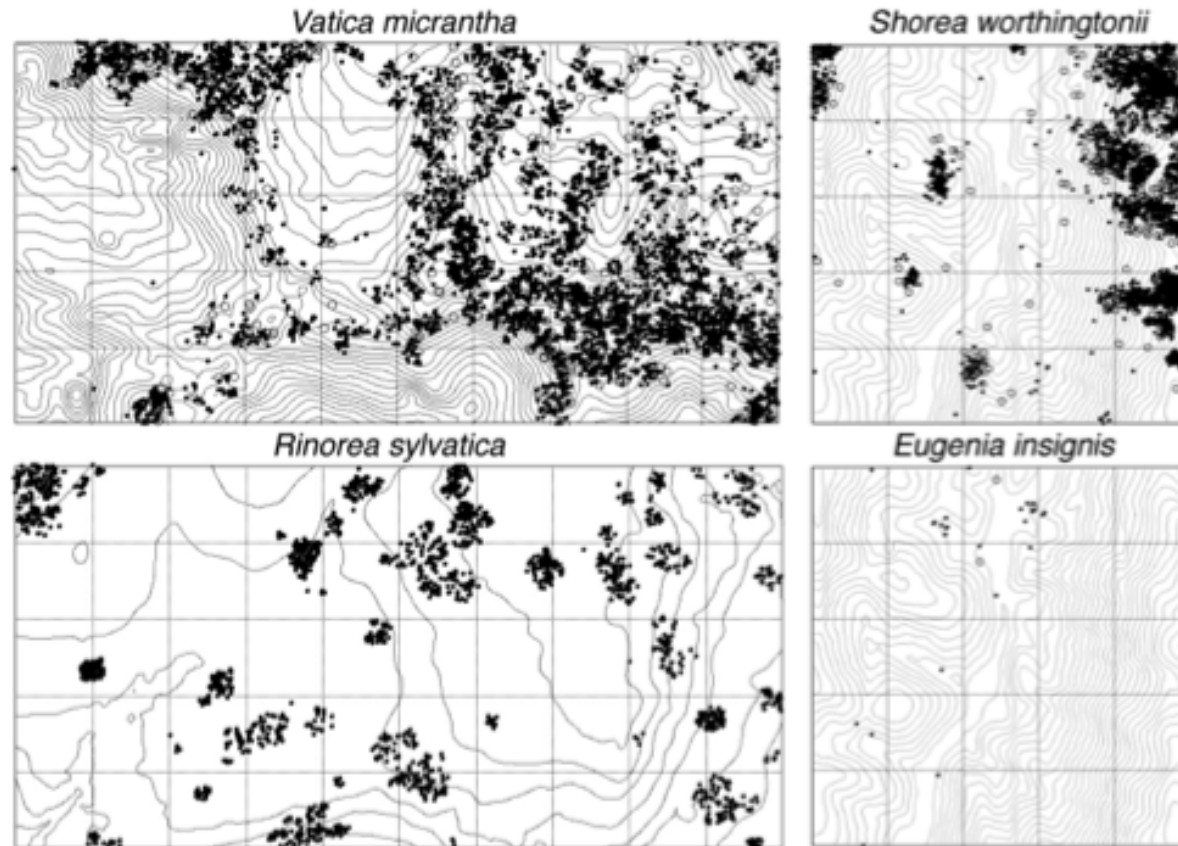
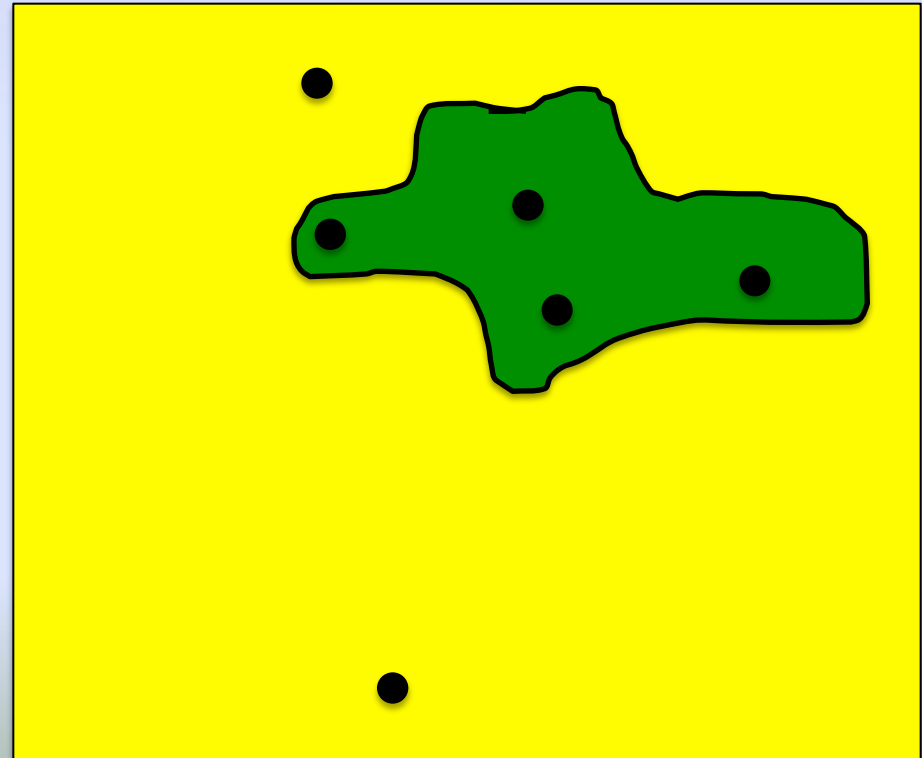
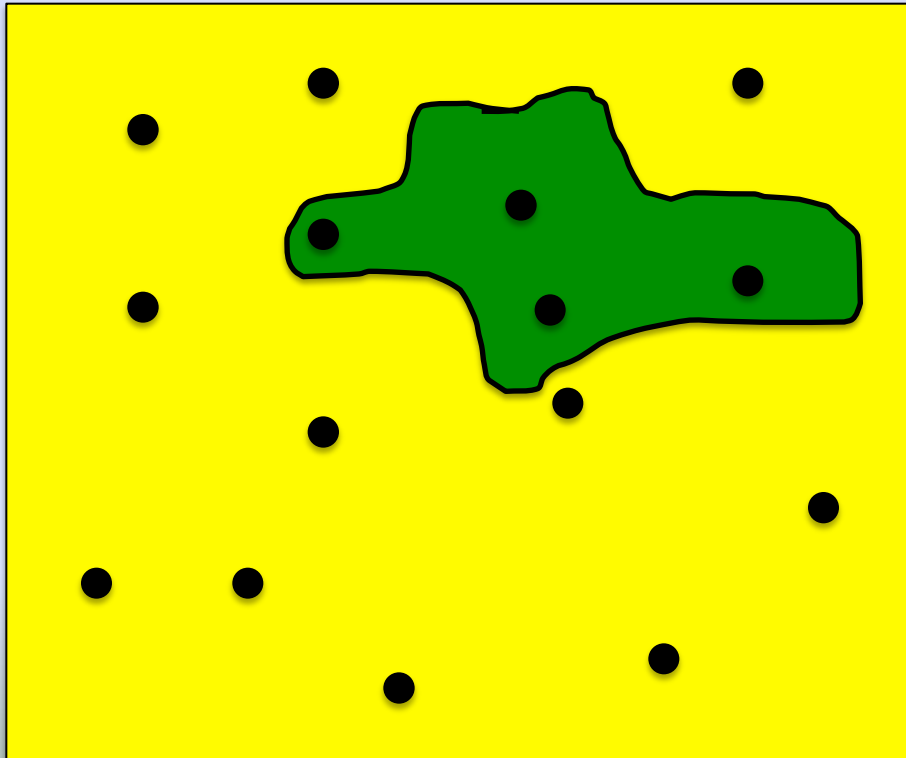


Fig. 3. Distribution maps for species also used in Fig. 1. Small circles, trees of 1 to 9.9 cm diameter; open circles, trees of ≥ 10 cm diameter. Grid squares = 1 ha. *Vatica* clumps follow ridges at Lambir. *Rinorea* clumps at BCI do not correlate with any known canopy, topographic, or soil feature, and the patches are probably due to limited seed dispersal (seeds disperse from exploding capsules). *Shorea* follows ridge tops at Sinharaja, and *Eugenia* is very rare at Sinharaja, but most individuals are close to several conspecifics. Additional maps published elsewhere (32, 33) illustrate many cases of habitat and dispersal limited patchiness.

Condit *et al.* 2000 – Panamá, Malásia e Sri Lanka

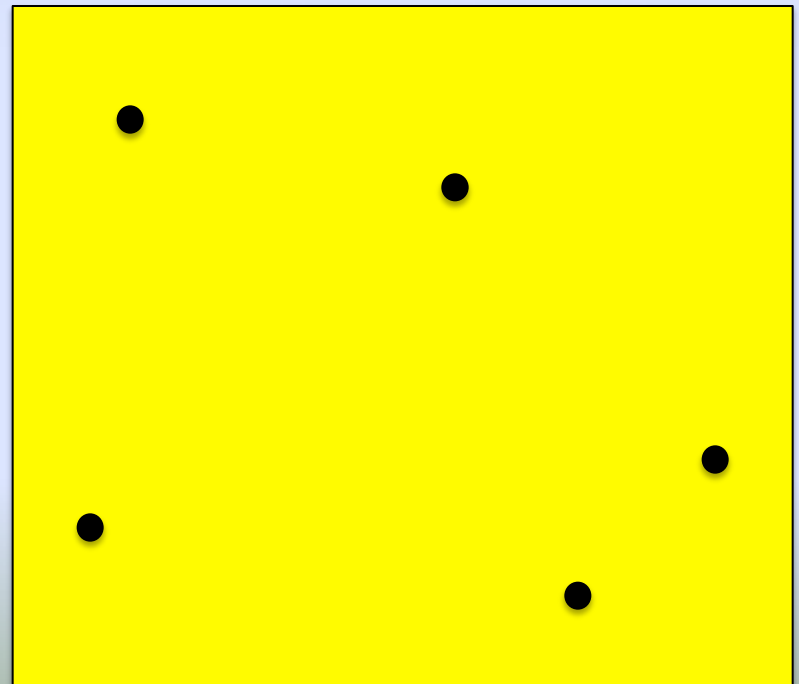
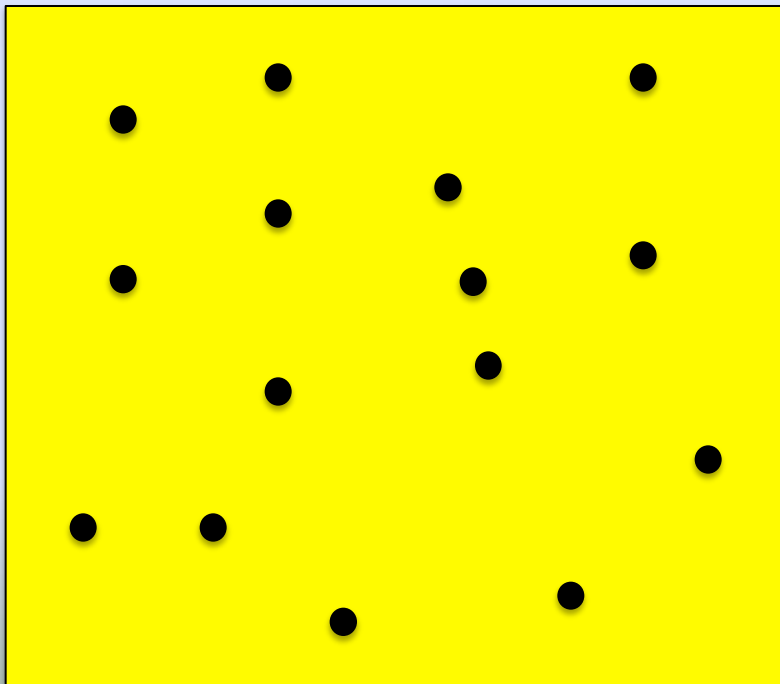
- Interações positivas:
 - Associação com micorrizas.
 - Facilitação.



- Mortalidade dependente de densidade:

- Predação.
- Ataque de patógenos.
- Herbivoria.
- Competição intraespecífica.

Menor agregação
(redução é maior
para spp. mais
abundantes)



- Spp. tropicais geralmente apresentam agregação em múltiplas escalas espaciais, decorrente das diferentes escalas em que operam cada um dos fatores que influenciam a estrutura espacial: agregação hierárquica.

