

A photograph of a dense, green forest covering a mountain range. The foreground shows various types of vegetation, including some plants with yellow flowers. The background features rolling hills and mountains under a clear sky.

Comunidades de plantas

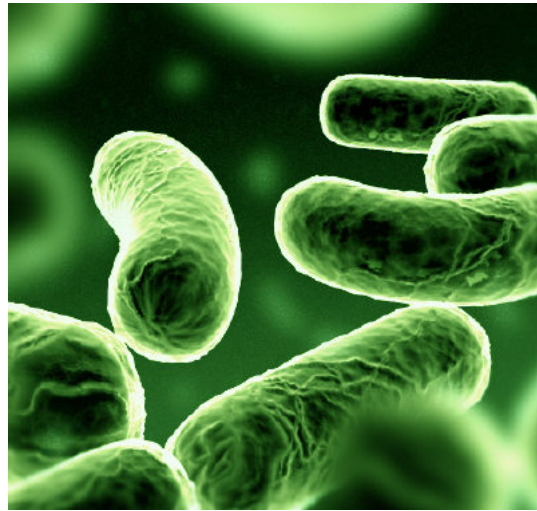
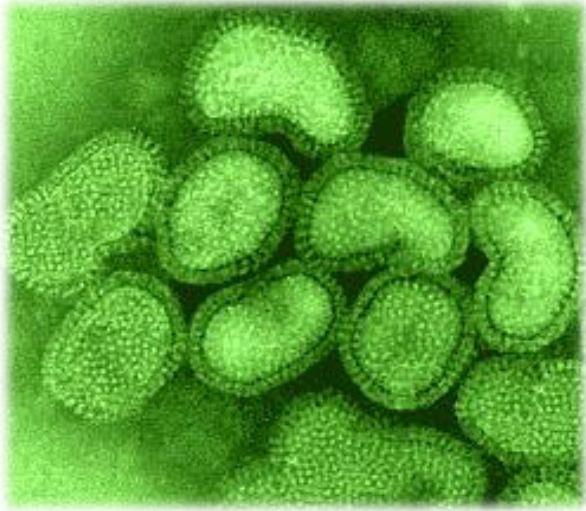
Valéria Forni Martins

Conteúdo

- O que é uma comunidade vegetal?
- Estrutura de comunidades vegetais: fitossociologia.
- Modelos de riqueza de espécies: teoria de nicho, teoria neutra e a reconciliação.

Definição de comunidades

- “Comunidade é o **conjunto de espécies** que habitam uma **mesma área** em um dado momento” (Begon *et al.* 2006).
- “Comunidade é um grupo de populações que coexistem no espaço e no tempo e **interagem** umas com as outras **direta ou indiretamente**” (Gurevitch *et al.* 2009).

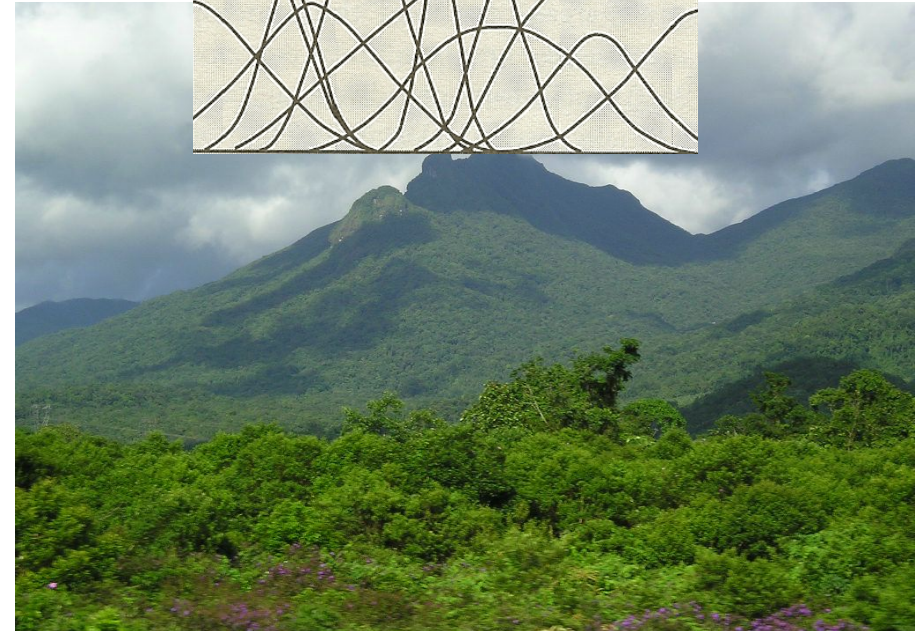
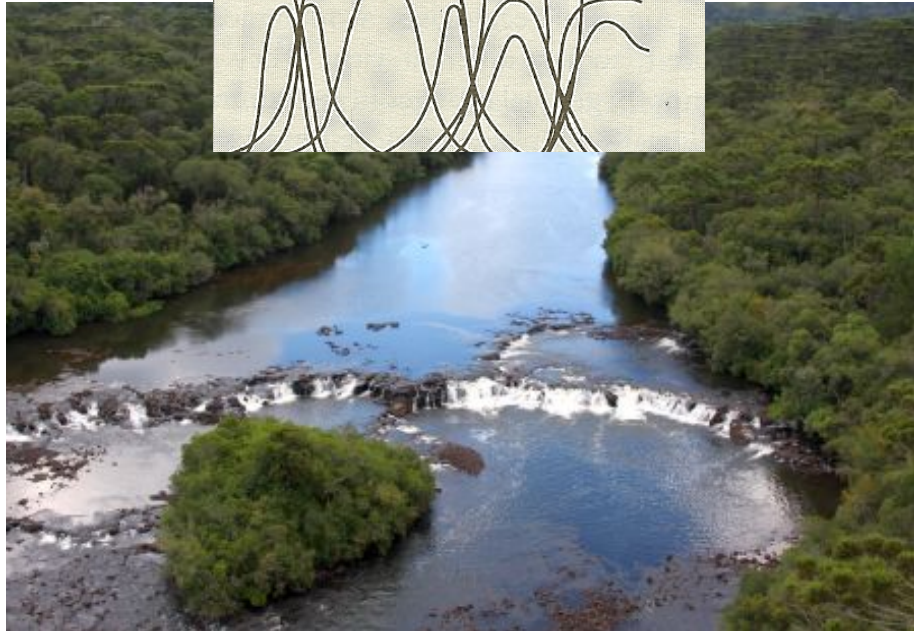
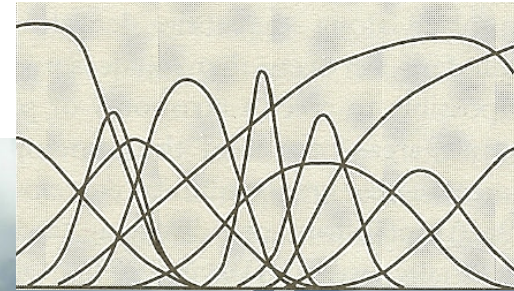
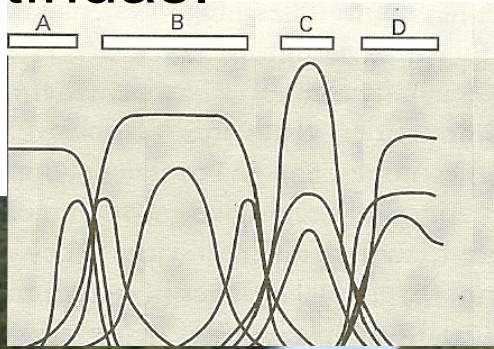


Os problemas da definição de comunidades

- **Conjunto de espécies:** grupo de organismos que apresentam similaridades ecológicas (**cenose**).
 - Fitocenose e taxocenose.
 - Definição de comunidades vegetais: “**conjunto de todas as plantas** que ocupam uma área delimitada por um ecólogo com a finalidade de estudá-la” (Crawley 1997). **Conjunto de todas as plantas** = taxocenose.

Os problemas da definição de comunidades

- **Área:** comunidades discretas x comunidades contínuas.



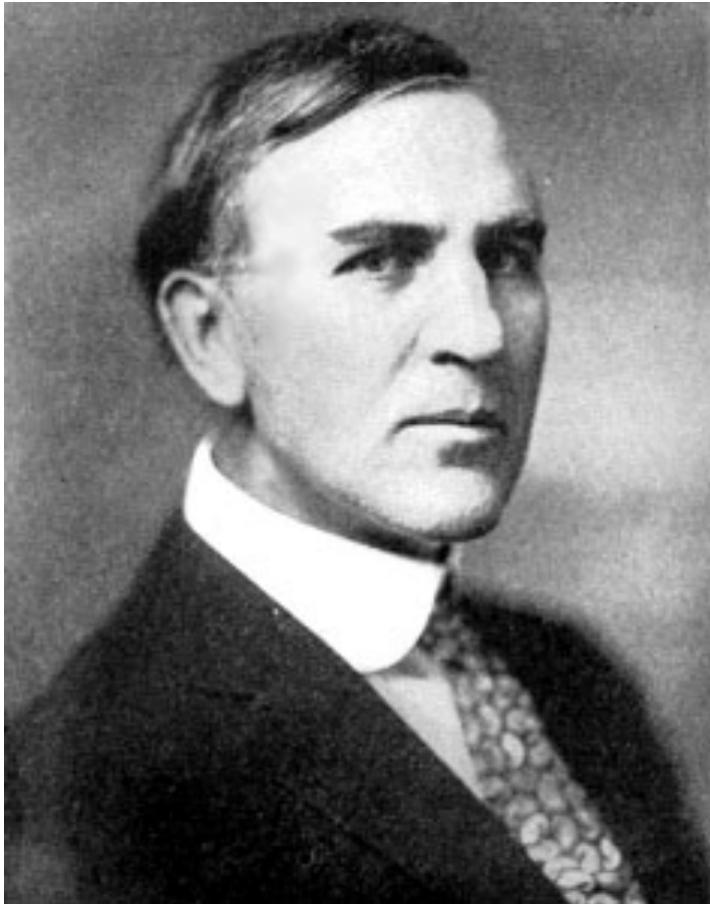
Comunidades discretas x contínuas

- Mudanças nas condições abióticas do ambiente e das interações bióticas.
- Comunidades discretas: transições ambientais abruptas.
- Comunidades contínuas: grandes áreas.



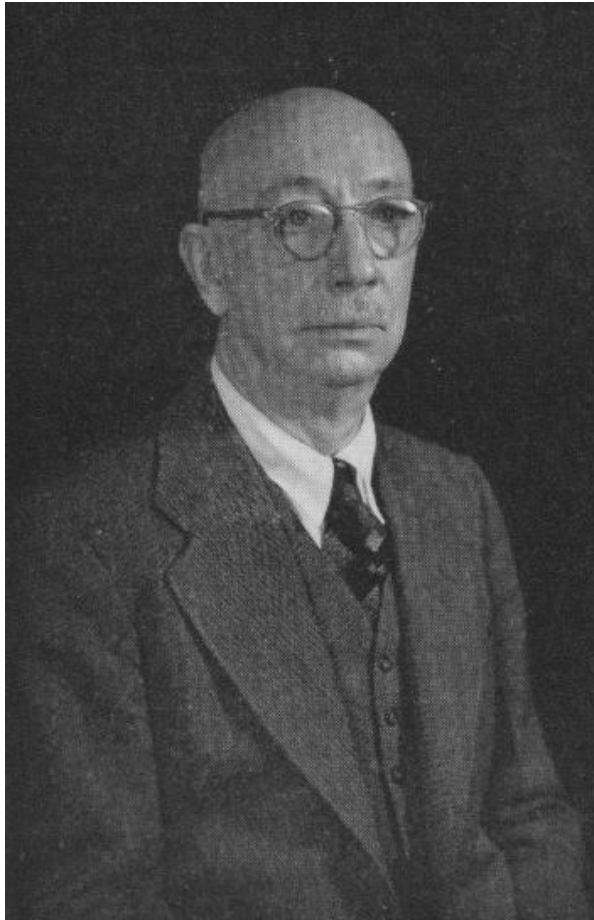


Dois entendimentos sobre estrutura e funcionamento de comunidades vegetais



- Frederic Clements (1916, 1928): a comunidade vegetal era um sistema intimamente integrado com muitas propriedades emergentes (homeostase, reparação e desenvolvimento previsível), análogas a um “superorganismo” (**conceito holístico**).

Dois entendimentos sobre estrutura e funcionamento de comunidades vegetais



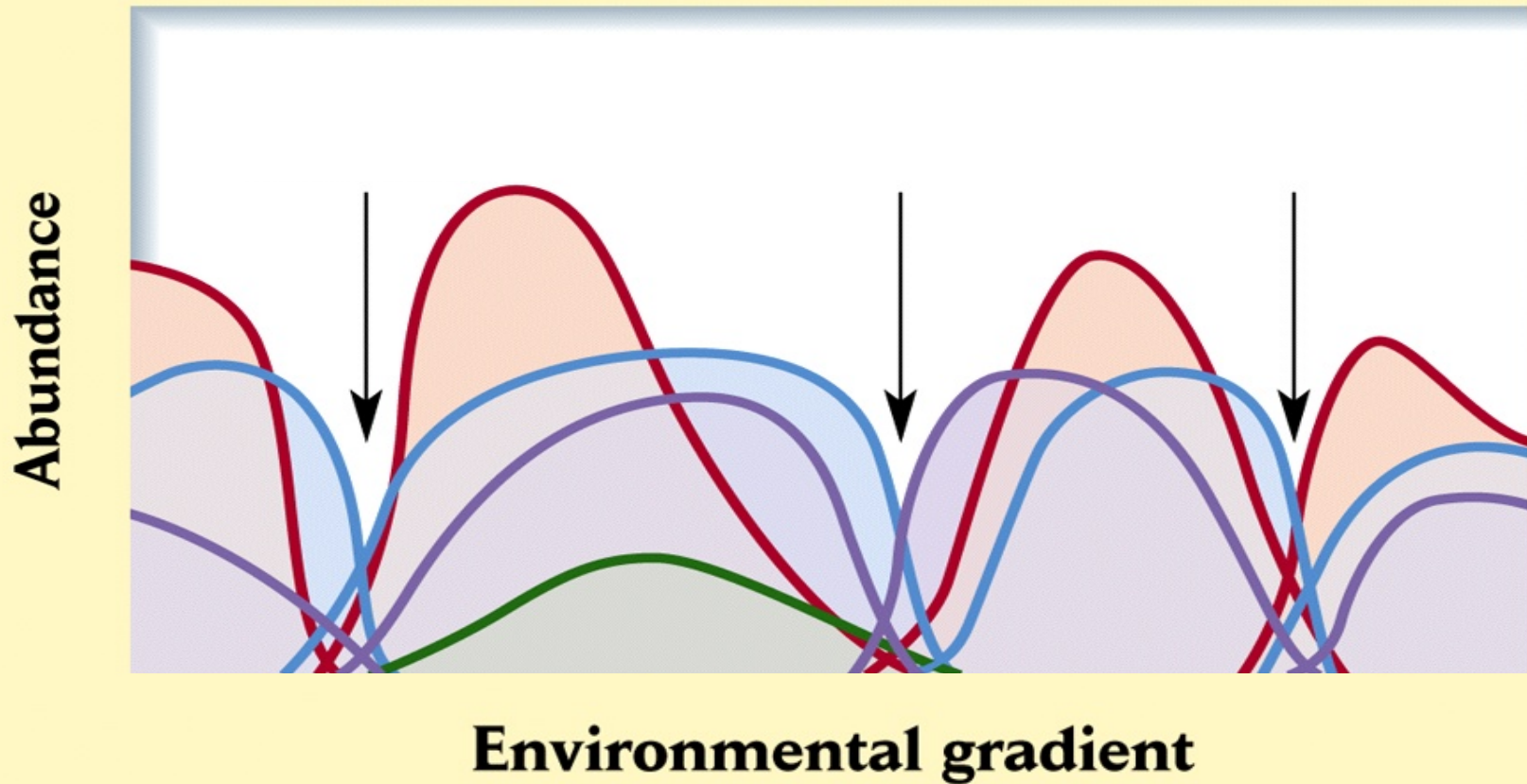
- Henry Gleason (1917, 1926, 1927): a comunidade vegetal era um conjunto aleatório de espécies adaptadas a uma determinada área e que não exibiam nenhuma das propriedades propostas por Clements; resultava da interação independente entre os indivíduos (**conceito individualista da estrutura de comunidades vegetais** ou **conceito reducionista**).

Clements

- Comunidades atingem o clímax: clima.
- Sucessão (dinâmica) é ordenada e previsível.
- Comunidade clímax tem equilíbrio dinâmico.
- Estágios da sucessão: nudação, migração, estabelecimento, competição, reação e estabilização.
- Interações ecológicas aumentam: comunidades seres (efêmeras) até clímax; benefício.
- Sucessão primária: formação de solo (imigração, e acúmulo de nutrientes e matéria orgânica).
- Sucessão secundária: depleção de nutrientes.

Clements

(a) Closed communities

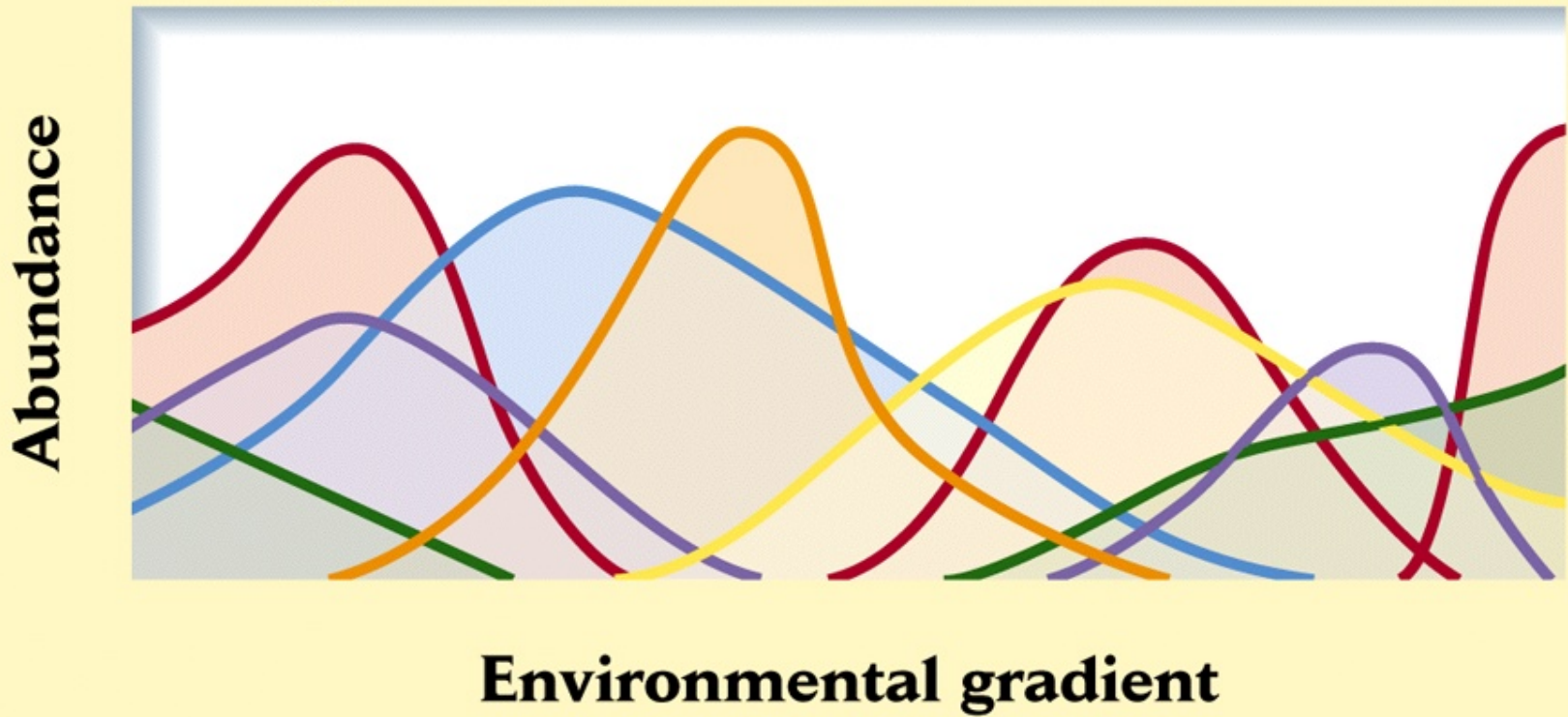


Gleason

- Estrutura resulta de migração e seleção do ambiente, contínuas no tempo e independentes no espaço.
- Dinâmica transiente, e não, equilíbrio.
- Comunidade não é um organismo, só uma coincidência: não há propriedades emergentes.
- Sucessão não é determinística e direcional: imigração de sementes e estabelecimento de plântulas são aleatórios, estágios sucessionais similares têm diferentes durações.
- Diferentes condições iniciais e histórico de perturbação levam a resultados distintos, sem um único clímax.

Gleason

(b) Open communities



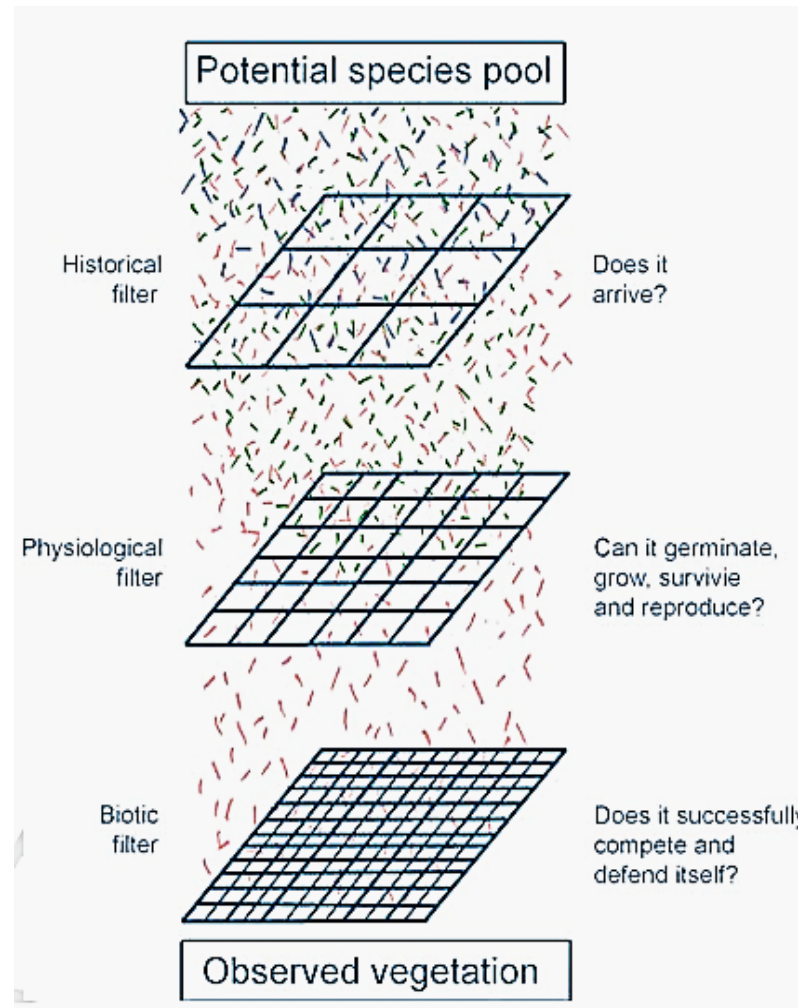
Síntese moderna de comunidades vegetais

- Estudos realizados a partir dos anos 1950 mostraram que comunidades em geral são contínuas, apoiando Gleason.
- Conjunto aleatório de espécies adaptadas a uma determinada área.
- Diversos tipos de comunidades, como proposto por Clements.
- O termo “comunidade clímax” de Clements ainda é usado para descrever comunidades não perturbadas por tempo suficiente para terem existido diversas gerações de plantas dominantes.
- As interações ecológicas podem ser muito complexas e resultam em **propriedades emergentes** nas comunidades vegetais, como proposto por Clements.

Propriedades emergentes em comunidades

- Componentes combinam-se para formar sistemas funcionais de nível hierárquico superior: novas propriedades, ausentes no nível inferior.
- Propriedades coletivas de indivíduos e populações: número de espécies e biomassa da comunidade.
- Indivíduos interagem, gerando propriedades emergentes: limite de similaridade de espécies competidoras e estabilidade da cadeia alimentar em relação a perturbações.

Montagem de comunidades



- Primeiros ecólogos vegetais: por que determinadas estruturas da vegetação são restritas a certas combinações de clima e solo?
- Atualmente:
 - Quantas espécies compõem a comunidade?
 - Quantos indivíduos de cada espécie existem na comunidade?
 - Como as comunidades se alteram no tempo e no espaço?
 - Como as interações bióticas e abióticas influenciam a estrutura e a dinâmica da comunidade?
 - **Como é possível a coexistência de tantas espécies em comunidades megabiodiversas?**

- Conhecer a comunidade: **estrutura**.



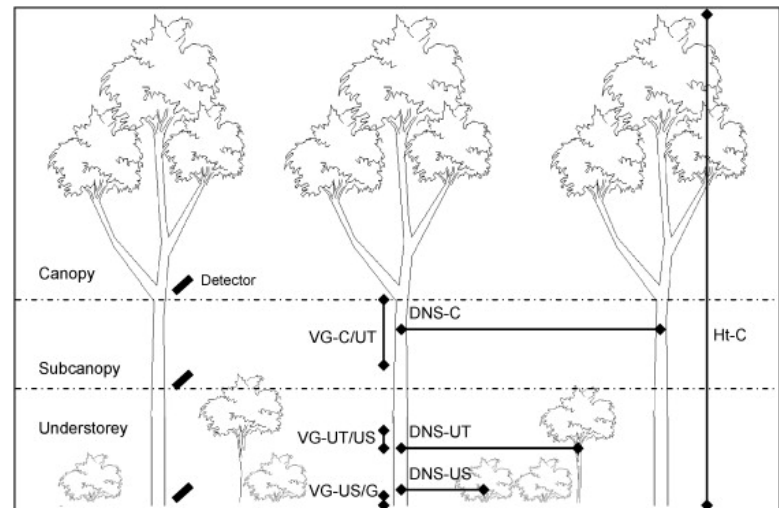
- Tentar explicar porque a comunidade apresenta determinadas características: **modelos**.

Estrutura das comunidades vegetais

- Refere-se a cada um dos componentes da comunidade, sejam eles classificados como espécies, formas de vida, grupos funcionais, etc.
- Estrutura horizontal: organização horizontal da comunidade no ambiente, de acordo principalmente com características ambientais. Maior heterogeneidade (complexidade) resulta em mais manchas de habitat e maior diversidade.
- Estrutura vertical: estratificação vertical da vegetação. Importante devido à competição por luz, polinizadores, dispersores, etc.

Estrutura vertical das comunidades vegetais

- Altura máxima da vegetação: herbívoros e **clima** (contínuo suprimento de água e ausência de ventos fortes).
- Maior estruturação nas florestas ombrófilas tropicais: clima sempre quente e úmido.



Estrutura vertical das comunidades vegetais

- Resulta da formação de clareiras e da dinâmica de recolonização das mesmas, e não da existência de espécies especialistas em sombra.



*Sequoia
sempervirens*



Pseudotsuga menziesii



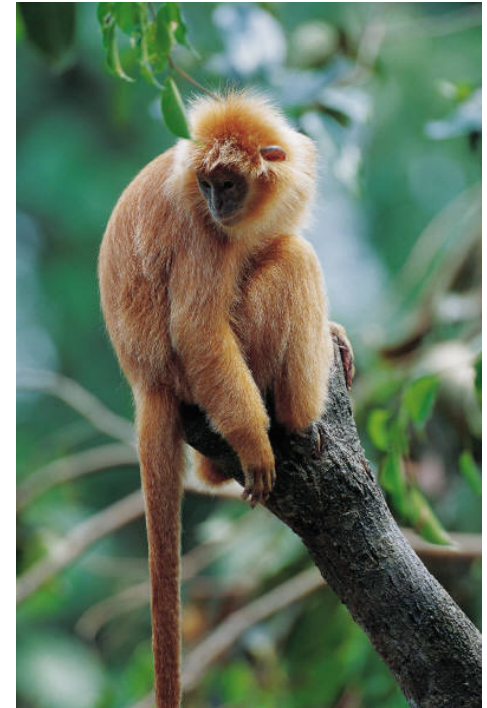
Estrutura vertical das comunidades vegetais

- Apesar do grande tamanho, as florestas de *Sequoia* e *Pseudotsuga* têm estratificação muito menos complexa do que as florestas ombrófilas tropicais.



Estrutura vertical das comunidades vegetais

- Influencia o microclima e a estruturação vertical da comunidade animal.



Estrutura das comunidades vegetais: fitossociologia

- Estudo quantitativo da forma, conteúdo e função da comunidade vegetal e sua variação no espaço e no tempo.
- Atributos para descrever uma certa comunidade, para comparar comunidades diferentes ou para relacionar os componentes de uma comunidade a algum fator ambiental: **composição florística, organização, fisionomia**, dinâmica, funcionamento, distribuição e evolução.

Fitossociologia

- Etapa fundamental: identificação taxonômica, pelo menos das principais espécies que compõem a comunidade.
- Mas a comunidade também pode ser estudada sem que as espécies sejam identificadas:
 - Grupos funcionais.
 - Formas de vida.
 - Espécies invasoras e nativas.
 - Proporção de espécies endêmicas ou ameaçadas, etc.

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Composição de espécies: quais são as espécies da comunidade.
- Riqueza de espécies (índices tipo I): número de espécies/unidade de área da comunidade ou número de espécies/indivíduos amostrados.
- Composição e riqueza são altamente dependentes do número de indivíduos amostrados ou da área total amostrada, da distribuição espacial dos indivíduos das diferentes espécies, e da forma, tamanho, número e arranjo espacial das unidades amostrais.

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

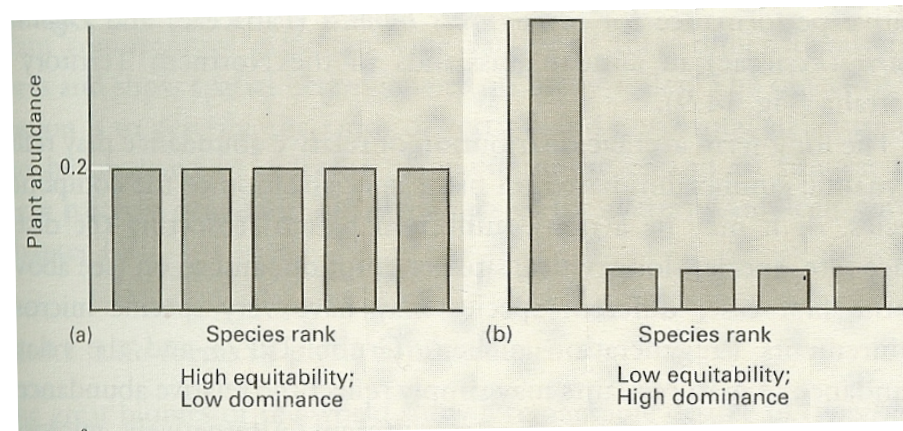
- Densidade de indivíduos/unidade de área da comunidade (índices tipo II) (1).
 - Tamanho dos indivíduos?
 - Distribuição dos indivíduos no espaço?
Superestimativa para agregações e subestimativa para distribuições aleatórias e regulares.
 - Premissas: (1) indivíduos de diferentes espécies estão aleatoriamente misturados entre si, (2) indivíduos da mesma espécie se distribuem de forma aleatória no espaço e (3) número amostrado de indivíduos de uma espécie aumenta linearmente em relação ao tamanho total da amostra.

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Densidade de indivíduos/unidade de área da comunidade (índices tipo II) (2).
 - Densidade total: número total de indivíduos/ha, independentemente da espécie.
 - Densidade absoluta: número de indivíduos de uma dada espécie/ha.
 - Densidade relativa: número de indivíduos de uma dada espécie/número total de indivíduos, em %.
 - Probabilidade de encontrar a espécie em uma amostra de 100 indivíduos tomados ao acaso na comunidade.
 - Proporção numérica de cada espécie em relação ao total amostrado: importante para o cálculo de diversidade.

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Equitabilidade e dominância da abundância (1):
 - Espécies têm abundâncias mais ou menos iguais: alta equitabilidade na comunidade.
 - Uma ou duas espécies extremamente abundantes e muitas espécies raras: alta dominância na comunidade.



Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Equitabilidade e dominância da abundância (2):
 - Muito variável ao longo do tempo: produção, imigração e germinação de sementes, estabelecimento de plântulas, e crescimento e mortalidade dos indivíduos.
 - O balanço do desempenho relativo pode flutuar entre espécies ao longo do desenvolvimento.

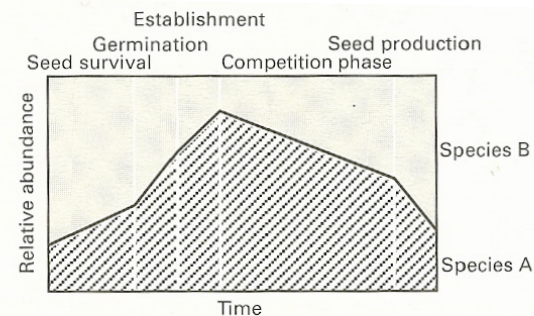


Fig. 14.9 Changes in relative abundance of two species from an annual pasture in a dry monsoonal climate in northern Australia. The legume *Stylosanthes humilis* (A) and the grass *Digitaria ciliaris* (B) show differing rates of loss in the seed, seedling, vegetative and reproductive stages of their life cycles. The legume shows higher rates of establishment, but the grass shows higher rates of seed production and seed survival. (After Torrsell *et al.* 1975.)

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Dominância estrutural (1):
 - Ocupação do espaço pelas espécies da comunidade ou pela comunidade toda.
 - Para florestas, é expressa como a área basal do tronco: permite calcular a biomassa e a produtividade primária.
 - Depende do tamanho e do número de indivíduos amostrados: área basal e densidade são parâmetros positiva e linearmente correlacionados.

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Dominância estrutural (2):
 - Dominância total: área total ocupada por todos os indivíduos da comunidade/ha.
 - Dominância absoluta: área ocupada pelos indivíduos de uma dada espécie/ha.
 - Dominância relativa: área ocupada pelos indivíduos de uma dada espécie/área total ocupada por todos os indivíduos da comunidade, em %.

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Frequência (1):
 - Probabilidade de encontrar pelo menos um indivíduo de uma dada espécie em uma unidade de amostragem lançada ao acaso na comunidade.
 - Depende de (1) número de indivíduos de cada espécie, (2) distribuição espacial dos indivíduos de cada espécie e (2) forma com que as unidades de amostragem são espalhadas pela comunidade.
 - Mostra como uma dada espécie ocupa o espaço da comunidade. Portanto, é correlacionada positivamente com a densidade e é fortemente influenciada pela estrutura espacial das populações.

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

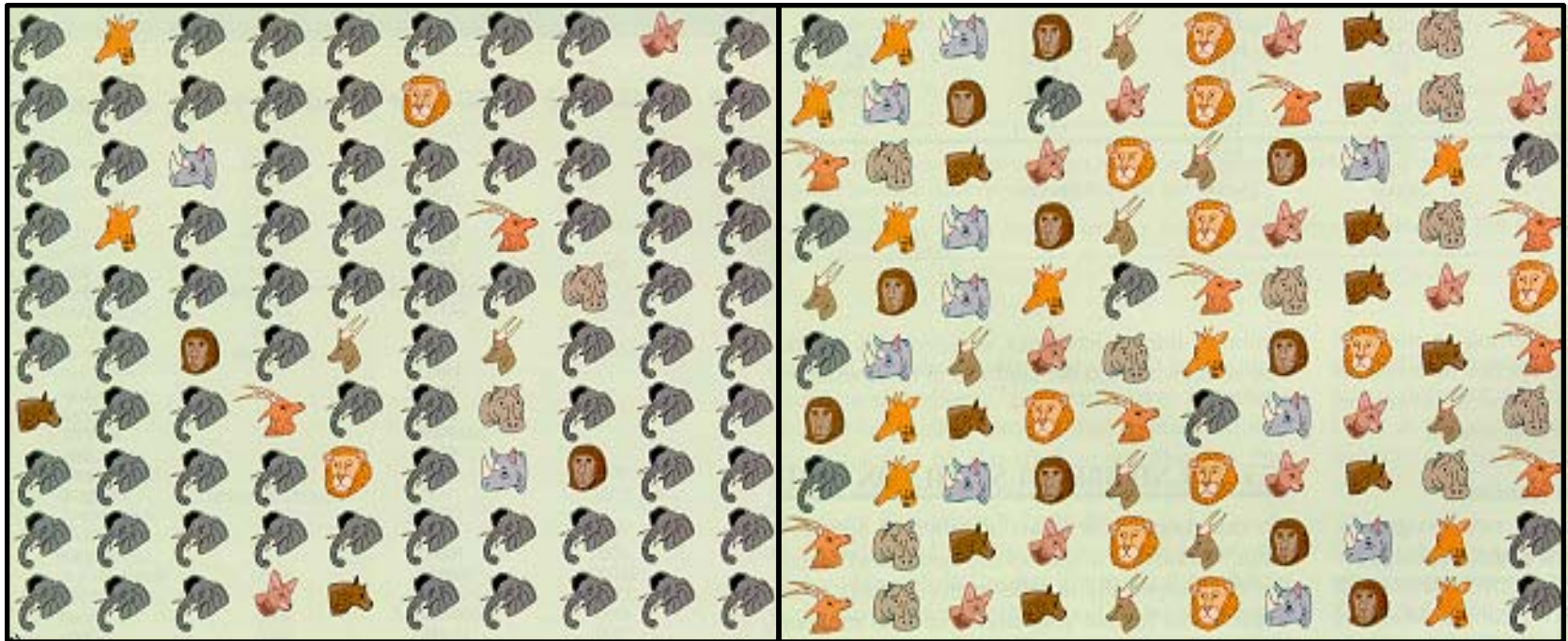
- Frequência (2):
 - Frequência absoluta: número de unidades amostrais em que ocorre pelo menos um indivíduo de uma dada espécie/total de unidades amostrais, em %. É dependente do número de unidades amostrais.
 - Frequência relativa: frequência absoluta de uma dada espécie/soma total dos valores de frequência absoluta de todas as espécies, em %. Padroniza a variação dos valores dentro de uma amplitude fixa (0-100%) e elimina a influência de números diferentes de unidades amostrais na comparação de diferentes comunidades; porém, não elimina os erros da estimativa da frequência usando-se um número diferente de unidades amostrais.

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Índices sintéticos (1): combinam os parâmetros vistos anteriormente, permitindo comparações entre comunidades e a avaliação da variação da importância fitossociológica de uma mesma espécie em diferentes comunidades.
 - Índice de valor de importância (IVI): densidade relativa + dominância estrutural relativa + frequência relativa. Indica como as diferentes espécies utilizam recursos, com base na premissa de que espécies mais abundantes usam maior quantidade de recursos ao ocuparem um espaço maior.

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Índices sintéticos (2): diversidade (índices tipo III).



100 indivíduos de 10 espécies: 82 (1 sp.) + 18 (= 9 spp.); 10 (= 10 spp.).

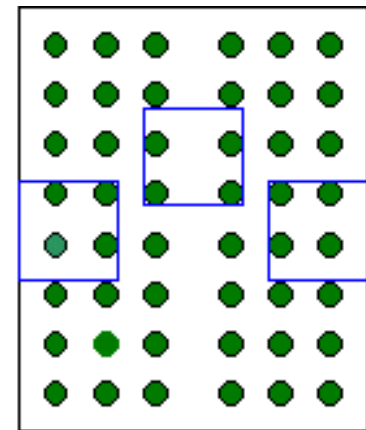
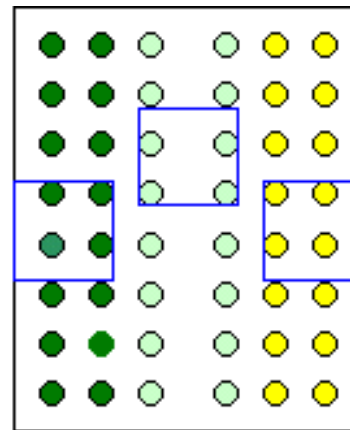
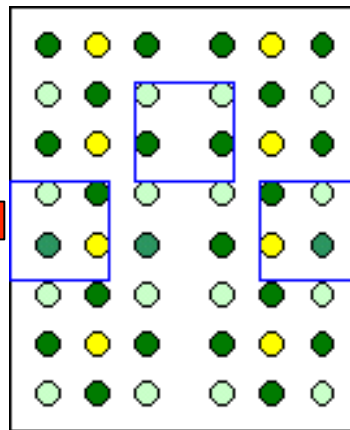
Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Diversidade alfa, beta e gama (Whittaker 1972) (1).
 - Diversidade alfa: dentro de uma área amostral em um dado ambiente.
 - Diversidade beta: entre duas áreas amostrais no mesmo ambiente.
 - Diversidade gama: entre áreas amostrais de uma região (por ex., duas cadeias montanhosas).

Atributos fitossociológicos: composição florística e organização

- Diversidade alfa, beta e gama (2):
 - Regiões com altas diversidades alfa e beta são muito diversas.
 - Regiões com baixas diversidades alfa e beta são pouco diversas.

Dependência da escala espacial!!!



Composição florística e organização: problemas

- Estrutura espacial das populações.
- Características das unidades amostrais.
 - Quando diferentes áreas amostradas são comparadas, corre-se o risco de avaliar escalas de diversidade distintas.
- Critérios de inclusão utilizados.
 - Tamanho.
 - Táxon: extrapolação para toda a comunidade.

Atributos fitossociológicos: fisionomia

- Aparência da vegetação.

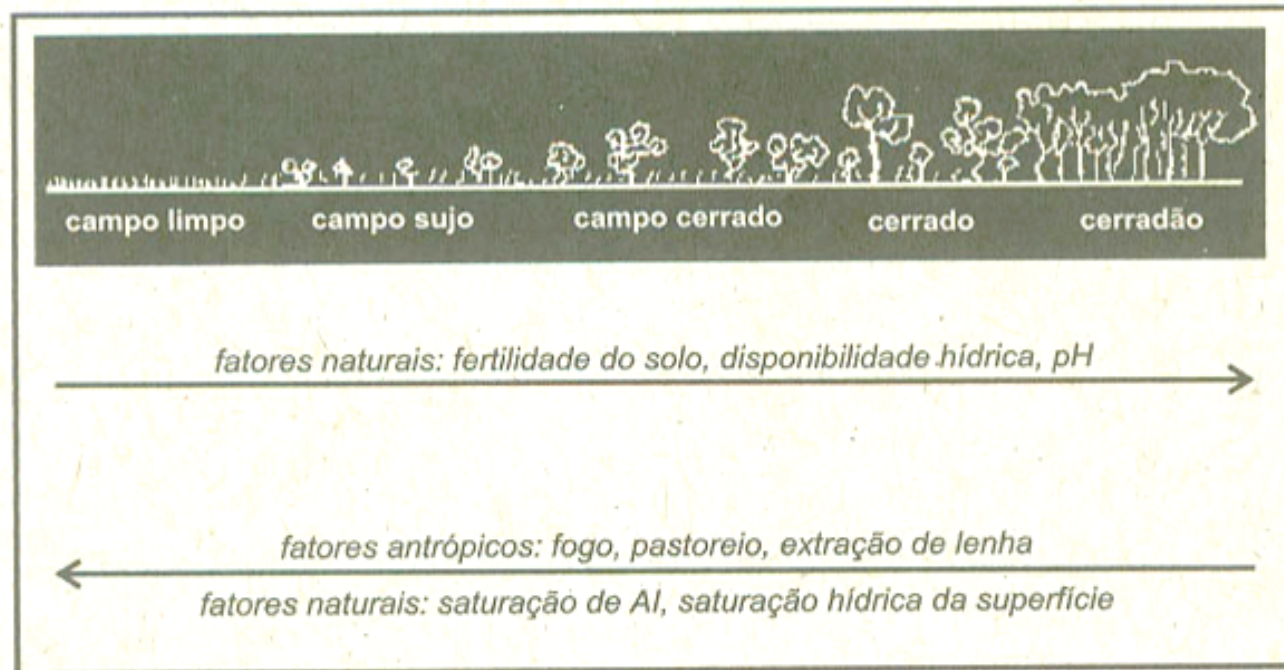


Figura 1. Gradiente fitofisionômico do cerrado e seus fatores condicionantes.

Durigan (2009)

Atributos fitossociológicos: fisionomia

- Determinada por: tamanho, distribuição espacial e estacionalidade.
- Clima atua como agente de seleção natural: alto grau de convergência fisionômica entre alguns biomas mundiais, mesmo com grandes diferenças nas composição, riqueza e abundância relativa das espécies.

Chaparral da Califórnia (EUA)



Chaparral do Chile



Floresta ombrófila brasileira



Floresta ombrófila do sudeste asiático

Cerrado brasileiro



Savana africana



Vegetação rupestre da
Antártica



Vegetação rupestre do Ártico



Estudo de caso: Scudeller *et al.* 2001

(Distribution and abundance of arboreal species in the atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil.
Plant Ecology 152: 185-199.)

- Vegetação arbórea de diferentes localidades da Floresta Ombrófila Densa Atlântica em SP.
- Objetivos:
 - A flora e a estrutura das comunidades são homogêneas no espaço?
 - Se não, a distribuição e a abundância das espécies podem ser associadas a variáveis ambientais?

Estudo de caso: Scudeller *et al.* 2001

- Análise de dados coletados em 17 trabalhos:
 - Número de indivíduos e abundâncias relativas de cada espécie em cada localidade.
 - Variáveis ambientais: altitude, latitude, longitude, precipitação média anual e temperatura média anual.
- Grande heterogeneidade florística: cada localidade com diferentes espécies.

Estudo de caso: Scudeller *et al.* 2001

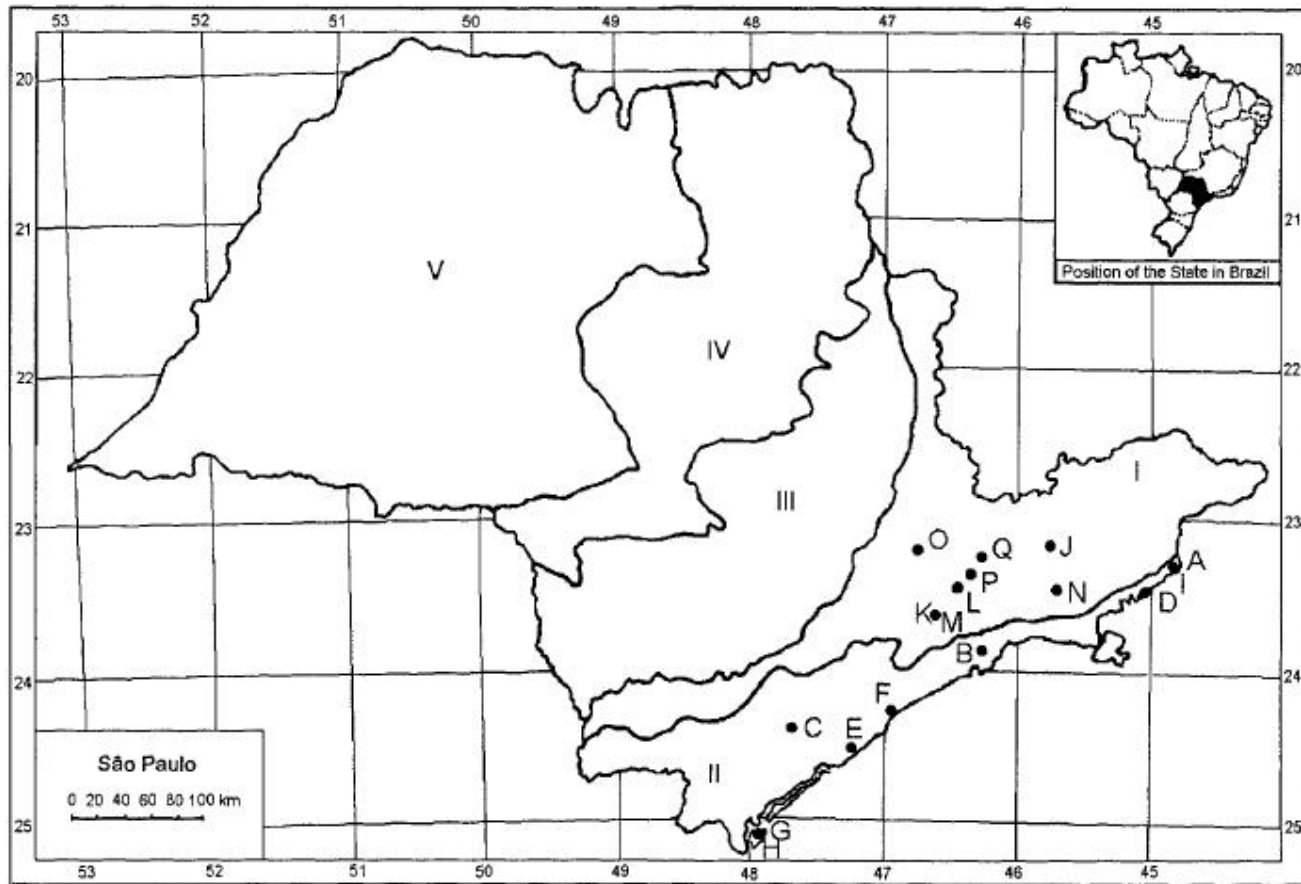
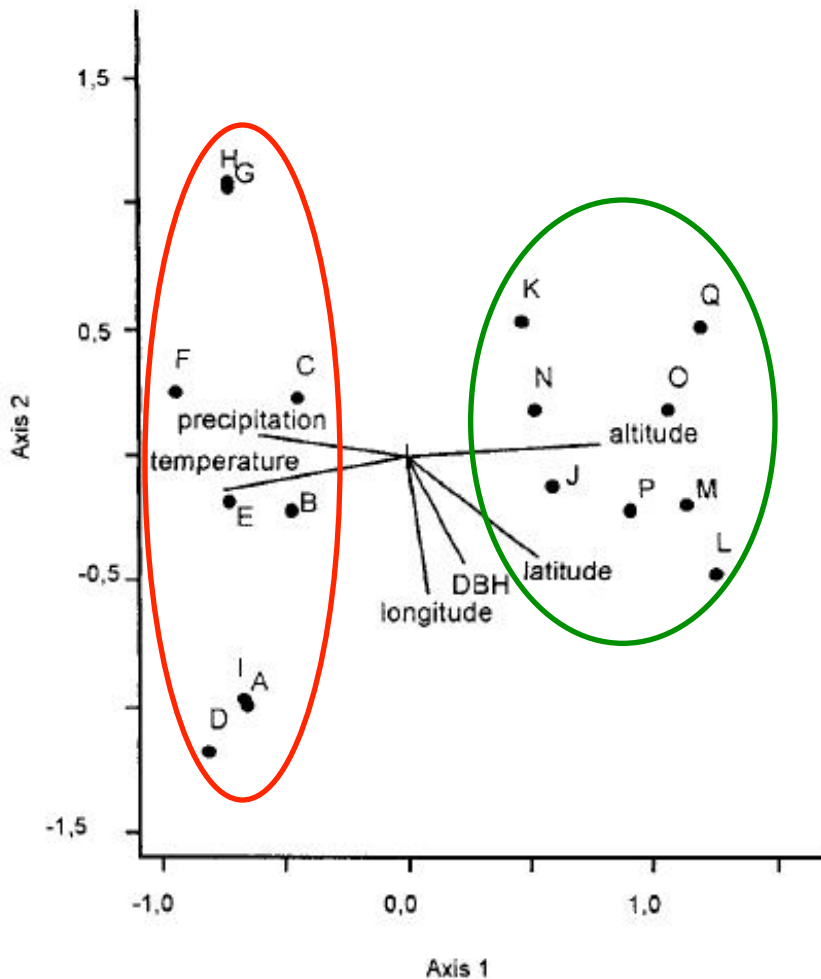


Figure 1. São Paulo state with the geomorphological regions (adapted from IPT 1981) and the sites of the surveys of the Atlantic Ombrophilous Dense Forest used in the present study. The geomorphological compartments are: (I) Atlantic Plateau; (II) Coastal Province; (III) Peripheral Depression; (IV) Basaltic 'Cuestas'; (V) Occidental Plateau. Study site abbreviations in Table 1.

Estudo de caso: Scudeller *et al.* 2001



- Gradiente ambiental e florístico do **litoral** (altas precipitação e temperatura) para o **interior** (grande altitude).

Estudo de caso: Souza & Martins 2005

(Spatial variation and dynamics of flooding, canopy openness, and structure in a Neotropical swamp forest. *Plant Ecology* 180: 161-173.)

- Florestas tropicais alagadas são menos diversas (habitat estressante) e floristicamente distintas da floresta ao seu redor.



Estudo de caso: Souza & Martins 2005

- Hipótese: florestas alagadas apresentam características similares a florestas secundárias.
 - Clareiras: maior número, menor tamanho e mais regularmente distribuídas.
 - Ausência de grandes lianas e árvores.
 - Floresta densa composta por muitas árvores pequenas.
- Objetivo: comparar a estrutura da floresta alagada e da floresta ao seu redor na Mata de Santa Genebra.

Estudo de caso: Souza & Martins 2005

- Dados coletados em parcelas de 5 m x 5 m:
 - Abertura de dossel em 2001, 2002 e 2003.
 - DAP e H dos indivíduos com DAP \geq 5 cm em 2001.
 - Drenagem do solo em 2001 e 2002.
- Muitas pequenas clareiras; 2001 < 2002 = 2003: menores e em maior número do que as clareiras de florestas não inundadas.

Estudo de caso: Souza & Martins 2005

- Árvores com pequenos H (máxima de 16 m) e DAP: ausência de grandes árvores e presença de muitas de tamanho pequeno = floresta secundária na Mata de Santa Genebra (H = 5-10 m).
- Solos bem drenados > inundados > saturados em 2001; em 2002, mais solos bem drenados e saturados, com diminuição de solos inundados: implicações para a dinâmica de regeneração.

Estudo de caso: Souza & Martins 2005

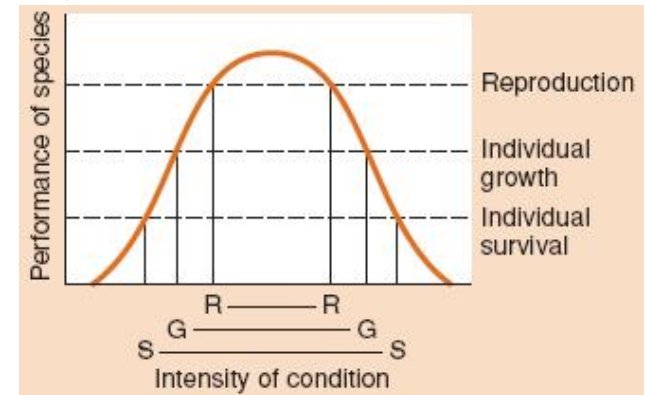
- Conclusões:
 - Mudanças temporais da estrutura física da comunidade.
 - Estrutura da floresta alagada é similar a de floresta secundária.



- Presença e abundância de uma espécie, e o número de espécies com que ela co-ocorre são influenciados por processos físicos e biológicos.
- O desafio é explicar o que gera os padrões observados nas comunidades: modelos de **riqueza de espécies**, padrão espacial dos indivíduos e das populações dentro de uma comunidade, sucessão secundária e dinâmica da comunidade.
- **Teoria de nicho, teoria neutra e a reconciliação.**

Teoria de nicho (Hutchinson 1957)

- Condição: fator ambiental que influencia o funcionamento de um organismo; pode ser modificada pela ação de outros organismos, mas não, consumida.
- Recurso: tudo o que um organismo consome (necessita para sobreviver); ao ser consumido, tem sua disponibilidade diminuída no ambiente.
- Espécies têm diferentes necessidades de recursos e tolerâncias a condições.



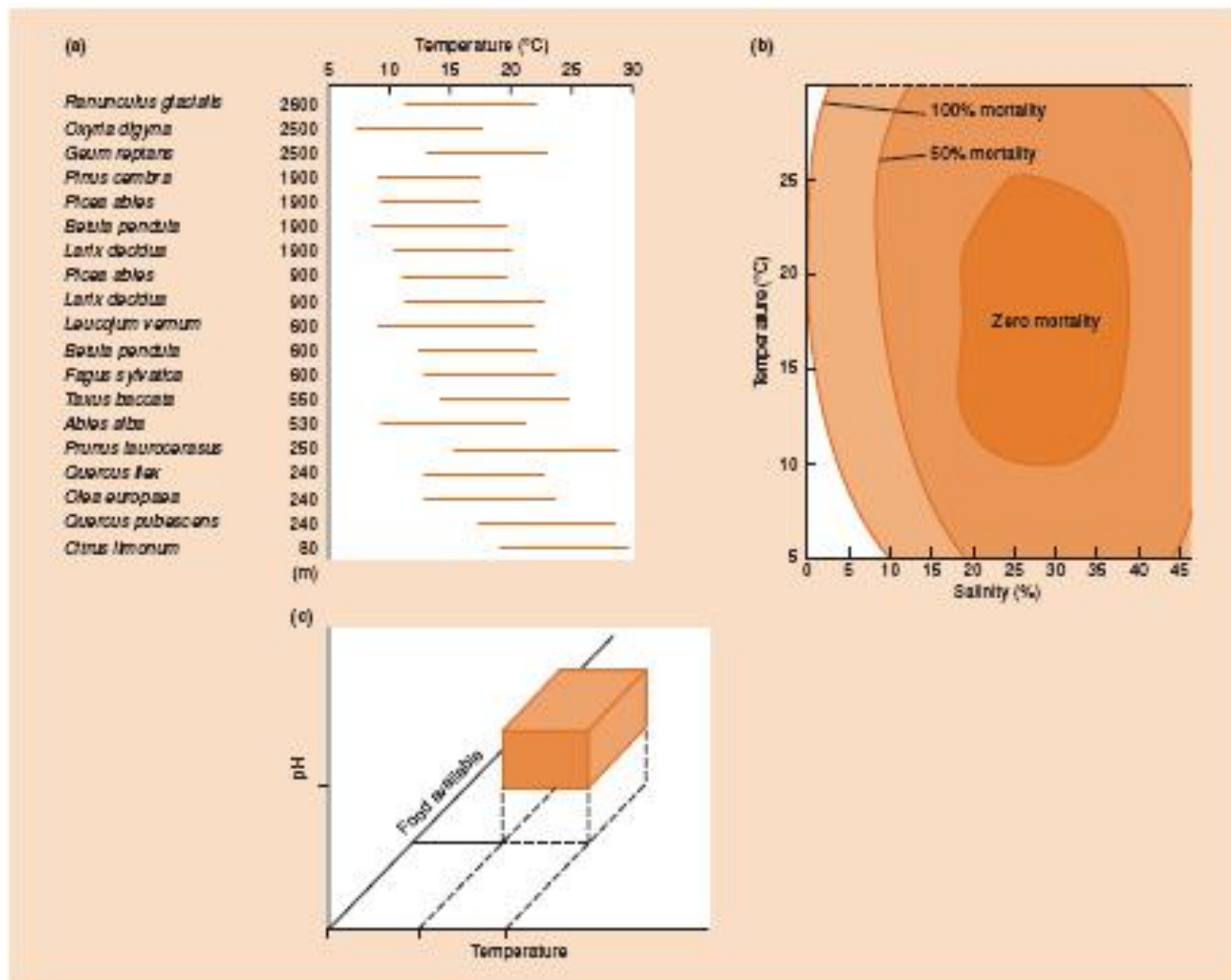


Figure 2.2 (a) A niche in one dimension. The range of temperatures at which a variety of plant species from the European Alps can achieve net photosynthesis of low intensities of radiation (70 W m^{-2}). (After Pisek et al., 1973.) (b) A niche in two dimensions for the sand shrimp (*Crangon septempinnis*)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

Teoria de nicho

- Nicho: hipervolume n-dimensional das necessidades de recursos e tolerâncias a diferentes condições de uma espécie.
- Nicho fundamental: nicho que uma espécie pode potencialmente ocupar.
- Nicho realizado: espectro mais limitado das condições toleradas e dos recursos necessários para a espécie sobreviver; é menor que o fundamental; raramente tem o seu pico coincidindo com o do nicho fundamental.

Teoria de nicho

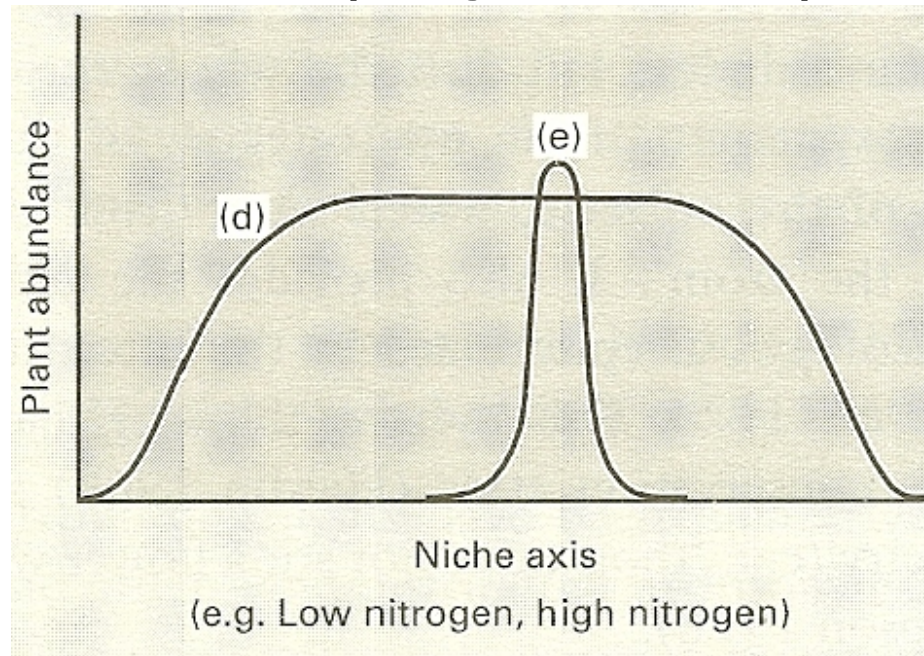
- Regra de Elleberg (1953): plantas não crescem no campo nas condições estipuladas como sendo ótimas para seu desenvolvimento em casa de vegetação; espécies tendem a atingir abundância máxima quando competidores e inimigos naturais são reduzidos.
- Largura de nicho: amplitude de valores de um recurso necessário ou de uma condição tolerada para a sobrevivência da espécie.

Teoria de nicho

- Espécies de nicho amplo (**generalistas**) x espécies de nicho estreito (**especialistas**).
- Espécies podem ser generalistas para alguns recursos e condições e especialistas em relação a outros.
- Espécies generalistas: grande plasticidade fenotípica de indivíduos com genótipos parecidos ou grande polimorfismo genético entre os indivíduos, que possuem nichos estreitos.

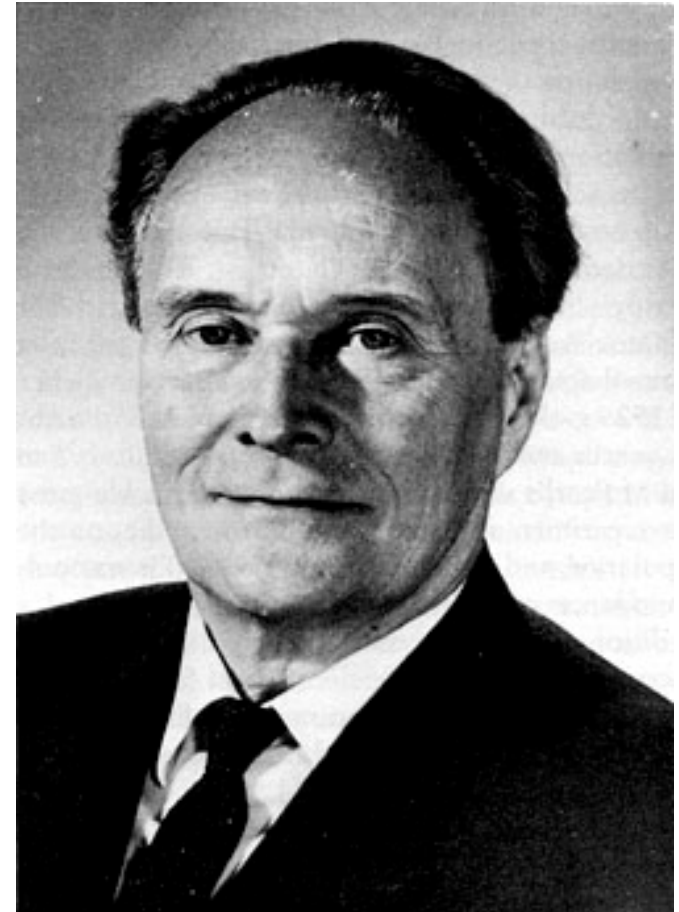
Teoria de nicho

- Espécies especialistas: pequena faixa de tolerância a condições e necessidade de recursos, ou redução de nichos fundamentais amplos em nichos realizados estreitos devido à competição interespecífica.



Princípio da exclusão competitiva (princípio de Gause) e partição de recursos

- Quando duas espécies competem, a mais fraca pode ter seu nicho realizado preenchido pelo da competidora mais forte, que a exclui do ambiente.
- Georgii Gause (1934): *Paramecium caudatum* e *P. aurelia*.



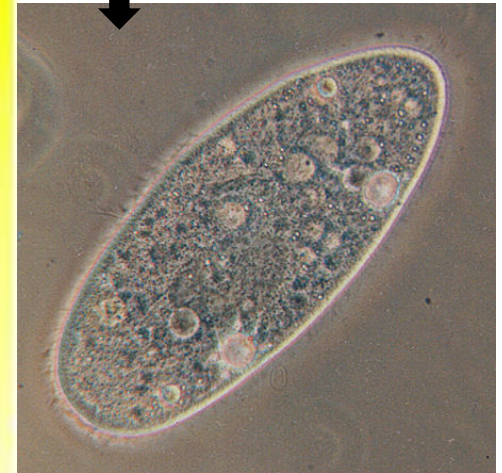
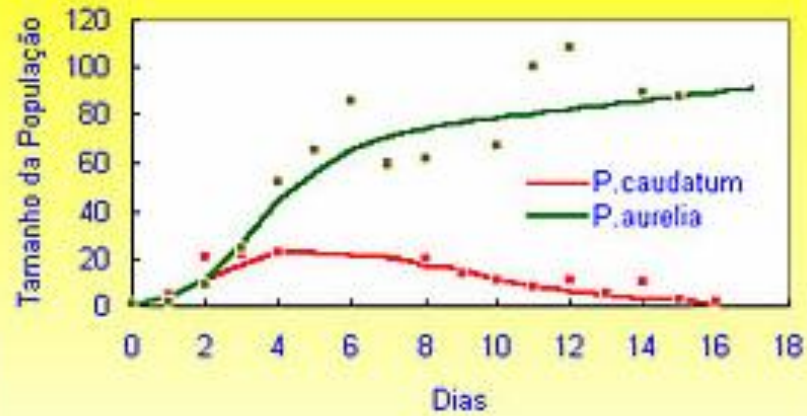
Paramecium caudatum



Paramecium aurelia



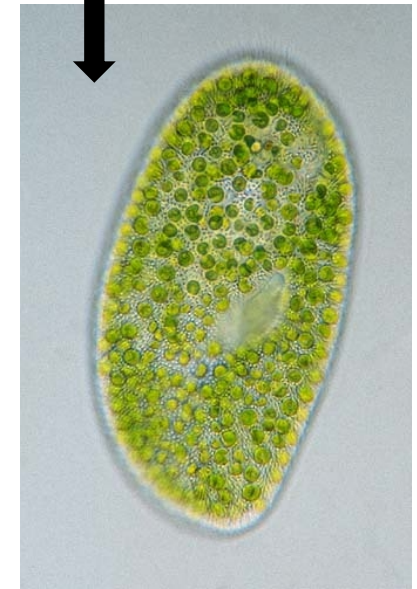
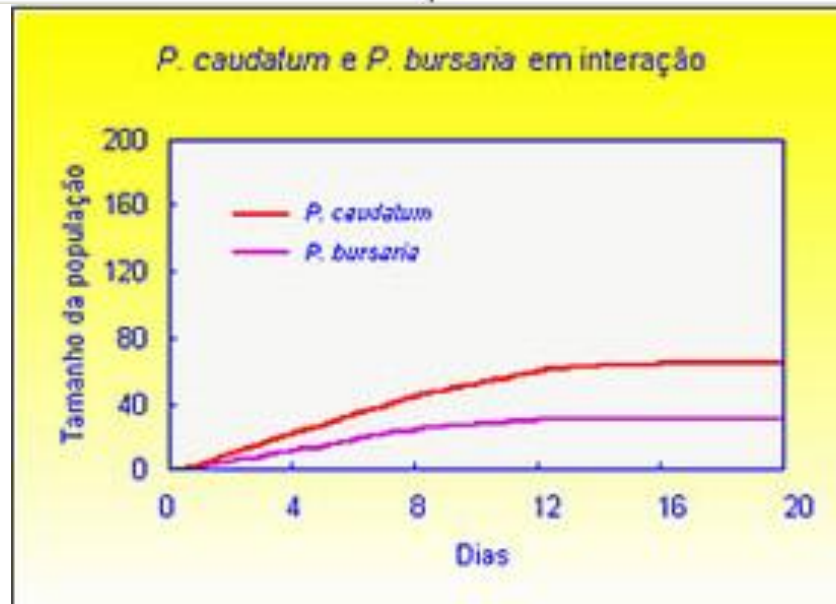
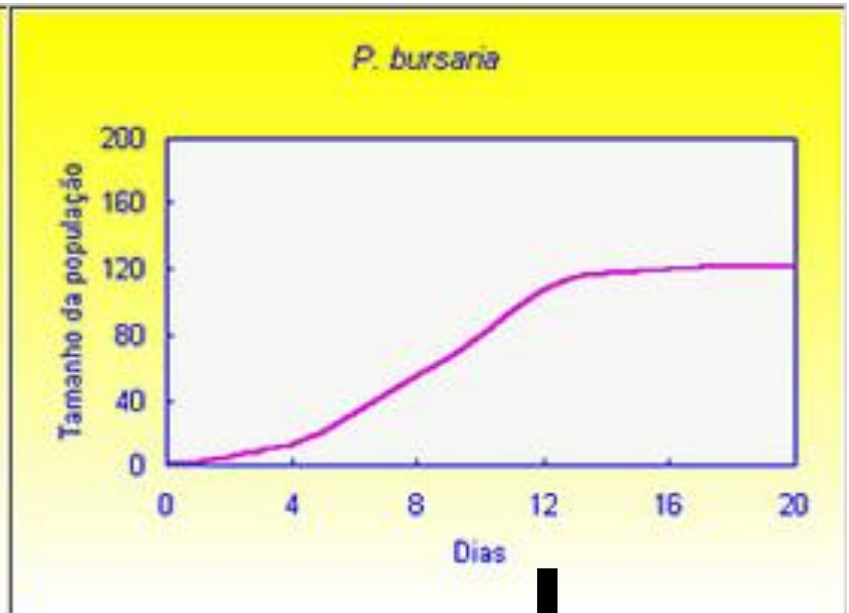
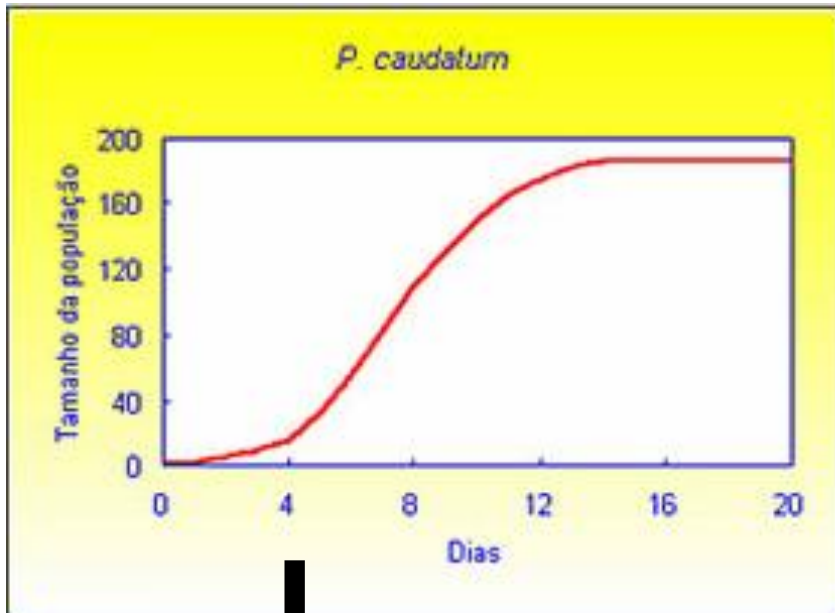
P. caudatum e *P. aurelia* em interação



Princípio da exclusão competitiva (princípio de Gause) e partição de recursos



- Princípio da exclusão competitiva ou princípio de Gause: exclusão de uma ou várias espécies do ambiente por outra mais forte competitivamente.



Princípio da exclusão competitiva (princípio de Gause) e partição de recursos

- Partição de recursos: espécies com diferentes nichos realizados podem coexistir, pois não partilham dos mesmos recursos.



Implicação da exclusão competitiva e da partição de recursos

- Em cada combinação de condições, haveria uma espécie de planta que utilizaria melhor os recursos disponíveis; em um **ambiente espacialmente uniforme e constante ao longo do tempo**, a espécie excluiria as outras.

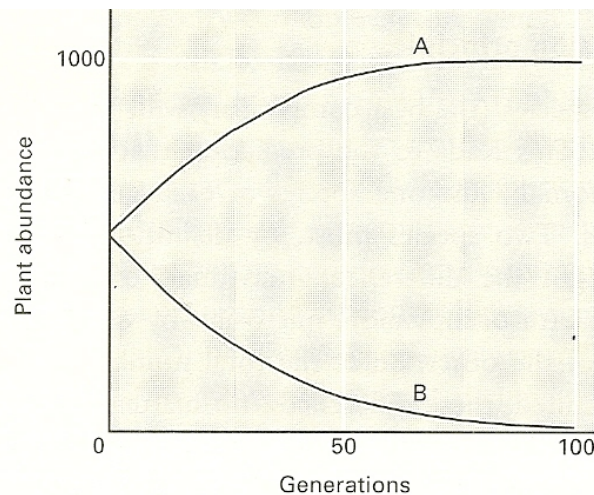


Fig. 14.2 Competitive exclusion. In a uniform environment one species will eventually exclude all others, no matter how small the differences in their reproductive output. The net reproductive rate of species A is only 5% greater than that of species B ($\lambda_A = 2.1$; $\lambda_B = 2.0$). By generation 100 species B is virtually extinct. The population is microsite-limited to a total of 1000 individuals in each generation.

Implicação da exclusão competitiva e da partição de recursos

- A riqueza de espécies seria extremamente baixa em cada ambiente; a coexistência só seria possível se:
 - Os recursos fossem abundantes: ausência de competição.
 - As condições fossem sub-ótimas para as espécies: maior influência da competição intra- do que interespecífica.
 - As espécies explorassem recursos independentes e fossem limitadas por um tipo particular e diferente de recurso.

Por que muitas espécies coexistem?

- Apesar das implicações da exclusão competitiva e da partição de recursos para comunidades vegetais, a maior parte delas apresenta muitas espécies.
- A exclusão competitiva não ocorre porque os ambientes não são espacialmente uniformes ou constantes ao longo do tempo.

Por que muitas espécies coexistem?

- Mais de 300 mil espécies de plantas vasculares terrestres e mais de 1 milhão de espécies animais: ambientes com poucas ou até com centenas de espécies de plantas que interagem entre si, e com animais, microorganismos e meio abiótico.



Por que muitas espécies coexistem?

- Comunidades vegetais são influenciadas por interações bióticas e mudanças no ambiente: a explicação para a existência da grande biodiversidade tem que ser mais complexa do que a teoria de competição.



Por que muitas espécies coexistem?

- Muitos modelos modificam os efeitos da competição interespecífica para explicar a existência estável de comunidades com muitas espécies (1):
 - Diferenciação de nicho entre espécies.
 - Existência de refúgios para competidoras fracas.
 - Heterogeneidade espacial na oferta de recursos.
 - Consumo de recursos apenas na vizinhança imediata.
 - Variação temporal na disponibilidade de recursos devido a forças ambientais externas.

Por que muitas espécies coexistem?

- Muitos modelos modificam os efeitos da competição interespecífica para explicar a existência estável de comunidades com muitas espécies (2):
 - Interações com dispersores, herbívoros, patógenos e predadores de sementes.
 - Estocasticidade ambiental.
 - Biogeografia de ilhas.
 - Padrões de glaciação.



Por que muitas espécies coexistem?

- Modelos analisam as variáveis independentemente: teoria que considere os efeitos conjuntos da competição interespecífica e de outros reguladores do sucesso reprodutivo das plantas.

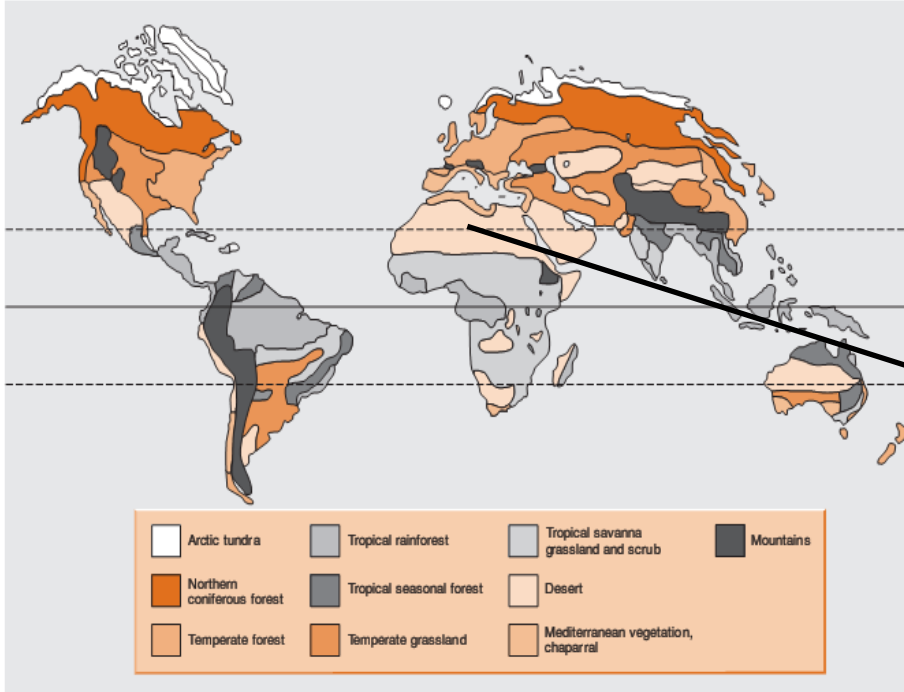


Teoria neutra (Hubbell 2001)

- Explicação alternativa à teoria de nicho para a biodiversidade e a biogeografia.
- Comunidades são conjuntos abertos, em não-equilíbrio, de espécies que co-ocorrem por acaso.
- Presença da espécie na comunidade: dispersão aleatória, extinção local estocástica e especiação.
- Todas as espécies de um mesmo nível trófico são equivalentes funcionalmente, não importando a identidade das espécies.

Teoria de nicho x teoria neutra

- Nicho em maiores escalas e neutro em menores escalas.



Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species

Richard Condit,^{1*} Peter S. Ashton,² Patrick Baker,³
Sarayudh Bunyavejchewin,⁴ Savithri Gunatilleke,⁵
Nimal Gunatilleke,⁵ Stephen P. Hubbell,⁶ Robin B. Foster,⁷
Akira Itoh,⁸ James V. LaFrankie,⁹ Hua Seng Lee,¹⁰
Elizabeth Losos,¹ N. Manokaran,¹¹ R. Sukumar,¹²
Takuo Yamakura⁸

Distribuição das espécies
determinada
pela dispersão local

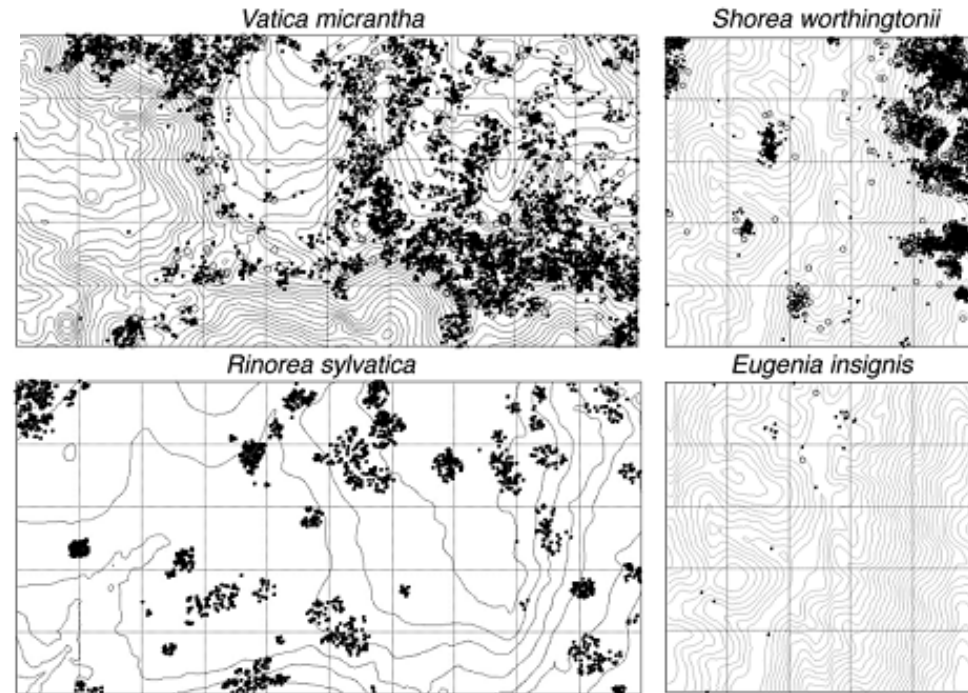


Fig. 3. Distribution maps for species also used in Fig. 1. Small circles, trees of 1 to 9.9 cm diameter; open circles, trees of ≥ 10 cm diameter. Grid squares = 1 ha. *Vatica* dumps follow ridges at Lambir. *Rinorea* dumps at BCI do not correlate with any known canopy, topographic, or soil feature, and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

Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species

Robert John^{*}, James W. Dalling^{††}, Kyle E. Harms^{†§}, Joseph B. Yavitt[¶], Robert F. Stallard^{||}, Matthew Mirabello[¶], Stephen P. Hubbell^{†**}, Renato Valencia^{††}, Hugo Navarrete^{††}, Martha Vallejo^{‡‡}, and Robin B. Foster^{†§§}

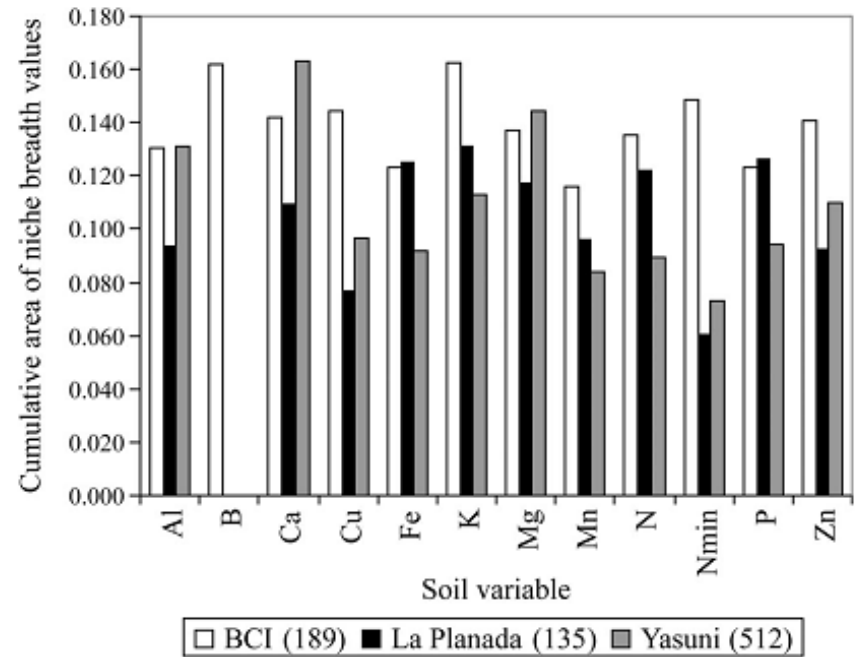
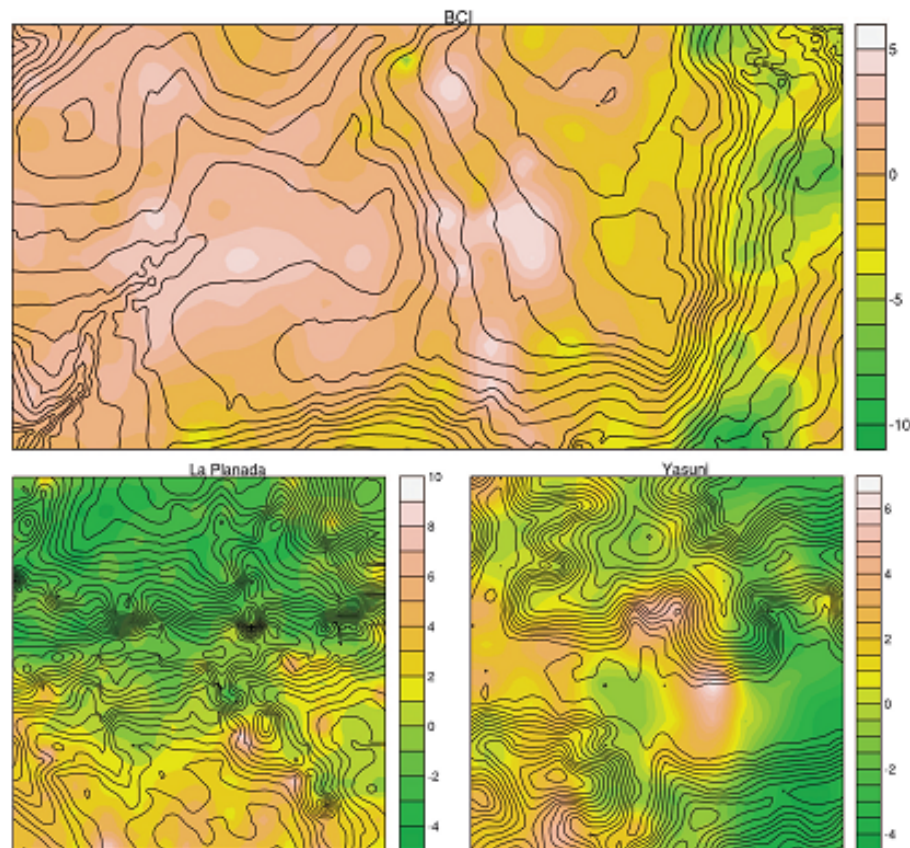


Fig. 3. The influence of soil nutrients on niche structure in the three forest dynamics plots. The values on the y axis are areas under the cumulative curves of species niche breadth values for each soil variable. The greater the area for a given soil variable, the greater the effect of that variable on niche structure. The values in parentheses are the total number of species analyzed at each site.

Distribuição das espécies determinada pela disponibilidade e pelo mosaico de nutrientes no solo

Teoria de nicho x teoria neutra

- Estudos em florestas tropicais, florestas temperadas, pradarias e ecossistemas marinhos: alguns apoiaram a teoria de nicho ou a teoria neutra, mas, na maior parte dos casos, os resultados foram intermediários entre ambas as teorias.
 - Problemas de métodos ou de conjunto de dados?
 - Processos de nicho e neutros podem operar simultaneamente nas comunidades?

Teoria estocástica da competição por recursos (Tilman 2004)

- *Trade-offs* entre habilidade de invadir a comunidade e de competir por recursos: espécies invasoras se estabelecem na comunidade apenas se os novos indivíduos sobreviverem a mortalidade estocástica enquanto estiverem utilizando recursos não consumidos pelas espécies já estabelecidas.
- A probabilidade das espécies invasoras persistirem na comunidade depende das necessidades intrínsecas por recursos em relação às espécies já estabelecidas: a identidade importa!

Hipótese do contínuo (Gravel *et al.* 2006)

- Nicho e neutralidade são finais de um contínuo entre exclusão competitiva e exclusão estocástica: o recrutamento é uma função das diferenças interespecíficas das habilidades competitivas (processo de nicho), e das limitações de dispersões local e a longa distância (processos neutros).

Hipótese do contínuo

- Padrão de abundância relativa de espécies é um balanço entre competição e exclusão estocástica (1):
 - Comunidades isoladas: imigração é insuficiente para evitar processos de exclusão; riqueza é mais baixa; diferenciação de nicho é o processo dominante para abundância de espécies, que têm nichos não sobrepostos; as espécies são complementares porque não competem intensamente entre si; abundância relativa de cada espécie depende da distribuição de condições ambientais.

Hipótese do contínuo

- Padrão de abundância relativa de espécies é um balanço entre competição e exclusão estocástica (2):
 - Comunidades abertas: imigração e especiação introduzem espécies similares (redundantes) às residentes (sobreposição de nicho); manutenção temporária de espécies raras, que tendem à exclusão competitiva; riqueza é mais alta; exclusão estocástica domina a dinâmica da comunidade.

**Teoria de nicho x teoria neutra e a pergunta
de ouro...**

Recapitulando...

- Comunidade vegetal = taxocenose de plantas que ocupa uma área delimitada por um ecólogo com a finalidade de estudá-la.
- A comunidade vegetal é um conjunto aleatório de espécies adaptadas a uma determinada área que apresentam interações ecológicas complexas e propriedades emergentes.
- A comunidade apresenta estrutura horizontal e vertical, que pode ser medida e descrita: composição, riqueza, densidade, equitabilidade e dominância, dominância estrutural, frequência, IVI, diversidade e fisionomia.

Recapitulando...

- Existem modelos que tentam explicar os padrões observados na comunidade.
- Teoria de nicho: cada espécie é a melhor competidora em uma combinação de condições e recursos; exclusão competitiva e partição de recursos.
- Grande riqueza de espécies?
- Modelos combinam outras variáveis aos efeitos da competição interespecífica.

Recapitulando...

- Teoria neutra: espécies co-ocorrem devido a dispersão aleatória, extinção local estocástica e especiação; plantas são equivalentes funcionalmente.
- Teorias e hipóteses buscam reconciliar a teoria de nicho e a teoria neutra.