

Dinâmica regional de populações de plantas: abordagens e perspectivas

TALITA SOARES REIS¹

¹ Departamento de Biologia Vegetal, IB, UNICAMP, SP.

Email: talitasr@gmail.com

RESUMO

(Dinâmica regional de populações de plantas: abordagens e perspectivas) - Por muito tempo a dinâmica regional de populações de plantas foi ignorada em estudos ecológicos, de forma que apenas os processos em escala local eram contemplados. Somente após o surgimento da teoria de metapopulações deu-se início às tentativas de compreender e classificar as dinâmicas de populações de plantas em escalas espaciais mais amplas. Porém, o modelo de dinâmica metapopulacional foi pensado segundo experiências com dinâmica de fauna, sendo fundamental a extensão deste modelo para outros tipos de dinâmica regional que incorporem os problemas específicos associados ao estudo de plantas. Por exemplo, ciclos de vida longos e capacidade de formar bancos de sementes são fatores que dificultam a observação de extinções locais, um dos aspectos centrais da teoria de metapopulações. Nesse sentido, além do conceito de metapopulação *stricto sensu*, as idéias de “populações espacialmente expandidas” (*spatially extended populations*) e de “conjuntos regionais de populações” (*regional ensemble*) foram propostas no intuito de compreender a dinâmica regional de plantas. Aspectos como a proporção de habitat favorável e a taxa de migração entre as manchas de habitat foram adotados como critérios para definir estas novas tipologias. No entanto, resta saber se estes novos modelos de dinâmica regional têm respaldo na natureza, ou seja, se são suficientemente realistas para que sejam incorporados aos debates relativos à ecologia de populações de plantas. Sendo assim, a proposta deste trabalho é avaliar a aplicabilidade destas novas terminologias através de buscas na literatura a fim de verificar a real contribuição destes conceitos para o entendimento da dinâmica regional de populações de plantas. Além disso, dada a dificuldade em se observar no campo alguns dos parâmetros que definem as dinâmicas regionais acima mencionadas, pergunta-se até que ponto a caracterização genética das populações, ao inferir o fluxo de migrantes, pode nos auxiliar na descrição da estrutura regional das plantas.

Palavras-chave: plantas; dinâmica de populações; dinâmica regional; metapopulação; escala.

Introdução

Em ecologia, a questão da escala sempre foi relevante (Levin 1992). No que diz respeito ao espaço, dependendo da escala de observação, diferentes padrões e processos podem ser detectados. Nesse sentido, no estudo de populações, a amostragem de apenas uma população num dado ponto do espaço representa uma abordagem local enquanto o estudo de mais de uma população desta mesma espécie representa uma abordagem em escala mais ampla na medida em que engloba mais de uma população. No entanto, é possível que mesmo ao estudar um conjunto de populações, apenas os processos locais atuando sobre as mesmas estejam sendo avaliados. Da mesma forma, é possível estudar uma população local e inferir a respeito de processos regionais que atuam sobre a mesma. Por exemplo, ao estimar a taxa de imigrantes de uma população local, avalia-se um processo regional em uma escala local. No entanto, estudos de dinâmica de populações, em sua maioria, abordam tanto a escala quanto os processos apenas localmente.

Foi com a introdução das idéias trazidas pela teoria de metapopulações (Levins 1969, Hanski & Gilpin 1991) que os processos em escala regional passaram a ser valorizados, mostrando que a persistência de algumas espécies na paisagem dependia de uma dinâmica regional. Isso porque, de acordo com o modelo clássico de Levins (1969), metapopulações são sistemas de populações locais conectadas pela migração de indivíduos nos quais a persistência desse conjunto depende de uma dinâmica de extinções e re-colonizações locais. Estas idéias mostraram a importância que o contexto espacial pode ter na dinâmica de uma população local, incorporando suas populações vizinhas, assim como os processos regionais, tal como a migração, que podem estar unindo estas populações. Logo, ainda que o sentido clássico do conceito de metapopulação sugerido por Levins (1969) tenha sido modificado, é notável a sua contribuição para o reconhecimento de uma estrutura espacial da dinâmica na ecologia de populações (Hanski 1998).

No entanto, no que se refere à dinâmica regional das populações de plantas, ainda se tem muito que avançar. Este modelo de dinâmica metapopulacional clássico foi idealizado segundo

experiências com dinâmica de fauna (Hanski 1999), de modo que muitas das premissas não se aplicam ao estudo das plantas. Sendo assim, muito debate vem ocorrendo sobre como tratar a dinâmica regional destes organismos (Eriksson 1996; Husband & Barrett 1996; Freckleton & Watkinson 2002; Ouborg & Eriksson 2004), de forma que, além do conceito de metapopulação *stricto sensu*, outros conceitos (e.g. *spatially extended populations*; *'regional ensemble'*) vêm sendo propostos no intuito de compreender a dinâmica regional de plantas. Será que existem metapopulações de plantas verdadeiras na natureza? Ou será que novas abordagens a partir do modelo de Levins, que sejam mais adequadas à realidade das plantas, podem ser mais representativas? A classificação proposta por Freckleton & Watkinson (2002) acrescenta novas idéias neste debate? Por último, a caracterização genética das populações pode nos auxiliar na descrição da dinâmica regional das plantas? O objetivo desta monografia é responder estas questões com base em levantamentos bibliográficos sobre o tema, de forma a verificar a real contribuição destes conceitos para o entendimento da dinâmica regional de populações de plantas.

O modelo clássico de metapopulações

A dinâmica clássica de metapopulações proposta por Levins (1969) se sustenta na idéia de que, em um conjunto de manchas discretas de habitat aproximadamente do mesmo tamanho e que abrigam populações locais unidas pela migração, as colonizações e extinções locais destas populações, análogas aos nascimentos e mortes de indivíduos, se equilibram perpetuando a metapopulação (Hanski & Gilpin 1997). Para que isso aconteça algumas condições precisam ser obedecidas: (1) o habitat deve ocorrer em manchas discretas, as quais podem ser ocupadas por populações locais que se reproduzem; (2) todas as populações devem apresentar um risco de extinção; (3) as manchas de habitat não devem estar muito isoladas de forma a impedir a colonização; e (4) as populações locais não devem apresentar sincronia em suas dinâmicas (Hanski & Gilpin 1997).

No entanto, sistemas de populações naturais que se adéquem a este modelo clássico são muito incomuns na natureza (Harrison & Taylor 1997). Com isso, passou-se a explorar como o comportamento metapopulacional variava de acordo com a configuração dos habitats, englobando assim, estruturas espaciais mais realistas. Nesse sentido surgiram alternativas ao modelo clássico:

1. Continente-ilha ('Mainland-island'): neste modelo incorporou-se a variação no tamanho das manchas de habitat, de forma que é possível ter uma mancha ('mainland') desproporcionalmente maior que as demais ('islands') e que por isso não apresenta o mesmo risco de extinção. Estas manchas maiores normalmente não se extinguem e, conseqüentemente, metapopulações, segundo a estrutura continente-ilha, também nunca se extinguem.
2. Fonte-dreno ('Source-sink'): neste modelo, incorporou-se a variação na qualidade das manchas de habitat, sendo caracterizado por populações locais nas quais a taxa de crescimento é negativa na ausência de imigração ('sinks'), situadas em manchas de habitat menos favoráveis, e populações locais nas quais a taxa é positiva ('source'), situadas em manchas de habitat mais favoráveis.
3. Metapopulações fora do equilíbrio ('Non-equilibrium metapopulations'): corresponde a sistemas nos quais as extinções superam as colonizações, ou vice-versa, de forma que a metapopulação foge ao equilíbrio. Este é o caso de populações que estejam muito isoladas, o que impede a colonização e pode levar à extinção da metapopulação.

Ainda que arranjos espaciais mais realistas tenham sido incorporados aos modelos de dinâmica regional, pode-se dizer que a essência do conceito original de metapopulação foi mantida. As idéias de (1) migração entre populações, (2) extinções locais de populações e (3) distribuição regional de habitats favoráveis discretos em meio a uma matriz de habitat desfavorável foram conservadas. Com isso, estes modelos de dinâmica regional ainda não representam a realidade de

muitos dos organismos no que se refere a sua dinâmica regional e também estruturação espacial. Talvez porque estes modelos de dinâmica metapopulacional tenham sido idealizados a partir de experiências com dinâmica de animais (Hanski 1999), não representam, por exemplo, a dinâmica espacial de boa parte das espécies de plantas. Deste modo, parece ser fundamental a extensão deste modelo para outros tipos de dinâmica regional que incorporem os problemas específicos associados ao estudo de plantas.

Problemas para o estudo de dinâmica regional de plantas

I. Ausência de mobilidade

Plantas são organismos sésseis com apenas duas fases móveis no seu ciclo de vida, as fases de semente e pólen. Este fator tem fortes implicações para a dinâmica destes organismos, de modo que sua mobilidade restrita impõe limitações a sua dinâmica tornando-a caracteristicamente lenta. Para Husband & Barrett (1996), este atributo das plantas, junto com sua forte estruturação espacial e dispersão restrita, seria um fator favorável quando da aplicação destes modelos metapopulacionais. Eles argumentam que a imobilidade facilita a realização de estudos deste tipo, até mesmo porque é mais fácil delimitar populações em plantas do que em animais. No entanto, como a imobilidade destes organismos, em boa parte dos casos, vem acompanhada de ciclos de vida longos, esta deixa de ser uma vantagem. Nestes casos, em que o ciclo de vida do organismo é longo, é mais fácil estudar organismos com alta mobilidade, o que resulta em dinâmicas mais aceleradas, do que organismos sem mobilidade. Logo, a imobilidade das plantas é um fator que dificulta a observação dos processos de migração e colonização nos estudos de dinâmica regional.

II. Ciclos de vida longos

Como já mencionado, muitas das espécies de planta apresentam hábito perene, ou seja, são dotadas de ciclos de vida maiores do que dois anos, podendo alguns indivíduos atingirem centenas

de anos, o que torna suas dinâmicas ainda mais lentas do que a das espécies anuais ou bianuais. Logo, medir em tempo hábil eventos de extinção e colonização em populações de espécies com dinâmicas tão lentas tem sido um desafio. Por este motivo, muitos dos trabalhos abordando dinâmica regional de plantas têm focado em populações de espécies anuais (Perry & Gonzalez-Andajuba 1993, Dóstal 2005, Obbard 2006, Meulebrouk et al 2007, Honnay et al. 2009). No entanto, quando as populações são de espécies de plantas perenes, estas geralmente são herbáceas e de ciclo de vida curto (figura1).

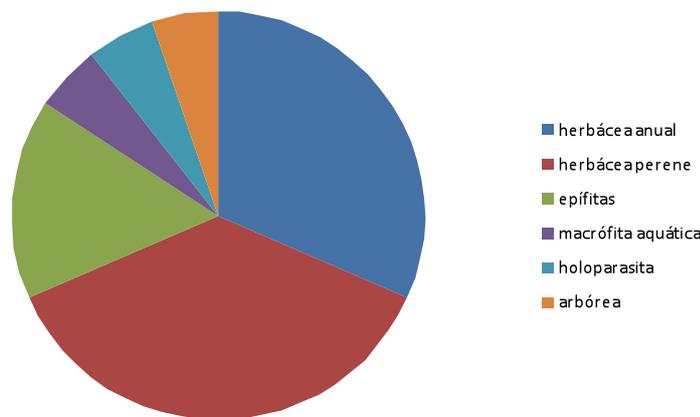


Figura 1. Proporções dos hábitos das espécies de planta utilizadas nos trabalhos abordando dinâmica regional de plantas.

III. Formação de banco de sementes

Outro aspecto comum no ciclo de vida das plantas e que implica em dinâmicas diferenciadas para estes organismos é a formação de bancos de sementes no solo. Uma semente pode permanecer em estado dormente no solo por períodos longos como dezenas de anos (Harper 1977). Com isso, a detecção de eventos reais de extinção local fica ainda mais complicada. Da mesma forma, eventos de (re)colonização verdadeiros são dificilmente reconhecidos, uma vez que o recrutamento pode ter ocorrido tanto por uma semente recém-chegada quanto por uma semente que já se encontrava no local (Freckleton & Watkinson 2002; Alexander et al. 2009). Para uma espécie herbácea anual, *Veronica arvensis*, mesmo após dez anos de desaparecimento da vegetação, ainda era possível

encontrar no solo sementes capazes de restaurar a população em 93% das manchas de habitat estudadas (Dóstal 2005). Para lidar com este problema, Alexander et al. (2009) simplesmente consideraram os desaparecimentos e aparecimentos das populações de indivíduos reprodutivos da herbácea anual *Helianthus annuus* como sendo eventos aparentes de extinção e colonização. Partindo destes eventos aparentes, os autores julgaram as colonizações como sendo verdadeiras (via dispersão) ou falsas (via banco), assumindo que colonizações verdadeiras ocorreriam em manchas próximas a fontes de propágulos no ano anterior e gerariam pequenos tamanhos populacionais, devido ao pequeno número de propágulos colonizadores. O interessante foi que as colonizações a partir do banco de sementes foram mais importantes do que as colonizações via dispersão, mostrando que processos locais podem ter papéis significativos na dinâmica regional, às vezes superando os processos regionais. Dóstal (2005), por outro lado, chegou a conclusões opostas. Avaliando o papel da colonização por sementes do banco em relação à colonização por sementes dispersas de cinco herbáceas anuais, este autor verificou que a colonização via banco de sementes tinha pouca contribuição para a dinâmica regional das populações na medida em que distúrbios para quebrar a dormência destas sementes foram raros no sistema avaliado. Entretanto, ele ressaltou que em diferentes cenários de distúrbio, o papel do banco de sementes do solo na dinâmica regional pode aumentar.

IV. Definição de habitats favoráveis

Por último, uma grande dificuldade em se avaliar e detectar estruturas e dinâmicas metapopulacionais em plantas está relacionada à definição *a priori* de habitats favoráveis. Segundo a teoria clássica de metapopulações, é necessário reconhecer manchas de habitat favoráveis ocupadas ou não. Em metade dos trabalhos revisados por Freckleton & Watkinson (2002) não foi possível definir habitats favoráveis. Em estudos empíricos, esta questão tem sido tratada utilizando-se de experimentos de semeadura (Mildén et al. 2006) e transplante de mudas para que a capacidade

de ocupar um dado habitat fosse acessada, sendo possível assim, definir os habitats favoráveis desocupados. No entanto, em escala regional, este tipo de abordagem experimental impõe sérias dificuldades.

Considerando estes empecilhos ao estudo da dinâmica regional de plantas, muito debate tem havido sobre como criar alternativas para estes problemas. Nesse sentido, tanto novas ferramentas têm sido utilizadas para driblar estas dificuldades, incorporando novas informações, como é o caso da genética de populações, quanto novas abordagens mais realistas têm sido propostas. Este, por exemplo, é o caso das idéias de dinâmica de populações de plantas incorporadas ao debate por Freckleton & Watkinson (2002).

A classificação proposta por Freckleton & Watkinson

Em recente revisão, Freckleton & Watkinson (2002) propuseram um sistema de classificação de dinâmica espacial de plantas fundamentalmente baseado nas importâncias relativas dos processos locais e regionais para a permanência regional das populações. Com isso, estes autores classificaram dinâmicas em escalas local e regional considerando a atuação dos processos locais e regionais em cada uma destas escalas. Entretanto, neste momento, o interesse será restrito no que diz respeito à dinâmica regional. Assim sendo, o que estes autores propuseram foi uma ponderação entre a importância de processos locais, e.g. nascimentos e mortes, e processos regionais, e.g. imigração e emigração, juntamente com medidas da distribuição espacial dos habitats que indicassem a proporção de habitats favoráveis *vs.* desfavoráveis. Como resultado, três tipos de dinâmica regional de plantas foram sugeridas com base nestes critérios (figura 2), são elas:

1. Metapopulação *stricto sensu*

Neste sistema de dinâmica regional já mencionado, os processos em escala regional predominam ditando a permanência da metapopulação. Os processos locais têm importância apenas

na medida em que influenciam a extinção de uma população ou o número de indivíduos que migram para outros locais. Por último, nestes casos, a proporção de habitats favoráveis é muito inferior à de habitats desfavoráveis.

2. Conjunto regional ('Regional ensemble populations')

De acordo com este sistema as populações não estão conectadas e os processos locais dominam na dinâmica regional. Nesse sentido, assemelha-se à metapopulação fora do equilíbrio. Por exemplo, isolamento muito grande dos habitats impede a recolonização. Além disso, assim como na metapopulação, a proporção de habitats favoráveis é inferior à de habitats desfavoráveis também nestes casos. Dentro deste padrão são comuns tipos peculiares conhecidos como 'populações remanescentes' ('remnant populations'), uma forma de conjunto regional na qual a persistência das populações é muito alta, mesmo em períodos de habitat desfavorável, como ocorre em populações com banco de sementes persistente.

3. Populações espacialmente expandidas ('spatially expanded populations')

Esta categoria de dinâmica regional tem origem nas populações onde os processos dinâmicos locais são mais importantes na definição de uma dinâmica regional do que os processos em maior escala. Ou seja, nestes casos, a dinâmica regional é simplesmente uma ampliação da dinâmica local. Além disso, a proporção de habitat favorável supera a de habitat desfavorável.

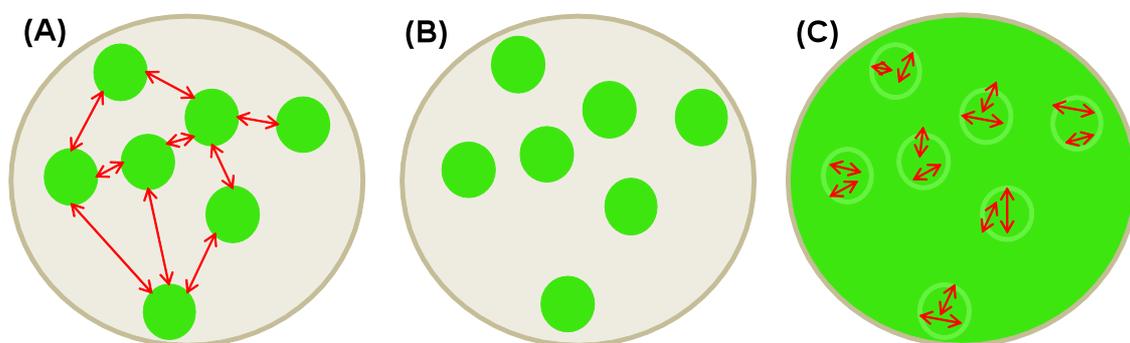


Figura 2. Desenho esquemático dos três tipos de dinâmica regional de plantas classificados por Freckleton & Watkinson (2002): (A) metapopulação *stricto sensu*, (B) conjunto regional e (C)

populações espacialmente expandidas. Círculos pequenos indicam as subpopulações e círculos grandes a população como um todo. Coloração cinza corresponde aos habitats desfavoráveis e coloração verde os favoráveis. Setas em vermelho indicam a dispersão de indivíduos.

Para avaliar a contribuição desta classificação para a ecologia de populações de plantas foi levantada parte significativa dos estudos abordando dinâmica regional de plantas a partir de 2002, data da publicação do referido trabalho. Para tanto, foram consideradas diversas fontes e opções de busca de referências bibliográficas.

No total, 14 artigos científicos contemplando 19 espécies foram encontrados com pelo menos alguma abordagem empírica, ou seja, trabalhos estritamente teóricos e de modelagem foram excluídos (tabela 1). Dos trabalhos restantes, seis utilizaram uma abordagem exclusivamente demográfica, cinco exclusivamente genética, e os três demais optaram por mesclar ambas ou aliar a modelagem das populações com uma ou outra abordagem.

Houve clara distinção entre os parâmetros estimados nas diferentes abordagens. Todos os seis estudos que quantificaram a taxa de extinção eram demográficos e todos os cinco estudos que estimaram a migração eram genéticos (tabela 1). A razão para isso é óbvia considerando-se as dificuldades em se rastrear sementes, principalmente por longas distâncias (Cain et al. 2000), e a impossibilidade de estudar dinâmica pela simples caracterização genética dos indivíduos. Não surpreendentemente, todos os estudos exclusivamente genéticos não corresponderam a avaliações de dinâmica, mas apenas estimaram parâmetros populacionais que auxiliam na compreensão da dinâmica regional das plantas. Isso demonstra o quão complementares são estas duas abordagens para o estudo de populações.

Em relação à definição *a priori* de habitats favoráveis, os trabalhos que conseguiram fazê-lo foram realizados com espécies dependentes de condições muito específicas de estabelecimento. Nesta categoria se incluem espécies de epífitas (Trembley et al. 2006, Winkler et al. 2009),

holoparasitas (Meulebrouk et al. 2007) e herbáceas anuais colonizadoras de montículos formados por formigas (Dóstal 2005). Além destes casos, em uma paisagem fragmentada de matriz agrícola, também foi possível definir o que era favorável *a priori* (Mix et al. 2006). No entanto, excluindo-se os estudos com paisagens fragmentadas, estas situações propensas ao estudo de dinâmica metapopulacional, mesmo com esta abordagem, correspondem a escalas essencialmente locais (Freckleton & Watkinson 2002).

Ainda sobre os trabalhos levantados, foi interessante perceber a larga utilização de modelagem matricial para inferir sobre as taxas de colonização e extinção futuras, especialmente em plantas de ciclos de vida longos. Além disso, análises de elasticidade têm sido muito utilizadas também para acessar as contribuições relativas dos processos demográficos, tanto locais quanto regionais, para a permanência regional das populações (Mildén et al. 2006, Winkler et al. 2009).

Por último, destes 14 estudos, somente metade fizeram menção à classificação proposta por Freckleton & Watkinson (2002). Estes estão descritos abaixo:

Metapopulações stricto sensu

1. Utilizando uma abordagem genética, Pollux et al. (2009), ao estudarem populações da macrófita aquática *Sparganium emersum* no rio Niers, colocaram que a detecção de eventos de dispersão entre as populações é prova contrária de um sistema do tipo ‘conjunto regional’. Além disso, a detecção de eventos de dispersão bidirecional de longas distâncias e a ausência de um padrão de isolamento pela distância vai contra os modelos unidirecional e ‘stepping-stones’ (modelos lineares de metapopulação), nos quais o fluxo é restrito a populações vizinhas. Por último, a forte diferenciação genética entre as populações locais vai contra a idéia de uma única população panmítica espacialmente expandida. Logo, a estrutura regional e os padrões de migração das populações de *S. emersum* no rio Niers estão mais de acordo com o modelo clássico de metapopulação. Neste estudo não houve nenhuma abordagem demográfica na qual os eventos de

extinção e colonização tenham sido avaliados, entretanto, os autores afirmaram que nos cinco anos que estas populações do rio Niers foram estudadas, estes eventos já foram observados. No mais, este modelo linear de metapopulação com fluxo gênico assimétrico e bidirecional, mas que não é restrito às populações vizinhas, é o modelo mais aceito para população de plantas ripárias (Pollux et al. 2009), ou seja, bem adequado à realidade das plantas que vivem nestes ambientes.

2. Também através de uma abordagem genética, Mix et al. (2006) argumentaram que as populações de *Hypochaeris radicata*, uma herbácea de vida curta, se comportam como uma metapopulação. Isso é colocado tendo como base informações da história de vida desta planta e a estrutura espacial do habitat em que ela vive. Este estudo, juntamente com estudos prévios, mostra que *H. radicata* é uma espécie de ciclo de vida curto com alta taxa de *turnover* populacional, dispersão de sementes por longas distâncias, altas taxas de fluxo gênico e sem bancos de sementes. Além disso, esta espécie ocorre nos habitats discretos formados por paisagens fragmentadas de matriz agrícola, entre os quais a migração é comum. Logo, Mix et al. (2006) acreditam que seja possível dizer que as populações de *Hypochaeris radicata* se comportam como uma metapopulação.

Conjuntos regionais

1. Meulebrouk et al. (2007), embora tenham classificado a holoparasita *Cuscuta epithimum* nesta categoria de dinâmica regional, não fizeram nenhuma avaliação da dinâmica propriamente dita. Muito menos da dinâmica regional, uma vez que os fatores analisados e os parâmetros estimados eram essencialmente locais. Esta classificação se baseou exclusivamente na presença de um banco de sementes, que se especulou ser o causador de dinâmicas do tipo população remanescente, um tipo particular de ‘conjunto regional’.

2. Em estudo desenvolvido por Volis et al. (2005), a migração e o fluxo gênico da herbácea perene, *Gentiana pneumonanthe*, foram assumidos como baixos de acordo com a síndrome barocórica desta espécie. Com o uso da modelagem foi possível estimar a extinção destas

populações, mas sem dados empíricos. No entanto, dados anteriores sugerem uma alta persistência das populações de *G. pneumonanthe*, mesmo em tamanho reduzido. Com base nestes dados, persistência alta e baixas chances de colonização depois de extinta, os autores julgaram que a dinâmica regional destas populações seria do tipo ‘conjunto regional’, onde os fatores locais superam os regionais na determinação da dinâmica.

Populações espacialmente expandidas

1. A influência do banco de sementes na dinâmica regional de populações de *Helianthus annuus* foi examinada em estudo realizado por Alexander et al. (2009). A abordagem foi demográfica, de modo que colonizações e extinções eram acessadas por intervalo de tempo em cada local. Os locais favoráveis foram definidos como beira de estradas abertas e, portanto, eram contínuos. Porém, na realização das amostragens estas faixas foram subdivididas arbitrariamente em trechos de 80m nos quais a dinâmica de colonizações e extinções foi avaliada. Ao separarem as colonizações via dispersão das colonizações via banco de sementes, os autores chegaram à conclusão de que, por ser maior a contribuição dos bancos de sementes, os processos locais estariam dominando sobre os regionais (e.g. dispersão). Logo, optaram por classificar a dinâmica populacional desta espécie como sendo do tipo espacialmente expandida.

2. Estudando duas espécies de orquídea, Winkler et al. (2009) fizeram uma abordagem demográfica com modelagem posterior para prever o comportamento do conjunto de subpopulações. Eles obtiveram dados empíricos para a dinâmica local de cada árvore (forófito) contendo diversos indivíduos de orquídeas. Os forófitos foram tidos como habitats favoráveis ocupados, correspondendo às subpopulações. A dispersão entre os forófitos não foi estimada diretamente, mas sim a partir de um modelo para sementes de orquídeas (baseado em características da semente e da altura das plantas), sendo esta informação posteriormente incorporada no modelo de dinâmica metapopulacional. A partir deste foi possível prever as extinções, que não tinham sido

estimadas empiricamente. As recolonizações, por outro lado, não puderam ser previstas com o modelo. Ao final, Winkler et al. (2009) verificaram que a sobrevivência e o crescimento das populações locais foram mais importantes para a persistência regional da população do que a dispersão, sugerindo que os processos locais superaram os regionais. Sendo assim, considerando que todos os indivíduos arbóreos pareciam habitats favoráveis ao estabelecimento destas epífitas, assumindo-os como contínuos, os autores classificaram a dinâmica destas populações como sendo do tipo 'espacialmente expandida'. No entanto, eles afirmaram que caso exista uma especificidade por certas características do forófito, seria possível que a quantidade de habitats favoráveis fosse menor, levando a uma dinâmica do tipo 'conjunto regional'.

Conclusões

No que se refere à primeira pergunta desta monografia, pelos trabalhos avaliados, não foi possível considerar um sistema de populações como uma metapopulação *stricto sensu* na maioria deles, ainda que alguns autores assim tenham definido. Em boa parte isso se deve ao fato de que nenhum dos trabalhos conseguiu avaliar todos os parâmetros necessários para julgar uma metapopulação (tabela1), considerando as condições citadas para tal. Enquanto estudos demográficos não conseguiram estimar eventos de migração, estudos exclusivamente genéticos não ofereceram avaliações da dinâmica apropriadamente. No entanto, além das dificuldades em estimar estes parâmetros, as peculiaridades de organismos como as plantas por si só já impossibilitam que uma metapopulação, em sua forma mais restrita, seja encontrada de forma abundante na natureza. Entretanto, é provável que metapopulações no sentido clássico sejam limitadas a um conjunto muito restrito de espécies, aquelas cujo ciclo de vida é curto e que vivem em habitats efêmeros e discretos.

Nesse sentido, a expansão do conceito de metapopulação para as novas abordagens criadas a partir do modelo de Levins (1969) parece ser fundamental, além de bem aceita por suas suas contribuições. Tanto a incorporação de arranjos espaciais mais realistas dos habitats quanto a

consideração de aspectos mais representativos do ciclo de vida das plantas nos oferecem novas e boas perspectivas para o estudo da dinâmica regional de plantas. Com isso, a classificação proposta por Freckleton & Watkinson (2002), mesmo que pouco testada até o presente momento, acrescenta novas idéias ao debate atual sobre o estudo de dinâmica regional de plantas e seus desafios.

No que se refere à última questão proposta nesta monografia, se a caracterização genética das populações pode nos auxiliar na descrição da estrutura regional das plantas, é possível afirmar que sim. Absolutamente todos os trabalhos que estimaram a migração (Tero et al. 2003, DeWoody et al. 2004, Angeloane et al. 2006, Mix et al. 2006, Pollux et al. 2009) o fizeram utilizando a genética como ferramenta. Logo, a genética de populações, ao estimar parâmetros populacionais que auxiliam na compreensão da dinâmica regional das plantas, complementa os estudos de demografia no sentido do entendimento dos processos dinâmicos que regem a permanência das populações em amplas escalas.

Referências Bibliográficas

ALEXANDER, H. M., PILSON, D., MOODY-WEIS, J. & SLADE, N. A. 2009. Geographic variation in dynamics of an annual plant with a seed bank. *Journal of Ecology* 97:1390-1400.

ANGELOANE, S., HILFIKER, K., HOLDEREGGER, R., BERGAMINI, A. & HOEBEE, S. E. 2007. Regional population dynamics define the local genetic structure in *Sorbus torminalis*. *Molecular Ecology* 16:1291–1301.

CAIN, M. L., MILLIGAN, B. G. & STRAND, A. E. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87: 1217-1227.

DEWOODY, J., NASON, J. D. & SMITH, M. 2004. Inferring demographic processes from the genetic structure of a metapopulation of *Boltonia decurrens* (Asteraceae). *Conservation Genetics* 5:603–617.

- DÓSTAL, J. 2005. Is the population turnover of patchy-distributed annuals determined by dormancy dynamics or dispersal processes? *Ecography* 28:745-756.
- ERIKSSON, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77:248-258.
- FRECKLETON, R. P. & WATKINSON, A. R. 2002. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology* 90:419–434.
- HANSKI, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41-49.
- HANSKI, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York.
- HANSKI, I. & GILPIN, M. E. 1991. *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic press, New York.
- HANSKI, I. & GILPIN, M. E. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. Academic press, San Diego.
- HARISSON, S. & TAYLOR, A. D. 1997. Empirical evidence for metapopulation dynamics. *In*: HANSKI, I. & GILPIN, M. E., eds. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution* Academic press, San Diego, p 27-42.
- HARPER, J. L. 1977. *Population biology of plants*. London; New York: Academic press.
- HONNAY, O., JACQUEMYN H., LOOY, K. V., VANDEPITTE, K. & BREYNE, P. 2009. Temporal and spatial genetic variation in a metapopulation of the annual *Erysimum cheiranthoides* on stony river banks. *Journal of Ecology* 97:131–141.
- HUSBAND, B. C. & BARRETT, S. C. H. 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology* 84:461-469.
- JAKALENIEMI, A., TUOMI, J., SIIKAMÄKI, P. & KILPIÄ, A. 2005 Colonization-extinction and patch dynamics of the perennial riparian plant, *Silene tatarica*. *Journal of Ecology* 93: 670–680.

- JAKALENIEMI, A., SIIKAMÄKI, P., KILPIÄ, A. & TUOMI, J. 2009. Regional persistence of an endemic plant, *Erigeron acer* subsp. *decoloratus*, in disturbed riparian habitats. *Oecologia* 159:505–513.
- LEVIN, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73:1943-1967.
- LEVINS, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- MEULEBROUK, K., AMELOOT, E., VERHEYEN, K. & HERMY, M. 2007. Local and regional factors affecting the distribution of the endangered holoparasite *Cuscuta epithymum* in heathlands, *Biological Conservation* 140:8-18.
- MILDÉN, M., MUNZBERGOVA, Z., HERBEN, T. & EHRLÉN, T. 2006. Metapopulation dynamics of a perennial plant, *Succisa pratensis*, in an agricultural landscape. *Ecological Modelling*, 199:464–475.
- MIX, C., ARENS, P. F. P., RENGELINK, R., SMULDERS, M. J. M., VAN GROENENDAEL, J. M. & OUBORG, N. J. 2006. Regional gene flow and population structure of the wind-dispersed plant species *Hypochaeris radicata* (Asteraceae) in an agricultural landscape. *Molecular Ecology* 15:1749–1758.
- OBBARD, D. J., HARRIS, S. A. & PANNEL, J. R. 2006. Sexual Systems and Population Genetic Structure in an Annual Plant: Testing the Metapopulation Model. *The American Naturalist* 167:354-366.
- OUBORG, N. J. & ERIKSSON, O. 2004. Toward a metapopulation concept for plants. *In*: HANSKI, I., GAGGIOTTI, O.E., eds. *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. London,UK: Elsevier Academic press, 447-470.
- PERRY, J. N. & GONZALEZ-ANDUJAR, J. L. 1993. Dispersal in a metapopulation neighbourhood model of an annual plant with a seed bank. *Journal of Ecology* 81:453-463.

POLLUX, B. J. A., LUTEIJN A., VAN GROENENDAEL J. M. & OUBORG N. J. 2009. Gene flow and genetic structure of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in a linear unidirectional river. *Freshwater Biology* 54:64–76.

TERO, N., ASPI, J., SIIKAMÄKI, J. & TUOMI, J. 2003. Genetic structure and gene flow in a metapopulation of an endangered plant species, *Silene tatarica*. *Molecular Ecology* 12:2073–2085.

TREMBLEY, R. L., MELÉNDEZ-ACKERMAN, E. & KAPAN, D. 2006. Do epiphytic orchids behave as metapopulations? Evidence from colonization, extinction rates and asynchronous population dynamics. *Biological Conservation* 129: 70 –81.

VOLIS, S., BOHRER, G., OOSTERMEIJER, G. & VAN TIENDEREN, P. 2005. Regional consequences of local population demography and genetics in relation to habitat management in *Gentiana pneumonanthe*. *Conservation Biology* 19:357–367.

WINKLER, M., HÜLBER, K. & HIETZET P. 2009. Population dynamics of epiphytic orchids in a metapopulation context. *Annals of Botany* 104: 995–1004.