

# Comunidades de ambientes lênticos

Aula 5 – Padrões temporais e espaciais em  
comunidades aquáticas

Aula baseada em Cap. 5 van der Valk (2012),  
Cap. 22 Dodd & Whiles (2010), cap 6 Williams  
(2006)

# Ao final da aula você deverá saber

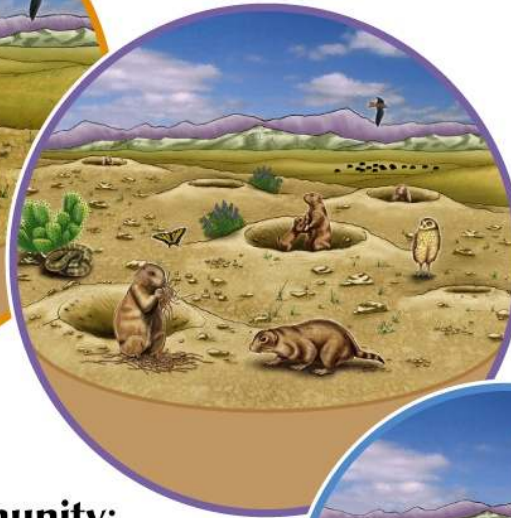
- Maneiras de definir uma comunidade
- Quais os principais padrões de distribuição espacial de plantas e animais
- Padrões de sucessão primária de plantas em poças e lagos
- O que são estados estáveis alternativos
- Fatores estocásticos na formação de comunidades em ambientes aquáticos



**Biosphere:**  
Global processes



**Ecosystem:**  
Energy flux and cycling  
of nutrients



**Community:**  
Interactions among  
populations



**Population:**  
Population dynamics;  
the unit of evolution

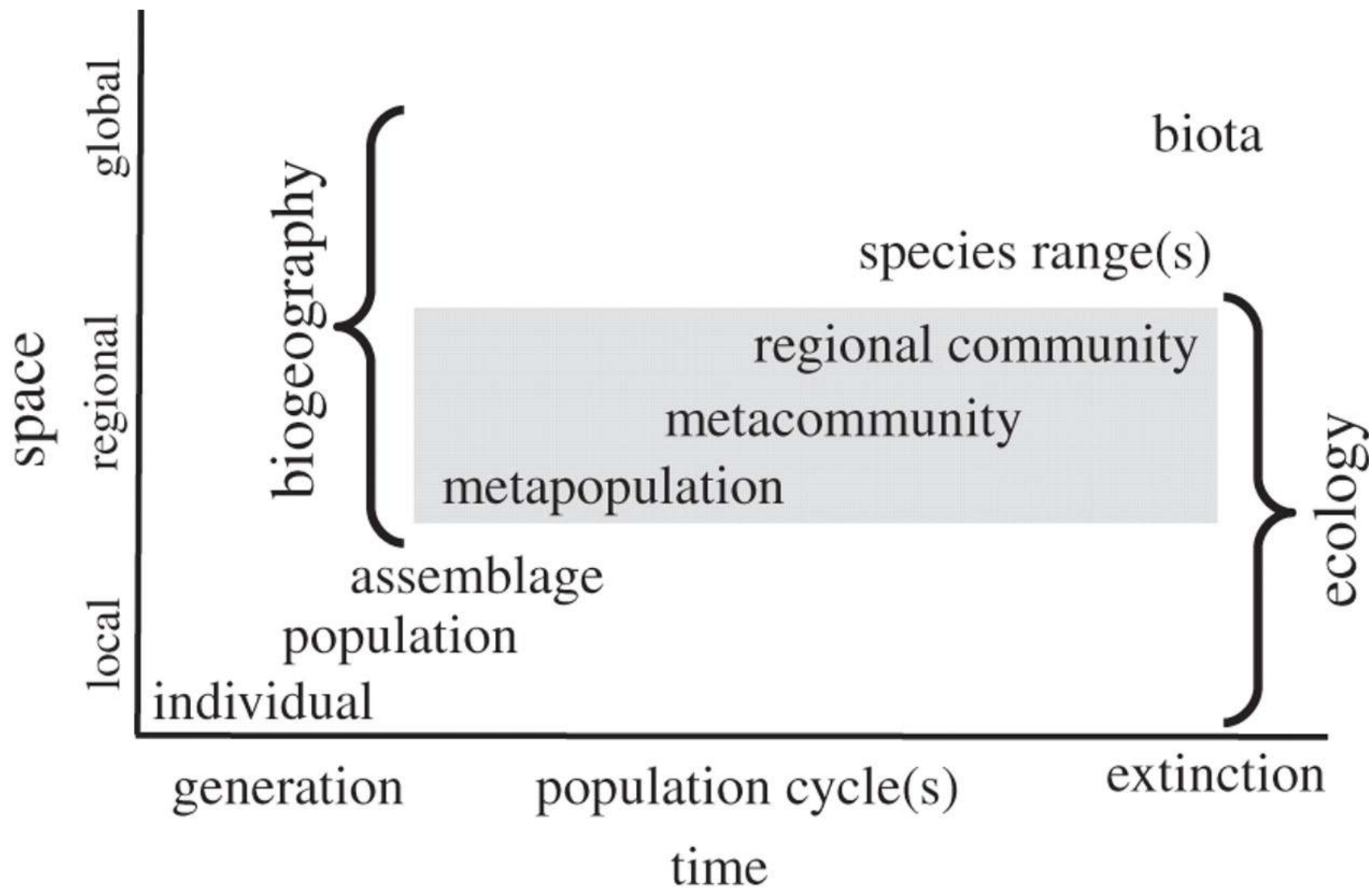


**Organism:**  
Survival and reproduction;  
the unit of natural selection

# Introdução

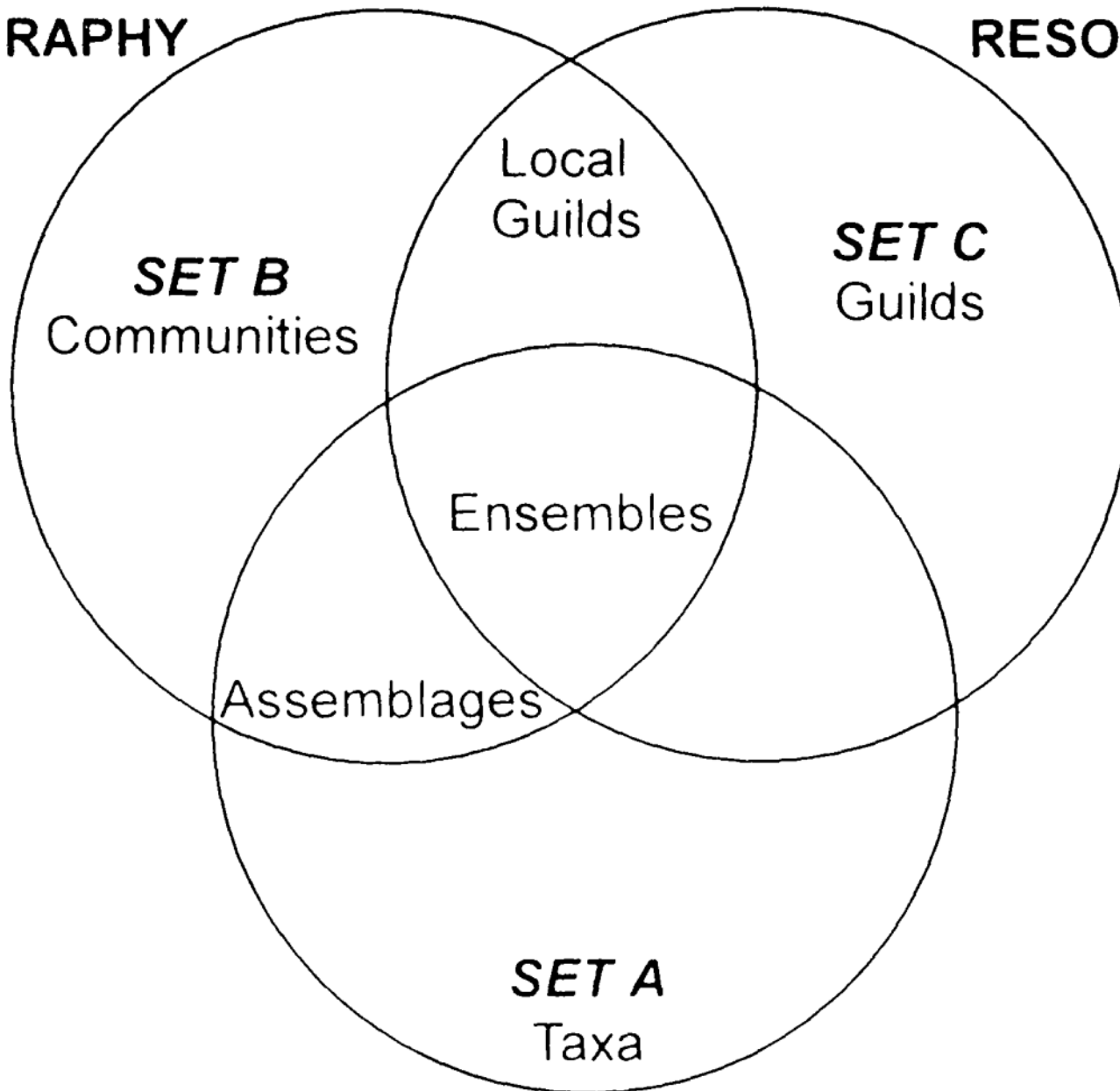
- O que são comunidades?
  - “Conjunto de populações de espécies que ocorrem juntas no espaço e no tempo”

Begon et al. (2004)



**GEOGRAPHY**

**RESOURCES**



**PHYLOGENY**

## REVIEW

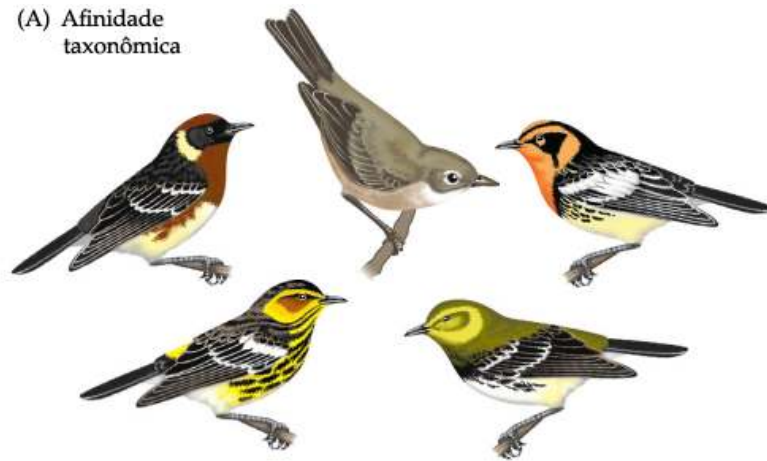
## Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology

James T. Stroud<sup>1,2</sup>, Michael R. Bush<sup>1</sup>, Mark C. Ladd<sup>1</sup>, Robert J. Nowicki<sup>1</sup>, Andrew A. Shantz<sup>1</sup> & Jennifer Sweatman<sup>1</sup>

**Table 2.** Comparison of definitions of *community* taken directly from glossary (or if stated definitively in text) of key ecology textbooks. Data are included from Fauth et al. (1996) and a subsequent review of ecological textbooks post-1996.

Set boundaries	Definition	Source
Pre-1996 (from Fauth et al.)		
Space, time	The species that occur together in space and time	Begon et al. (1990)
Space, time, interactions	An association of interacting populations, usually defined by the nature of their interaction or the place in which they live	Ricklefs (1990)
	A group of organisms that live alongside one another, and in which the different species and individuals interact with one another	Tudge (1991)
Space, time, interactions, phylogeny	A group of interacting plants and animals inhabiting a given area	Smith (1992)
	An assemblage of interacting plants and animals on a shared site	Freedman (1989)
	Group of populations of plants and animals in a given place; ecological unit used in a broad sense to include groups of various sizes and degrees of integration	Krebs (1985)
Post-1996		
Space	The collection of species found in a particular place	Morin (2011)
Space, phylogeny	The total living biotic component of an ecosystem, including plants, animals and microbes.	Calow (2009)
	A group of populations of plants and animals in a given place; used in a broad sense to refer to ecological units of various sizes and degrees of integration	Stiling (1996)
Space, interaction	A group of species living together and interacting through ecological processes such as competition and predation	Levinton (2009)
	An association of interacting populations, usually defined by the nature of their interaction or by the place in which they live	Ricklefs and Miller (1999)
	An association of interacting species living in a particular area; also often defined as all of the organisms living in a particular area	Molles (2010)
Space, time	The species that occur together in space and time	Begon et al. (21990)
	All the species of organisms found in a defined area over ecological time	Dodds (2009)
Space, time, interactions	An assemblage of interacting populations forming and identifiable group within a biome	Arora and Kanta (2009)
Space, time, interactions, phylogeny	n/a	

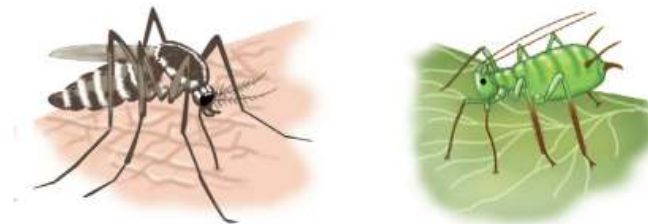
(A) Afinidade  
taxonômica



(B) Guilda



(C) Grupo funcional



**FIGURA 15.4 Subconjuntos de espécies em comunidades** Ecólogos podem estudar subconjuntos de comunidades com base em (A) afinidade taxonômica, (B) guildas, espécies que usam os mesmos recursos, e (C) grupos funcionais, espécies que operam de forma similar, mas usam recursos diferentes.

# Parâmetros no nível da comunidade

- Conceitos de espécie

A hierarchy of species concepts:  
the denouement in the saga of the  
species problem

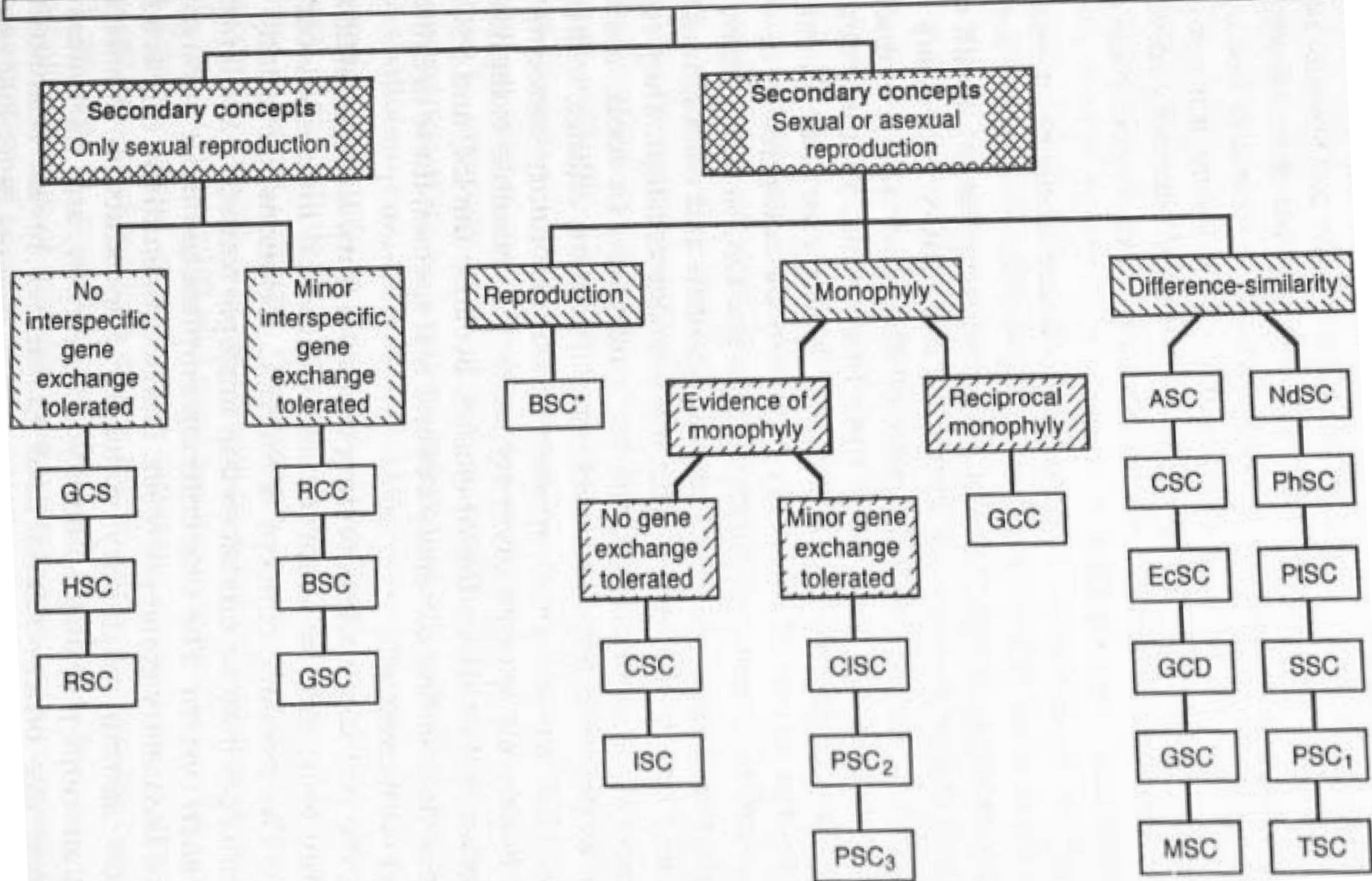
*R. L. Mayden*

**Table 19.1** Species concepts and standardized abbreviations

1. Agamospecies (ASC)	14. Morphological (MSC)
2. Biological (BSC)	15. Non-dimensional (NDSC)
3. Cohesion (CSC)	16. Phenetic (PhSC)
4. Cladistic (ClSC)	17. Phylogenetic (PSC)
5. Composite (CpSC)	1. Diagnosable Version (PSC <sub>1</sub> )
6. Ecological (EcSC)	2. Monophyly Version (PSC <sub>2</sub> )
7. Evolutionary Significant Unit (ESU)	3. Diagnosable and Monophyly Version (PSC <sub>3</sub> )
8. Evolutionary (ESC)	18. Polythetic (PtSC)
9. Genealogical Concordance (GCC)	19. Recognition (RSC)
10. Genetic (GSC)	20. Reproductive Competition (RCC)
11. Genotypic Cluster Definition (GCD)	21. Successional (SSC)
12. Hennigian (HSC)	22. Taxonomic (TSC)
13. Internodal (ISC)	

Primary concepts

Evolutionary species



## Species Concepts and Species Delimitation

KEVIN DE QUEIROZ

TABLE 1. Alternative contemporary species concepts (i.e., major classes of contemporary species definitions) and the properties upon which they are based (modified from de Queiroz, 2005). Properties (or the converses of properties) that represent thresholds crossed by diverging lineages and that are commonly viewed as necessary properties of species are marked with an asterisk (\*). Note that under the proposal for unification described in this paper, the various ideas summarized in this table would no longer be considered distinct species concepts (see de Queiroz, 1998, for an alternative terminology). All of these ideas conform to a single general concept under which species are equated with separately evolving metapopulation lineages, and many of the properties (\*) are more appropriately interpreted as operational criteria (lines of evidence) relevant to assessing lineage separation.

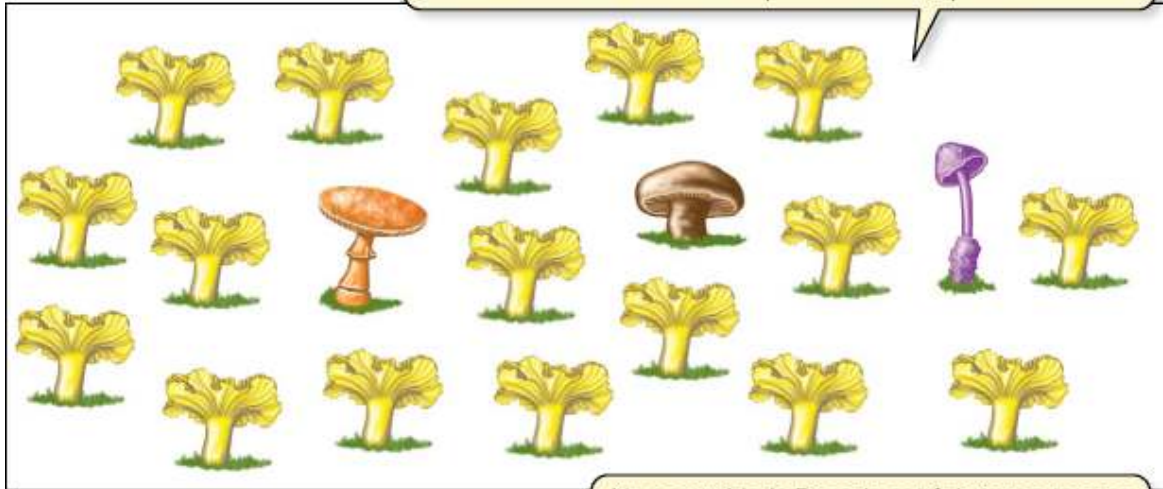
Species concept	Property(ies)	Advocates/references
Biological	Interbreeding (natural reproduction resulting in viable and fertile offspring)	Wright (1940); Mayr (1942); Dobzhansky (1950)
Isolation	*Intrinsic reproductive isolation (absence of interbreeding between heterospecific organisms based on intrinsic properties, as opposed to extrinsic [geographic] barriers)	Mayr (1942); Dobzhansky (1970)
Recognition	*Shared specific mate recognition or fertilization system (mechanisms by which conspecific organisms, or their gametes, recognize one another for mating and fertilization)	Paterson (1985); Masters et al. (1987); Lambert and Spencer (1995)
Ecological	*Same niche or adaptive zone (all components of the environment with which conspecific organisms interact)	Van Valen (1976); Andersson (1990)
Evolutionary	Unique evolutionary role, tendencies, and historical fate	Simpson (1951); Wiley (1978); Mayden (1997)
(some interpretations)	*Diagnosability (qualitative, fixed difference)	Grismer (1999, 2001)
Cohesion	Phenotypic cohesion (genetic or demographic exchangeability)	Templeton (1989, 1998a)
Phylogenetic	Heterogeneous (see next four entries)	(see next four entries)
Hennigian	Ancestor becomes extinct when lineage splits	Hennig (1966); Ridley (1989); Meier and Willmann (2000)
Monophyletic	*Monophyly (consisting of an ancestor and all of its descendants; commonly inferred from possession of shared derived character states)	Rosen (1979); Donoghue (1985); Mishler (1985)
Genealogical	*Exclusive coalescence of alleles (all alleles of a given gene are descended from a common ancestral allele not shared with those of other species)	Baum and Shaw (1995); see also Avise and Ball (1990)
Diagnosable	*Diagnosability (qualitative, fixed difference)	Nelson and Platnick (1981); Cracraft (1983); Nixon and Wheeler (1990)
Phenetic	*Form a phenetic cluster (quantitative difference)	Michener (1970); Sokal and Crovello (1970); Sneath and Sokal (1973)
Genotypic cluster (definition)	*Form a genotypic cluster (deficits of genetic intermediates; e.g., heterozygotes)	Mallet (1995)

# Parâmetros no nível da comunidade

- Conceitos de espécie
- “Estrutura” da comunidade
  - Riqueza e abundância de espécies
  - “Diversidade”

Comunidade A

Na comunidade A, a abundância de uma espécie (os cogumelos amarelos) é maior em relação às outras espécies, portanto essa comunidade tem baixa equabilidade de espécies.



Comunidade B

Na comunidade B, cada espécie tem a mesma abundância, portanto essa comunidade tem alta equabilidade de espécies.



**FIGURA 15.6 Riqueza de espécies e equabilidade de espécies** As duas comunidades hipotéticas de cogumelos mostradas aqui têm o mesmo número de espécies (riqueza de espécies), mas abundâncias relativas diferentes (equabilidade de espécies). A comunidade A tem menor equabilidade que a comunidade B; assim, a diversidade de espécies é menor na comunidade A (ver Tabela 15.1).

**Table 1** This table describes three common descriptions of community structure in increasing degrees of accuracy in parallel with decreasing degrees of simplicity. Species abundance distributions are intermediate on these scales

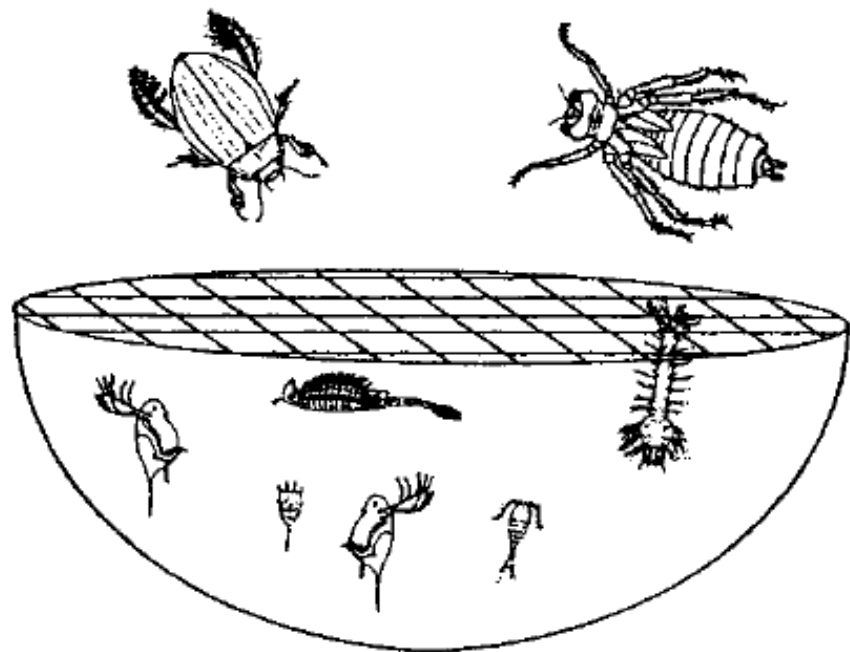
Complexity	Data	Example	Strengths	Weaknesses																		
Low	Univariate measures such as species richness, S; Shannon evenness, J; Simpson diversity, 1-D; Number of individuals, N	$S = 5,$ $N = 17,$ $J = 1.20,$ $1-D = 0.60,$ # singletons = 2	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Can compare between communities that have few or no species in common</li> <li>2. Easy to understand</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. High loss of information</li> <li>2. Depends on sample size which is not included in the measure</li> </ol>																		
Intermediate	Species abundance distribution (SAD) – a vector of numbers with zero abundances eliminated and no species labels attached, possibly displayed as a curve in a 2-D plot	<p>{10 3 2 1 1}</p>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Can compare between communities that have few or no species in common (can even compare, e.g., freshwater diatoms to tropical birds)</li> <li>2. Easy to understand</li> <li>3. Moderate retention of information – can still look at questions such as relative proportion of rare, intermediate, and common species</li> <li>4. Visual comparison of two communities possible</li> <li>5. Information about sample size is incorporated in the SAD</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Some loss of information</li> <li>2. Comparing two communities not as easy as comparing with univariate measures</li> </ol>																		
High	Species labeled and zero abundances retained, e.g. Q-mode matrix with species in rows, sites in columns, and abundance in cells. Used in analyses such as ordination	<table border="1"> <thead> <tr> <th></th> <th>Site 1</th> <th>Site 2</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td><i>S. primus</i></td> <td>10</td> <td>8</td> </tr> <tr> <td><i>S. secundus</i></td> <td>3</td> <td>4</td> </tr> <tr> <td><i>X. maximus</i></td> <td>2</td> <td>1</td> </tr> <tr> <td><i>X. minimus</i></td> <td>1</td> <td>2</td> </tr> <tr> <td><i>Q. singularis</i></td> <td>1</td> <td>0</td> </tr> </tbody> </table>		Site 1	Site 2	<i>S. primus</i>	10	8	<i>S. secundus</i>	3	4	<i>X. maximus</i>	2	1	<i>X. minimus</i>	1	2	<i>Q. singularis</i>	1	0	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Full retention of information</li> <li>2. Ability to track changes in abundance of individual species</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Cannot compare communities that are not largely similar</li> <li>2. Difficult to understand (presented as table of numbers or as output of multivariate statistics such as ordination)</li> </ol>
	Site 1	Site 2																				
<i>S. primus</i>	10	8																				
<i>S. secundus</i>	3	4																				
<i>X. maximus</i>	2	1																				
<i>X. minimus</i>	1	2																				
<i>Q. singularis</i>	1	0																				

# Padrões espaciais

# Quais processos regulam a diversidade ao longo do espaço?

- Frequência de distúrbio
  - Gradiente de hidroperíodo como um gradiente de distúrbio
  - Maior diversidade (riqueza) em hidroperíodos intermediários
  - Crustáceos, chironomídeos, anfíbios suportam a predição deste modelo

(a) Short-hydroperiod pond



(b) Long-hydroperiod pond

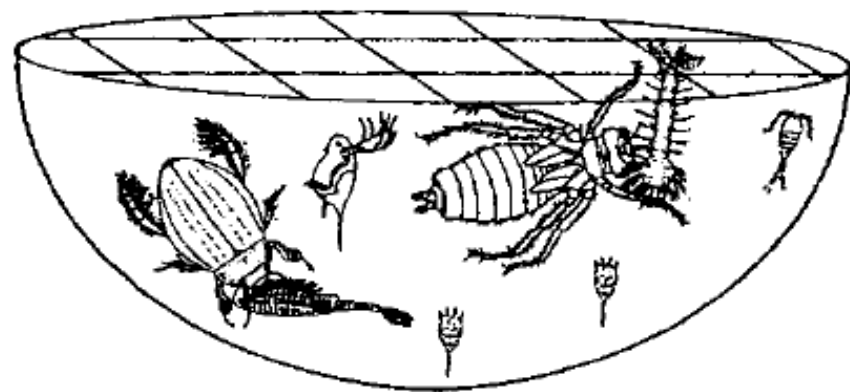
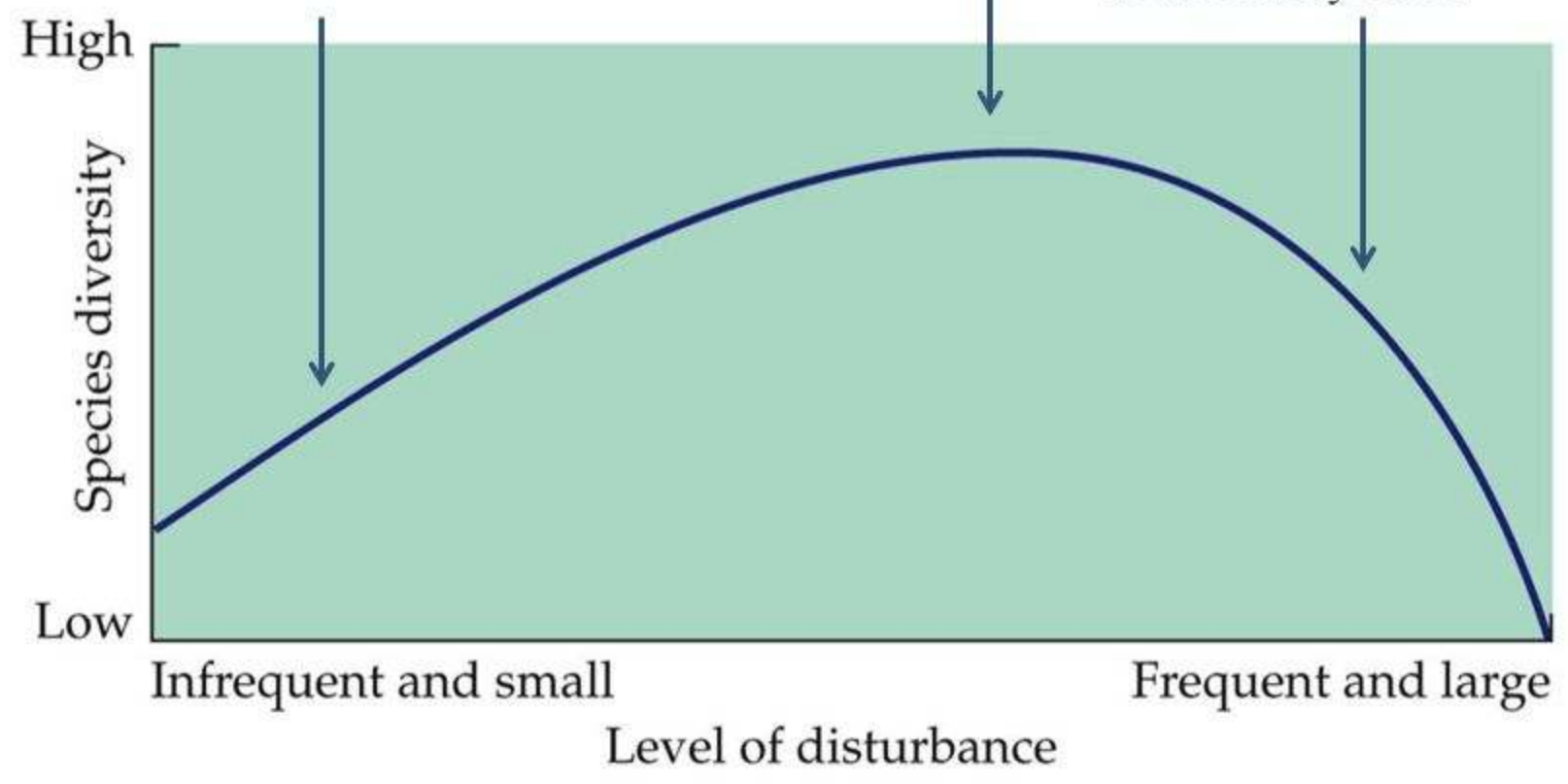


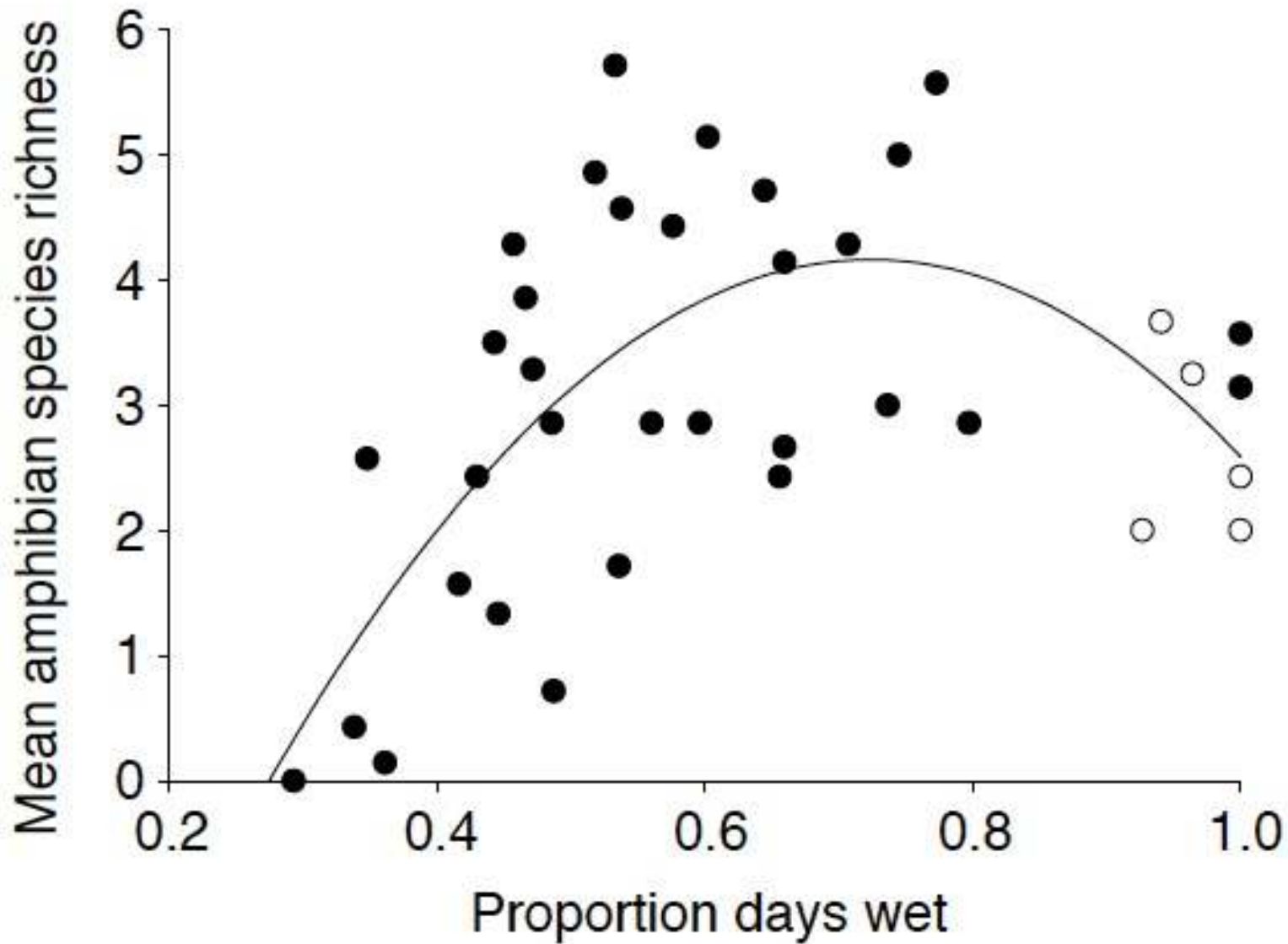
Figure 18.14 The Intermediate Disturbance Hypothesis

At intermediate disturbance levels, a balance between disruption of competition and mortality leads to high diversity.

At low disturbance levels, competitive exclusion reduces diversity.

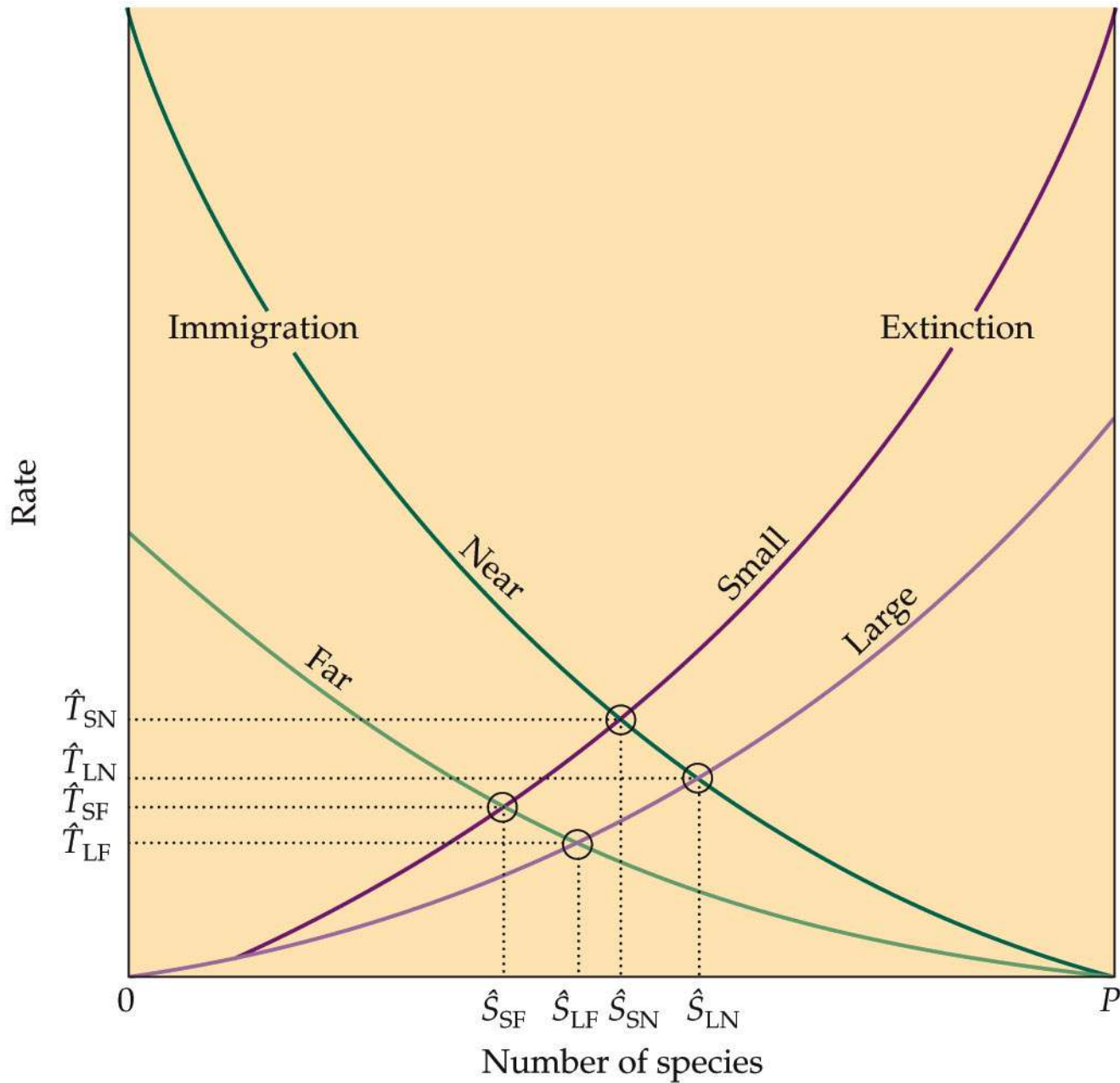
At high disturbance levels, diversity declines as mortality rises.





# Quais processos regulam a diversidade ao longo do espaço?

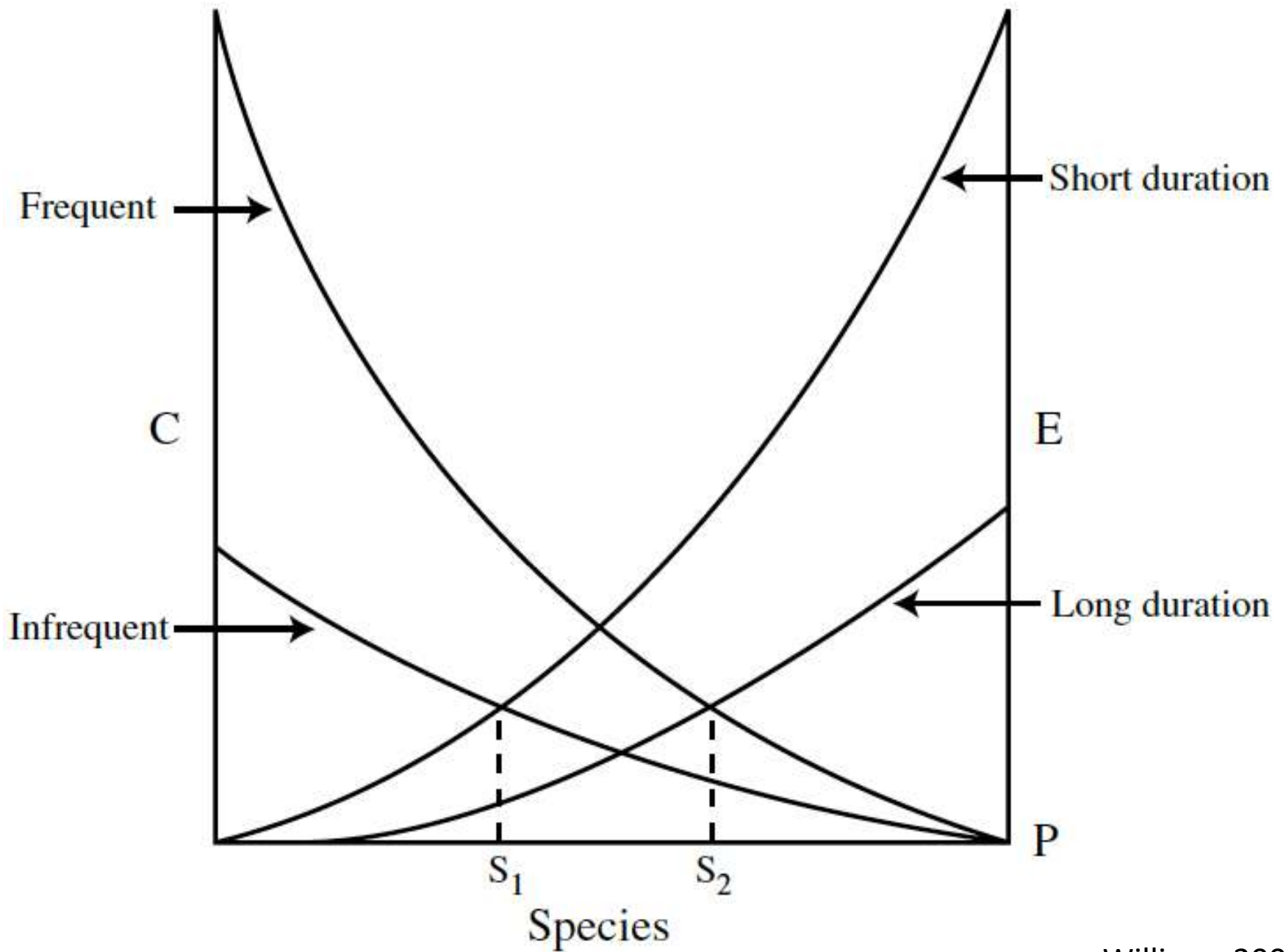
- Frequência de distúrbio
  - Gradiente de hidroperíodo como um gradiente de distúrbio
  - Maior diversidade (riqueza) em hidroperíodos intermediários
  - Crustáceos, chironomídeos, anfíbios suportam a predição deste modelo
- Tamanho do hábitat (Área)
  - Teoria da biogeografia de ilhas
  - Dinâmica de colonização e extinção



**BIOGEOGRAPHY, 4e, Figure 13.9**

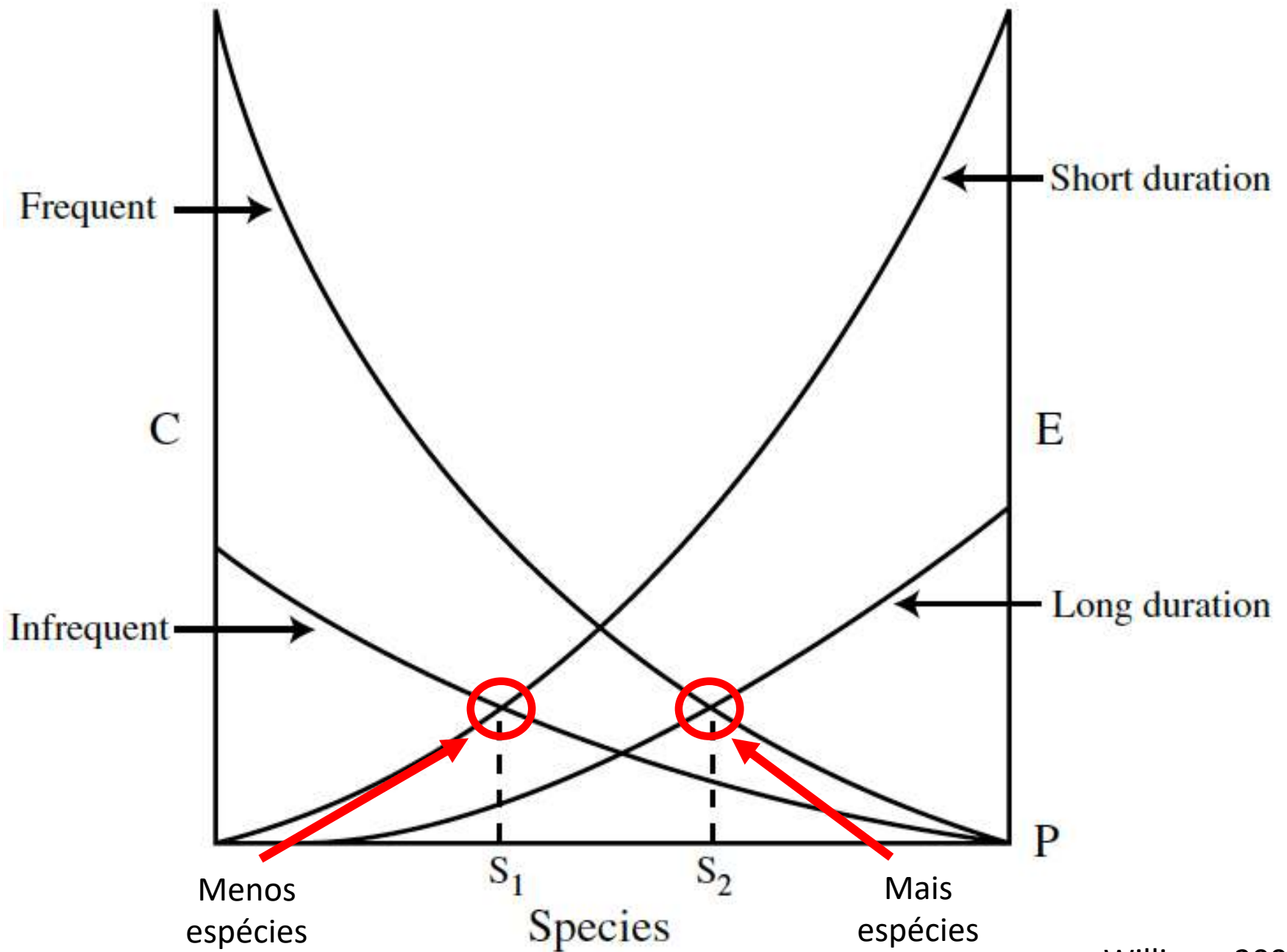
# Teoria de Equilíbrio de Biogeografia de Ilhas

- Riqueza de espécies numa ilha é um balanço entre distância do continente e tamanho da ilha, que influencia a taxa de colonização e extinção

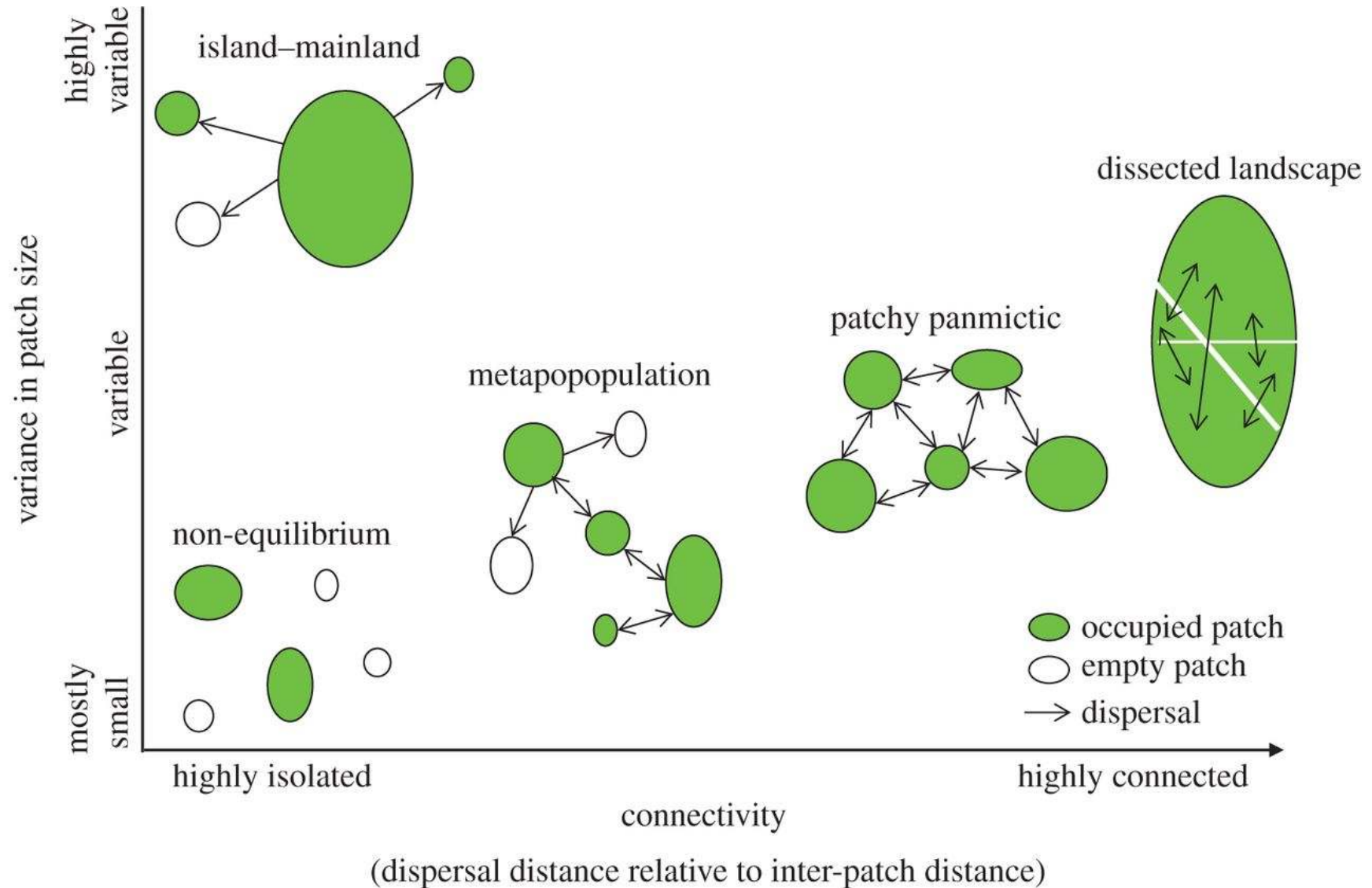


# TEBI aplicado à poças temporárias

- Espaço = tempo
  - Duração do habitat (hidroperíodo)
  - Frequência de enchimento da poça
- Predições
  - Poças com hidroperíodo menor e que enchem infrequentemente terão menos espécies no equilíbrio do que aquelas em poças que enchem mais frequentemente e sustentam água por mais tempo



# TEBI como um tipo especial de metapopulação



# Metacomunidades

Microartrópodes em Manchas de musgos/briófitas



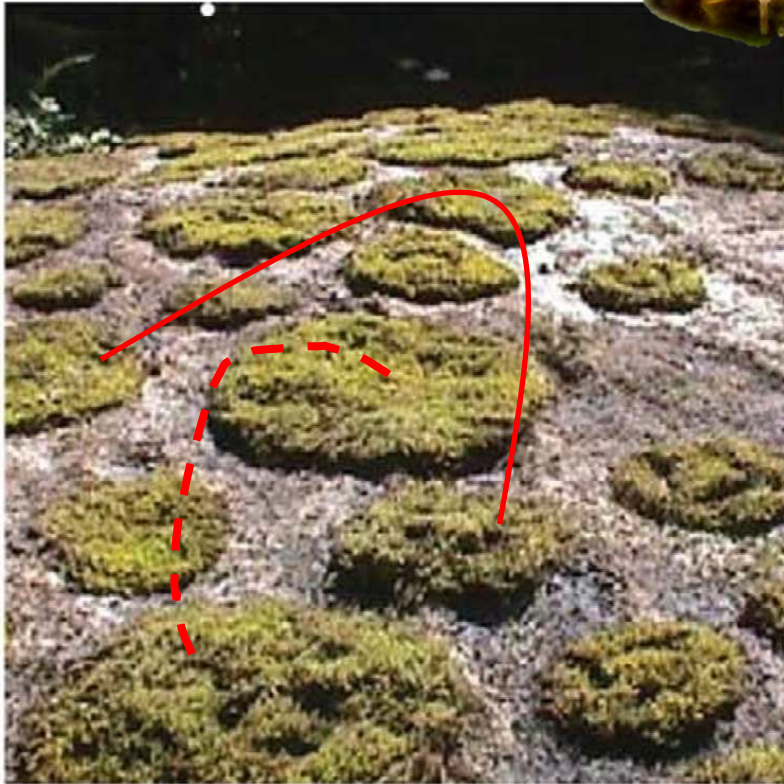
Aves em fragmentos de floresta Amazônica



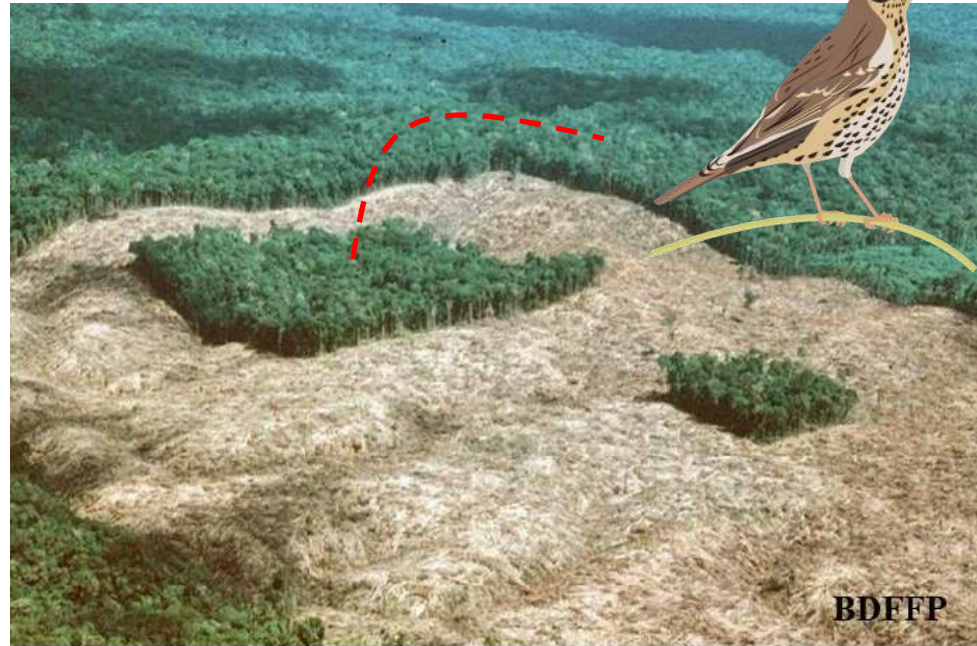
Conceito multi-escala

# Metacomunidades

Microartrópodes em Manchas de musgos/briófitas

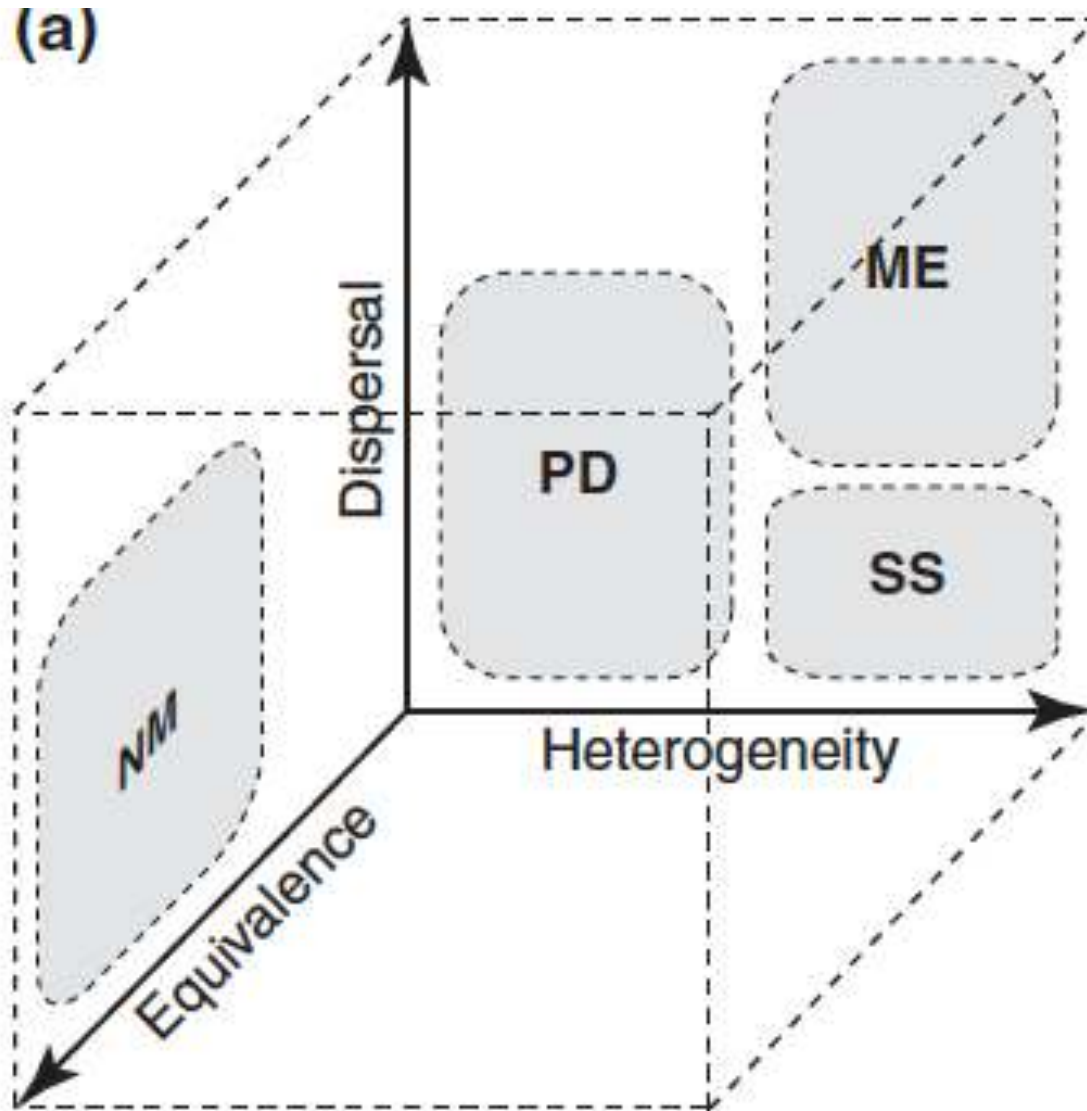


Aves em fragmentos de floresta Amazônica



Gonzalez et al. 2005

# Metacomunidades



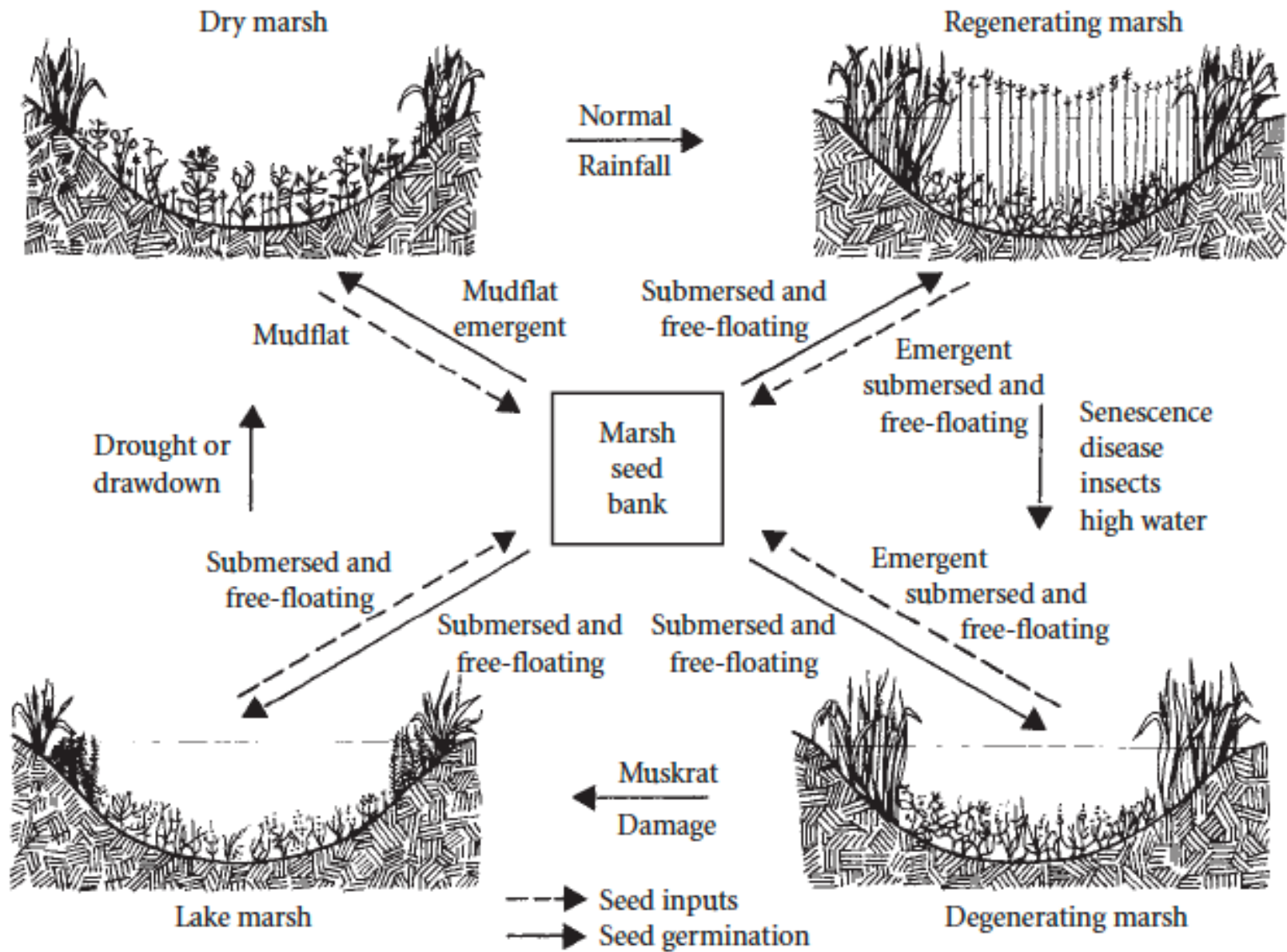
# Metacomunidades

- Diversidade de espécies é um balanço entre heterogeneidade da mancha de hábitat e conectividade (dispersão)
- Quatro arquétipos com diferentes pressupostos e ferramental matemático
  - Species sorting
  - Patch dynamics
  - Neutral theory
  - Mass effect

# Padrões temporais

# Sucessão ecológica em corpos d'água

- Sucessão de (grupos de) espécies ao longo do tempo em uma comunidade
  - Fenologia
  - “Climax”

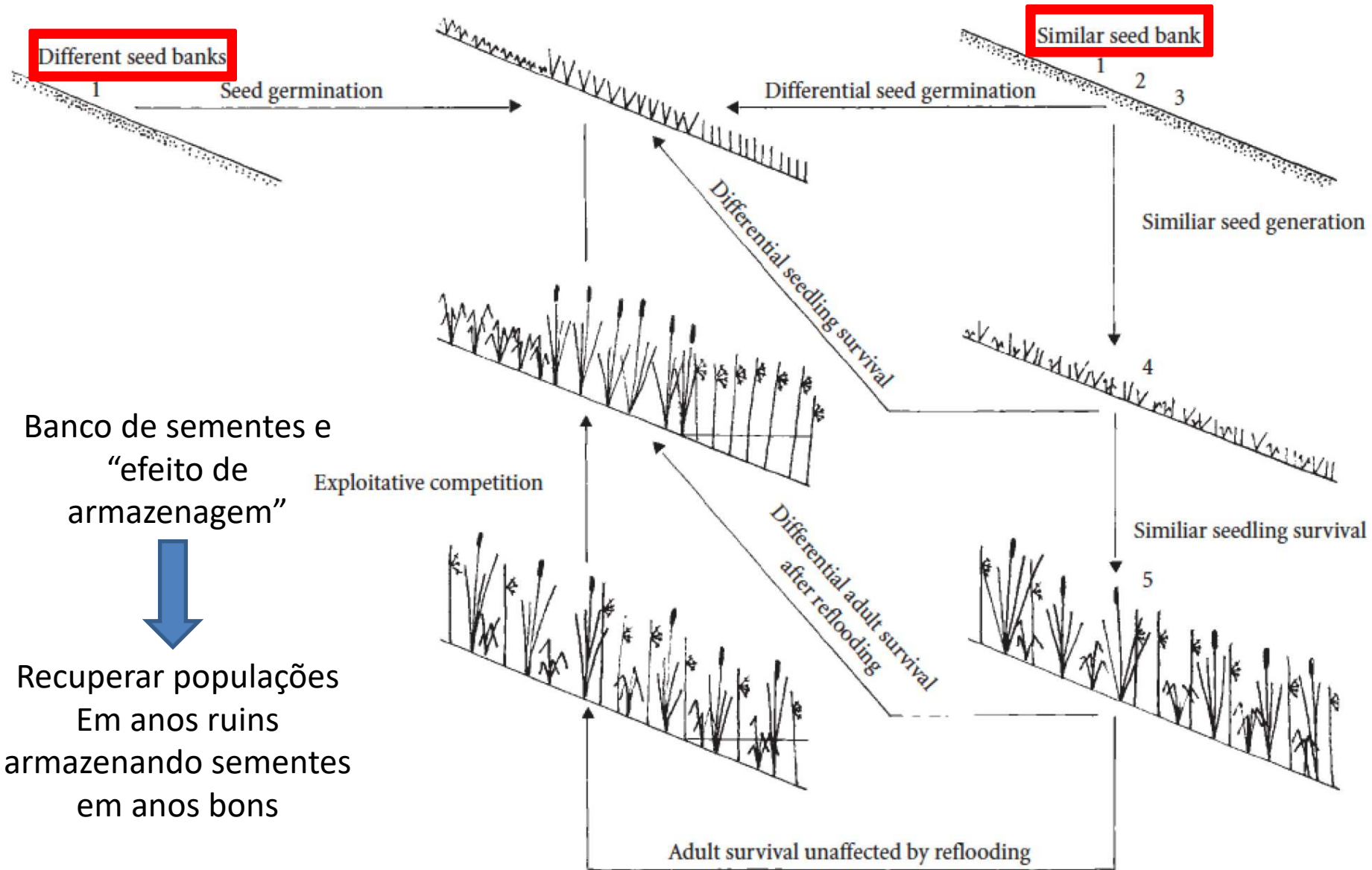


**Figure 5.7**

Changes in coenoclines during the four stages of an idealized wet-dry cycle in a semipermanent prairie pothole. From van der Valk and Davis (1978a).

# Sucessão ecológica em corpos d'água

- Sucessão de (grupos de) espécies ao longo do tempo em uma comunidade
  - Fenologia
  - “Climax”
- Pode refletir restrições fisiológicas ao clima ou fatores estocásticos (“efeitos de prioridade”)



# Sucessão ecológica em corpos d'água

- Sucessão de (grupos de) espécies ao longo do tempo em uma comunidade
  - Fenologia
  - “Climax”
- Pode refletir restrições fisiológicas ao clima ou fatores estocásticos (“efeitos de prioridade”)
- Adaptações às mudanças no próprio ambiente

**Represa  
construída  
por castores**



**Engenheiro  
de  
ecossistemas**



**Construção  
De  
nicho**

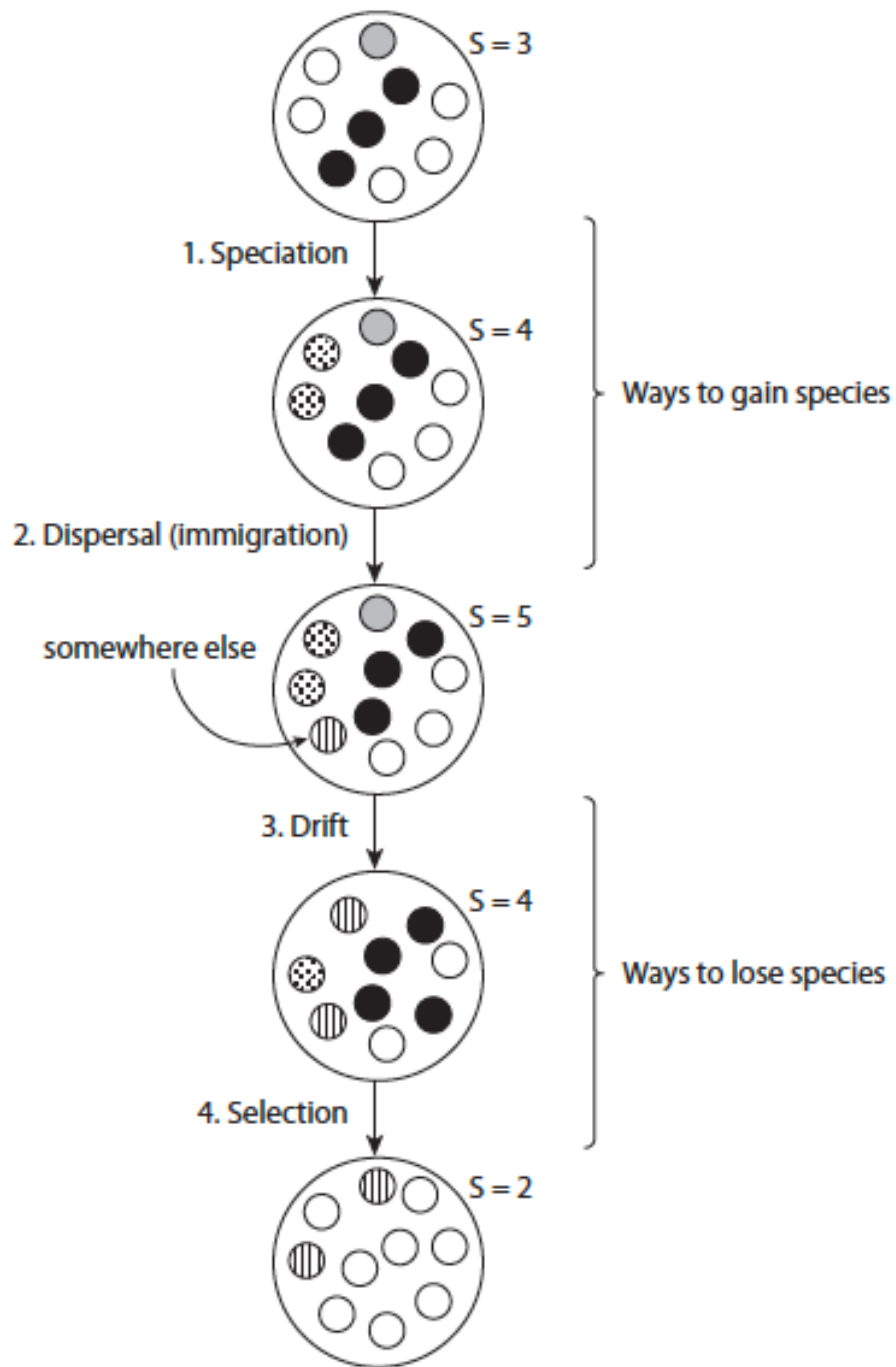


# Sucessão ecológica em corpos d'água

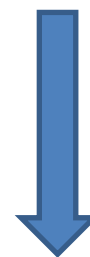
- Sucessão de (grupos de) espécies ao longo do tempo em uma comunidade
  - Fenologia
  - “Climax”
- Pode refletir restrições fisiológicas ao clima ou fatores estocásticos (“efeitos de prioridade”)
- Adaptações às mudanças no próprio ambiente
- “Partição” temporal
  - Tempo como recurso
  - Ao longo do dia e/ou ao longo do ano (sazonal)

Espécies	Meses												Referências
	Jan.	Fev.	Mar.	Abr.	Mai	Jun.	Jul.	Ago.	Set.	Out.	Nov.	Dez.	
<b>Família Bufonidae</b>													
<i>Rhinella schneideri</i>	■	■								■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Rhinella ornata</i>							■	■					Toledo et al. (2003)
<b>Família Hylidae</b>													
<i>Dedropsophus elianeae</i>											■		Santos et al. (2007)
<i>Dedropsophus melanargyreus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Silva et al. (2010)
<i>Dedropsophus minutus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Dedropsophus nanus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Dedropsophus sanborni</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Menin et al. (2005)
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Hypsiboas faber</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Prado (2009)
<i>Hypsiboas lundii</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Cais (1992)
<i>Hypsiboas raniceps</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Phyllomedusa azurea</i>											■	■	Prado et al. (2008)
<i>Pseudis platensis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Scinax berthae</i>											■	■	Vasconcelos & Rossa-Feres (2005)
<i>Scinax fuscumarginatus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Scinax fuscovarius</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Scinax sp. (aff. similis)</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Trachycephalus typhonius</i>											■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<b>Família Leptodactylidae</b>													
<i>Leptodactylus chaquensis</i>													Vasconcelos & Rossa-Feres (2005)
<i>Leptodactylus furnarius</i>	■	■										■	Silva & Rossa-Feres (2007)
<i>Leptodactylus fuscus</i>	■	■										■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>												■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Leptodactylus mystaceus</i>												■	Prado (2009)
<i>Leptodactylus mystacinus</i>												■	Silva & Rossa-Feres (2007)
<i>Leptodactylus latrans</i>												■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Leptodactylus podicipirus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<b>Família Leiuperidae</b>													
<i>Eupemphix nattereri</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Physalaemus cuvieri</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Physalaemus centralis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Physalaemus marmoratus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Pseudopaludicola sp. (aff. falcipes I)</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Santos et al. (2007)
<i>Pseudopaludicola sp. (aff. falcipes II)</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Candeira (2007)
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Silva (2007)
<b>Família Microhylidae</b>													
<i>Chiasmocleis albopunctata</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Silva et al. (2009)
<i>Dermatonotus muelleri</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Elachistocleis bicolor</i>												■	Rossa-Feres & Nomura (2006)
<i>Elachistocleis cesarii</i>												■	Rossa-Feres & Nomura (2006)

# Papel da contingência histórica na colonização de habitats aquáticos



Quatro grandes processos

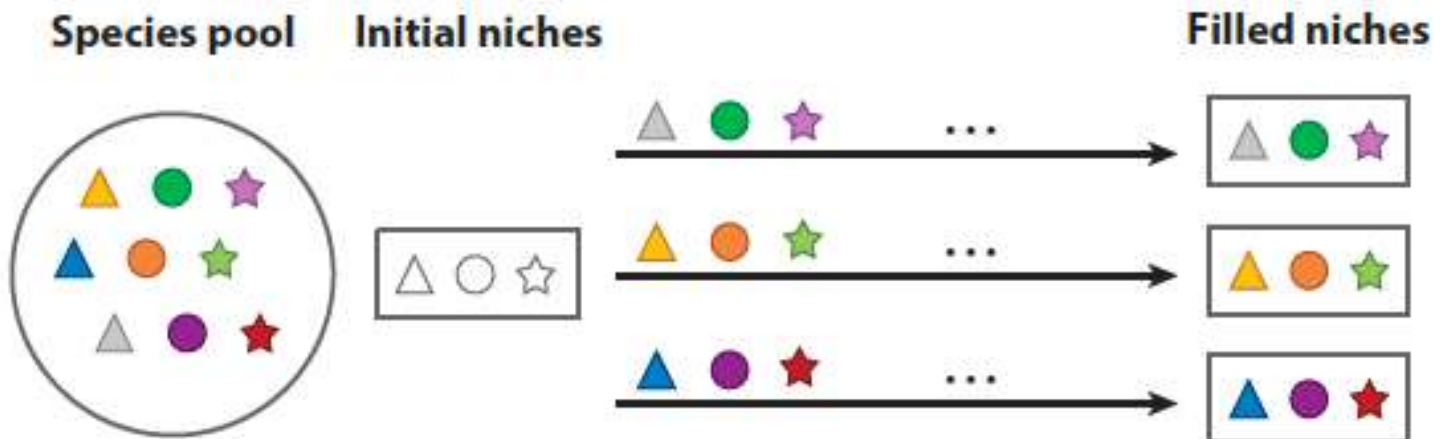


Análogos à genética de populações

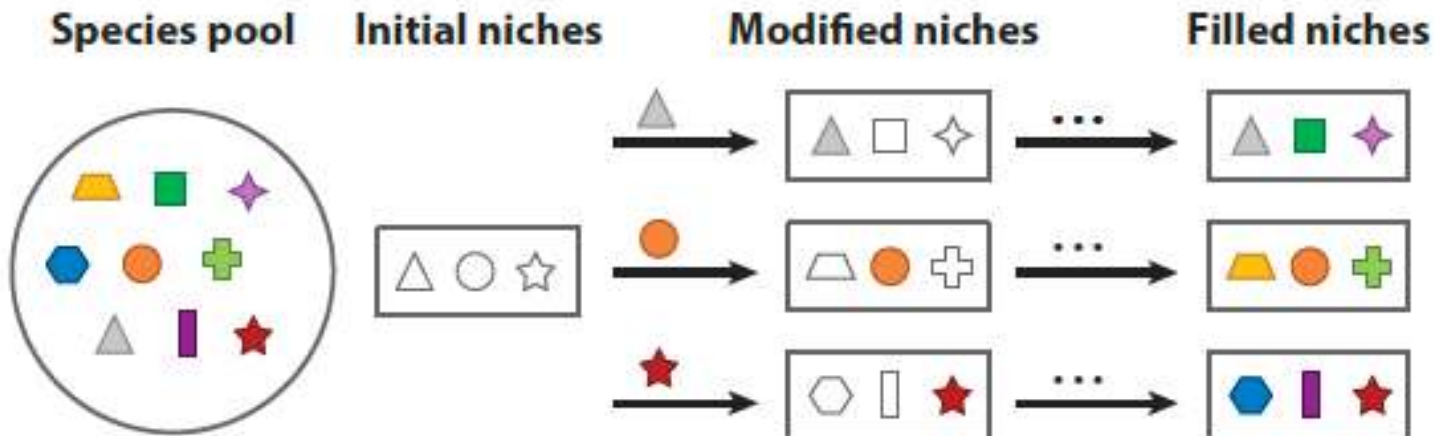
# Efeitos de prioridade

- Ordem de colonização de um local por espécies afeta a colonização de espécies subsequentes
  - Monopolização de recursos
  - Vantagem competitiva
  - Ordem de colonização pode ser aleatória ou ser devido à adaptação
  - Depende da riqueza do *pool* regional de espécies

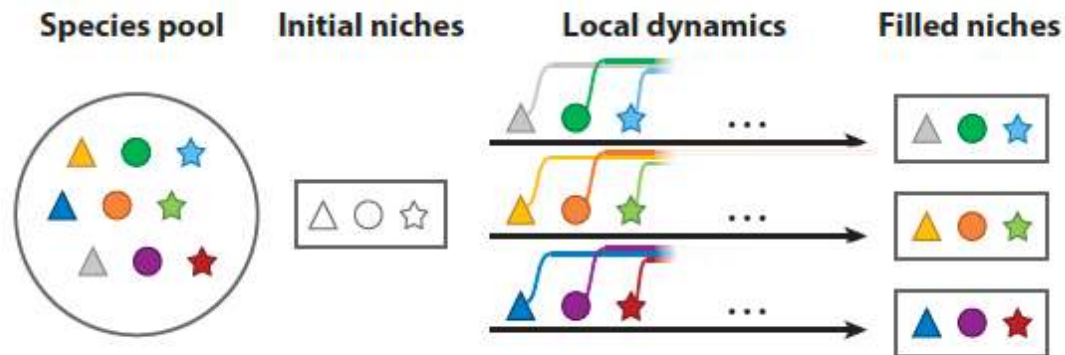
**a** Priority effects by niche preemption



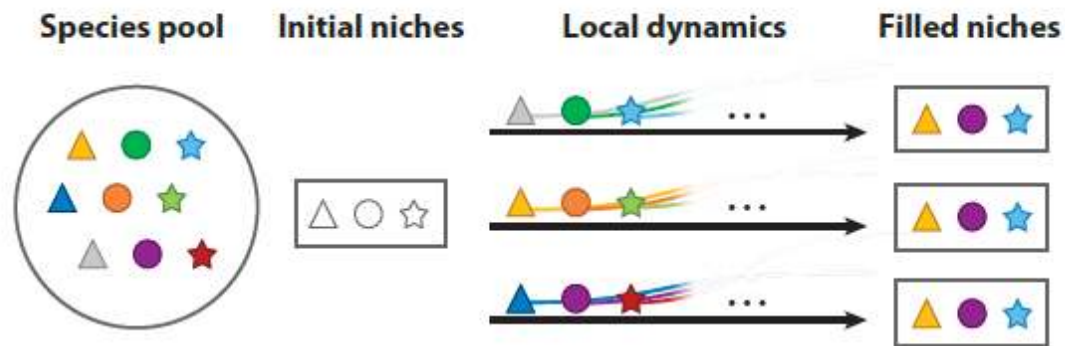
**b** Priority effects by niche modification



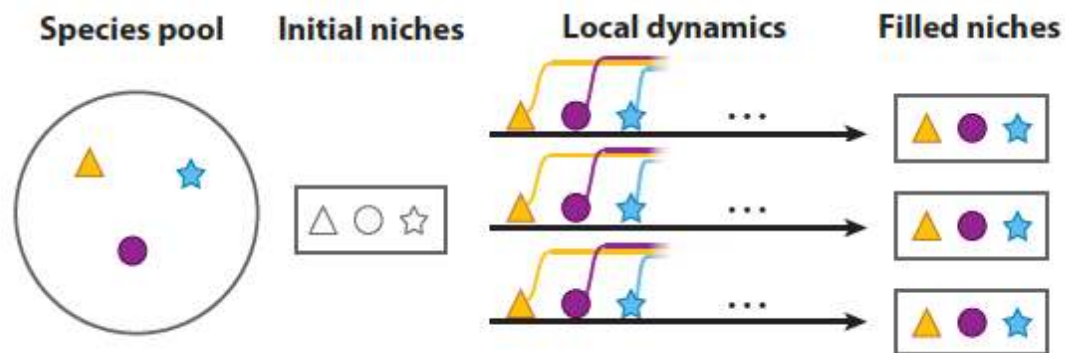
**a** Historically contingent community assembly



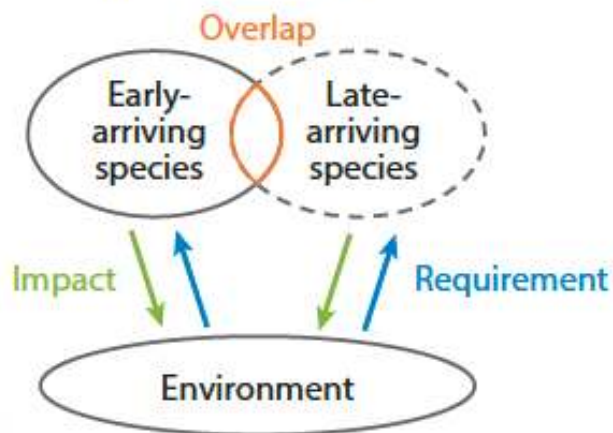
**b** Deterministic community assembly due to slow local dynamics



**c** Deterministic community assembly due to small species pool



**a** Niche components: overlap, impact, and requirement



**b** Hypothesized conditions for strong priority effects

