

CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE E DINÂMICA ECOLÓGICA ESPACIAL: EVOLUÇÃO DA TEORIA

Alexandre Túlio Amaral Nascimento^{1,2}, Ana Carolina de Oliveira Neves¹, Rogério Parentoni Martins³
& Francisco Ângelo Coutinho⁴*

¹ Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP: 31270-901.

² Instituto de Pesquisas Ecológicas (IPÊ). Rodovia Dom Pedro I, Km 47, Caixa Postal: 47, Nazaré Paulista, SP, Brasil. CEP: 12960-000.

³ Universidade Federal do Ceará (UFC), Centro de Ciências, Departamento de Biologia. Av. da Universidade, 2853, Fortaleza, CE, Brasil. CEP: 60020-181.

⁴ Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Faculdade de Educação, Departamento de Métodos e Técnicas de Ensino. Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP: 31270-901.

E-mails: alexandre@ipe.org.br, ananeves@gmail.com, wasp@icb.ufmg.br, fac01@terra.com.br

RESUMO

A capacidade que os ecólogos têm de contribuir para a solução dos problemas ambientais atuais depende da compreensão das teorias ecológicas que devem fundamentar decisões sobre a conservação e manejo de ecossistemas. Por isso, uma análise detalhada de como tais teorias são estruturadas é importante para avaliar se estas são de fato capazes de aumentar o conhecimento sobre os ecossistemas e seu funcionamento, sobretudo quanto a sua capacidade de responder às alterações provocadas pelo desenvolvimento socio-econômico. A relação entre a teoria de biogeografia de ilhas, formulada por MacArthur & Wilson em 1963, metapopulações, ecologia da paisagem e a fragmentação de habitats é um dos exemplos de como a teoria pode contribuir para minimizar o efeito do impacto ambiental sobre os ecossistemas. Expomos neste ensaio uma análise do conteúdo estrutural e epistemológico da teoria de biogeografia de ilhas em seu formato original. Em seguida discutimos sobre a ampliação de seu domínio de abrangência e de como a compreensão sobre os efeitos da fragmentação de ambientes naturais evoluiu a partir da biogeografia de ilhas, passando pela teoria de metapopulações, à ecologia da paisagem. Assim, mostramos como a dinâmica de fragmentos de habitats foi melhor compreendida quando estes foram considerados como fragmentos sob a influência dos mais distintos contextos e históricos ambientais, e não como ilhas oceânicas isoladas. Ao recomendar a aplicação da ‘teoria de biogeografia de ilhas ampliada’ para compreender a dinâmica ecológica dos fragmentos de habitats, destacamos a importância da análise estrutural da teoria que nos leva à concepção de que a diversidade biológica em ilhas oceânicas resulta de um somatório de peculiaridades determinados por processos geológicos e evolutivos. No entanto, tais processos apenas não têm relevância para explicar padrões de diversidade em espécies em fragmentos de habitat. Nesse caso, é necessário também considerar a história, intensidade e frequência das perturbações antrópicas e o contexto social e econômico que os causaram. Igualmente importante é avaliar como a dinâmica de metapopulações influencia a manutenção das populações-chave em paisagens fragmentadas. Esta integração entre teorias ecológicas e os contextos histórico, social e econômico é fundamental para que práticas mais sustentáveis e coerentes com a conservação da diversidade biológica tenham sucesso.

Palavras-chave: Biogeografia de ilhas; metapopulações; ecologia da paisagem; biologia da conservação; filosofia da ecologia.

ABSTRACT

BIODIVERSITY CONSERVATION AND SPATIAL ECOLOGY DYNAMICS: EVOLUTION OF THE THEORY. The capacity of ecologists to contribute to the solution of environmental problems depends on the understanding of ecological theories that underlie decision-making in conservation and ecosystem management. Therefore, detailed structural analyses of these theories are important to evaluate if they are able to

enhance the knowledge about ecosystems and their functions, particularly in terms of their capacity to respond to changes caused by socio economic development. The relationship between the theory of island biogeography, formulated by MacArthur and Wilson in 1963, metapopulations, landscape ecology and habitat fragmentation is an example of how theories can help to understate the effect of environmental impacts over ecosystems. We expose in this essay an analysis of the structural and epistemological content of island biogeography theory in its original format. Next, we address its expansion to other research areas and how comprehension about fragmentation of natural environments have evolved from island biogeography, through metapopulation theory, into landscape ecology. Thus, we show how remnant habitats dynamics began to be better understood as areas under the influence of distinct contexts and environmental histories, and not as isolated oceanic islands. When recommending the application of the ‘expanded theory of island biogeography’ for understanding the ecological dynamic of fragmented habitat, we emphasize the importance of structural analyses of the theory that led us to the conception that biodiversity in oceanic islands is the result of the sum of peculiarities set by geological and evolutionary processes. However, those processes lose some relevance in explaining patterns of species diversity in habitat remnants. In this case, it is necessary to use the history, intensity and frequency of human disturbances and the social and economic contexts that motivates it. Equally important is the evaluation of how metapopulation dynamics influences the maintenance of key populations in fragmented landscapes. The integration among ecological theories and historical, social and economical contexts is critical for the success of more sustainable and consistent practices in biodiversity conservation.

Keywords: Island biogeography; metapopulations; landscape ecology; conservation biology; philosophy of ecology.

RESUMEN

CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD Y DINÁMICA ECOLÓGICA ESPACIAL: EVOLUCIÓN DE LA TEORÍA . La capacidad que tienen los ecólogos de contribuir en la solución de los problemas ambientales actuales dependen del entendimiento de las teorías ecológicas, las cuales deben fundamentar las decisiones sobre la conservación y manejo de los ecosistemas. Por esta razón, un análisis detallado de cómo tales teorías son estructuradas, es importante para evaluar si estas son de hecho capaces de aumentar el conocimiento sobre los ecosistemas y su funcionamiento, sobre todo su capacidad para responder a las alteraciones provocadas por el desarrollo socio-económico. La relación entre la teoría de biogeografía de islas, formulada por MacArthur y Wilson en 1963, la metapoblación, la ecología del paisaje y la fragmentación del hábitat, son ejemplos de cómo la teoría puede contribuir a minimizar el efecto del impacto ambiental sobre los ecosistemas. Analizamos el contenido estructural y epistemológico de la teoría de biogeografía de islas en su formato original. Después, discutimos sobre su extensión en otras áreas de investigación y de cómo la comprensión de los efectos de la fragmentación de ambientes naturales han evolucionado desde la biogeografía de islas, pasando por la teoría de las metapoblaciones y la ecología del paisaje. Así, demostramos cómo la dinámica de los fragmentos de hábitats fue mejor entendida cuando éstos fueron considerados como fragmentos, bajo la influencia de distintos contextos e historias ambientales y no como islas oceánicas aisladas. Recomendamos la aplicación de la “teoría expandida de la biogeografía de islas” para entender la dinámica ecológica de los fragmentos de hábitats, enfatizando la importancia del análisis estructural de la teoría que nos lleva a la concepción de que la biodiversidad biológica en islas oceánicas es el resultado de la suma de peculiaridades determinadas por procesos geológicos y evolutivos. No obstante, tales procesos no solo son relevantes para explicar los patrones de diversidad de especies en fragmentos de hábitat. En este caso, es necesario considerar también la historia, intensidad y frecuencia de las perturbaciones antrópicas y el contexto social - económico que los causa. Igualmente es importante la evaluación de cómo la dinámica de las metapoblaciones influye en el mantenimiento de las poblaciones claves en los paisajes fragmentados. Esta integración entre las teorías ecológicas y los contextos históricos y socio-económicos es fundamental para lograr el éxito en nuestra búsqueda de prácticas más sustentables y coherente con la conservación de la biodiversidad.

Palabras clave: Biogeografía de islas; metapoblaciones; ecología del paisaje; biología de la conservación; filosofía de la ecología.

CONTEXTUALIZAÇÃO

A contribuição dos ecólogos para a solução dos problemas ambientais enfrentados pela sociedade moderna está diretamente relacionada com a sua capacidade em fornecer respostas simples e objetivas às questões correntes. Entretanto, a dificuldade em dar respostas efetivas baseadas em generalizações teóricas é considerada como o ponto frágil da ecologia (Rosumek & Martins 2010). Enquanto alguns autores admitem que há uma gama de teorias inconsistentes, conceitos ambíguos e falta de padronização (Peters 1991, Haila 2002), outros assumem que a ecologia é rica em teorias válidas e pertinentes (Pickett *et al.* 2007). Para estes o problema estaria na falta de entendimento sobre elas e sua aplicação incorreta. Por isso, os pesquisadores devem se preocupar em conhecer detalhadamente as teorias ecológicas, serem capazes de localizar potenciais incoerências e distinguir se determinadas generalizações são aplicáveis a situações particulares. Essa compreensão apurada sobre as teorias ecológicas pode ser determinante para aumentar nossa capacidade em contribuir para a solução dos atuais desafios ambientais. Para que esta capacidade seja incrementada, analisar a estrutura de uma teoria é importante para detectar se nela faltam componentes essenciais ou se estas interagem de maneira limitada (Rosumek & Martins 2010). Pickett *et al.* (2007) sistematizaram a estrutura ideal de uma teoria de modo que esse modelo servisse de ponto de partida para que os ecólogos pudessem não apenas identificar os construtos teóricos, tais como pressupostos, definições e hipóteses, mas também verificar se os mesmos estão apropriadamente integrados de modo a formar um sistema consistente.

A relação entre a teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson 1963) e sua previsão sobre os efeitos da fragmentação de habitats é o exemplo mais notável quando pensamos na utilização de teorias ecológicas que sejam capazes de ajudar a resolver os desafios ambientais contemporâneos. Esta constatação se deve ao fato de a perda de habitat ser a maior ameaça à biodiversidade terrestre (Mittermeier *et al.* 1998, Brooks *et al.* 2002, Pimm 2005). Como foi originalmente proposta, o domínio da teoria de biogeografia de ilhas aplica-se a ilhas verdadeiras inseridas em uma matriz oceânica que é intransponível para muitos organismos. A partir desse pressuposto

seria possível prever como o tamanho das ilhas e a sua distância de uma fonte colonizadora afetariam o número de espécies capazes de cohabitar em uma determinada ilha – através do seu efeito sobre as taxas de imigração e de extinção. As previsões da teoria foram várias vezes testadas, em diversas condições, e receberam o aporte de contribuições empíricas ao longo dos seus quase 50 anos de existência, possibilitando assim a ampliação de seu domínio (Brown & Kodric-Brown 1977, Brown *et al.* 2001, Haila 2002).

Passados quase 50 anos desde a formulação original desta teoria, há consenso de que em sua forma original ela não é capaz de explicar os efeitos que a fragmentação dos ambientes causa sobre a diversidade em espécies (Brown *et al.* 2001, Haila 2002). Nas duas últimas décadas, quase que intuitivamente, fragmentos de vegetação foram considerados análogos a ilhas oceânicas. Entretanto, além de ser ambíguo, o conceito de fragmentação de habitats é empiricamente multifacetado, de causas e consequências amplamente diversas e complexas (Haila 2002). A perda de área e mudança no arranjo espacial da paisagem fragmentada pode resultar em processos ecológicos diversos e inesperados. Em consequência dessa situação, detectar um padrão de fragmentação tendo em vista os diversos contextos socioeconômicos e ambientais nos quais ela ocorre é uma tarefa difícil. Além disso, os efeitos diretos e indiretos da fragmentação sobre organismos, habitats e regiões geográficas também são bastante diversos e variados (Haila 2002). O conjunto de pesquisas realizadas com o intuito de compreender melhor a relação entre perda de habitats e de biodiversidade possibilitaram avanços na teoria de biogeografia de ilhas, ajustando-a a ambientes terrestres. Além disso, contribuíram para que a ecologia da paisagem emergisse como ciência aplicada ao estudo e análise das paisagens amplamente transformadas pela ação humana (Haila 2002).

Expomos neste ensaio a análise do conteúdo estrutural e epistemológico da teoria de biogeografia de ilhas em seu formato original (MacArthur & Wilson 1963). Após a análise de sua estrutura, baseada no modelo de estrutura de teorias ecológicas (Pickett *et al.* 2007), discutiremos sobre a ampliação de seu domínio de abrangência e de como os estudos sobre a fragmentação de ambientes naturais evoluiu

a partir da biogeografia de ilhas, passando pela teoria de metapopulações, à ecologia da paisagem.

DISSECÇÃO DA TEORIA DE BIOGEOGRAFIA DE ILHAS

O modelo de estrutura de teorias ecológicas proposto por Pickett *et al.* (2007) reconhece a importância de noções pré-teóricas para a gênese de teorias, além dos construtos conceituais simples e derivados, os quais devem ser adequadamente definidos, a fim de que a estrutura da teoria tenha consistência. As generalizações confirmáveis, que se expressam por meio da observação da repetição de evidências obtidas nas mesmas condições, ou seja, detecção de um padrão, constitui o conteúdo empírico da estrutura da teoria. Modelos verbais, gráficos matemáticos, estatísticos e computacionais simplificam a capacidade explicativa da teoria e a existência de leis permite uma maior consistência ao seu arcabouço. Finalmente, as hipóteses, que são afirmativas sobre a natureza de fenômenos ecológicos, podem ser consideradas 'janelas' através das quais a estrutura da teoria se comunicaria com a realidade. A partir delas é possível extrair previsões testáveis, as quais, se confirmadas, darão credibilidade à estrutura da teoria.

As noções pré-teóricas constituem a base de onde a teoria surge. São metáforas, analogias, figuras, intuições pessoais ou idéias vagas sobre algum sistema e seu funcionamento. Desconhecemos se MacArthur & Wilson tiveram *insights* iniciais sobre a teoria de biogeografia de ilhas, mas pelo cenário científico da época em que foi proposta, ela foi pouco a pouco formulada por meio da discussão e síntese dos trabalhos empíricos e teóricos que vinham sendo produzidos anteriormente. Antes de 1963 alguns autores já exploravam alguns fatores causais que poderiam explicar a riqueza em espécies de determinadas áreas, inclusive em ilhas (Preston 1962a, 1962b). O conceito da relação espécie-área já havia sido proposto, mas não permitia prever com exatidão qual deveria ser a riqueza de espécies em ilhas, o que levou alguns ecólogos a investigar o papel da história de ocupação e da heterogeneidade do hábitat (Abbott 1980 citado em Pickett *et al.* 2007). Pouco antes de MacArthur & Wilson, Preston (1962a, 1962b) aplicou o conceito espécie-área como

uma tentativa de compreender a relação espécie-área em ilhas. Sua conclusão foi a de que a fauna insular, na verdade, não seria depauperada; simplesmente as ilhas têm menor número em espécies que áreas de tamanhos semelhantes no continente porque estão isoladas. Se fossem amostradas pequenas áreas no continente, em muitos casos seria detectado que certa espécie estaria representada por apenas um casal, que obviamente, caso esteja isolado irá se extinguir localmente em poucas gerações. Preston expressou matematicamente essa relação, mas seu modelo demonstrou baixo poder de previsão, porque desconsiderava o efeito da distância da fonte de colonizadores à ilha.

Cerca de 30 anos antes da teoria de biogeografia de ilhas ser publicada, Mayr (1940 citado em MacArthur & Wilson 1963) observou que a fauna de ilhas se torna progressivamente depauperada com o aumento da sua distância ao continente mais próximo. Além disso, havia uma hipótese na época que propunha que o número de espécies em ambientes insulares seria relacionado ao tempo disponível para colonização. De acordo com essa hipótese, o número de espécies em uma ilha aumentaria com o tempo e, dado um período suficientemente longo, o número de espécies em ilhas remotas seria igual ao de ilhas de tamanho semelhante, mas próximas à fonte de colonizadores. Nesse cenário, MacArthur & Wilson apresentaram uma explicação para a riqueza em espécies como uma hipótese alternativa, que além de considerar a relação espécie-área e a distância entre a ilha e a fonte de colonizadores, incluiu a extinção de espécies como um componente da teoria.

De acordo com o modelo ideal de teoria de Pickett *et al.* (2007), o **domínio** de uma teoria refere-se ao universo do seu discurso, seus limites temporais e espaciais e aos fenômenos que ela considera. A teoria de biogeografia de ilhas, em sua formulação original, tem um domínio bastante específico. Ela aborda ilhas verdadeiras, inseridas em uma matriz oceânica intransponível para os organismos estudados (aves terrestres e de água doce) e permite prever como o tamanho das ilhas e a distância a uma fonte de colonizadores afetam o número de espécies que lá habitam. A biogeografia de ilhas busca explicar, apenas com base nesses dois fatores, como se dá a variação da riqueza em espécies em ilhas ao longo do tempo, de forma a atingir um equilíbrio mantido pelas

imigrações e extinções. Nas últimas linhas do artigo original, os autores determinam que sua “proposta principal é a de expressar os critérios e implicações da condição de equilíbrio, sem extendê-los além da avifauna das ilhas Indo-Australianas” (MacArthur & Wilson 1963, p. 386).

No domínio da teoria estão incluídos as seguintes entidades e processos: espécies e observações sobre sua presença e ausência; amplitude de tempo ecológico (e não geológico ou evolutivo); localização de ilhas realmente oceânicas e isoladas; processos de extinção e imigração agregados; parâmetros físicos de distância e tamanho de ilhas; e uma fonte de colonizadores (Pickett *et al.* 2007). Estariam fora do domínio a fisiologia dos organismos; a dinâmica das populações; os processos que determinam a reposição de espécies; e a competição, predação ou ciclagem de nutrientes (Pickett *et al.* 2007).

Pressupostos são as condições necessárias para justificar o conteúdo e a estrutura da teoria, como os componentes e interações que a constituem; a estrutura e os modelos que representam os fenômenos observados; os fatos que são aceitos; e as condições para que o sistema se comporte da forma esperada (Pickett *et al.* 2007). Podem ter a forma de (1) postulados – convenções sobre a natureza das interações ou padronizações terminológicas para facilitar a comunicação; (2) condições limitantes; (3) fatos aceitos por outras teorias; ou (4) relações entre esses fatos (Lewis 1982 citado em Pickett *et al.* 2007).

Os pressupostos da teoria de biogeografia de ilhas são:

- uma unidade de dispersão é o número mínimo de indivíduos de uma dada espécie necessário para que ocorra a colonização;

- a relação espécie-área (veja detalhes em ‘conceitos’) é dependente do táxon observado (Wilson 1961). Isso fez com que os autores testassem a previsão da teoria proposta usando apenas dados para aves terrestres e de água doce;

- considera-se que todas as espécies têm as mesmas chances de se extinguir, e essa probabilidade é independente de processos decorrentes da densidade demográfica. Assim, o número de espécies que se extingue por unidade de tempo é proporcional ao número de espécies presentes;

- um equilíbrio entre imigração e extinção surge e persiste se for dado tempo suficiente para que isso ocorra;

- é assumida uma escala temporal ampla o suficiente para que a transferência ocasional de organismos ocorra, e para que essa transferência não influencie na dinâmica das populações da ilha. Mudanças nessa escala podem afetar a dinâmica de metapopulações ou processos evolutivos (Pickett *et al.* 2007).

Conceitos provêm de muitas observações, de forma que representam uma abstração da regularidade dos fenômenos observados (Pickett *et al.* 2007). A teoria de biogeografia de ilhas se baseia em dois conceitos principais, que influenciam na riqueza de espécies de ilhas:

- 1) A curva espécie-área prevê o aumento do número de espécies em função do aumento da área amostrada. Uma consequência importante dessa relação é a de que apenas uma fração das unidades de dispersão que chegam a uma ilha irá acrescentar novas espécies. Isto ocorreria porque, à exceção de ilhas completamente desabitadas, alguns nichos ecológicos já estarão ocupados. Isso diferencia a teoria da hipótese corrente anteriormente (MacArthur & Wilson 1963), na qual as relações de área não eram consideradas, e que previa que o número de espécies em ilhas seria igual ao da fonte de propágulos, se fosse dado tempo necessário para a colonização atingir o clímax.

- 2) A influência da distância da fonte de colonizadores implica que o número de unidades de dispersão que chegam a uma ilha é uma função exponencial da distância da fonte de colonizadores. Esse conceito foi um diferencial para a teoria de biogeografia de ilhas, já que Preston (1962a, 1962b) já havia explorado e até modelado matematicamente a relação espécie-área em ilhas, mas não considerou o efeito da distância da fonte de colonizadores e das taxas de colonização e imigração.

Fatos são ocorrências confirmadas de fenômenos, ou seja, eventos, processos, objetos, padrões temporais e espaciais. Os fatos podem ser já aceitos como parte da teoria, ou podem ainda estar sujeitos a testes e futuramente virem a ser absorvidos pela teoria como fatos. Neste caso são considerados fenômenos observáveis dentro de um domínio.

Alguns fatos na teoria de biogeografia de ilhas são: i) a variação na riqueza de espécies nas ilhas segue a relação espécie-área; ii) observações de Wilson (1961) que ilustram o pressuposto de dependência da relação espécie-área com o táxon observado. Segundo ele o coeficiente exponencial da equação da curva espécie-área difere entre formigas da subfamília Ponerinae, besouros Carabidae, herpetofauna e aves terrestres e de água doce.

Alguns fenômenos observáveis dentro do domínio da teoria (fatos que confirmam a teoria) são a riqueza em espécies de aves terrestres e de água doce em ilhas de diferentes tamanhos, em arquipélagos que ficam a diferentes distâncias da fonte de colonizadores (Sunda, Melanésia, Micronésia e Polinésia). Fato este apresentado em um gráfico, que ilustra o conceito de distância da fonte de colonizadores na teoria. Além disso, os autores narram o estudo feito por Dammerman (1948 citado em MacArthur & Wilson 1963) no arquipélago de Krakatoa. Essa ilha explodiu devido à atividade vulcânica, e metade dela, assim como as demais do arquipélago, foram cobertas por 30 a 60 m de espuma e cinzas vulcânicas. A fauna e a flora locais foram quase que totalmente dizimadas, e esse cenário forneceu uma oportunidade única para se testar as previsões da teoria de biogeografia de ilhas a partir de seus modelos de imigração e extinção. Estudos realizados com aves terrestres e de água doce a partir do momento da recolonização indicam que a curva espécie-área observada foi muito próxima da prevista pelo modelo, e o equilíbrio foi atingido entre 25 e 36 anos após a explosão. No entanto o tempo em que o equilíbrio seria atingido não foi previsto pelo modelo. Porém, as taxas de extinção previstas também estão de acordo com as observadas.

Modelos integram o conteúdo conceitual derivado da teoria. Eles simplificam a realidade, representando objetos da teoria, interações e estados do sistema (Pickett *et al.* 2007). A teoria de biogeografia de ilhas, em sua versão original, contém dois modelos gráficos de simulação. O principal mostra como as curvas das taxas de imigração e de extinção se interceptam em um ponto de equilíbrio, que equivale ao número de espécies que será mantido em uma ilha, dinamicamente, se for dado tempo suficiente para que a colonização ocorra (ver figura 4 em MacArthur & Wilson 1963). O outro possibilita que sejam feitas previsões de como será a riqueza da fauna em estado

de equilíbrio, em ilhas com diferentes distâncias da fonte de colonizadores e também com diferentes áreas (ver figura 5 em MacArthur & Wilson 1963).

Hipóteses são enunciados ou, em nossa opinião, afirmativas das quais podem ser extraídas previsões testáveis, que envolvem vários constructos conceituais da teoria. A hipótese que emerge da teoria de biogeografia de ilhas é a de que ilhas pequenas e distantes de uma fonte de colonizadores teriam uma fauna empobrecida se comparadas a ilhas maiores e próximas. Essa é uma hipótese que deve ter suas duas previsões (relacionadas à distância e à área das ilhas) testadas separadamente para evitar ambigüidade.

As **previsões** permitem que a relação entre os constructos conceituais e os fenômenos observáveis seja avaliada e refinada. A teoria de biogeografia de ilhas tem várias previsões qualitativas:

(1) sendo as demais condições iguais, em ilhas distantes da fonte de colonizadores haverá menor número de espécies que em ilhas próximas;

(2) uma redução no conjunto de espécies imigrantes irá reduzir o número de espécies nas ilhas pelo mesmo motivo que em (1);

(3) se uma ilha tem uma área menor, as taxas de extinção serão maiores, a curva de mortalidade irá crescer e o número de espécies irá diminuir;

(4) se tivermos duas ilhas que tenham mesma curva de imigração, mas curvas de extinção diferentes, qualquer espécie na ilha que tenha maior curva de extinção tem mais chances de se extinguir;

(5) o número de espécies encontradas em ilhas distantes da fonte de colonizadores aumentará mais rapidamente em função da área que em ilhas próximas;

(6) o número de espécies em ilhas maiores diminui mais rápido em função da distância à fonte de colonizadores que em ilhas menores.

EVOLUÇÃO DA BIOGEOGRAFIA DE ILHAS À ECOLOGIA DA PAISAGEM, PASSANDO POR METAPOPLAÇÕES

O arcabouço teórico apresentado acima foi a base para a realização dos primeiros estudos sobre os impactos da fragmentação e perda de hábitat nos anos 70. A teoria de biogeografia de ilhas teve grande importância para a conservação dos ecossistemas naturais ao contribuir para a proposição de desenhos de reservas (Shafer 1990). Com base em suas previsões

sobre perda de biobiodiversidade, decorrente de processos de extinção e falta de re-colonização, passou-se a difundir que: a) áreas maiores são melhores para a conservação que áreas menores ou fragmentadas, ainda que estas em conjunto constituam um tamanho maior; b) o círculo é o melhor formato de reservas, por minimizar o perímetro e o efeito de borda e assim diminuir a perda de biodiversidade; c) em paisagens fragmentadas a melhor opção para conservação é a representada por fragmentos dispostos de tal forma que a distância entre eles seja a menor possível; e d) fragmentos conectados são melhores que os isolados (Shafer 1990).

Algumas dessas regras foram contestadas por meio de evidências de campo e a teoria se mostrou inadequada para prever o tempo de extinção de muitas espécies, ou qual deveria ser número de espécies esperado em determinado local a médio e longo prazo. Além disso, hoje sabemos que populações situadas em áreas distintas não intercambiam indivíduos ilimitadamente. Finalmente, a teoria de biogeografia de ilhas trabalha em nível de comunidades. Por este motivo suas previsões não podem ser aplicadas às populações de cada espécie, dificultando a compreensão da dinâmica de cada uma delas (Marini-Filho & Martins 2000).

Sabemos que a perda e fragmentação de habitats é resultado de causas complexas e diversas. Assim como os grandes problemas e desafios ambientais, sua remediação exige planejamento e ações interdisciplinares. É natural utilizarmos não apenas a ecologia de comunidades para lidar com perda de biodiversidade em áreas fragmentadas, mas também considerarmos a ecologia de populações para compreender a dinâmica das populações nesse cenário de isolamento e perda de habitat.

Entretanto, o conhecimento acumulado até o início da década de 60 não permitiu que MacArthur & Wilson compreendessem que a riqueza em espécies de um local é também influenciada por processos internos às populações que compõem determinada comunidade. Esses processos de regulação populacional em habitats descontínuos foram considerados por Richard Levins no início da década de 70 por meio da teoria sobre metapopulações. Assim, a teoria sobre metapopulações (Levins 1970) vem complementar a teoria de biogeografia de ilhas. Essa teoria, proposta

alguns anos após a publicação de MacArthur & Wilson (1963), supriu a deficiência dos modelos clássicos de dinâmica de populações. Estes não previam o fluxo de indivíduos entre populações vizinhas, ou seja, a regulação do tamanho de uma população local se daria por meio de processos ecológicos que ocorriam no âmbito da própria população. A teoria sobre metapopulações de Levins prevê que populações em uma mesma região se relacionam por meio de diferentes processos, tais como migração, colonização e extinção e apresentam uma dinâmica semelhante a uma ‘população de populações’ ou, melhor dizendo, ‘metapopulação’. O conhecimento dessa dinâmica permite determinar a viabilidade temporal e espacial de populações ao longo do tempo e a necessidade de intervenções para que persistam. Além disso, a dinâmica de metapopulações chama a atenção sobre a importância de fragmentos menores para a conservação de muitas espécies, colocando em questão os desenhos ideais de reservas naturais, tradicionalmente derivados da teoria de biogeografia de ilhas (Marini-Filho & Martins 2000).

Entretanto, como a fragmentação de habitats leva, em última instância, à perda de funções, processos e serviços ambientais, os níveis de comunidades e ecossistemas devem ser o foco principal de um dos grandes desafios ambientais da atualidade – a manutenção de serviços e processos ambientais fundamentais. Tendo isso em vista, retornamos à biogeografia de ilhas, concentrando-nos agora nos estudos posteriores à publicação da teoria, que contribuíram para a ampliação do seu domínio e abrangência.

Ainda na década de 60, Whitehead & Jones (1969) propuseram que a taxa de colonização, além de depender do tamanho da ilha, também dependeria da distância em que ela se encontra da fonte de potenciais colonizadores. Nas décadas seguintes uma série de estudos contribuiu para a ampliação do domínio da teoria, em especial os realizados por James H. Brown e colaboradores. Dentre os principais avanços destacam-se a incorporação do efeito resgate da imigração, impedindo extinções ou recolonizando locais nos quais populações foram extintas; assim, a extinção deixa de ser apenas uma função do tamanho da ilha (Brown & Kodric-Brown 1977). Além disso, incorpora-se a complexidade pela qual a diversidade

em espécies passa a ser considerada uma característica emergente dos próprios ecossistemas e paisagens (Brown *et al.* 2001).

Brown & Kodric-Brown (1977) também demonstram que as mesmas variáveis que afetam a colonização determinam a taxa de emigração de espécies já presentes na ilha. Quando as taxas de imigração são suficientemente altas, a taxa de extinção se reduz (ver figura 1 em Brown & Kodric-Brown 1977), resultando no ‘efeito resgate’ – isto é, a imigração tampona o efeito provocado pela extinção. A grande inovação de Brown *et al.* (2001) foi a proposta de que a taxa de variação na riqueza em espécies seria definida em função da diversidade em espécies (ver figura 6 em Brown *et al.* 2001). Assim, a diversidade em espécies é apresentada como resultante das condições ambientais que estabelecem um valor de equilíbrio. Esse valor de equilíbrio pode ser entendido como a capacidade suporte para as comunidades sob diferentes combinações de áreas e distâncias em paisagens contínuas com seus reservatórios de espécies, de forma análoga à capacidade suporte estabelecida pelo ambiente às populações.

Em resumo, para a teoria de biogeografia de ilhas, a diversidade seria regulada por processos opostos de colonização e extinção (MacArthur & Wilson 1963, 1967); em fragmentos terrestres resultantes de distintos processos antrópicos, a diversidade em espécies seria regulada pela dinâmica espacial do ecossistema, o qual determina taxas de colonização e extinção em ilhas de habitats (Brown *et al.* 2001). Em consequência da elaboração desses novos conceitos, os modelos da teoria foram modificados por Brown e colaboradores. Uma hipótese para essa ‘teoria de biogeografia de ilhas ampliada’ seria a de que o aumento na fragmentação da paisagem estaria associado à diminuição na riqueza em espécies. Mas para que a lógica aplicada a ilhas oceânicas seja transposta para ambientes terrestres, novos pressupostos e previsões devem ser propostos. Por exemplo, quais são os grupos de espécies de interesse? O quão intransponível é a matriz onde se encontram os fragmentos? Ocorre efeito de borda que reduza o tamanho efetivo do fragmento? (Pickett 2007).

Com o passar do tempo, pesquisas revelaram novos fatos a respeito da relação entre a fragmentação de habitat e a teoria de MacArthur & Wilson, e aos

poucos mostraram que sua capacidade de previsão era limitada, pois se equivocava ao explicar processos ecológicos em fragmentos. Por este motivo, remanescentes de habitats passaram a ser compreendidos não como ilhas oceânicas isoladas, mas sim como áreas sob a influência dos mais distintos contextos e históricos ambientais, incluindo a relação entre diferentes escalas geográficas e a diversidade em espécies (Brown *et al.* 2001, Haila 2002).

A partir de meados dos anos 80, fragmentos de habitat passaram a ser cada vez mais considerados como elementos dinâmicos da paisagem (Haila 2002). Esta mudança de atitude abriu espaço para uma melhor compreensão dos diversos contextos relacionados ao impacto humano sobre os ecossistemas, o que passou a ser determinante na busca por soluções para conservação. A ecologia da paisagem constituiu a principal mudança de atitude no que diz respeito aos estudos sobre fragmentação e conservação de espécies e ecossistemas. Permitiu a integração da heterogeneidade espacial e do conceito de escala na análise ecológica, tornando esses trabalhos ainda mais aplicados para resolução de problemas ambientais (Metzger 2001).

Entretanto, é importante lembrar que a ciência realizada no presente não deve desmerecer ou ignorar a história que a tornou possível. Por isso, é fundamental ressaltar a relevância da contribuição de MacArthur & Wilson, bem como daqueles que testaram, validaram ou refutaram sua teoria, para que houvesse avanços no conhecimento sobre a conservação da biodiversidade em paisagens fragmentadas. As conquistas se devem ao fato de ser natural e intuitivo pensarmos que pelo menos alguns dos processos que regulam a riqueza em espécies em ilhas oceânicas também operariam em ‘ilhas de habitats’. De fato, extinção e colonização operam em ambas as situações. Todavia, é importante lembrar sempre em distinguir ilhas oceânicas e ‘ilhas’ resultantes da fragmentação: em ilhas oceânicas a diversidade é regulada por processos biogeográficos, mas em fragmentos ela é regulada por eventos que ocorrem em um continuum (Brown *et al.* 2001).

A questão não é a de que a biogeografia de ilhas não possa ser aplicada a fragmentos, mas sim que, para utilizá-la em ambientes terrestres, deve ser definido um contexto e descritas as condições. Deste modo, a análise da estrutura da teoria pode contribuir para o êxito desse objetivo (Pickett *et al.* 2007).

Outro aspecto também importante é termos sempre em mente que a biodiversidade em ilhas oceânicas é resultante de um somatório de peculiaridades do seu processo geológico e evolutivo. Em fragmentos de hábitat, como remanescentes que são, o contexto geológico e evolutivo perde relevância para explicar qualquer padrão de diversidade em espécies. Nesse caso, é necessário lançar mão do histórico, intensidade e frequência das perturbações antrópicas e ao contexto social e econômico que as motivaram. Igualmente importante é avaliarmos os processos metapopulacionais responsáveis pela manutenção das populações-chave nas paisagens fragmentadas. Esta visão é fundamental para o sucesso de nossos esforços na busca por práticas mais sustentáveis e coerentes com a conservação da biodiversidade.

AGRADECIMENTOS: Agradecemos a Marcos Soares Barbeitos pela tradução do resumo para o inglês e aos revisores anônimos pelas sugestões e contribuições. Agradecemos também à OA pela tradução do resumo para o espanhol. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) que concede bolsa de doutorado ao primeiro autor e bolsa Capes Reuni à segunda autora, e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) que concedeu bolsa de doutorado à segunda autora durante os três primeiros anos do seu doutorado.

REFERÊNCIAS

- BROOKS, T.M.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; DA FONSECA, G.A.B.; RYLANDS, A.B.; KONSTANT, W.R.; FLICK, P.; PILGRAM, J.; OLFIELD, S.; MAGIN, G. & HILTON-TAYLOR, C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots biodiversity. *Conservation Biology*, 16: 909-923, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- BROWN, J.H.; ERNEST, S.K.M.; PARODY, J.M. & HASKELL, J.P. 2001. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments. *Oecologia*, 126: 321-332, <http://dx.doi.org/10.1007/s004420000536>
- BROWN, J.H. & KODRIC-BROWN, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58: 445-449, <http://dx.doi.org/10.2307/1935620>
- HAILA, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, 12: 321-334, <http://dx.doi.org/10.2307/3060944>
- LEVINS, R. 1970. Extinction. Pp. 77-107. In: M. Gesternhaber (ed.), *Some Mathematical Problems in Biology*. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island. 117p.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387, <http://dx.doi.org/10.2307/2407089>
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 224p.
- MARINI-FILHO, O.J. & MARTINS, R.P. 2000. Teoria de metapopulações; novos princípios para a biologia da conservação. *Ciência Hoje*, 27: 23-29.
- METZGER, J.P. 2001. O que é Ecologia de Paisagens. *Biota Neotropica*, 1: 01-09.
- MITTERMEIER, R.A.; MYRES, N.; THOMPSON, J.G.; DA FONSECA, G.A.B. & OLIVIERI, S. 1998. Biodiversity hotspots and major wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology*, 12: 516-520, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.012003516.x>
- PETERS, R.H. 1991. *A critique for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 384p.
- PICKETT, S.T.A.; KOLASA, J. & JONES, C.G. 2007. *Ecological understanding: The nature of the theory and the theory of nature*. Academic Press, San Diego. 206p.
- PIMM, S.L. 2005. *Terras da Terra – o que sabemos sobre o nosso planeta*. Editora Planta, Londrina, PR. 308p.
- PRESTON, F.W. 1962a. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, 43: 185-215, <http://dx.doi.org/10.2307/1931976>
- PRESTON, F.W. 1962b. The canonical distribution of commonness and rarity: Part II. *Ecology*, 43: 410-432, <http://dx.doi.org/10.2307/1933371>
- ROSUMEK, F.B. & MARTINS, P.R. 2010. Ecologia, filosofia e Conservação. *Natureza & Conservação*, 8: 87-89, <http://dx.doi.org/10.4322/natcon.00801015>
- SHAFER, C.L. 1990. *Nature reserves: Island Theory and Conservation Practice*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 208p.
- WHITEHEAD, D.R. & JONES, C.E. 1969. Small islands and the equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution*, 23: 171-179, <http://dx.doi.org/10.2307/2406492>
- WILSON, E.O. 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *The American Naturalist*, 95: 169-193, <http://dx.doi.org/10.1086/282174>

Submetido em 10/09/2011

Aceito em 04/12/2011