

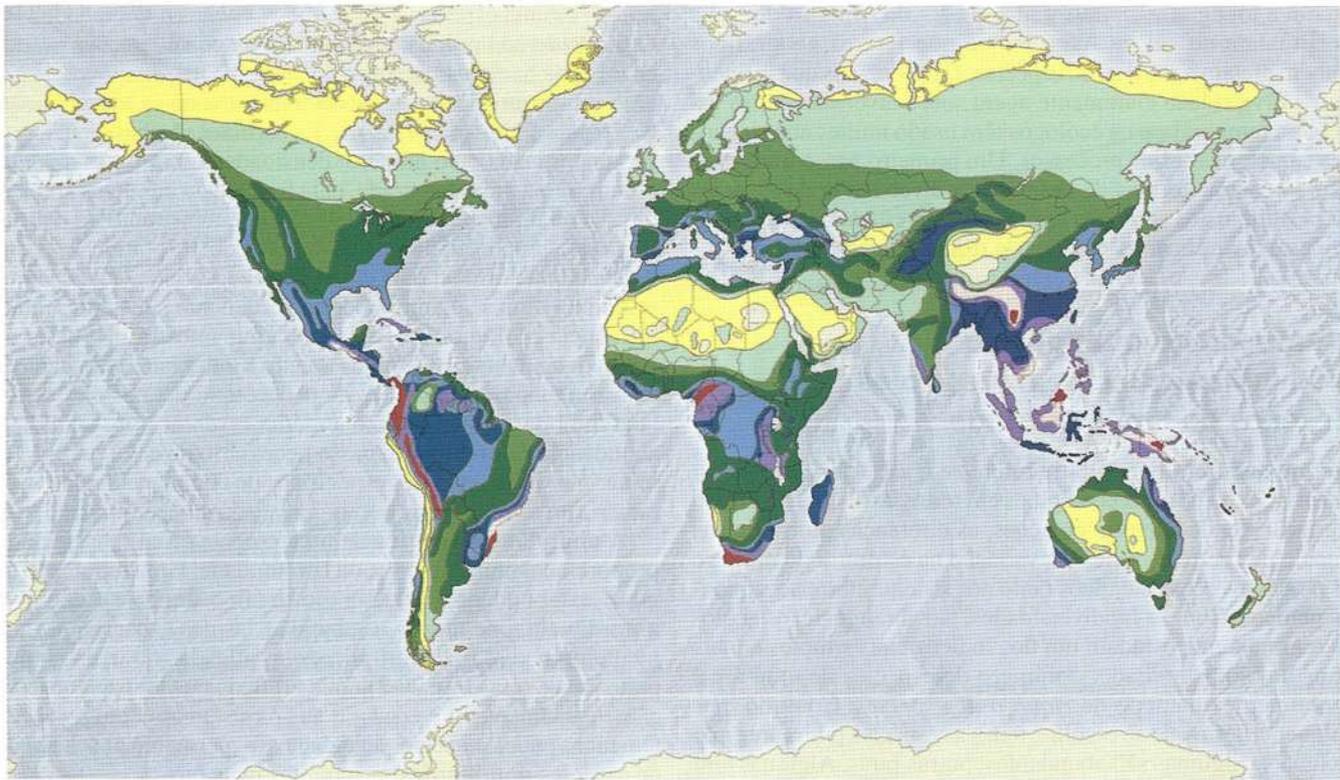
Biodiversidade



Os grandes exploradores naturalistas do século 19 — Charles Darwin, Henry W. Bates, Alfred Russel Wallace e outros — viajaram aos trópicos e descobriram lá um grande estoque de espécies desconhecidas dos cientistas europeus. Como vimos no Capítulo 18, o número de espécies na maioria dos grupos de organismos — plantas, animais e talvez micróbios — aumenta marcadamente em direção ao equador (Fig. 20.1). Por exemplo, um hectare de floresta tem tipicamente menos do que 5 tipos de árvores nas regiões boreais, 10–30 nas regiões temperadas e 100–300 nas regiões tropicais. Estas tendências latitudinais na diversidade são profundas e estendem-se até mesmo às maiores profundezas dos oceanos, onde já se pensou que as condições fossem invariantes por todo o globo.

Por que tantas espécies diferentes de organismos vivem nos trópicos (e tão poucas em direção aos polos)? Os fatores que regulam a diversidade das comunidades biológicas são o assunto deste capítulo. Historicamente, os biólogos têm mantido dois pontos de vista sobre estas questões. Um sustenta que a diversidade aumenta sem limite ao longo do tempo, a partir de catástrofes como os impactos de meteoritos que causam extinções em massa de espécies. Os ambientes tropicais, sendo muito mais antigos do que os temperados e polares, têm tido tempo para acumular mais espécies. De acordo com isso, a diversidade é simplesmente uma questão de história. O segundo ponto de vista sustenta que a diversidade atinge um equilíbrio, no qual o surgimento de novas espécies equilibra a perda das já existentes. Em ambos os casos, os fatores que adicionam espécies pesariam mais fortemente no equilíbrio — ou menos fortemente, os que removem — mais próximo dos trópicos.

Por toda a primeira metade do século 20, o primeiro ponto de vista, o histórico, gozou de mais aceitação. Os ecólogos compreenderam que os ambientes tropicais têm dominado a superfície da Terra na maior parte da sua história, enquanto as mudanças no clima (particularmente durante as eras glaciais) têm de quando em vez destruído a maioria das biotas temperadas e polares, reiniciando o relógio da diversidade, assim por dizer. Mais recentemente, contudo, com a integração da ecologia de população na teoria da comunidade, os ecólogos aceitam que a diversidade poderia ser regulada num estado estacionário. De acordo com isso, os processos oponentes dependentes da diversidade se equilibram, assim como



Número de espécies por 10.000 km²

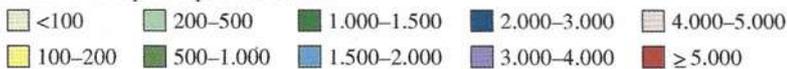


FIG. 20.1 A riqueza de espécies varia com a superfície da Terra. O número estimado de espécies de plantas em quadrados de uma grade de 100 × 100 km mostra a tendência geral de aumento da riqueza de espécies em direção aos trópicos, assim como o efeito crescente das montanhas e o decrescente das áreas áridas. Segundo W. Barthlott, W. Lauer e A. Placke, *Erdkunde* 50:317-326 (1996).

as taxas de natalidade e mortalidade dependentes da densidade se combinam com a capacidade de suporte da população. Este ponto de vista desafia os ecólogos a identificar os processos responsáveis pela adição e remoção das espécies nas escalas locais e regionais, e a descobrir por que o equilíbrio entre esses processos difere de lugar para lugar.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- A variação na abundância relativa das espécies influencia os conceitos de biodiversidade
- O número de espécies aumenta com a área amostrada
- Os padrões de macroescala da diversidade refletem a latitude, a heterogeneidade ambiental e a produtividade
- A diversidade tem componentes regionais e locais
- A diversidade pode ser compreendida em termos de relações de nicho
- As teorias de equilíbrio de diversidade equilibram os fatores que adicionam e que removem espécies
- As explicações para a alta riqueza de espécies de árvores nos trópicos se focalizam na dinâmica da floresta

A tendência geral em aumentar a riqueza de espécies em direção aos trópicos ofusca o fato de que a variação também ocorre dentro de cinturões latitudinais. Em particular, a **riqueza de espécies varia entre diferentes continentes e entre áreas de clima e topografia distintas**. Por exemplo, as florestas temperadas do leste da Ásia sustentam duas vezes o número de espécies de aves encontradas na América do Norte e três vezes o número encontrado na Europa. Os manguezais, ao contrário de outros *habitats* tropicais, tipicamente têm menos espécies, raramente mais do

que 10 espécies de árvores e arbustos em qualquer lugar e somente cerca de 50 em todo o mundo.

Estas variações sugerem que diversos processos influenciam o número de espécies encontradas num determinado lugar. O **gradiente latitudinal predominante na riqueza de espécies sugere processos agindo uniformemente por todo o planeta**. Os padrões na diversidade que refletem as variações na temperatura e precipitação num cinturão latitudinal implicam a influência de processos locais. A diversidade excepcionalmente alta, associa-

da com a topografia complexa dos Andes da América do Sul e do Himalaia no sul da Ásia, indica que **fatores geográficos também afetam a riqueza de espécies**. Os processos que influenciam a diversidade claramente agem sobre diversas escalas espaciais e temporais, e os ecólogos têm usado muitas abordagens para caracterizar estes processos. Um primeiro passo importante foi encontrar formas de descrever a diversidade de espécies que permitam aos ecólogos comparar a diversidade através das regiões e quantificar os padrões de riqueza de espécies.

A variação na abundância relativa das espécies influencia os conceitos de biodiversidade

O termo geral **biodiversidade** refere-se à **variação entre os organismos e os sistemas ecológicos em todos os níveis, incluindo a variação genética nas populações, as diferenças morfológicas e funcionais entre espécies e a variação na estrutura do bioma e nos processos ecossistêmicos tanto nos sistemas terrestres quanto aquáticos**. Como a biodiversidade é tão abrangente, os ecólogos normalmente estudam um dos índices mais simples e mais gerais da biodiversidade: o número de espécies de uma área, normalmente chamado de *riqueza de espécies*. Contudo, por qualquer critério que se escolha, todas as espécies numa área não são iguais. Algumas são abundantes, outras raras. Algumas têm efeitos importantes sobre a dinâmica populacional na comunidade; outras raramente se fazem notadas. Como se mede a “pre-

sença” de uma espécie — sua *importância* na comunidade? Isso depende do seu propósito e também de considerações práticas envolvidas na amostragem de espécies na natureza.

Uma forma importante de **caracterizar a diversidade de espécies é pela abundância relativa das espécies**. A abundância pode ser quantificada pelo número, densidade ou biomassa dos indivíduos numa área amostrada, pela frequência das áreas amostradas, na qual uma determinada espécie é registrada, ou pela *cobertura* (a proporção da área do *habitat* coberta por uma espécie), uma medida normalmente empregada pelos botânicos. O número de indivíduos sozinho poderia certamente sub-representar a influência ecológica da espécie se uma amostra incluísse, por assim dizer, tanto as formigas quanto os elefantes. Em cada caso, seria tentador quantificar a massa total de espécies ou sua taxa total de metabolismo energético. Adotar uma medida de abundância é um primeiro passo necessário no esforço de determinar por que os padrões específicos de abundância relativa caracterizam as regiões ou comunidades da natureza.

A **abundância relativa** de uma espécie é sua representação proporcional numa amostra ou comunidade. Uma retratação comum da abundância relativa é o **gráfico de classificação de abundância**, que mostra as abundâncias das espécies, normalmente numa **escala logarítmica**, classificadas da mais comum para a mais rara (Fig. 20.2). Tais gráficos nos levam à observação, virtualmente universal, de que os sistemas ecológicos contêm umas poucas **espécies abundantes — normalmente chamadas de espécies dominantes** — e muitas mais raras.

Como muitas espécies são raras, quase qualquer amostra, não importa quão grande, está fadada a não detectar espécies encontradas raramente. Assim, ao comparar a diversidade entre amostras, é importante usar técnicas de amostragem idênticas ou levar em consideração os tamanhos de amostra usando um índice de riqueza de espécies. O último método pode ser feito somente quando a riqueza de espécies (S) e o tamanho da amostra (N , número de indivíduos ou alguma outra medida da abundância) têm uma relação conhecida. Dois índices da riqueza de espécies valem a pena descrever aqui. O índice de Margalef $D = (S - 1)/\ln(N)$ assume que a riqueza de espécies aumenta com o logaritmo do tamanho da amostra (o índice de Margalef é descrito em mais detalhes no Módulo de Análise de Dados 5). O índice de Menhinick, $D = S/\sqrt{N}$, usa a raiz quadrada do tamanho da amostra como ponto de referência. Ambos os índices normalizam a **riqueza de espécies em relação ao tamanho da amostra**.

Diversas medidas da riqueza de espécies, denominadas de **medidas de heterogeneidade**, combinam a riqueza de espécie com a variação nas abundâncias das espécies, também conhecidas como **equalização de espécies**. Uma medida dessas é o **índice de Simpson**, γ (gama) = $\sum p_i^2$, onde p_i é a proporção de indivíduos na amostra que pertence à espécie i . Assim, γ é a soma da proporção quadrada de cada espécie na amostra, e é a probabilidade de que quaisquer dois indivíduos retirados aleatoriamente da amostra serão da mesma espécie. O índice de Simpson é expressado mais adequadamente como o seu inverso, $S_i = 1/\gamma$, onde S_i é sempre menor do que o número de espécies na amostra, porque cada espécie é pesada pela sua abundância relativa no índice. De fato, o valor de S_i é idêntico ao valor que se obteria para uma amostra de S_i de espécies de mesma abundância.

Esta seção não é um tratamento exaustivo dos índices de diversidade, cuja discussão preencheria volumes. Contudo, ela deve enfatizar a você a variação nas abundâncias entre as espécies numa comunidade. Esta variação impõe problemas para a descrição da diversidade e desafia os ecólogos a compreender

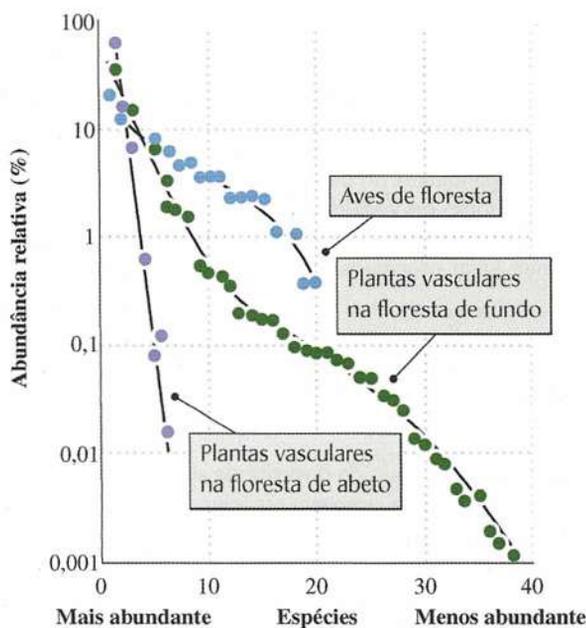


FIG. 20.2 As abundâncias das espécies podem ser plotadas numa escala logarítmica. As curvas de classificação de abundância são mostradas para três comunidades naturais: aves numa floresta decídua em West Virginia; plantas vasculares numa floresta de abeto subalpina nas Great Smoky Mountains, Tennessee; e plantas vasculares numa floresta de fundo também nas Great Smoky Mountains. Cada ponto representa uma espécie. A abundância é representada pelo número de indivíduos de aves e pela produção primária líquida das plantas. Segundo R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems* (2nd ed.), Macmillan, New York (1975).

por que algumas espécies são comuns e outras raras. Na prática, a riqueza de espécies e as várias diversidades e os vários índices de heterogeneidade estão fortemente correlacionados, e assim, para muitos propósitos, simplesmente contar a riqueza de espécies proporciona uma base suficiente para estudar a diversidade.



A Distribuição Lognormal. A variação nas abundâncias das espécies numa comunidade pode ser descrita por uma relação estatística simples que mostra como o número de espécies aumenta com o tamanho da amostra.



ANÁLISE DE DADOS — MÓDULO 5 Quantificando a Biodiversidade. Aprenda métodos para quantificar a diversidade de espécies no final do capítulo.

O número de espécies aumenta com a área amostrada

Como regra geral, mais espécies são encontradas em áreas grandes do que em pequenas. Olaf Arrhenius, químico de agricultura sueco, foi o primeiro a formalizar esta relação espécie-área em 1921. Desde então, tem sido uma prática comum comparar as riquezas de espécies (S) com as áreas (A) usando uma função de potência da forma:

$$S = cA^z$$

onde c e z são constantes ajustadas aos dados. Os ecólogos retratam as relações espécie-área graficamente plotando o logaritmo da riqueza de espécies contra o logaritmo da área, como mostrado na Fig. 20.3. Após a transformação log, a relação espécie-área se torna:

$$\log S = \log c + z \log A$$

que é a equação para uma linha reta com inclinação¹ z .

As relações espécie-área em muitos grupos de organismos são lineares na escala log, e normalmente têm inclinações dentro do intervalo $z = 0,20-0,35$ — isto é, o número de espécies aumenta nas proporções entre um quinto e um terço da potência (raiz quinta a raiz cúbica) da área. Esta relação reflete o resultado de muitos processos, e nas escalas, desde locais até globais, as influências variantes destes processos alteram a inclinação da relação de formas previsíveis.

Para as menores áreas, começando com amostras que incluem somente uns poucos indivíduos, o número de espécies aumenta com a área simplesmente porque mais indivíduos são amostrados. A inclinação desta relação é normalmente um tanto alta. Uma amostra de um indivíduo só pode ter uma espécie. Um segundo indivíduo provavelmente será de outra espécie. Assim, a riqueza de espécies inicialmente dobra, ou quase isso, à medida que o tamanho da amostra dobra ($z = 1$).

Quando as áreas são grandes o bastante tal que as amostras refletem a maioria das espécies locais, a relação espécie-área depende principalmente dos novos tipos de habitats que estão sendo incluídos em áreas progressivamente maiores. Por exemplo, um único hectare poderia incluir um único tipo de habitat, e uma amostra no nível do município, diversos tipos de habitats. Uma amostra no nível de estado poderia introduzir mais tipos

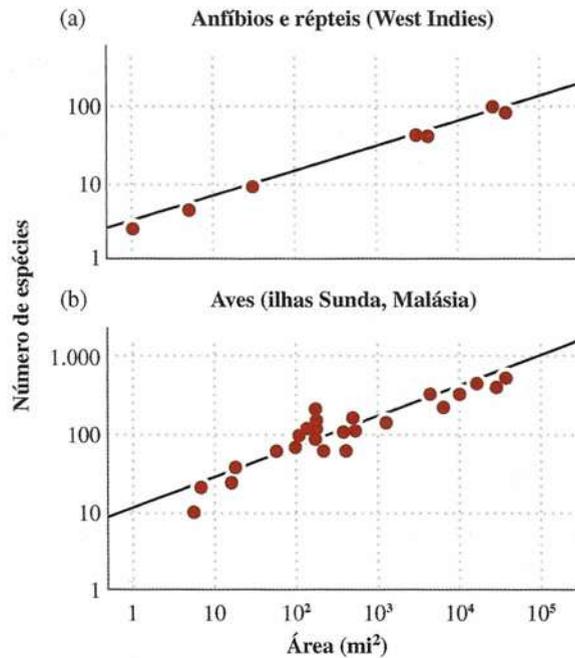


FIG. 20.3 O número de espécies aumenta com a área amostrada. A relação espécie-área para (a) anfíbios e répteis nas West Indies e (b) aves nas ilhas Sunda do Arquipélago Malaio apresentam este padrão. Segundo R. H. MacArthur e E. O. Wilson, *Evolution* 17:373-387 (1963), e *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, N.J. (1967).

de habitats, à medida que uma variedade das características geográficas de macroescala, tais como montanhas, é adicionada, e uma amostra no nível do continente incluiria todos os habitats formados numa vasta abrangência de zonas climáticas, assim como a associação com diversas características geográficas. Numa escala global, a inclusão de diferentes continentes introduziria ainda outro fator de aumento da riqueza de espécies: a evolução de linhagens evolutivas distintas em continentes isolados.

Um estudo das relações espécie-área nos campos temperados da Carolina do Norte, na Suécia e na Holanda ilustra estas mudanças na inclinação da relação em função da escala (Fig. 20.4). As áreas amostradas menores em cada lugar foram de 10 cm², e geralmente incluíram duas ou três espécies de plantas, no máximo. À medida que a área amostrada aumentou acima de 1 m², a relação espécie-área assumiu uma forma que permaneceu constante até uma área do tamanho de um estado ou um país europeu, mais do que um bilhão de vezes maior. Acima daquele ponto, a inclinação começou a aumentar rápido novamente, à medida que as amostras em escala global combinaram espécies de diferentes continentes. Assim, três processos agindo em três escalas determinam a forma geral da relação espécie-área: amostragem local, a formação de uma diversidade de tipos de habitat dentro de uma região ambientalmente heterogênea e a evolução de distintas linhagens em continentes isolados.

As relações espécie-área em ilhas

A relação espécie-área em ilhas é influenciada por um quarto processo, a extinção de espécies. Alguns ecólogos encontraram uma inclinação da relação como sendo maior quando ilhas de

¹N.R.T.: Coeficiente angular da reta.

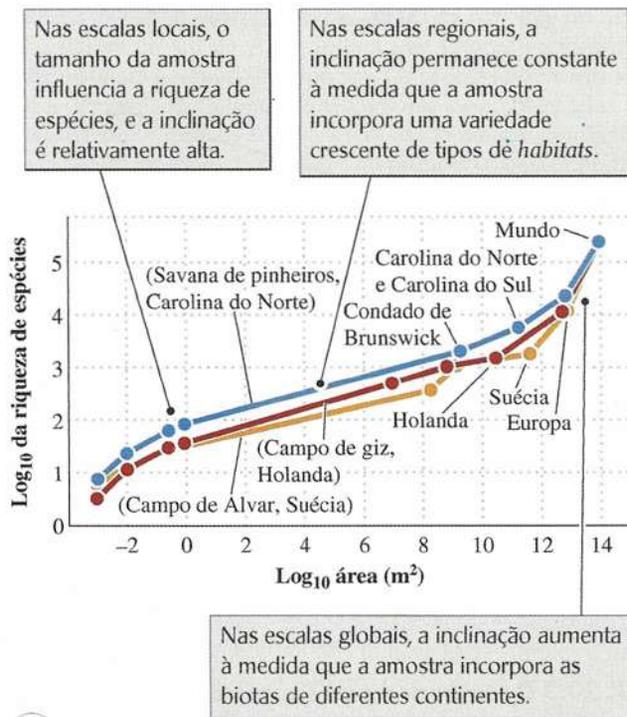


FIG. 20.4 A inclinação da relação espécie-área é influenciada por diferentes processos em diferentes escalas. São mostradas relações espécie-área para campos temperados na (a) Carolina do Norte, (b) Holanda e (c) Suécia. Em todas as três localidades, o número de espécies de plantas de campo aumenta com o tamanho da amostra em áreas pequenas, com a inclusão de novos tipos de habitats das áreas intermediárias e com a incorporação de diferentes continentes na escala maior (global). Note que as relações espécie-área para as três localidades são quase sobrepostíveis. Segundo J. Fridley et al., *Am. Nat.* 168:133-143 (2006).

diferentes tamanhos são comparadas do que quando áreas continentais são comparadas num intervalo de tamanho comparável. A abrangência de uma espécie insular endêmica (uma espécie encontrada naquela ilha e em nenhum lugar mais) não pode ser maior do que a ilha que habita, enquanto as abrangências das espécies continentais geralmente excedem as fronteiras de uma determinada área de amostragem. Em consequência, a dispersão de indivíduos impede que as populações dentro de pequenas áreas continentais venham a se extinguir localmente, enquanto nas ilhas de tamanho semelhante é mais provável que se percam espécies. Assim, áreas menores e maiores em continentes têm complementos mais semelhantes de espécies do que ilhas menores e maiores, e a inclinação da relação espécie-área é consequentemente menor.

Essa diferença maior na riqueza de espécies entre ilhas pequenas e grandes deve refletir diferenças em suas qualidades intrínsecas. Os fatores que provavelmente mais aumentam a riqueza de espécies incluem a diversidade de habitats, que tende a aumentar com o tamanho (e resultando em heterogeneidade topográfica) da ilha, e o tamanho *per se*, considerando-se que ilhas maiores são alvos mais fáceis para imigrantes potenciais do continente. Além disso, ilhas maiores sustentam populações maiores, que podem persistir mais tempo devido à sua maior diversidade genética, distribuições mais amplas sobre os habitats, e tamanho grande o bastante para escapar da extinção estocástica.

Pode-se determinar se o tamanho da ilha propriamente dita ou a diversidade de habitats é mais importante para a relação espécie-área pela comparação de ilhas de tamanhos semelhantes, mas diferentes variedades de habitats, e vice-versa, para separar os efeitos destes dois fatores estatisticamente. As Antilhas Lesser, por exemplo, contêm ilhas de diversos tamanhos, mas ilhas de um dado tamanho podem ser vulcões oceânicos com habitats diversos, variando desde manguezais costeiros até florestas pluviais e florestas nebulosas, ou eles podem ser áreas baixas de leito marinho elevado, dominado por florestas secas e arbustos. As análises mostraram que o número de espécies de morcegos, que não são especialistas de habitats, foi sensível para área da ilha, mas não para diversidade de habitats. No outro extremo, o número de espécies de répteis e anfíbios dependeu somente da diversidade de habitat e não estava relacionado com o tamanho da ilha *per se*. Os répteis e os anfíbios têm populações muito grandes nessas ilhas, mas tendem a ser especialistas estreitos de habitat, o que indubitavelmente explica a importância da diversidade de habitats para as suas riquezas de espécies. Este exemplo realça quão importante é estudar os processos subjacentes quando se está interessado em compreender o significado dos padrões.

Os padrões de macroescala da diversidade refletem a latitude, a heterogeneidade ambiental e a produtividade

No Hemisfério Norte, o número de espécies na maioria dos grupos de animais e plantas aumenta do norte para o sul. Os ecólogos visualizaram estes padrões de diversidade mapeando os números de espécies encontrados em áreas amostradas delimitadas por latitude e longitude. Por exemplo, na área da América do Norte que se estende até o Istmo do Panamá, o número de espécies de mamíferos ocorrendo em blocos de amostra quadrados de 150 milhas de lado (241 km) aumentou de pouco mais de 20 no norte do Canadá para mais de 140 na América Central (Fig. 20.5). Estes aumentos na riqueza de espécies do norte para o sul acompanham o aumento das temperaturas, como discutido mais adiante nesta seção.

O número de espécies de mamíferos também aumenta do leste para o oeste na América do Norte. Neste caso, os aumentos na riqueza de espécies refletem a influência da heterogeneidade geográfica. Dentro de um intervalo estreito de latitude no meio dos Estados Unidos, mais espécies de mamíferos vivem em montanhas topograficamente heterogêneas do oeste (90-120 espécies por bloco) do que nos estados do leste, ambientalmente mais uniformes (50-75 espécies por bloco). Presumivelmente, a maior heterogeneidade dos ambientes no oeste proporciona condições adequadas para um número maior de espécies. Além disso, note que a diversidade diminui em direção ao sul ao longo da península da Baixa Califórnia. Em outras palavras, menos espécies ocorrem em distâncias progressivamente maiores do sudoeste dos Estados Unidos, sugerindo que os indivíduos se dispersando têm menos probabilidade de estender os limites de uma abrangência de espécies até a parte estreita da península.

O padrão da riqueza de espécies para aves terrestres se acasalando na América do Norte se assemelha àquele dos mamíferos, mas as árvores, os répteis e os anfíbios apresentam padrões notavelmente diferentes (Fig. 20.6). A riqueza de espécies dos répteis diminui de forma razoavelmente uniforme à medida que a temperatura diminui em direção ao norte, enquanto as árvores

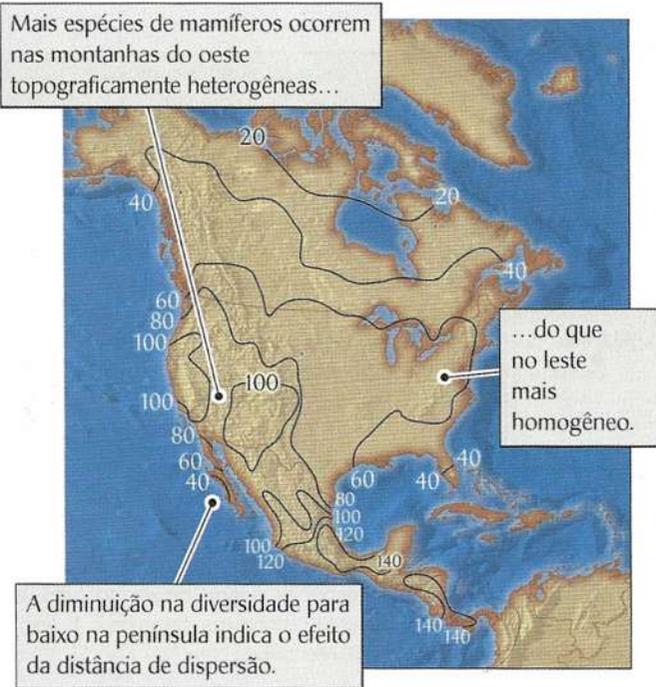


FIG. 20.5 Na América do Norte, a riqueza de espécies de mamíferos aumenta em direção ao equador e nas regiões de alta diversidade de habitats. As linhas de contorno no mapa indicam os números de espécies de mamíferos encontrados em blocos de amostra de 150 milhas de largura. Segundo G. G. Simpson, *Syst. Zool.* 13:57-73 (1964).

e, especialmente, os anfíbios são mais diversos na metade leste mais úmida da América do Norte do que nas regiões mais secas e montanhosas do oeste.

A heterogeneidade ecológica e a produtividade do habitat

Numa região, a heterogeneidade dos solos, estrutura vegetacional e outras medidas de habitat exercem uma forte influência na diversidade. Os censos de aves reprodutoras em blocos de 5-20 ha de vários tipos de habitat na América do Norte revelam uma média de cerca de seis espécies em campos, 14 em arbustos e 24 em florestas decíduas de planície. Habitats mais produtivos tendem a abrigar mais espécies, mas habitats com estruturas vegetacionais simples, como campos e alagados, têm menos espécies do que os habitats mais complexos com produtividade semelhante (Fig. 20.7). Este princípio também se aplica às plantas. Os alagados, por exemplo, são altamente produtivos, mas ecologicamente uniformes, e assim têm relativamente poucas espécies de plantas. A vegetação do deserto é menos produtiva do que a do alagado, mas sua maior heterogeneidade estrutural dá lugar a mais tipos de habitantes (Fig. 20.8).

A complexidade e a diversidade estruturais têm sempre andado juntas nas mentes dos observadores de aves e outros naturalistas, mas Robert e John MacArthur foram os primeiros a colocar esta relação numa forma quantitativa, que tornou acessível para análise. Eles fizeram isso simplesmente plotando a riqueza de espécies de aves observadas em diferentes habitats em relação à diversidade na altura da folhagem, uma medida da complexidade estrutural da vegetação (Fig. 20.9). Outros ecólogos logo demonstraram relações semelhantes. Entre as aranhas de teia, por exemplo, a riqueza de espécies varia na relação direta com a heterogeneidade nas alturas dos topos da vegetação na qual as aranhas prendem suas teias. Nos habitats de deserto do sudoeste dos Estados Unidos, a riqueza de espécies de lagartos muito se iguala ao volume total de vegetação por unidade de área, que acompanha a riqueza de espécies de plantas e heterogeneidade estrutural.

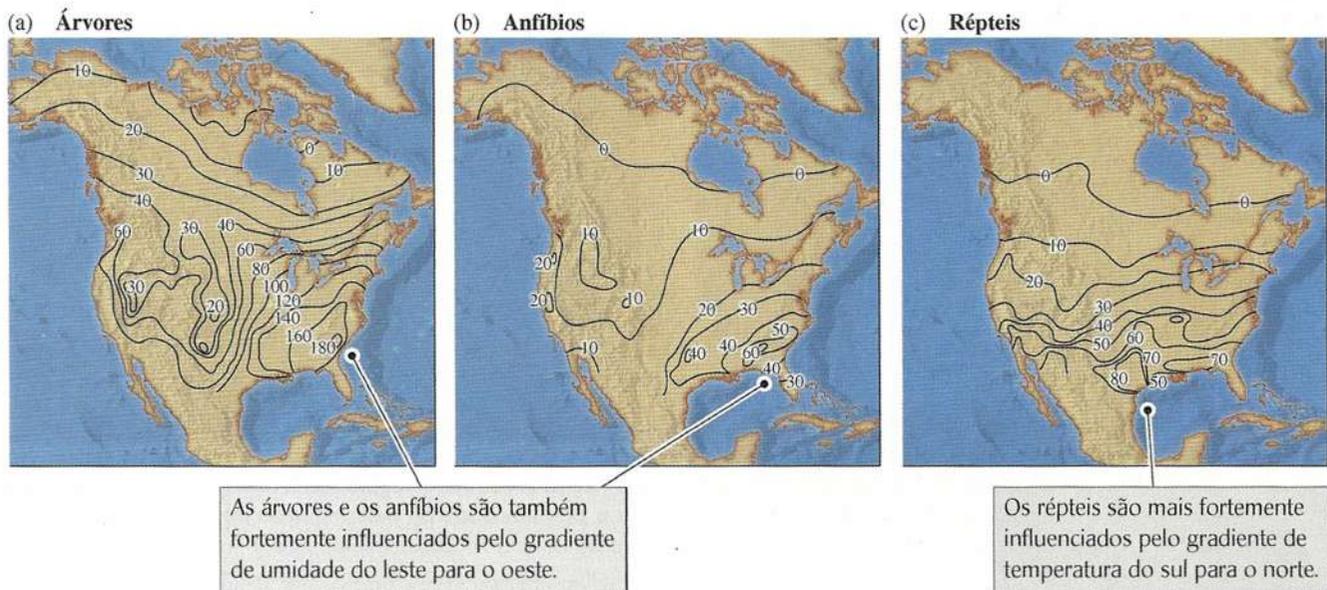


FIG. 20.6 Os padrões de riquezas de espécies em diferentes táxons mostram influências ambientais diferentes. As linhas de contorno indicam o número de espécies de (a) árvores, (b) anfíbios e (c) répteis encontrados em blocos de amostra em aproximadamente 150 milhas (241 km) de lado. Segundo D. J. Currie, *Am. Nat.* 137:27-49 (1991).

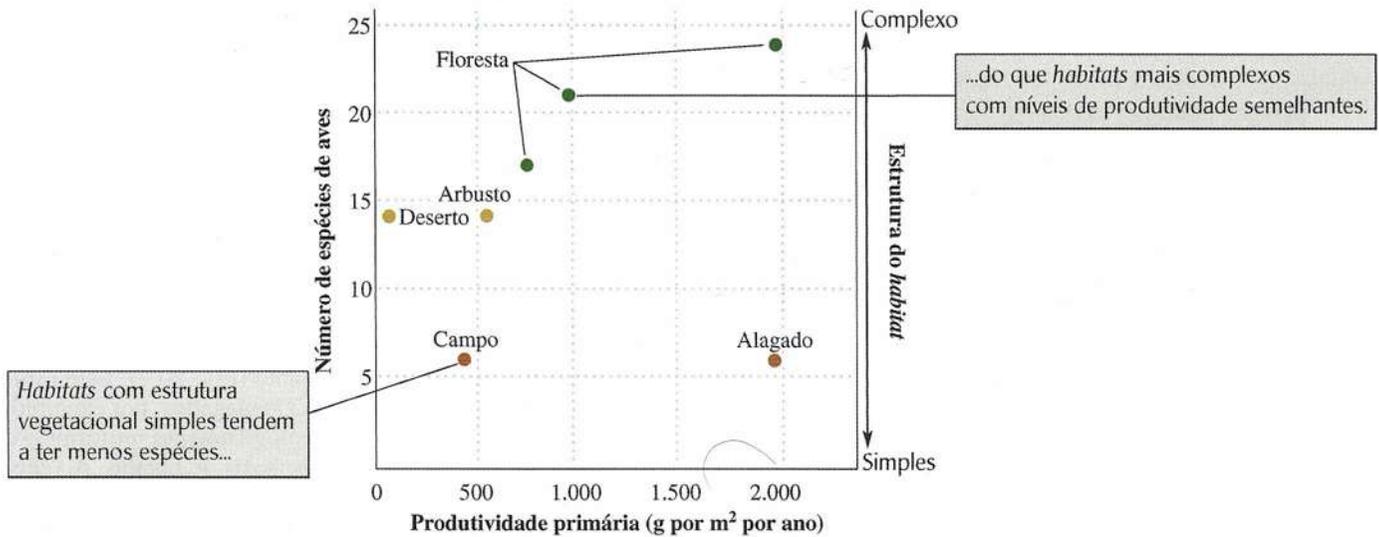


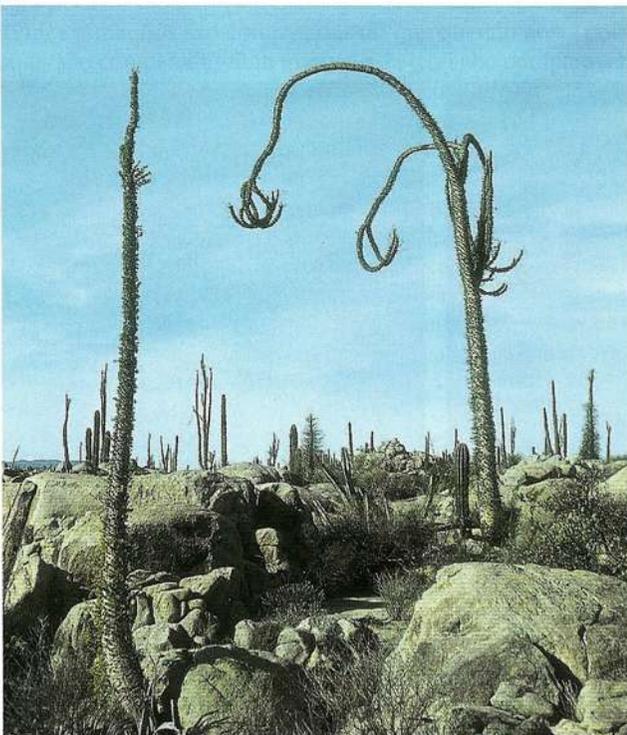
FIG. 20.7 A diversidade é mais alta em *habitats* estruturalmente complexos. Entre sete tipos de *habitats* nas regiões temperadas, o número médio de espécies de aves tende a aumentar com a produtividade do *habitat*. A riqueza de espécies é mais baixa, contudo, em alagados e *habitats* de campo estruturalmente simples, e mais alta em *habitats* de floresta estruturalmente complexos. Segundo E. J. Tramer, *Ecology* 50:927-929 (1960); produtividade de dados de R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*, 2nd ed., Macmillan, New York (1975).

A entrada de energia solar e a precipitação

A entrada de energia do Sol e a água da precipitação predizem uma riqueza de espécies razoavelmente bem na maioria dos grupos de organismos. O ecólogo Brad Hawkins, da Universidade da Califórnia em Irvine, e seus colegas levantaram muitos estudos publicados e concluíram que a entrada de energia solar (ou, mais genericamente, a temperatura ambiental) proporciona a melhor previsão da riqueza de espécies animais nas regiões ao

norte de 15° N, enquanto a disponibilidade de água tem mais influência nos trópicos e no Hemisfério Sul (Fig. 20.10). A precipitação é mais influente do que as energias nos trópicos e regiões temperadas do sul porque as temperaturas são relativamente uniformes naquelas regiões, e assim as diferenças entre aqueles ambientes se manifestam principalmente como diferenças na precipitação. Por outro lado, a radiação solar e a temperatura aumentam dramaticamente do norte para o sul através dos continentes do Hemisfério Norte.

(a)



(b)



FIG. 20.8 A estrutura vegetal pode ser mais importante do que a produtividade na determinação da diversidade. (a) O deserto de Sonora na Baixa Califórnia e (b) um alagado salgado em Eastham, Massachusetts, ilustram extremos de produtividade de *habitats*. Contudo, o alagado altamente produtivo, que tem estrutura vegetal simples, tem menos espécies de plantas do que o deserto. Fotografia (a) por R. E. Ricklefs; fotografia (b) por David Weintraub/Photo Researchers.

FIG. 20.9 A diversidade das espécies de aves está correlacionada com a diversidade da altura da folhagem. Robert e John MacArthur descobriram esta relação em áreas de floresta decídua, campos abandonados e habitats de floresta em regeneração no leste da América do Norte. Segundo R. H. MacArthur e J. MacArthur, *Ecology* 42:594–598 (1961).

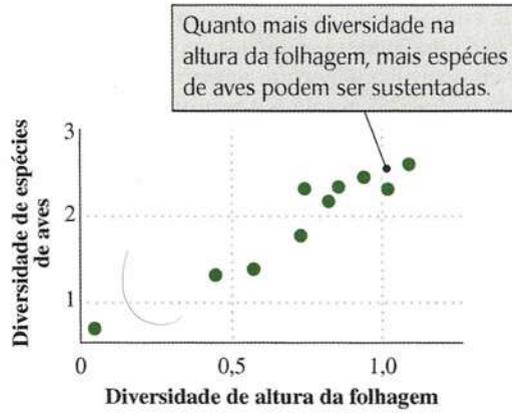
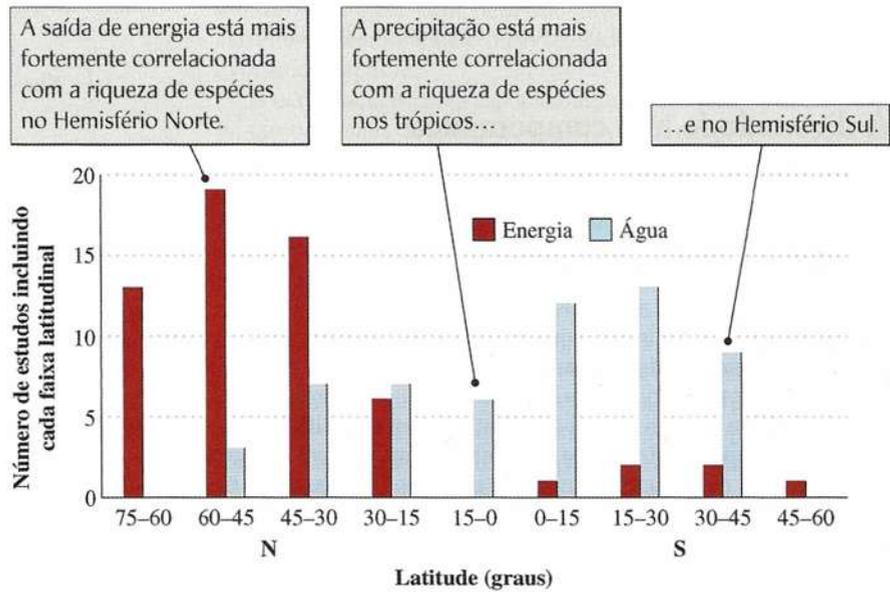


FIG. 20.10 As variáveis climáticas associadas com a riqueza de espécies variam ao longo do globo. As barras indicam o número de estudos nos quais as variáveis relacionadas com a entrada de energia solar (p. ex., a temperatura ambiental) ou com a entrada de água foram previsores significativos da riqueza de espécies. Segundo B. A. Hawkins et al., *Ecology* 84:3105–3117 (2003).



A entrada de energia num sistema pode ser descrita pela **evapotranspiração potencial (PET²)**, que é a quantidade de água que poderia ser evaporada do solo e transpirada pelas plantas, dada aquela temperatura e umidade médias. Esta medida integra a temperatura e a radiação solar e é assim um índice para a entrada de energia global no ambiente. A PET prevê a riqueza de espécies nos vertebrados da América do Norte relativamente bem, embora as relações sejam complexas (Fig. 20.11). Em cada classe de vertebrados, a riqueza de espécies aumenta à medida que a PET aumenta, pelo menos na parte de baixo da abrangência da PET, refletindo um aumento na diversidade do norte para o sul dentro do continente (veja as Figs. 20.5 e 20.6). Contudo, acima de um certo limite de PET — cerca de 500 mm por ano para aves e mamíferos, 1.000 mm por ano para anfíbios e 1.500 mm por ano para répteis — a riqueza de espécies se nivela. Acima destes limites, um aumento na temperatura falha em aumentar a capacidade do ambiente em sustentar mais espécies de vertebrados, particularmente nas partes áridas do oeste do continente, onde o aumento da temperatura se torna um estresse.

No entanto, a correlação geral entre a PET e a riqueza de espécies tem feito surgir a ideia de que há uma relação causal en-

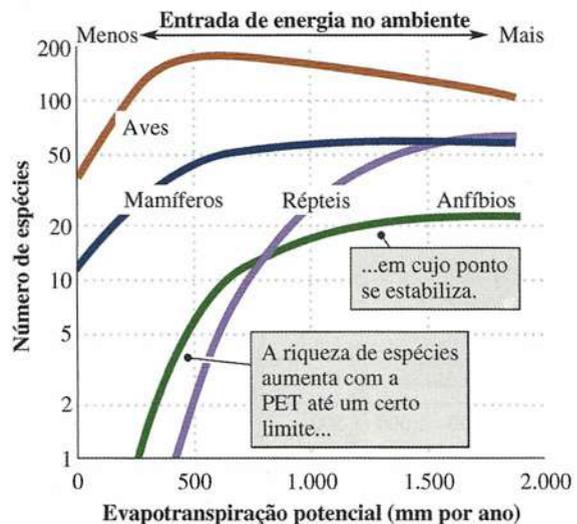


FIG. 20.11 A riqueza de espécies está correlacionada com a entrada de energia no ambiente. Este gráfico mostra a relação da evapotranspiração potencial (PET) com a riqueza de espécies para aves, mamíferos, anfíbios e répteis na América do Norte. Segundo D. J. Currie, *Am. Nat.* 137:27–49 (1991).

²N.R.T.: Potential evapotranspiration.

tre as duas, conhecida como a *hipótese energia-diversidade*. Uma possibilidade é que uma quantidade maior de energia no ecossistema pode ser compartilhada por um número maior de espécies. Uma entrada maior de energia e a resultante maior produtividade biológica poderia também sustentar populações de tamanho maior, dessa forma reduzindo as taxas de extinção, tal que as espécies fossem capazes de persistir e que não seriam capazes de manter populações no nível de energia mais baixo. Uma entrada alta de energia poderia também acelerar a mudança evolutiva e aumentar a taxa de formação de espécies. Embora estas ideias sejam atraentes, nenhum destes mecanismos foi ainda verificado experimentalmente, e algumas dúvidas pairam sobre a correlação energia-diversidade de fato representar um padrão geral ou explicar a riqueza de espécies.

Como veremos, os fatores que influenciam a riqueza de espécies são complexos. Tantos fatores representam papéis em diferentes escalas que não deveríamos esperar encontrar uma explicação simples e geral para todos os padrões observados.

A diversidade tem componentes regionais e locais

A diversidade pode ser medida em qualquer escala espacial. A **diversidade local** (ou *diversidade alfa*) é o número de espécies numa pequena área de *habitat* homogêneo. Claramente, a diversidade local é sensível a como se define *local* e *habitat* e a quão intensivamente se amostra a comunidade.

A **diversidade regional** (ou *diversidade gama*) é o número total de espécies observado em todos os *habitats* dentro de uma área geográfica que não inclui nenhuma barreira significativa à dispersão dos organismos. Assim, como definimos *região* depende do tipo de organismo em que estamos interessados. O

ponto importante é que, numa região, as distribuições de espécies devem refletir a distribuição de *habitats* adequados, em vez de a capacidade da espécie se dispersar para um determinado lugar.

Se cada espécie ocorre em todos os *habitats* em uma região, então as diversidades locais e regionais seriam as mesmas. Contudo, se cada *habitat* tiver uma biota única, a diversidade regional seria igual à soma das diversidades locais de todos os *habitats* da região. Os ecólogos se referem a diferença, ou *substituição*, nas espécies de um *habitat* para o outro como a **diversidade beta**. Quanto maior a diferença nas espécies entre os *habitats*, maior a diversidade beta.

Os ecólogos deduziram muitos índices para quantificar a diversidade beta, cada um deles útil em aplicações específicas. O índice de similaridade de Sørensen, que compara as espécies em duas comunidades (1 e 2), é o número de espécies mantidas em comum (C) dividido pelo número médio de espécies em cada comunidade (S_1 e S_2):

$$\text{Similaridade de Sørensen} = \frac{C}{(S_1 + S_2)/2}$$

A similaridade de Sørensen varia de 0 (completamente diferente) até 1 (todas as espécies compartilhadas). Uma medida relacionada, a similaridade de Jaccard (que também varia de 0 a 1), é $J = C/(C + U_1 + U_2)$, onde U_1 e U_2 são o número das espécies únicas (não compartilhadas) nas comunidades 1 e 2.

Uma outra medida da diversidade beta é a taxa na qual a similaridade diminui com a distância entre duas amostras. Um exemplo que ilustra este padrão para floras no nível do estado e província nas regiões temperadas do leste da Ásia e leste da América do Norte (Fig. 20.12) mostra que a diversidade beta é mais alta na Ásia em relação tanto à latitude quanto à longitude. Como se poderia esperar da alta substituição de espécies entre as áreas no leste da Ásia, a diversidade regional (gama) também é mais alta lá. Naturalmente, **distância é um sinônimo de mudança ambiental** — primordialmente temperatura na direção norte-sul (latitudinal) e precipitação na direção leste-oeste (longitudinal) — e a similaridade de Sørensen também decresce com as diferenças de clima em ambas as direções. O leste da Ásia apresenta uma maior diversidade beta do que o leste da América do Norte, principalmente por causa de sua maior complexidade topográfica, incluindo as montanhas que sobem a mais do que 6.000 m no sul e a alta elevação do Platô do Tibete a oeste.

Na América do Norte, a diminuição na similaridade de Jaccard entre as floras dos estados e províncias na direção leste-oeste é ativamente forte para o sul, mas se torna menos intensa mais acima ao norte (Fig. 20.13). A diferença grande em similaridade com a distância no sul está fortemente relacionada com o contraste no clima entre o leste úmido e o oeste seco. Ao norte, a distância propriamente dita, mais do que o clima, representa o papel dominante. Como os climas são mais uniformes ao longo dos cinturões latitudinais mais ao norte, o fator mais importante pode ser que nem todas as espécies se moveram de volta para as regiões do norte que estavam cobertas pelo gelo durante os ciclos glaciais do Pleistoceno.

Outros índices da diversidade beta levam em consideração os dados de muitas comunidades locais. Por exemplo, à medida de Whittaker é a riqueza de espécie total regional (S_{total}) dividida pela riqueza de espécies média local ($\bar{\alpha}$), isto é, $\beta = S_{\text{total}}/\bar{\alpha}$. Como $\bar{\alpha}$ pode variar somente entre 1 e S_{total} , $\beta = 1$ quando todas as espécies ocorrem em todas as comunidades ($\bar{\alpha} = S_{\text{total}}$) e $\beta = S$ quando todas as comunidades têm uma única espécie.

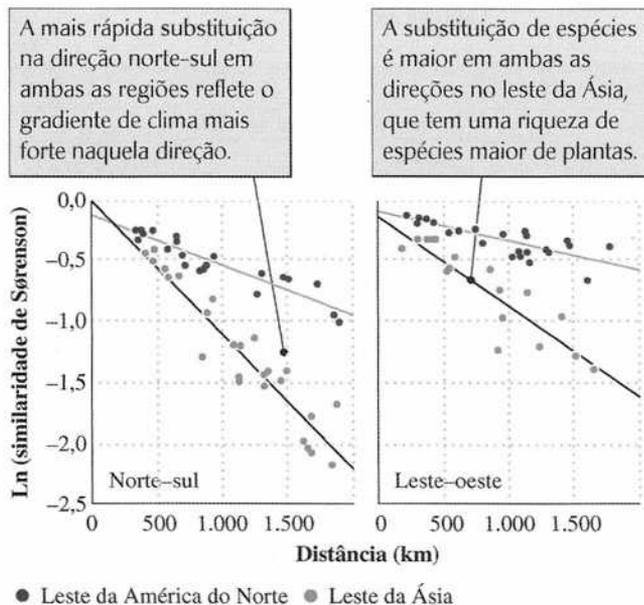


FIG. 20.12 A substituição de espécies com a distância é mostrada como um decréscimo do índice de similaridade de Sørensen. Aqui, o logaritmo da similaridade de Sørensen está plotado em função da distância entre as floras do nível estadual ou provincial no leste da Ásia e o leste da América do Norte. Segundo H. Qian et al., *Ecol. Lett.* 8:15–22 (2005).

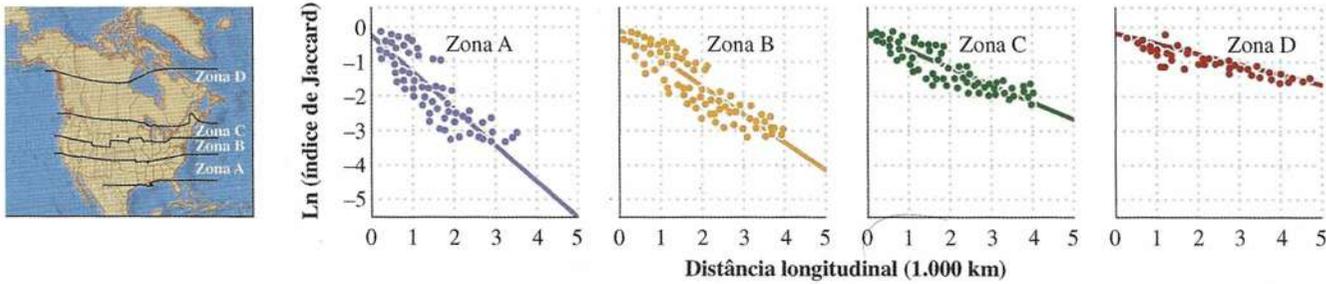


FIG. 20.13 A diversidade beta das plantas diminui do sul para o norte na América do Norte. A diminuição na similaridade de Jaccard entre as floras de macroescala em função da distância longitudinal é maior no sul do que no norte. Segundo H. Qian e R. E. Ricklefs, *Ecol. Lett.* 10:737-744 (2007).

Note que a medida de Whittaker, a diversidade regional, é igual à diversidade local \times a diversidade beta ($\gamma = \alpha\beta$).

As comunidades locais e o pool de espécies regional

As espécies que ocorrem numa região são denominadas de seu **pool de espécies**. Todos os membros do *pool* de espécies regional são membros potenciais de cada comunidade local. Contudo, nem todas aquelas espécies são encontradas em toda parte na região. Um conceito central da ecologia é que a associação em comunidades locais está restrita àquelas espécies que podem coexistir no mesmo *habitat*. Assim, cada comunidade local é um subconjunto do *pool* de espécies regional.

Quaisquer espécies presentes numa comunidade local devem ser capazes de tolerar as condições de seu ambiente e encontrar recursos adequados para sobrevivência e reprodução. Como vimos no Capítulo 10, o *nicho fundamental* de uma espécie é o conjunto de condições de recursos dentro do qual os indivíduos daquela espécie podem persistir. As interações com outras espécies, contudo, podem restringir a dis-

tribuição daquela espécie àquelas partes de seu nicho fundamental onde ela é mais bem-sucedida. Essa abrangência mais estreita de condições de recursos é denominada de *nicho percebido* da espécie.

A ocorrência de uma espécie numa comunidade local depende tanto de suas adaptações quanto das condições de recursos locais, e de suas interações com os competidores, consumidores e patógenos. As espécies presentes num *pool* de espécies regional são assim classificadas em comunidades diferentes, com base em suas adaptações e interações. Este processo é denominado de **triagem de espécies** (*species sorting*).

O ecólogo Mark Bertness, da Universidade de Brown, e seus colegas descreveram um caso notável de triagem de espécie, observado na distribuição de mexilhões e algas-coralinas na costa rochosa da Patagônia, sul da Argentina. Em áreas expostas às ondas, as superfícies rochosas em todos os níveis da zona entremaré estão cobertas com o mexilhão *Perumytilus purpuratus*. Nos costões rochosos da vizinhança, em baías protegidas, as partes superiores da zona entremaré são nuas, o nível do meio é dominado por mexilhões e os inferiores cobertos com a alga-coralina *Corallina officinalis* (Fig. 20.14). Ambas as espécies



Perumytilus



Corallina

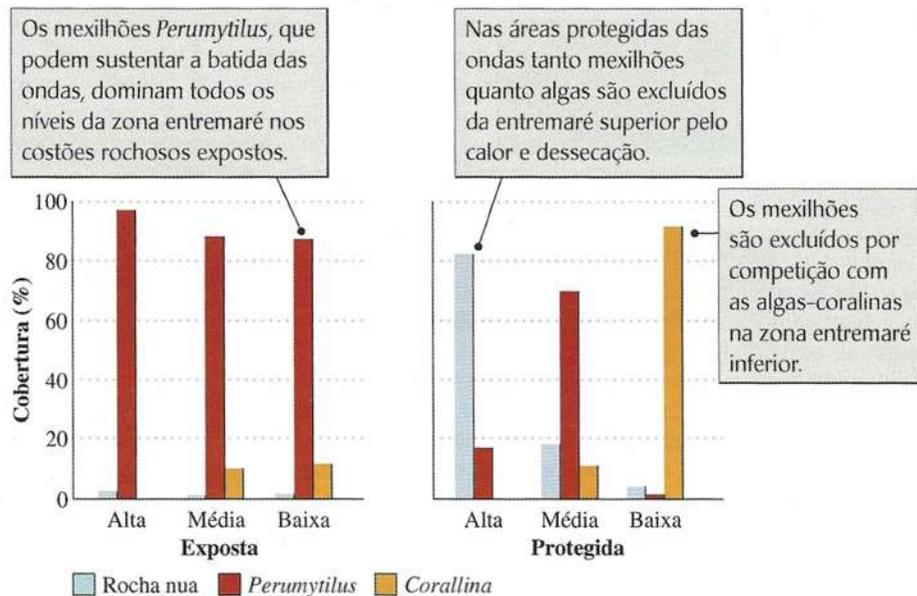


FIG. 20.14 A seleção de espécies nos costões rochosos da Patagônia depende principalmente de fatores físicos. Segundo M. D. Bertness et al., *Ecol. Monogr.* 76:439-460 (2006). Fotografias de Dr. Dirk Schories/Instituto de Biología Marina Universidad Austral de Chile (em cima) e Daniel W. Gotshall/Visual Unlimited (embaixo).

podem colonizar quaisquer destes níveis. As espécies são classificadas entre sítios expostos e protegidos por fatores físicos. As algas-coralinas não podem suportar a batida das ondas, mas os mexilhões secretam fortes filamentos que proporcionam uma aderência firme às rochas. Nas áreas protegidas, as superfícies de rocha se aquecem tanto na zona entremaré superior que nenhuma das espécies consegue sobreviver sem o constante borrifo das ondas; na parte inferior da zona entremaré, a alga-coralina sobrepuja os mexilhões e os exclui através de competição direta.

A triagem de espécies pode também ser demonstrada experimentalmente ao se colocarem juntas muitas espécies de um *pool* de espécies regional em diversos *habitats*. Ao longo do tempo, as interações das espécies causarão a eliminação de algumas espécies destas comunidades experimentais, embora quais espécies desaparecerão variará de *habitat* para *habitat*, dependendo das adaptações específicas das espécies às condições de recursos ambientais locais.

ECÓLOGOS EM CAMPO

A triagem de espécies em comunidades de alagados de plantas. Evan Weiher e Paul Keddy, da Universidade de Ottawa, montaram um grande experimento para investigar os princípios da

triagem de espécies. Trabalhando com plantas de alagados, eles semearam sementes de 20 espécies em 120 microcosmos de alagado que diferiram em relação à fertilidade do solo, profundidade da água, flutuação em água profunda, textura do solo e detritos de folhas orgânicas. Estas comunidades artificiais foram acompanhadas por 5 anos. Embora a biomassa total da vegetação crescesse ao longo do curso do experimento, o número de espécies em cada uma das comunidades diminuiu à medida que os competidores dominantes excluíram outras espécies. A diversidade em cada comunidade caiu de 15 espécies no início do experimento para uma média de 3 ou 5 espécies, dependendo da fertilidade do solo, no fim. Além disso, diversas comunidades distintas se desenvolveram sob diferentes condições ambientais, tal que a composição de espécies das comunidades diferiu.

Weiher e Keddy pensaram nas variáveis ambientais como filtros. Se uma espécie era incapaz de tolerar ou competir eficazmente sob um conjunto particular de condições ambientais, então ela não faria parte de comunidades com aquelas condições (Fig. 20.15). Uma das 20 espécies no *pool* de espécies original falhou em germinar sob quaisquer das combinações de condições no microcosmo experimental, e 5 outras foram incapazes de persistir sob quaisquer daquelas combinações. Os filtros ambientais mais importantes classificando as 14 espécies remanescentes eram alto *versus* baixo nível de água e alta *versus* baixa fertilidade de

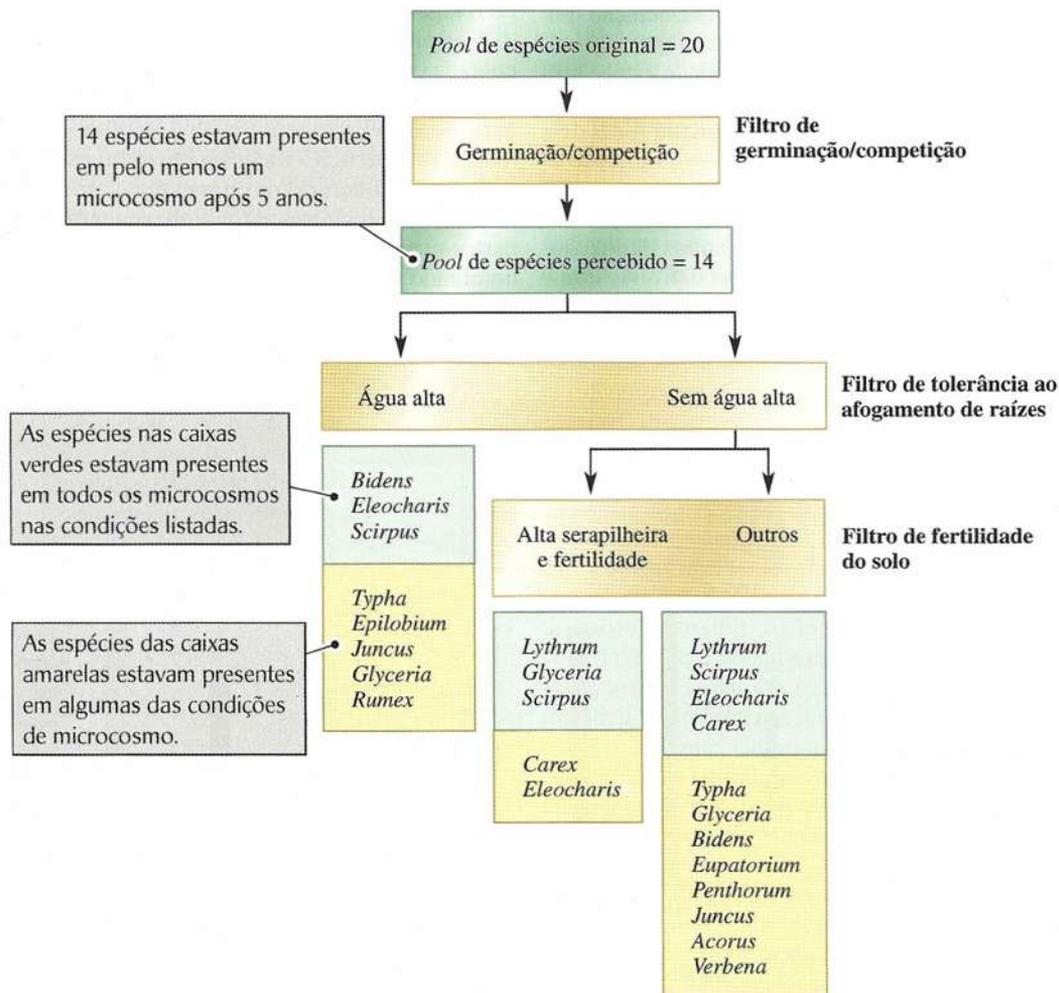


FIG. 20.15 Os filtros ambientais contribuem para a seleção de espécies. Certas condições ambientais numa comunidade local eliminam as espécies que não conseguem tolerar ou competir sob aquelas condições. Segundo E. Weiher e P. A. Keddy, *Oikos* 73:323-335 (1995).

solo. O experimento claramente demonstrou a triagem de espécies de uma *pool* regional em relação às condições daquele *habitat* específico das comunidades locais.

Experimentos semelhantes de longo prazo em pradarias, com gramíneas e euforbiáceas, foram executados por David Tilman e seus colegas na Universidade de Minnesota. Como no experimento de Weiher e Keddy, as espécies de plantas foram classificadas com respeito aos níveis de nutrientes do solo, mas os pesquisadores mostraram que o número de espécies que coexistiu em comunidades experimentais locais também dependeu do número de espécies semeadas nas áreas. Isto demonstrou que a diversidade local também reflete o tamanho do *pool* de espécies regional. █

As interações de espécies e a liberação ecológica

Como acabamos de ver, as interações competitivas entre as espécies representam um grande papel na triagem de espécies. Assim, para um dado conjunto de *habitats*, a triagem de espécies poderia ser maior onde o *pool* regional contém a maioria das espécies. Nesta situação, cada espécie deve ser capaz de se manter somente num intervalo estreito de *habitats* — aqueles aos quais ela está adaptada melhor — e a diversidade beta deveria ser alta.

Esta relação tem sido documentada em estudos comparando regiões continentais vizinhas e ilhas. Nestes estudos, pode-se

comparar a riqueza de espécies entre as regiões com um clima e conjunto de *habitats* semelhantes, mas diferentes graus de isolamento geográfico. As ilhas normalmente têm menos espécies do que áreas continentais equivalentes, mas as espécies insulares normalmente atingem densidades maiores do que suas contrapartes continentais. Além disso, elas se expandem para *habitats* que seriam preenchidos por outras espécies no continente. Coletivamente, estes fenômenos são denominados de liberação ecológica.

A liberação ecológica pode ser vista em levantamentos de comunidades de aves na mesma abrangência de condições de *habitat* em duas regiões continentais e cinco ilhas de vários tamanhos dentro da bacia do Caribe. Estes levantamentos mostram que onde ocorrem menos espécies, cada uma tem maior probabilidade de ser mais abundante e de viver em mais *habitats* (Fig. 20.16). Assim, à medida que o tamanho do *pool* de espécies regional diminui, o nicho percebido de cada espécie se torna maior. Como o intervalo de *habitats* é o mesmo em cada uma das regiões, as diferenças entre as regiões na abundância média de espécies e no número de *habitats* ocupados por cada espécie podem ser atribuídas às interações locais entre as espécies dentro do *pool* de cada região.

A diversidade pode ser compreendida em termos de relações de nicho

O nicho fundamental representa o intervalo de condições ambientais, estruturas de *habitats* e qualidade de recursos dentro das quais um indivíduo ou espécie pode sobreviver e reproduzir. Assim, por exemplo, as fronteiras do nicho de uma determinada espécie poderiam se estender entre as temperaturas de 10°C e 30°C, tamanhos de presa de 4 e 12 mm, poleiros em galhos com diâmetro entre 5 e 20 mm, ou níveis de luz do dia entre 10 e 50 W/m². Naturalmente, o nicho de quaisquer espécies incluiria muito mais variáveis do que estas, e os ecólogos normalmente citam a natureza multidimensional do nicho para reconhecer a complexidade das relações espécies-ambiente.

O grau no qual os nichos de duas espécies se sobrepõem determina quão fortemente essas espécies poderiam competir. Assim, as relações de nicho das espécies proporcionam uma medida informativa da estrutura da comunidade. Cada comunidade biológica pode ser pensada como tendo um espaço de nicho total dentro do qual suas espécies-membro devem se ajustar. Assim, as comunidades com diferentes números de espécies podem diferir somente em relação a três fatores: espaço de nicho da comunidade total, sobreposição de nicho entre espécies e largura do nicho (grau de especialização) da espécie individual. A variação na riqueza de espécies entre as comunidades locais pode representar as diferenças em seu espaço de nicho total. Contudo, num determinado lugar, com um volume fixo de espaço de nicho total, somente se pode adicionar espécies à comunidade aumentando a sobreposição de nicho (compartilhamento de espaço de nicho) ou pela diminuição da largura do nicho (particionando o espaço de nicho total mais finamente).

Competição, diversidade e o nicho

Como vimos no Capítulo 16, uma competição intensa leva à exclusão de uma espécie da comunidade. Consequentemente, muitos ecólogos questionam se uma riqueza de espécies maior está associada a uma competição mais fraca entre as espécies. Há

À medida que o tamanho do *pool* de espécies regional aumenta, as abundâncias médias e o número de *habitats* ocupados pelas espécies nas comunidades locais diminuem...

...enquanto a riqueza de espécies local aumenta.

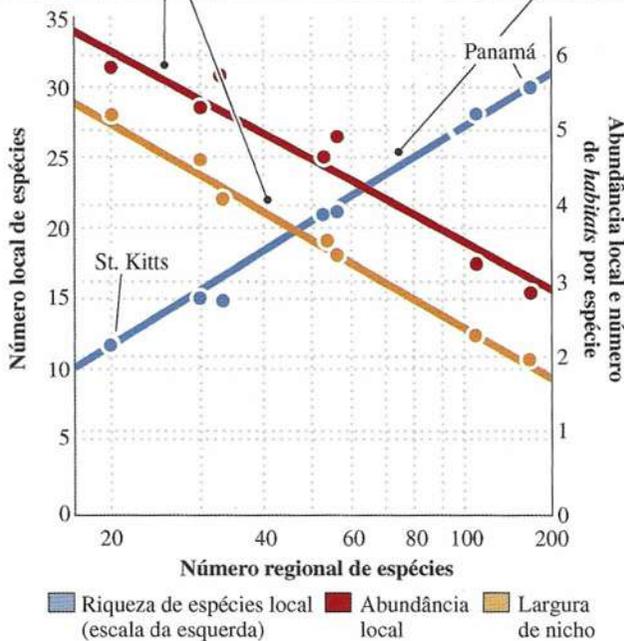


FIG. 20.16 As populações nas regiões com menos espécies apresentam liberação ecológica. A riqueza de espécies das comunidades de aves foi levantada em sete regiões na bacia do Caribe com *pools* de espécies de diferentes tamanhos, variando do Panamá, uma região grande com um *pool* de espécies relativamente grande, até St. Kitts, uma pequena e isolada ilha com um pequeno *pool* de espécies. Segundo G. W. Cox e R. E. Ricklefs, *Oikos* 29:60-66 (1977); J. M. Wunderle, *Wilson Bull.* 97:356-365 (1985).

vários mecanismos que poderiam aumentar a riqueza de espécies nas comunidades pela redução da competição interespecífica. Essencialmente, os competidores teriam que evitar a competição através de especialização ecológica ou serem limitados pelos predadores mais do que pelos recursos.

A maioria dos ecólogos concorda que a alta riqueza de espécies nos trópicos resulta pelo menos em parte da presença de uma variedade maior de recursos ecológicos. Por exemplo, o número de espécies de aves aumenta nas latitudes mais baixas, em parte porque há mais espécies frugívoras, nectívoras e insetívoras que caçam procurando por presas enquanto paradas em poleiros. Estes comportamentos de alimentação são incomuns entre aves das regiões temperadas, porque os recursos adequados são menores lá. Entre os mamíferos, os trópicos são principalmente ricos em espécies por causa das muitas espécies de morcegos nas comunidades tropicais, que podem se alimentar de frutas, néctar e insetos noturnos. Mamíferos não voadores não são mais diversos no equador do que nas regiões temperadas. Da mesma forma, os insetos herbívoros têm se diversificado para tirar vantagem da imensa variedade de plantas nos trópicos. As epífitas e as lianas (vinhedos lenhosos), geralmente ausentes das florestas nas latitudes mais altas por causa das temperaturas congelantes de inverno, aumentam a diversidade de plantas tropicais.

A diversidade de espécies e a diversidade de nicho

A riqueza de espécies é geralmente acompanhada da diversidade funcional, ou de nicho, da espécie numa comunidade. Uma forma de avaliar a diversidade de nicho é usar a morfologia como indicador do papel ecológico — isto é, assumir que as diferenças na morfologia entre as espécies relacionadas revelam formas diferentes de vida. Por exemplo, o tamanho das presas capturadas varia em relação ao tamanho do corpo dos consumidores, e formas diferentes de apêndices podem estar relacionadas a diferentes métodos de locomoção para caça e fuga dos predadores. As análises morfológicas das comunidades têm consistentemente revelado que o número de espécies agrupadas numa certa quantidade de espaços de nichos morfológicamente definidos é relativamente constante — em outras palavras, a largura de nicho médio permanece a mesma nas comunidades com números diferentes de espécies. Portanto, à medida que a diversidade de espécies aumenta, assim também o faz a diversidade de nicho. Esta descoberta sugere que comunidades mais diversas têm uma variedade maior de recursos ecológicos (mais espaço de nicho).

Para ilustrar este princípio, vamos comparar as comunidades de morcegos nas localidades temperadas e tropicais. Um espaço morfológicamente definido por dois eixos representa muito das propriedades ecológicas importantes dos morcegos. O primeiro eixo — a razão do comprimento da orelha para o do braço posterior — é uma medida do tamanho da orelha em relação ao tamanho do corpo. Esta razão está relacionada com o sistema de sonar do morcego e assim com o tipo de presa que ele localiza. O segundo eixo — a razão dos comprimentos do terceiro e quinto dígitos dos ossos da mão na asa — descreve se a asa é longa e fina ou curta e larga. Portanto, este eixo determina como o morcego voa, e assim os tipos de presa que pode perseguir e os habitats dentro dos quais pode capturar presas de forma eficiente.

Para visualizar as relações de nicho entre as espécies de morcego, plotamos cada uma nas comunidades num gráfico, cujos

eixos são essas duas razões morfológicas (Fig. 20.17). Na comunidade menos diversa de Ontário, no sul do Canadá, todas as espécies de morcegos são pequenos insetívoros com uma morfologia semelhante. Os morcegos da comunidade morfológicamente mais diversa de Camarões, no oeste tropical da África, exploram uma variedade muito maior de recursos ecológicos. Além das pequenas espécies insetívoras, lá também há espécies frugívoras, nectívoras, piscívoras e morcegos predadores grandes, para citar uns poucos exemplos.

Um outro exemplo de relação entre a diversidade de espécies e a diversidade de nichos vem das comunidades de peixes de água doce. Em córregos e rios, o número de espécies na maioria dos grupos taxonômicos aumenta da cabeceira para a desembocadura. Presume-se que, à medida que um córrego aumenta de

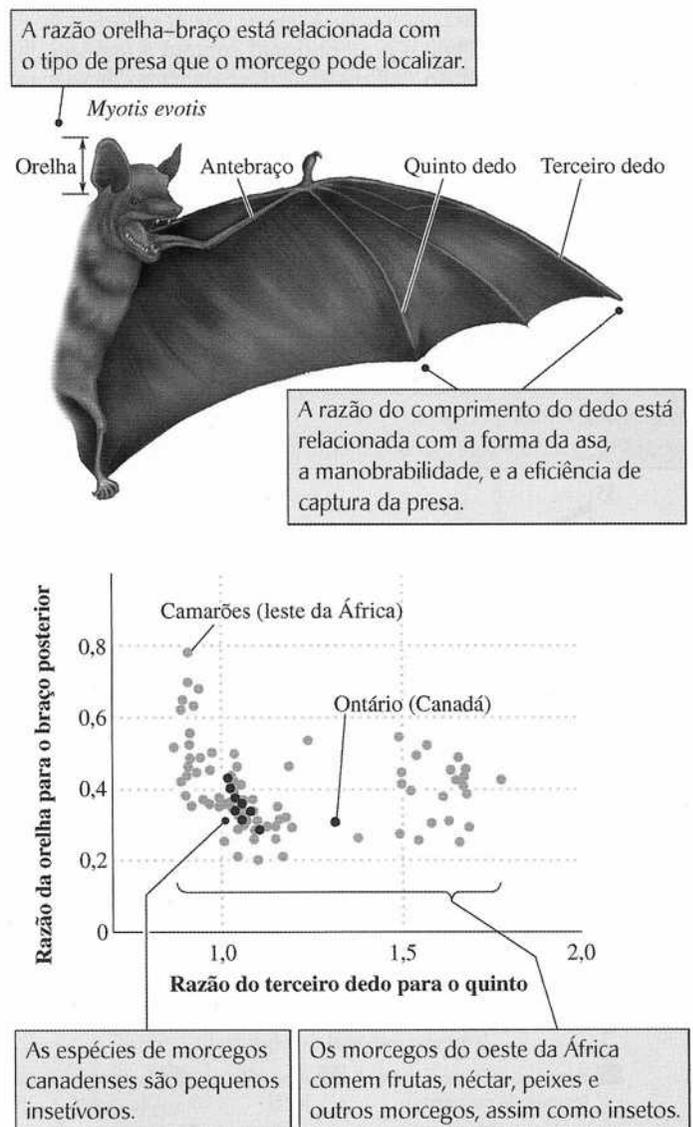


FIG. 20.17 A fauna de morcegos tropical ocupa um espaço de nicho mais morfológicamente definido do que a fauna de morcegos temperada. A relação de nichos entre as espécies em cada uma das duas faunas de morcegos, uma do sudeste de Ontário, Canadá, e a outra de Camarões, oeste da África, é visualizada pela plotagem de suas distribuições no espaço morfológico. Segundo M. B. Fenton, *Can. J. Zool.* 50:287-296 (1972).

A diversidade de espécies aumenta à medida que o rio se torna mais largo e tem mais diversidade de habitat e alimentos.

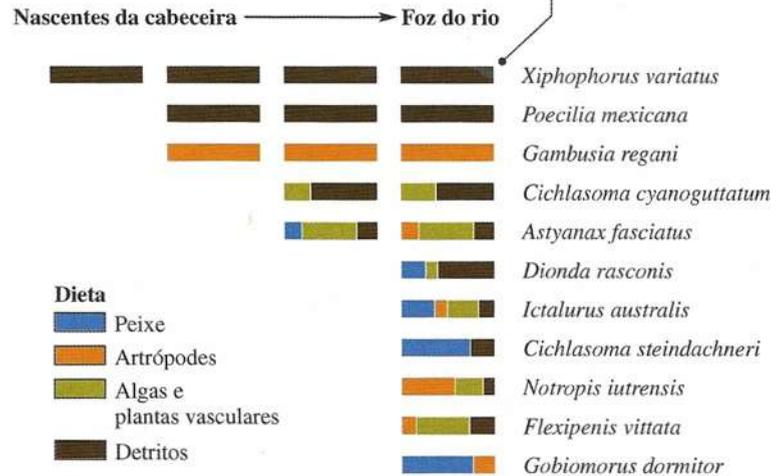


FIG. 20.18 Os peixes apresentam papéis mais ecológicos em comunidades mais diversas. Os peixes foram amostrados em quatro localidades na bacia do Rio Tamesi, leste central do México, de uma nascente até a comunidade de baixo na foz do rio. Segundo R. M. Darnell, *Am. Zool.* 10:9–15 (1970).

tamanho, oferece uma variedade maior de oportunidades ecológicas, recursos mais abundantes e condições físicas mais estáveis, e portanto mais confiáveis. As comunidades locais refletem essas mudanças. Por exemplo, descobriu-se que uma nascente na bacia do Rio Tamesi, no leste central do México, sustenta somente uma espécie de peixe, um detritívoro chamado plati (*Xiphophorus*) (Fig. 20.18). Um pouco mais abaixo, duas outras espécies são adicionadas à comunidade: um detritívoro do gênero do barrigudinho (*Poecilia*), que prefere águas ligeiramente mais profundas, e o peixe-mosquito (*Gambusia*), que come em sua maior parte larvas de insetos e pequenos crustáceos. Ainda mais abaixo, comunidades de peixes incluem carnívoros adicionais — entre eles, piscívoros — e outro peixe que se alimenta principalmente de algas filamentosas e plantas vasculares. As comunidades corrente abaixo têm todas as espécies encontradas nas comunidades de cima e mais aquelas adicionais, restritas aos lugares de baixo. Assim, a diversidade de espécies aumenta à medida que o córrego se torna mais largo, e apresenta mais tipos de habitats e uma variedade e abundância maiores de itens alimentares.

As teorias de equilíbrio de diversidade equilibram os fatores que adicionam e que removem espécies

Um levantamento dos padrões de diversidade sugere diversas conclusões gerais. Numa escala global, a riqueza de espécies aumenta dramaticamente das altas latitudes em direção ao equador. Nos cinturões latitudinais, a diversidade parece estar correlacionada com a temperatura, a produtividade do ecossistema, a heterogeneidade topográfica numa região e a complexidade estrutural dos habitats locais. As ilhas isoladas apresentam um empobrecimento de espécies. Por toda parte, uma diversidade mais alta está associada com uma variedade ecológica maior.

Como explicamos estes padrões de diversidade? A fonte em última instância da diversidade é a especiação: a produção de novas espécies pela divisão de linhagens em evolução. Discutiremos os mecanismos pelos quais novas espécies aparecem no

Capítulo 21. As espécies também desaparecem; de fato, a maioria das espécies que já existiram estão extintas. As mudanças nas diversidades nas regiões através do tempo refletem o equilíbrio entre especiação e extinção. Se novas espécies são produzidas mais rápido do que as antigas desaparecem, a diversidade deve tender a aumentar até que um evento de extinção maciço ocorra. Por outro lado, a diversidade deveria atingir um estado de equilíbrio num ponto no qual a especiação e a extinção se equilibrassem perfeitamente.

A maioria dos mecanismos de especiação exige áreas grandes, e assim qualquer equilíbrio especiação-extinção teria que ser explicado, pelo menos em parte, por processos regionais; as comunidades locais refletiriam somente a seleção do pool de espécie regional. As diferenças na diversidade entre regiões poderiam surgir como uma consequência das diferenças nas taxas de especiação, extinção ou ambas. Portanto, compreender estes processos de macroescala é essencial para compreender os padrões de diversidade de espécies na escala global. Exploraremos estes processos em mais detalhes no próximo capítulo. Aqui, nos voltaremos para a ideia geral de um estado estacionário de riqueza de espécies, ilustrado, em particular, por padrões de diversidade em ilhas oceânicas.

Os modelos de estado estacionário, ou equilíbrio, da riqueza de espécies local se assemelham aos modelos de regulação do tamanho da população dependentes da densidade, discutidos no Capítulo 11. Os nascimentos são análogos à formação de novas espécies ou colonização por espécies de fora; as mortes são análogas às extinções locais de espécies. Da mesma forma, cada comunidade tem um número de espécies de estado estacionário, assim como um habitat tem uma capacidade de suporte para uma determinada espécie. Os ecólogos são atraídos a esta visão porque ela ajuda a explicar o que se sabe sobre a diversidade de espécies nos habitats locais. Ela também coloca, pelo menos em parte, o problema da diversidade de espécies dentro do domínio da ecologia: os processos atuais que operam em pequenas áreas.

A riqueza de espécies em ilhas

Durante a década de 1960, Robert MacArthur, então na Universidade da Pensilvânia, e E. O. Wilson, na Universidade de

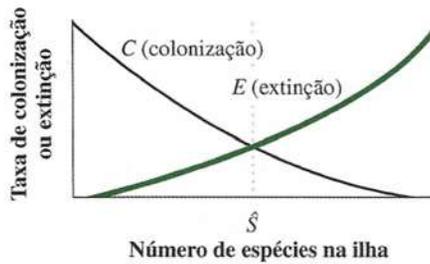


FIG. 20.19 A teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas equilibra a imigração e a extinção. O número de espécies de estado estacionário (\hat{S}) em uma ilha é determinado pela interseção das curvas de colonização (C) e de extinção (E). Segundo R. H. MacArthur e E. O. Wilson, *Evolution* 17:373–387 (1963); R. H. MacArthur e E. O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, N.J. (1967).

Harvard, desenvolveram sua famosa **teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas**, que **estabelece que o número de espécies numa ilha equilibra os processos regionais que governam a imigração contra os processos locais que governam a extinção**. Esta teoria pode ser ilustrada como um modelo simples.

Considere uma pequena ilha ao largo da costa. Ela é muito pequena para que novas espécies se formem localmente, e assim o número de espécies na ilha pode aumentar somente pela imigração de outras ilhas ou de uma massa continental próxima. A biota da área continental mais próxima constitui o *pool* de espécies de colonizadores potenciais. À medida que o número de espécies na ilha aumenta através da colonização, a taxa de imigração de novas espécies diminui, porque à medida que mais espécies do *pool* continental de colonizadores potenciais se estabelece na ilha, menos indivíduos colonizadores pertencem a novas espécies. Quando todas as espécies do continente ocorrem na ilha, a taxa de imigração de novas espécies deve ser zero. As espécies também se extinguem na ilha, e a taxa de extinção aumenta com o número de espécies em risco. Assim, a taxa de colonização diminui, e a taxa de extinção aumenta, em função do número de espécies na ilha. O número de espécies no qual as curvas de imigração e extinção se cruzam representa um estado estacionário (Fig. 20.19).

É improvável que as taxas de imigração e extinção sejam estritamente proporcionais ao número de colonizadores potenciais e ao de espécies estabelecidas na ilha. Algumas espécies indubitavelmente colonizam mais facilmente do que outras, e elas atingem a ilha primeiro. As espécies remanescentes no *pool* de colonizadores potenciais têm uma probabilidade mais baixa de atingir a ilha e se estabelecerem, tal que a taxa de imigração inicialmente diminui mais rapidamente com o aumento da diversidade na ilha do que ela o faria se todas as espécies continentais tivessem um potencial de colonização igual. Dessa forma, a taxa de migração deve seguir uma curva. Além do mais, à medida que o número de espécies na ilha aumenta, a competição entre as espécies aumenta a probabilidade de extinção pela redução da abundância de determinadas espécies (veja a Fig. 20.16); dessa forma, a curva de extinção deve subir sempre mais rapidamente à medida que a diversidade aumenta.

Se populações menores têm uma probabilidade maior de extinção, então as curvas de extinção deveriam ser mais altas para ilhas pequenas do que para as grandes, e as pequenas deveriam sustentar menos espécies num estado estacionário do que as gran-

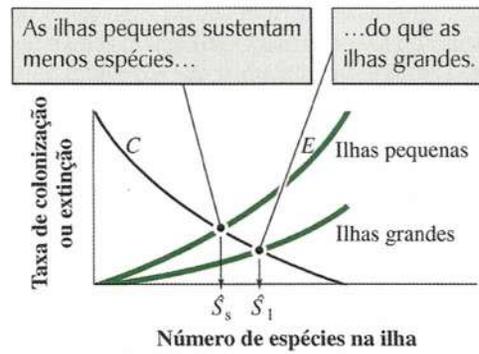


FIG. 20.20 As ilhas menores sustentam menos espécies por causa das taxas de extinção mais altas. \hat{S}_s = número de equilíbrio das espécies em pequenas ilhas; \hat{S}_1 = número de equilíbrio de espécies nas ilhas grandes.

des (Fig. 20.20). Além disso, se a taxa de imigração para as ilhas diminui com o aumento da distância das fontes continentais de colonizadores, então as ilhas distantes deveriam receber menos imigrantes do que as mais próximas e portanto sustentar menos espécies (Fig. 20.21).

GRÁFICOS INTERATIVOS Para avaliar um tutorial interativo sobre biogeografia de ilhas e a dinâmica da diversidade de espécies, vá para <http://www.whfreeman.com/ricklefs6e>.

A teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas descreve um estado estacionário dinâmico e resiliente. Portanto, **se algum desastre exterminar uma parte da biota da ilha — ou toda ela, como no caso de Cracatoa (veja o Capítulo 19) — novos colonizadores restaurarão, ao longo do tempo, a diversidade ao seu estado de equilíbrio pré-perturbação**. Esta previsão foi testada por Daniel Simberloff, na época em que ele era um estudante de pós-graduação na Universidade de Harvard e atualmente na Universidade do Tennessee, junto com seu orientador, E. O. Wilson. Após contar primeiro as espécies de artrópodes presentes em cada uma das pequenas ilhas de manguezais na baía da Flórida, Simberloff removeu toda a fauna de artrópodes pela fumigação das ilhas com metilbrometo (esta foi uma grande realização, conseguida pela montagem de andaimes metálicos, cobertos com um plástico, por sobre árvores de mangue-vermelho inteiras). As ilhas eram então reamostradas a intervalos regulares durante um ano (Fig. 20.22).

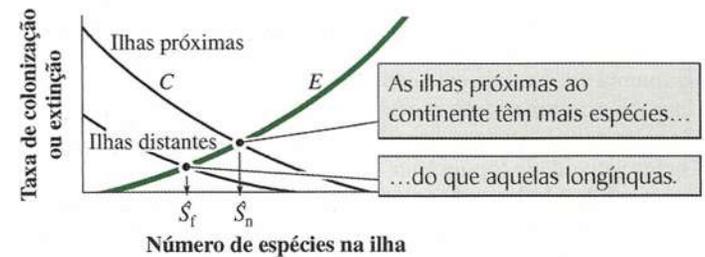
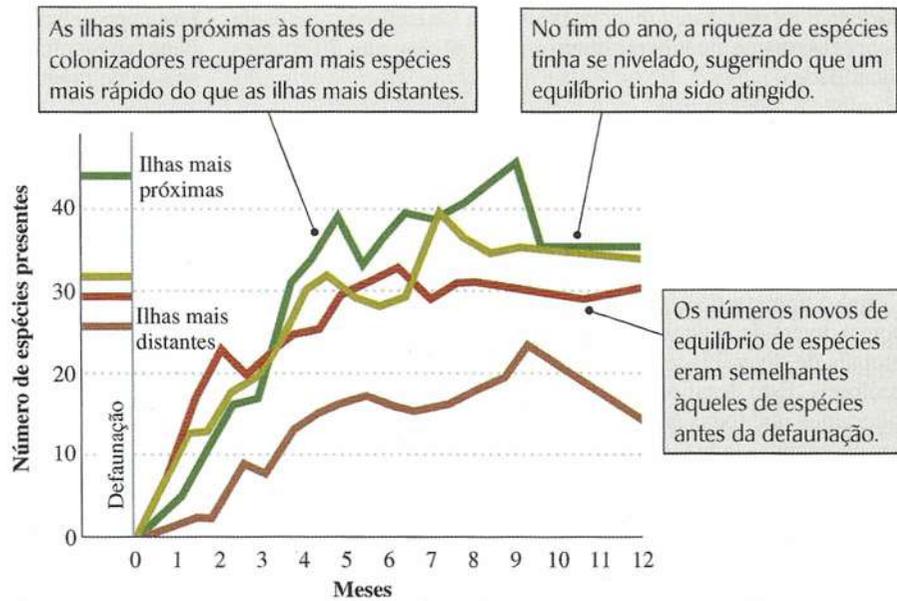


FIG. 20.21 As ilhas próximas ao continente sustentam mais espécies por causa das altas taxas de imigração. \hat{S}_r = número de equilíbrio de espécies nas ilhas distantes. \hat{S}_n = número de equilíbrio de espécies nas ilhas próximas.

FIG. 20.22 Os padrões de recolonização em quatro ilhas pequenas sustentam a teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas.

Toda a fauna de artrópodes de quatro pequenas ilhas de manguezal em Florida Keys foi exterminada por fumigação de metilbrometo. Os números de espécies presentes antes da defaunação estão indicados à esquerda. Segundo D. S. Simberloff e E. O. Wilson, *Ecology* 50:278-296 (1970).



Como previsto, a riqueza de espécies de artrópodes aumentou mais rapidamente nas ilhas mais próximas às fontes de colonizadores do que nas distantes. O número de espécies tanto nas ilhas próximas quanto nas distantes começou a se estabilizar antes do fim do experimento, indicando que um estado estacionário tinha sido atingido em cada caso. Além disso, como previsto, os novos números de equilíbrio de espécies eram semelhantes aos presentes nas ilhas antes da defaunação. Este resultado sustenta a teoria de equilíbrio e sugere que os processos ecológicos, em oposição aos processos evolutivos de longo prazo, poderiam explicar padrões de variação na riqueza de espécies local.

Teoria de equilíbrio em comunidades continentais

A visão de equilíbrio da diversidade também se aplica às grandes ilhas e aos continentes. A diferença principal entre pequenas ilhas e grandes ilhas "continentais" é que novas espécies podem se formar em grandes ilhas, em adição àquelas que chegam de fora por imigração. Como novas espécies podem se formar lá, as ilhas maiores têm maior riqueza de espécies do que seria esperado apenas pelas taxas de colonização. Podemos ver este efeito de formação de espécies nas diversidades dos lagartos *Anolis* nas ilhas das West Indies. Entre as pequenas ilhas, o aumento na riqueza de espécies com a área reflete a mudança no equilíbrio colonização-extinção. Contudo, as ilhas acima de 1.000 km² em área (Puerto Rico, Jamaica, Hispaniola e Cuba) são grandes o bastante para que novas espécies se formem, e a inclinação da função espécie-área aumenta abruptamente de $z = 0,06$ para $z = 0,76$ para aquele tamanho de ilha. As ilhas maiores — continentes, essencialmente — como Madagascar, Nova Guiné e Austrália têm sustentado radiações evolutivas em muitas linhagens de plantas e animais endêmicos.

Uma riqueza de espécies maior leva a taxas maiores de extinção ou de formação de espécies? Não há uma resposta simples para esta questão. As curvas que relacionam as taxas de especiação e extinção para a diversidade em regiões grandes deveriam se parecer com aquelas da Fig. 20.23. Depende de diversos fatores para a probabilidade de extinção por espécie aumentar ou diminuir em números de espécies mais altos. Um número cres-

cente de espécies poderia encorajar a taxa de extinção a crescer se a exclusão competitiva aumentasse com a riqueza de espécies, enquanto a taxa de extinção poderia diminuir se as relações mutualistas e vias alternativas de fluxo de energia amortecessem os processos que levam à extinção. A taxa de especiação deveria se nivelar, uma vez que a maioria das oportunidades para uma diversificação adicional tivesse tirado vantagem de algumas espécies, enquanto poderia aumentar se a diversificação levasse a uma maior especialização e maior probabilidade de isolamento reprodutivo de subpopulações, levando por fim à formação de novas espécies separadas.

A despeito da forma específica de imigração, especiação e curvas de extinção, muitos modelos biologicamente razoáveis podem definir um nível de equilíbrio de diversidade. Em todo caso, taxas aumentadas de especiação, reduzidas de extinção ou ambas levam a uma maior riqueza de espécies no ponto de equilíbrio. Uma vez que este princípio seja compreendido, o desafio



FIG. 20.23 A teoria de equilíbrio pode ser aplicada em regiões continentais. Num continente, novas espécies são adicionadas ao pool regional por processos evolutivos de especiação assim como por imigração de fora. Segundo R. H. MacArthur, *Biol. J. Linn. Soc.* 1:19-30 (1969).

é identificar os fatores responsáveis pela variação nas taxas de aparecimento e desaparecimento de espécies nas diferentes localidades.

As explicações para a alta riqueza de espécies de árvores nos trópicos se focalizam na dinâmica da floresta

Como o número de espécies de animais pode estar relacionado com a diversidade de seus recursos vegetais, explicar os padrões globais de diversidade de plantas impõe um desafio maior aos ecólogos. Este desafio é particularmente evidente quando consideramos que todas as plantas competem pelos mesmos recursos essenciais — luz, nutrientes do solo e água — e assim suas oportunidades para particionar o espaço de nicho podem ser bastante limitadas. Uma forma de olhar para a questão da diversidade de espécies de plantas é sintetizá-la numa pergunta simples: “Por que há tantos tipos diferentes de árvores nos trópicos?”

Há diversos mecanismos plausíveis que poderiam levar à alta riqueza de espécies de árvores numa região:

1. A heterogeneidade ambiental proporciona às espécies coexistir porque elas podem se especializar em diferentes partes do espaço de nicho.
2. As perturbações, tais como queda de árvores, são fontes importantes de heterogeneidade ambiental nas florestas.
3. Os herbívoros e os patógenos atacam mais as espécies comuns do que as raras, e a vantagem resultante para as espécies raras proporciona que muitas espécies possam coexistir.
4. Como as espécies de árvores estão intimamente combinadas ecologicamente, a exclusão competitiva leva um tempo longo, e assim as espécies adicionadas a uma comunidade provavelmente permanecerão lá.

Cada um destes possíveis mecanismos é um exemplo de interações locais. Os processos regionais de formação de espécies em extinção também influenciam os padrões globais de riqueza de espécies influenciando os *pools* de espécies regionais dos quais as comunidades locais são retiradas. Contudo, vamos deslocar a consideração destes processos para o próximo capítulo, que lida com a história e a biogeografia.

Heterogeneidade ambiental

Muitos ecólogos têm questionado se o número de espécies de árvores varia em proporção à heterogeneidade do ambiente. Todas as espécies de árvores, seja tropical ou extratropical em distribuição, são especializadas em relação ao solo e clima. Algumas espécies florescem em solos ou encostas bem drenadas, enquanto outras atingem suas abundâncias mais altas em solos úmidos nas terras baixas. As espécies de árvores também substituem uma às outras ao longo dos gradientes ambientais. Poderia uma variação maior num ambiente físico nos trópicos ser responsável pela diversidade dez vezes maior (ou mais) de árvores nos trópicos do que nas florestas temperadas? Parece improvável, a menos que as árvores reconheçam diferenças de *habitats* muito mais finas nos trópicos do que o fazem nas regiões temperadas, especialmente considerando-se que as regiões temperadas contêm uma heterogeneidade maior em alguns fatores climáticos. Por exemplo, a variação sazonal na temperatura e as diferenças entre as encostas de face norte e face sul são mais marcantes nas regiões temperadas. Assim, embora muitas árvores tropicais se-

jam especializadas para seus *habitats* ou *micro-habitats*, este fator provavelmente não explica o gradiente latitudinal na diversidade de espécies.

A perturbação e a dinâmica de clareira

Diversos ecólogos, particularmente Joseph Connell da Universidade da Califórnia em Santa Bárbara, relacionaram a alta riqueza de espécies das florestas pluviais tropicais com a diversidade de *habitats* criada pela perturbação. Nós já tocamos no papel da perturbação no Capítulo 19: a perturbação das comunidades por condições físicas, predadores ou outros fatores abre espaço para colonização e inicia um ciclo de sucessão por espécies adaptadas para a colonização de sítios perturbados. Com um nível moderado de perturbação, uma comunidade se torna um mosaico de fragmentos de *habitats* em diferentes estágios de sucessão; juntos, estes fragmentos contêm a diversidade completa de espécies características de uma sere. Esta ideia é conhecida como a **hipótese de perturbação intermediária**.

Para a hipótese de perturbação intermediária ser responsável satisfatoriamente pelas diferenças na riqueza de espécies entre as regiões, especialmente na magnitude das diferenças latitudinais na diversidade de espécies de árvore, teria que haver diferenças latitudinais comparáveis nos níveis de perturbação. A perturbação consequente mais frequente em florestas é a morte de uma árvore, que abre espaço para a colonização de novos indivíduos. Contudo, as taxas de mortalidade de árvores de floresta não diferem apreciavelmente entre as áreas temperadas e tropicais; cerca de 0,5–2% dos indivíduos que formam o dossel morrem a cada ano em ambas as regiões. Nem é provável que perturbações maiores, como tempestades e incêndios, sejam mais frequentes nos trópicos.

Embora as perturbações possam ser igualmente frequentes nas regiões tropicais e temperadas, seus efeitos podem variar com a latitude. Os trópicos sofrem mais precipitação, os solos têm menos matéria orgânica, e o sol atinge mais de cima por grande parte do dia. Estes fatores criam diferenças maiores entre as clareiras de florestas e o resto do ambiente e aparentemente deveriam proporcionar mais oportunidades para a especialização de *habitats* nos trópicos.

Muitas espécies, tanto nas florestas tropicais quanto temperadas, são especialistas em clareiras, cuja persistência depende da formação ocasional de novas clareiras no dossel da floresta. Nos trópicos, muitas destas especialistas de clareiras são lianas, que contribuem com um caráter especial para estrutura das florestas tropicais. Contudo, somente cerca de metade das espécies de árvores nas florestas tropicais dependem de clareiras para regeneração. Portanto, embora a formação de clareiras contribua para a diversidade de qualquer floresta, é questionável que perturbações deste tipo possam explicar a diferença de dez vezes na diversidade de espécies de árvores entre as duas regiões.

Steve Hubbell, da Universidade da Califórnia em Los Angeles, e seus colegas do Instituto de Pesquisa Tropical Smithsonian têm estudado o recrutamento de plântulas de árvores em clareiras na floresta pluvial tropical na Ilha de Barro Colorado, no Panamá, por mais de 25 anos. Dentro de sua área de estudo de 50 ha as diferenças no tamanho e na frequência de formação de clareiras não explicam a variação na riqueza de espécies de árvores. O número de espécies representadas como plântulas foi o mesmo nas clareiras e nos sítios de controle fora das clareiras. Além disso, as clareiras foram colonizadas por espécies tolerantes à sombra bem como pelas dependentes de clareira.

Estas descobertas levaram Hubbell a sugerir que, mesmo que as espécies de árvores possam ser especializadas para diferentes tipos de sítios de germinação, quais espécies efetivamente invadem uma clareira depende mais de caprichos do recrutamento do que das condições ambientais na clareira. Analogamente, a competição por sítios de germinação é reduzida simplesmente porque nem todas as espécies atingem os sítios de germinação nos quais poderiam competir com eficiência. Em consequência, mais espécies podem coexistir na região porque as áreas de clareira nem todas contêm o mesmo conjunto de espécies. Contudo, tal limitação de recrutamento é parcialmente uma *consequência*, mais do que uma *causa*, da alta diversidade de espécies e baixa abundância média de espécies nas florestas tropicais. Assim, a limitação de recrutamento pode não explicar por que as florestas tropicais se tornam tão diversas, mas sugere que a *exclusão competitiva diminui à medida que a diversidade aumenta*. Em outras palavras, a *biodiversidade pode ser autoaceleradora* a este respeito.

Uma das formas pelas quais *as espécies de árvores diferem é em suas taxas de crescimento*. As espécies pioneiras crescem rapidamente, mas muitas exigem ambientes de alta luminosidade das clareiras para se estabelecerem. Outras crescem lentamente, mas podem germinar sob a sombra do dossel da floresta. Esta abrangência de história de vida se estende desde as espécies que se dispersam bem para colonizar clareiras de florestas isoladas, crescem rapidamente e morrem jovens, até as espécies que se estabelecem menos frequentemente, mas persistem por longos períodos no dossel da floresta. Se a riqueza de espécies reflete esta diversidade de nicho, então esperaríamos uma correlação entre a riqueza de espécies e a variação entre as espécies nestes atributos de história de vida. Quando Richard Condit e seus colegas associados com o Center for Tropical Forest Science (Centro para Ciência da Floresta Tropical) aplicaram este teste aos dados de dez áreas nos trópicos, descobriram uma tendência oposta: as espécies nas florestas mais diversas apresentam menos variação no crescimento e taxas de sobrevivência. A esse respeito, uma riqueza maior de espécies foi associada com histórias de vida mais parecidas.

Os herbívoros e a pressão dos patógenos

Quando os consumidores reduzem as populações de recurso abaixo de suas capacidades de suporte, eles podem reduzir a competição e promover a coexistência de muitas espécies de recurso. Mais ainda, quando os consumidores se alimentam seletivamente dos competidores superiores, que são frequentemente mais abundantes, as espécies competitivamente inferiores podem persistir numa comunidade. Vimos um exemplo deste efeito no Capítulo 16 no caso das estrelas-do-mar predadoras, que reduzem as populações de mexilhões no costão rochoso de Washington, dessa forma permitindo a persistência de invertebrados marinhos menos competitivos.

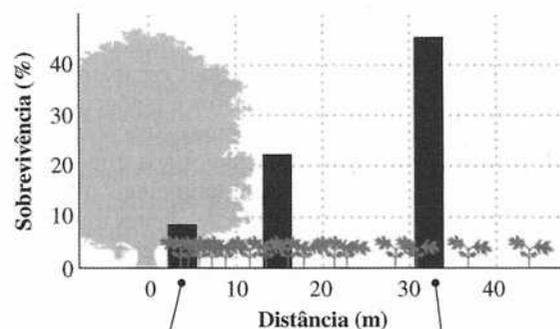
Da época de Darwin até hoje, os naturalistas acreditam que tanto a herbivoria seletiva quanto a não seletiva podem influenciar a diversidade das espécies de plantas. Daniel Janzen, da Universidade da Pensilvânia, sugeriu muitos anos atrás que a herbivoria poderia ser responsável pela alta riqueza de espécies nas florestas tropicais. Ele argumentou que os herbívoros que se alimentam de brotos, sementes e plântulas de espécies abundantes são tão eficientes que reduzem suas densidades, permitindo que outras espécies menos comuns cresçam em seu lugar. A chave desta ideia é que a *abundância per se, mais do que qualquer qualidade específica dos indivíduos enquanto recursos*, torna uma

espécie vulnerável aos consumidores. Os consumidores localizam as espécies de recursos abundantes facilmente, e portanto suas próprias populações crescem a altos níveis. Populações de recursos abundantes também exercem uma forte pressão de seleção sobre os consumidores potenciais para se especializarem nelas.

Diversas linhas de evidências sustentam esta hipótese de "pressão de praga". Por exemplo, tentativas de estabelecer plantas numa monocultura frequentemente falham por causa das infestações de herbívoros. Plantações densas de seringueiras em seus habitats nativos na bacia amazônica, onde muitas espécies de herbívoros evoluíram para explorá-las, não têm especialmente tido sucesso. Contudo, as plantações de seringueiras prosperam na Malásia, onde os herbívoros especialistas não estão "ainda" presentes. Tentativas de cultivar muitas outras plantações comercialmente valiosas, em áreas de monocultura nos trópicos, têm se deparado com o mesmo fim desastroso. A *escapada dos predadores, herbívoros e patógenos pode ser uma razão* pela qual algumas espécies introduzidas se tornam invasoras fora de suas distribuições nativas.

A hipótese de pressão de praga prevê que as plântulas deveriam ter menos probabilidade de se estabelecer próximo aos adultos da mesma espécie do que distante deles. Os indivíduos adultos podem abrigar populações de herbívoros especializados e patógenos que poderiam prontamente infestar as plântulas próximas. Além disso, como a maioria das sementes caem próximo à sua planta genitora, os herbívoros poderiam ser atraídos para a abundância de plântulas lá, ao mesmo tempo em que deixam passar despercebidas as poucas que se dispersam para locais mais distantes. A previsão de que o sucesso na germinação e colonização poderia diminuir com a densidade de plântulas e aumentar com a distância do genitor tem sido testada em diversos estudos, que têm produzido diversos resultados, mas em geral sustentando essa ideia (Fig. 20.24).

Num experimento sobre sobrevivência de plântulas da *Sebastiania longicuspis*, uma espécie arbórea comum em Belize, Thomas Bell e seus colegas da Universidade de Oxford definiram áreas de estudo de 0,25 m² sob árvores maduras que continham plântulas naturalmente estabelecidas. Eles eliminaram os fungos patogênicos em algumas das áreas, tratando-as com um fungi-



As plântulas são mais densas próximas à árvore genitora,...

...mas a sobrevivência das plântulas é mais alta numa certa distância do genitor.

FIG. 20.24 A sobrevivência das plântulas varia com a distância da árvore genitora. Os pesquisadores rastrearam as taxas de sobrevivência de plântulas da árvore neotropical *Dipteryx panamensis* até 18 meses de idade. Segundo D. H. Janzen, *Am. Nat.* 104:501–528 (1970); D. A. Clark e D. B. Clark, *Am. Nat.* 124:767–788 (1984).

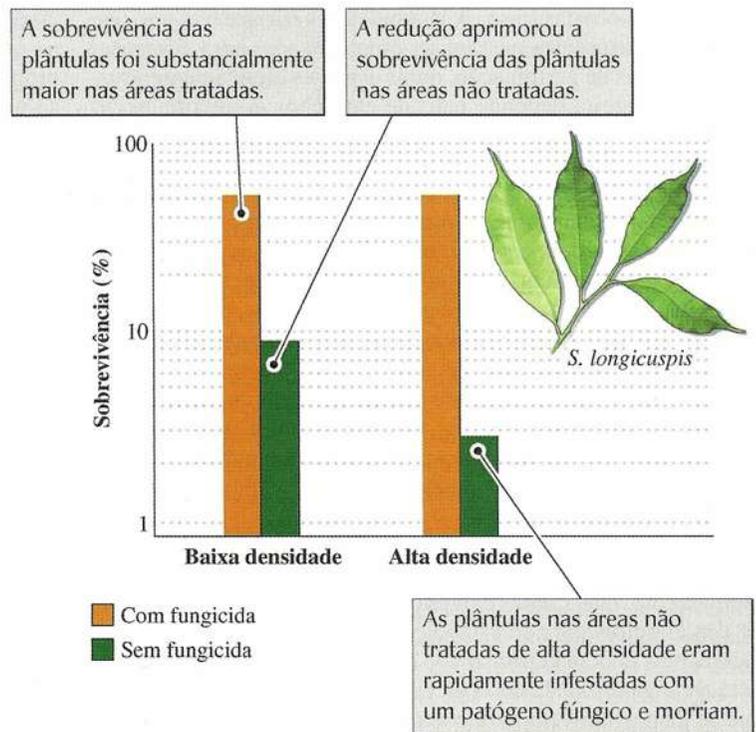


FIG. 20.25 O tratamento com fungicida aprimora a sobrevivência das plântulas da árvore tropical. Os pesquisadores trataram algumas áreas contendo plântulas de *Sebastiania longicuspis* com fungicida e deixaram outras não tratadas. Além disso, eles reduziram metade das áreas em cada tratamento para criar áreas de baixa densidade. Segundo T. Bell et al., *Ecol. Lett.* 9:569–574 (2006).

cida seletivo, e deixaram outras não tratadas como áreas de controle. Em metade das áreas em cada tratamento, os pesquisadores reduziram as plântulas para uma densidade de 100 indivíduos por metro quadrado; áreas não manipuladas foram deixadas com as densidades naturais de 400–1.100 indivíduos por metro quadrado. A redução aprimorou a sobrevivência das plântulas nas áreas não tratadas, e a aplicação do fungicida aumentou substancialmente a sobrevivência, tanto nas áreas de baixa quanto nas de alta densidade por todo o experimento de um mês de duração (Fig. 20.25). Analogamente, observações detalhadas de uma área de floresta de 50 ha na Ilha de Barro Colorado mostraram que a sobrevivência das plântulas apresenta uma dependência de densidade igualmente forte na maioria das espécies, favorecendo as plântulas numa distância maior das árvores adultas da mesma espécie, onde sua densidade é menor.

Na zona temperada, poucas sementes escapam da predação pelos esquilos e besouros, e herbívoros e patógenos atacam as plantas assim como o fazem nos trópicos. Se a pressão de praga de fato promove uma diversidade maior nos trópicos, ela deve operar diferentemente em cinturões latitudinais diferentes. Em particular, os herbívoros e patógenos de plantas tropicais devem ser mais especializados em relação às espécies de plantas hospedeiras, ou mais sensíveis à densidade e dispersão das populações de hospedeiros. Poucos estudos examinaram a pressão de praga, tanto nas latitudes tropicais quanto temperadas. Contudo, os experimentos recentes de Carol Augspurger e Henry Wilkinson, da Universidade de Illinois, testaram a premissa básica da especificidade do hospedeiro em patógenos de solos tropicais.

Os pesquisadores tiraram amostras do patógeno de solo do gênero *Pythium*, um fungo oomiceto que causa a doença do tombamento,³ de ambientes naturais no Panamá e as mantiveram

isoladas no laboratório. Além disso, os isolados de áreas temperadas de *Pythium*, conhecidos por serem patogênicos para as plantações, foram obtidos de culturas armazenadas. Eles expuseram as plântulas de oito árvores tropicais a 75 isolados tropicais (patogenicidade desconhecida) e 7 isolados temperados. Três dos isolados temperados e três dos isolados tropicais resultaram serem patogênicos para as plântulas de árvores tropicais e cada um destes isolados infectou as plântulas até cinco das espécies testadas. Assim, *Pythium* não parece ser especializado em relação às suas espécies hospedeiras, e diversos dos isolados temperados foram capazes de infectar as espécies de árvores tropicais, mesmo quando esses patógenos e hospedeiros não tinham história evolutiva pregressa juntos. Se os patógenos de solos fossem responsáveis pela manutenção da diversidade de árvores tropicais, esperaríamos encontrar um grau maior de especialização do hospedeiro. Naturalmente, os ecólogos precisam conduzir muito mais pesquisas sobre esta questão. Atualmente, contudo, embora a autolimitação pareça ser muito poderosa em populações de árvores de florestas tropicais, os mecanismos subjacentes não são bem conhecidos, e seu papel na manutenção dos gradientes de diversidade latitudinais não foram ainda confirmados.

Deriva ecológica randômica

A pressão de praga e a limitação de recrutamento podem reduzir as consequências da competição interespecífica para os membros da comunidade. Steve Hubbell, em seu livro *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (A Teoria Neutra Unificada de Biodiversidade e Biogeografia), questionou se estes fatores, junto com a especialização ecológica limitada, tornam a maioria das espécies de árvores tropicais competitivamente equivalentes. Analogamente, é provável que as novas espécies que invadem uma comunidade permaneçam lá por longos perío-

³N.R.T.: Também chamada de tombamento de mudinhas.

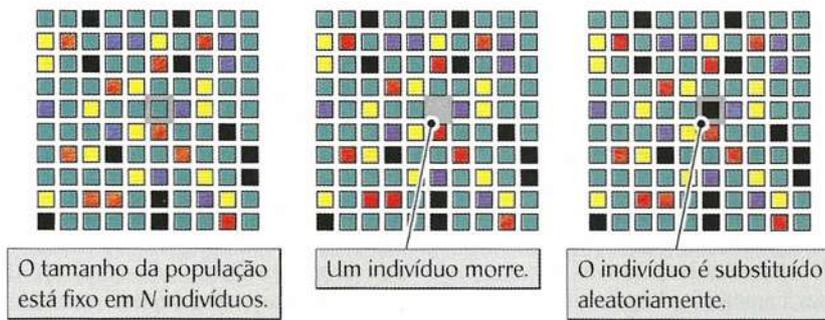


FIG. 20.26 O modelo de Hubbell de deriva ecológica randômica está baseado na substituição randômica de indivíduos mortos da comunidade existente. A morte de uma determinada árvore numa comunidade de floresta tropical deixa uma clareira que é preenchida aleatoriamente pela progênie de algum outro indivíduo na comunidade. Os indivíduos de todas as espécies (indicados por cores diferentes) têm igual probabilidade de morrer ou preencher clareiras na floresta durante cada intervalo de tempo. Sem a formação de novas espécies ou imigração de fora da comunidade, uma floresta com N indivíduos seria preenchida com os descendentes de um único indivíduo em um número médio de N gerações.

dos, se não indefinidamente. As espécies desaparecem por extinção, mais ou menos aleatoriamente, da mesma forma que os alelos neutros desaparecem de uma população por deriva genética randômica (veja o Capítulo 13). Grandes populações arbóreas, distribuídas sobre áreas extensas de floresta tropical, seriam relativamente imunes a esta extinção, e assim o número de espécies poderia subir bastante via produção de novas espécies dentro de grandes regiões geográficas. Se este fosse o caso, o gradiente latitudinal na diversidade de espécies refletiria o tamanho da região e as taxas regionais de produção de espécies, mais do que a capacidade das espécies em coexistir em comunidades locais.

Imagine uma floresta tropical com um número fixo de indivíduos de árvores pertencendo ao número S de espécies, todas as quais competitivamente equivalentes (isto é, “neutra”). Quando um indivíduo morre, é substituído pela progênie de uma das outras árvores na floresta ao acaso (Fig. 20.26). Assim, o ajustamento de todas as árvores na floresta é idêntico — suas probabilidades de morte e reprodução são as mesmas. Como a morte e a reprodução são processos estocásticos sob estas circunstâncias, uma floresta com N indivíduos terminará por consistir na progênie de um único indivíduo ancestral, e assim se reduzirá a uma única espécie, numa média de N gerações. Esta tendência em direção à deriva ecológica randômica seria mensurável nas pequenas áreas pela imigração de indivíduos de outras áreas (lembre-se do papel da colonização na manutenção de riqueza de espécies nas ilhas) e dentro de uma área de tamanho regional (a *metacomunidade*) por especiação. Sob um modelo de especiação, a riqueza de espécies de equilíbrio na metacomunidade (diversidade regional) seria $S = J_M v$, onde J_M é o número de indivíduos na metacomunidade e v (letra grega “nu”) é a taxa de especiação expressada por indivíduo.

Assim, no modelo de Hubbell, a riqueza de espécies é uma função do tamanho da região (e assim do número de indivíduos, que determina a taxa de extinção) e a taxa de formação de espécies. Quando Hubbell incorporou uma taxa de imigração entre as populações locais, sua teoria previu com sucesso a riqueza de

espécies, as distribuições de abundância de espécies, as relações espécie-área e a diversidade beta. É um modelo maravilhosamente abrangente que tem atraído muita atenção na ecologia. Há um problema com este modelo, contudo: a **deriva ecológica randômica é um processo lento**. O tempo em gerações exigido para um sistema neutro atingir o equilíbrio é cerca de o mesmo que o número de indivíduos na metacomunidade. O tempo médio (em gerações) para extinção de uma espécie é cerca de o mesmo que o tamanho de sua população. Considere alguns cálculos preliminares para as árvores da floresta da bacia amazônica, que contém cerca de $J_M = 10^{10}$ (10 bilhões) de árvores de cerca de 10^4 (10.000) espécies. Assim, a população média por espécie é cerca de 10^6 (1 milhão) de indivíduos; o tempo de geração média é de cerca de 10^2 (100) anos. De acordo com a teoria de Hubbell, o equilíbrio seria atingido em cerca de 10^{12} (um trilhão) de anos, e o tempo médio para extinção da espécie seria de 10^8 (100 milhões) de anos. A deriva ecológica randômica é claramente muito lenta para ser responsável pela diversidade nesta escala.

Resta estudar quão bem o modelo de Hubbell explica os padrões de diversidade latitudinal para as árvores, ou para qualquer outro grupo. A premissa básica da neutralidade da mudança estocástica poderia se aplicar melhor à escala local — talvez 50 ha de floresta — do que a grandes regiões, porque na escala menor os eventos randômicos se tornariam mais importantes. Contudo, a teoria de Hubbell enfatiza a importância potencial dos processos regionais de macroescala para compreender os padrões ecológicos. Certamente, do ponto de vista da diversidade regional, o tamanho da região e as taxas de produção e extinção de espécies devem ter considerações importantes.

Mas as descrições dos processos locais e regionais neste capítulo não nos contam toda a história da diversidade. As espécies presentes em qualquer comunidade num determinado tempo representam milhões de anos de adaptação e diversificação numa escala global. No próximo capítulo, consideraremos algumas das questões básicas que a história e a geografia levantam para os estudos ecológicos.

RESUMO

1. Um padrão frequente revelado pelos estudos das comunidades biológicas é a tendência da diversidade de espécies nas regiões tropicais excederem grandemente aquela das latitudes mais altas. Explicar os padrões de diversidade de espécies tem sido um grande desafio para os ecólogos.

2. A medida mais simples da biodiversidade é a riqueza de espécies. Mas, em qualquer comunidade, algumas espécies são comuns e outras são raras. As abundâncias relativas numa amostra ou comunidade podem ser caracterizadas por um gráfico de classificação de abundância.

3. Como o número de espécies aumenta com o número de indivíduos amostrados, diversos índices de riqueza de espécies, tais como os índices de Margalef e Menhinick, levam em consideração o tamanho da amostra. Outros índices de diversidade, mais notavelmente o índice de Simpson, levam em conta a variação nas abundâncias das espécies ao comparar a diversidade entre as amostras.

4. O número de espécies numa amostra aumenta em proporção à área amostrada. Três processos determinam a inclinação desta relação espécie-área: o tamanho da amostra nas escalas locais, a diversidade de *habitats* nas escalas regionais e a evolução de linhagens distintas nas escalas globais.

5. Quando ilhas de diferentes tamanhos são comparadas, a inclinação da relação espécie-área tende a ser maior do que a do continente, porque as ilhas maiores tendem a ter mais diversidade de *habitat* do que as menores, porque são melhores alvos para colonização e porque as populações maiores resistem melhor à extinção.

6. A riqueza de espécies reflete a heterogeneidade ambiental dentro de uma região, assim como as condições ambientais locais. A riqueza de espécies tende a aumentar com a produtividade do *habitat*, mas a complexidade da estrutura vegetacional tem uma influência até maior sobre a riqueza de espécies.

7. A variação na entrada de energia solar está fortemente associada com a riqueza de espécies nas áreas temperadas do norte, enquanto a variação na precipitação está fortemente associada com a riqueza de espécies através dos trópicos e do Hemisfério Sul.

8. A diversidade local, ou alfa, é o número de espécies de uma pequena área de *habitat* homogêneo. A diversidade total de espécies numa região contendo muitos *habitats* é a diversidade regional, ou gama. A diferença, ou substituição, de espécies de um *habitat* para o outro é a diversidade beta.

9. As comunidades locais contêm um subconjunto do *pool* de espécies regional. A associação numa comunidade local é determinada pelas adaptações das espécies às condições locais e aos recursos e por suas interações com outras espécies. Os processos

que determinam a composição da comunidade local são coletivamente denominados de triagem de espécies.

10. A liberação ecológica, que é um aumento nas densidades populacionais e distribuições de *habitats* de espécies em comunidades menos diversas, proporciona uma evidência forte de que a competição por recursos estrutura as comunidades biológicas e limita a diversidade.

11. Tentativas em medir o espaço de nicho consistentemente mostram que comunidades mais diversas têm mais espaço de nicho e que a largura de nicho média é independente da riqueza de espécies local. Analogamente, a diversidade de espécies aumenta com a diversidade de nicho.

12. O pensamento recente sobre a diversidade tem sido dominado por teorias de equilíbrio, que estabelecem que a diversidade reflete um equilíbrio entre os processos que adicionam espécies e os que removem as espécies de uma comunidade. Assim, as diferenças entre as comunidades na riqueza de espécies refletem as diferenças nas taxas relativas daqueles processos.

13. As diferenças no número de espécies nas ilhas indicam a importância dos processos regionais — a imigração de um continente ou de outras ilhas — para a manutenção da diversidade de espécies local. Nos continentes, a adição de espécies nas comunidades locais reflete, em parte, a taxa de produção de novas espécies, que é também um processo regional.

14. Diversas explicações para a alta riqueza de espécies de árvores nas florestas tropicais focalizam a heterogeneidade do ambiente e o papel da perturbação em criar condições heterogêneas dentro de clareiras no dossel da floresta. Contudo, não há evidências de que estes processos sejam mais importantes nas regiões tropicais do que nas temperadas.

15. Os consumidores podem intensificar a diversidade ao reduzir as populações de recurso (e assim a competição por recursos), dessa forma tornando a exclusão competitiva menos provável. A predação dependente da densidade deveria favorecer a persistência de espécies raras e aumentar a diversidade. A evidência de que os predadores e os patógenos podem agir de um modo dependente da densidade sustenta esta hipótese de pressão de praga.

16. A teoria de Steve Hubbell da deriva ecológica randômica realça a natureza estocástica da morte e da reprodução nas populações de indivíduos competitivamente equivalentes. Analogamente, o número de espécies em uma região é uma função do número total de indivíduos, que determina a taxa de extinção, e a taxa de formação de novas espécies. Um problema com essa teoria é que tais processos randômicos são muito lentos para serem levados em conta através de padrões observados na diversidade.

QUESTÕES DE REVISÃO

1. Ao quantificar a diversidade, por que deveria você querer incorporar tanto o número de espécies quanto a abundância relativa de cada espécie?
2. Como a amostragem local, a diversidade de *habitat* regional e o isolamento de continentes afetam a inclinação da relação espécie-área?
3. Por que deveriam as regiões com diversidade de *habitats* maior conter maior riqueza de espécies?
4. Como as diversidades alfa, beta e gama diferem entre si?

5. Discuta as diferenças potenciais entre as regiões tropicais e temperadas em relação à heterogeneidade de *habitat* e a distribuição de espécies através dos gradientes e condições ambientais.
6. Como o conceito de nicho percebido ajuda a explicar o fenômeno da liberação ecológica?
7. Por que deveríamos esperar que as regiões com altas diversidades de espécies também apresentassem uma alta diversidade de nicho?

8. Por que as ilhas pequenas que estão distantes do continente tipicamente têm menos espécies do que as ilhas grandes que estão próximas ao continente?

9. Por que deveria a hipótese de pressão de praga explicar a alta diversidade de árvores nos trópicos?

LEITURAS SUGERIDAS

- Augsburger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705–1712.
- Augsburger, C. K., and H. T. Wilkinson. 2007. Host specificity of pathogenic *Pythium* species: Implications for tree species diversity. *Biotropica* 39:702–708.
- Bertness, M. D., et al. 2006. The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs* 76:439–460.
- Brokaw, M., and R. T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15:183–188.
- Case, T. J., and M. L. Cody. 1987. Testing island biogeographic theories. *American Scientist* 75:402–411.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302–1310.
- Cornell, H. V., and J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61:1–12.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist* 137:27–49.
- Fridley, J. D., et al. 2005. Connecting fine- and broad-scale species–area relationships of Southeastern U.S. flora. *Ecology* 86:1172–1177.
- Fridley, J. D., et al. 2006. Integration of local and regional species–area relationships from space–time species accumulation. *American Naturalist* 168:133–143.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220–227.
- Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87:193–210.
- Heywood, V. H. (ed.). 1996. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* 163:192–211.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Hubbell, S. P., et al. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 283:554–557.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501–528.
- Kalmar, A., and D. J. Currie. 2007. A unified model of avian species richness on islands and continents. *Ecology* 88:1309–1321.
- Lewinsohn, T. M., and T. Roslin. 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11:398–416.
- Lomolino, M. V. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: The species–area relationship. *Journal of Biogeography* 27:17–26.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40:510–533.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Mills, K. E., and J. D. Bever. 1998. Maintenance of diversity within plant communities: Soil pathogens as agents of negative feedback. *Ecology* 79:1595–1601.
- Nekola, J. C., and P. S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26:867–878.
- Packer, A., and K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* 404:278–281.
- Pärtel, M., et al. 1996. The species pool and its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75:111–117.
- Purvis, A., and A. Hector. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405:212–219.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167–171.
- Ricklefs, R. E. 2006. The unified neutral theory of biodiversity: Do the numbers add up? *Ecology* 87:1424–1431.
- Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rosenzweig, M. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Suding, K. N., et al. 2005. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102:4387–4392.
- Terborgh, J., R. B. Foster, and P. Nuñez. 1996. Tropical tree communities: A test of the non-equilibrium hypothesis. *Ecology* 77:561–567.
- Weihner, E., and P. Keddy. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 73:323–335.
- Wills, C., et al. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain species diversity in a Neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94:1252–1257.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14.
- Zobel, M. 1997. The relative roles of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12(7):266–269.

ANÁLISE DE DADOS – MÓDULO 5

Quantificando a Biodiversidade

As medidas de diversidade das espécies são centrais para descrever a estrutura das comunidades biológicas e para formular políticas para manejar e conservar os recursos naturais. Manter e promover a diversidade de espécies são metas comuns da gestão dos recursos naturais, em parte porque a diversidade de espécies está normalmente relacionada com a saúde e o funcionamento do ecossistema.

Embora a diversidade de espécies tenha muitos significados, ela tem dois componentes essenciais: a *riqueza*, ou número de espécies presente, e a *equabilidade*, a variação nas abundâncias de relativas espécies. Há numerosas formas para medir a riqueza

za e a equabilidade; Magurran (2004) proporciona uma revisão extensiva dos conceitos e métodos envolvidos. Alguns índices comumente usados são discutidos anteriormente.

O primeiro componente da diversidade, a riqueza, proporciona uma moeda direta e comum para comparar os sistemas ecológicos. Embora a riqueza seja uma medida simples, diversas considerações a tornam mais complexa do que parece à primeira vista. Em particular, como raramente contamos todos os indivíduos numa dada área, devemos empregar vários métodos para estimar a riqueza. Um problema relacionado é que o número de espécies numa amostra geralmente aumenta com o número de indivíduos amostrados, particularmente para grupos ricos

de espécies, como os artrópodes, os micróbios e as plantas tropicais. Assim, tanto a abundância real de indivíduos quanto o esforço de amostragem feito para estimar a abundância podem influenciar muito as estimativas de riqueza (Gotelli e Colwell, 2001).

Os índices de riqueza são estimativas da riqueza de espécies que levam em conta o tamanho da amostra. Comparações justas de riquezas de espécies devem estar baseadas no número de espécies observadas, ajustado pelo tamanho da amostra, o que remove qualquer tendência na riqueza observada devido ao número de indivíduos amostrados. Por exemplo, o **índice de Margalef** é baseado na ideia de que o número de espécies (S) aumenta numa relação direta com o logaritmo do número de indivíduos amostrados (N). De forma simples, este índice assume que a chance de encontrar novas espécies no grupo de indivíduos diminui à medida que mais indivíduos são examinados. Esta premissa está baseada no padrão comum de umas poucas espécies abundantes e muitas espécies raras nas comunidades (veja Fig. 20.2). A Fig. AD 5.1 mostra uma relação logarítmica típica entre o número de espécies e o número de indivíduos examinados; esta relação se torna linear quando as espécies são plotadas contra o logaritmo natural dos indivíduos (inserção). A interseção com o eixo y para esta relação é sempre 1, porque o indivíduo examinado representa uma espécie (1 no eixo y) e $\ln(1) = 0$ (0 no eixo x). Assim, somente a inclinação da reta (D) varia numa distribuição ideal de Margalef, tal que

$$S = 1 + D \times \ln(N)$$

que pode então ser rearranjada no índice de Margalef:

$$D = \frac{(S - 1)}{\ln(N)}$$

Índices como o de Margalef são geralmente calculados para dados de *habitats* ou áreas experimentais diferentes, e então comparados para avaliar a riqueza. Uma vantagem desta abordagem é que a riqueza pode ser estimada de uma única observação tirada da relação entre as espécies e do número de indivíduos. O índice assume uma inclinação única na relação entre o número de espécies e o logaritmo natural do número de indivíduos em cada *habitat* ou área, que é a base para comparar a riqueza de espécies. Embora simples de calcular e útil para algumas comparações, os índices de riqueza de Margalef e outros não resolvem completamente os problemas que surgem da variação no esforço de amostragem e do número de indivíduos registrados, porque a premissa de uma relação linear entre $(S - 1)$ e $\ln(N)$ nem sempre é verificada.

O efeito do esforço de amostragem no tamanho da amostra pode ser visualizado com as curvas de amostragem de espécies. As curvas de amostragem de espécies permitem comparações significativas de riqueza de espécies entre os *habitats* ou tratamentos experimentais, porque levam em conta as relações entre o esforço de amostragem, a abundância real ou número de indivíduos, e a riqueza. As curvas de amostragem são baseadas em relações empíricas e fazem poucas premissas sobre índices como o de Margalef. As **curvas de acumulação** retratam o aumento no número de espécies observado à medida que indivíduos são adicionados a uma amostra. As curvas de acumulação de dados brutos mostram um padrão irregular de acumulação de espécies, porque a amostragem não pode ser instantânea no tempo e no espaço, tal que as variações sazonal e

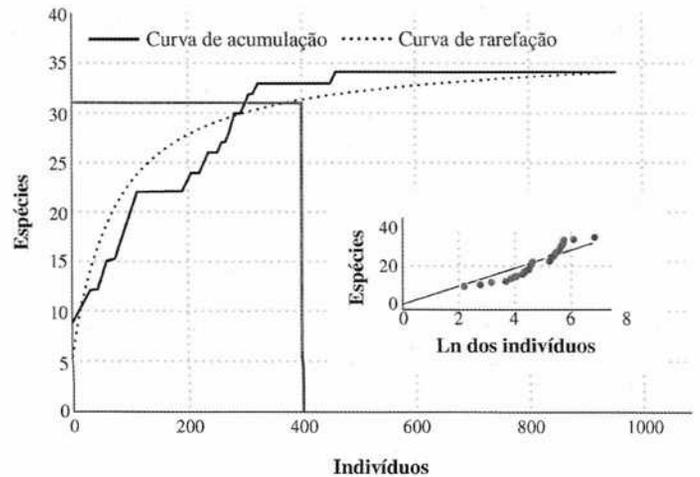


FIG. AD 5.1 As curvas de acumulação e de rarefação brutas para o banco de sementes do solo numa floresta pluvial tropical (Butler e Chazdon, 1998). As curvas foram construídas com o programa EstimateS 7.5 (Colwell, 2005). A linha vermelha indica a estimativa de rarefação para riqueza, neste caso, 31 espécies, quando 400 indivíduos são contados. O gráfico de inserção mostra o número de espécies plotado contra o logaritmo natural do número de indivíduos para o mesmo conjunto de dados.

de *habitat* tendem a ser amostradas em sucessão. Por outro lado, as **curvas de rarefação** são baseadas em subamostragens randômicas repetitivas sobre as amostras totais, o que produz uma curva suave.

A Fig. AD 5.1 retrata tanto a acumulação bruta quanto as curvas de rarefação para um número de espécies num banco de sementes de solos de uma floresta tropical. Ambas as curvas indicam que o número de espécies na amostra se nivela (atinge uma assíntota) por volta de 34, quando mais de 500 sementes são contadas. Esta observação sugere que todas as espécies presentes estão incluídas na amostra de 500 sementes. Em outros casos, envolvendo amostras altamente diversas ou relativamente pequenas, as curvas de acumulação bruta podem não atingir uma assíntota. As curvas de acumulação bruta podem avaliar a riqueza de forma precisa somente quando atingem uma assíntota, porque o nivelamento da curva mostra que a grande maioria das espécies foi contabilizada. A curva de acumulação bruta também tem um padrão de saltos irregulares, porque ela é a acumulação real de espécies registradas à medida que os indivíduos são sucessivamente examinados. Esta característica de curvas de acumulação pode ser problemática, porque o local da assíntota pode às vezes enganar. Considere, por exemplo, partes da curva de acumulação bruta na Fig. AD 5.1, onde a acumulação de espécies se nivela por um certo tempo, mas então aumenta novamente.

- Qual seria a estimativa de riqueza se fosse assumido que a assíntota foi atingida com 180 indivíduos?

Ao contrário da curva de acumulação bruta, a curva de rarefação é suave porque é produzida por subamostragens repetidas do *pool* de indivíduos numa amostra e calculando o número médio de espécies presentes para um dado número de indivíduos. As curvas de rarefação começam com a amostra inteira e nos dizem sobre a riqueza de uma subamostra aleatória de qualquer tamanho designado. Por exemplo, na Fig. AD 5.1, uma estima-

tiva de riqueza pode ser derivada de qualquer ponto da curva de rarefação e é mostrada para uma amostra de 400 indivíduos (= 31 espécies). Assim, as curvas de rarefação dispensam o esforço de amostragem, possibilitando comparações mais significativas entre *habitats* ou áreas de estudo onde o esforço de amostragem pode variar.

Para comparar a riqueza em amostras diferentes de áreas ou *habitats*, a rarefação das amostras desde as maiores até o tamanho da menor é uma abordagem útil que leva em conta as diferenças no esforço de amostragem. Antes que os computadores rápidos tornassem a rarefação mais prática pela subamostragem, poder-se-ia aproximar a riqueza em amostras rarefeitas usando as equações baseadas na teoria da probabilidade desenvolvida por Hurlbert (1971) e Simberloff (1972):

$$\text{número esperado de espécies } (s) = \sum_{i=1}^s \left[1 - \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right]$$

Nesta equação, N é o número total de indivíduos na amostra a ser rarefeita, N_i é o número de indivíduos na espécie i na amostra a ser rarefeita e n é o número total de indivíduos na menor amostra (o padrão). Esta equação usa a probabilidade de uma dada espécie estar presente, baseada nos números na amostra maior (N e N_i), para estimar o número de espécies que estaria presente na amostra de um tamanho menor (n).

$$\binom{N - N_i}{n} \text{ é calculado como } \frac{(N - N_i)!}{n!(N - N_i - n)!}$$

onde ! indica um fatorial (por exemplo, $4! = 4 \times 3 \times 2 \times 1 = 24$).

Vamos aplicar estes métodos para estudar a riqueza de espécies de um inseto aquático nos alagados temporários ao longo da região central do rio Platte em Nebraska. Esta investigação, que foi conduzida para avaliar a influência do hidroperíodo — a duração da inundação pelas águas — sobre as comunidades em insetos aquáticos, foi parte de um estudo maior que examinou como os níveis da água na parte central do vale do rio Platte influenciam a saúde e o funcionamento dos alagados das planícies. A Tabela AD 5.1 mostra dados nas armadilhas de insetos aquáticos colocadas em dois alagados temporários. O alagado temporário A contém água por um período mais longo a cada ano (cerca de 330 dias) do que o alagado temporário B (cerca de 295 dias). Cada armadilha coletou um número diferente de indivíduos de insetos, tal que a rarefação pode ser usada para padronizar os dados para as armadilhas com um número menor de indivíduos. Neste caso, os dados do alagado A (número total de indivíduos capturados, $N = 22$) pode ser padronizado para o número de indivíduos capturados no alagado B (número total de indivíduos capturados, $n = 13$) usando as equações acima.

Passo 1: Use as equações de Hurlbert e Simberloff para calcular a probabilidade de a espécie 1 ser coletada no alagado A se somente 13 indivíduos fossem coletados na armadilha lá.

A Tabela AD 5.2 proporciona valores para cada componente da equação para a espécie 1. Estes parâmetros são então colocados na equação original para produzir:

$$\text{probabilidade de ocorrência da espécie 1} = \left\{ 1 - \frac{20!}{13!(20 - 13)!} \right\} = \left\{ 1 - \frac{77.520}{497.240} \right\} = 0,844$$

TABELA AD 5.1 Dados das armadilhas de insetos aquáticos

Número de espécies	Alagado A	Alagado B
1	2	0
2	1	0
3	2	0
4	1	0
5	1	0
6	1	0
7	7	4
8	4	0
9	1	0
10	1	0
11	0	1
12	0	2
13	0	2
14	1	0
15	0	0
16	0	2
17	0	1
18	0	1
Táxon total	11	7
Indivíduos totais	22	13

Fonte: M.R. Whiles and B. S. Goldowitz, *Ecological Applications* 11:1829-1842 (2001).

TABELA AD 5.2 Valores para usar quando estimar a probabilidade para a espécie 1

Parâmetro	Valores para rarefação da espécie 1 no alagado A
N	22
n	13
N_i	2
$N - N_i$	20
$\binom{N - N_i}{n}$	$\frac{20!}{13!(20 - 13)!}$
$\binom{N}{n}$	$\frac{22!}{13!(22 - 13)!}$

TABELA AD 5.3

Estimativa de rarefação para cada espécie no alagado A

Espécies	N_i	Valor esperado
1	2	0,844
2	1	
3	2	0,844
4	1	
5	1	
6	1	
7	7	
8	4	
9	1	
10	1	
14	1	
Total		

Passo 2: Calcule as estimativas de rarefação para cada espécie no alagado A e então some-as à riqueza estimada para o alagado A. Ao fazer estes cálculos, os zeros são ignorados.

Complete a Tabela AD 5.3 calculando o valor esperado para cada espécie e então somando os valores esperados para estimar o número total de espécies que seriam esperadas no alagado A se somente 13 indivíduos tivessem sido coletados lá. Note que somente N_i mudará para cada espécie subsequente, e assim somente os parâmetros nas linhas 3, 4 e 5 dos cálculos para a espécie 1 na Tabela AD 5.2 mudarão ao se calcularem as estimativas para as outras espécies.

Neste caso, a riqueza estimada que você obtém para o alagado A por rarefação deveria estar mais próxima da riqueza estimada para o alagado B (7 espécies no total).

- Com base apenas nestas duas amostras, a riqueza de espécies varia apreciavelmente entre os dois alagados temporários?
- A sua resposta seria diferente se você tivesse considerado somente os valores de riqueza originais para os dois alagados (11 versus 7)?

O índice de Margalef pode também ser calculado para dois alagados usando os conjuntos de dados na Tabela AD 5.1. Para o alagado A, o índice de Margalef é:

$$D = \frac{10}{\ln(22)} = 3,2$$

Passo 3: Calcule o índice de Margalef para o alagado B e compare os valores para cada alagado.

- São estes valores mais semelhantes ou mais diferentes do que os estimados com base na rarefação?
- Baseado neste exercício, que técnica provavelmente é mais precisa para estimar a riqueza: o cálculo de um índice de riqueza ou a rarefação? Por quê?

A riqueza é uma das duas métricas que os ecólogos usam para avaliar a diversidade de espécies. A equabilidade, ou variação na abundância de espécies, é a outra. As medidas de heterogeneidade tais como o índice de Simpson (veja anteriormente) levam em conta tanto a riqueza de espécies quanto a equabilidade.

Passo 4: Calcule o índice de Simpson para as capturas de armadilhas dos dois alagados.

Para este índice, você precisará calcular a proporção de cada espécie (p_i) na amostra para cada alagado, que é simplesmente o número de indivíduos da íesima espécie dividida pelo total de indivíduos coletados. Por exemplo, para a espécie 1 no alagado A, p_i é $2/22 = 0,091$.

- Os valores do índice de Simpson seguem as mesmas tendências daqueles para a riqueza sozinha? Descreva uma situação na qual os valores de riqueza e heterogeneidade poderiam mostrar tendências muito diferentes.

Literatura Citada

- Butler, B. J., and R. L. Chazdon. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rainforest. *Biotropica* 30:214–222.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Gotelli, N. J., and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379–391.
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52:577–586.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Oxford.
- Simberloff, D. 1972. Properties of rarefaction diversity measures. *American Naturalist* 106:414–415.
- Whiles, M. R., and B. S. Goldowitz. 2001. Hydrologic influences on insect emergence production from central Platte River wetlands. *Ecological Applications* 11:1829–1842.