

# A distribuição de espécies de plantas nos habitats de duna frontal fragmentados pelo pisoteio

Maria Manuela Laranjeira  
manuela.laranjeira@geografia.uminho.pt

Núcleo de Investigação SLIF- Sistemas Litorais e Fluviais: Dinâmicas, Mudanças Ambientais e Ordenamento do Território, CEG – Centro de Estudos Geográficos da Universidade de Lisboa, Edifício da Faculdade de Letras, Alameda da Universidade, 1600-214 Lisboa  
Departamento de Geografia, Universidade do Minho, Campus de Azurém, 4800-058 Guimarães

## Resumo

O pisoteio desregrado constitui um dos principais fatores de perturbação ambiental dos sistemas de duna frontal. A rede intrincada dos caminhos de areia móvel é responsável pela fragmentação dos habitats nestes sistemas. No presente trabalho, foram examinados os efeitos da perda de área e do isolamento dos habitats sobre os padrões de distribuição espacial das espécies de plantas da duna frontal. A influência da área, do isolamento e do tipo de habitat das manchas sobre a presença/ausência de cada espécie foi analisada através da regressão logística múltipla. Os resultados sugerem que a área das manchas consiste, para a maioria das plantas estudadas, o fator determinante da sua ocorrência, embora o isolamento seja também importante. A dispersão limitada é comum às espécies da duna frontal, pelo que a forma de vida e o modo de dispersão não explicam o seu maior, ou menor, grau de agregação espacial, à escala da paisagem. Estas constatações são consistentes com a conclusão de que a extinção local de uma dada espécie numa mancha da duna frontal, associada à sua reduzida dimensão (efeito da área), é contrariada pela proximidade a outras manchas com o mesmo habitat, caso a espécie seja capaz de ultrapassar a distância, e dispersar com sucesso, entre os fragmentos de uma determinada vizinhança (processo de renovação).

## Abstract

Human trampling is amongst the major factors of foredune systems environmental disturbance. Trampling originates a diffuse path network that is responsible for foredune habitat fragmentation. In this study, the effects of habitat loss and isolation on the distribution patterns of foredune plant species were investigated. The influence of patch area, patch isolation and habitat type on species presence/absence was examined using multiple logistic regression. Results suggest that patch area determine the occurrence of the majority of the studied species in a habitat patch, although isolation is also important. Foredune plants have limited dispersal, thus life form and dispersal type do not explain the clumpy distribution of species at the landscape scale. These findings are consistent with the conclusion that local extinction in a patch, due to its small size (area effects), is prevented by the proximity to other patches with the same habitat type, if the species is able to bridge the distance and disperse successfully between patches of a certain neighbourhood (rescue-effect).

## Introdução

Os impactes associados ao pisoteio desregrado nas dunas frontais, que se observam ao longo dos caminhos individuais por ele originados, são bem conhecidos e culminam invariavelmente na danificação e eliminação das plantas

(impactes à escala local). No entanto, a rede intrincada destes caminhos de areia móvel subdivide e circunscreve a vegetação remanescente a um conjunto de fragmentos, dando origem a um mosaico ecológico complexo e, até à data, muito pouco investigado. Como este processo de fragmentação conduz a uma

importante modificação do padrão espacial dos habitats da duna frontal – que resulta não só da perda da sua área total, como também de uma nova configuração espacial –, é expectável que as consequências do pisoteio não se restrinjam unicamente ao local específico onde o impacte tem origem, e se façam sentir sobre uma área mais abrangente (impactes à escala da paisagem).

A teoria da metapopulação, impulsionada por Hanski e Gilpin (1997), é atualmente uma base conceptual incontornável dos estudos sobre a dinâmica das populações de plantas em habitats fragmentados (Murphy e Lovett-Doust, 2004). Esta teoria pressupõe que a dispersão de certa espécie, a partir de uma ou mais manchas (*i.e.*, subpopulações de origem), é fundamental para a ocorrência dessa mesma espécie noutras manchas do mosaico ecológico que deixaram de reunir todas as condições favoráveis à sua presença, assegurando que a recolonização contrabalança a extinção da subpopulação local. Neste contexto, o isolamento de uma mancha pode ser entendido como a sua inacessibilidade (Bender *et al.*, 2003) em relação aos diferentes tipos de propágulos, através dos quais se dá a dispersão das plantas; por consequência, a um maior isolamento das manchas irá, em teoria, corresponder a abundância inferior ou a ausência das espécies com uma menor capacidade de dispersão e que são, portanto, incapazes de atingir e recolonizar com sucesso as manchas mais isoladas (Butaye *et al.*, 2001).

Quando a matriz não oferece condições subótimas à sobrevivência das espécies – tal como sucede nos trilhos abertos pelo pisoteio, em sistemas de duna frontal –, pode-se assumir que estas ocorrem exclusivamente nos fragmentos de habitat. Sendo assim, a probabilidade de registar a presença de uma espécie de planta em determinada mancha constitui, apenas, uma função (simultânea) da sua área e da distância a outras manchas (Bastin e Thomas, 1999; Dupré e Ehrlén, 2002). O principal objetivo deste trabalho foi o de examinar se o padrão espacial da presença/ausência das espécies de plantas da duna frontal é afetado pela área e o isolamento dos fragmentos de habitat originados pelo pisoteio. Para sustentar esta hipótese, deverá observar-se que a probabilidade de ocorrência das subpopulações de uma dada espécie é superior (*i*) em manchas maiores e (*ii*) menos isoladas de habitat.

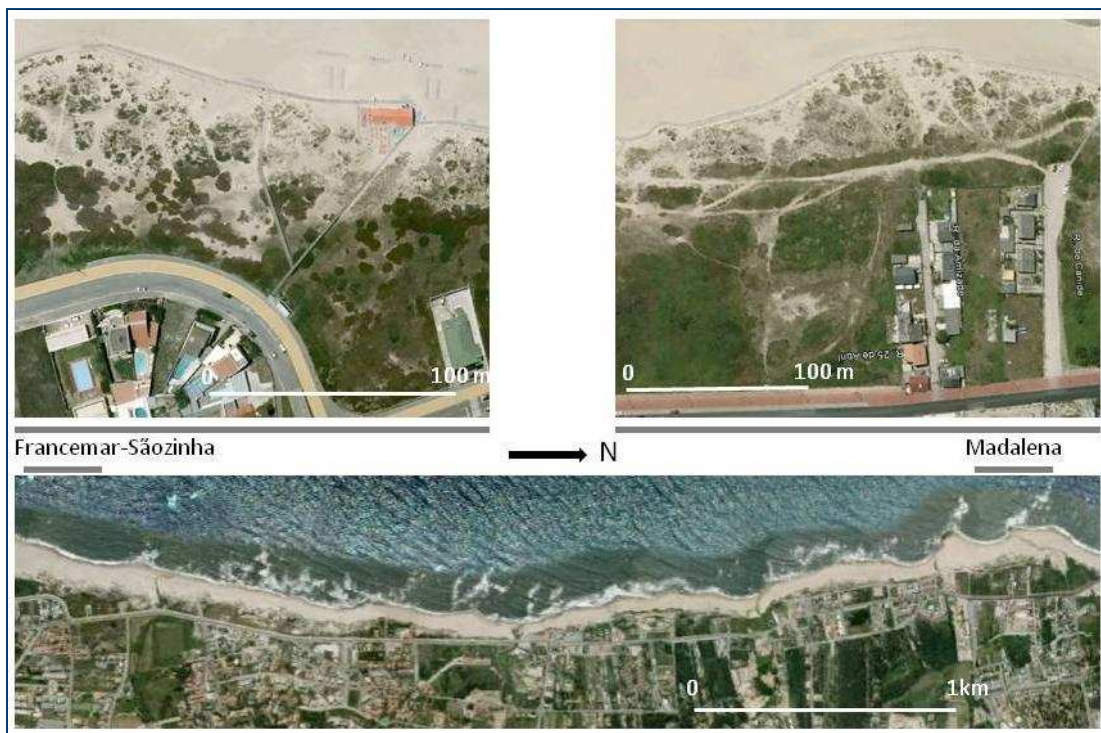
## Materiais e Métodos

### Área de estudo

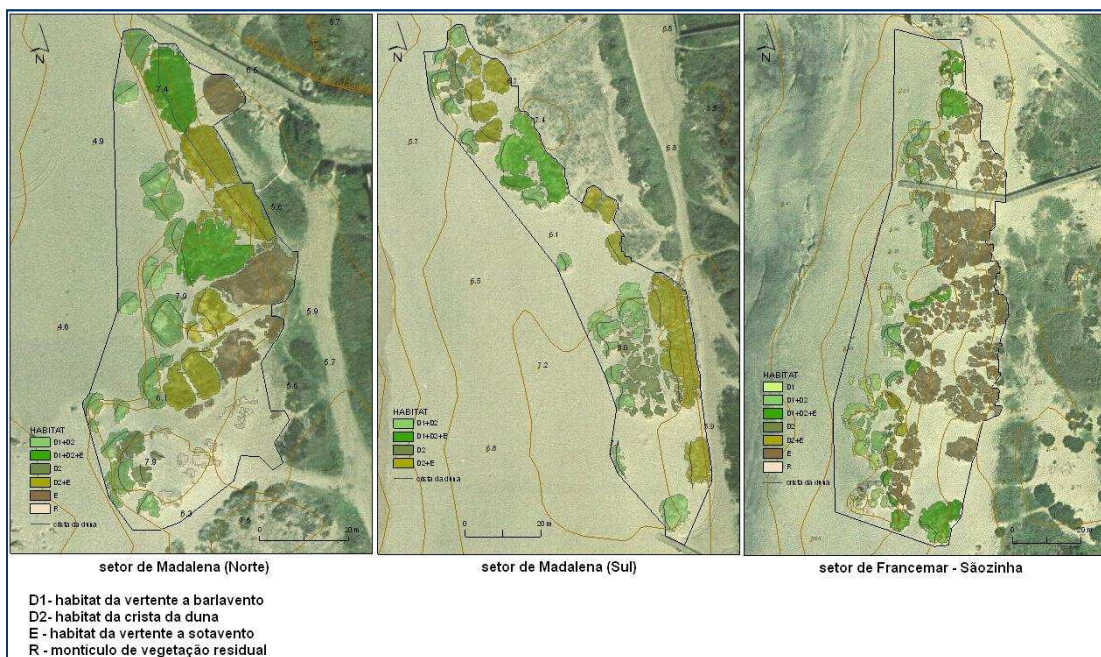
O trabalho foi conduzido em 3 setores do sistema de duna frontal no litoral de Vila Nova de Gaia, situado no NO Atlântico de Portugal, região cujas comunidades de plantas dunares foram, nos seus aspetos gerais, caracterizadas em Lomba *et al.* (2008). As 3 áreas de estudo apresentam uma superfície total e proporção da cobertura vegetal comparáveis ( $\approx 3000\text{-}5000\text{m}^2$  e 30-40%, respetivamente), embora se diferenciem quanto ao grau de fragmentação dos habitats, como resultado do pisoteio (Laranjeira, 2010). Duas delas localizam-se na praia da Madalena, separadas entre si por uma brecha bem definida, e a terceira consiste no troço entre as praias de Francemar e Sãozinha (Figura 1). A seleção destas áreas obedeceu a um conjunto de critérios (ver Laranjeira, 2010), entre os quais o de que a influência da dinâmica erosiva (sapamento pelo mar e/ou deflação) não se sobrepusesse à da perturbação pelo pisoteio, no que respeita a persistência e distribuição espacial das espécies de plantas. Entre 2002 e 2003, o litoral estudado foi objeto de uma intervenção pela Câmara Municipal de Vila Nova de Gaia, no âmbito do Plano de Ordenamento da Orla Costeira (POOC), que procurou ordenar o acesso à praia através da duna frontal, impedindo o pisoteio desregulado.

### Levantamentos de campo e dados sobre a vegetação

As manchas de vegetação remanescente foram delimitadas a partir de ortofotos digitais, datadas de 2000, com uma resolução de 25cm. Moreno-Casasola (1986) demonstrou a forte correlação existente entre a mobilidade da areia, a topografia dunar e a distribuição espacial das comunidades de plantas. Nesta sequência, Laranjeira (2010) propôs uma tipologia dos habitats da duna frontal em função da sua posição topográfica. Através de levantamentos de campo de pormenor, realizados entre junho e setembro de 2006, classificaram-se todas as manchas com base nessa tipologia – variável HABITAT (Figura 2) –, que incluiu: (*i*) o habitat da vertente a barlavento (D1); (*ii*) o habitat da crista da duna (D2); (*iii*) o habitat da vertente a sotavento (E); e, (*iv*) as combinações possíveis entre estes habitats, numa mesma mancha (ou seja, D1+D2, D2+E e D1+D2+E).



**Figura 1.** Localização das três áreas de estudo no litoral de Vila Nova de Gaia



**Figura 2.** Mosaico ecológico da duna frontal em três setores de Vila Nova de Gaia, 2006 (fundo dos mapas: ortofotos de 2000; altimetria de 1988, com curvas de nível equidistantes de 1m; limite do setor de estudo).

Os dados de presença/ausência das espécies foram coligidos por meio da amostragem aleatória com base num quadrado de 1m<sup>2</sup>, para um conjunto de 52 fragmentos, distribuídos pelas 3 áreas de estudo e com superfícies compreendidas

entre 20 e 245m<sup>2</sup>. Seguindo Reid e Thompson (1996), amostrou-se 5% de cada fragmento; desta maneira, levantou-se um total de 126 quadrados. Por cada quadrado, registou-se a presença de todas as espécies.

### Índices de estrutura espacial

Os índices foram calculados com base no programa informático de análise espacial FRAGSTATS 3.3 (McGarigal *et al.*, 2002). Para além da área (AREA), o isolamento de cada mancha individual foi estimado por meio de dois tipos de índice. O primeiro constitui a medida mais simples – a distância euclidiana à mancha mais próxima da mesma classe, ENN (McGarigal e Marks, 1995). ENN tem sido o índice mais utilizado para quantificar o isolamento dos fragmentos de habitat (Moilanen e Nieminen, 2002; Bender *et al.*, 2003; Fahrig, 2003), apesar de reconhecidas as suas limitações (e.g., Hargis *et al.*, 1998; Neel *et al.*, 2004). O segundo tipo diz respeito aos índices que, com base num raio de influência que circunscreve o contexto espacial de uma dada mancha, contabilizam não só a sua distância às diversas manchas contidas nessa vizinhança mas também as respetivas áreas. Calcularam-se, assim: (1) o índice de proximidade, PROX (modificado de Gustafson e Parker, 1992, por McGarigal *et al.*, 2002), que, de entre as manchas vizinhas, apenas considera as que pertencem à mesma classe; e, (2) o índice de similaridade, SIMI (McGarigal *et al.*, 2002), que contempla todas as manchas existentes na vizinhança predefinida, embora seja ponderado o grau de similaridade entre a classe de cada uma destas manchas e a da mancha em questão. Ao contrário de ENN, os índices PROX e SIMI são adimensionais.

Em teoria, os 2 últimos índices são ecologicamente mais expressivos que ENN, tendo em conta que o sucesso da dispersão e do estabelecimento de propágulos numa mancha é influenciado

pela área e o distanciamento das potenciais fontes (Walker e del Moral, 2003). O mérito de SIMI, em relação a PROX, é o de valorizar todas as possíveis fontes de origem dos propágulos, o que é particularmente relevante no caso da duna frontal, já que diversas espécies transitam entre habitats ao longo do seu gradiente ambiental. Outros estudos salientam também a maior consistência dos resultados por parte dos índices que ponderam a importância de habitats similares na avaliação do isolamento efetivo de uma mancha, seja no contexto das metapopulações de plantas (e.g., Bastin e Thomas, 1999), ou nas paisagens em que a fragmentação dos habitats é muito acentuada (Moilanen e Nieminen, 2002).

Neste trabalho, PROX e SIMI – doravante referidos por PROX<sub>0,5</sub> e SIMI<sub>0,5</sub> – foram calculados em função de um raio de 0,5m, que se verificou ser a largura mínima que a maioria dos trilhos do pisoteio apresenta ao longo da sua extensão (Laranjeira, 2010). Sabendo que a dispersão não assistida das plantas se limita, em geral, a curtas distâncias (e.g., Kiviniemi e Eriksson, 1999; Walker e del Moral, 2003; ver Packham e Willis, 1997, para as espécies dunares), procurou-se avaliar até que ponto as espécies da duna frontal se podem considerar funcionalmente isoladas por esta rede de caminhos. Para o cálculo de SIMI<sub>0,5</sub>, estabeleceu-se o coeficiente de similaridade – que varia entre 0, nenhuma similaridade, e 1, máxima similaridade (McGarigal *et al.*, 2002) –, entre cada classe de habitat dunar, de acordo com a seguinte matriz simétrica (Tabela 1).

**Tabela 1.** Matriz do coeficiente de similaridade, entre as classes de habitat dunar, para o cálculo de SIMI<sub>0,5</sub>

|         |         | Habitat |       |      |      |      |         |
|---------|---------|---------|-------|------|------|------|---------|
|         |         | D1      | D1+D2 | D2   | D2+E | E    | D1+D2+E |
| Habitat | D1      | 1,00    | 0,75  | 0,50 | 0,25 | 0,10 | 0,25    |
|         | D1+D2   |         | 1,00  | 0,85 | 0,75 | 0,25 | 0,50    |
|         | D2      |         |       | 1,00 | 0,85 | 0,25 | 0,50    |
|         | D2+E    |         |       |      | 1,00 | 0,85 | 0,75    |
|         | E       |         |       |      |      | 1,00 | 0,75    |
|         | D1+D2+E |         |       |      |      |      | 1,00    |

### Análise estatística dos dados

O padrão da presença/ausência de cada espécie foi investigado em relação à área, ao isolamento e ao tipo de habitat de cada fragmento amostrado através de análises de regressão logística múltipla. Das 5 variáveis independentes, 4 são contínuas (AREA, ENN, PROX\_0,5 e SIMI\_0,5) e uma nominal (HABITAT). Com a regressão logística pretende-se estimar a probabilidade de ocorrência, numa dada amostra, do valor 1 sobre a do valor 0 (Vairinhos, 1996). Neste estudo, imputou-se o valor 1 à presença da espécie numa mancha, enquanto o valor 0 corresponde à sua ausência; assim, tem-se que  $P$  representa a probabilidade da espécie se encontrar em determinada mancha de habitat e  $1-P$ , a probabilidade contrária. A regressão logística não faz matematicamente sentido se uma espécie estiver ausente de quase todas as manchas, ou presente na sua quase totalidade, pelo que a análise estatística se restringiu às plantas com ocorrências entre 10-90% nas manchas amostradas (e.g., Dupré e Ehrlén, 2002; Piessens *et al.*, 2005); deste modo, das 21 espécies identificadas, apenas 12 foram analisadas.

A variável nominal HABITAT tem de ser interpretada por comparação a uma categoria de referência, que por defeito se assume ser a primeira da série de dados – neste caso, a combinação dos habitats D1+D2. Assim, quando o coeficiente  $\beta$  respeitante a outra das categorias de HABITAT for positivo, o logit  $P$  aumenta e as “chances” da presença da espécie nas manchas com esse tipo de habitat serão, comparativamente às da sua presença nos fragmentos com o habitat D1+D2, tantas vezes superiores quanto maior for o valor absoluto do coeficiente; o inverso é válido para os coeficientes negativos.

### Resultados

Da observação da Tabela 2, constata-se que é possível agrupar os melhores modelos de regressão logística relativamente aos fatores explicativos em comum. Desta forma, reconhecem-se 4 tipos de modelos, que incluem as seguintes variáveis:

- 1º modelo: AREA;
- 2º modelo: AREA+ PROX\_0,5+ SIMI\_0,5;
- 3º modelo: AREA+ HABITAT+ Isolamento da Mancha (diferentes índices);

- 4º modelo: ENN + SIMI\_0,5+ HABITAT.

1º modelo: AREA. Comum a 5 espécies diferentes, trata-se do modelo mais recorrente. Este modelo parece explicar melhor a distribuição espacial de algumas espécies que vulgarmente transitam ao longo do gradiente ambiental da duna frontal. São plantas vivazes, ou perenes (como *M. marina* e *C. edulis*), herbáceas.

2º modelo: AREA+ PROX\_0,5+ SIMI\_0,5. Este é o modelo com o melhor ajustamento para as espécies *E. paralias* e *E. farctus*. Ambas são plantas vivazes, sendo que a primeira surge próximo do topo (habitat D2) e a segunda ocorre preferencialmente na vertente a barlavento da duna frontal (habitat D1).

3º modelo: AREA+ HABITAT+ Isolamento da Mancha (diferentes índices). Comum a *C. soldanella*, *C. maritima* e *L. polygalifolia*, parece ser o modelo que melhor explica o padrão espacial de espécies constituídas por subpopulações frequentemente muito pequenas (sendo vulgar a ocorrência isolada de um indivíduo numa mancha). *C. soldanella* e *C. maritima* são plantas vivazes, enquanto *L. polygalifolia* é uma espécie anual (ou bienal).

4º modelo: ENN + SIMI\_0,5+ HABITAT. Trata-se do modelo comum a *A. crithmifolia* e *A. arenaria*. Este modelo (que inclui também PROX\_0,5, no caso da primeira) é o que melhor explica o padrão espacial das duas únicas espécies que, nos setores da duna frontal estudados, são dominantes – *A. arenaria* próximo da crista da duna (habitat D2) e *A. crithmifolia* na vertente a sotavento (habitat E).

**Tabela 2.** Coeficientes  $\beta$  padronizados, e respetivo  $p$ -valor do teste de Wald, das variáveis independentes do melhor modelo de regressão logística para cada espécie analisada, segundo o teste de significância da razão de verosimilhanças (os valores entre parêntesis correspondem aos coeficientes das variáveis que, não sendo significativas por si só, contribuem para a significância geral do modelo; a negrito destaca-se o valor do coeficiente da variável com maior efeito no modelo).

| Espécie                                 | Variáveis do melhor modelo de regressão logística (LOGIT) |                       |                       |                       |  | Significância do modelo           | Pseudo-R <sup>2</sup> de Nagelkerke |
|---|---|-----------------------|-----------------------|-----------------------|--|-----------------------------------|-------------------------------------|
|   | AREA  | ENN                   | PROX_0,5              | SIMI_0,5              | HABITAT <sup>1</sup>   |                                   |                                     |
| <i>Eryngium maritimum</i>               | +0,417<br>$p=0,035$                                       |                       |                       |                       |  | $p=0,017$                         | 15%                                 |
| <i>Pancratium maritimum</i>             | +0,361<br>$p=0,05$  |                       |                       |                       |  | $p=0,036$                         | 12,5%                               |
| <i>Aetheorhiza bulbosa</i> <sup>2</sup> |   | (-0,377)<br>$p=0,127$ |                       |                       |  | $p=0,018$                         | 19,5%                               |
|   | +0,593<br>$p=0,024$                                       |                       |                       |                       |  | $p=0,026$                         | -                                   |
| <i>Medicago marina</i>                  | +0,581<br>$p=0,026$                                       |                       |                       |                       |  | $p=0,005$                         | 19%                                 |
| <i>Carpobrotus edulis</i>               | +0,786<br>$p=0,006$                                       |                       |                       |                       |  | $p=0,0003$                        | 31,4%                               |
| <i>Euphorbia paralias</i>               | (+1,099)<br>$p=0,067$                                     |                       | -1,284<br>$p=0,034$   | +1,643<br>$p=0,009$   |  | $p<0,0001$                        | 68,9%                               |
| <i>Elymus farctus</i>                   | (+0,568)<br>$p=0,073$                                     |                       | +0,559<br>$p=0,041$   | (-0,599)<br>$p=0,084$ |  | n.sign. <sup>3</sup><br>$p=0,064$ | 17,9%                               |
| <i>Calystegia soldanella</i>            | (+0,448)<br>$p=0,093$                                     | (-0,576)<br>$p=0,062$ |                       |                       | D2+E: (-0,186);<br>$p=0,34$<br>E: -0,523;<br>$p=0,02$<br>D1+D2+E: (+0,177);<br>$p=0,514$     | $p=0,032$                         | 28,4%                               |
| <i>Crucianella maritima</i>             | (+0,601)<br>$p=0,11$                                      |                       | (-0,707)<br>$p=0,124$ |                       | D2+E: (+0,313);<br>$p=0,221$<br>E: (-0,477);<br>$p=0,312$<br>D1+D2+E: (-0,243);<br>$p=0,471$ | $p=0,001$                         | 60,3%                               |
| <i>Linaria polygalifolia</i>            | +1,677<br>$p=0,008$                                       |                       | +0,856<br>$p=0,027$   | -1,231<br>$p=0,027$   | D2+E: (+0,464);<br>$p=0,159$<br>E: (+0,093);<br>$p=0,769$<br>D1+D2+E: (-0,115);<br>$p=0,714$ | $p<0,0001$                        | 71,9%                               |
| <i>Artemisia crithmifolia</i>           |   | (-0,295)<br>$p=0,3$   | (+0,669)<br>$p=0,174$ | (-0,919)<br>$p=0,208$ | D2+E: (+0,115);<br>$p=0,815$<br>E: +1,160;<br>$p=0,003$<br>D1+D2+E: (+0,494);<br>$p=0,104$   | $p<0,0001$                        | 93,9%                               |
| <i>Ammophila arenaria</i>               |   | (+0,274)<br>$p=0,371$ |                       | (+0,890)<br>$p=0,073$ | D2+E: (+0,080);<br>$p=0,768$<br>E: (-0,328);<br>$p=0,156$<br>D1+D2+E: (+0,131);<br>$p=0,666$ | $p=0,004$                         | 52,1%                               |

<sup>1</sup> A categoria de referência corresponde ao habitat D1+D2.

<sup>2</sup> O programa XLSTAT 2007.7 devolveu os resultados para os dois melhores modelos.

<sup>3</sup> n.sign. - não significativo.

### Efeito da área das manchas

A importância da área das manchas de habitat enquanto fator da distribuição espacial de todas as espécies analisadas,

excetuando *A. arenaria* e *A. crithmifolia*, preside, sem dúvida, aos resultados obtidos com as análises de regressão logística. De facto, AREA constitui a variável explicativa mais recorrente, tanto

no conjunto dos melhores modelos (Tabela 2) como no dos modelos significativos com o mínimo de uma variável (Tabela 3); acresce que, destes últimos, 5 correspondem simultaneamente ao modelo mais ajustado para a respetiva espécie (Tabelas 2 e 3). Além disto, o efeito de AREA nos melhores modelos (mesmo nos casos em que esta não constitui uma variável significativa *per se*)

é consistentemente positivo (Tabela 2) – ou seja, para 10 das 12 espécies do estudo, a sua presença nas manchas é tanto mais provável quanto maior for o respetivo tamanho. As duas únicas exceções constituem as espécies perenes dominantes que, por essa razão, persistem nos fragmentos remanescentes dos seus habitats, independentemente da área.

**Tabela 3.** Modelos significativos de regressão logística, com o mínimo de uma variável independente, para cada espécie analisada

| Variável | Modelos de regressão logística (LOGIT) com 1 variável e $p \leq 0,05$ |              |                               |                       |   |
|----------|---|--------------|-------------------------------|-----------------------|---|
|          | Total   | $p$ -valor   | Espécie                       | Melhor modelo (total) | Espécie   |
| AREA     | 8   | $p=0,017$    | <i>Eryngium maritimum</i>     | 5                     | <i>Eryngium maritimum</i><br><i>Pancratium maritimum</i><br><i>Aetheorhiza bulbosa</i><br><i>Medicago marina</i><br><i>Carpobrotus edulis</i> |
|          |   | $p=0,036$    | <i>Pancratium maritimum</i>   |                       |   |
|          |   | $p=0,026$    | <i>Aetheorhiza bulbosa</i>    |                       |   |
|          |   | $p=0,005$    | <i>Medicago marina</i>        |                       |   |
|          |   | $p=0,0003$   | <i>Carpobrotus edulis</i>     |                       |   |
|          |   | $p < 0,0005$ | <i>Euphorbia paralias</i>     |                       |   |
|          |   | $p=0,004$    | <i>Crucianella maritima</i>   |                       |   |
| ENN      | 3   | $p=0,018$    | <i>Aetheorhiza bulbosa</i>    | 1                     | <i>Aetheorhiza bulbosa</i>  |
|          |   | $p=0,001$    | <i>Carpobrotus edulis</i>     |                       |   |
|          |   | $p=0,0002$   | <i>Linaria polygalifolia</i>  |                       |   |
| PROX_0,5 | 1   | $p=0,021$    | <i>Euphorbia paralias</i>     | -                     |   |
| SIMI_0,5 | 2   | $p=0,012$    | <i>Ammophila arenaria</i>     | -                     |   |
|          |   | $p=0,012$    | <i>Medicago marina</i>        |                       |   |
| HABITAT  | 4   | $p=0,042$    | <i>Pancratium maritimum</i>   | -                     |   |
|          |   | $p=0,002$    | <i>Crucianella maritima</i>   |                       |   |
|          |   | $p < 0,0001$ | <i>Artemisia crithmifolia</i> |                       |   |
|          |   | $p=0,008$    | <i>Ammophila arenaria</i>     |                       |   |

#### Efeito do isolamento das manchas

O isolamento das manchas contribui, segundo os resultados dos melhores modelos, para explicar o padrão de presença/ausência da maioria das plantas (8 espécies), embora os diferentes índices analisados constituam variáveis significativas *per se* em apenas três situações – PROX\_0,5 e SIMI\_0,5, para *E. paralias* e *L. polygalifolia*, e PROX\_0,5 para *E. farctus* (Tabela 2). Nos casos de *C. edulis* e *M. marina*, o isolamento não é um fator explicativo a ignorar em absoluto, tendo em conta que para estas espécies os índices ENN e SIMI\_0,5, respetivamente, figuram nos modelos significativos que admitem uma só variável explicativa (Tabela 3). Estes

últimos modelos fazem também notar a influência de ENN no padrão de distribuição espacial de *L. polygalifolia* e de SIMI\_0,5 no de *A. arenaria* (Tabela 3).

Nenhum dos 3 índices que quantificam o isolamento das manchas se exclui mutuamente dos modelos ajustados; assim, comprova-se que ENN, PROX\_0,5 e SIMI\_0,5 facultam informação distinta, em termos de relevância ecológica. De facto, se o efeito de um dos índices no modelo for estatisticamente redundante, este resultará excluído em favor dos que melhor contribuem para o ajustamento aos dados de presença/ausência (logo, para a maior significância geral do modelo). Por outro lado, verifica-se que, entre os melhores modelos, o efeito dos 3

índices não se faz sempre no mesmo sentido; além disso, quando integrados no mesmo modelo, PROX\_0,5 e SIMI\_0,5 apresentam invariavelmente efeitos contrários sobre a presença das espécies nas manchas (Tabela 2). Todos estes factos implicam que a interpretação dos índices de isolamento tem de ser feita caso a caso.

Na sequência do que foi exposto, os resultados sugerem que os índices PROX\_0,5 e SIMI\_0,5 permitem distinguir entre dois tipos de espécies de plantas da duna frontal, nomeadamente:

- os modelos em que os coeficientes  $\beta$  padronizados são positivos para PROX\_0,5 (e negativos para SIMI\_0,5) parecem ajustar-se melhor às espécies cuja presença se encontra, em geral, associada a um tipo particular de habitat dunar – casos de *E. farctus*, *L. polygalifolia* e *A. crithmifolia*, sendo que a primeira é típica na vertente a barlavento (habitat D1), enquanto as duas últimas surgem a partir da crista da duna, ao longo da vertente a sotavento (habitats D2+E e E). A proximidade entre manchas do habitat destas plantas será crucial para o sucesso da dispersão, o estabelecimento de novos indivíduos e a sua persistência num dado fragmento; assim sendo, a presença destas espécies é mais provável quanto maior e mais próxima for a área circundante, a uma dada mancha, com o mesmo tipo de habitat;
- os modelos em que os coeficientes  $\beta$  padronizados são positivos para SIMI\_0,5 (e negativos para PROX\_0,5) parecem ajustar-se melhor a espécies que ocorrem próximo da crista da duna (habitat D2), transitando entre a exposição a barlavento (habitat D1) e o abrigo a sotavento (habitat E) – caso de *E. paralias*, extensível a *A. arenaria* (tanto mais que SIMI\_0,5 se destaca de entre os respetivos modelos significativos com uma só variável explicativa; Tabela 3) e a *C. maritima*. A área disponível para estas plantas se estabelecerem expande-se pela das manchas que abrangem estes tipos de habitat (diversas combinações entre D1, D2 e E), sendo que a probabilidade da sua

presença é tanto maior quanto maior for a similaridade destas manchas com o habitat D2.

Por sua vez, ENN é um fator que, de acordo com os resultados dos melhores modelos, contribui apenas de forma conjunta para explicar o padrão de distribuição espacial das espécies analisadas – casos de *A. bulbosa*, *C. soldanella*, *A. crithmifolia* e *A. arenaria* (Tabela 2). Excetuando *A. arenaria*, cujo efeito positivo de ENN reflete o carácter ubíquo desta espécie na duna frontal (encontrando-se presente em fragmentos muito isolados), a distância entre as manchas do habitat influencia negativamente a presença das restantes plantas, tal como seria de esperar.

#### *Efeito do habitat das manchas*

Analise-se, por fim, a influência do tipo de habitat da duna frontal sobre a presença das espécies nos diferentes fragmentos. De acordo com os resultados dos melhores modelos de regressão logística, HABITAT sobressai como o principal fator explicativo da distribuição espacial de *C. soldanella* e *A. crithmifolia* (observe-se, na Tabela 2, o efeito dos coeficientes  $\beta$  padronizados referentes à categoria do habitat E). Esta variável concorre igualmente para a explicação do padrão de presença/ausência de *C. maritima*, *L. polygalifolia* e *A. arenaria*, ainda que o seu efeito nos respetivos modelos ajustados não seja significativo por si só (Tabela 2). Note-se que HABITAT se destaca nos modelos significativos com uma só variável explicativa, nos casos de 3 destas plantas (*A. crithmifolia*, *C. maritima* e *A. arenaria*), bem como no de *P. maritimum* (Tabela 3).

Os resultados sugerem que a variável HABITAT evidencia bem a dissimelhança das condições ambientais na vertente a sotavento (habitat E) em relação às dos habitats que se desenvolvem nas restantes posições topográficas da duna frontal. Mais, é também sensível a outras variações no gradiente ambiental dunar menos marcadas que a anterior, nomeadamente a que diferencia o habitat da vertente a barlavento (habitat D1); veja-se como a existência do habitat D1 numa mancha se reflete nos modelos ajustados de *C. soldanella* (efeito positivo) e de *L. polygalifolia* e *C. maritima* (efeito negativo), (Tabela 2). Assim sendo, HABITAT permite distinguir entre dois tipos de plantas:



- as que com maior probabilidade se encontram presentes nas manchas localizadas, de forma total ou parcial, na vertente a sotavento da duna frontal; os modelos que melhor se ajustam a estas espécies apresentam coeficientes  $\beta$  padronizados positivos para a categoria do habitat E (e, consoante a espécie, também para certas combinações do habitat E com os restantes, numa mesma mancha) – casos de *A. crithmifolia* e *L. polygalifolia*;
- as que com maior probabilidade estarão ausentes das manchas que se localizam, de forma total ou parcial, na vertente a sotavento da duna frontal; os modelos que melhor se ajustam a estas espécies apresentam coeficientes  $\beta$  padronizados negativos para a categoria do habitat E (e, dependendo da espécie, também para certas combinações do habitat E com os restantes, numa mesma mancha) – casos de *C. soldanella* (típica da vertente a barlavento), *C. maritima* e *A. arenaria*.

## Discussão

Os resultados apresentados demonstram que, à exceção das 2 espécies dominantes, a área dos fragmentos remanescentes dos diversos habitats da duna frontal perturbada pelo pisoteio constitui um fator fundamental da distribuição espacial das plantas estudadas. Por sua vez, o isolamento das manchas é também importante para a maioria destas plantas, excetuando aquelas que se distribuem com frequência ao longo de todo o gradiente ambiental da duna frontal (espécies que têm em comum o 1º modelo: AREA). Em estudos idênticos, os modelos de regressão logística múltipla revelam efeitos mais significativos do isolamento sobre as espécies de plantas (e.g., Quintana-Ascencio e Menges, 1996; Bastin e Thomas, 1999; Piessens *et al.*, 2005). Embora esse resultado se possa ficar a dever ao facto dos índices de isolamento utilizados considerarem, no seu cálculo, (i) as manchas onde a espécie efetivamente está presente e (ii) as manchas com o habitat adequado à espécie (tratando-se, por isso, de medidas de carácter mais funcional do que estrutural), e não o conjunto de todas as manchas que compõem o mosaico ecológico – como no

caso do presente trabalho –, tal não explica o papel comparativamente secundário da área nesses estudos.

As plantas da duna frontal mais sensíveis ao isolamento são aquelas que, em geral, estão também mais associadas a um tipo particular de habitat, pelo que o efeito da variável HABITAT se destriça do de AREA e reforça a influência do isolamento das manchas sobre a presença das espécies (cf. Kolb e Diekmann, 2005).

De entre as 12 espécies analisadas (e segundo a base de dados 'Ecological Flora of the British Isles', da Universidade de York), 6 delas dispersam-se habitualmente por meio de sementes (*C. maritima*, *E. maritimum*, *E. paralias*, *L. polygalifolia*, *M. marina* e *P. maritimum*) e outras 6 fazem-no através do crescimento vegetativo (*A. bulbosa*, *A. arenaria*, *A. crithmifolia*, *C. soldanella*, *C. edulis* e *E. farctus*). Porém, a difusão local é comum às espécies das dunas litorais, facto intrinsecamente relacionado com a elevada mobilidade da areia e a contínua transformação morfológica, que com frequência dá lugar a novos espaços de areia nua; deste modo, as distâncias de dispersão das plantas, por sementes ou propagação clonal, parecem ser de ordem semelhante (ver Packham e Willis, 1997). Tendo em conta a dispersão limitada das espécies dunares, a forma de vida e o modo de dispersão não explicam o seu maior, ou menor, grau de agregação espacial, à escala da paisagem, tal como se conclui dos melhores modelos de regressão logística, verificando-se que o isolamento das manchas influencia o padrão espacial da presença/ausência de espécies que se caracterizam por um ou outro modo de dispersão e por diferentes formas de vida (rever a Tabela 2). No seu trabalho, Chust *et al.* (2006) concluíram igualmente não haver associação entre a agregação espacial das espécies de plantas das comunidades (de pradarias e matos subarbusculos mediterrâneos) estudadas, a sua forma de vida e os diferentes agentes de dispersão das sementes (vento, animais, ou outros). Outros estudos demonstraram a falta de uma correlação significativa entre a maior sensibilidade das espécies individuais ao isolamento e (i) o mecanismo (agente) de dispersão (e.g., Butaye *et al.*, 2001; Dupré e Ehrlén, 2002; Piessens *et al.*, 2005) ou (ii) a dispersão por sementes vs. propagação clonal (e.g., Piessens *et al.*, 2005; mas, ver Dupré e Ehrlén, 2002).

Para além da dispersão limitada, outro atributo vital comum à maioria das plantas dunares (em particular, as espécies anuais) diz respeito à inexistência de um banco de sementes persistente (*i.e.*, com sementes viáveis por mais de 1 ano, após a sua produção; Packham e Willis, 1997), enterrado a pouca profundidade na areia. Na realidade, a dinâmica geomorfológica dos sistemas de duna frontal é pouco propícia ao armazenamento de sementes, a não ser de forma transiente (de acordo com a informação constante na base de dados 'Ecological Flora of the British Isles', da Universidade de York, para algumas das espécies estudadas), sobretudo devido à deflação junto à superfície. Sem um banco de sementes, persistente a longo prazo, é expectável que as espécies da duna frontal com subpopulações de tamanho reduzido sejam mais vulneráveis à extinção local (essencialmente estocástica) e dependentes dos processos de dispersão e de recolonização das manchas, para assegurar a sua persistência nos habitats dunares fragmentados pelo pisoteio – esta dinâmica espacial é conhecida por "rescue-effect", ou processo de renovação, proposto por Brown e Kodric-Brown, em 1977. Ora, como o modo individual de dispersão não parece interferir na distribuição espacial das espécies à escala da paisagem, tal sugere que o estabelecimento da maioria destas espécies numa determinada mancha dependerá meramente da proximidade dessa mancha a outras comunidades locais, onde elas estejam presentes. Estas ilações são congruentes com os resultados obtidos, que (i) demonstram a elevada sensibilidade das espécies à área das manchas (AREA) e (ii) apontam para a influência do isolamento em relação a potenciais fontes de propágulos (através dos índices PROX\_0,5, SIMI\_0,5 e de HABITAT) sobre o respetivo padrão espacial de presença/ausência.

### Conclusão

Este estudo confirma a hipótese inicial de que as espécies de plantas da duna frontal são sensíveis à fragmentação dos seus habitats, resultante de anos de perturbação pelo pisoteio desregrado. Os resultados da investigação sugerem que, no seu conjunto, as plantas da duna frontal fragmentada pelo pisoteio deverão formar sistemas de metapopulações, em que o desaparecimento da subpopulação de uma espécie numa dada mancha, associada à sua reduzida dimensão – processo de extinção dependente da área

–, é contrariado pela existência de outras manchas que incluem o mesmo tipo de habitat na sua vizinhança imediata, caso a espécie esteja aí presente e seja capaz de ultrapassar uma certa distância (em princípio,  $\leq 0,5m$ ) e dispersar com sucesso, reocupando a mancha em causa – processo de recolonização dependente do isolamento.

### Referências

- Bastin L, Thomas CD, 1999. The distribution of plant species in urban vegetation fragments. *Landscape Ecology* 14: 493-507.
- Bender DJ, Tischendorf L, Fahrig L, 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology* 18: 17-39.
- Brown JH, Kodric-Brown A, 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Butaye J, Jacquemyn H, Hermy M, 2001. Differential colonization causing non-random forest plant community structure in a fragmented agricultural landscape. *Ecography* 24: 369-380.
- Chust G, Pérez-Haase A, Chave J, Pretus JL, 2006. Floristic patterns and plant traits of Mediterranean communities in fragmented habitats. *Journal of Biogeography* 33: 1235-1245.
- Dupré C, Ehrlén J, 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology*, 90: 796-805.
- Fahrig L, 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- Gustafson EJ, Parker GR, 1992. Relationships between landcover proportion and indices of landscape spatial pattern. *Landscape Ecology* 7: 101-110.
- Hanski IA, Gilpin ME (Eds.), 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego, USA.
- Hargis CD, Bissonette JA, David JL, 1998. The behavior of landscape metrics commonly used in the study of habitat fragmentation. *Landscape Ecology* 13: 167-186.

- Kiviniemi K, Eriksson O, 1999. Dispersal, recruitment and site occupancy of grassland plants in fragmented habitats. *Oikos* 86: 241-253.
- Kolb A, Diekmann M, 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology* 19: 929-938.
- Laranjeira MM, 2010. Fragmentação pelo pisoteio dos sistemas de duna frontal: casos de Vila Nova de Gaia (dissertação de Doutoramento). Universidade do Minho. Braga, POR.
- Lomba A, Alves P, Honrado J, 2008. Endemic sand dune vegetation of the Northwest Iberian Peninsula: diversity, dynamics, and significance for bioindication and monitoring of coastal landscapes. *Journal of Coastal Research* 24: 113-121.
- McGarigal K, Cushman, SA, Neel, MC, Ene, E, 2002. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for categorical maps. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>. Acesso: 12 out 2006.
- McGarigal K, Marks, BJ, 1995. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Report PNW-GTR-351. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station. Portland, USA.
- Moilanen A, Nieminen M, 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83: 1131-1145.
- Moreno-Casasola P, 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio* 65: 67-76.
- Murphy HT, Lovett-Doust J, 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter?. *Oikos* 105: 3-14.
- Neel MC, McGarigal K, Cushman, SA. 2004. Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. *Landscape Ecology* 19: 435-455.
- Packham JR, Willis AJ, 1997. Ecology of dunes, salt marsh and shingle. Chapman & Hall, London, UK.
- Piessens K, Honnay O, Hermy M, 2005. The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biological Conservation* 122: 61-69.
- Quintana-Ascencio PF, Menges ES, 1996. Inferring metapopulation dynamics from patch-level incidence of Florida scrub plants. *Conservation Biology* 10: 1210-1219.
- Reid M, Thompson S, 1996. Ecological fieldwork methods. In: Watts S and Halliwell L (Eds.). *Essential Environmental Science: Methods & Techniques*. Routledge, London, UK e New York, USA.
- Vairinhos VM, 1996. Elementos de probabilidades e estatística. Universidade Aberta, Lisboa, POR.
- Walker LR, del Moral R, 2003. Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.