

Análisis espacial en plántulas de *Euterpe edulis* (Arecaceae) en el bosque Atlántico ¿Afecta la densidad de adultos a su distribución?

C. Puerta-Piñero^{1,*}, A. Lázaro²

(1) Centro de Investigaciones Ecológicas y Aplicaciones Forestales (CREAF). Campus de Bellaterra (UAB). Edif C. 08193 Cerdanyola del Vallès. Barcelona, España.

(2) Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados. C/Miquel Marqués 21, 07190 Esporles. Baleares, España.

* Autor de correspondencia: C. Puerta-Piñero [cpuertapinero@gmail.com]

> Recibido el 05 de junio de 2013, aceptado el 24 de noviembre de 2013.

Puerta-Piñero, C., Lázaro, A. 2013. Análisis espacial en plántulas de *Euterpe edulis* (Arecaceae) en el bosque Atlántico ¿Afecta la densidad de adultos a su distribución?. *Ecosistemas* 22(3):111-116. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.15.

Análisis espacial en plántulas de *Euterpe edulis* (Arecaceae) en el bosque Atlántico ¿Afecta la densidad de adultos a su distribución? Las actividad de frugívoros y dispersores de semillas determina la distribución de las plantas. Estudiamos la influencia de la dispersión de semillas en la distribución espacial del palmito (*Euterpe edulis*) en el bosque atlántico de Isla do Cardoso, Brasil. Nuestras preguntas fueron: 1) ¿condiciona la densidad de adultos de palmito la distribución de sus plántulas? y 2) ¿se distribuyen las plántulas de palmito de forma similar al resto de plántulas de especies leñosas de la zona? Para responderlas seleccionamos dos parcelas (10 m x 10 m) en las que mapeamos todos los individuos presentes en el área, y analizamos su distribución espacial. Encontramos una mayor cantidad, densidad y agregación de plántulas tanto de palmito como de otras especies en la parcela con mayor número de palmitos adultos. Además, la varianza del número de plántulas/0.25 m² y la distancia en la que la varianza se estabiliza, fueron también mayores en la parcela con alta densidad de palmitos adultos que en la de menor densidad. La densidad de adultos de *E. edulis* parece condicionar no sólo la cantidad sino también la distribución a pequeña escala de las plántulas de conespecíficos así como de otras especies a través de la actividad de los frugívoros. La abundancia de juveniles sugiere sin embargo que mecanismos denso-dependientes actuando en etapas sucesivas del ciclo de vida, modifican estos patrones espaciales creados en inicio por los frugívoros.

Palabras clave: palmito; denso-dependencia; Índice de Morisita; mata atlántica, semivariograma; I de Moran

Puerta-Piñero, C., Lázaro, A. 2013. Spatial analysis of *Euterpe edulis* (Arecaceae) in the Atlantic Forest. Does adult density affect the spatial distribution of the seedlings?. *Ecosistemas* 22(3):111-116. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-3.15

Spatial analysis of *Euterpe edulis* (Arecaceae) seedlings in the Atlantic Forest. Does adult density affect their spatial distribution? The activity of frugivores and seed dispersers can affect the spatial distribution of plants. We evaluated whether seed dispersal affected the spatial distribution of palmetto, *Euterpe edulis*, in the atlantic forest of Isla do Cardoso, Brazil. Our specific questions were: 1) can adult density affect seedling distributions? and 2) do *E. edulis* seedlings distribute spatially similar to the seedlings of other woody species in the area? To answer these questions, we selected two (10 m x 10 m) plots and spatially mapped all the individuals occurring in them. We found more seedlings, higher densities and seedling clumping both for palmetto and other species in the plot with more *E. edulis* adults. Furthermore, both the variance in number of seedlings/0.25 m² and the distance at which the variance established were higher within the plot with higher adult density. These results suggest that the density of palmetto adults influences not only the quantity but also the spatial distribution of its seedlings and the seedlings of other species at finer spatial scales through the activity of frugivores. However, sapling's abundance suggests that diverse density-dependence mechanisms acting on successive life-stages may modify the initial spatial pattern created by frugivores.

Key words: palmetto; density-dependence; Morisita index; atlantic forest, semivariogram; Moran's I

Introducción

Los primeros trabajos que aplican una perspectiva espacialmente explícita a los estudios de ecología de plantas se remontan a mitad del siglo pasado (David y Moore 1954; Cottam y Curtis 1949, 1956 y Cooper 1961 entre otros). Desde entonces son numerosas las nuevas técnicas que han ido desarrollándose para explicar cada vez más procesos biológicos de la más diversa índole (ver Perry et al. 2002 y Fortín et al. 2002 y referencias allí citadas). Estudios recientes centran sus esfuerzos en aplicar estas técnicas a preguntas sobre patrones concretos en diversos ecosistemas; concretamente, los procesos implicados más frecuentes han sido la demografía (Antos y Parish 2002; Camarero y Gutiérrez 1999; Camarero et al. 2000; Beckage y Clark 2003; Barot et al. 1999a),

la dispersión de semillas y frutos (Schupp y Fuentes 1995; Barot et al. 1999b), así como el análisis de la heterogeneidad espacial (Fortín et al. 2000; Beckage y Clark 2003). El estudio de la distribución espacial de las especies vegetales puede dar una valiosa información acerca de diferentes procesos que están operando en diversos ecosistemas desde niveles microscópicos a la ecología del paisaje (Turner y Gardner 1994; Turner et al. 2001; Dale 1999).

Existen numerosos estudios empíricos basados en la dispersión de semillas y/o frutos (véase Levey et al. 2002 y referencias allí citadas). Pocos, sin embargo, prestan atención explícita a cómo la dispersión y subsiguientes procesos afectan a la distribución espacial de dichas especies (Debusche et al. 1982; Jordano y Godoy 2002; Puerta-Piñero et al. 2010). Los patrones espaciales resultantes de la dispersión de semillas se reajustarán debido, por ejemplo

a diversos procesos denso dependientes, tales como depredación post-dispersiva de semillas y/o plántulas o mortalidad de plantas por competencia intra o inter-específica entre individuos (Janzen 1970; Barot et al. 1999a,b; Wenny 2000). Todos estos procesos se manifiestan en una ubicación y escala espacial concreta, de manera que, el balance global, así como el grado de éxito de cada uno de ellos dependerá en gran medida de su ubicación concreta (Pickett et al. 2000).

El palmito, *Euterpe edulis* es una de las especies clave para los frugívoros en el bosque Atlántico de Brazil (ej. Galetti et al. 1999). En este trabajo pretendemos estudiar la distribución espacial de plántulas de palmito (*Euterpe edulis*) a pequeña escala espacial. Nuestras preguntas específicas son: 1) si la presencia de adultos de palmito afecta a la distribución espacial a pequeña escala de sus plántulas y 2) si las plántulas de *E. edulis* se distribuyen de forma similar al conjunto de plántulas de especies leñosas de la zona, determinando patrones de dispersión comunes.

Material y Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la Ilha do Cardoso que es una isla perteneciente a la ciudad de Cananéia (São Paulo, Brazil, Paraná). La isla está protegida como Parque Nacional (Parque Estadual da Ilha do Cardoso) y tiene aproximadamente 22.500 ha. La topografía de Ilha do Cardoso es predominantemente montañosa y su vegetación consiste fundamentalmente en manglares y bosque Atlántico. Está considerada como un área clave para la conservación de aves en Brasil (Marsden et al. 2003).

Especie de estudio

Euterpe edulis Martius (Arecaeae) conocida como 'palmito', 'palmitero' o 'palmito juçara' es una palmera de un solo tallo y 8-12 m de altura, dominante en las zonas vírgenes del bosque Atlántico brasileño (Reis et al. 2000). El pico de floración de esta especie ocurre al principio de la estación húmeda (Silva Matos y Watkinson 1998) y los individuos adultos producen una media de una o dos inflorescencias (puede variar entre 1 y 10) y 1500-4800 frutos/planta (Silva Matos y Watkinson 1998). Sus frutos son drupas negras que alcanzan su máxima abundancia en mayo-junio (Galetti et al. 1999; Castro et al. 2007; Genini et al. 2008) y tienen una sola semilla de 13.5 ± 1.3 mm de longitud y 14.2 ± 1.2 mm de ancho (Pizo y Vieira 2004; Pizo et al. 2006). Los frutos tienen la pulpa rica en lípidos y se conocen al menos 30 aves y 13 pequeños mamíferos que los consumen en el bosque Atlántico, incluyendo pavas, tucanes, trogones, cotingas, guatusas, pacas y pecaríes (Galetti et al. 1999; Fadini et al. 2009). Los principales depredadores de semillas son los roedores y los pecaríes (Keuroghlian y Eaton 2008), y los escarabajos *Coccotrypes palmarum* (Scolytidae) (Pizo y Simao 2001). La especie no posee banco de semillas persistente (Mengardo et al. 2012), pero mantiene un gran banco de plántulas con más de 12 000 plantas por hectárea en algunos sitios (Reis et al. 2000). Las poblaciones de *E. edulis* han disminuido debido a la intensa explotación de palmito y actualmente sólo quedan poblaciones grandes en unas pocas reservas protegidas (Galetti y Aleixo 1998; Galetti y Fernández 1998).

Muestreo

En junio de 2004, seleccionamos dos parcelas de 100 m² (10 m x 10 m) en el bosque atlántico de la Ilha do Cardoso, Brasil. Una de las parcelas tenía 1 adulto de *E. edulis* (parcela A en lo que sigue) y la otra 5 adultos de *E. edulis* (parcela B). En las parcelas estudiadas existían adultos de otras especies leñosas (19 individuos en la parcela A, 21 individuos en la parcela B). Estos adultos de otras especies fueron registrados pero no mapeados ni identificados a nivel de especie. Ambas parcelas distaban entre sí unos 60 m. Subdividimos estas parcelas en cuadrículas georreferenciadas de 50 cm x 50 cm. En cada cuadrícula contamos el número de plántulas de *E. edulis*, el número de plántulas de otras especies leñosas (diferentes de *E. edulis*) y el número de adultos y juveniles conespecí-

ficos. Consideramos plántulas aquellos individuos de altura <20 cm, juveniles aquellos individuos no reproductores con altura ≥ 20 cm y adultos aquellos individuos con caracteres reproductores evidentes (flores, frutos o indicios de ellos). *Calathea spp.* (Marantaceae) es una especie que prácticamente tapiza el suelo de la Mata en algunos lugares (observación personal) por tanto planteamos la posibilidad de que esta especie influyera en el establecimiento de plántulas de palmito, bien limitando la lluvia de semillas, bien modificando el suelo en el que se localizarían las plántulas. Para evaluar el posible efecto de *Calathea spp.* sobre los patrones espaciales de reclutamiento en otras especies, anotamos su presencia o ausencia en cada cuadrícula de muestreo.

Análisis estadísticos

Para cada parcela calculamos la densidad de plántulas de palmito y de otras plántulas de especies leñosas (número de plántulas por m²), así como el grado de agregación de éstas. Para el cálculo del grado de agregación utilizamos a) el cociente varianza/media, y b) el Índice de Morisita (Perry et al. 2002) según la ecuación siguiente:

$$I_{\delta} = \frac{q \sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Donde: q es el número total de cuadrículas, n_i es el número de plántulas en la cuadrícula i -ésima y N es el número total de plántulas.

Representamos además en un mapa la distribución de las plántulas, adultos y juveniles de palmito así como la distribución de las plántulas de otras especies encontradas en cada parcela.

La relación entre la presencia de *Calathea spp.* y el número de plántulas de palmito se analizó mediante regresiones logísticas para cada una de las parcelas por separado.

Autocorrelación

Tal y como recomiendan muchos autores (Dale 1999; Turner et al. 2001; Tilman y Kareiva 1997; Perry et al. 2002; Fortín et al. 2002) aplicamos varios análisis espaciales a los mismos datos con el fin de contrastar si aparecen resultados similares utilizando diferentes métodos. Analizamos el grado de autocorrelación en la distribución de las plántulas de palmito y el total de plántulas (plántulas de palmitos más las de otras especies leñosas) en cada una de las parcelas, mediante el uso de semivariogramas e índices de Moran (Dale y Fortin 2002). Las premisas que utilizamos fueron las siguientes: distancia activa de separación ("active lag distance") de 20 cuadrículas, intervalo uniforme de 2 cuadrículas, eje principal 0° y 22.5° de tolerancia (Fortin et al. 2002; Feng et al. 2004). Se aplicaron modelos isotrópicos y anisotrópicos de distribución, trabajando posteriormente con aquellos que presentaron mejores ajustes (Perry et al. 2002; Dale y Fortin 2002).

Para determinar la significación de los correlogramas en cada punto, realizamos test de diferencias entre dos coeficientes de correlación (valor de la I de Moran y 0 respectivamente) a dos colas (STATISTICA 6.0).

Resultados

Análisis descriptivos

Podemos observar una cierta tendencia a la agregación de plántulas y juveniles entorno a los adultos (Fig. 1). Sin embargo esta agregación parece no distribirse de manera homogénea para todos los adultos (véase parcela B en la que aparecen algunos adultos que no acumulan altas densidades de plántulas a su alrededor). Aparentemente la distribución de plántulas de *E. edulis* sigue el mismo patrón espacial que el total de plántulas de la zona (Fig. 1).

En la Tabla 1 se muestran las características de las parcelas estudiadas. El número de plántulas de palmito en la parcela con mayor densidad de adultos de palmito (B) es más de cinco veces superior al encontrado en la otra parcela (Tabla 1). El número de juveniles de palmito sin embargo es casi el doble en la parcela con

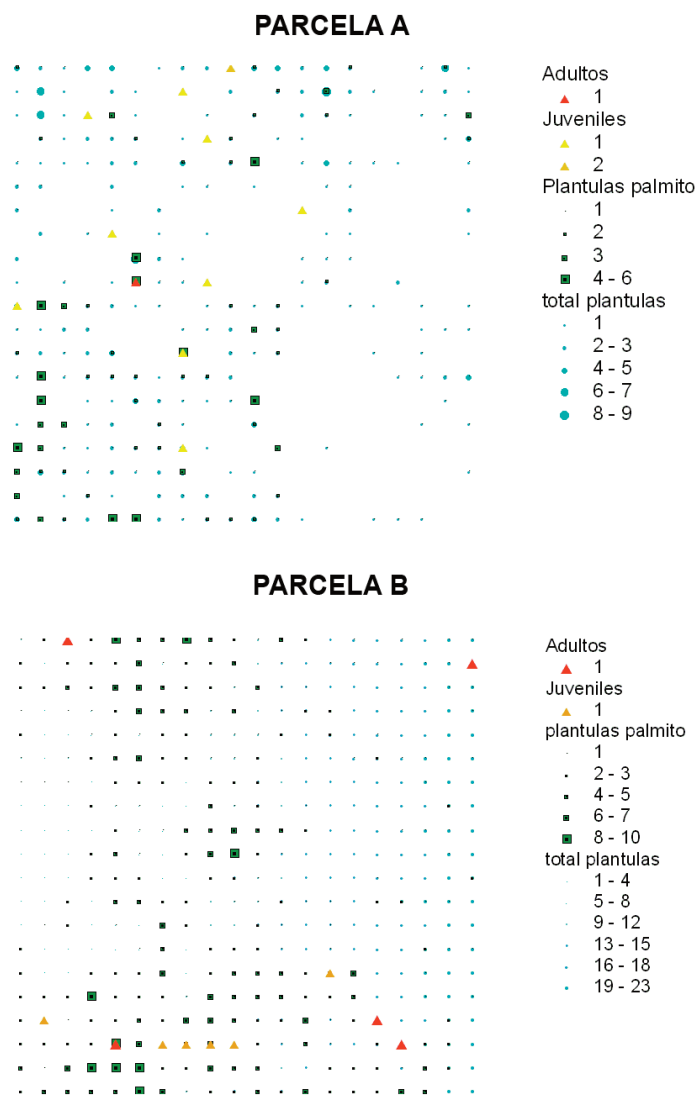


Figura 1. Distribución de plántulas, juveniles y adultos de *E. edulis* así como el total de plántulas (de todas las especies presentes) para cada parcela de estudio. Parcela A: 1 palmito adulto / parcela; Parcela B: 5 palmitos adultos / parcela.

Tabla 1. Características de las parcelas estudiadas: número de individuos muestreados.

Parcela	Adultos Palmito	Juveniles Palmito	Plántulas Palmito	Otras plántulas	Otros árboles	Cuadrículas con <i>Calathea</i> spp.
A	1	11	269	218	19	79
B	5	6	741	1280	21	77

Tabla 2. Densidad de plántulas (plántulas/m²) e índices de agregación (coeficiente varianza/media, σ^2/X e, índice de Morisita). Arriba se presentan los resultados para palmito y abajo para el total encontrado en la parcela (palmito + otras leñosas).

Parcela	Plántulas/m ² ± SD	(σ^2/X)	Índice de Morisita
Palmito			
A	2.69 ± 4.18	6.47	1.920
B	7.41 ± 8.25	9.19	1.700
Total			
A	4.87 ± 6.15	7.75	8.844
B	20.21 ± 17.05	14.38	1.51

menos adultos (A). Por lo demás, tanto el número de adultos de otras especies leñosas como el de cuadrículas con *Calathea* spp. es similar en las dos parcelas.

Agregación

La parcela con mayor densidad de palmitos adultos presenta una mayor densidad de plántulas de palmito. Aunque tanto el coeficiente varianza/media como el índice de Morisita muestran que las plántulas de palmito aparecen agregadas en las dos parcelas (valores de los índices superiores a 1), la parcela con mayor densidad de palmitos adultos (B) presenta índices de agregación de plántulas mayores (Tabla 2).

Autocorrelación

Para todas las variables estudiadas y análisis realizados, los resultados fueron consistentes.

En todos los semivariogramas realizados, los modelos isotrópicos presentaron mejores ajustes ($r^2 > 0.95$ en todos los casos) que los modelos anisotrópicos ($r^2 > 0.76$ en todos los casos). Para la I de Moran los modelos isotrópicos y anisotrópicos presentaron resultados similares por lo que, teniendo en cuenta los resultados de los semivariogramas, decidimos considerar como válidos los modelos isotrópicos.

En todos los casos estudiados el mejor ajuste fue al modelo esférico, con la excepción de las plántulas de palmito en la parcela A donde el semivariograma se ajustó mejor a un modelo exponencial (Fig. 2).

En ambas parcelas la máxima varianza espacial encontrada fue menor cuando sólo se consideraron las plántulas de *Euterpe edulis* que cuando se consideró el total de plántulas de la parcela (C_0+C , Fig. 2). La parcela B (alta densidad de adultos de palmito) presenta valores de C_0+C mayores que la parcela A, tanto si consideramos las plántulas de palmito por separado como si consideramos el conjunto de plántulas de todas las especies leñosas (Fig. 2). Para las plántulas de palmito, la varianza máxima se estabiliza ("sill", C_0+C) a 4.64, en un rango de distancia entre cuadrículas de 11.7 en la parcela B mientras que, en la parcela A, la varianza maximiza a 1.74, en un rango de distancia de 35.7 entre cuadrículas. De la misma forma, el "sill" para el total de plántulas se alcanza a 19.25, en un rango de 9.1 cuadrículas en la parcela B, y sólo de 4.02, en un rango de 51.0 cuadrículas en la parcela A (Fig. 2). Por tanto, los patrones de agregación parece que se manifiestan a mayor rango de distancias de separación dentro de la parcela B.

Salvo pocas excepciones (Fig. 3) en todas las clases de distancias aparecen resultados significativamente diferentes de 0 (autocorrelación nula). Esto indica que por regla general existe una cierta autocorrelación positiva o negativa para cada clase de distancia. Se observa una tendencia a la autocorrelación positiva (I de Moran próxima a 1) en la parcela B para el total de plántulas a distancias pequeñas mientras que a distancias mayores la autocorrelación pasa a ser negativa (I de Moran ca. -1) (Fig. 3). Aunque la tendencia es menor, en la parcela A para plántulas de palmito parece existir una cierta autocorrelación positiva a distancias pequeñas (Fig. 3).

Relación entre *Calathea* spp. y número de plántulas

No existe relación entre la presencia de *Calathea* spp. y la presencia y cantidad de plántulas de palmito encontradas (A: $\chi^2(1)=1,624$; $P=0.203$; B: $\chi^2(1)=1,972$; $P=0.160$).

Discusión

Las dos parcelas mostraron densidades similares de individuos adultos de otras especies leñosas y sin embargo, mantuvieron considerables diferencias en cuanto a número total de plántulas. El número de plántulas (tanto para el total de especies como sólo de palmito) fue muy superior en el caso de la parcela B, con mayor densidad de adultos de *E. edulis*, lo que quizás se deba a que las plántulas de palmito aparecen agregadas en torno a palmitos adul-

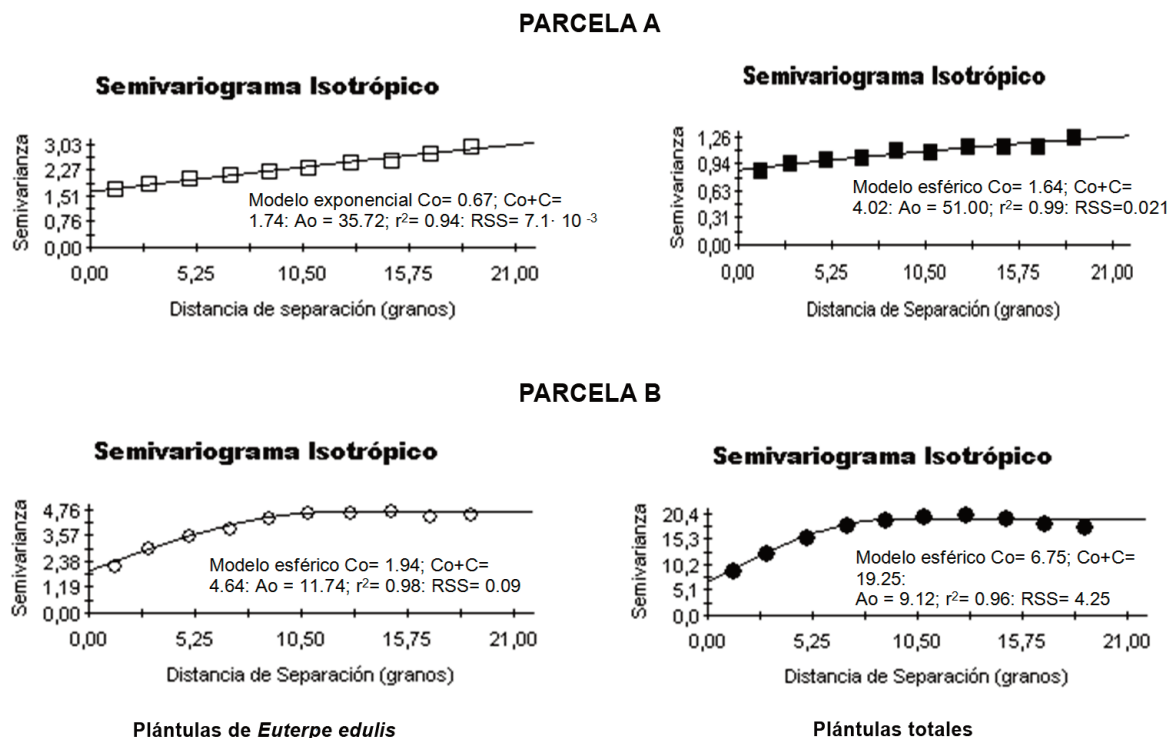


Figura 2. Semivariogramas isotrópicos para las plántulas de *Euterpe edulis* y el total de las plántulas (de todas las especies) en cada una de las parcelas estudiadas. C_0 = ordenada en el origen ("nugget"). C_0+C = distancia de separación en la que se alcanza la asíntota ("sill"). A_0 = rango. RSS = suma de cuadrados de los residuos. Parcela A: 1 palmito adulto / parcela; Parcela B: 5 palmitos adultos / parcela.

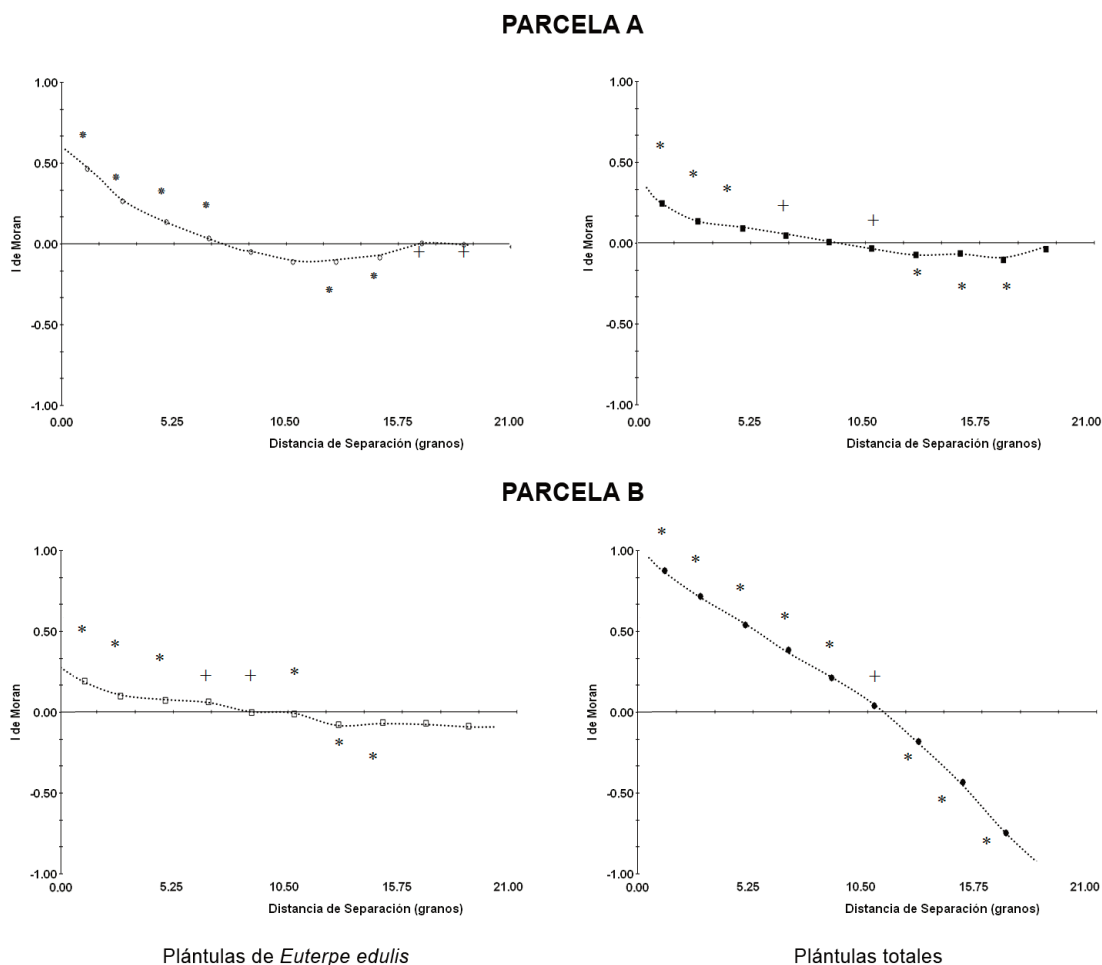


Figura 3. Correlogramas isotrópicos para las plántulas de *Euterpe edulis* y el total de las plántulas (de todas las especies) en cada una de las parcelas estudiadas. Índice de Moran. Test de diferencias entre coeficientes de correlación (I de Moran significativamente diferente de 0 en cada punto. $*P < 0,0001$; $+ P < 0,05$). Parcela A: 1 palmito adulto / parcela; Parcela B: 5 palmitos adultos / parcela.

tos, como se ha mostrado en éste y en otros trabajos sobre la especie (ej. [Silva Matos y Watkinson 1998](#)). Curiosamente, el número de juveniles fue de casi el doble en la parcela A, con menos adultos y que contenía casi una quinta parte de las plántulas. Suponiendo que el estado actual se ha mantenido en el tiempo, podríamos intuir una supervivencia mayor de plántulas de palmito en la parcela con menor número de adultos debido a una menor competencia intra-específica, como han sugerido otros estudios sobre la especie ([Silva Matos y Watkinson 1998](#), [Silva Matos et al. 1999](#), [Pizo and Simao 2001](#)). Sin embargo, no podemos descartar que una mayor incidencia de luz (debido principalmente a una menor densidad de copas árboles adultos; [Tabla 1](#)) tenga un efecto sobre la supervivencia de las plántulas. ([Espelta et al. 1995](#); [Percy 1999](#)). De hecho, [Silva Matos et al. \(1999\)](#) mostraron que tanto la densidad de plántulas como la de adultos de palmito afectaban a la probabilidad de supervivencia de sus plántulas. En cualquier caso, se necesitarían trabajos más exhaustivos en diferentes condiciones y con mayor número de réplicas para poder testar adecuadamente estos efectos.

¿Condiciona la densidad de adultos de *E. edulis* la distribución espacial de las plántulas?

En la parcela con mayor densidad de adultos de *E. edulis* tanto la densidad de plántulas de palmito como la densidad total de plántulas fue mucho mayor. Estos resultados son esperables puesto que la variación en la abundancia de recursos podría tener un efecto sobre la variación temporal y espacial en la abundancia de aves frugívoras (e.g. [Blake y Loiselle 1991](#)). Así, un mayor número de adultos atraería a las aves frugívoras y provocaría mayor concentración de defecaciones y por tanto de potenciales plántulas posteriormente ([Martin y Karr 1986](#)). Sin embargo, la densidad de adultos no sólo afecta la densidad de plántulas; también afecta en este caso a la distribución de éstas, tal y como proponen algunos autores ([Pickett et al. 2000](#)). Así, aunque en las dos parcelas se dan patrones agregados de distribución de plántulas, aparece una agregación mayor en el caso de la parcela con mayor densidad de adultos de *E. edulis*, corroborada por dos índices diferentes.

También la densidad de adultos tiene efectos sobre la distribución de las plántulas de su misma especie ([Pickett et al. 2000](#); [Barot et al. 1999a,b](#)). De este modo, la varianza espacial en número de plántulas/cuadrícula de 0.25 m² en la parcela con mayor número de adultos fue superior a la varianza en la otra parcela. La densidad de adultos afecta además a la distancia en la que la varianza se estabiliza. De esta forma, en la parcela con mayor número de adultos la varianza se estabiliza a una distancia entre cuadrículas de 9.1 mientras que la distancia entre cuadrículas donde se estabiliza la varianza en la parcela con menor densidad de adultos es de 35.7; o sea, los patrones de agregación espacial parece que se manifiestan a menor rango de distancias dentro de la parcela con mayor densidad de adultos. La mayor variabilidad en la distribución espacial se puede recoger en prácticamente sólo dos cuadrículas muestradas (apenas 1 m) en el caso de la parcela con baja densidad de adultos mientras que son necesarios casi 5 (> 2m) para recoger la máxima variabilidad en la distribución de plántulas de palmito en el caso de la parcela con mayor número de adultos. Podría ser que parcelas de 10 m x 10 m como las que se utilizaron sean demasiado pequeñas para que se manifiesten patrones de distribución espacial en situaciones de baja densidad de adultos. Quizás los patrones espaciales observados en las plántulas se puedan deber a la existencia de árboles utilizados como posaderos por las aves, generando así agregaciones mayores de plántulas entorno a sus troncos y ramas ([Jordano y Godoy 2002](#); [Lázaro et al. 2005](#)). El índice de Moran nos indica además que en ambas parcelas la autocorrelación de las plantas a distancias pequeñas es positiva. Esto podría ser debido a diversos procesos bióticos o abióticos actuando a pequeña escala espacial como pueden ser una dispersión focalizada en posaderos en determinados árboles, diferencias en supervivencia de semillas y plántulas debidas a depredación post-dispersiva, competencia intra o inter específica y/o fenómenos de facilitación operando a escala de microhábitats, por

citar algunos ([Silva Matos et al. 1999](#); [Wenny 2000](#); [Pizo y Vieira 2004](#)). Para la parcela B, para el total de plántulas aparecen fuertes autocorrelaciones positivas a cortas distancias y autocorrelaciones negativas a mayores distancias.

¿Se distribuyen las plántulas de *E. edulis* de forma similar al conjunto de plántulas determinando ciertos patrones de dispersión?

Los patrones espaciales fueron similares para el conjunto de plántulas leñosas a los encontrados considerando únicamente plántulas de palmito. Tanto el total de plántulas como su densidad, fue superior en la parcela con mayor densidad de palmitos adultos. Para el total de plantas leñosas, la varianza espacial entre cuadrículas y el grado de agregación también fueron superiores en el caso de la parcela con mayor densidad de palmitos adultos así como la distancia a la que la varianza de estabiliza, con una distancia de estabilización de varianza superior si consideramos únicamente las plántulas de palmito. Se encuentran también tendencias de autocorrelación positiva a distancias cortas y autocorrelación negativa a grandes distancias. Suponemos que esto está estrechamente relacionado con el modo de dispersión del conjunto de especies, limitado en distancia y en patrones agregados en la cercanía de árboles de gran porte que utilizan como posaderos, defecando y dispersando con ello a la vez semillas de diferentes especies ([Jordano y Godoy 2002](#); [Lázaro et al. 2005](#)). Por último, no encontramos efecto de *Calathea spp.* sobre la aparición y distribución de plántulas de palmito.

En resumen, la densidad de adultos de *E. edulis* parece estar condicionando no sólo la cantidad sino también la distribución a pequeña escala de sus propias plántulas, así como las de otras especies leñosas, lo que podría ser explicado en parte por la actividad de los frugívoros. La abundancia de juveniles sin embargo, sugiere que diferentes mecanismos bióticos y/o abióticos, como competencia intraespecífica o limitaciones por luz o agua, deben estar actuando en etapas sucesivas del ciclo de vida, modificando los patrones creados en inicio por los frugívoros. No obstante, tanto el tamaño de las parcelas como número de individuos adultos de nuestro estudio es reducido y por tanto, las conclusiones que podemos obtener, limitadas. Estudios con datos espacialmente explícitos (incluyendo las coordenadas de cada individuo) a escalas más amplias y diseños más ambiciosos servirían para profundizar más en la estructura espacial de las plántulas de esta especie.

Agradecimientos

El programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) financió parcialmente nuestra asistencia al I Curso de Frugivoría y dispersión de semillas (Sao Paulo, Brazil), donde tomamos los datos para realizar este estudio. Agradecemos además a los profesores y asistentes del curso su ayuda y discusiones durante la realización de este trabajo. Dos revisores anónimos mejoraron sensiblemente versiones preliminares del manuscrito.

Referencias

- Antos, J.A., Parish, R. 2002. Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia* 130: 126-135
- Barot, S., Gignoux, J., Menaut, J.C. 1999a. Seed shadows, survival and recruitment: how simple mechanisms lead to dynamics of population recruitment curves. *Oikos* 86: 320-330.
- Barot, S., Gignoux, J., Menaut, J.C. 1999b. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80: 1987-2005
- Beckage, B., Clark, J.S. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Blake, J.G., Loiselle, B.A. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* 108: 114-130

- Camarero, J.J., Gutiérrez, E. 1999. Structure and recent recruitment at alpine forest-pasture ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Écoscience* 6: 451-464.
- Camarero, J.J., Gutiérrez, E., Fortin, M.-J. 2000. Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 14: 1-16.
- Castro, E.R., Galetti, M., Morellato, L.P.C. 2007. Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. *Australian Journal of Botany* 55: 725-735.
- Cooper, C.F. 1961. Pattern in ponderosa pine forest. *Ecology* 42: 493-499.
- Cottam, G., Curtis, J.T. 1949. A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. *Ecology* 31: 101-104.
- Cottam, G., Curtis, J.T. 1956. The use of distance measure in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- Dale, M.R.T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Dale, M.R., Fortin, M.J. 2002. Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Écoscience* 9(2):162-167
- David, F., Moore, P.G. 1954. Notes on the contagious distribution in plant populations. *Annals of Botany* 18: 47-53.
- Debussche, M., Escarré, J., Lepar, J. 1982. Ornithochory and plant succession in Mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio* 48: 255-266.
- Espelta, J.M., Riba, M., Retana, J. 1995. Patterns of seedling recruitment in west Mediterranean coppiced holm-oak (*Quercus ilex* L.) forests as influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* 6: 465-472.
- Fadini, R.F., Fleury, M., Donatti, C.I., Galetti, M., 2009. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. *Acta Oecologica* 35: 188-196.
- Feng, Q., Liu, Y., Mikami, M. 2004. Geostatistical analysis of soil moisture variability in grassland. *Journal of arid environments* 58: 357-72.
- Fortin, M.J., Dale, M.R.T., Ver Hoef, J. 2002. Spatial analysis in ecology. In: El-Shaarawi, A.H., Piegorsch, W.W. (eds.), *Encyclopedia of Environmental Metrics*, pp. 2051-2058. John Wiley Sons Chichester. UK.
- Fortin, M.J., Olson, R.J., Ferson, S., Iverson, L., Hunsaker, C., Edwards, G., Levine, D., Butera, K., Klemas, V. 2000. Issues related to the detection of boundaries. *Landscape Ecology* 15: 453-466.
- Galetti, M., Aleixo, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35: 286-293.
- Galetti, M., Fernandez, J.C. 1998. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. *Journal of Applied Ecology* 35: 294-301.
- Galetti, M., Ziparro, V.B., Morellato, L.P.C. 1999. Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic Forest of Brazil. *Ecotropica* 5: 115-122.
- Genini, J., Galetti, M., Morellato, L.P.C. 2008. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest island. *Flora* doi:10.1016/j.flora.2008.01.002.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Jordano, P., Godoy, J.A. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. En: Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (eds.), *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*, pp. 305-321. CABI Publishing, Wallingford. UK.
- Keuroghlian, A., Eaton, D.P. 2008. Fruit availability and peccary frugivory in an isolated Atlantic forest fragment: effects on peccary ranging behavior and habitat use. *Biotropica* 40: 62-70.
- Lázaro, A., Mark, S., Olesen, J.M. 2005. Bird-made fruit orchards in northern Europe: nestedness and network properties. *Oikos* 110: 321-329.
- Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. 2002. *Seed dispersal and frugivory*. CABI Publishing, Wallingford. UK.
- Marsden, S., Whiffin, M., Sadgrove, L., Guimaraes P.L. Jr. 2003. Bird community composition and species abundance on two inshore islands in the Atlantic forest region of Brazil. *Ararajuba* 11: 181-187.
- Martin, T.E., Karr, J.R. 1986. Patch utilization by migrating birds: resource oriented? *Ornis Scandinavica* 17: 165-174.
- Mengardo, A.L.T., Figueiredo, C.L., Tambosi, L.R., Pivello, V.R. 2012. Comparing the establishment of an invasive and an endemic palm species in the Atlantic rainforest. *Brazil Plant Ecology and Diversity* 5: 345-354
- Pearcy, R.W. 1999. Responses of plants to heterogeneous light environments. En: Pugnaire, F.I., Valladares, F. (eds.), *Handbook of functional plant ecology*, pp 269-314. Marcel-Dekker Inc., New York. USA.
- Perry, J.N., Liebhold, A.M., Rosenberg, M.S., Dungan, M., Miriti, M., Jakomulska, A., Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.
- Pickett, S.T.A., Cardenasso, M.L., Jones, C.G. 2000. Generation of heterogeneity by organisms: creation, maintenance and transformation. En: Hutchings, M.J., John, E.A., Stewart, A.J.A. (eds.), *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, pp. 33-52. Blackwell Sci., Oxford. UK.
- Pizo, M.A., Allmen, C., von Morellato, L.P.C. 2006. Seed size variation in the palm *Euterpe edulis* and the effects of seed predators on seed germination and seedling survival. *Acta Oecologica* 29: 311-315.
- Pizo, M.A., Simao, I. 2001. Seed deposition patterns and the survival of seeds and seedlings of the palm *Euterpe edulis*. *Acta Oecologica* 22: 229-233.
- Pizo, M.A., Vieira, E.M. 2004. Palm harvesting affects seed predation of *Euterpe edulis*, a threatened palm of the Brazilian Atlantic forest. *Brazilian Journal of Biology* 64: 669-676.
- Puerta-Piñero, C., Gómez, J.M., Schupp, E.W. 2010. Spatial Patterns of Acorn Dispersal by Rodents: Do Acorn Crop Size and Ungulate Presence Matter? *Oikos* 119: 179-187.
- Reis, M.S., Fantini, A.C., Nodari, R.O., Reis, A., Guerra, M.P., Mantovani, A. 2000. Management and conservation of natural populations in Atlantic rain forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica* 32: 894-902.
- Schupp, E.W., Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2: 267-275.
- Silva Matos, D.M., Freckleton R.P., Watkinson, A.R. 1999. The role of density-dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.
- Silva Matos, D.M., Watkinson, A.R. 1998. The fecundity, seed and seedling ecology of *Euterpe edulis* Mart. (Palmae) in a fragment of semideciduous forest, Brazil. *Biotropica* 30: 595-603.
- Tilman, D., Kareiva, P. 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press. Princeton, USA.
- Turner, M.G., Gardner, R.H. 1994. *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer, New York. USA.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, G.V. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag Telos, New York. USA.
- Wenny, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.