

Efeitos de Bancos de Sementes na Dinâmica de Plantas Anuais

D. C. Mistro¹, L. A. D. Rodrigues², A. B. Schmid³,

DM, CCNE-UFSM, 97.105-900 – Santa Maria, RS.

Resumo. Neste trabalho, formulamos um modelo para descrever a dispersão espacial de uma população de plantas anuais com banco de sementes. Consideramos o crescimento da população de plantas dependente da densidade de sementes em germinação, dispersão não local de sementes e banco de sementes de dois anos. O modelo é formulado a partir de equações a diferenças integrais com retardamento. Os efeitos do banco de sementes sobre o comportamento assintótico e transiente da solução são analisados através de simulações numéricas. São observadas soluções assintoticamente estáveis, periódicas e caóticas no tempo as quais podem exibir uma distribuição espacial homogênea ou formação de padrões espaciais heterogêneos. Os diferentes tipos de comportamento são representados em diagramas no espaço de parâmetros. Mostramos que o banco de sementes pode alterar significativamente a dinâmica de plantas anuais, exibindo um efeito estabilizador da população total e homogeneizador da distribuição espacial.

Palavras-chave: *Integrodifference Equation; Dispersão; Plantas Anuais.*

1. Introdução

Plantas anuais exibem um ciclo completo de um ano. O ciclo se inicia com a germinação das sementes e crescimento das plantas, que então florescem, dispersam suas sementes e depois morrem. As sementes que sobreviverem ao próximo inverno darão origem à próxima geração. No entanto, como estratégia de sobrevivência para garantir o sucesso reprodutivo, independente de variações ambientais, não são todas as sementes que germinam. A cada ano, uma quantia substancial de sementes permanece dormente no solo por um período que pode ir de alguns anos a décadas antes de germinar. A população de plantas em cada ano, fica então determinada, não só pelas sementes do ano anterior, mas também pelas sementes do banco de sementes que germinam naquele ano.

Muitas populações de plantas anuais podem estabelecer um grande banco de sementes, podendo alcançar centenas de sementes por metro quadrado. Entre as plantas que possuem bancos de sementes podemos citar ervas daninhas e até mesmo algumas pastagens. No Rio

¹diomar@ccne.ufsm.br

²luizdiaz@ccne.ufsm.br

³Bolsista de Iniciação Científica - FAPERGS

Grande do Sul, o arroz vermelho (*Oryza sativa*) é considerada a planta daninha que causa mais danos à lavoura orizícola. Seu banco de sementes pode chegar a nove anos, o que dificulta seu manejo e causa grandes prejuízos à lavoura (Ávila et al., 2000). A dormência, no entanto, não é exclusiva de plantas, muitos animais como os nematodes e alguns peixes cyprinodontid produzem ovos que permanecem dormentes por longos períodos de tempo (MacDonald e Watkinson, 1981). Além disso, alguns insetos que exibem diapausa também podem ser tratados como plantas anuais (MacDonald e Watkinson, 1981; Templeton e Levin, 1979).

Edelstein-Keshet (1988) formulou um modelo discreto para descrever a dinâmica de plantas anuais considerando um banco de sementes de dois anos. Em seu modelo, considera apenas o número de indivíduos em cada geração. No entanto, a componente espacial é de grande importância no estudo da dinâmica de uma população, sua omissão pode produzir resultados que não refletem o processo biológico de maneira satisfatória. O modelo parasita-hospedeiro de Nicholson-Bailey, por exemplo, é instável para todos os valores dos parâmetros. No entanto, quando se considera o mesmo sistema de equações considerando a movimentação espacial, a coexistência das espécies é observada (Shigesada e Kawasaki, 1997; Hassell et al., 1991).

Por outro lado, modelos para dispersão de plantas anuais, em geral, não consideram banco de sementes (Andersen, 1991; Hart e Gardner, 1997). Estes modelos têm sido desenvolvidos através de equações a diferenças integrais (Andersen, 1991; Hart e Gardner, 1997; Allen et al., 1996). Uma vez que os fenômenos de dispersão e reprodução são eventos discretos para muitas espécies de plantas, este tipo de modelagem é mais adequado do que os modelos de reação-difusão amplamente utilizados para descrever dispersão populacional (Murray, 1989; Okubo e Levin, 2001; Shigesada e Kawasaki, 1997).

Neste trabalho, a partir dos modelos apresentados por Edelstein-Keshet (1988) e Andersen (1991), formulamos um modelo discreto com operadores integrais para descrever a dinâmica e dispersão de plantas anuais com bancos de sementes. O modelo considera crescimento dependente da densidade como efeito da competição intra-específica, característica que afeta fortemente a fecundidade das plantas e conseqüentemente é fundamental na dinâmica de populações de plantas (MacDonald e Watkinson, 1981; Pacala, 1986), e dispersão não local de sementes em um ambiente unidimensional finito, homogêneo e constante. Realizamos simulações numéricas, através das quais concluímos que o banco de sementes pode alterar significativamente a dinâmica de populações de plantas anuais, apresentamos diagramas de estabilidade no espaço de parâmetros e analisamos a velocidade de invasão de áreas não colonizadas. Observamos que pode ocorrer a formação de padrões espaciais não homogêneos, dependendo dos valores dos parâmetros. Além disso, mostramos que o banco de sementes tem um efeito homogeneizador da distribuição espacial das plantas.

2. O Modelo

Neste trabalho supomos que as sementes com mais de dois anos são inviáveis e morrem, isto é, estamos considerando um banco de sementes de dois anos. Se s_t e p_t denotam, respectivamente, o número de sementes em germinação (isto é, os brotos) e plantas adultas na geração t em um ambiente espacialmente homogêneo e constante, então o número de

sementes na geração $t + 1$ é dado por

$$s_{t+1} = \alpha\sigma\gamma p_t + \beta\sigma(1 - \alpha)\sigma\gamma p_{t-1},$$

onde γ descreve o número de sementes produzidas por planta; α indica a fração de sementes de um ano que germina; σ representa a fração de sementes que sobrevive a um inverno e β a fração de sementes de dois anos que germina. O primeiro termo à direita representa o número de sementes de um ano que germinam e o segundo termo à direita, o número de sementes de dois anos que sobreviveram e germinaram no ano $t + 1$. Os parâmetros α , β e σ são adimensionais enquanto $[\gamma] = \frac{\text{sementes}}{\text{planta}}$.

A cada geração, as sementes em germinação irão competir por nutrientes, luz e espaço e, desta forma, a densidade de adultos terá um crescimento dependente da densidade de sementes em germinação. Usando a função de crescimento de Ricker, a população de plantas na geração $t + 1$ é dada por

$$\begin{aligned} p_{t+1} &= a s_{t+1} \exp(-b s_{t+1}) \\ &= a (\alpha\sigma\gamma p_t + \beta\sigma(1 - \alpha)\sigma\gamma p_{t-1}) \exp(-b (\alpha\sigma\gamma p_t + \beta\sigma(1 - \alpha)\sigma\gamma p_{t-1})), \end{aligned} \quad (2.1)$$

onde a indica a fecundidade *per capita* das sementes em germinação na ausência da dependência da densidade e b representa o grau com que a fecundidade é reduzida pelo efeito da dependência da densidade. Os parâmetros a e b têm as seguintes dimensões:

$$[a] = \frac{\text{planta}}{\text{semente}} \quad [b] = \frac{1}{\text{semente}}.$$

Agora, para introduzir a variação espacial, vamos considerar $S_t(x)$ a densidade de sementes em germinação na posição x e no início da geração t depois que os adultos das duas gerações anteriores propagaram suas sementes e, $P_t(x)$ a densidade de plantas adultas no final da geração t no ponto x . Assim, a densidade de sementes no início da geração $t + 1$ é relacionada à densidade de plantas adultas nas gerações t e $t - 1$ pelo operador integral

$$S_{t+1}(x) = \alpha\sigma\gamma \int_{\Omega} k(x, y) P_t(y) dy + \beta\sigma(1 - \alpha)\sigma\gamma \int_{\Omega} k(x, y) P_{t-1}(y) dy, \quad (2.2)$$

onde Ω é o domínio unidimensional considerado e $k(x, y)$, chamado núcleo de redistribuição, descreve a probabilidade de uma semente proveniente das plantas da região $(y, y + dy]$ cair na posição x durante o estágio de dispersão Kot e Schaffer (1986). O núcleo de redistribuição, de fundamental importância neste tipo de formulação, representa os diferentes tipos de comportamento das plantas ao dispersar suas sementes: por lançamento, pelo vento, através de queda simples, etc.

Assumimos aqui que o núcleo de redistribuição depende apenas da distância entre x e y e não explicitamente de sua posição absoluta. Em outras palavras, a dispersão de sementes é homogênea e isotrópica. Assim, no que se segue usaremos $k(x, y) = k(x - y) = k(y - x)$.

Em cada ponto do domínio, as sementes em germinação, isto é, os brotos irão competir por espaço, luz e alimento. Dessa forma, para determinar a densidade de plantas adultas na

geração $t + 1$ na posição x , substituímos $S_t(x)$ e $P_t(x)$ na equação (2.1), obtendo

$$\begin{aligned} P_{t+1}(x) &= aS_{t+1}(x) \exp(-bS_{t+1}(x)) \\ &= a \left(\alpha\sigma\gamma \int_{\Omega} k(x-y)P_t(y)dy + \beta\sigma(1-\alpha)\sigma\gamma \int_{\Omega} k(x-y)P_{t-1}(y)dy \right) \times \\ &\times \exp \left(-b \left(\alpha\sigma\gamma \int_{\Omega} k(x-y)P_t(y)dy + \beta\sigma(1-\alpha)\sigma\gamma \int_{\Omega} k(x-y)P_{t-1}(y)dy \right) \right). \end{aligned} \quad (2.3)$$

Dado o grande número de parâmetros envolvidos no modelo, realizamos uma adimensionalização, a qual reduz o número de parâmetros a grupos adimensionais reveladores dos reais mecanismos que determinam a dinâmica do problema. Para isto, introduzimos a variável adimensional $U_t(x) = \frac{P_t(x)}{a/b}$, que substituída na equação (2.2) fornece a densidade adimensional de sementes em germinação na posição x no início da geração $t + 1$:

$$\bar{S}_{t+1}(x) = A \int_{\Omega} k(x-y)U_t(y)dy + AB \int_{\Omega} k(x-y)U_{t-1}(y)dy, \quad (2.4)$$

onde

$$A = a\alpha\sigma\gamma \quad e \quad B = \frac{\beta\sigma(1-\alpha)}{\alpha} \quad (2.5)$$

são constantes adimensionais.

Dessa forma,

$$U_{t+1}(x) = \bar{S}_{t+1}(x) \exp(-\bar{S}_{t+1}(x))$$

ou

$$\begin{aligned} U_{t+1}(x) &= A \left(\int_{\Omega} k(x-y)U_t(y)dy + B \int_{\Omega} k(x-y)U_{t-1}(y)dy \right) \times \\ &\times \exp \left(-A \left(\int_{\Omega} k(x-y)U_t(y)dy + B \int_{\Omega} k(x-y)U_{t-1}(y)dy \right) \right) \end{aligned} \quad (2.6)$$

fornece a densidade adimensional de plantas adultas na posição x , na geração $t + 1$.

Vamos avaliar os efeitos do banco de sementes na dinâmica da população de plantas adultas, isto é, analisar o comportamento assintótico do modelo (2.6) para $0 \leq B \leq 1$, ou em termos dos parâmetros dimensionais, $0 \leq \frac{\beta\sigma(1-\alpha)}{\alpha} \leq 1$. Esta condição indica que a fração de sementes que germina no segundo ano, no máximo, é igual àquela que germinou no primeiro ano, hipótese bastante razoável para um grande número de espécies de plantas anuais (MacDonald e Watkinson, 1981).

3. Simulações

Analisamos o comportamento assintótico da solução da equação (2.6) através de simulações numéricas.

Em todas as simulações utilizamos como núcleo de redistribuição, a distribuição de Weibull $k(x) = \frac{1}{2} \exp(-|x|)$ (figura 1) e um domínio unidimensional finito de comprimento fixo.

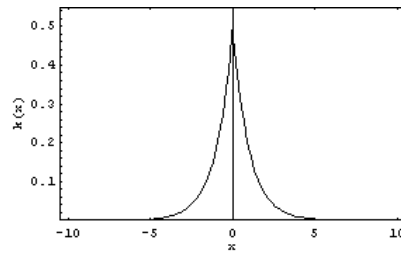


Figura 1: Núcleo de redistribuição de Weibull.

Distribuição Inicial I - Colonização

Aplicamos a equação (2.6) a uma distribuição inicial constante em todo o domínio, $U_0(x) = 0.25$ e, para vários valores de A e B , analisamos a população total de plantas e a sua distribuição espacial após o equilíbrio ter sido alcançado. Os resultados obtidos mostram que o banco de sementes pode provocar mudanças significativas na dinâmica de populações de plantas anuais tanto no que se refere à dinâmica temporal quanto à distribuição espacial. A população total pode tender a um ponto fixo assintoticamente estável ou oscilar em ciclos de período dois, quatro, três, seis, ciclos de período maior e caos. Espacialmente, o banco de sementes tem um efeito homogeneizador da distribuição espacial da população, tornando-a homogeneamente distribuída.

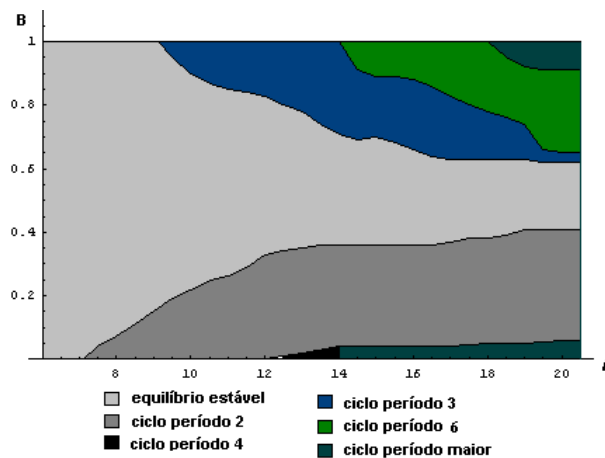


Figura 2: Comportamento do modelo (2.6) para uma distribuição inicial espacialmente homogênea, com relação aos parâmetros A e B . As fronteiras das regiões, obtidas numericamente, são aproximadas. Para todos os parâmetros obtivemos uma distribuição espacialmente homogênea com o tipo de estabilidade indicada na legenda. Na região verde encontramos ciclos de período progressivamente maior que seis.

A figura 2 mostra as regiões aproximadas, no espaço dos parâmetros A e B , para os diferentes comportamentos da população total de equilíbrio. Para os valores de A onde a solução de equilíbrio da equação (2.6) com $B = 0$ tem um ponto fixo estável, a germinação do banco de sementes não altera a estabilidade da solução, apenas diminui a população total de plantas. Isto é, populações de espécies em equilíbrio estável, não são afetadas pelo banco de sementes. Por outro lado, nos intervalos de A para os quais o modelo sem banco de sementes (isto é, $B = 0$) assume um regime periódico, aumentos em B provocam uma diminuição na amplitude das oscilações até o surgimento de um único ponto de equilíbrio estável. Aumentos maiores em B levam novamente a soluções periódicas. Isto significa que populações em regime oscilatório são estabilizadas pelo banco de sementes, no entanto se a fração de sementes do banco de sementes for muito grande em comparação com a germinação das sementes de um ano, então o sistema se desestabilizará voltando a oscilar, possivelmente se dirigindo ao caos.

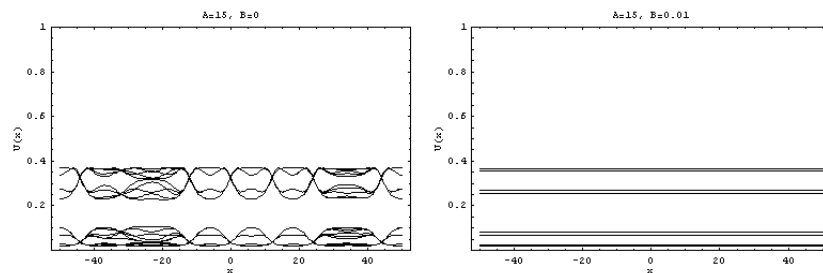


Figura 3: Distribuição espacial para diferentes valores de t . À esquerda, na ausência de bancos de sementes ($A = 15$ e $B = 0$) e à direita, com uma pequena germinação do banco de sementes ($A = 15$ e $B = 0.01$).

O banco de sementes também tem um efeito homogeneizador da distribuição espacial das plantas. Isto pode ser observado na figura 3. À esquerda, ilustramos a distribuição espacial para $A = 15$ e $B = 0$ e à direita, a distribuição espacial para $A = 15$ e $B = 0.01$, para vários valores de t . Observamos que na ausência de bancos de sementes a distribuição espacial é não homogênea, enquanto que com a germinação de uma pequena quantidade de sementes no banco de sementes, obtivemos um ciclo de período 8 com distribuição espacial homogênea. Aumentos em B produzem soluções com distribuição espacial também homogênea.

Distribuição Inicial II - Invasão

Consideramos agora uma distribuição inicial concentrada na origem do domínio, $U_0(x) = 0.25$ para $-1 \leq x \leq 1$ a qual representa um pequena “inoculação” de indivíduos no centro do domínio. Através desta distribuição inicial podemos avaliar, não somente a população total de equilíbrio e a distribuição espacial, mas também o processo de invasão de uma região não ocupada pela espécie.

Na figura 4 ilustramos as regiões do espaço de parâmetros A e B em que a população total é assintoticamente estável, oscila com diferentes períodos ou assume um regime caótico.

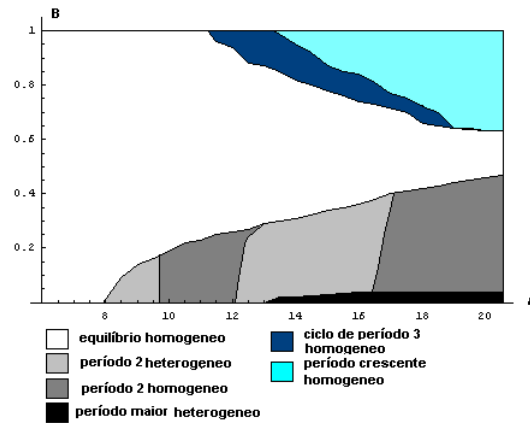


Figura 4: Comportamento do modelo (2.6) para uma distribuição inicial centrada na origem, com relação aos parâmetros A e B . As fronteiras das regiões, obtidas através de simulações numéricas, são aproximadas. Para esta distribuição inicial, obtivemos a formação de padrões espaciais não homogêneos para algumas regiões dos parâmetros, como indicado na legenda. Na região verde encontramos ciclos de período progressivamente maior que seis porém de difícil estabelecimento.

Também nesta figura estão indicadas as regiões dos parâmetros em que se observam soluções espacialmente homogêneas e padrões espaciais heterogêneos. Destacamos que as fronteiras destas regiões são aproximadas, posto que obtidas através de simulações numéricas. Os ciclos de período três e períodos progressivamente maiores que ocorrem nas regiões superiores à direita no gráfico, são difíceis de se estabelecer, isto é, a convergência nestas regiões é significativamente mais lenta que nas demais.

Uma estimativa da velocidade da frente de onda pode ser dada pela trajetória de um ponto x_t^* onde a densidade populacional P_t assume um valor limiar $P_t(x_t^*) = P^*$ no instante t , o qual pode ser interpretado como uma “densidade mínima detectável”. Assim, o conjunto definido por $\{x^* : P_t(x^*) > P^*\} = \Omega_t$ será considerado como a região colonizada, no tempo t . A inclinação da curva x^* fornece uma medida satisfatória da velocidade de invasão populacional (Shigesada e Kawasaki, 1997).

Observamos que a velocidade de invasão é praticamente a mesma para um mesmo valor de A e diferentes valores de B . Da mesma forma, a distribuição espacial na frente de invasão é indistinguível para um mesmo valor de A , as diferenças ocorrem na região colonizada. Portanto, em ambientes homogêneos e constantes, o banco de sementes não altera a velocidade de invasão de novas regiões. Isto se deve ao fato, de que na frente de invasão, apenas as sementes de um ano promovem a dispersão e, portanto, determinam a velocidade com que a espécie avança no sentido de regiões desabitadas.

Na figura 5 ilustramos a função frente de invasão x_t^* para diferentes valores de A e diferentes valores de B . As diferentes curvas, em cada cor, representam a função frente de onda para um mesmo valor de A e distintos valores de B : 0.25, 0.5, 0.75 e 1. As curvas (praticamente sobrepostas) em preto referem-se a $A = 6.5$; em rosa, a $A = 11$; verde para

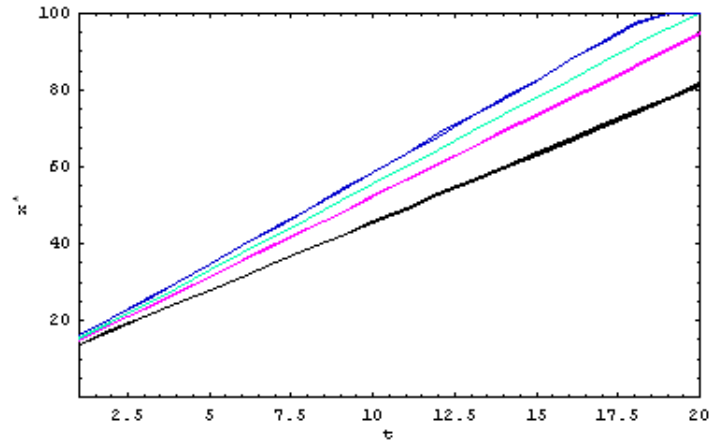


Figura 5: Frente de onda para diferentes valores de A e B : $A = 6,5$ (preto), $A = 11$ (rosa), $A = 14$ (verde) e $A = 18$ (azul). Para cada valor de A (para cada cor) ilustramos a frente de onda para $B = 0.25$; $B = 0.5$; $B = 0.75$ e $B = 1$.

$A = 14$ e azul para $A = 18$. Por este gráfico podemos verificar que a velocidade de invasão depende da germinação das sementes de um ano, isto é, quanto maior o valor A , mais rápido é o espalhamento da espécie.

4 Conclusões

Os resultados obtidos neste trabalho mostram que a germinação das sementes do banco de sementes pode alterar significativamente a dinâmica da população de plantas adultas e sua distribuição espacial.

O banco de sementes de dois anos, em modelos discretos integrais, pode ter um efeito estabilizador da população total e homogeneizador da distribuição espacial. Para determinados valores do parâmetro B , que representa o efeito da germinação do banco de sementes, soluções periódicas dão lugar a um ponto fixo assintoticamente estável e distribuições espaciais heterogêneas são homogeneizadas mesmo com uma pequena quantidade de sementes no banco de sementes.

Para uma condição inicial homogênea, as soluções convergem para distribuições espaciais de equilíbrio também homogêneas para um grande número de pares A e B . Em extensas simulações numéricas, obtivemos soluções estáveis, ciclos de diferentes períodos e soluções caóticas no tempo com distribuição espacial homogênea. Apenas para $A > 18$ e $B > 0.9$ surgiram padrões espaciais não homogêneos. O banco de sementes provoca uma homogeneização da distribuição espacial, eliminando padrões existentes na ausência de bancos de sementes.

À medida que A (relacionado com as sementes de um ano) aumenta, diminui o intervalo do parâmetro B onde há um equilíbrio estável da população total. Isto significa

que as populações de espécies que produzem grande quantidade de sementes com baixa mortalidade, alta taxa de germinação no primeiro ano ou alta fecundidade per capita (ou seja, $A = a\alpha\sigma\gamma$ grande), tendem a oscilar se a germinação do banco de sementes não estiver em torno de cinquenta por cento da germinação do primeiro ano. Isto é, $B \approx 0.5 \Rightarrow \beta\sigma(1 - \alpha) \approx 0.5\alpha$. Populações de espécies com pequena produtividade de sementes, baixa taxa de germinação no primeiro ano ou alta taxa de mortalidade das sementes (isto é, A pequeno) tendem a atingir um valor de equilíbrio estável, mesmo com alta germinação do banco de sementes.

Para uma distribuição inicial centrada na origem, isto é, num processo de invasão (importante no caso de ervas daninhas), o banco de sementes também pode alterar significativamente o comportamento da população total de equilíbrio. Padrões espaciais não homogêneos, são observados em regiões dos parâmetros maiores do que aquelas obtidas para distribuição inicial homogênea.

A velocidade de invasão populacional, não é alterada pelo banco de sementes. Isto pode ser explicado pelo fato de que a cada ano, na frente de propagação, apenas as sementes de um ano espalham seus descendentes. Quanto maior o valor de $A = a\alpha\sigma\gamma$, mais rápida será a dispersão da espécie. Isto é, em ambientes homogêneos, espécies com alta taxa de germinação no primeiro ano, alta produtividade de sementes, alta taxa de sobrevivência ou alta fecundidade per capita são invasores mais rápidos e eficientes independente da germinação do banco de sementes.

Neste trabalho, não analisamos os efeitos do núcleo de redistribuição na dinâmica do sistema. Isto é, consideramos apenas um tipo de comportamento de espalhamento das sementes. Resultados sobre a velocidade de invasão dependente do núcleo de redistribuição podem ser encontrados em Kot et al. (1996); Hart e Gardner (1997). Em trabalhos futuros pretendemos analisar os efeitos de bancos de sementes mais duradouros, uma vez que muitas espécies apresentam bancos de sementes que podem durar até uma dezena de anos; a dinâmica de plantas anuais com bancos de sementes em ambientes heterogêneos onde as condições ambientais variem tanto espacial como temporalmente e pretendemos também analisar a competição de plantas anuais com bancos de sementes.

Nossos resultados mostram que o banco de sementes tem um papel relevante na dinâmica de plantas anuais e, portanto, não deve ser omitido em estudos da dinâmica de populações de espécies que apresentam esta característica.

Agradecimentos

Projeto desenvolvido com apoio da FAPERGS (Processo 02/1073.2).

Referências

- Allen, E. J., Allen, L. J. S., e Xiaoning, G. (1996). Dispersal and competition models for plants. *J. of Mathematical Biology*, 34:455–481.
- Andersen, M. (1991). Properties of some density-dependent integrodifference equation population models. *Mathematical Biosciences*, 104:135–157.

- Ávila, L. A., Marchezan, E., Machado, S. L. O., e Silva, R. P. (2000). Evolução do banco de sementes de arroz vermelho em diferentes sistemas de utilização do solo de várzeas. *Planta Daninha*, 18, 2:217–230.
- Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical Models in Biology*. Random House.
- Hart, D. R. e Gardner, R. H. (1997). A spatial model for the spread of invading organisms subject to competition. *J. of Mathematical Biology*, 35:935–948.
- Hassell, M. P., Comins, H. N., e May, R. M. (1991). Spatial structure and chaos in insect population. *Nature*, 353:255–258.
- Kot, M., Lewis, M. A., e Driessche, P. v. (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77 (7):2027–2042.
- Kot, M. e Schaffer, W. M. (1986). Discrete-time growth-dispersal models. *Mathematical Biosciences*, 80:109–136.
- MacDonald, N. e Watkinson, A. R. (1981). Models of an annual plant population with a seedbank. *J. of Theoretical Biology*, 93:643–653.
- Murray, J. D. (1989). *Mathematical Biology*. Springer-Verlag.
- Okubo, A. e Levin, S. A. (2001). *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives*. Springer-Verlag.
- Pacala, S. (1986). Neighborhood models of plant population dynamics. 4.single-species and multispecies models of annuals with dormant seeds. *The American Naturalist*, 128, 6:859–878.
- Shigesada, N. e Kawasaki, K. (1997). *Biology Invasions: Theory and Practice*. Oxford University Press.
- Templeton, A. R. e Levin, D. A. (1979). Evolutionary consequences of seeds pools. *The American Naturalist*, 114, 2:232–249.