

Processos por trás da estrutura espacial

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

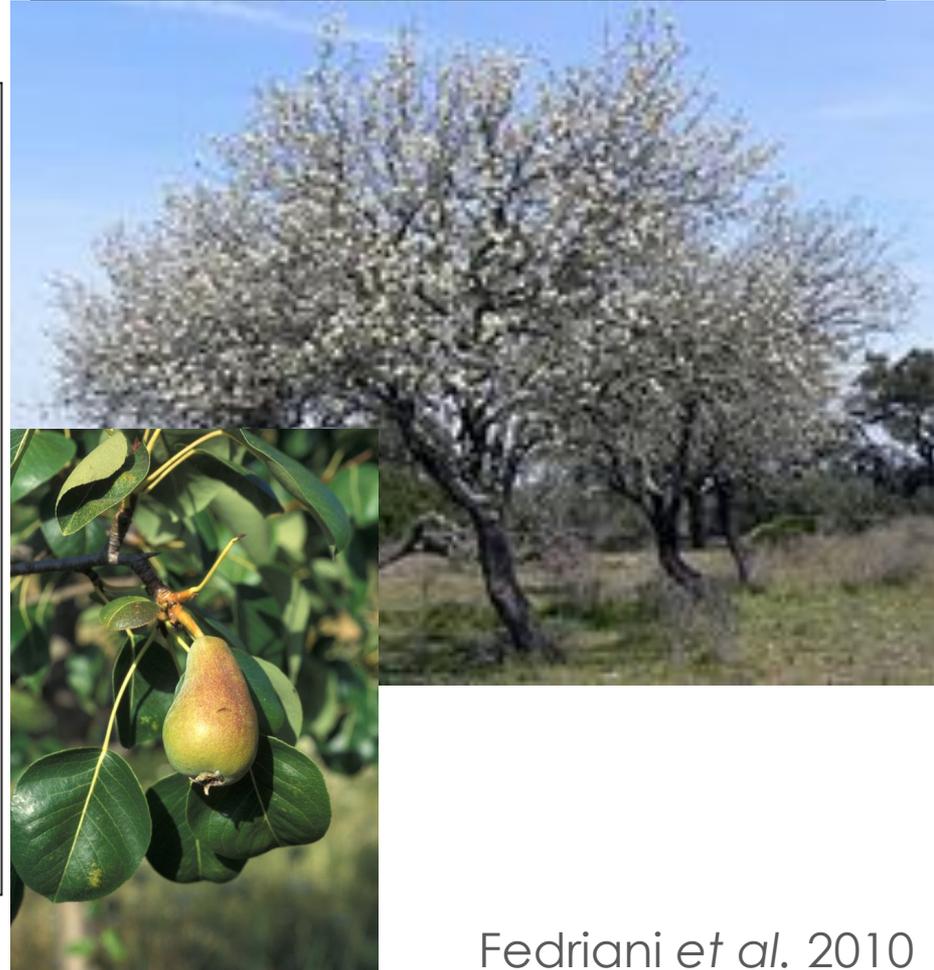
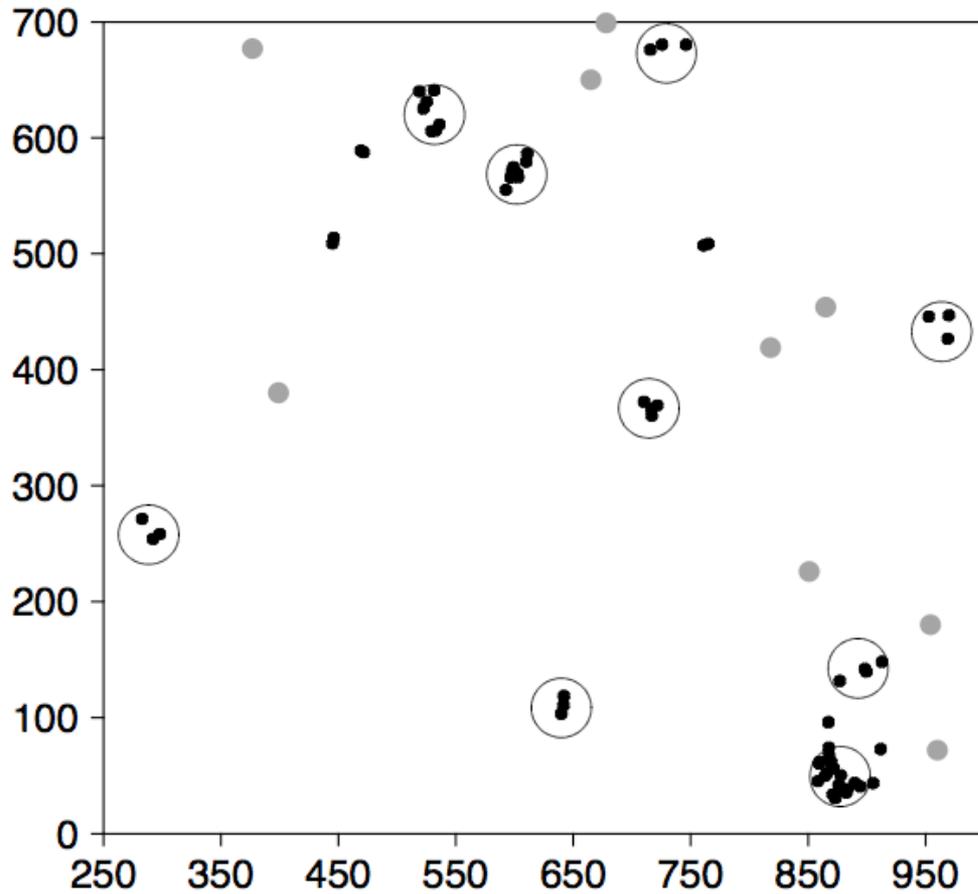
E-mail: valeriafm@gmail.com

Distância de dispersão

- Maior distância de dispersão resulta em menor agregação do que dispersão local.
- Florestas tropicais da África do Sul e de Madagascar: padrão regular (presença de muitas aves frugívoras) x padrão agregado (fauna depauperada de aves frugívoras) de populações de espécies congêneras (Bleher & Böhning-Gaese 2001).
- Espécie mamalocórica do Mediterrâneo: comportamento de três espécies de mamíferos contribui de forma distinta para a estrutura espacial da população (Fedriani *et al.* 2010).

Distância de dispersão

(B) *P. bourgaeana*



Fedriani *et al.* 2010

(B) The spatial pattern of adult *P. bourgaeana*, isolated trees (gray circles), and a visual reconstruction of the clusters (circles). The trees outside the clusters are isolated trees.

Distância de dispersão

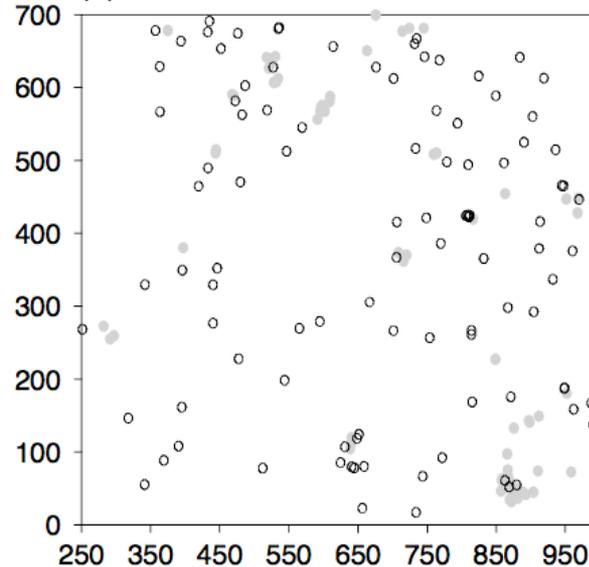
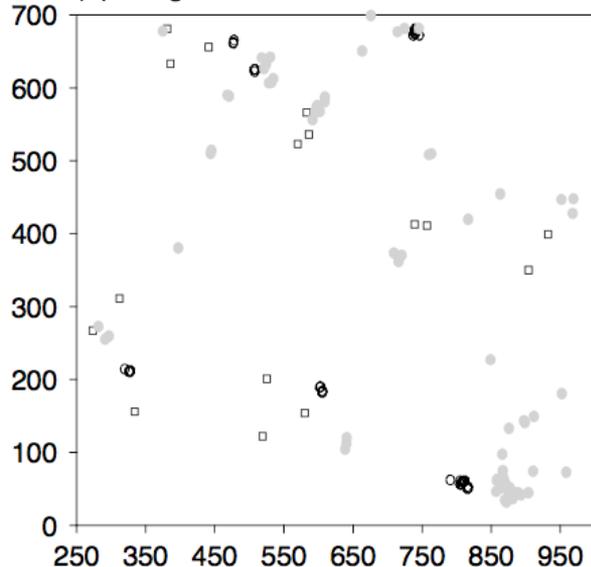


■ Agregação < 10 m e deposição longe da planta parental: criação de novos agrupamentos.

■ Agregação em maiores escalas e deposição perto da planta parental: manutenção e aumento dos agrupamentos.

(A) Badger

(B) Wild boar



Fedriani *et al.* 2010

Figure 2. Analysis of feces and its relationship of *P. bourgaeana*. (A–C): the pattern of feces (open disks) and *P. bourgaeana* (grey disks). Note that, for badgers, we show isolated feces (those with no neighbors within 15 m) as open squares.

Distância de dispersão

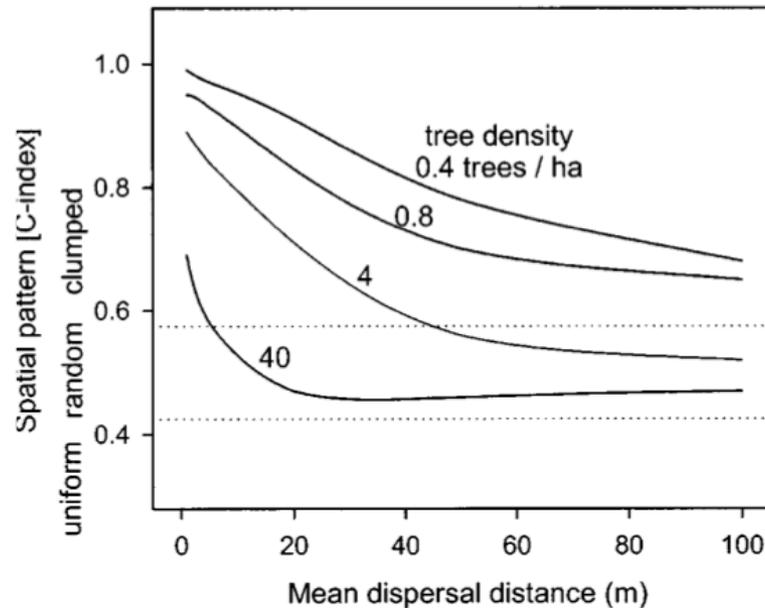


Fig. 5. Spatial pattern of tree populations (mean C-index) after 300 simulated years as a function of dispersal distance at four different tree population densities. Smoothed curves produced through cubic spline interpolation (SigmaPlot 1997). Breeding system: dioecious, initial spatial pattern: random, 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

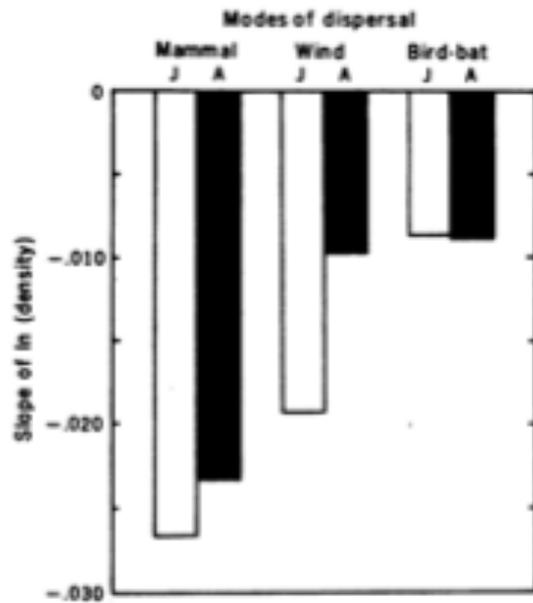


Fig. 5. Relation between the mode of seed dispersal and the steepness of the slope with which the natural log of the density (numbers per square meter) in adult (A) and juveniles (J) decreases with distance (meters) from the average adult in the population, showing the steeper slopes found in the heavier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

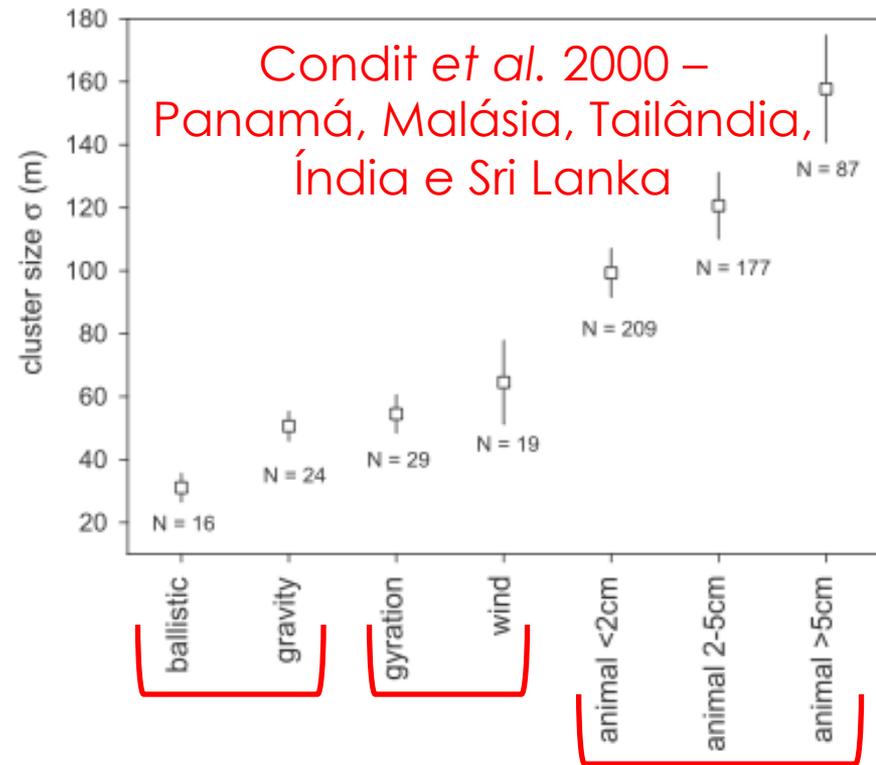


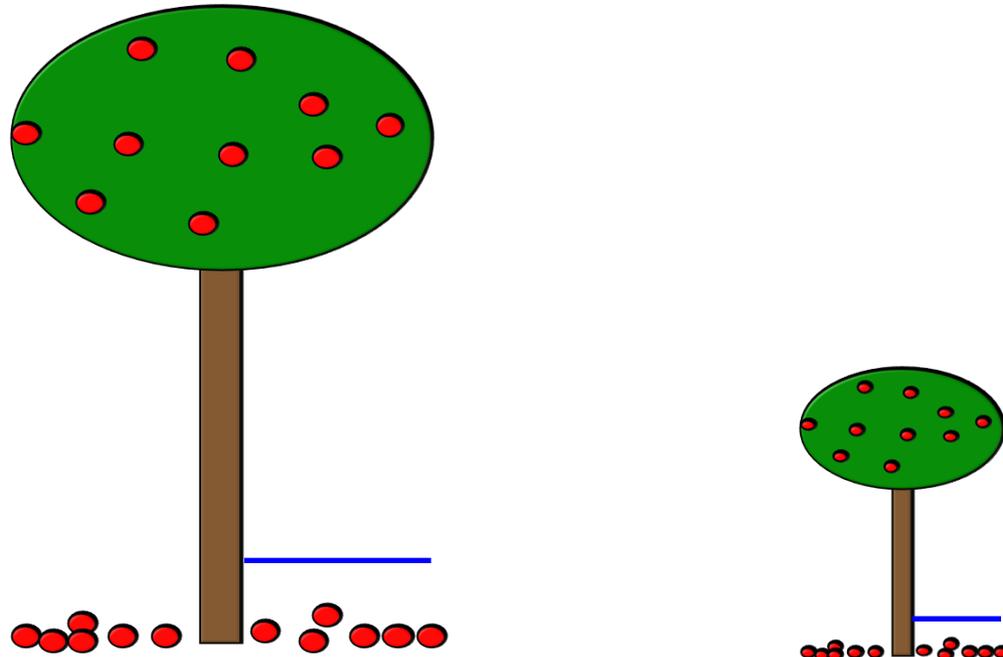
Figure 2. The Relationship between Dispersal Syndrome and Spatial Aggregation for 561 Tree Species at Pasoh, Malaysia

The figure shows the mean \pm 1 standard error of the spatial cluster size (σ) 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

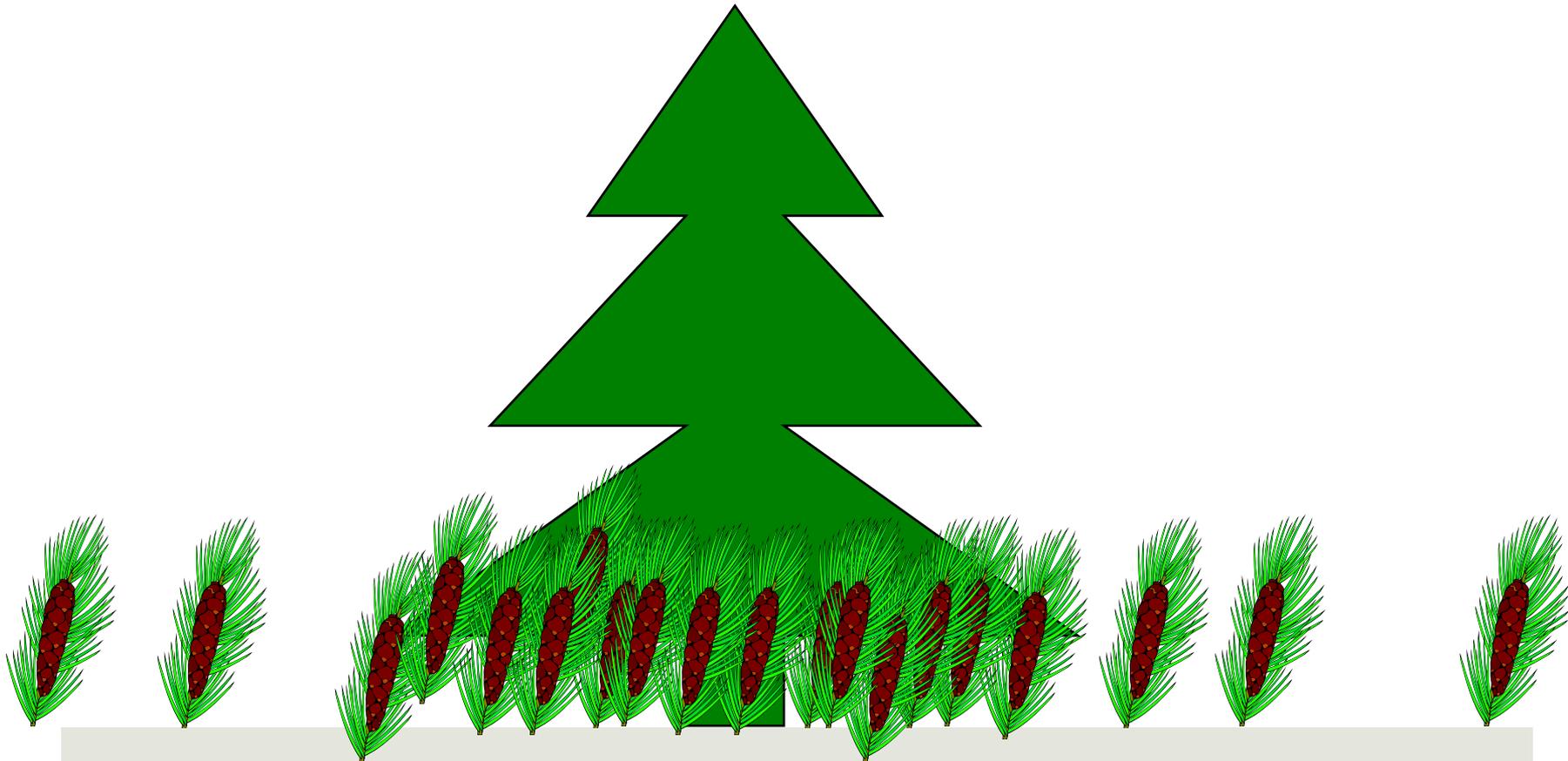
- Espécies mais altas apresentam adaptações para dispersão a longa distância através de agentes dispersores: mecanismo de escape da alta mortalidade embaixo das amplas copas das plantas parentais.
- Altura da espécie funciona como melhor preditor de distância de dispersão do que a massa da semente (Thomson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

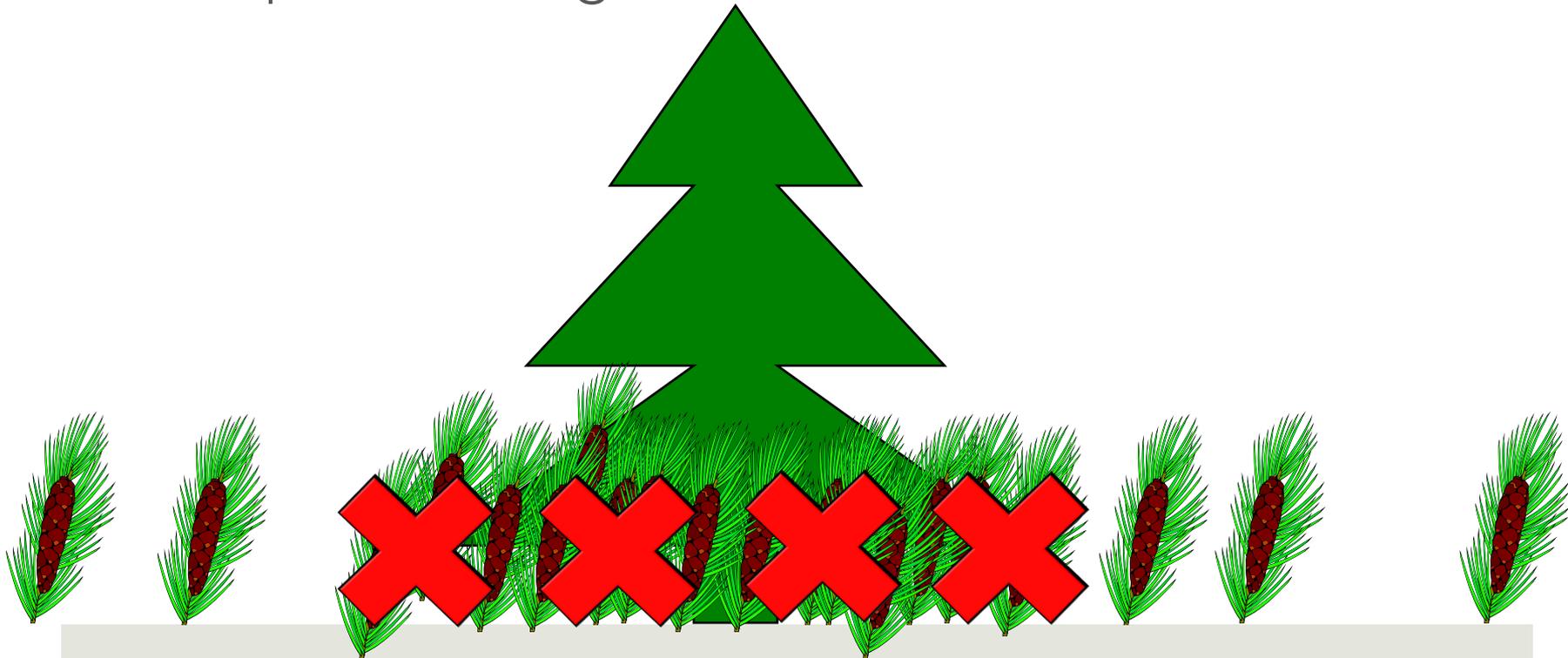
Modelos Janzen-Connell e de recrutamento de Hubbell

- Dispersão é local.

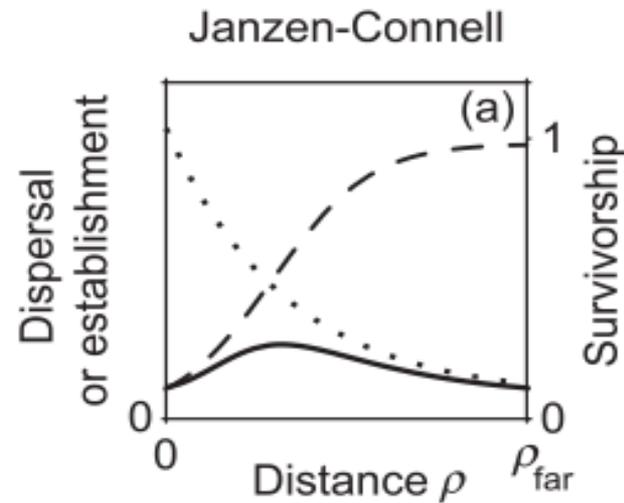


Modelos Janzen-Connell e de recrutamento de Hubbell

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



Modelo Janzen-Connell



Dispersal

Survivorship - - -

Establishment ———

Nathan & Casagrandi 2004

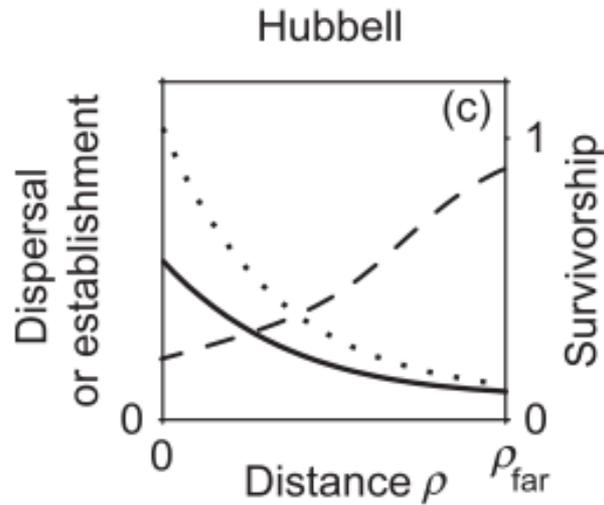
Modelo Janzen-Connell

- 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 (*negative density dependence* – NDD).
- Mortalidade é maior em áreas com alta densidade de coespecíficos: ataque de inimigos naturais espécie-específicos (modelo Janzen-Connell) e competição intraespecífica.
- Espécies abundantes limitam-se mais fortemente do que são limitadas por outras espécies: mecanismo estabilizador (Chesson 2000).
- Espécies raras ganham vantagem no recrutamento: tendência compensatória da comunidade (*community compensatory trend* – CCT; Connell *et al.* 1984).

Modelo de recrutamento de Hubbell



Dispersal

Survivorship - - -

Establishment ———

Modelo de recrutamento de Hubbell

- Estádios ontogenéticos subsequentes são espacialmente associados.
- O grau de agregação mantém-se constante ou aumenta ao longo da ontogenia.
- 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).
- Comunidade local é composta por espécies que chegam por eventos aleatórios de imigração a partir do *pool* regional.
- Quando um indivíduo morre, ele é substituído por outro: dispersão determina a composição e a localização dos indivíduos na comunidade.
- Todos os indivíduos de todas as espécies do mesmo nível trófico são ecologicamente equivalentes.
- Substituição estocástica de espécies é suficiente para gerar alta riqueza.

Teoria neutra

TABLE 1. Summary of different mechanisms and hypotheses on patterns in the placement of species with regard to their biotic neighborhoods.

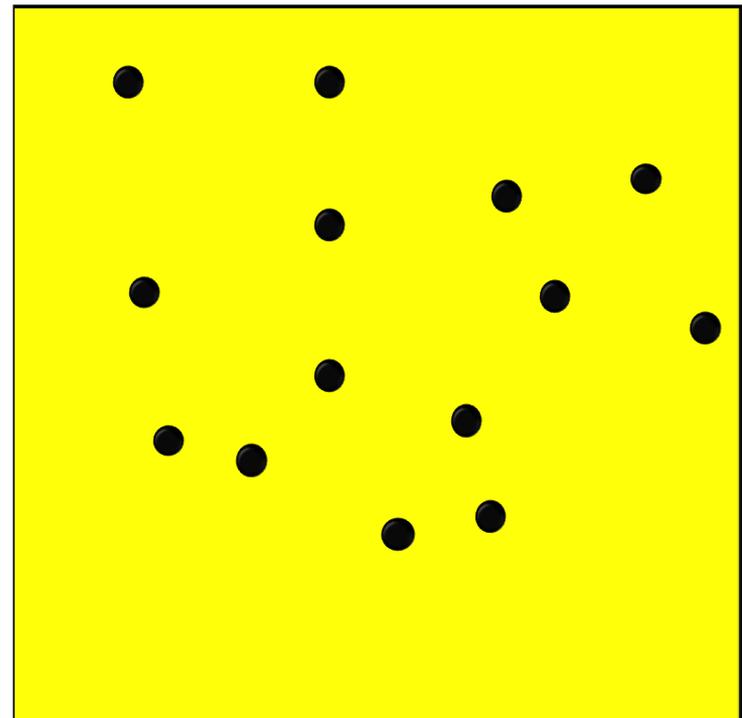
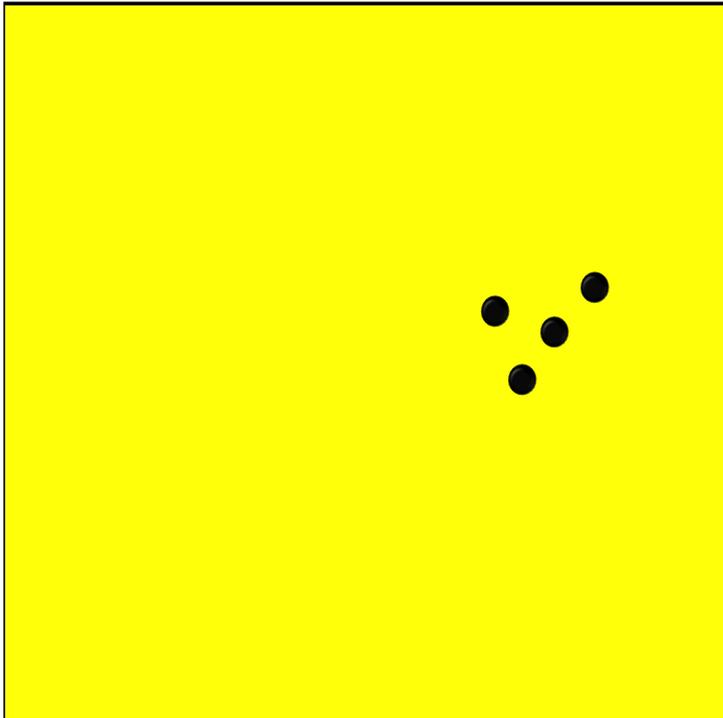
Name	Mechanisms	Expectation	References
B) Mechanisms generating independent placement of species with regard to their biotic neighborhood			
Neutral theory	All species are functionally equivalent and stochastic births, deaths, and dispersal limitation drive community dynamics.	Species are placed independently with regard to their biotic neighborhood.	Hubbell (2001) Wang <i>et al.</i> 2016

Número de fontes de sementes

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

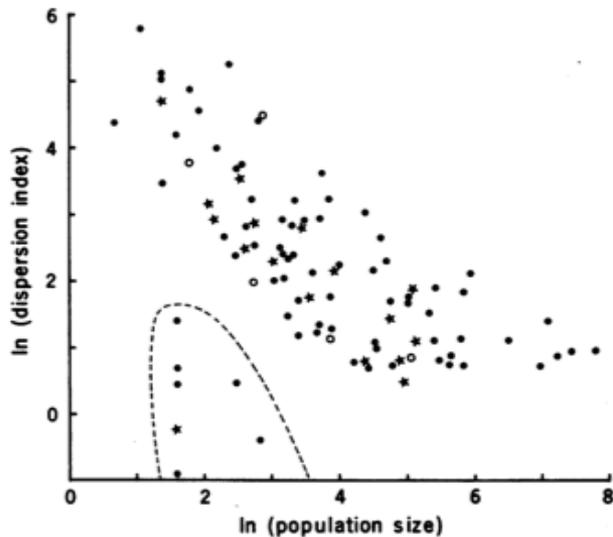
Densidade populacional

- 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

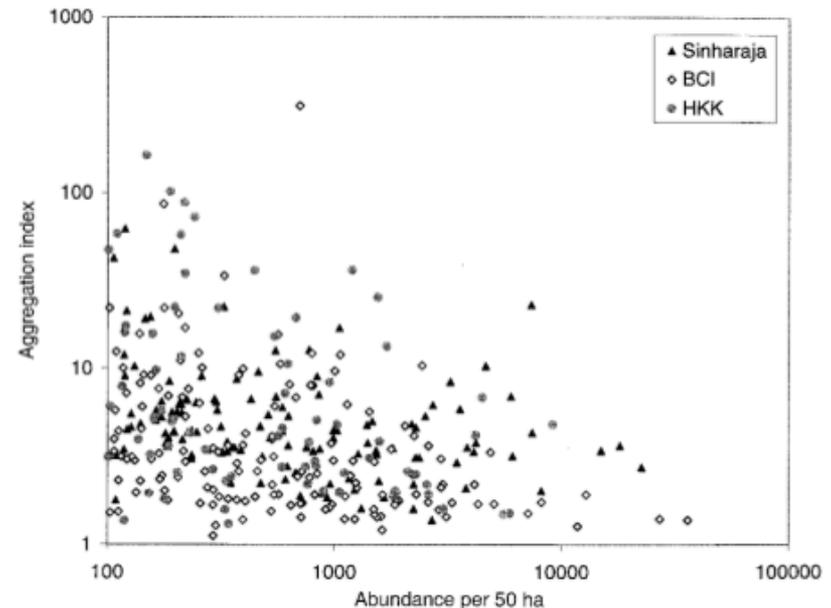


Fig. 2. Aggregation index (Ω_{0-10} , the relative density of conspecifics within 10 m of focal trees) for all species with ≥ 100 individuals at three plots, as a function of the abundance of each species, on a log-log scale.

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

Densidade populacional

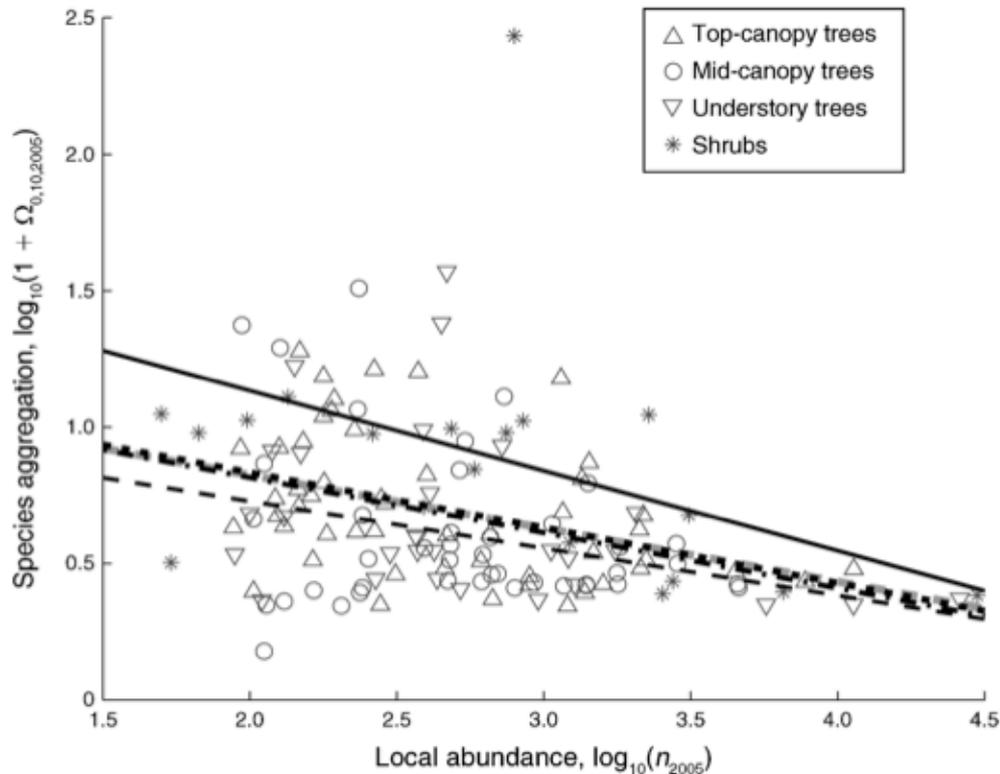


FIG. 2. There is a strong correlation between local abundance $\log_{10}(n_{2005})$ and aggregation of species $\log_{10}(1 + \Omega_{0,10,2005})$. The black lines show the best linear fit for the species of the four different growth types (solid for shrubs, dashed-dotted for understory trees, dashed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

Densidade populacional

- Flügge *et al.* (2012) investigaram a relação entre dinâmica populacional e agregação:
 - Duas populações de mesmo tamanho.
 - Uma está crescendo: era menor no passado, logo apresenta maior agregação.
 - Uma está diminuindo: era maior no passado, logo apresenta menor agregação.
 - Relação apoiada por simulações e dados de BCI.

Sistema sexual

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

Dioecious

$[\text{♀}] + [\text{♂}]$

Monoecious

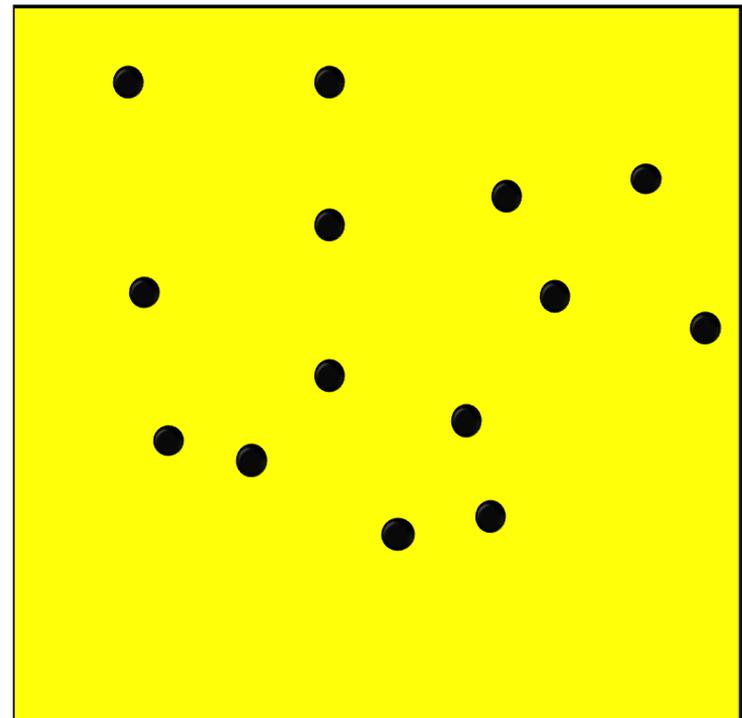
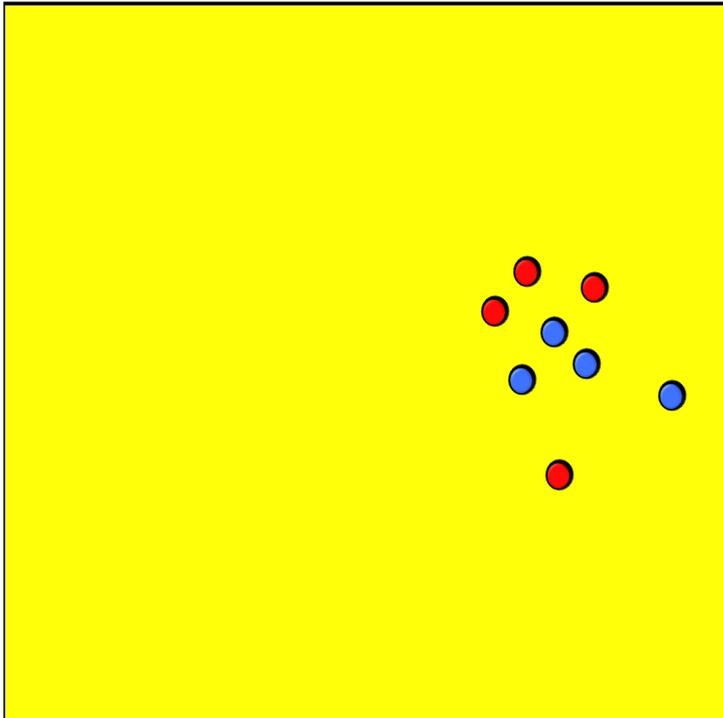
$[\text{♀} + \text{♂}]$

Homoecious

$[\text{♀}]$

Sistema sexual

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



Sistema sexual

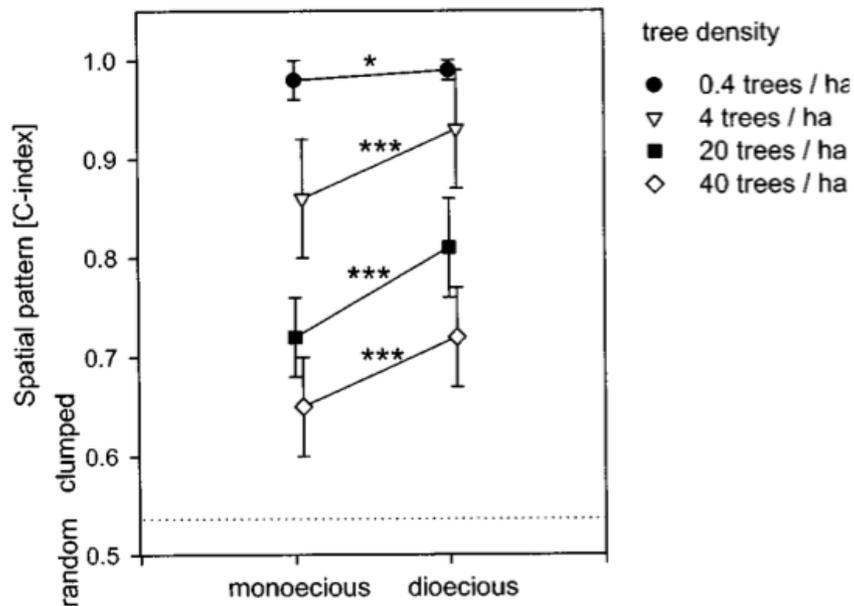
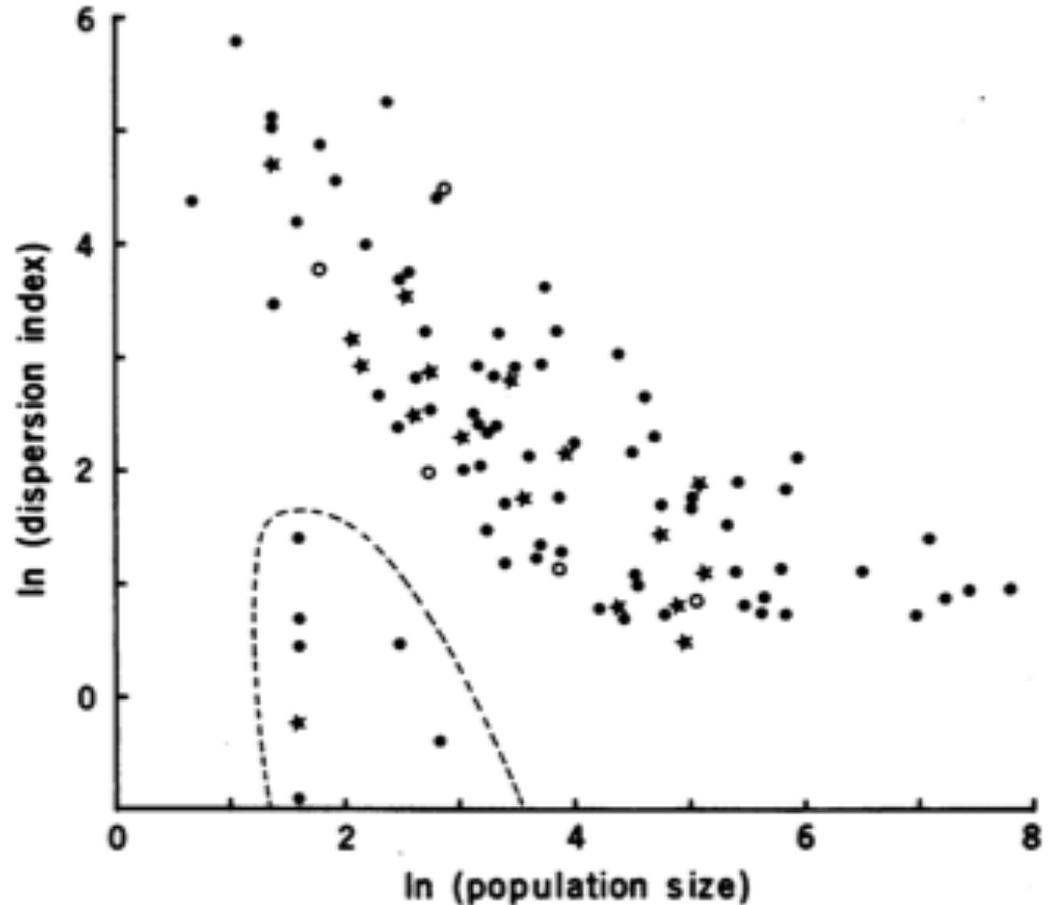


Fig. 3. Spatial pattern of tree populations measured as C-index (mean \pm SD) after 300 simulated years for monoecious and dioecious tree populations at four different tree densities. Initial spatial pattern: random, dispersal distance: 20 m, distribution of dispersal distances: negative exponential. 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.



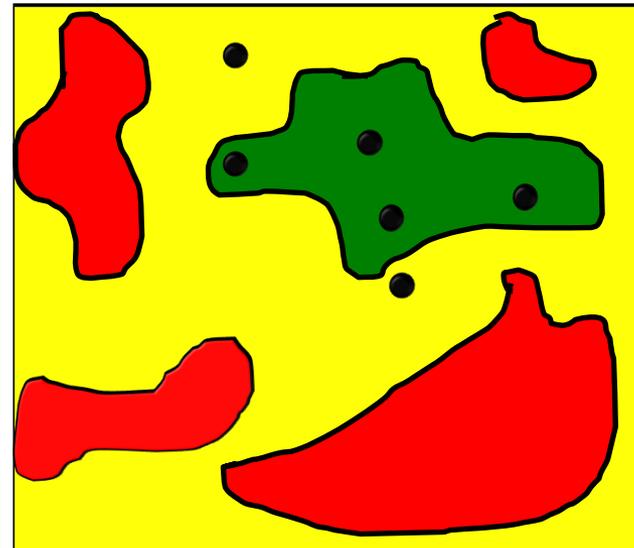
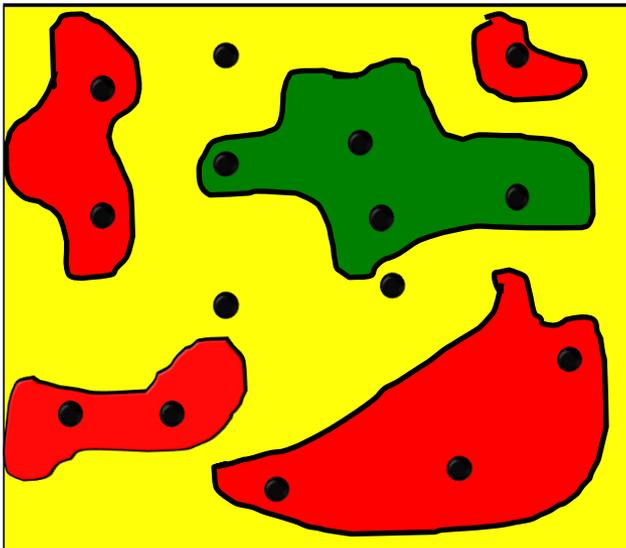
Densidade da madeira

- 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

- Filtragem ambiental:
 - Tipo de solo (textura, nutrientes).
 - Topografia.
 - Água.
 - Luz.

**Maior agregação,
dissociação
espacial e relação
positiva com
variáveis**



Filtragem ambiental

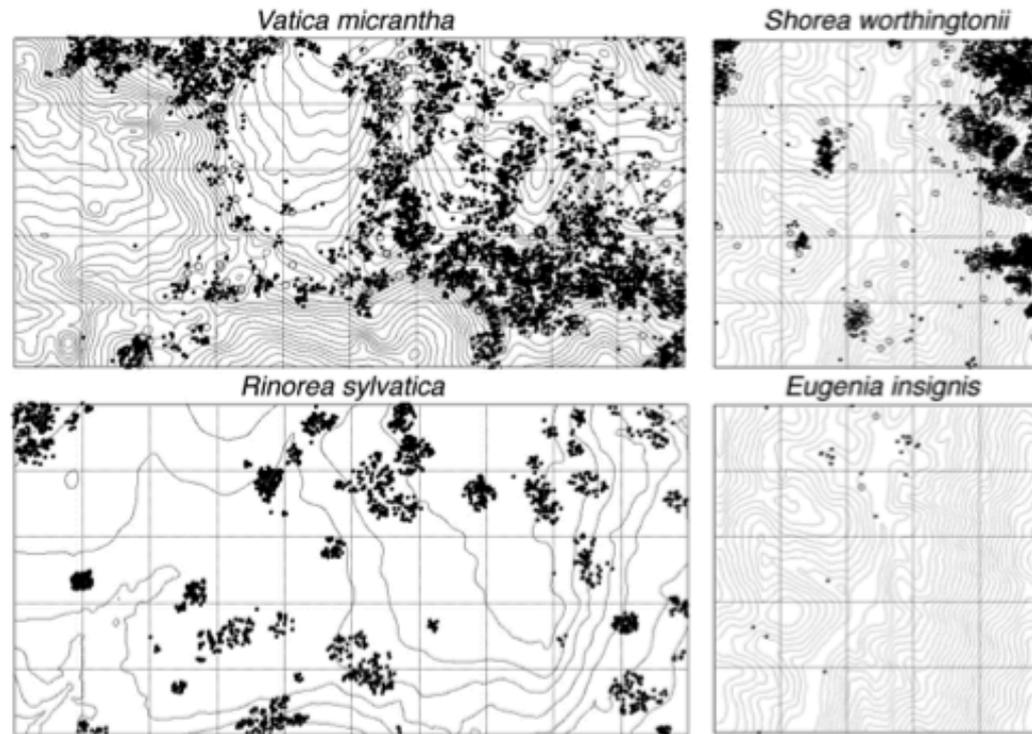


Fig. 3. Distribution maps for species also used in Fig. 1. Small circles, trees of 1 to 9.9 cm diameter; open circles, trees of ≥ 10 cm diameter. Grid squares = 1 ha. *Vatica* clumps follow ridges at Lambir. *Rinorea* clumps at BCI do not correlate with any known canopy, topographic, or soil feature, 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.

Filtragem ambiental

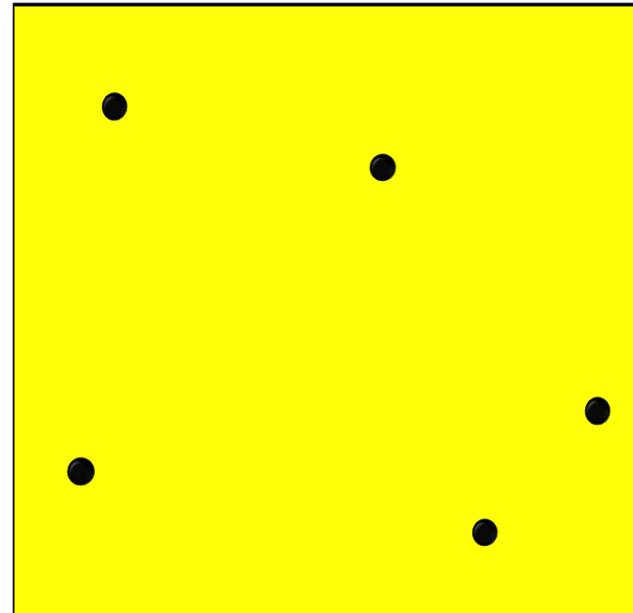
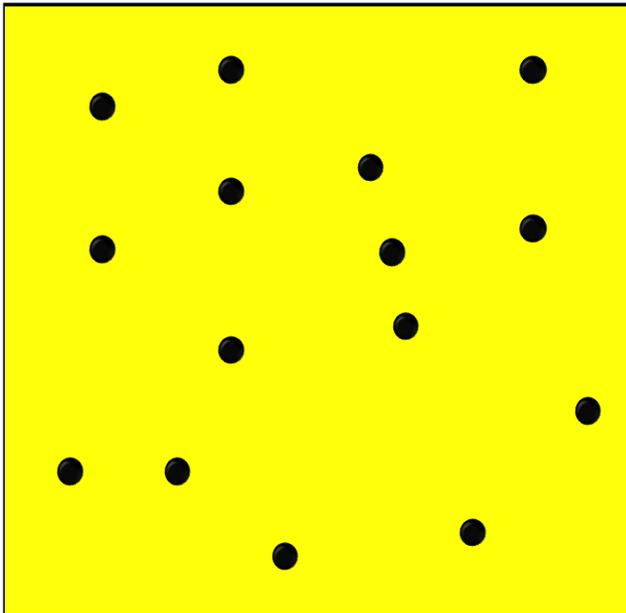
- Teoria de coexistência, baseada em processos de nicho.
- Ambiente seleciona espécies: convergência funcional.
- A alta riqueza é explicada pela heterogeneidade ambiental.

Processos pós-dispersão

Interações entre vizinhos:

- Transferência de inimigos naturais.
- Competição.
- Dependência de densidade.

Menor agregação
e relação negativa
com densidade



Interações entre vizinhos

- Implicações para uma das principais teorias de coexistência de espécies: teoria de nicho (ou teoria de coexistência).
 - Pode levar em conta limites de tolerância + demanda por recursos ou somente demanda por recursos.
- Espécies com nicho semelhante usam os mesmos recursos: a mais forte exclui a mais fraca da vizinhança.
- Divergência funcional e/ou maior distância filogenética entre vizinhos.

Processos pós-dispersão

TABLE 1. Summary of different mechanisms and hypotheses on patterns in the placement of species with regard to their biotic neighborhoods.

Name	Mechanisms	Expectation	References
A) Mechanisms generating nonrandom patterns in placement of species with regard to their biotic neighborhood			
Coexistence theory	Deterministic effects of habitat filtering and species interactions lead to local exclusion of species if stabilizing niche differences are smaller than is needed to overcome relative performance differences.	Species are either surrounded locally by ecologically more similar or more dissimilar species.	Chesson (2000), HilleRisLambers et al. (2012)
B) Mechanisms generating independent placement of species with regard to their biotic neighborhood			
Opposing influences of multiple mechanisms	Particular combinations of ecological processes may erase each other's signature.	Positive and negative interactions with neighbors equilibrate and species appears to be placed independently with regard to their biotic neighborhood.	Kraft and Ackerly (2010), PUNCHI-Manage et al. (2015)

Wang et al. 2016

Competição interespecífica

- Se espécies competem e a mais forte exclui a mais fraca, como pode haver tantas espécies coexistindo em comunidades megadiversas?
- Diluição estocástica: a identidade dos vizinhos é imprevisível.

TABLE 1. Summary of different mechanisms and hypotheses on patterns in the placement of species with regard to their biotic neighborhoods.

Name	Mechanisms	Expectation	References
B) Mechanisms generating independent placement of species with regard to their biotic neighborhood			
Dilution hypothesis	Large variability among the biotic neighborhoods of individuals of a given species does not allow for directed responses of the species with respect to their biotic neighborhood.	The proportion of species that are placed independently with regard to their biotic neighborhood increases with species richness.	Wiegand et al. (2007b, 2012), Volkov et al. (2009), McGill (2010)

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?