

ESCALAS, AMOSTRAS, POPULAÇÕES E A VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE

CERQUEIRA, R., GENTILE, R. & GUAPYASSÚ, S.M.S.

Resumo:

O cálculo da diversidade pode ser influenciado pelas escalas de espaço e tempo das amostras. Ao compararmos em diferentes escalas as taxas de utilização dos recursos por mamíferos através da inclinação da curva peso x densidade, podemos observar que para mamíferos Neotropicais a inclinação foi -0,75 e em escala local foi -0,71. No entanto, com amostras instantâneas em escala local a inclinação variou ao longo do tempo, o que indica uma variação na disponibilidade dos recursos, bem como flutuações nos tamanhos das populações e na riqueza de espécies num dado momento. Estes fatores aliados a fragmentação e isolamento dos habitats estariam influenciando no cálculo da diversidade. Desta forma, propomos que estudos de diversidade sejam feitos em grandes escalas de espaço e tempo.

Abstract:

"Scales, samples, populations and variation in diversity".

Diversity measurements can be influenced by the space and time scales of the samples. The resource use rates by a populations of a species were determined by the slope of a body mass x density power regression curve for mammals on different scales. The slope obtained for Neotropical mammals was -0.75 and on a local scale was -0.71, but it was variable along the time axis when we used instantaneous samples on local scales. This way be due to changes in resource availability as well as in populaion sizes and species richness at a given moment. These factors together with habitat fragmentation and isolation can influence diversity measurements. We propose that diversity studies should be done over large space and time scales.

Introdução

O estudo da diversidade constitui-se num dos principais temas em ecologia e seu conceito tem sido freqüentemente aplicado nos estudos de conservação. Nestes casos a diversidade deve ser usada como indicador do estado do ecossistema (MAGURRAN, 1988). No entanto, seu cálculo apresenta vários problemas metodológicos.

A diversidade é constituída por dois componentes: a riqueza e a abundância relativa das espécies (MAGURRAN, 1988). Normalmente utiliza-se o número de espécies como medida da diversidade, entretanto, a equitabilidade é algo que deve também ser considerado; existe uma série de índices que levam em conta a abundância relativa das espécies, como o de Shannon e o de Simpson. Porém, estes são de difícil interpretação, pois a medida de um índice qualquer é uma medida instantânea que depende do método, do esforço e do tempo de coleta (SOLBRIG, 1991). De qualquer forma, tanto a riqueza de espécies quanto o tamanho das populações envolvidas são partes da questão da diversidade.

No decorrer de nossos estudos sobre mamíferos do Estado do Rio de Janeiro, procuramos avaliar a diversidade em diversos pontos deste estado. Tivemos como base de comparação um estudo de longo prazo de uma comunidade de mamíferos de restinga. Nas populações estudadas, apenas uma das espécies apresentou tamanhos de populações constantes no tempo, enquanto as demais tinham variações mais irregulares, muitas vezes desaparecendo da área de estudo. Além da variação temporal, notamos também que algumas espécies variavam sua ocupação do espaço. Podemos interpretar tais resultados como um reflexo da variação contínua dos diversos parâmetros ambientais, como recursos, por exemplo. Desta maneira a diversidade é variável no tempo, mas qual dos valores de diversidade calculados seria comparável com os de outras localidades? Neste artigo exploramos alguns dos problemas envolvidos nesta análise.

A variância espacial e temporal observada nas populações e diversidade da restinga levanta a questão de avaliarmos se esta comunidade estaria aproximadamente em equilíbrio. Uma maneira de testar tal hipótese seria a de que ela deveria comportar-se em relação aos recursos de forma similar ao modelo proposto por DAMUTH (1981). Este autor relacionou peso do corpo e densidade para mamíferos a partir de considerações fisiológicas. Como a maior parte dos dados para o teste do modelo foram obtidos de regiões temperadas, procuramos investigar se haveria um comportamento diferente das populações de mamíferos da região Neotropical.

Depois desta análise, comparamos a diversidade intra e inter localidade e pudemos então discutir a influência da variância ambiental, no espaço e no tempo, sobre a diversidade. Diversas implicações vêm destas observações, particularmente sobre o significado dos índices de diversidade em uso corrente.

Taxa de Consumo de Recursos

A disponibilidade de recursos alimentares no ambiente é um dos fatores limitantes dos tamanhos das populações. A taxa individual de utilização destes recursos varia na ordem $W^{0.75}$. Como consequência pode-se esperar que o tamanho da população de uma espécie deva ter uma proporção de 0,75 com o peso médio da espécie. DAMUTH (1981) mostrou a existência de uma relação entre o peso médio do corpo em gramas das espécies de mamíferos herbívoros de diversas regiões com as suas densidades médias por km^2 , obtendo uma curva com inclinação de -0,75, conforme esperado. Porém, BROWN & MAURER (1987) e MORSE, STORK & LAWTON (1988) encontraram diversidades máximas em tamanhos de corpo intermediários para guildas de aves e coleópteros respectivamente. BLACKBURN, HARVEY & PAGEL (1990) sugeriram não haver relação entre tamanho do corpo e densidade dentro de guildas. Contudo, DAMUTH (1987) afirmou que esta relação não é comparável entre estudos de diversas categorias alimentares. Tentamos identificar padrões na relação peso do corpo-densidade em diferentes escalas de tempo e espaço agrupando todas as categorias alimentares.

Esta relação de utilização de recursos foi inicialmente estudada para o conjunto de mamíferos da Região Neotropical. Calculamos uma função de regressão dos logaritmos dos pesos médios (em gramas) densidades médias (em km^2) de 112 espécies de mamíferos de diversos hábitos alimentares em diversos tipos de habitats, correspondendo a 308 estimativas de densidade absolutas.

Em escala local, a partir dos dados obtidos em Barra de Maricá/RJ (22°57'S e 42°51'W), testamos o fenômeno de duas formas: inicialmente calculamos os pesos médios (em gramas) e as densidades médias (em km^2), de 5 espécies de pequenos mamíferos que compõem esta comunidade, e que foram passíveis de estimativa de densidade, correspondendo a 17 momentos de amostragem em 5 anos consecutivos, calculando então a regressão. Posteriormente fizemos uma análise semelhante utilizando os dados dos 17 períodos de amostragem separadamente.

A curva de mamíferos Neotropicais apresentou o mesmo coeficiente obtido por DAMUTH ($\ln Y = 7,83 + (-0,75)\ln X$) (Fig. 1). Em escala local obtivemos uma curva similar ($Y = 8,64 + (-0,71)\ln X$) quando utilizamos as médias de todas as densidades (Fig. 2). Porém, quando calculamos o coeficiente a cada momento este variou de -0,89 a 0,44 (Tab. 1).

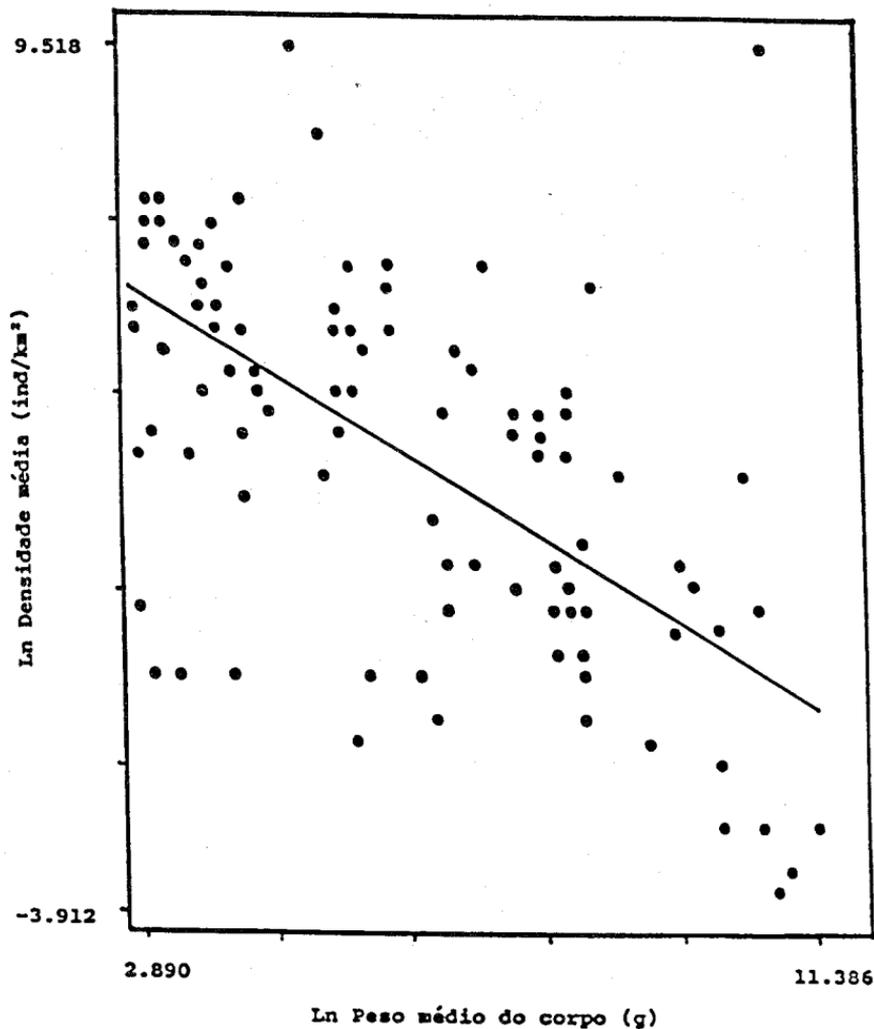


Figura 1 - Regressão dos logaritmos naturais de pesos médios (gramas) pelos logaritmos naturais das densidades médias (km²) de 112 espécies de mamíferos Neotropicais.

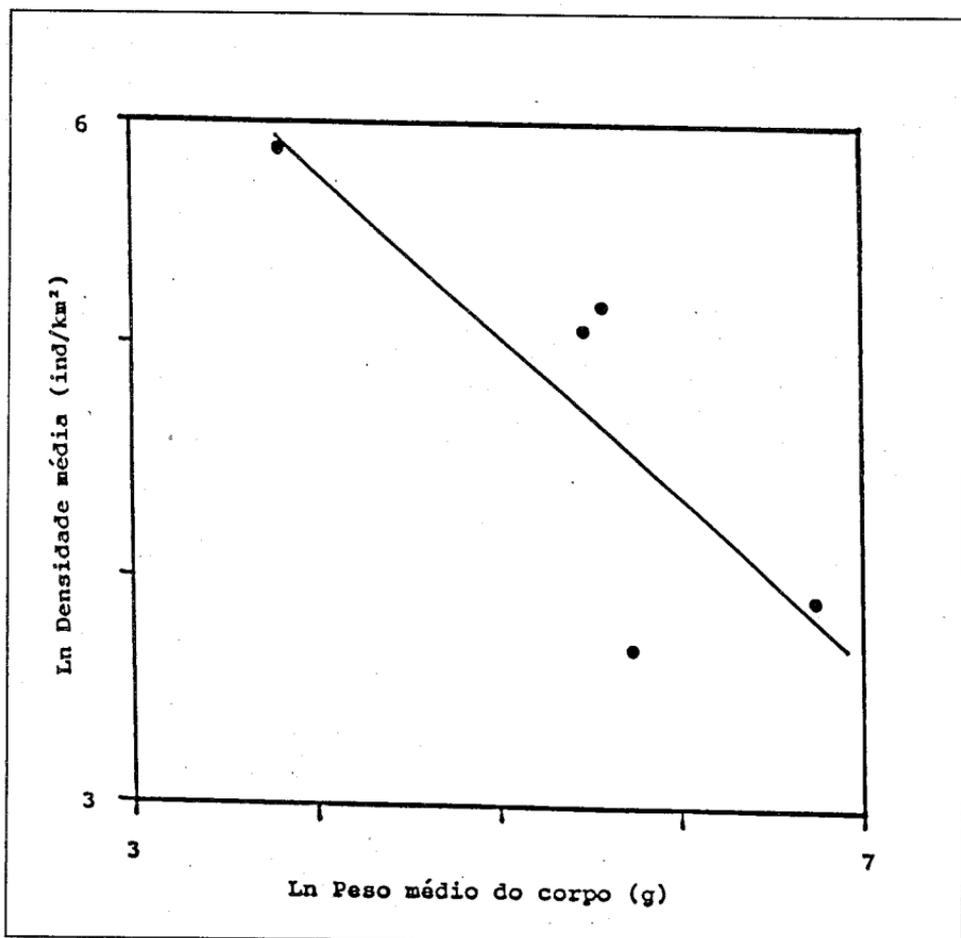


Figura 2 - Regressão dos logaritmos naturais de pesos médios (gramas) pelos logaritmos naturais das densidades médias (km²) de 5 espécies de pequenos mamíferos da Restinga de Barra de Maricá, RJ, de 1986 a 1990.

Tabela 1 - Valores das inclinações das curvas de pesos (gramas) por densidades (ind/km²) de pequenos mamíferos da Restinga de Barra de Maricá, RJ, em cada um dos 17 períodos de amostragem, de 1986 a 1990.

Mês / Ano:	Inclinação				
	1986	1987	1988	1989	1990
Janeiro	0,17	-0,54	-	-0,85	-0,52
Abril	0,44	-0,21	-	-0,89	-0,36
Julho	0,29	-0,49	-0,58	-0,55	- 0,33
Outubro	0,32	-0,30	-0,74	-0,59	-

Estes resultados parecem indicar que os princípios expostos por DAMUTH não são uma peculiaridade das regiões temperadas. Mesmo com o pequeno número de pontos na comunidade que estudamos, o coeficiente encontrado é bastante próximo do teoricamente esperado. No entanto, a cada momento, o coeficiente apresenta-se diferente. Uma explicação seria a de que os recursos disponíveis podem variar em sua abundância ao longo do tempo levando ao aumento ou diminuição das densidades populacionais. Outros resultados que obtivemos, ainda não publicados, parecem indicar que as densidades populacionais na área de amostragem variam não apenas pelos nascimentos, mortalidade e migração, mas também pelo espaçamento entre os indivíduos. Este espaçamento tem sido teorizado como resultante da variação espaço-temporal dos recursos (TAYLOR & TAYLOR, 1979). Uma outra causa de movimento parece ser devido a variabilidade na disponibilidade de microhabitats (PINTO SOARES, CERQUEIRA & DURST, 1991), o que também pode levar a variações na densidade populacional e à extinção de certas espécies.

Diversidade e Escalas de Amostragem

Deveríamos esperar uma variação da diversidade no tempo se as populações variarem da forma como demonstramos. Por outro lado, se as populações apresentarem os movimentos que expusemos, também a diversidade deverá variar tanto no tempo quanto no espaço.

Para testarmos a influência das escalas de amostragem nas medidas de diversidade, calculamos os índices de diversidade de Shannon a cada período de amostragem para os dados de pequenos mamíferos da Barra de Maricá e observamos que estes variavam com o tempo (Fig. 3). O mesmo índice foi calculado para amostras instantâneas em quatro localidades de um transecto altitudinal de Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro: Fazenda União (22°26'S e 42°02'W), Glicério (22°14'S e 42°04'W), Morro de São João (22°32'S e 42°02'W) e Serra dos Órgãos (Garrafão) (22°43'S e 43°00'W), (Fig. 4). Neste caso as diversidade foram sempre baixas e estão na mesma faixa de variação das obtidas em Maricá. Cabe notar que as amostras destas localidades foram tomadas num espaço de tempo de dois meses e meio no inverno e o resultado pode ser devido à estação do ano.

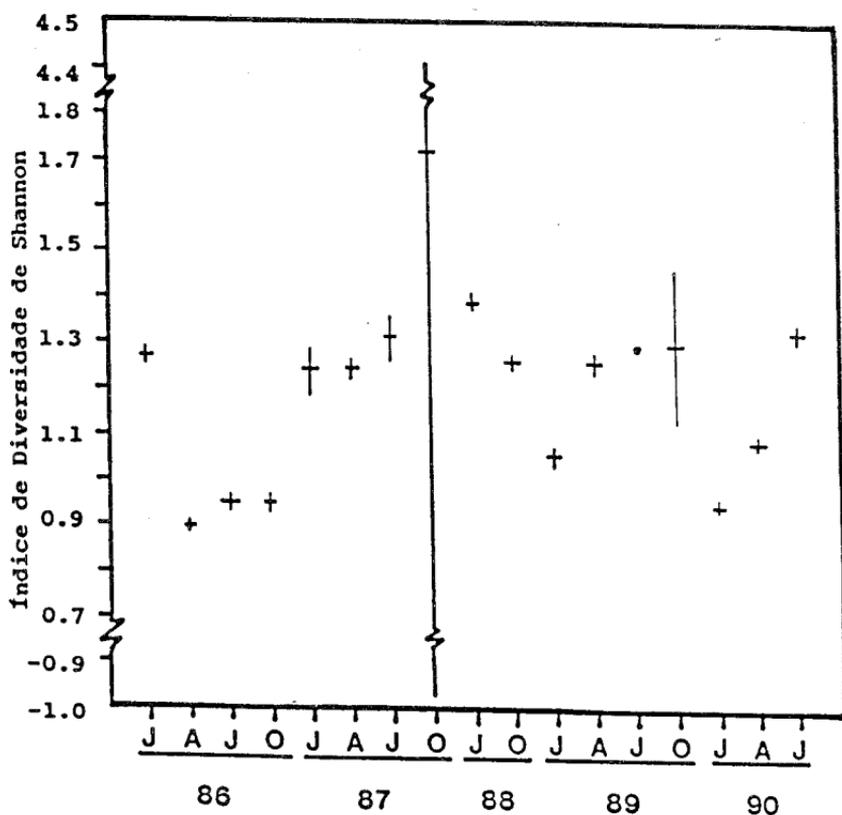


Figura 3 - Diversidades e variância de uma comunidade de pequenos mamíferos da Restinga de Maricá, RJ, em cada período de amostragem, de 1986 a 1990, calculadas através do Índice de Shannon.

Estes resultados parecem indicar que a diversidade corresponderia a uma situação variável no espaço e no tempo. Quando aumentamos a escala de tempo, aumentamos a diversidade. No transecto altitudinal, as diversidades observadas foram aproximadamente similares. A diversidade do transecto em conjunto, isto é, a diversidade gama, é mais alta do que a diversidade em Maricá enquanto riqueza de espécies; resultado trivial, pois ao se misturar a diversidade alfa com a beta, esperar-se-ia que ela fosse maior (WIENS, 1989).

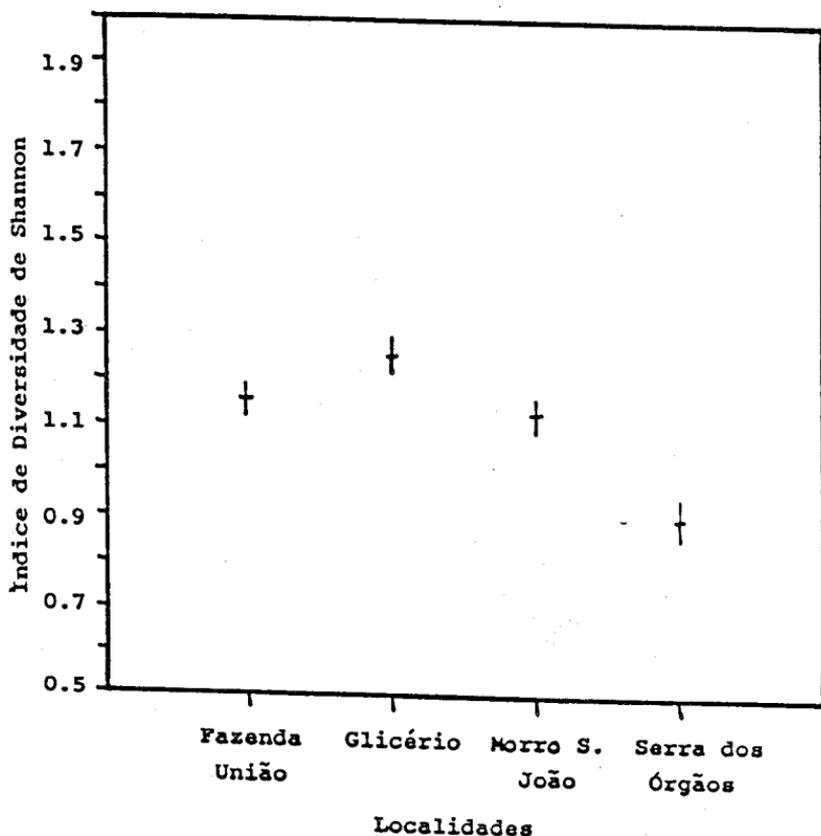


Figura 4 - Diversidades e variância de 4 comunidades de pequenos mamíferos em Mata Atlântica, RJ, calculadas através do Índice de Shannon.

Dois conjuntos de fatores podem estar envolvidos no cálculo da diversidade: um seria o fato de que as espécies raras têm uma probabilidade pequena de serem amostradas. Ao mudarmos a escala de tempo, elas podem aparecer. Da mesma forma, se a amostra for tomada num momento em que as populações estiverem numa época desfavorável, as espécies raras serão mal amostradas e o índice de diversidade baixará. Um outro conjunto de fatores é consequência do comportamento de atração e repulsão das populações devido à variação dos recursos, conjugado à disponibilidade de habitats.

Um aspecto importante é a consideração da capacidade intrínseca de movimento de cada espécie (COIMBRA, 1991; SKELLAM, 1951), ou seja, cada espécie apresenta uma taxa intrínseca de movimento (que poderíamos chamar de

coeficiente de SKELLAM) de difícil mensuração. O problema da metodologia de amostragem pontual no tempo e no espaço agravaria a compreensão dos movimentos reais das populações. Não está ainda claro a relação deste coeficiente com os movimentos supracitados.

Podemos então considerar que as populações de pequenos mamíferos, como as observadas em Barra de Maricá, correspondem, a cada momento, à frações de metapopulações, ou seja, as espécies estariam ocupando porções disponíveis de habitats estando sujeitas a extinções locais, já que metapopulações são conjuntos de populações que persistem regionalmente através da dispersão entre fragmentos de habitats favoráveis (NEE & MAY, 1992). Deste modo, as amostragem devem ser feitas de forma que metapopulações possam ser reveladas, dado que amostras instantâneas mostram apenas uma fração destas.

Um implicação desta descoberta para os mamíferos é de que cálculos de índices de diversidade a partir de amostras instantâneas são apenas medidas empíricas de um dado momento, revelando pouco dos processos em curso responsáveis pela diversidade (no sentido de riqueza e abundância relativa).

Interferências no Ambiente e suas Implicações na Diversidade

Os diferentes tipos de habitats podem distinguir-se por sua composição e diversidade de espécies e são suscetíveis a perturbações e aos efeitos da fragmentação e ao isolamento (LEWIN, 1984). Pretendemos ressaltar que o grau de isolamento e o tamanho dos fragmentos são relevantes, pois estas perturbações interfeririam na composição dos ecossistemas podendo levar a extinção de espécies de baixa densidade e espécies do topo da cadeia trófica, como por exemplo os carnívoros eutérios que necessitariam de grandes áreas de forrageamento.

Atualmente uma das principais questões envolvidas em trabalhos de conservação é aplicar os conceitos de ecologia teórica no "design" ótimo de reservas (LEWIN, 1984). Segundo a teoria de biogeografia de ilhas, áreas grandes comportariam maior número de espécies em equilíbrio, levando a menores taxas de extinção. Por outro lado, em regiões heterogêneas, várias reservas de tamanho pequenos favoreceriam a sobrevivência de diferentes grupos de espécies; em regiões homogêneas favoreceriam espécies de borda que vivem nas interfaces de habitats e reduziriam o risco de epizootias (DIAMOND & MAY, 1976). É importante notar que o pequeno grau de isolamento entre as reservas permitiria a manutenção de dinâmica das metapopulações considerando que estas não apresentam centros populacionais permanentes. Além disso o coeficiente de Skellam, sendo variável entre as espécies, nos leva a pensar que a sobrevivência de muitas espécies vai depender da existência de área suficiente (COIMBRA, 1991). Sabemos também

que existe uma rotatividade nas espécies previstas com base na própria teoria de ilhas, o que faz com que espécies ameaçadas continuem com este "status", caso limitadas a uma única reserva.

Apesar de contribuição da teoria de biogeografia de ilhas para o entendimento da composição e do equilíbrio do número de espécies ao longo do tempo, esta mostra-se limitada por não considerar diversos fatores como a especiação e as espécies vagantes. Segundo FONSECA (1989), a aplicação da teoria da biogeografia de ilhas na conservação e no "design" de pesquisas nos trópicos não é aconselhável.

Certos tipos de perturbação no ambiente influenciam na diversidade de espécies. Ecossistemas que encontram-se em determinados estágios sucessionais, como por exemplo uma floresta secundária, teriam uma diversidade maior (FONSECA, 1989), provavelmente por conter um maior número de nichos. Os fatores que atuam nas realizações dos nichos exerceriam uma papel mais determinante em escala local, enquanto a heterogeneidade e habitats e o efeito de massa seriam mais intensivos em escalas regionais (SHMIDA E WILSON, 1985).

Os resultados obtidos neste estudo sustentam as idéias acima. A diversidade beta calculada ao reunir-se as quatro localidades de Mata Atlântica ($S_W=1$) parece ter sido mais influenciada pela heterogeneidade dos habitats, principalmente em relação aos diferentes estágios de sucessão de cada localidade. Em Barra de Maricá a diversidade flutuou ao longo do tempo, o que indicaria que a variação na disponibilidade dos recursos seria um dos fatores mais determinantes em escala local, aliado a variação na disponibilidade de microhabitats (PINTO SOARES, CERQUEIRA & DURST, 1991).

Implicações Sobre Monitoramento e Manejo

A manutenção da diversidade biológica só poderá ser assegurada através da existência de áreas de conservação, porém, o tamanho, os limites e o grau de isolamento das reservas, bem como o número de espécies e quais espécies devem ser obrigadas são questões ainda intensamente discutidas. O entorno das reservas também possui importante papel na manutenção das espécies, pois geralmente apresentam maior heterogeneidade de habitats, além de poderem atuar como corredores, ligando diferentes reservas.

McCOY (1982), através de estudos autoecológicos em aves, demonstrou que os fatores que influenciam na distribuição das espécies são provavelmente de maior valor na preservação destas do que um modelo de equilíbrio de biogeografia de ilhas. Esta proposta certamente poderia ser estendida a outros taxa, como por exemplo, mamíferos.

Considerando-se que aves e mamíferos são bons indicadores do estado de conservação em que um sistema biológico se encontra, monitoramentos contínuos das populações destas taxa tornam-se então necessários para avaliar a diversidade. Como constatado neste estudo, o aumento ou diminuição da mesma, no caso de amostras instantâneas, nos fornece resultados pouco consistentes e de difícil comparação. Além disto, a variação da densidade no espaço, resultante em parte da variação na distribuição espacial dos recursos e em parte da variação na distribuição espacial dos habitat, implica que haja necessidade de variados levantamentos preliminares e a adoção de uma estratégia e longo prazo de monitoramento a nível regional. Monitoramentos realizados desta forma permitirão que possamos, aos poucos, entender certos fatores intrínsecos envolvidos na dinâmica das populações e gerenciar mais efetivamente os problemas de conservação.

Bibliografia

- BLACKBURN, T.M., HARVEY, P.H., PAGEL, M.D. 1990. Species number population density and body size relationship in natural communities. J. Anim. Ecol., 59:335-336.
- BROWN, J.H., MAURER, B.A. 1987. Evolution of species assemblages: effects of energetics constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. Am. Nat., 130:1-17.
- COIMBRA, C.A. 1991. O primeiro autovalor como medida de qualidade ambiental. Atas Encontro Reg. SBMAC (Viçosa), p.17-20.
- DAMUTH, J. 1981. Populations density and body size in mammals. Nature, 290:699-700.
- _____. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and others animals: the independence of body mass and population energy use. Biol. J. Linn. Soc., 31:193-246.
- DIAMOND, J.N., MAY, R.M. 1976. Island biogeography and the design of natural reserves. In: MAY, R.M. (ed.). Theoretical Ecology. Oxford, Blackwell, (9):163-186.
- FONSECA, G.A.B. 1989. Small mammals species diversity in Brazilian tropical primary and secondary forest of different sizes. Rev. Bras. Zool., 6(3):381-422.
- LEWIN, R. 1984. Parks: How big is big enough? Science, 225:611-612.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurements. Croom Helm, Austrália.

- McCOY, E.D. 1982. The application of island biogeography theory to forest tracts: problems in the determination of turnover rates. *In*: DUFFE, E. (ed). Biological conservation. Applied Science, England, p.217-227.
- MORSE, D.R., STORK, N.E., LAWTON, J.H. 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles and Bornean lowland rain forest trees. Ecol. Ent., 13:25-37.
- NEE, S., MAY, R.M. 1992. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. J. Anim. Ecol., 61:37-40.
- PINTO SOARES, M.S., CERQUEIRA, R., DURST, M. 1991. Mudanças estacionais na distribuição de microhabitats de uma comunidade de pequenos mamíferos. Congresso Brasileiro de Zoologia, 18. Salvador, Bahia. Resumos 483.
- SHMIDA, A., WILSON, M.V. 1985. Biological determinant of species diversity. J. Biogeogr., 12:1-20.
- SKELLAM, J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. Biometrika, 38:196-218.
- SOLBRIG, O. 1991. From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity. Paris, IUBS.
- TAYLOR, R.A.J., TAYLOR, L.R. 1979. A behavioral model for the evolution of spacial dynamics. *In*: ANDERSON, R.M. *et al.*, (eds). Populations dynamics. Oxford, Blackwell.
- WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. Func. Ecol., 3:385-397.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer às diversas pessoas que em vários momentos ajudaram na coleta de dados nos últimos sete anos, particularmente a F.A.S. Fernandes e P.S. D'Andrea. Carlos Coimbra chamou-nos a atenção para o trabalho de Skellam, discutindo vários assuntos aqui abordados. I. Garay fez valiosos comentários sobre uma versão anterior do manuscrito.

Endereços:

CERQUEIRA, R., GENTILE, R. & GUAPYASSÚ, S.M.S.
Departamento de Ecologia, Instituto de Biologia, UFRJ.
CP. 68020. Cidade Universitária. CEP 21941-540. Rio de Janeiro, RJ. Brasil.