

# Padrões Espaciais

Valéria Forni Martins

Departamento de Ciências da Natureza, Matemática e  
Educação

Centro de Ciências Agrárias

Universidade Federal de São Carlos - UFSCar campus Araras

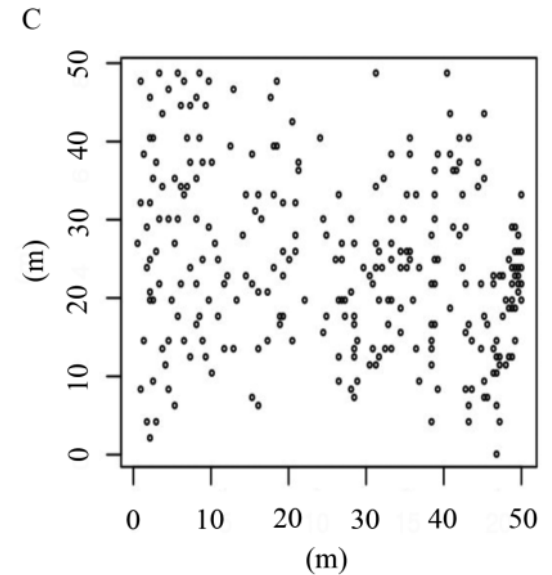
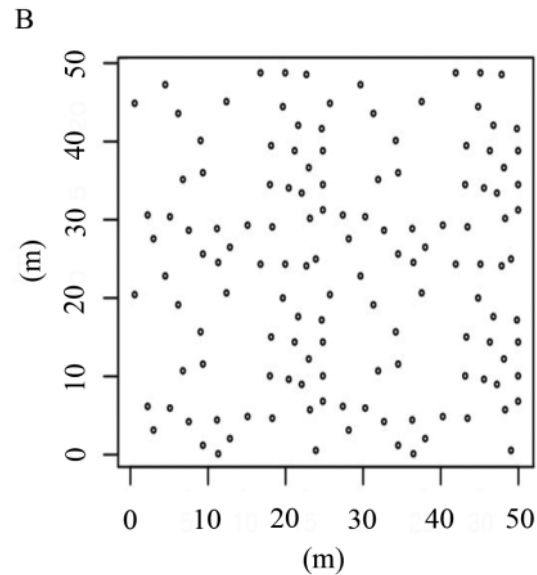
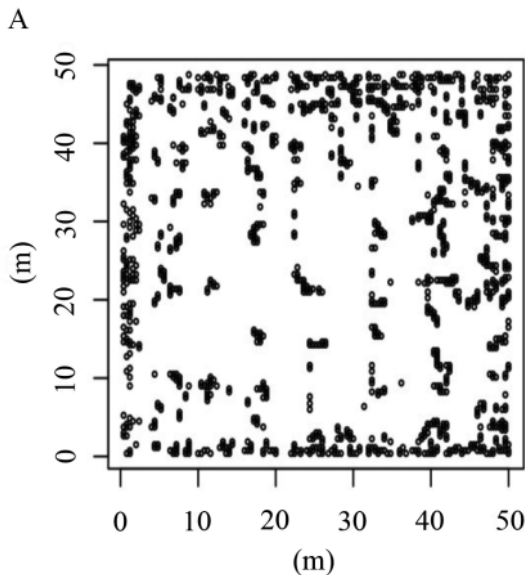
Rodovia Anhanguera km 174

13600-970, Araras, SP, Brasil

E-mail: [valeriafm@gmail.com](mailto:valeriafm@gmail.com)

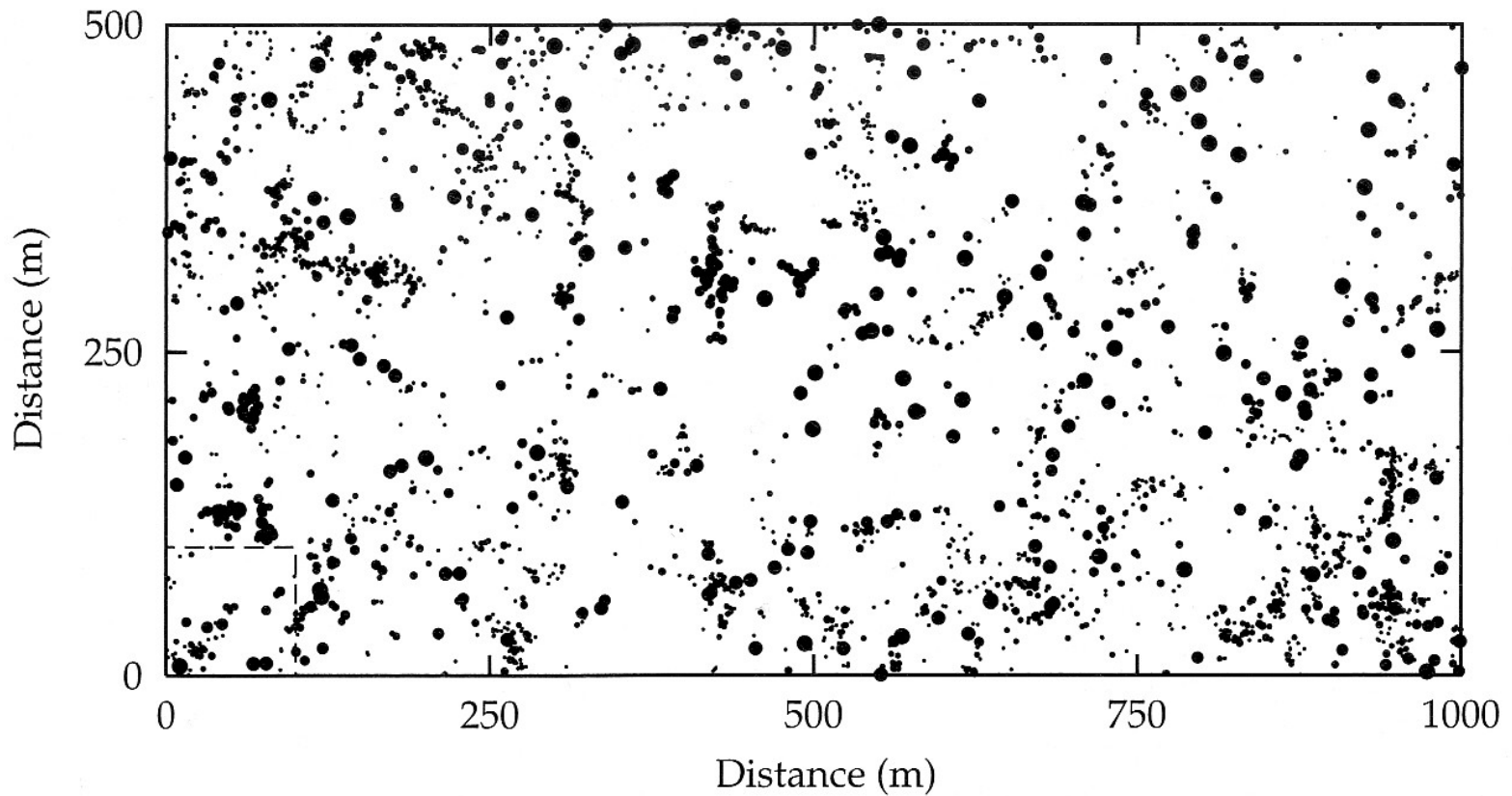
# Padrão espacial

- Forma de distribuição no espaço dos indivíduos de uma espécie dentro de uma dada área.
- Um dos aspectos da estrutura espacial das populações.

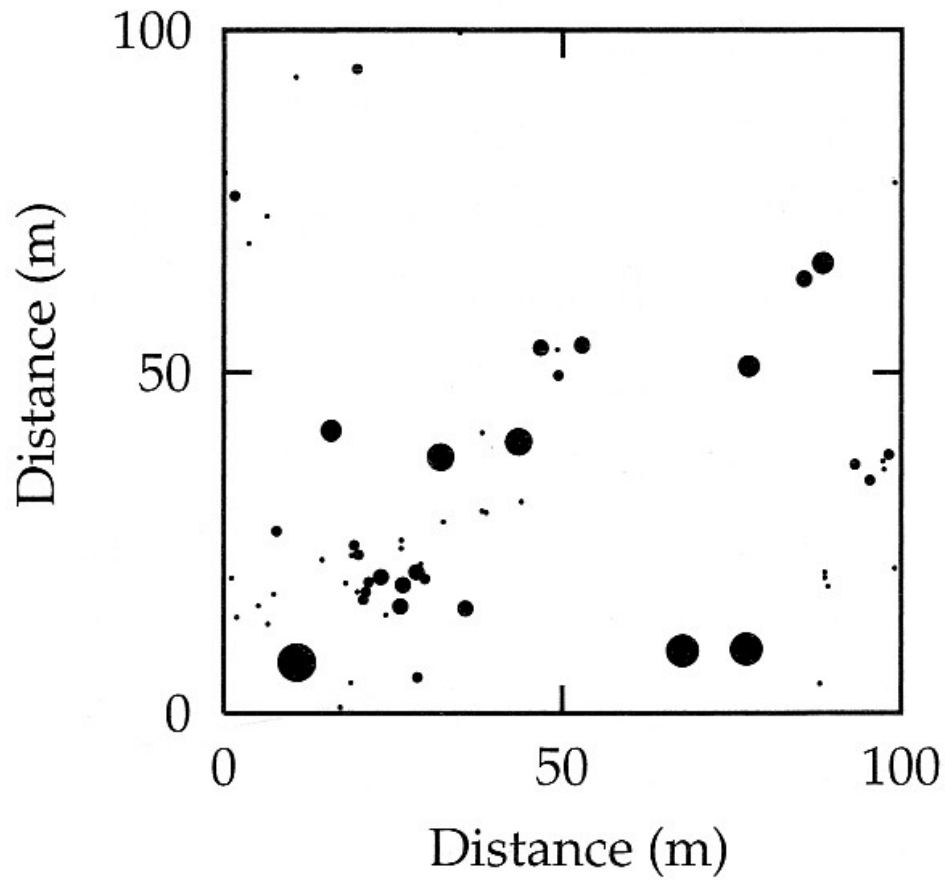


# Padrão espacial

- Dependente da escala espacial.



# Padrão espacial



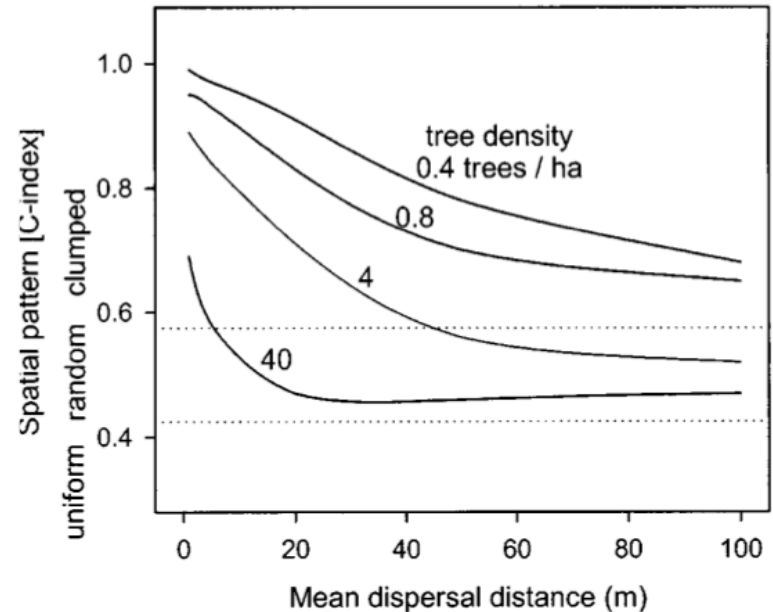
# Padrão espacial

- Por que em plantas?
- Resultado de diferentes processos ecológicos que ocorreram ao longo da ontogenia.
- Mecanismos que mantêm a alta diversidade devem operar de forma espacialmente explícita em comunidades de organismos sésseis: árvores devem ser mapeadas (Hubbell & Foster 1983).
- BCI e outros *megaplots*.

Quais processos ecológicos geram o padrão espacial em pequenas escalas ( $< 50$  m)?

# Distância de dispersão

- Maior distância de dispersão resulta em menor agregação do que dispersão local.



**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).

# Mecanismo de dispersão

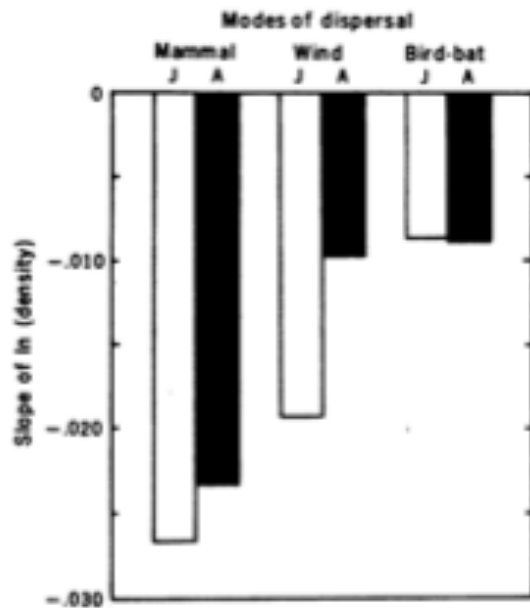


Fig. 5. Relation between the mode of seed dispersal and the steepness of the slope with which the natural log of the density (numbers per square meter) in adult (A) and juveniles (J) decreases with distance (meters) from the average adult in the population, showing the steeper slopes found in the heavier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

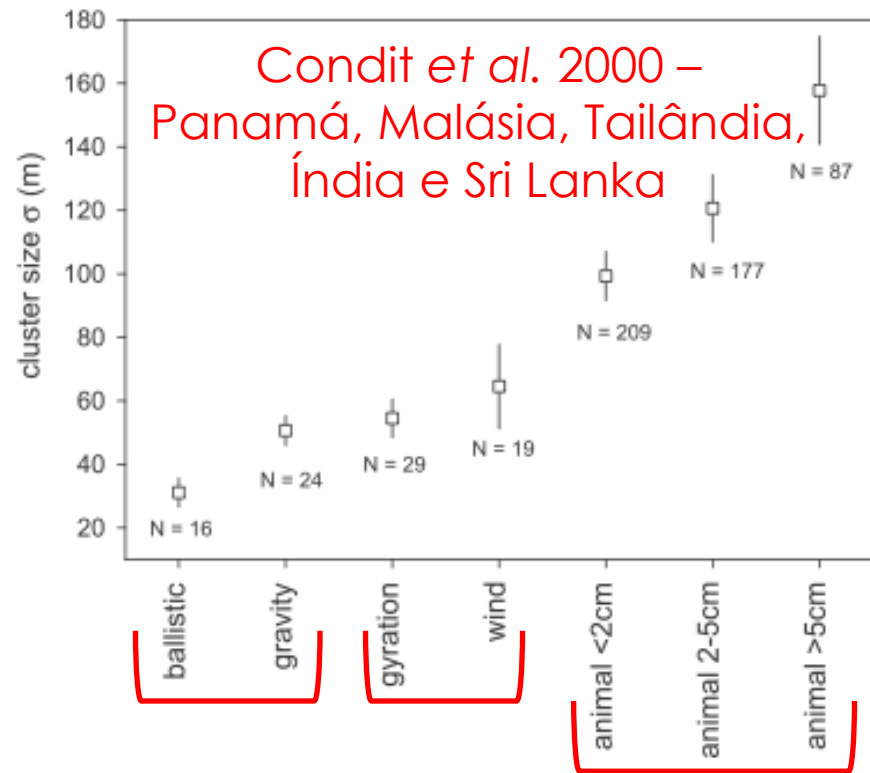


Figure 2. The Relationship between Dispersal Syndrome and Spatial Aggregation for 561 Tree Species at Pasoh, Malaysia

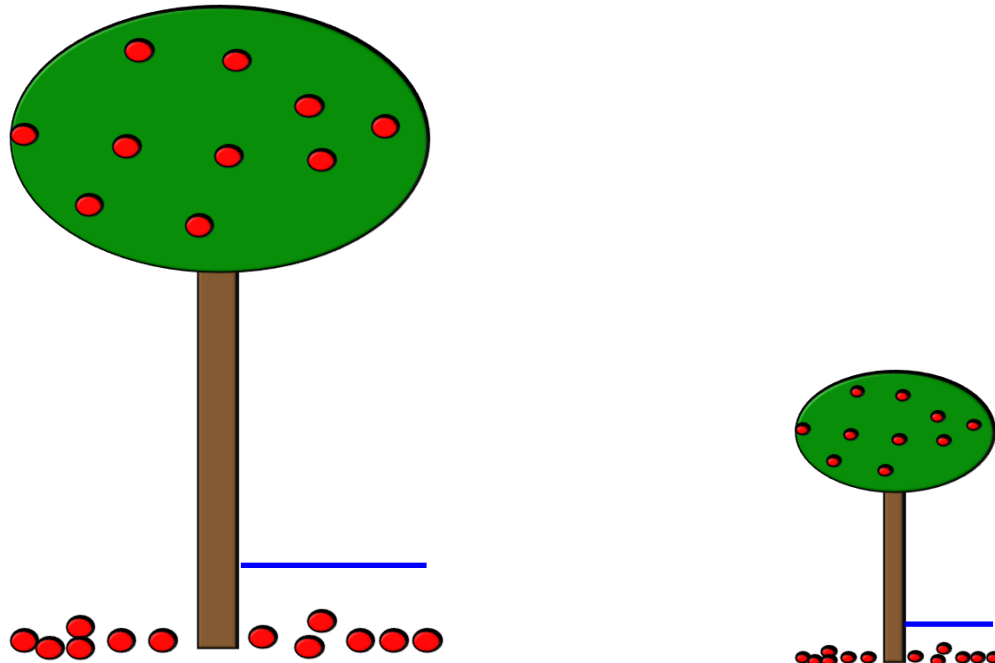
The figure shows the mean  $\pm$  1 standard error of the spatial cluster size ( $\sigma$ ) for tree species in each of seven dispersal syndromes.

DOI: 10.1371/journal.pbio.0040344.g002



# Altura da espécie

- Espécies mais altas liberam suas sementes de alturas maiores e também de distâncias mais afastadas da base do tronco, aumentando o espalhamento das mesmas.



# Altura da espécie

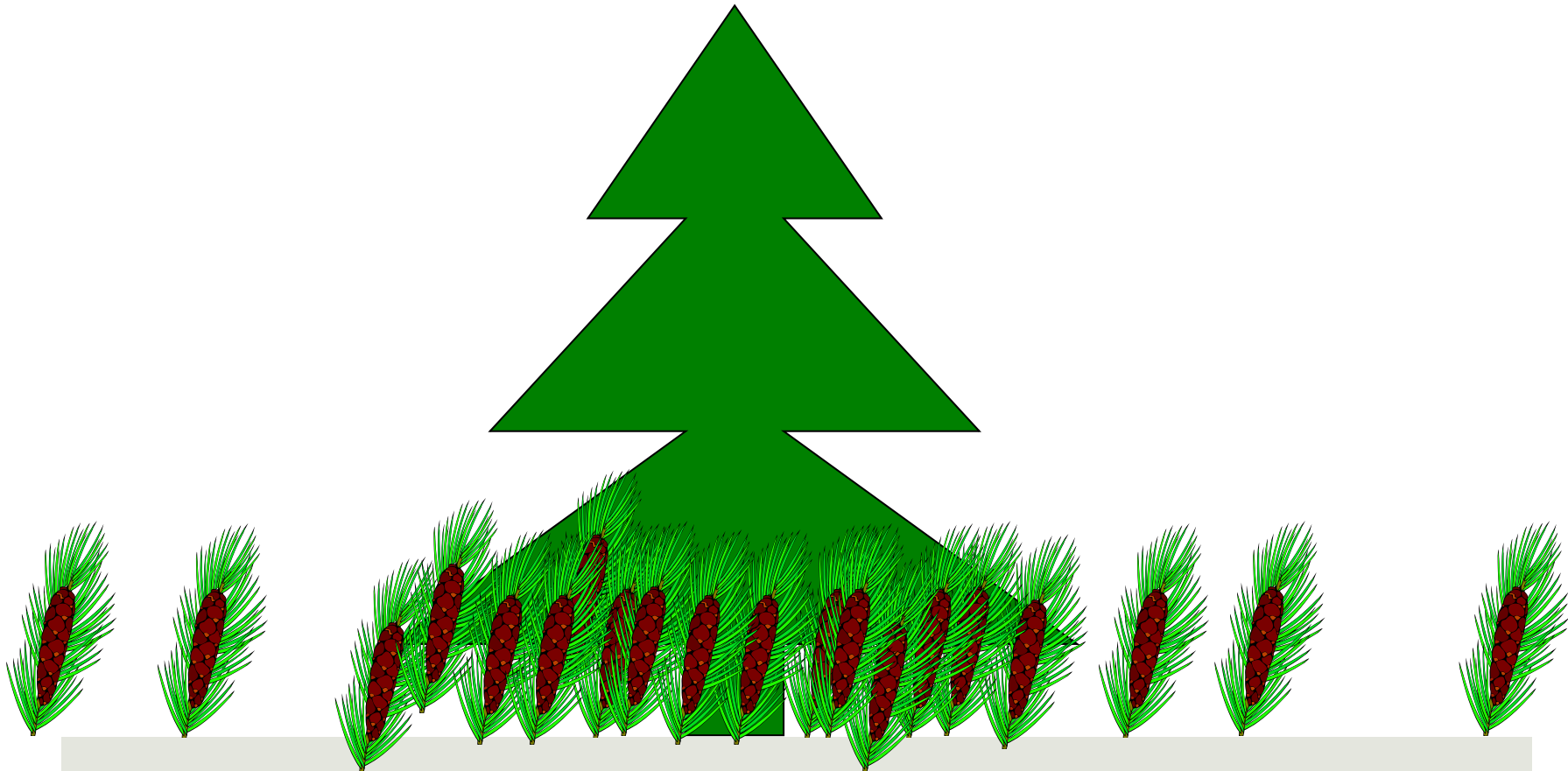
- Espécies mais altas apresentam adaptações para dispersão a longa distância através de agentes dispersores: mecanismo de escape da alta mortalidade embaixo das amplas copas das plantas parentais.
- Altura da espécie funciona como melhor preditor de distância de dispersão do que a massa da semente (Thomson *et al.* 2011).

# Dispersão de sementes

- Além de influenciar o padrão espacial das populações, tem grande importância na estrutura espacial da mortalidade e do recrutamento de plântulas.
- Dois principais modelos conectam a dispersão e a distribuição dos recrutas.
  - Modelo Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971): dissociação espacial.
  - Modelo de recrutamento de Hubbell (Hubbell 1980): associação espacial.

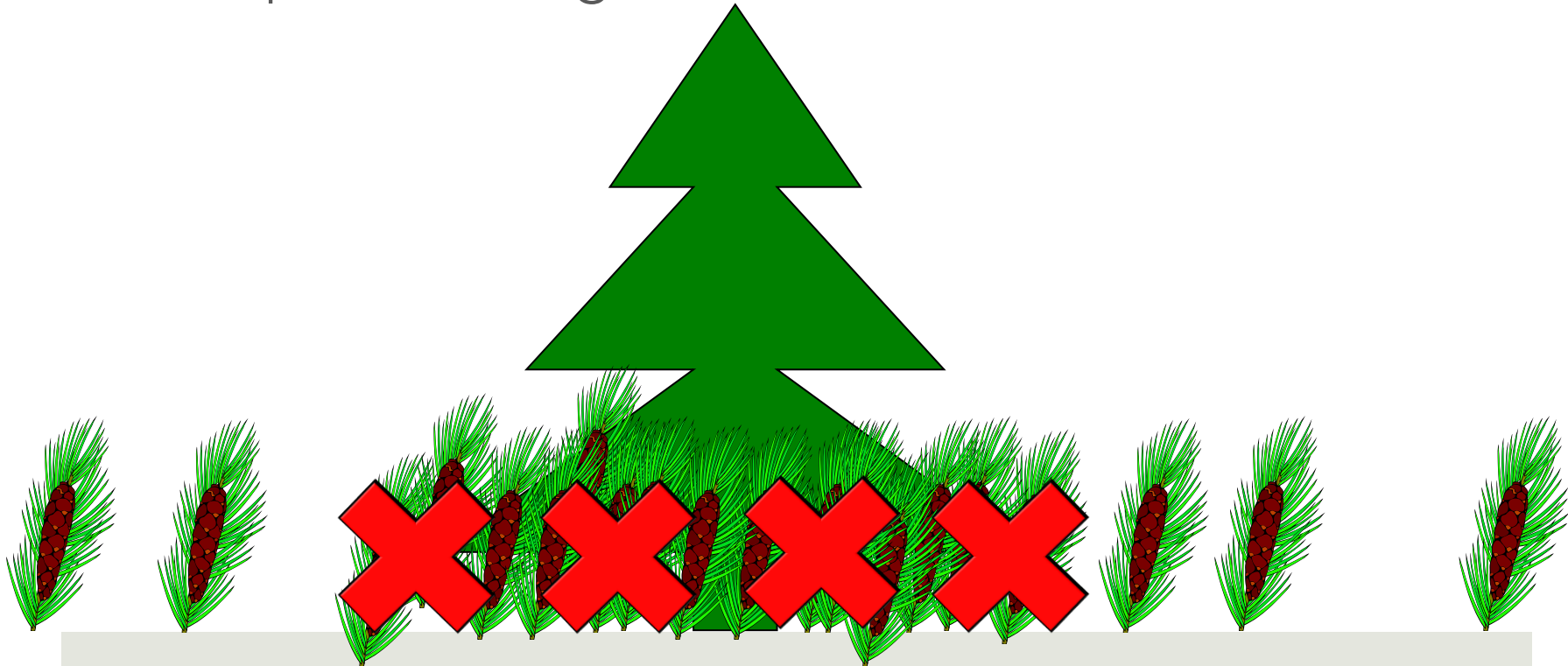
# Modelos Janzen-Connell e de recrutamento de Hubbell

- Dispersão é local.

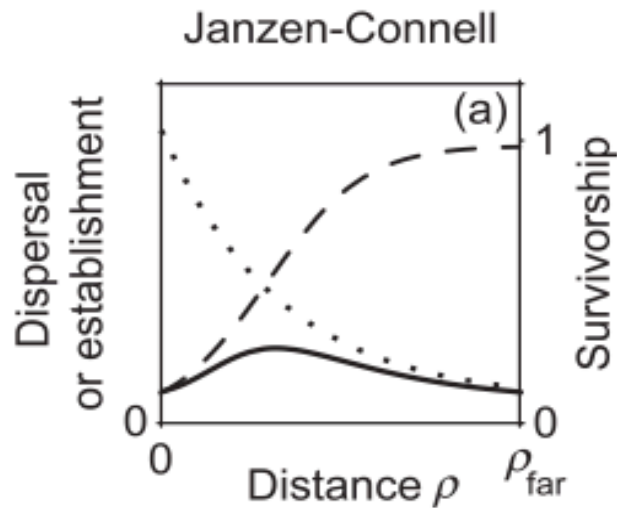


# Modelos Janzen-Connell e de recrutamento de Hubbell

- Mortalidade dependente de densidade nas proximidades das plantas parentais devido ao ataque de inimigos naturais.



# Modelo Janzen-Connell



Dispersal . . . . .

Survivorship - - -

Establishment ———

Nathan & Casagrandi 2004

# Modelo Janzen-Connell

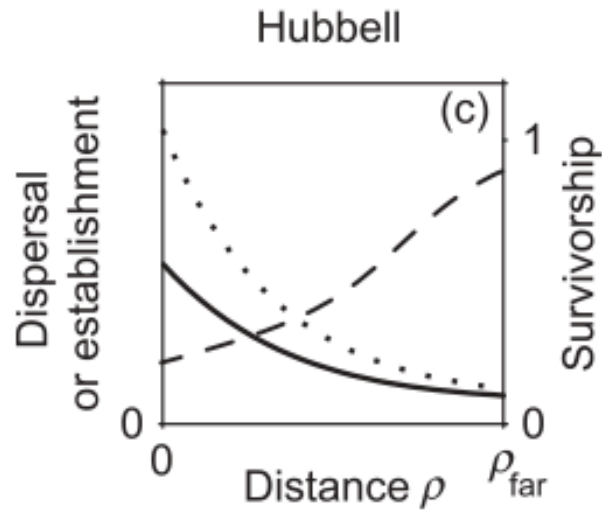
- Estádios ontogenéticos subsequentes são espacialmente dissociados.
- Forte decréscimo no grau de agregação ao longo da ontogenia: adultos são distribuídos regularmente.

# Modelo Janzen-Connell

- Implicações para uma das principais teorias de coexistência de espécies: dependência negativa de densidade.
- Mortalidade é maior em áreas com alta densidade de coespecíficos: ataque de inimigos naturais espécie-específicos (modelo Janzen-Connell) e competição intraespecífica.
- Ao morrerem, indivíduos das espécies abundantes liberam microsítios onde espécies raras podem se estabelecer: coexistência de muitas espécies.



# Modelo de recrutamento de Hubbell



Dispersal . . . . .

Survivorship - - -

Establishment ———

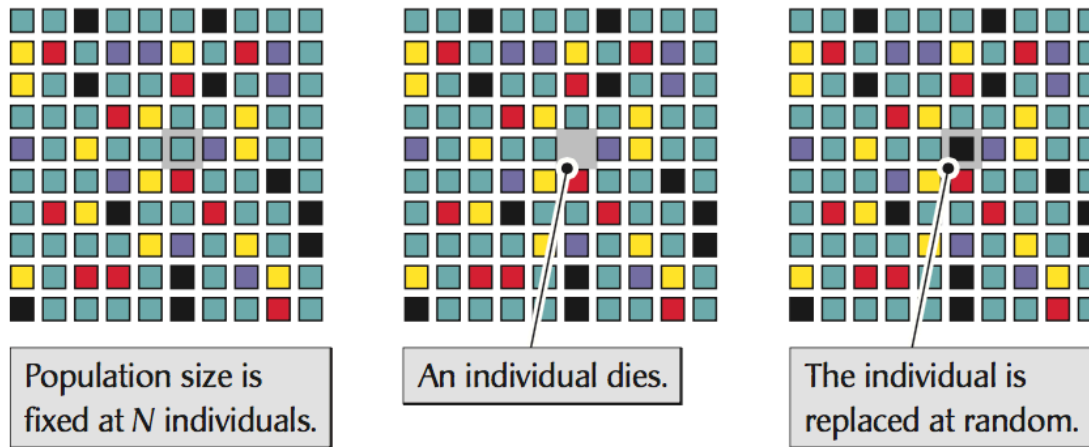
# Modelo de recrutamento de Hubbell

- Estádios ontogenéticos subsequentes são espacialmente associados.
- Mortalidade dependente de densidade não é forte o suficiente para mudar a correspondência entre os padrões de deposição das sementes e de recrutamento.

# Modelo de recrutamento de Hubbell

- ▣ Implicações para uma das principais teorias de coexistência de espécies: teoria neutra (Hubbell 2001).
- ▣ Todos os indivíduos de todas as espécies do mesmo nível trófico são ecologicamente equivalentes.

# Teoria neutra



**FIGURE 20.26** Hubbell's model of random ecological drift is based on the random replacement of dead individuals from the existing community.

The death of an individual tree in a tropical forest community leaves a gap that is filled at random by the progeny of some other individual in the community. Individuals of all species (indicated by different colors) have

equal probabilities of dying or filling openings in the forest during each time interval. Without the formation of new species or immigration from outside the community, a forest with  $N$  individuals would be filled with the descendants of a single individual in an average of  $N$  generations.

# Teoria neutra

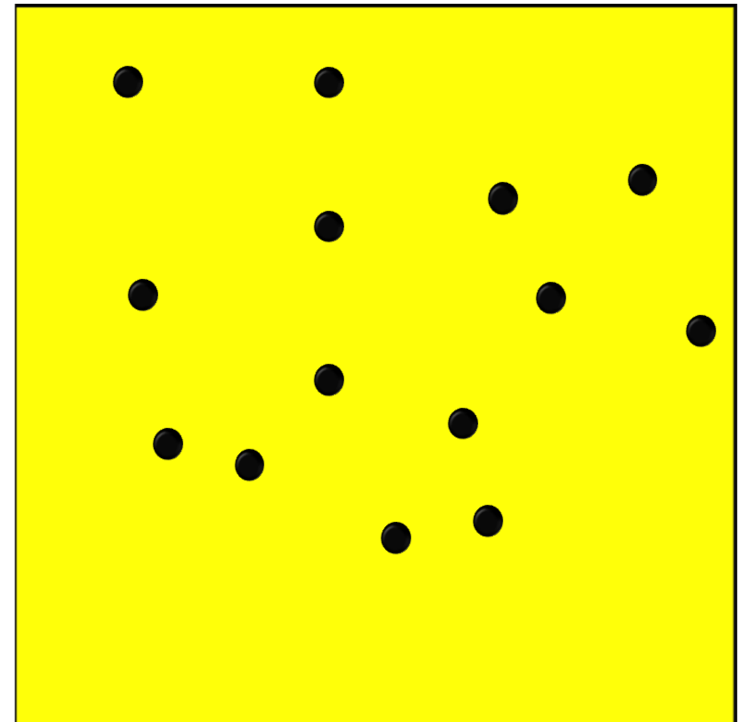
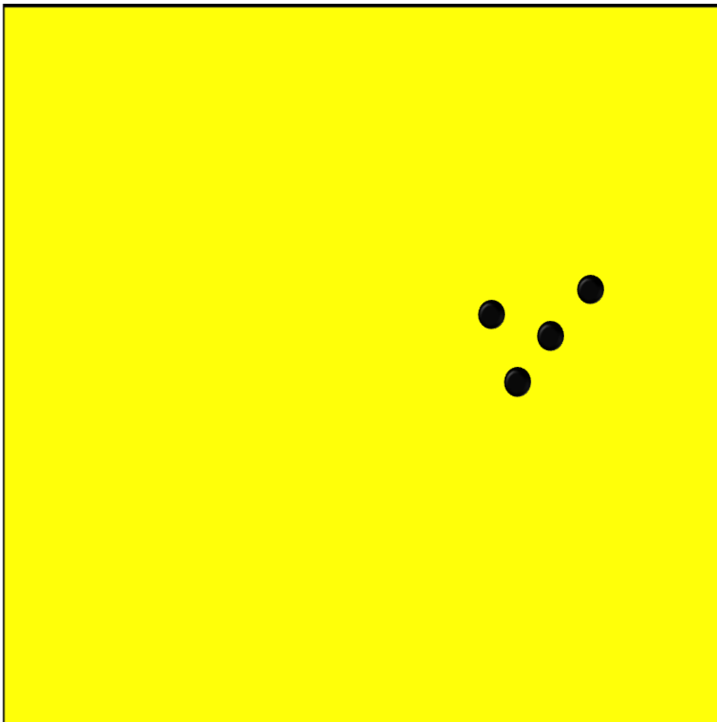
- A espécie mais abundante acabaria dominando a comunidade caso suas sementes atingissem todos os microsítios livres para estabelecimento.
- Como a dispersão é local, isso não ocorre: coexistência de muitas espécies.

# Número de fontes de sementes

- Número de adultos na população (“densidade populacional”).
- Sistema sexual da espécie/população.

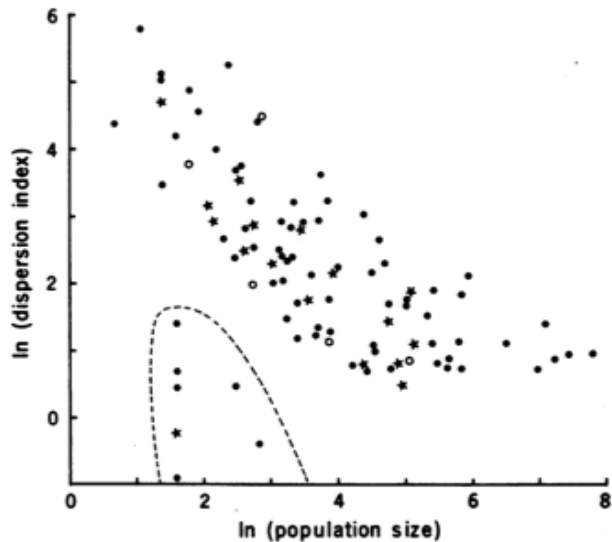
# Densidade populacional

- Populações menos densas são mais agregadas: dispersão local (Bleher *et al.* 2002, Réjou-Méchain *et al.* 2011).



# Densidade populacional

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  $\log I_b$  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

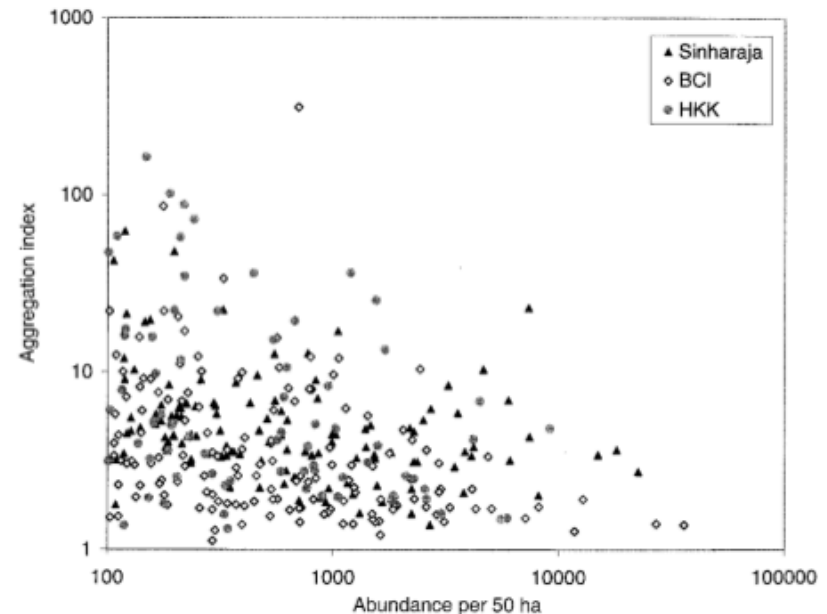


Fig. 2. Aggregation index ( $\Omega_{0-10}$ , the relative density of conspecifics within 10 m of focal trees) for all species with  $\geq 100$  individuals at three plots, as a function of the abundance of each species, on a log-log scale.

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



# Densidade populacional

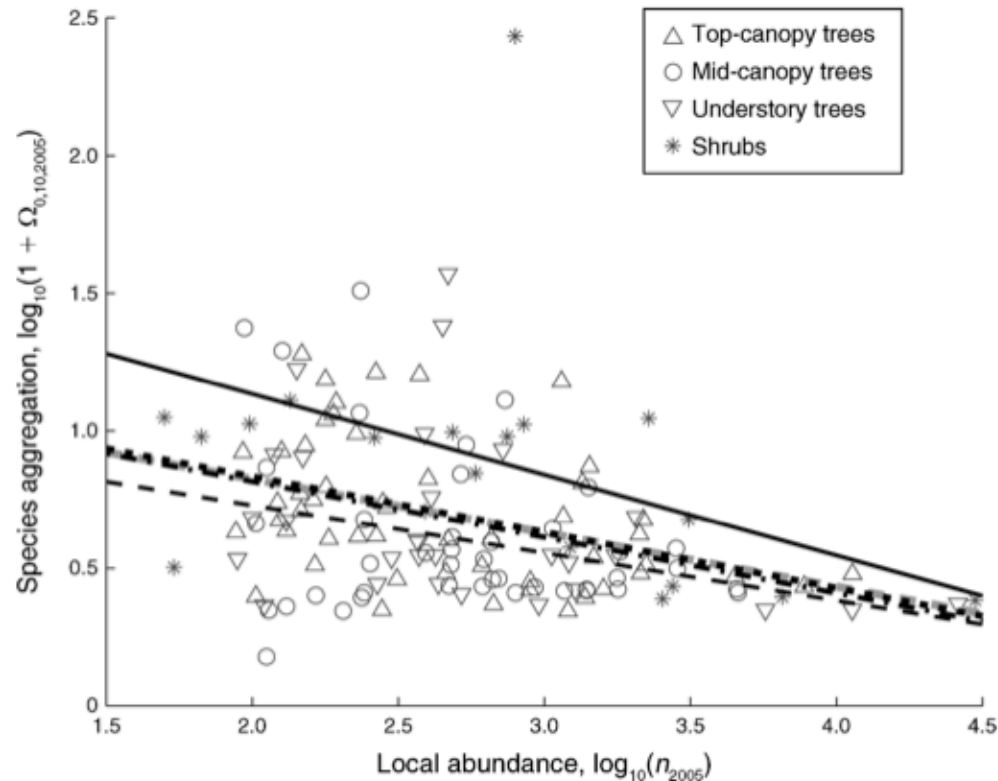


FIG. 2. There is a strong correlation between local abundance  $\log_{10}(n_{2005})$  and aggregation of species  $\log_{10}(1 + \Omega_{0,10,2005})$ . The black lines show the best linear fit for the species of the four different growth types (solid for shrubs, dashed-dotted for understory trees, dashed for mid-canopy trees, and dotted for top-canopy trees). The thick dashed gray line (behind dotted and dashed-dotted lines) shows the best linear fit of the data of all species.

# Sistema sexual

- Espécies dióicas têm menos indivíduos que contribuem com a dispersão de sementes.

Dioecious

$[\text{♀}] + [\text{♂}]$

Monoecious

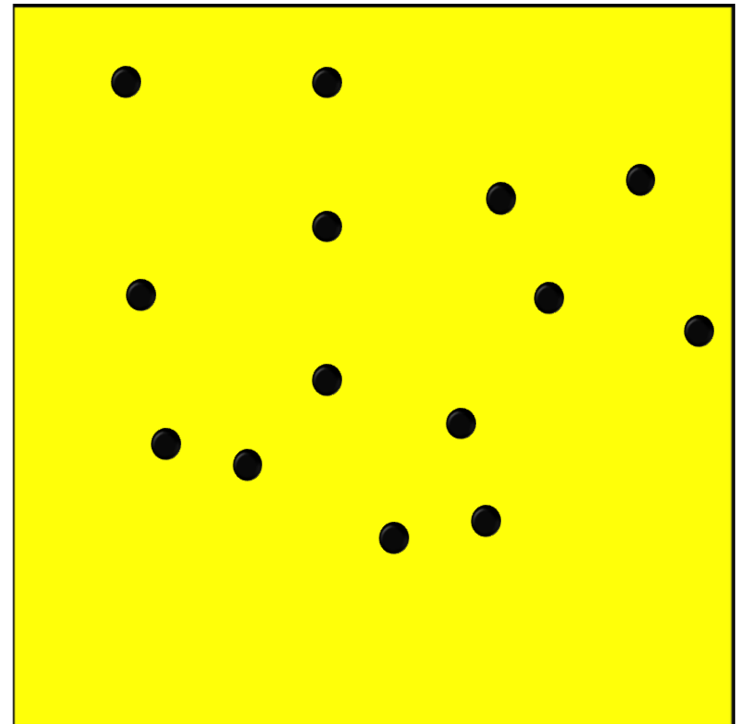
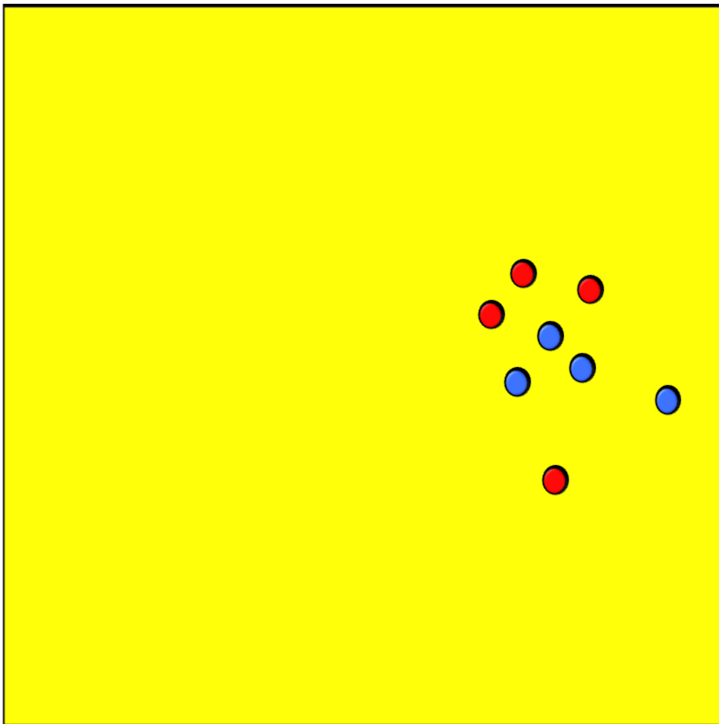
$[\text{♀} + \text{♂}]$

Homoecious

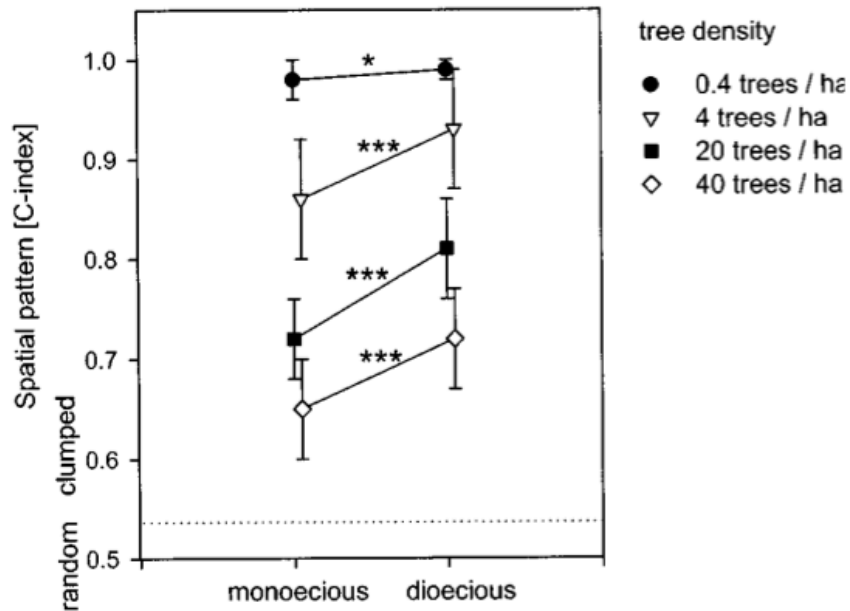
$[\text{♀}]$

# Sistema sexual

- Devido a efeitos de densidade, espécies dióicas têm populações mais agregadas do que monóicas e homóicas.



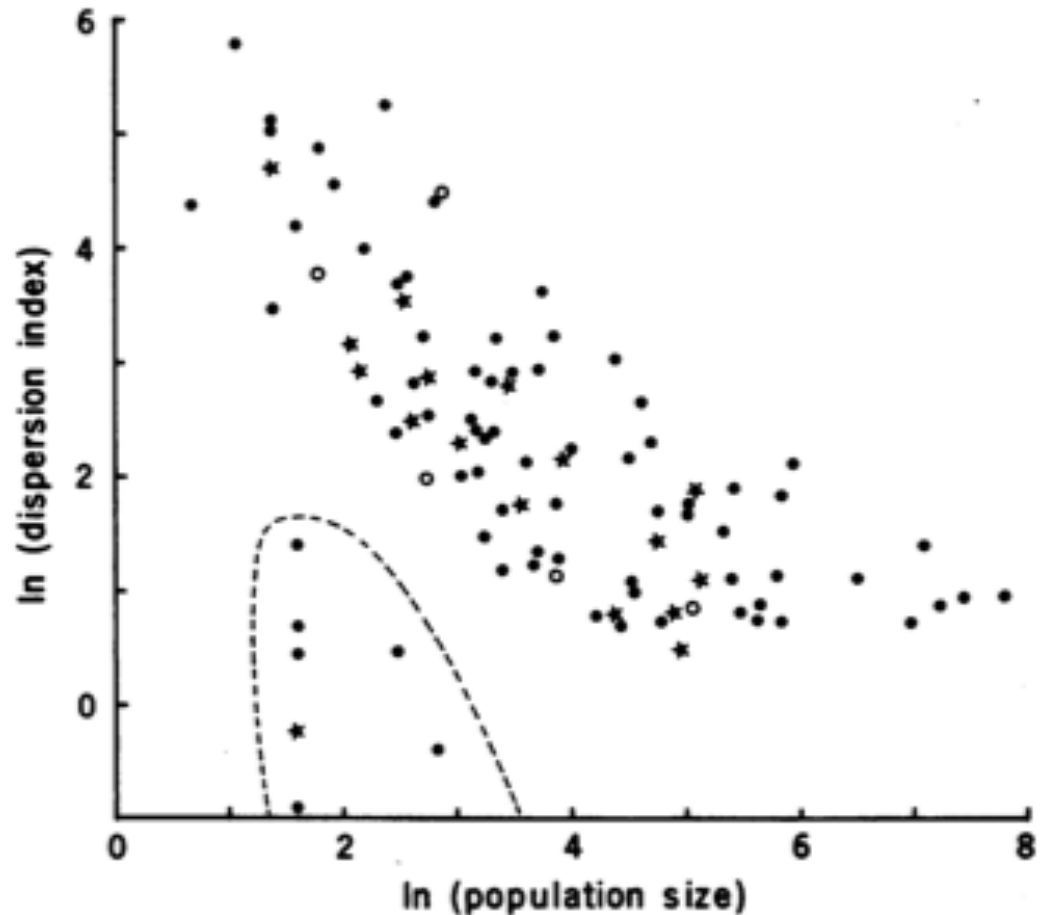
# Sistema sexual



**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. \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.0001$ .

# Sistema sexual

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  $\log I_b$  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.



# Densidade da madeira

- Dois efeitos contrastantes (Flügge *et al.* 2012).
- Espécies com baixa densidade da madeira:
  - Crescimento rápido, intolerantes à sombra e boas colonizadoras.
  - Rápida ocupação de clareiras e forte agregação.
  - Réjou-Méchain *et al.* (2011) para a escala da paisagem (> 10 km).
- Espécies com alta densidade da madeira:
  - Crescimento lento.
  - Baixa densidade de indivíduos reprodutivos e maior agregação.

# Processos pós-dispersão

- Teoria de nicho: indivíduos de uma dada espécie apenas sobrevivem, crescem e se reproduzem em uma certa combinação de disponibilidade de recursos e condições.

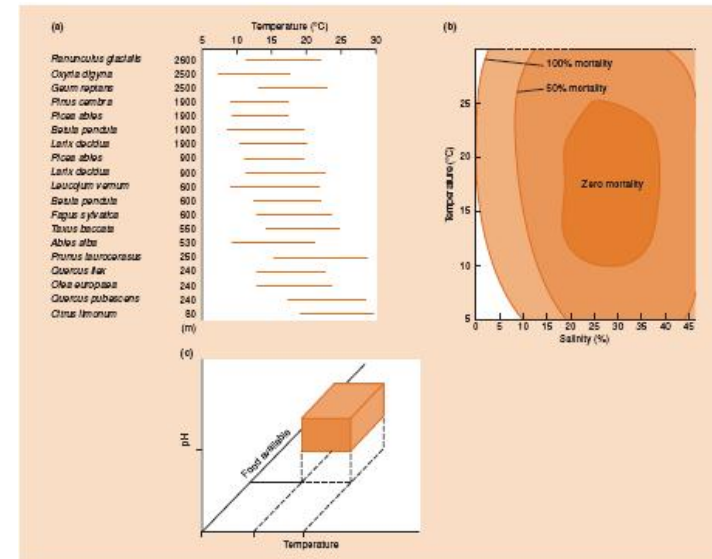
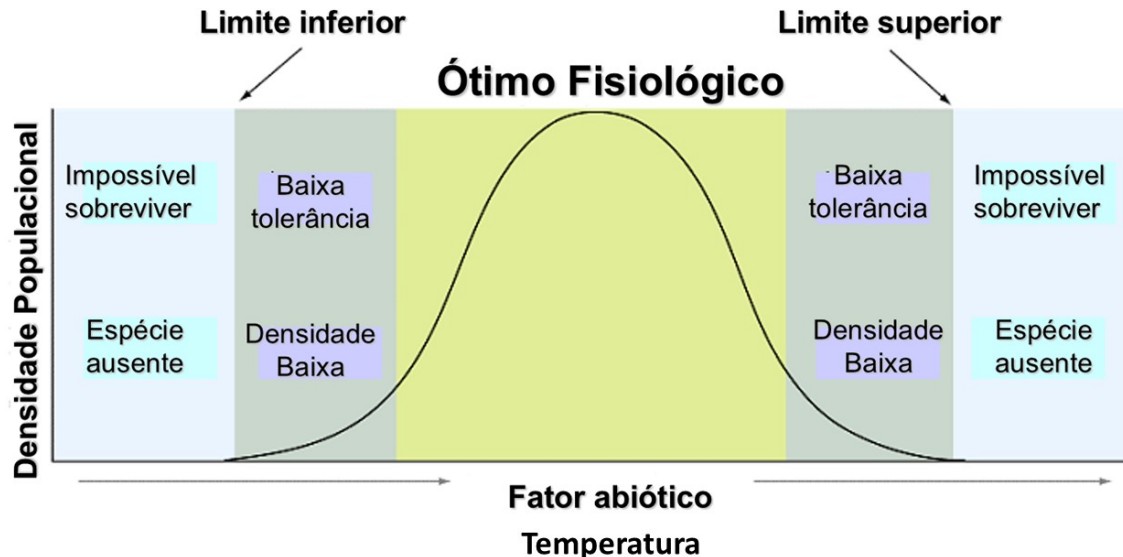


Figure 2.2 (a) A niche in one dimension. The range of temperatures at which a variety of plant species from the European Alps can achieve net photosynthesis of low intensities of radiation ( $70 \text{ W m}^{-2}$ ). (After Pitelk et al., 1973.) (b) A niche in two dimensions for the sand shrimp (*Crangon septempinnis*) showing the fate of egg-bearing females in aerated water at a range of temperatures and salinities. (After Haefliger, 1970.) (c) A diagrammatic niche in three dimensions for an aquatic organism showing a volume defined by the temperature, pH and availability of food.

# Competição interespecífica

- Indivíduo da espécie competitivamente mais forte exclui vizinhos da espécie mais fraca ao longo da ontogenia.
  - Segregação espacial de adultos heteroespecíficos competidores.
- Mortalidade dependente de densidade na competição difusa.
- Diminuição da taxa de crescimento e da fecundidade de indivíduos localizados próximos a competidores mais fortes.

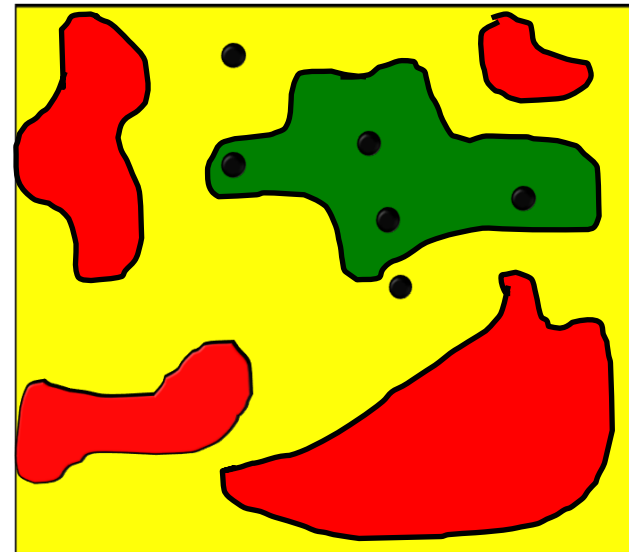
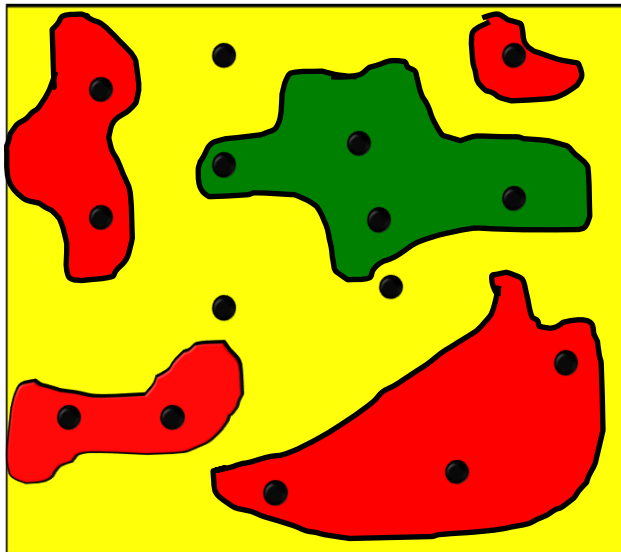


# Filtragem ambiental

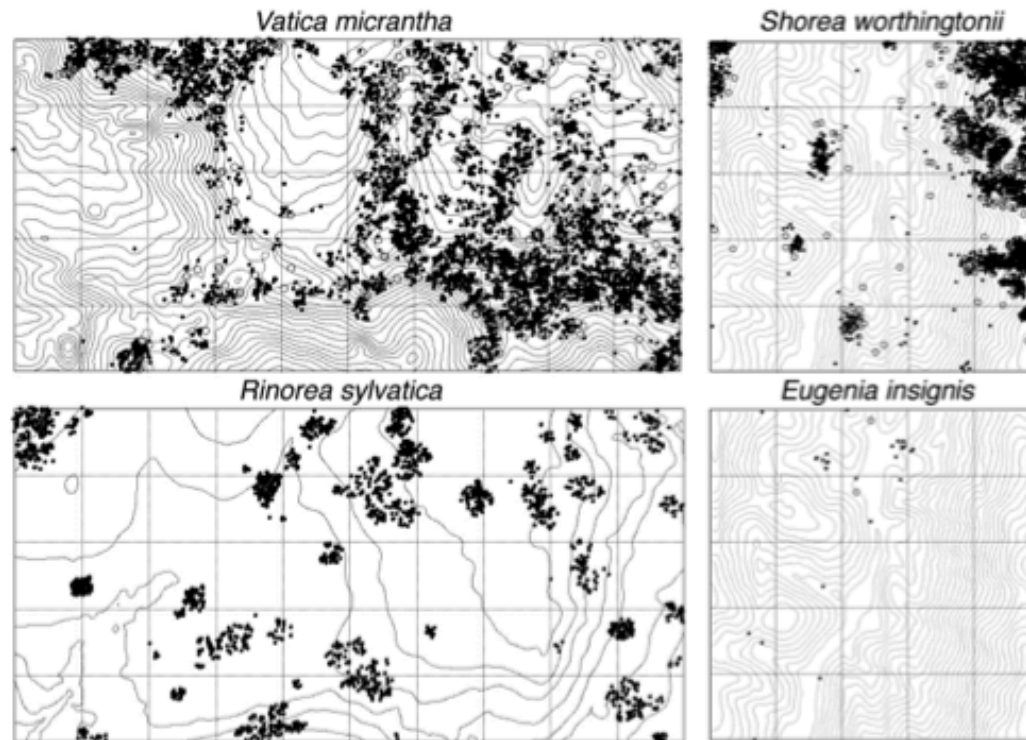
- Heterogeneidade ambiental:

- Solo.
- Topografia.
- Água.
- Luz.

Maior agregação e  
previsibilidade da  
mancha de habitat



# Filtragem ambiental



**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  $\geq 10$  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.

# Processos pós-dispersão

- Segundo a teoria de nicho, a coexistência em comunidades megadiversas só é possível quando cada espécie ocupa um microhabitat diferente em um ambiente heterogêneo.

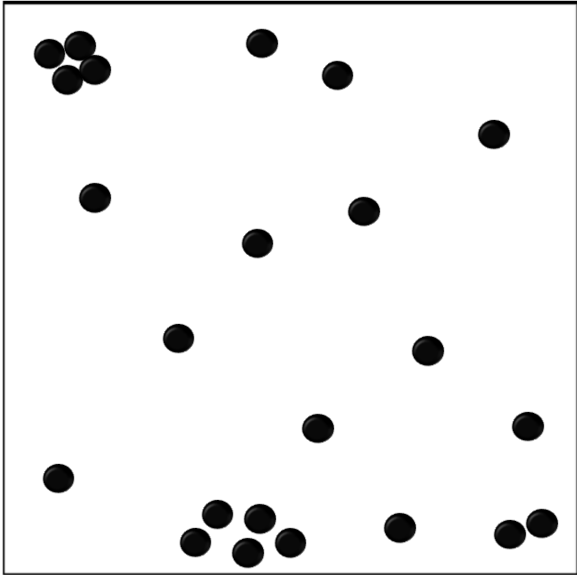
# Sistema complexo

- ▣ Populações de espécies arbóreas tropicais geralmente apresentam agregação em múltiplas escalas espaciais.
  - ▣ Diferentes processos ecológicos
  - ▣ Cada processo opera em escala diferente.
  - ▣ Como distinguir?

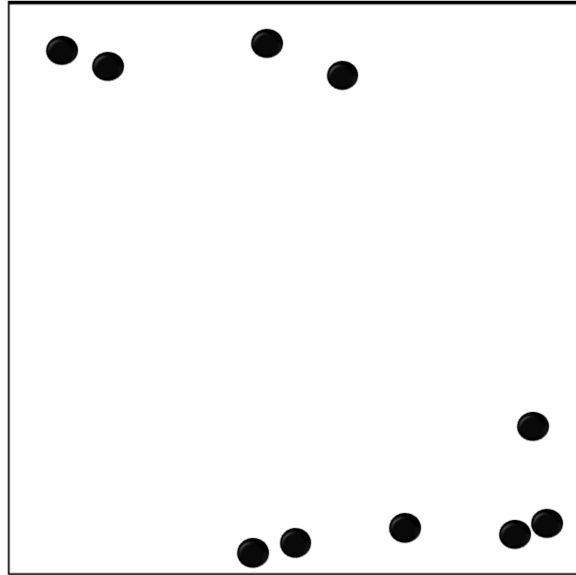
# Exercício

- Observe o padrão espacial dos diferentes estádios ontogenéticos de uma população fictícia. Então, elabore explicações sobre quais processos ecológicos devem estar gerando os padrões observados. Como você faria para confirmar suas hipóteses?

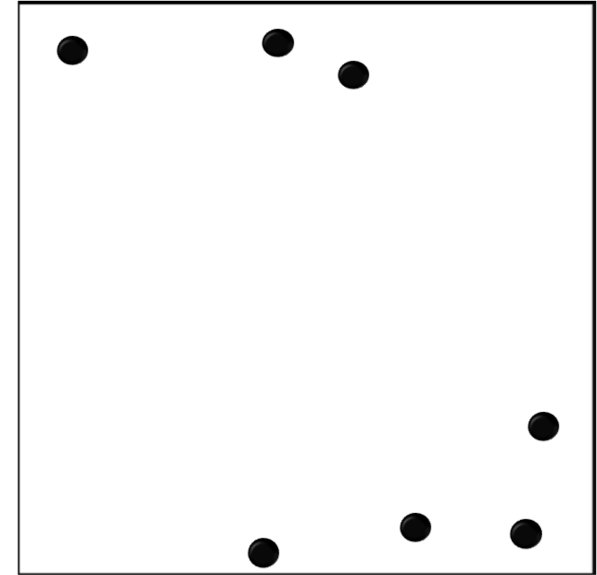
# Exercício



Sementes



Jovens



Adultos