

Estrutura espacial de populações de plantas

Valéria Forni Martins

Departamento de Ciências da Natureza, Matemática e Educação
Centro de Ciências Agrárias
CP 153, Universidade Federal de São Carlos - UFSCar *campus*
Araras
Rodovia Anhanguera km 174
13600-970, Araras, SP, Brasil

Departamento de Biologia Vegetal
Instituto de Biologia
CP 6109, Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP
13083-970, Campinas, SP, Brasil

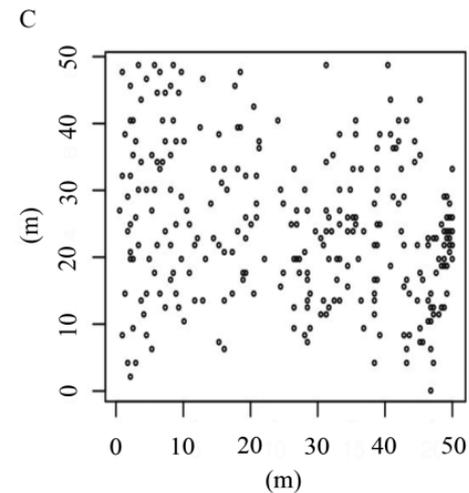
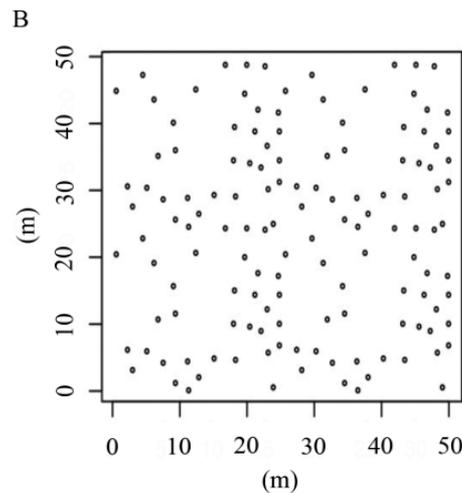
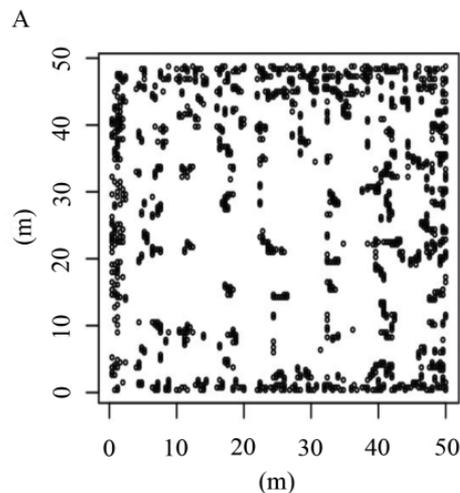
E-mail: valeriafm@gmail.com

Introdução

- Processos ecológicos são inerentemente espaciais.
- Por que organismos ocorrem em um local e não em outro?
- Como comunidades mudam ao longo de um gradiente ecológico?
- Como extinção e colonização mantêm metapopulações?

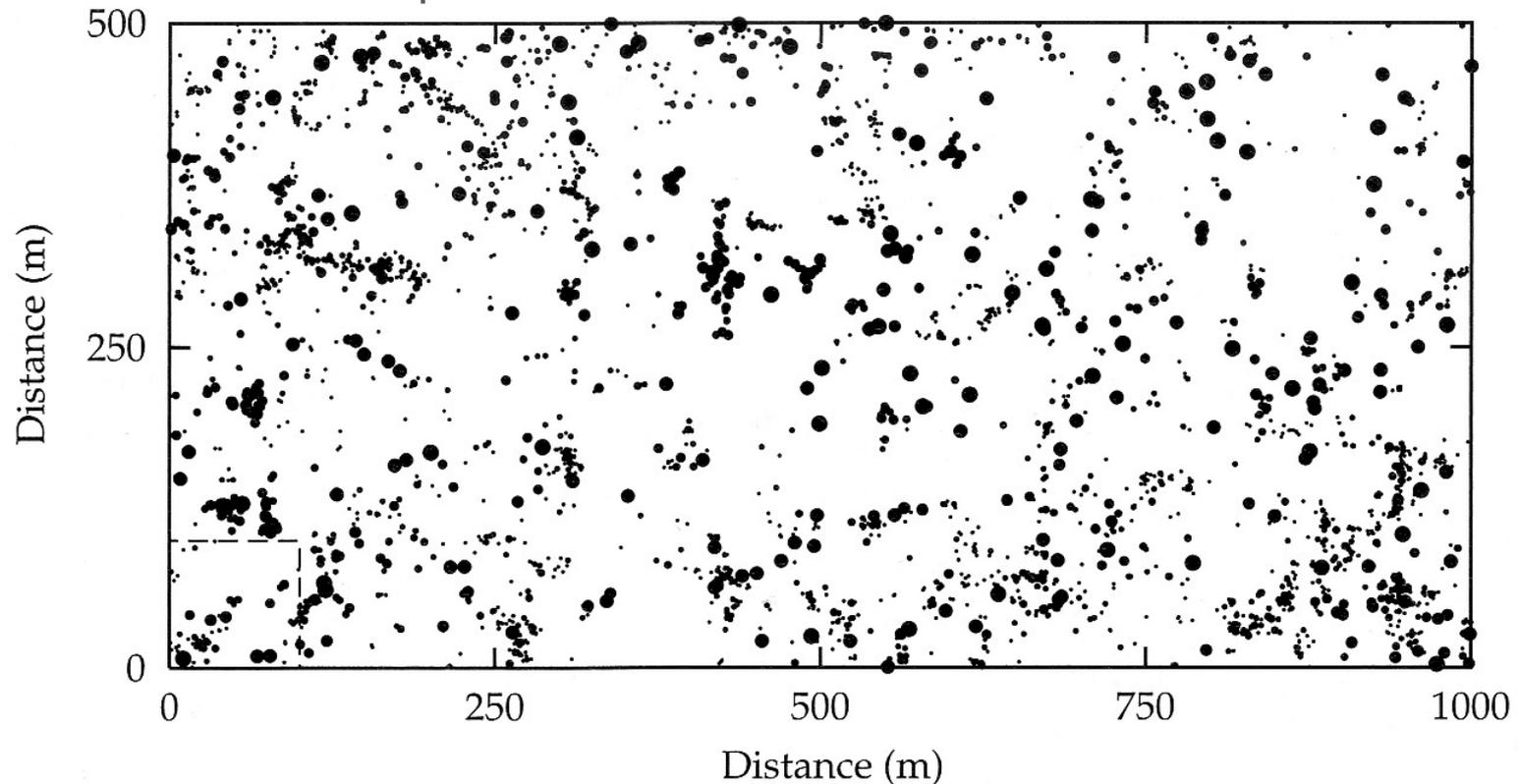
Estrutura espacial

- Indivíduos distribuem-se no espaço dentro da área ocupada pela população.
 - Diferente de distribuição geográfica.
- O padrão de distribuição pode ser classificado em agrupado, regular ou aleatório.

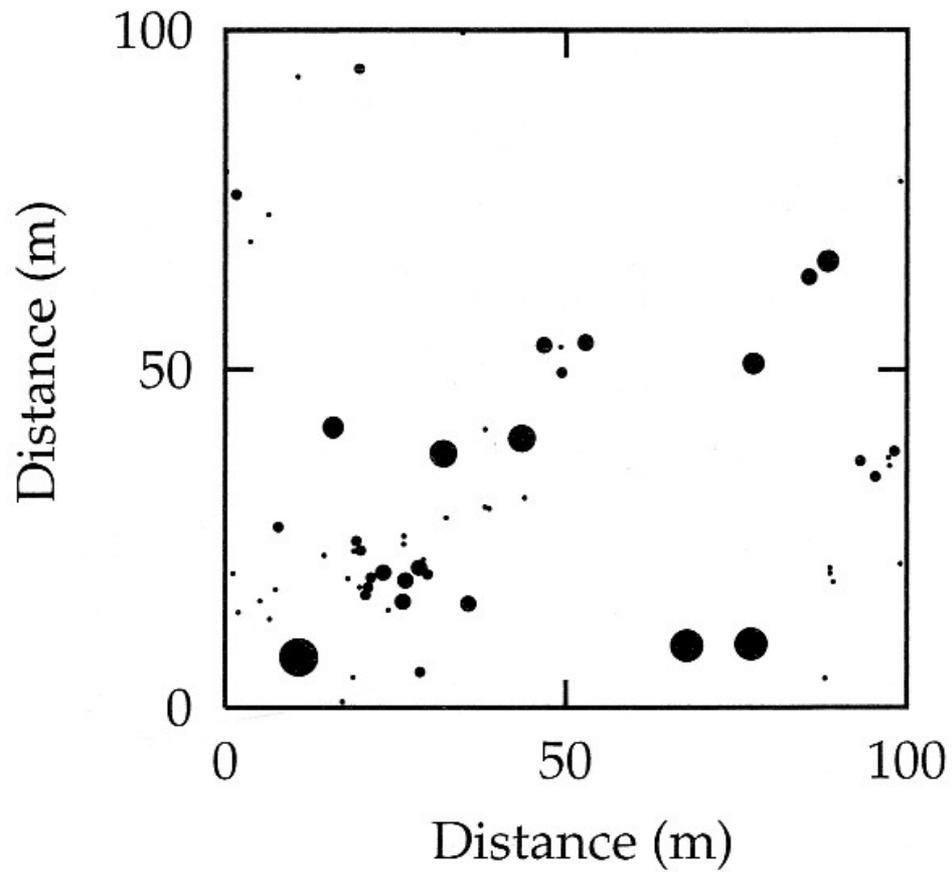


Estrutura espacial

- A estrutura é completamente dependente da escala espacial.



Estrutura espacial



Estrutura espacial

- ▣ Mas, além do padrão, a estrutura espacial também engloba:
 - ▣ Características dos agrupamentos.
 - ▣ Grau de agregação ao longo da ontogenia.
 - ▣ Distribuição de mortalidade e recrutamento.
 - ▣ Associação espacial positiva ou negativa entre estádios ontogenéticos, espécies, características do habitat, etc.
 - ▣ Distribuição de tamanho dos indivíduos, etc.

Estrutura espacial

- A estrutura espacial é o resultado de diferentes processos ecológicos: ao estudarmos a estrutura espacial de uma população, podemos entender os mecanismos que a geraram.
- Mecanismos que mantêm a alta diversidade devem operar de forma espacialmente explícita em comunidades de organismos sésseis: árvores devem ser mapeadas (Hubbell & Foster 1983).
- BCI.

Estrutura espacial

- Abordagem espacialmente explícita tem sido muito utilizada em estudos que buscam compreender a alta biodiversidade em florestas tropicais.
- E também em estudos sobre dispersão de sementes, dinâmica populacional e *turnover* de espécies (curva espécie-área).

Dispersão de sementes

- Maior espalhamento das sementes (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).

Dispersão de sementes

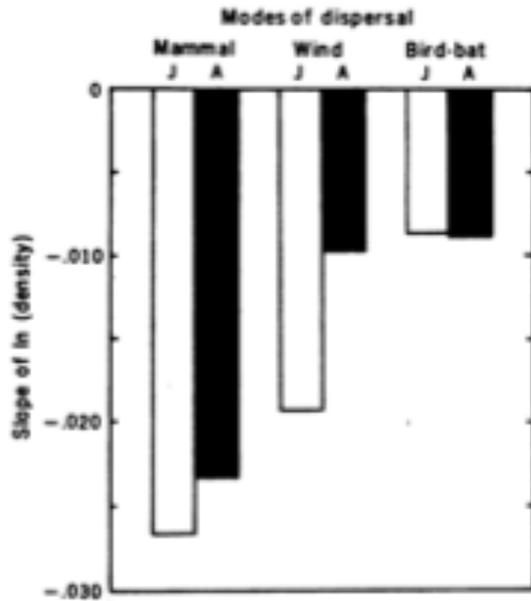


Fig. 5. Relation between the mode of seed dispersal and the steepness of the slope with which the natural log of the density (numbers per square meter) in adult (A) and juveniles (J) decreases with distance (meters) from the average adult in the population, showing the steeper slopes found in the heavier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

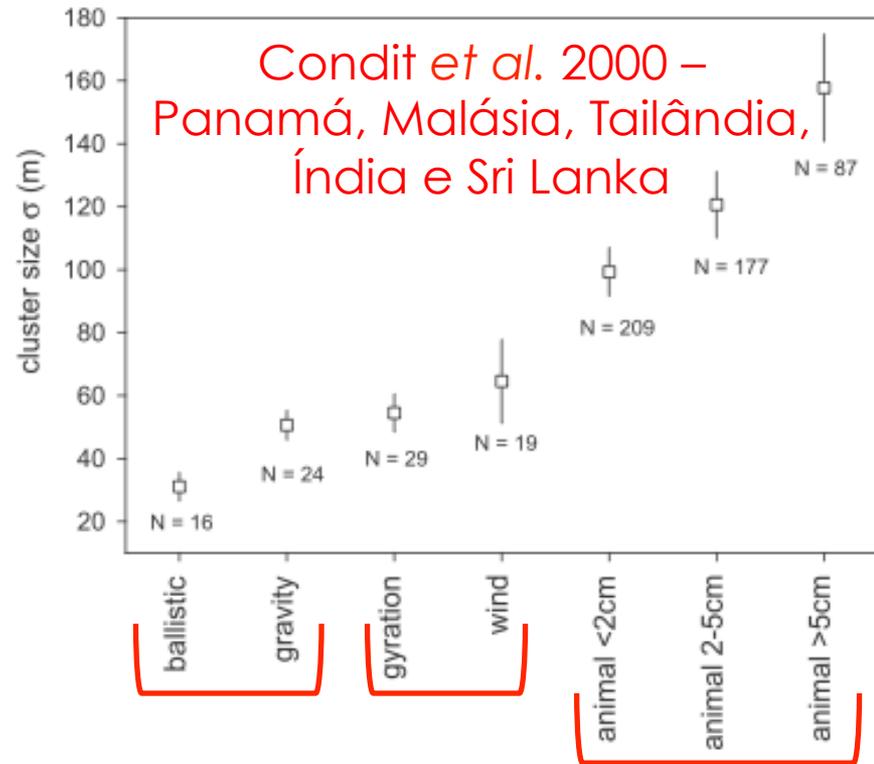


Figure 2. The Relationship between Dispersal Syndrome and Spatial Aggregation for 561 Tree Species at Pasoh, Malaysia

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

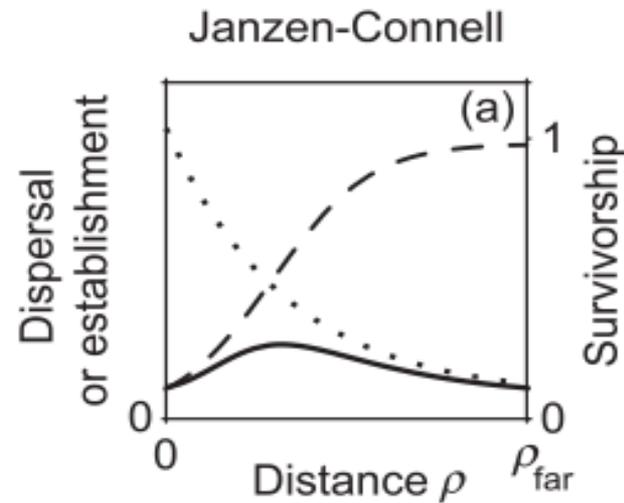
Dispersão de sementes

- 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.

Modelo Janzen-Connell

- Dispersão local.
- Mortalidade dependente de densidade perto das plantas parentais devido a ataque de patógenos, predação e herbivoria:
 - Maior recrutamento a uma certa distância dos parentais.
 - Redução da agregação ao longo da ontogenia.
 - Associação espacial fraca ou dissociação entre adultos/sementes e recrutas em casos em que a mortalidade é extremamente alta perto das plantas parentais e o recrutamento somente ocorre longe das mesmas.

Modelo Janzen-Connell



Dispersal

Survivorship - - -

Establishment ———

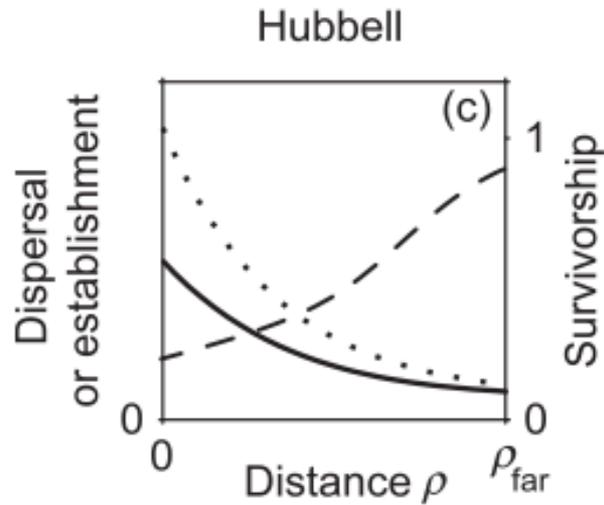
Modelo Janzen-Connell

- 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), competição intraespecífica (e alelopatia).
- Espécies abundantes são mais afetadas e as raras ganham vantagem no recrutamento: tendência compensatória da comunidade (*community compensatory trend* – CCT; Connell *et al.* 1984).

Modelo de recrutamento de Hubbell

- ▣ Abundância de sementes é tão alta embaixo das plantas parentais que a alta mortalidade não resulta na dissociação espacial entre adultos e recrutas.
- ▣ Maior recrutamento próximo dos parentais.
- ▣ Grau de agregação semelhante ao longo da ontogenia.
- ▣ Associação espacial forte entre adultos/ sementes e recrutas.

Modelo de recrutamento de Hubbell



Dispersal

Survivorship - - -

Establishment ———

Modelo de recrutamento de Hubbell

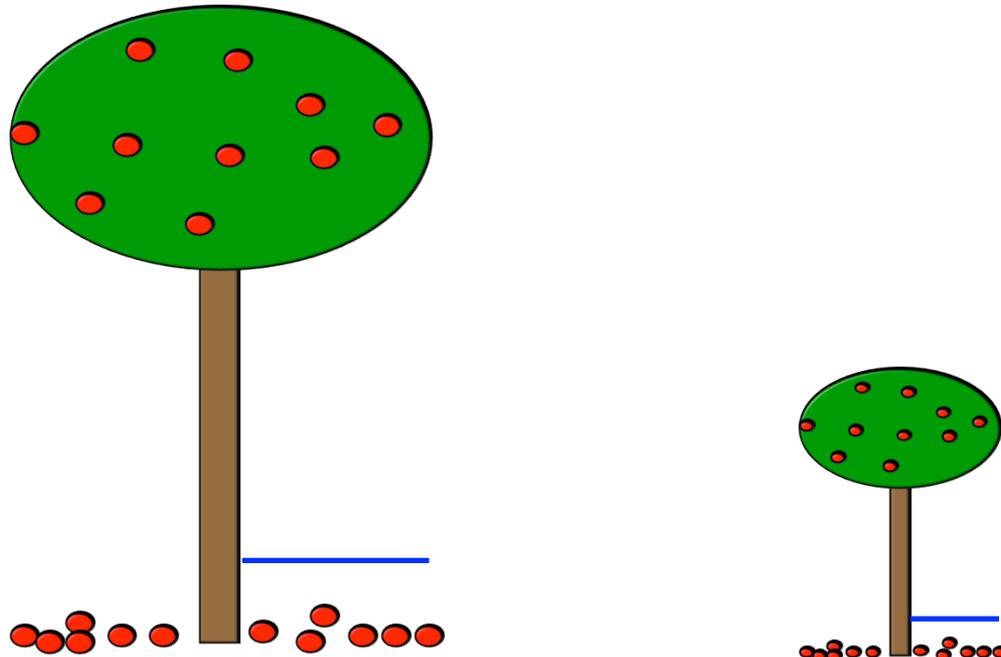
- Implicações para uma das principais teorias de coexistência de espécies: Teoria Neutra (Hubbell 2001).
- Espécies compõem uma comunidade local quando chegam por imigração a partir do *pool* regional (ou surgem por especiação).
- Quando um indivíduo morre, ele é substituído por outro: dispersão determina a composição e a localização dos indivíduos na comunidade.
- Todos os indivíduos de todas as espécies do mesmo nível trófico (plantas) são ecologicamente equivalentes.
- Substituição estocástica de espécies é suficiente para gerar alta riqueza.

Modelo Janzen-Connell x Hubbell

- Há evidências que apoiam os dois modelos.
 - Janzen-Connell: Augspurger (1984), Calviño-Cancela (2002), Houle (1992), Rey & Alcantara (2000).
 - Hubbell: García *et al.* (2005), Jordano & Herrera (1995).
- Quando mortalidade é tão alta perto das plantas parentais a ponto de resultar na dissociação espacial entre adultos/sementes e recrutas?

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.

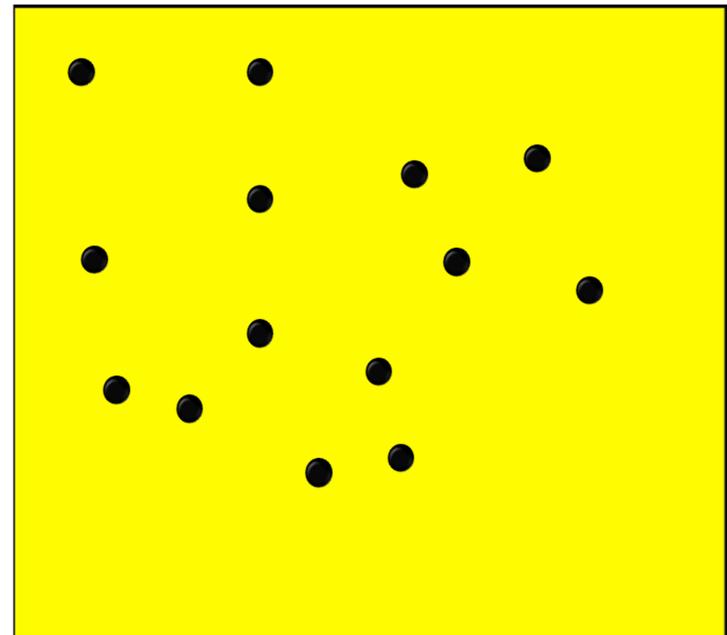
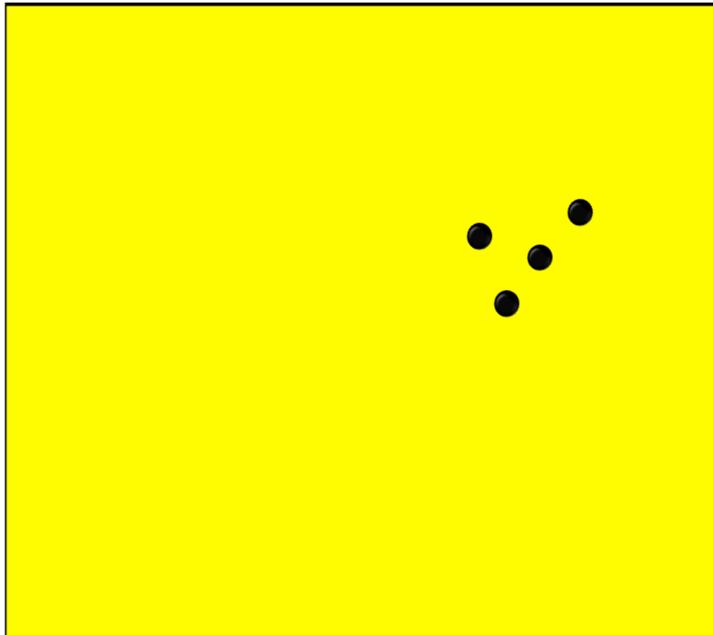


Altura da espécie

- 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).

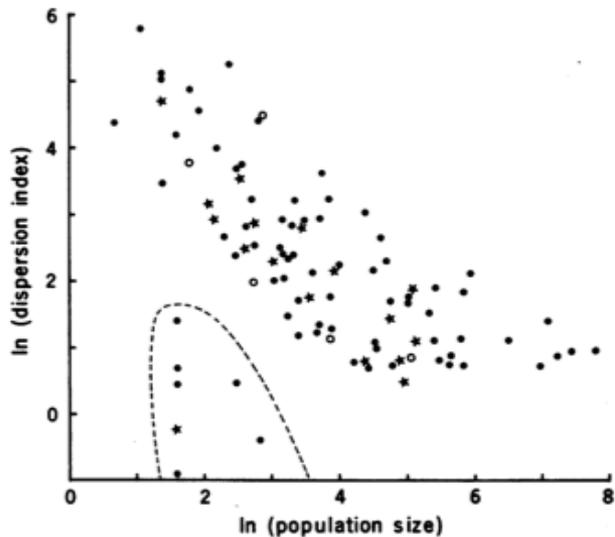
Densidade populacional

- Populações com baixa densidade de indivíduos potencialmente reprodutivos (“indivíduos grandes”) são mais agregadas: dispersão local (Bleher *et al.* 2002).



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 $\ln I_b$ 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

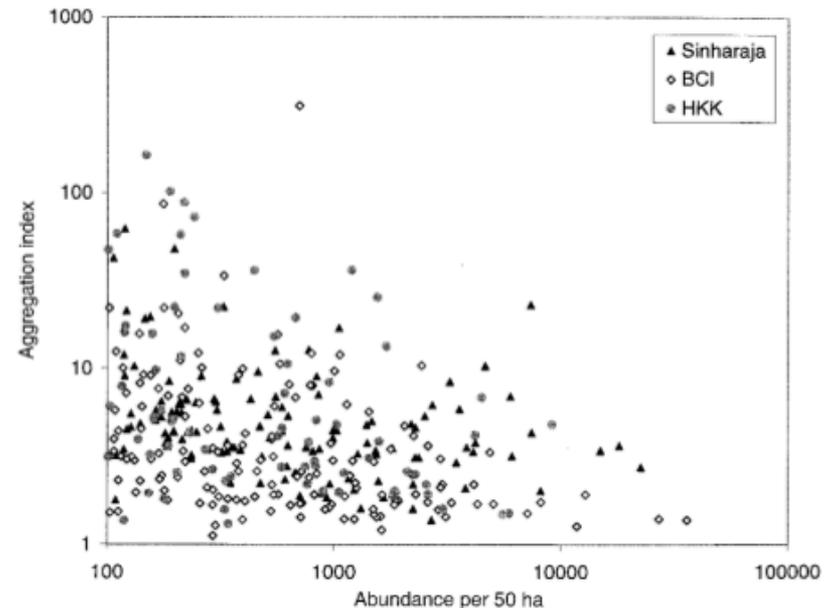


Fig. 2. Aggregation index (Ω_{0-10} , the relative density of conspecifics within 10 m of focal trees) for all species with ≥ 100 individuals at three plots, as a function of the abundance of each species, on a log-log scale.

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

Densidade populacional

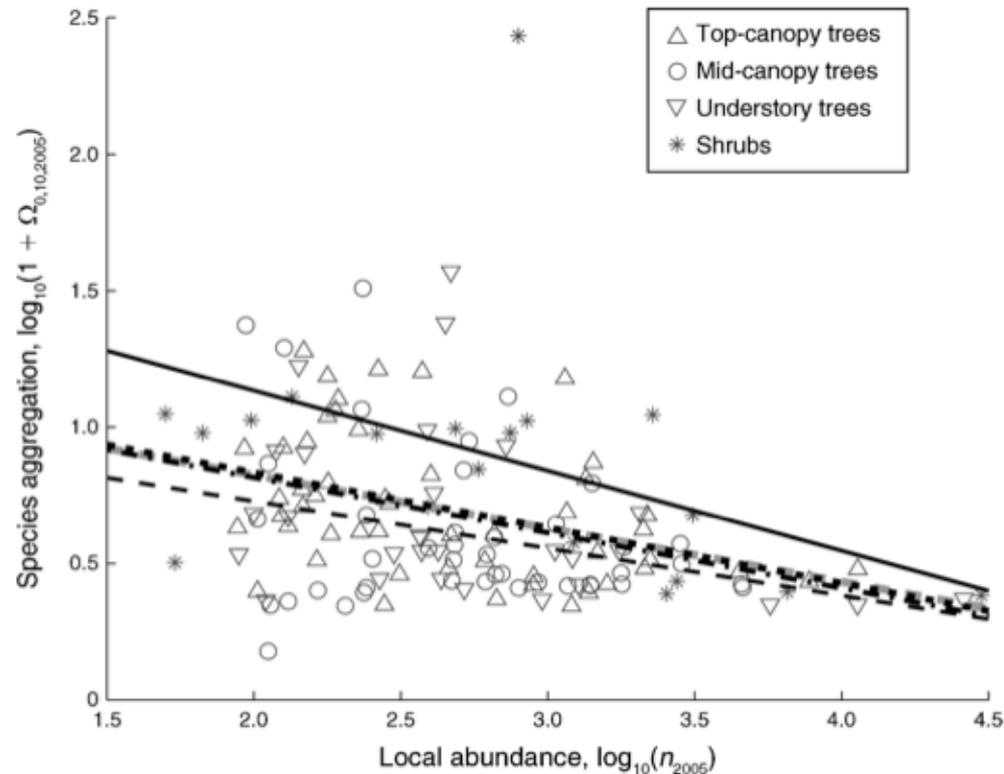


FIG. 2. There is a strong correlation between local abundance $\log_{10}(n_{2005})$ and aggregation of species $\log_{10}(1 + \Omega_{0,10,2005})$. The black lines show the best linear fit for the species of the four different growth types (solid for shrubs, dashed-dotted for understory trees, dashed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

- ▣ Problema estatístico? Plotkin *et al.* (2000).
- ▣ 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 reprodutivo

- Espécies dióicas têm menos indivíduos que contribuem com a dispersão de sementes.
- Devido a efeitos de densidade, têm populações mais agregadas do que espécies monóicas e homóicas.

Dioecious

$[\text{♀}] + [\text{♂}]$

Monoecious

$[\text{♀} + \text{♂}]$

Homoecious

$[\text{♀}^*]$

Sistema reprodutivo

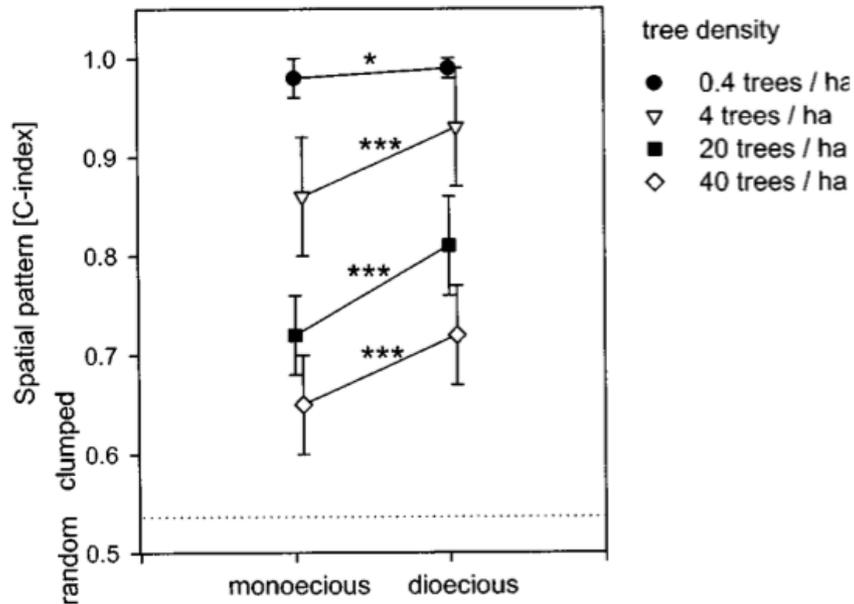
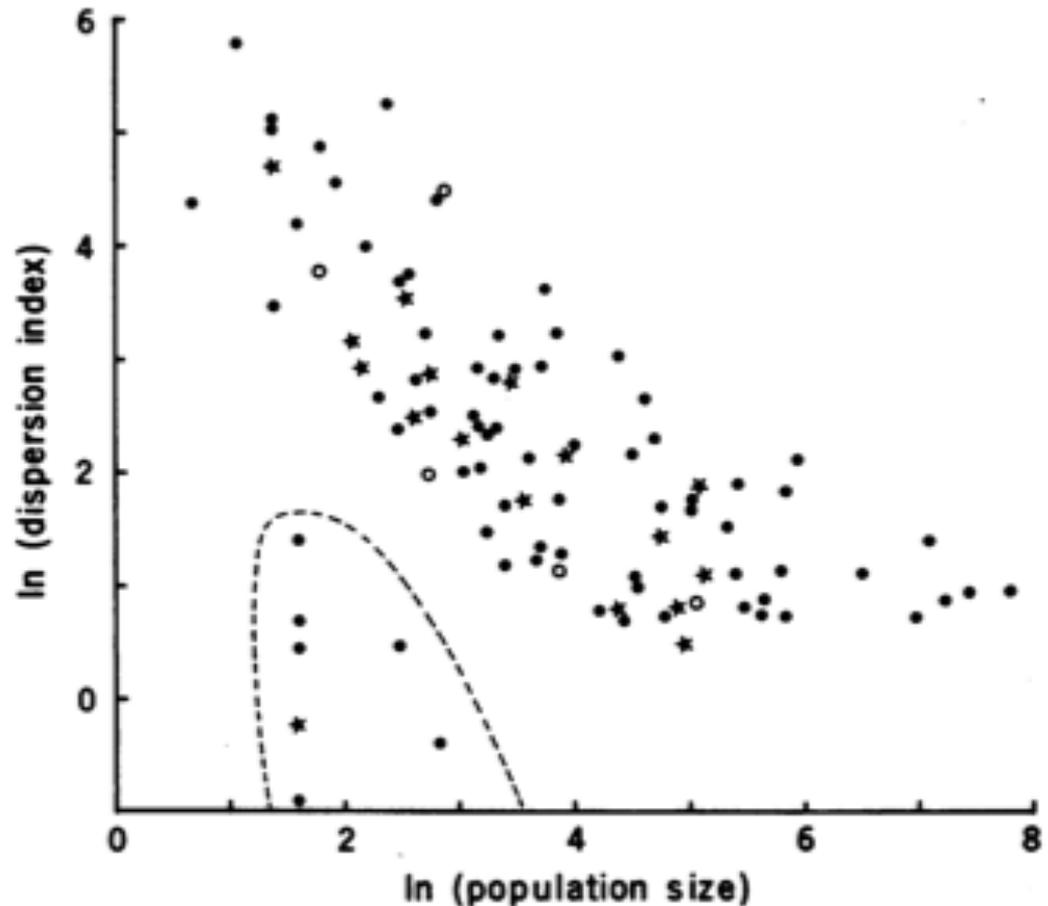


Fig. 3. Spatial pattern of tree populations measured as C-index (mean \pm SD) after 300 simulated years for monoecious and dioecious tree populations at four different tree densities. Initial spatial pattern: random, dispersal distance: 20 m, distribution of dispersal distances: negative exponential.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

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

- Espécies com baixa densidade da madeira:
 - Crescimento rápido.
 - Intolerantes à sombra.
 - Melhores colonizadoras.
 - Rápida ocupação de clareiras e forte agregação.

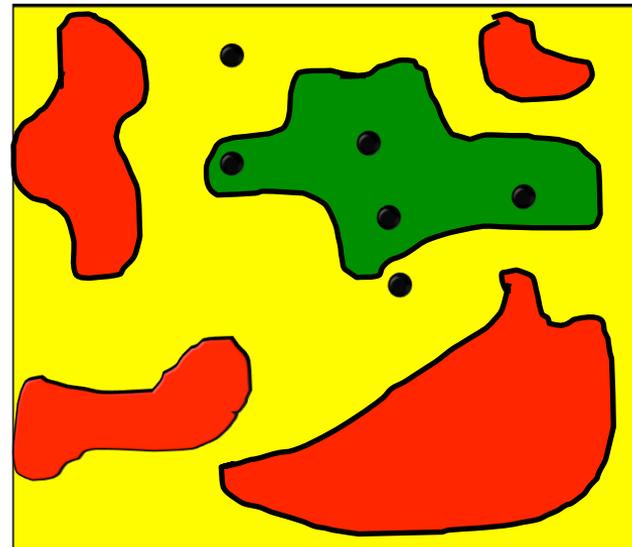
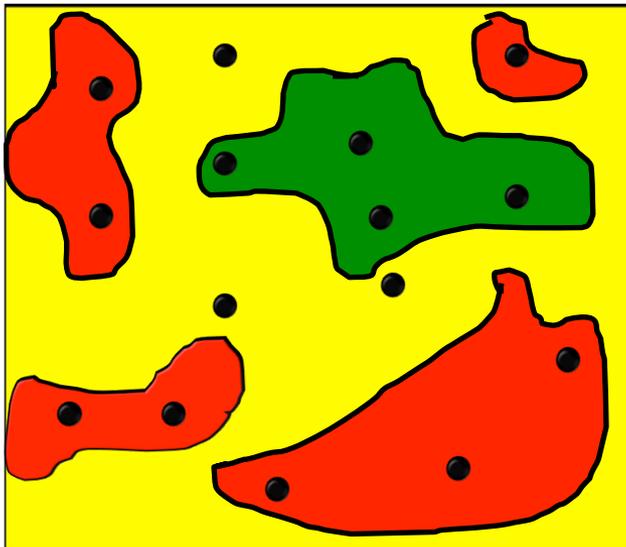
Densidade da madeira

- Espécies com alta densidade da madeira:
 - Crescimento lento.
 - Tolerantes à sombra.
 - Domínio em estágios sucessionais tardios.
 - Como podem ocorrer em ambientes com pouca luz, devem apresentar menor agregação.
 - Mas apresentam baixa densidade de indivíduos reprodutivos, podendo ter maior agregação.
- Flügge *et al.* (2012).

Processos pós-dispersão

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

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



Filtragem ambiental

- Implicações para uma das principais teorias de coexistência de espécies: Teoria de Nicho.
- A distribuição dos indivíduos de uma espécie é restrita pelo seu nicho: indivíduos só são encontrados em determinadas condições ambientais (determinismo).
- Como cada espécie tem um nicho, a alta riqueza é explicada pela heterogeneidade ambiental: uma espécie em cada ambiente (MacArthur & Levins 1967, Ashton 1969, MacArthur 1969).

Heterogeneidade ambiental

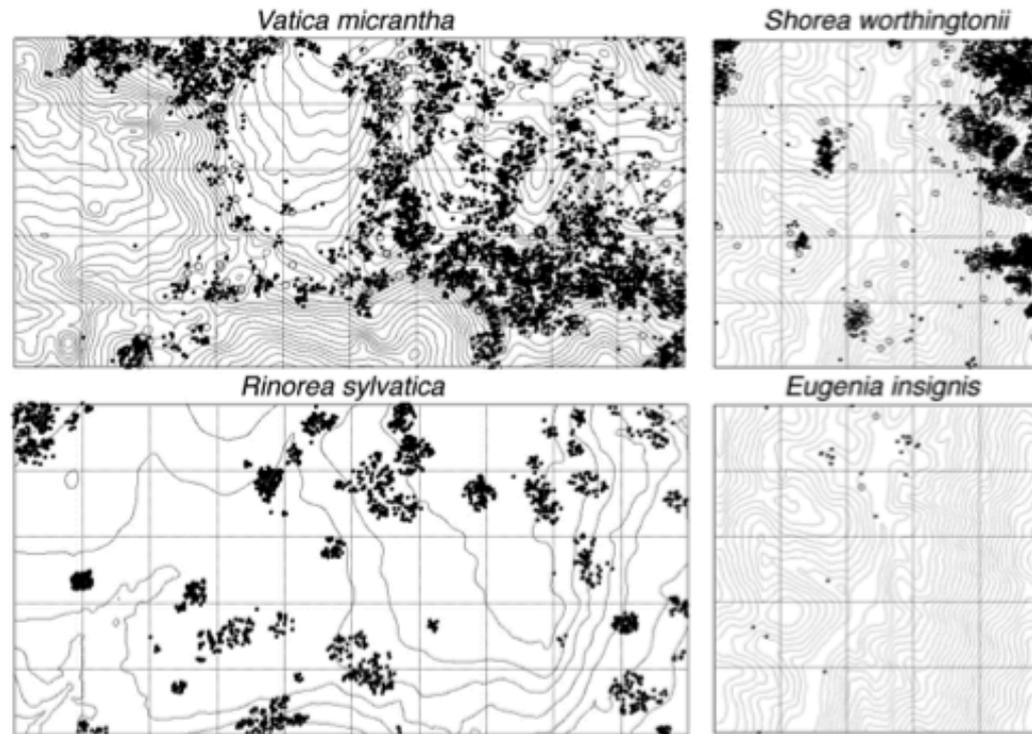


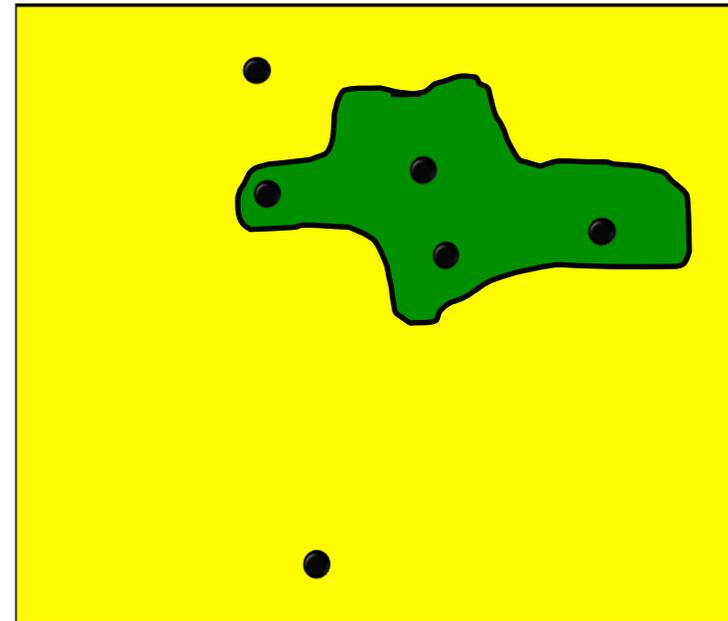
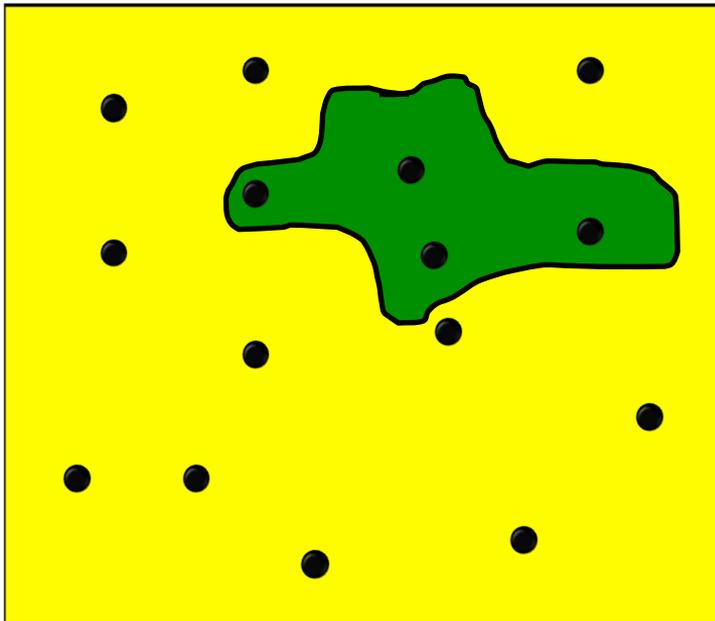
Fig. 3. Distribution maps for species also used in Fig. 1. Small circles, trees of 1 to 9.9 cm diameter; open circles, trees of ≥ 10 cm diameter. Grid squares = 1 ha. *Vatica* clumps follow ridges at Lambir. *Rinorea* clumps at BCI do not correlate with any known canopy, topographic, or soil feature,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

Processos pós-dispersão

- Interações positivas:
 - Associações com micorrizas.
 - Facilitação.
 - Dickie *et al.* (1997).



Maior agregação,
dissociação espacial
e relação positiva
com variáveis



Processos pós-dispersão

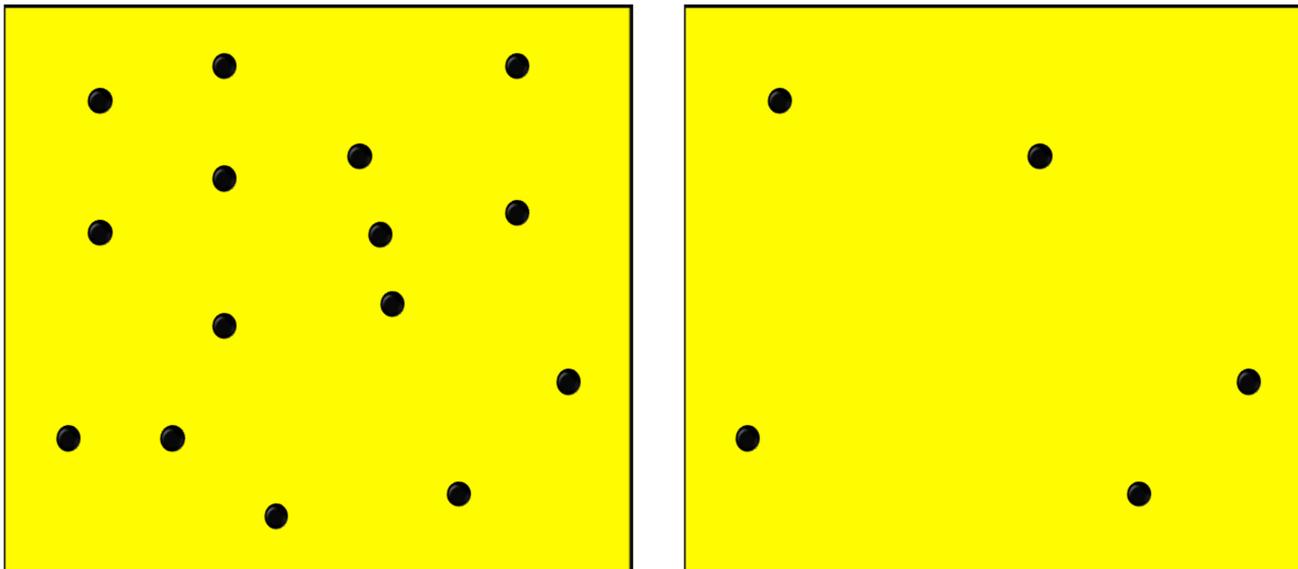
■ Mortalidade dependente de densidade:

- Ataque de inimigos naturais.
- Competição intraespecífica.

Menor agregação e
relação negativa com
densidade



Redução na
agregação é maior
para espécies mais
abundantes



Questão de escala

- Populações de espécies arbóreas tropicais geralmente apresentam agregação em múltiplas escalas espaciais: cada processo opera em escala diferente.
- Agregação hierárquica (Plotkin *et al.* 2000, Wiegand *et al.* 2007).



Questão

- Quando mortalidade é tão alta perto das plantas parentais a ponto de resultar na dissociação espacial entre adultos/sementes e recrutas?

OU

- Sabemos que há evidências empíricas que apoiam tanto o modelo Janzen-Connell como o modelo de recrutamento de Hubbell. Quais fatores determinam o modelo que melhor explica o padrão encontrado em campo?
- Nathan & Casagrandi (2004).