

15 *Comunidades em Paisagens*

As comunidades são como componentes de uma paisagem maior. As populações que formam uma comunidade estão ligadas a populações da mesma espécie em outras comunidades por migração (ver Capítulo 5). As comunidades também estão interligadas por movimentos de ar, água e nutrientes (ver Capítulo 14). A ecologia da paisagem é o estudo dessas relações de maior escala entre as comunidades. Neste capítulo e no próximo, examinaremos padrões e processos ecológicos que ocorrem no nível das paisagens. Neste capítulo, exploraremos métodos para examinar padrões de variação entre comunidades dentro de uma paisagem.

Como podemos descrever e quantificar objetivamente diferenças na composição e estrutura das comunidades? Como as espécies estão distribuídas entre comunidades? Podemos relacionar essas diferenças a variações no ambiente? Perguntas e análises desse tipo estão entre as mais antigas em ecologia vegetal. A comparação de comunidades ao longo de uma paisagem e a busca por causas ambientais para diferenças e similaridades remontam às origens da ecologia vegetal no fim do século XIX. Embora os avanços tecnológicos tenham aperfeiçoado a capacidade dos ecólogos de coletar e analisar dados complexos utilizados nessas comparações, muitas das questões básicas principais subjacentes pouco mudaram em mais de cem anos.

Comparação de comunidades

A primeira pergunta que podemos fazer é o quão diferentes entre si são as comunidades observadas em uma paisagem. No Capítulo 9, descrevemos várias formas de quantificar as características de comunidades. Tais características podem ser comparadas entre duas ou mais comunidades, também referidas como "estandes", (termo oriundo da engenharia florestal). As técnicas usadas para essas comparações dependem da natureza das variáveis comparadas. Se cada comunidade for descrita por uma única característica (como biomassa total ou altura média do dossel), são utilizados procedimentos estatísticos **univariados** (uma única variável dependente). Por outro lado, se cada comunidade for descrita por vários parâmetros (como uma lista de espécies), serão necessários procedimentos **multivariados** (variável dependente múltipla). Esses métodos diferem em suas pressuposições e propriedades matemáticas, e a escolha entre eles tem sido tema de muita discussão entre ecólogos.

Técnicas não-numéricas

Embora os métodos usados em ecologia de comunidades de plantas tenham mudado consideravelmente ao longo da última metade do século XX em resposta à crescente disponibilidade, à velocidade e ao poder de computadores e programas aplicativos, as perguntas continuam as mesmas. Uma das perguntas básicas é: quais comunidades de uma paisagem são mais semelhantes entre si? Mais adiante neste capítulo, mostraremos como podemos quantificar a resposta a essa pergunta. Porém, podemos abordar a pergunta de uma forma mais qualitativa, utilizando um método popular entre os ecólogos em meados do século XX.

Podemos começar, por exemplo, com um levantamento de cinco locais que contenham um total de dez espécies (Tabela 15.1A). A ordem dos locais e das espécies na Tabela 15.1A é arbitrária. Por ser um exemplo hipotético, em vez de nomes, utilizamos números para as espécies. Podemos então tentar mudar a ordem dos locais e das espécies, de modo que agrupamos os locais que compartilham mais espécies e reunimos as espécies que são encontradas juntas com mais frequência. A reorganização, mostrada na Tabela 15.1B, produziu alguns padrões, com um grupo de espécies compartilhadas pelos locais A e B aparecendo no canto superior esquerdo e um grupo de espécies compartilhadas pelos locais C e D no canto inferior direito, enquanto o local E compartilha espécies com ambos os grupos. As espécies 9, 2, 10 e 5 são compartilhadas por ambos os grupos, enquanto algumas espécies (8 e 4) podem ser consideradas indicadoras de cada grupo, uma vez que cada uma delas aparece em apenas um grupo. Com uma tabela bem maior, mostrando muito mais locais e espécies, esses padrões normalmente se tornam ainda mais evidentes.

Usando esse tipo de método de reordenação, ecólogos de comunidades de plantas tentaram discernir padrões de comunidades através das paisagens. Contudo, houve insatisfação em relação a esse método, pois ele é parcialmente subjetivo. Por exemplo, o local C compartilha mais espécies com o local A do que o local E, de modo que poderíamos reorganizar as colunas da tabela para que os locais A e C ficassem lado a lado. Além disso, decidimos que havia dois grupos de locais (A, B) e (C, D), apesar de haver uma considerável sobreposição de espécies compartilhadas por locais dos diferentes grupos. Para evitar esse tipo de subjetividade, os ecólogos desenvolveram diversas técnicas quantitativas.

Técnicas univariadas

As técnicas estatísticas univariadas são usadas sempre que um único tipo de medição é feita, como biomassa por unidade de área. Podemos, por exemplo, determinar a biomassa em dez parcelas (*quadrats*) dentro de cada uma das seis comunidades. Uma pergunta típica seria: "essas comunidades diferem em biomassa média por metro quadrado?" Existem muitas técnicas estatísticas para analisar este tipo de dados, como a análise de variância (ANOVA). Alguns livros de estatística descrevem esses métodos detalhadamente (p. ex., Sokal e Rohlf, 1995; Zar, 1999; Scheiner e Gurevitch, 2001; Gotelli e Ellison, 2004; Lindsey, 2004). No entanto, com mais frequência nos interessa comparar comunidades para as quais mais de uma variável foi medida (p. ex., a abundância de cada uma das espécies presentes).

Técnicas multivariadas

Todas as técnicas de estatística multivariada fundamentam-se nos mesmos enfoques e princípios básicos. Elas se

TABELA 15.1 Uso de dados de presença/ausência para analisar relações entre locais

Dados típicos de presença/ausência ^a						Matriz reordenada ^b						Matriz dos valores de similaridade de Jaccard para dados em (A) ou (B)					
Locais						Locais						Locais					
Espécies	A	B	C	D	E	Espécies	A	B	E	D	C	Espécies	A	B	C	D	E
1	1	1	0	0	1	8	1	1	0	0	0	A	1,00	0,57	0,33	0,13	0,13
2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	B	0,57	1,00	0,30	0,00	0,25
3	0	0	1	1	1	9	1	1	0	0	1	C	0,33	0,30	1,00	0,57	0,22
4	0	0	1	1	0	2	1	1	0	0	1	D	0,13	0,00	0,57	1,00	0,33
5	1	0	1	1	0	6	0	1	1	0	0	E	0,13	0,25	0,22	0,33	1,00
6	0	1	0	0	1	10	0	1	0	0	1						
7	0	0	1	1	1	5	1	0	0	1	1						
8	1	1	0	0	0	3	0	0	1	1	1						
9	1	1	1	0	0	7	0	0	1	1	1						
10	0	1	1	0	0	4	0	0	0	1	1						

^a A presença de uma espécie em um local é indicada por 1.

^b Uma matriz reordenada procura agrupar locais que compartilham espécies e espécies que compartilham locais.

propõem a comparar o quão diferentes são os membros de um grupo de objetos (como estandes ou comunidades), com base nos valores obtidos para um conjunto de características medidas para todos os objetos. As técnicas matemáticas, então, organizam esses objetos em uma ou mais dimensões, a partir das diferenças que consideram todo o conjunto de características ao mesmo tempo.

A estatística univariada compara objetos (como amostras) em uma única dimensão, isto é, em uma linha. Os métodos multivariados necessitam mais de uma dimensão para expressar diferenças entre objetos. Começemos com um exemplo univariado (unidimensional) simples. Imagine que queremos comparar três comunidades de plantas (A, B e C) com biomassas médias de 500 g/m^2 , 725 g/m^2 e 625 g/m^2 . Podemos ordená-las em função das biomassas médias (A C B). Outra forma de alcançar o mesmo objetivo é, primeiramente, determinar a diferença entre cada par de médias ($d_{AB} = 225$, $d_{AC} = 125$, $d_{BC} = 100$). Usando esta informação, determinamos que A e B são as mais diferentes, ou que a ordem é (A C B). Observe que $d_{AC} + d_{BC} = d_{AB}$, porque há apenas uma forma de ordenar esses números do menor ao maior – eles ficam dispostos em uma linha. Embora o segundo método, utilizando diferenças, pareça mais complicado do que o primeiro, é exatamente o que se faz quando se usa ANOVA para determinar se grupos diferem entre si.

Com duas variáveis, o processo torna-se mais complicado, mas os princípios básicos são os mesmos. Suponhamos que também medimos a altura média da folhagem nas três comunidades e encontramos os valores A = 3,2 m; B = 3,5 m e C = 5,6 m. Em vez de um único número ou escalar indicando a diferença entre as duas comunidades locais, agora precisamos de uma lista ordenada de números ou um vetor (ver Capítulo 6) para representar tal diferença. Nesse caso, podemos usar o teorema de Pitágoras ($x^2 + y^2 = z^2$), onde x e y são as medidas dos lados do triângulo reto e z é a medida da hipotenusa. A medida da diferença entre cada par de comunidades é chamada de **distância euclidiana**. Se definirmos que x representa a biomassa média e que y representa a altura média da folhagem, então teremos que, para as comunidades A e B, $x = 725 - 500$, $y = 3,5 - 3,2$, e $z = 225,0002 = d_{AB}$ (Figura 15.1). Da mesma maneira, $d_{AC} = 125,0230$ e $d_{BC} = 100,0220$. Agora, as distâncias não se somam porque os pontos não estão mais em linha reta. Unidades de medida não são utilizadas para expressar distâncias euclidianas, pois constituem uma combinação complexa das unidades de medida de cada variável descritiva.

Com apenas duas dimensões, é fácil fazer um gráfico e visualizar os dados. Mas o que acontece se tivermos muitas variáveis medidas para cada comunidade? Informações sobre presença e abundância de espécies são exemplos de como pode ser grande um conjunto de variáveis quantificadas para cada comunidade estudada. Suponha que os dois eixos da Figura 15.1 representem as abundâncias das espécies 1 e 2. Agora, imagine que acrescentamos um terceiro eixo que se projeta para fora da página, no qual a abundância da espécie 3 é representada.

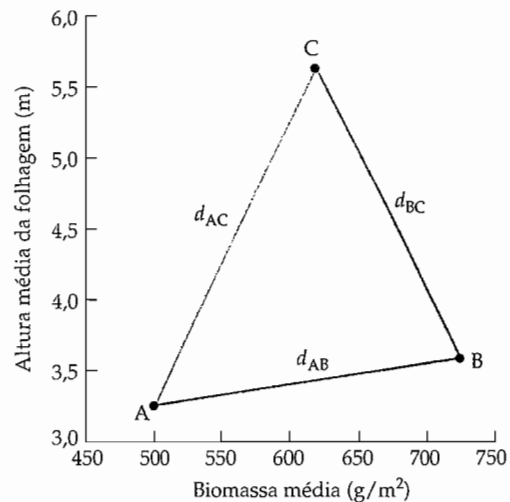


Figura 15.1 Distâncias euclidianas para três comunidades vegetais (A, B e C), que foram medidas em biomassa e altura da folhagem. As distâncias euclidianas entre os pontos que representam as comunidades são dadas por d_{AB} , d_{AC} e d_{BC} .

Provavelmente não conseguiremos imaginar tão facilmente um quarto eixo para a abundância da espécie 4. Conjuntos típicos de dados, entretanto, não incluem apenas três ou quatro, mas dezenas ou centenas de espécies. Evidentemente, não podemos traçar um gráfico ou mesmo visualizar mentalmente tal objeto multidimensional. Em vez disso, recorremos a várias técnicas que reduzem um problema de n dimensões ($n =$ número de espécies) para as duas ou três dimensões possíveis de serem visualizadas.

O primeiro passo é criar uma medida para quantificar o quão diferente cada comunidade é de todas as outras. Se as abundâncias da espécie 1 e da espécie 2 sempre crescem juntas, por exemplo, ou se a espécie 1 sempre aumenta quando a espécie 3 diminui, as variáveis relacionam-se monotonicamente. Se esses aumentos e diminuições também forem lineares (quando representados graficamente um em relação ao outro, os pontos caem em uma linha reta), podemos usar o equivalente multivariado da distância euclidiana. Essa medida é a correlação produto-momento de Pearson, que é o coeficiente de correlação habitual (ver Apêndice). No entanto, abundâncias de espécies normalmente não se inter-relacionam de forma tão simples.

Considere duas espécies com exigências de umidade de solo diferentes: a espécie 1 se dá melhor em solos úmidos, enquanto a espécie 2 se dá melhor em solos parcialmente úmidos. Partindo de solos muito secos para solos parcialmente úmidos, ambas as espécies cresceriam em abundância. Mas partindo de solos parcialmente úmidos para solos úmidos, a espécie 2 continuaria a crescer em abundância, enquanto a espécie 1 declinaria em abundância (Figura 15.2). As variáveis descritivas não estariam mais relacionadas de forma monotônica. Além disso, muitas das variáveis usadas para comparar comunidades não são contínuas. Dados sobre a presença e ausência de espécies, por exemplo – a informação incluída em uma lista de

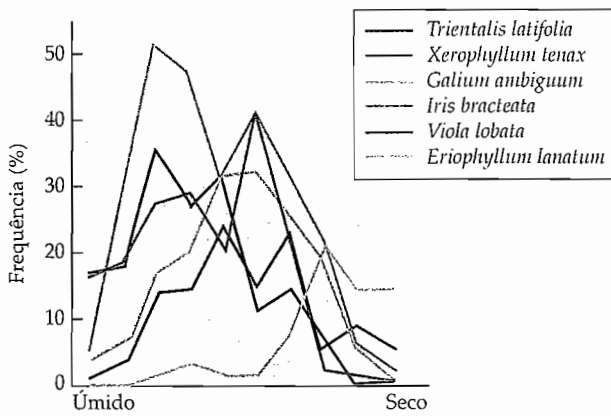


Figura 15.2 Padrões de abundância de espécies ao longo de um gradiente de umidade nas montanhas Siskiyou, Oregon (EUA). Como visto neste caso, é improvável que mudanças na abundância das espécies ao longo de um gradiente ambiental estejam relacionadas monotonicamente. A abundância das espécies foi medida como a porcentagem de parcelas dentro de uma localidade na qual a espécie ocorria (dados de Whittaker, 1960; segundo Brown, 1984).

espécies – são dicotômicas, consistindo apenas em uns e zeros (ver Tabela 15.1A).

Para esse tipo de dados, os ecólogos criaram várias medidas de distância denominadas **medidas de similaridade**. Considere primeiramente aquelas empregadas para dados de presença e ausência. Para um determinado par de locais, podemos definir quatro tipos de espécies: as presentes em ambos os locais (*a*), as presentes no primeiro

local, mas ausentes no segundo (*b*), as presentes no segundo local e ausentes no primeiro (*c*), e aquelas ausentes em ambos os locais (*d*). Esse padrão pode ser representado como segue:

Segundo local	Primeiro local	
	Presente	Ausente
Presente	<i>a</i>	<i>b</i>
Ausente	<i>c</i>	<i>d</i>

Para os locais A e B na Tabela 15.1, *a* = 4, *b* = 1, *c* = 2 e *d* = 3.

A medida de similaridade mais antiga e mais simples, inventada pelo ecólogo francês P. Jaccard, é o índice de Jaccard (Jaccard, 1901), que é a porcentagem de espécies contidas em dois locais, e que são compartilhadas por esses locais:

$$S_j = \frac{a}{a+b+c}$$

Para os locais A e B, $S_j = 4 / (4 + 1 + 2) = 0,57$.

Ao longo dos anos, diversas medidas de similaridade foram criadas para dados de presença/ausência e de abundância (Tabela 15.2). Embora várias outras medidas de similaridade funcionem melhor em diferentes situações e com diferentes tipos de dados, para dados de presença/ausência, o índice Jaccard tem consistentemente apresentado o melhor desempenho, ou perto do melhor, na maioria das situações. Utilizando o índice de Jaccard, podemos agora passar para a segunda etapa, que é medir a distância entre cada um dos locais de estudo (Tabela 15.1C).

TABELA 15.2 Algumas medidas de similaridade usadas em estudos de ecologia vegetal

Índice	Fórmula	Índice	Fórmula
Índices de presença/ausência		Índices de abundância	
Índice de Jaccard	$S_j = \frac{a}{a+b+c}$	Porcentagem de similaridade	$S_{PS} = \sum p_{1i} - p_{2i} $
Índice de Sørensen-Dice	$S_{SD} = \frac{2a}{2a+b+c}$	Porcentagem assimétrica de similaridade	$S_{APS} = \frac{\sum (n_{1i} - n_{2i})}{\sum n_{1i} + \sum n_{2i}}$, para $n_{1i} \neq 0$
Combinação simples	$S_{SM} = \frac{a+d}{a+b+c+d}$	Similaridade mínima	$S_{MS} = \sum \min(p_{1i}, p_{2i})$
Índice de Ochioi	$S_O = \frac{a}{\sqrt{(a+b)} + \sqrt{(a+c)}}$	Índice de Bray-Curtis	$S_{BC} = \frac{\sum \min(n_{1i}, n_{2i})}{\sum n_{1i} + \sum n_{2i}}$
Similaridade assimétrica	$S_{AS} = \frac{b}{2a+b}$	Índice de Morisita	$S_M = \frac{2 \sum (n_{1i} n_{2i})}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 N_2}$, $\lambda_j = \frac{\sum n_{ji}(n_{ji} - 1)}{N_j(N_j - 1)}$

Definição dos símbolos:

- a* = número de espécies em ambos os locais
- b* = número de espécies apenas no segundo local
- c* = número de espécies apenas no primeiro local
- d* = número de espécies em nenhum dos locais

- p_{1i} = proporção de indivíduos da *i*-ésima espécie da amostra 1 ($p_{1i} = n_{1i}/N$)
- n_{1i} = número de indivíduos da espécie *i* na amostra 1.
- N* = número total de indivíduos amostrados
- $\min(x,y)$ = o menor dos dois valores

Nota: Esses índices diferem nos fatores que enfatizam (p. ex., espécies raras versus comuns) e em sua robustez a desvios de pressupostos (Whittaker, 1972; Janson e Vegelius, 1981; Wolda, 1981; Austin e Belbin, 1982; McCulloch, 1985).

Padrões de paisagem

Ordenação: descrevendo padrões

Ordenação é o processo de obter informações como as que constam na Tabela 15.1C – pontos distribuídos em um espaço n -dimensional – e reduzi-las a um número menor de dimensões; em outras palavras, a ordenação é apenas uma redescrição quantitativa dos dados. Com frequência, os dados são representados como um gráfico bi ou tridimensional. Há muitas técnicas de ordenação, cada uma delas com seus defensores. Elas são normalmente conhecidas por seus acrônimos: OP (ordenação polar), ACP (análise de componentes principais), ACoP (análise de coordenadas principais), MR (média recíproca), ACD (análise de correspondência destendenciada), EMDN (escalonamento multidimensional não-métrico). Cada técnica usa abordagens matemáticas distintas e possui pressupostos, limitações e vantagens diferentes. Ainda que as técnicas tenham detalhes matemáticos distintos, todas elas fundamentam-se nos mesmos princípios básicos, e todas fornecem informações bastante semelhantes. As distinções entre esses métodos e detalhes fogem do objetivo deste livro, mas quem quiser explorá-los, encontrará o tópico tratado em profundidade por Legendre e Legendre (1998).

O processo de **redução de dimensões** – isto é, usar dados multivariados e reduzi-los a um pequeno número de dimensões – pode ser visualizado da seguinte forma: imagine uma representação física de dados tridimensionais como os mostrados na Figura 15.3, na qual cada eixo representa a abundância de uma espécie, e cada esfera representa um local diferente. Agora iluminamos o modelo com uma lanterna, de forma que sua sombra se projete em uma parede. Cada esfera (local) está agora representada por um ponto naquela parede. Reduzimos os dados de três para duas dimensões. Algumas informações foram perdidas durante o processo. Dois pontos que estavam, na realidade, afastados um do outro no modelo tridimensional, podem agora parecer próximos um do outro devido à forma com que as sombras se projetam. Podemos, porém, minimizar esse problema escolhendo cuidadosamente o ângulo a partir do qual lançamos a iluminação. É muito provável que as esferas não estejam distribuídas aleatoriamente no modelo. Elas provavelmente estão distribuídas

em alguma outra forma compacta, como uma elipse alongada. Se lançarmos a iluminação de modo que fique em ângulos retos com o eixo longo da elipse, os pontos mais afastados no modelo original ainda estarão afastados na sombra.

Claro que, com dados reais, os pontos estarão distribuídos por um espaço n -dimensional muito mais complexo, e a “iluminação pela lanterna” é um conjunto de etapas matemáticas que determinam as coordenadas daqueles pontos no espaço bi ou tridimensional reduzido. A Figura 15.4 mostra ordenações dos dados da Tabela 15.1C utilizando duas técnicas diferentes; observe que ambas as técnicas produzem a mesma representação geral da relação entre os locais. Uma vez que os ecólogos geralmente estão mais interessados nos padrões gerais do que nas relações numéricas exatas entre locais, a escolha da medida de distância e da técnica de ordenação é muitas vezes uma questão de conveniência.

Os métodos estatísticos multivariados começaram a permear a ecologia de comunidades de plantas em meados da década de 1950, algumas vezes por importação de técnicas utilizadas em outros campos e outras por invenção independente. Talvez o trabalho de maior influência tenha sido o desenvolvimento da ordenação polar por J. Roger Bray em meados de 1950, quando era aluno de John Curtis (Bray, 1955; Bray e Curtis, 1957). De maneira independente, David Goodall (1954) mostrou como a análise fatorial (agora chamada de análise de componentes principais) poderia ser aplicada a levantamentos de comunidades.

Robert Whittaker desenvolveu uma abordagem geral denominada **análise direta de gradiente**, na qual o pesquisador escolhe eixos ambientais e ordena amostras de vegetação ao longo destes, examinando os padrões resultantes. Roger Bray e John Curtis adotaram uma abordagem diferente, chamada de **análise indireta de gradiente**, na qual as comunidades são ordenadas segundo sua similaridade

Figura 15.3 Princípio da redução de dimensões. A luz da lanterna faz com que as esferas distribuídas no espaço tridimensional projetem uma sombra bidimensional na parede ao fundo.

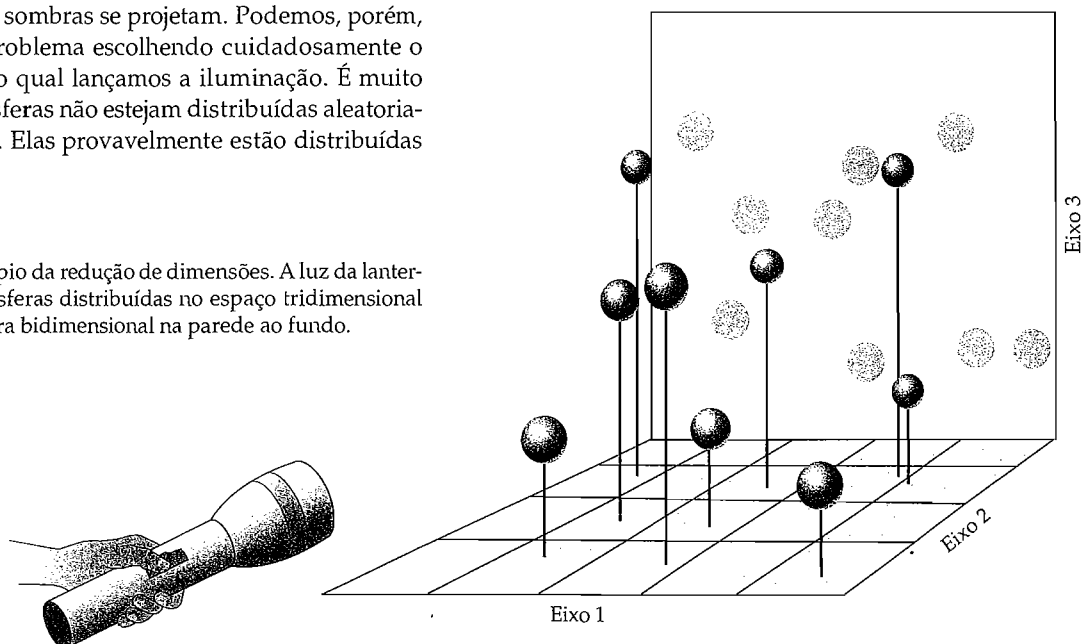
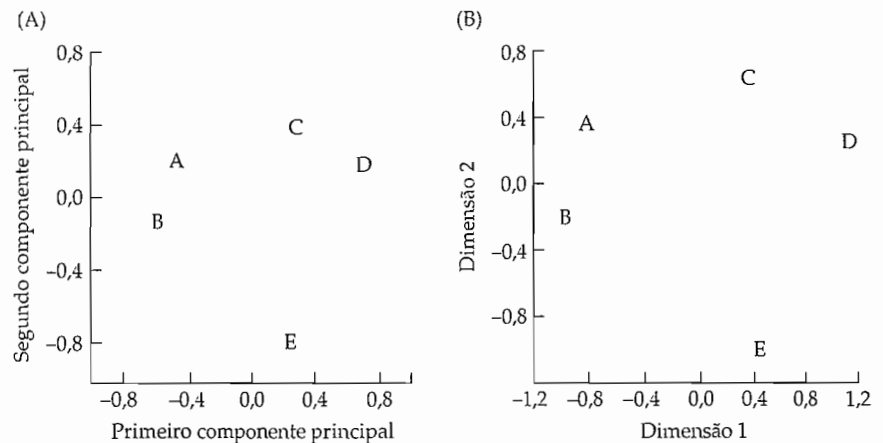


Figura 15.4 Ordenação dos dados da Tabela 15.1 usando duas técnicas de ordenação diferentes: (A) análise de coordenadas principais (ACoP) e (B) escalonamento multidimensional não-métrico (EMDN). Observe que as duas técnicas produzem o mesmo padrão geral de relações entre os locais.



quanto à composição de espécies, sendo então inferidos os fatores ambientais responsáveis pelos padrões resultantes. A última abordagem (uma forma de ordenação) tem a vantagem de ser mais objetiva, mas não pode ser usada para examinar padrões de vegetação ao longo de eixos ambientais específicos, cujo interesse se saiba previamente.

A ordenação e outros métodos relacionados foram aperfeiçoados por vários ecólogos nas décadas de 1960, 1970 e 1980, especialmente pelos alunos e colaboradores de Whittaker nos Estados Unidos (p. ex., Gauch e Whittaker, 1972), Michael Austin na Austrália (p. ex., Austin, 1977) e Cajo ter Braak na Holanda (p. ex., ter Braak, 1986). Durante o mesmo período, o desenvolvimento de técnicas multivariadas em sistemática (dentro da área então conhecida como taxonomia numérica; Sneath e Sokal, 1973) influenciou ainda mais o seu uso em ecologia. Os avanços de *hardware* e *software* nesta mesma época foram particularmente importantes na disseminação das técnicas multivariadas. Durante as décadas de 1960 e 1970, o uso desses métodos exigia a criação programas complexos, a fabricação de pilhas de cartões perfurados e o acesso a um computador *mainframe*.

Hoje em dia ainda é comum o uso dessas técnicas, especialmente para detecção de padrões e geração de hipóteses. Uma série de comunidades pode ser amostrada para documentar relações envolvendo um fenômeno ecológico específico – por exemplo, a deposição de nitrogênio, a invasão de espécies exóticas ou os danos por um patógeno – com o objetivo de relacionar o fenômeno com composições de espécies e variáveis ambientais entre comunidades. Os padrões revelados podem formar a base de experimentos para testar hipóteses sobre os mecanismos que causam os padrões. Esses métodos também podem ser utilizados para fins bem diferentes dos originais. Por exemplo, Rosemary Booth e Philip Grime (2003) empregaram a análise de componentes principais para descrever a mudança na composição de espécies de 36 comunidades experimentais, durante cinco anos, em um estudo de campo no Reino Unido. Eles aplicaram uma técnica de ordenação para medir as mudanças na composição da comunidade ao longo do tempo, em lugar do objetivo mais convencional de descrever comunidades naturais em uma paisagem.

Determinação das causas dos padrões

A ordenação pode descrever padrões de distribuição das espécies entre comunidades de uma paisagem. Mas quais são as causas desses padrões? Para comunidades vegetais, as principais causas de diferenças em composição de espécies são fatores climáticos, topográficos e edáficos (solo) – os fatores físicos que determinam as condições de crescimento das plantas (ver Parte I). Existem várias técnicas para determinar quais desses fatores são os mais importantes em um determinado conjunto de comunidades. Todas essas técnicas utilizam a mesma estratégia básica: procurar correlações entre distribuições de espécies e variáveis ambientais.

Considere um problema simples, como determinar as causas da variação na abundância de uma determinada espécie em dada paisagem. Uma estratégia de atacar esse problema é realizar a amostragem de alguns locais na paisagem. Medimos a abundância da espécie em cada local, e tomamos dados de diversas variáveis ambientais, como temperatura, precipitação, elevação, inclinação do terreno, aspecto, textura e nutrientes do solo (idealmente, os dados climáticos deveriam ter como base médias de longo prazo). Posteriormente, calculamos a correlação de cada variável ambiental com a abundância da espécie. Esse procedimento contém dois pressupostos: (1) que o padrão de distribuição das espécies é fundamentado em um equilíbrio, de longo prazo com o ambiente, estando o padrão atual próximo deste equilíbrio; e (2) que medimos as variáveis ambientais corretas.

Evidentemente, a existência de correlação não demonstra relação causa-efeito, mas uma correlação forte fornece uma evidência que sustenta uma possível causa do padrão observado. Contudo, o método recém descrito apresenta um problema: as próprias variáveis ambientais são correlacionadas entre si. Locais mais elevados, por exemplo, provavelmente possuem temperaturas mais baixas e velocidade de vento maior. Para lidar com essas correlações, os ecólogos usam vários métodos estatísticos. Um deles é uma técnica chamada de **regressão múltipla**. Essa técnica determina a regressão (ver Apêndice) da abundância de uma espécie com cada variável ambiental, ao mesmo tempo corrigindo as correlações entre as próprias va-

riáveis ambientais. A limitação dessa técnica é que ela não pode corrigir correlações muito grandes. Por exemplo, se a abundância da nossa espécie diminuiu com a diminuição da temperatura, enquanto a velocidade do vento aumentou com a diminuição da temperatura, não poderíamos determinar se a causa da diminuição da abundância foi a temperatura ou a velocidade do vento. Essa análise teria reduzido os possíveis fatores responsáveis por diminuir a abundância, apesar de permanecer a possibilidade da causa real ser uma terceira variável não-mensurável que também esteja correlacionada com a temperatura ou a velocidade do vento.

Uma outra abordagem, bem diferente, é realizar experimentos especulativos (como cultivar a planta em câmaras de crescimento sob diferentes temperaturas) para reduzir ainda mais o número de possíveis causas e para testar hipóteses específicas (ver Capítulo 1). Embora esses experimentos sejam uma fonte de informações importante, eles têm suas limitações. Por serem frequentemente realizados em ambientes artificiais, como câmara de crescimento ou estufa, não podem dar conta da miríade de fatores abióticos e bióticos e suas interações na natureza. Interações competitivas, por exemplo, podem ser diferentes em temperaturas altas e baixas. Os experimentos manipulativos realizados em situação de campo são tecnicamente mais desafiadores, podem oferecer um teste mais realista da importância de um fator ambiental. Uma abordagem muito consistente é combinar vários tipos diferentes de experimentos e tipos de evidência; se os resultados do uso de muitos tipos de evidências diferentes concordarem, a conclusão é muito mais exata (Scheiner, 2004).

Os métodos recém-descritos examinam uma única espécie e uma ou poucas variáveis ambientais. Como poderíamos combinar informações sobre a composição de espécies de comunidades inteiras e variáveis ambientais? Fazemos isso usando métodos relacionados à regressão múltipla. Em vez de utilizar abundância das espécies como variável dependente, usamos a posição ao longo de um eixo de ordenação. Podemos ver como isso funciona com os dados de um estudo de florestas de *Pinus contorta* (pinheiro lodgepole, Pinaceae) nas Montanhas Rochosas do Canadá, feito por George La Roi e Roger Hnatiuk (1980). *Pinus contorta* é a espécie arbórea mais amplamente distribuída na América do Norte (Figura 15.5A). Em Alberta, no Canadá, onde o estudo foi realizado, *P. contorta* é a espécie dominante depois do fogo em florestas de média altitude (1.000 a 2.000 m). Nesse estudo, 63 comunidades foram amostradas nos Parques Nacionais de Banff e Jasper; as medidas incluíram o número e o tamanho de todas as árvores, a cobertura de todas as espécies do sub-bosque, a química do solo, a temperatura do solo, a umidade do solo, a elevação, e inclinação do terreno, bem como seu aspecto. A Figura 15.5B mostra esses estandes distribuídos ao longo de dois eixos ambientais: elevação e umidade. Uma vez que cada eixo consiste em uma única variável ambiental, o gráfico é uma forma de análise direta de gradiente.

Podemos seguir adiante e examinar as correlações entre as variáveis ambientais usando a **análise de correspondência canônica (ACC)** (ver Braak, 1986). Na ACC, cada eixo consiste em combinações de variáveis ambientais múltiplas. Na realidade, a ACC é um híbrido entre as análises direta e indireta de gradiente. Duas ordenações são

(A)



Figura 15.5 (A) As florestas de *Pinus contorta* (pinheiro lodgepole, Pinaceae) dominam a paisagem de altitudes médias nas Montanhas Rochosas do Canadá. Os cones abrem-se em reação ao fogo, e o resultado são estandes como este, perto de Allison Pass, British Columbia (fotografia cedida por J. Worrall.). (B) Análise direta de gradiente com 63 estandes de floresta de *P. contorta* nas Montanhas Rochosas do Canadá. Os estandes estão distribuídos ao longo de dois gradientes: umidade e elevação. Os números azuis indicam estandes no Parque Nacional de Banff; os números pretos indicam estandes no Parque Nacional de Jasper (segundo La Roi e Hnatiuk, 1980).

(B)

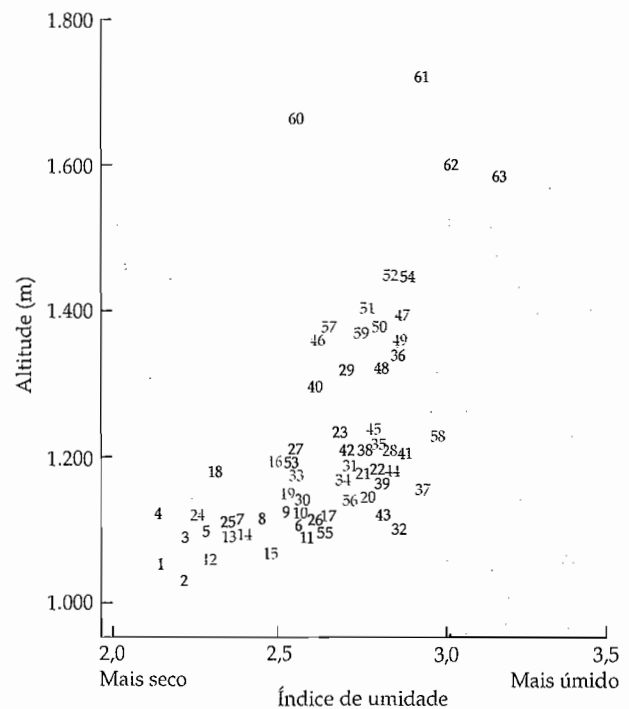
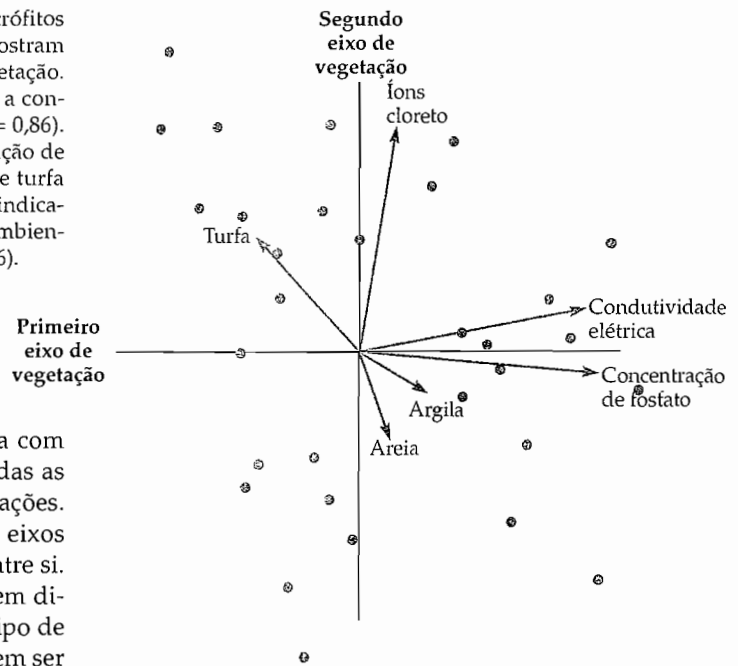


Figura 15.6 Análise de correspondência canônica de macrófitos aquáticos que crescem em diques na Holanda. Os pontos mostram a posição média de cada espécie ao longo dos eixos de vegetação. O primeiro eixo de vegetação é altamente correlacionado a condutividade elétrica ($r = 0,83$) e concentração de fosfato ($r = 0,86$). O segundo eixo de vegetação é correlacionado a concentração de cloretos ($r = 0,86$) e um pouco menos com a quantidade de turfa ($r = 0,49$) e areia ($r = -0,40$) no solo. Essas correlações são indicadas pela semelhança de alinhamento entre as variáveis ambientais (setas) e os eixos de vegetação (segundo ter Braak, 1986).



realizadas, uma com os dados das espécies e outra com os dados ambientais, sendo em seguida determinadas as correlações entre os eixos dos dois grupos de ordenações. Se tivermos sorte, o primeiro ou os dois primeiros eixos de cada grupo estarão altamente correlacionados entre si. Uma análise de macrófitos aquáticos que crescem em diques nos Países Baixos serve como exemplo desse tipo de análise (Figura 15.6). Assim como a ordenação, podem ser aplicadas várias medidas de distância, bem como várias técnicas de redução de dimensões e de correlação (Ludwig e Reynolds, 1985).

Tipos de dados

Descrevemos análises que podem usar tanto dados de presença/ausência como dados de abundância. Qual tipo de dados é mais apropriado? A resposta depende das questões relativas à escala de variação abordada. Diferentes tipos de variação são esperados em diferentes escalas. Por "escala" não queremos dizer extensão geográfica, mas escala ecológica – o grau de diferença ecológica entre as comunidades. Campos vizinhos, todos abandonados nos últimos cinco anos, apresentariam diferenças ecológicas de pequena escala. Todos os campos teriam condições de solo e composição de espécies similares. É mais provável que diferenças entre campos aparecessem como diferenças entre abundância de espécies do que diferenças em presenças de espécies. Por outro lado, se esses campos fossem incluídos em uma análise com manchas de floresta próximas ou campos abandonados há décadas, teríamos então uma escala ecológica bem maior. Nessa situação, dados de presença de espécies podem captar as diferenças entre comunidades. Extensão geográfica não é sinônimo de escala ecológica, mas quanto maior a extensão geográfica, mais provável é que uma gama maior de condições ecológicas seja captada na análise.

Pode-se esperar que um ecólogo simplesmente use todas as informações sobre todas as espécies. No entanto, a medição da abundância de todas as espécies pode esbarrar em limitações práticas. Nos desertos, as espécies herbáceas estão presentes apenas durante períodos curtos quando chove, e, em certos anos, podem simplesmente não aparecer. Em uma paisagem como essa, um estudo pode ser forçado a se concentrar em apenas espécies lenhosas – árvores, arbustos e cactos. Em florestas tropicais, onde a diversidade de espécies é enorme, e muitos epífi-

tos situam-se nas copas das árvores, a maioria dos estudos concentra-se nas espécies arbóreas.

Em escalas maiores, dados de presença/ausência podem ser mais informativos do que dados de abundância, devido ao problema da relação sinal-ruído. Em grandes escalas, geralmente tentamos encontrar uma única ou poucas causas de diferenças entre tipos de comunidades muito diferentes. Porém, as abundâncias podem variar por várias razões, ligadas a fatores demográficos aleatórios (ver Capítulos 6 e 13). Embora essa variação seja de interesse em relação a outras questões, no presente caso ela age como "ruído" (variação aleatória) na análise, confundindo o padrão principal. Ao se utilizarem presenças e ausências em vez de abundâncias, reduzimos esse ruído. No entanto, se usarmos dados de presença/ausência, é importante incluir o maior número de espécies possível, especialmente espécies raras. A distribuição de cada espécie contém informações sobre o meio ambiente e seus efeitos na comunidade de plantas. Quanto mais espécies incluímos na análise, mais informações teremos. Há uma redundância nessa informação, pois quanto mais espécies usarmos, mais confiança poderemos ter em nossas conclusões. Uma boa regra é que, em qualquer ordenação, o número de espécies incluídas deve ser, no mínimo, três ou quatro vezes maior do que o número de locais amostrados.

Classificação

Uma aplicação da análise de paisagem é a classificação de comunidades em agrupamentos maiores (Tabela 15.3). Essa classificação pode ser aplicada para propósitos de gestão de paisagem. Por exemplo, se quisermos preservar determinados tipos de comunidades, nosso esquema de classificação pode nos ajudar a escolher quais lugares preservar para alcançar esse objetivo. As técnicas de classificação são complementares às de ordenação. Na realidade,

TABELA 15.3 Exemplo de classificação para uma comunidade de plantas da América do Norte

Categorias fisionômicas	
Classe.....	Bosques
Subclasse.....	Principalmente bosques perenifólios
Grupo.....	Bosques perenifólios de folhas aciculadas
Subgrupo.....	Natural/seminatural
Formação.....	Bosques perenifólios de coníferas com copas arredondadas
Categorias florísticas	
Aliança.....	<i>Juniperus occidentalis</i>
Associação.....	<i>Juniperus occidentalis/Artemisia tridentata</i>

Nota: Essa classificação segue o sistema de Classificação Nacional de Vegetação proposto pela Ecological Society of America. A classificação utiliza um sistema dual no qual as categorias mais altas estão fundamentadas em critérios fisionômicos, e categorias mais refinadas têm como base critérios florísticos.

tomamos o padrão revelado pela ordenação e traçamos círculos ao redor de subconjuntos de pontos. Por exemplo, na Figura 15.4, poderíamos reunir os locais A e B em um grupo, os locais C e D em outro grupo, e o local E em um terceiro grupo. Poderíamos até formar grupos maiores a partir destes menores. O fato de termos criado agrupamentos não quer dizer que as comunidades formem tipos isolados; nossos diferentes grupos podem gradualmente misturar-se entre si. Ainda assim, para fins de planejamento, continuaria sendo adequado definir tipos de comunidades discretas.

Vários métodos podem ser usados para criar grupos. As duas principais técnicas de classificação são a monotética divisiva e a politética aglomerativa. Uma **análise**

monotética divisiva começa considerando todos os locais e, posteriormente, dividindo-os em dois grupos em função da presença ou ausência de uma única espécie-chave. Cada um dos novos grupos é subdividido com base em novas espécies chave-exclusivas. O processo continua até que o número de grupos desejado é alcançado – um conjunto de grupos que pareça natural e útil – ou até que a divisão não seja mais possível. Portanto, “monotético” refere-se ao uso de uma única espécie como critério a cada etapa, e “divisivo” refere-se ao processo de divisão.

Uma **análise politética aglomerativa** funciona na direção oposta. Utilizando alguma medida de distância (como o índice de Jaccard), os dois locais mais similares são agrupados. Depois, os próximos locais mais similares são agrupados e assim por diante. O agrupamento pode envolver dois locais individuais, um único local com um grupo previamente criado, ou dois grupos. O processo termina quando todos os locais estiverem agrupados. Assim, “politético” refere-se ao uso de múltiplas espécies na medida de distância, e “aglomerativo” refere-se ao processo de agrupamento. Podem ser empregados diversos algoritmos de agrupamento e medidas de distância. O resultado é um dendrograma (Figura 15.7). Como na abordagem monotética divisiva, o gráfico é utilizado para representar esquemas de classificação naturais e apropriados (Figura 15.8).

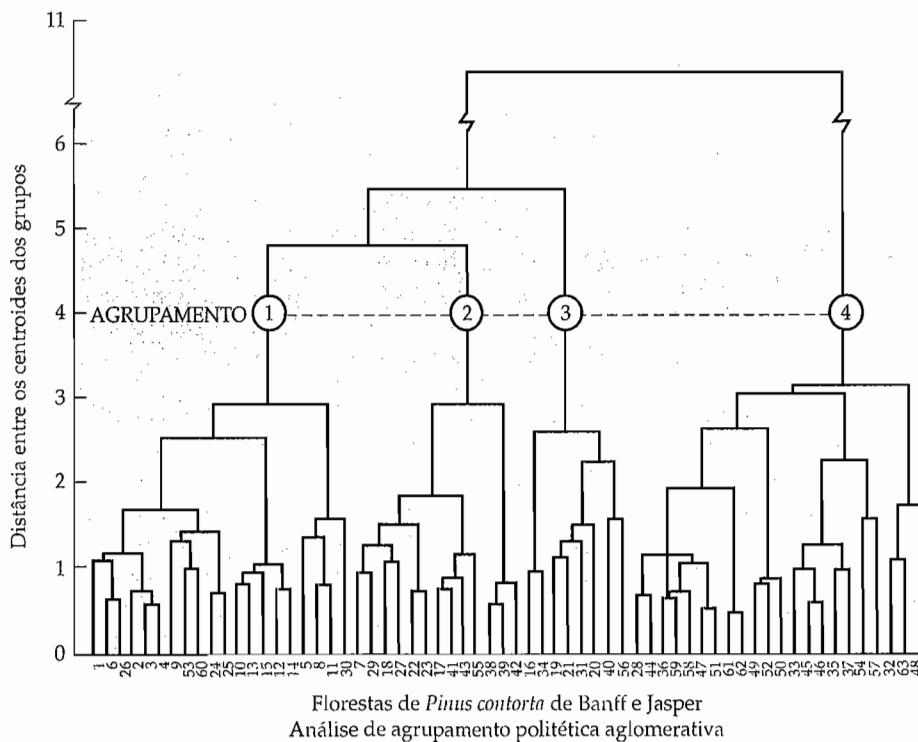


Figura 15.7 Dendrograma, produzido por uma análise de agrupamentos, usando um método politético aglomerativo para florestas de *Pinus contorta* na Figura 15.5 (segundo La Roi e Hnatiuk, 1980).

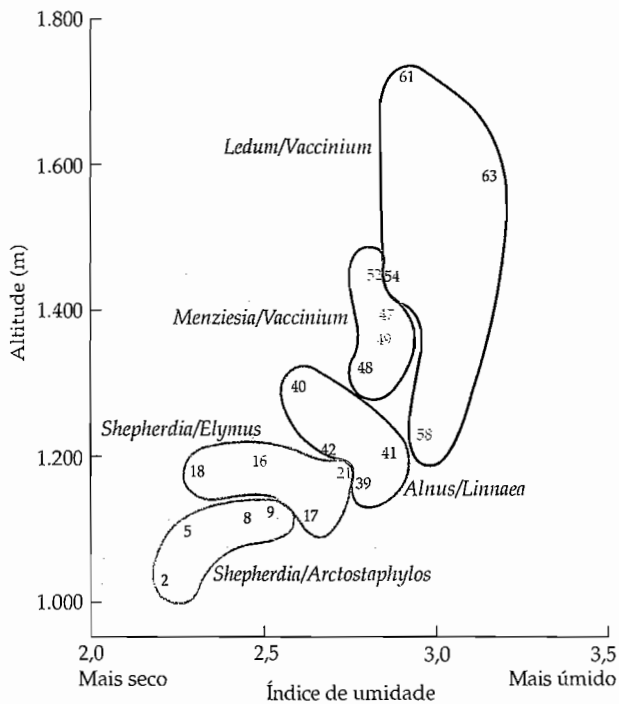


Figura 15.8 Classificação de um subconjunto dos estandes de *Pinus contorta* da Figura 15.5, usando uma combinação de técnicas que inclui a análise de agrupamentos mostrada na Figura 15.7 e uma análise de espécies indicadoras. Os grupos são denominados segundo as espécies dominantes. O número de grupos difere da Figura 15.7 em função das análises adicionais (segundo La Roi e Hnatiuk, 1980).

Um adendo útil à realização de classificações é a designação de **espécies indicadoras**. Uma espécie indicadora ideal é encontrada em todas as comunidades de um dado tipo, mas não em qualquer outro tipo de comunidade. O uso de espécies indicadoras torna a classificação de comunidades bem mais fácil. Assim como em outros procedimentos, há vários métodos para escolher espécies indicadoras (Dufrêne e Legendre, 1997). Uma análise da paisagem pode ser realizada conforme as seguintes etapas: primeiramente, é escolhido um número de locais representativos de uma paisagem e é realizado o levantamento completo das espécies de cada um. Em seguida, os locais são classificados, e as espécies indicadoras são identificadas. Posteriormente, é feito um levantamento no resto da paisagem, procurando-se apenas as espécies indicadoras. Buscando apenas um pequeno número de espécies, podemos examinar muito mais locais com o mesmo tempo e esforço que seriam gastos em levantamentos completos de espécies.

Essa diversidade de métodos leva a três abordagens para classificação de paisagens. A primeira abordagem fundamenta-se no uso de todas as espécies. Métodos aglomerativos politéticos são típicos dessa abordagem e constituem uma marca registrada da escola florístico-sociológica da Europa Central. A segunda abordagem tem como base o uso de espécies dominantes ou espécies indicadoras. Métodos monotéticos divisivos são típicos dessa abordagem

e têm sido utilizados principalmente por ecólogos russos. A terceira abordagem sustenta-se na forma geral de vegetação e não na identidade das espécies. Nessa abordagem, todas as florestas decíduas latifoliadas, por exemplo, estariam classificadas juntas, mesmo que não possuíssem espécies em comum. Também é possível combinar essas abordagens. O atual Sistema Nacional de Classificação da Vegetação norte-americano (ver Tabela 15.3) combina aspectos da segunda e da terceira abordagens.

A abordagem mais apropriada depende da escala de classificação e de seu objetivo. Em escalas muito abrangentes (continentais ou globais), as classificações fundamentadas na fisionomia são mais úteis porque frequentemente procuramos semelhanças entre comunidades que transcendem as identidades das espécies. Nossa discussão sobre biomas globais no Capítulo 18 utiliza esse tipo de sistema. Em escala local, ao contrário, muitas vezes nos interessa saber como espécies intimamente relacionadas se distribuem entre as comunidades, de modo que qualquer das outras abordagens seria útil. Por outro lado, podemos querer enfatizar a continuidade entre amostras. Nesse caso, a ordenação é a mais apropriada.

O **sensoriamento remoto** é o processo que coleta dados a respeito de um objeto de interesse sem estar em contato direto com ele. É uma técnica especialmente útil para coletar e analisar informações ecológicas em larga escala, como na classificação da vegetação de grandes áreas. A coleta de dados é feita por aviões ou satélites, como o popular *Landsat Thematic Mapper*. Apesar de o número de satélites e dos dados por eles coletados ter sido bastante limitado no passado, hoje há um grande número de diferentes satélites na órbita da Terra, coletando vários tipos de dados. Esses satélites e aviões transportam câmeras especializadas que gravam de três ou quatro a centenas de comprimentos de onda. Uma paisagem é capturada em uma imagem formada por vários quadrados, chamados de pixels (como os pixels de uma imagem de computador). Juntos, todos os pixels se encaixam em uma grade. O tamanho mais comum de pixel é $30 \times 30 \text{ m}^2$, mas as novas tecnologias permitem obter uma resolução muito maior, com pixels que chegam a $1 \times 1 \text{ m}^2$. Os dados consistem nas propriedades espectrais (ondas de luz) de cada pixel (Quadro 15A).

A classificação fundamentada em dados de sensoriamento remoto é feita agrupando em uma única categoria os pixels que possuem propriedades espectrais semelhantes. Existem duas abordagens principais. A **classificação não-supervisionada** separa os pixels em um número de classes definido pelo usuário, com base nas similaridades estatísticas entre eles. Esse método é semelhante aos métodos de classificação descritos previamente. Nesse caso, porém, em vez de cada pixel (aqui representando um ponto na superfície da Terra) ser caracterizado pela presença ou abundância de um grupo de espécies, cada pixel é caracterizado pela presença ou intensidade de um grupo de ondas de luz. Por outro lado, a **classificação supervisionada** exige que as classes sejam definidas explicitamente pelo usuário. Locais específicos na imagem (regiões de treinamento) são caracterizadas usando conhecimento de campo. Por exemplo, começa-se fazendo

Quadro 15A

Diferenciação da vegetação com base na qualidade espectral

(A)



8 km

(B)



8 km



	Floresta nebular
	Floresta de carvalhos
	Floresta de pinheiros e carvalhos
	Floresta de pinheiros
	Área urbana
	Agricultura/pecuária

Desde a década de 1960, o sensoriamento remoto tem sido amplamente empregado para discriminar e mapear a cobertura vegetal e os tipos de comunidades. A discriminação é fundamentada nas respostas das distintas espécies de plantas às diversas regiões do espectro eletromagnético (micro-ondas, visível, infravermelho e radar) e às diferentes faixas dentro destas regiões. Assim, a faixa de 520 a 600 nm (verde) dentro da região de luz visível corresponde ao pico de reflectância verde da vegetação, que é útil para estimar o vigor da planta. A faixa de 630 a 690 nm (vermelho) corresponde à faixa de absorção da clorofila, importante para distinguir tipos de vegetação. A faixa de 1.550 a 1.750 nm (infravermelho refletido) indica o conteúdo de umidade do solo e da vegetação e também proporciona um bom contraste entre tipos de vegetação. Por exemplo, Luis Cayuela Delgado e colaboradores (2005), com base em faixas do espectro visível e infravermelho, classificaram uma paisagem tropical montanhosa, diferenciando área urbana, terras de agricultura e pastagem, e quatro tipos de floresta. Informações adicionais podem vir de comprimentos de onda de radar (0,1 a 70 cm), que fornecem informações sobre a densidade da vegetação, a arquitetura e os alagamentos. Hoje em dia, a tecnologia pode fornecer imagens captadas com sensores capazes de registrar assinaturas eletromagnéticas com muitas faixas e com resolução espacial muito alta (pixels $1 \times 1 \text{ m}^2$), criando a possibilidade de contar árvores individuais (Foody et al., 2005). Uma nova técnica para medir/calcular a estrutura da vegetação é o perfilamento a *laser* (LiDAR), que consiste em disparar pulsos curtos de *laser* ao solo e medir o tempo que tais pulsos levam para retornar (Lefsky et al., 2002). O LiDAR pode "ver" através das folhas e produzir uma imagem tridimensional das várias camadas de uma floresta (Figura 9.6).

registrar assinaturas eletromagnéticas com muitas faixas e com resolução espacial muito alta (pixels $1 \times 1 \text{ m}^2$), criando a possibilidade de contar árvores individuais (Foody et al., 2005). Uma nova técnica para medir/calcular a estrutura da vegetação é o perfilamento a *laser* (LiDAR), que consiste em disparar pulsos curtos de *laser* ao solo e medir o tempo que tais pulsos levam para retornar (Lefsky et al., 2002). O LiDAR pode "ver" através das folhas e produzir uma imagem tridimensional das várias camadas de uma floresta (Figura 9.6).

através das folhas e produzir uma imagem tridimensional das várias camadas de uma floresta (Figura 9.6).

(A) Composição colorida da região ao redor da cidade de San Cristóbal de las Casas, uma região tropical montanhosa localizada no Estado de Chiapas, sul do México, feita a partir das bandas 3 (verde visível), 4 (magenta) e 5 (infravermelho refletido) do *Enhanced Thematic Mapper*. A resolução do pixel é $30 \times 30 \text{ m}^2$. (B) Classificação da mesma paisagem que distingue seis tipos de cobertura da terra (de Cayuela Delgado et al., 2005).

listas de espécies para uma série de locais, que são então classificados em grupos que utilizam as técnicas descritas anteriormente. Os locais são também mapeados utilizando-se o Sistema de Posicionamento Global (GPS, *Global Positioning System*) e localizados na imagem do sensoria-

mento remoto. Esses locais, então, servem como regiões de treinamento. O melhor é ter várias regiões de treinamento por grupo para dar conta da inevitável variação entre locais. Seguindo qualquer dos métodos de classificação, a acurácia é avaliada por meio de operações de

verdade terrestre, nas quais um conjunto de locais selecionados aleatoriamente é examinado para verificar se a sua composição de espécies real equivale àquela prevista pela classificação por sensoriamento remoto.

Panorama sobre paisagens contínuas versus discretas

As comunidades tendem a misturar-se umas com as outras ou formam tipos discretos? A resposta a essa pergunta pode ser influenciada pela forma como se analisa dados de paisagem – por ordenação ou por classificação. A ordenação pressupõe que as paisagens consistem em uma continuidade de tipos de comunidades, enquanto a classificação assume que não. O domínio da ordenação como técnica analítica entre os ecólogos acadêmicos norte-americanos é um reflexo do atual consenso entre eles de que as paisagens são em sua maioria contínuas e provavelmente dominadas por um ou dois gradientes muito fortes. Entretanto, os pesquisadores norte-americanos dedicados à ecologia aplicada, por razões práticas, frequentemente empregam métodos de classificação para categorizar a vegetação.

A maioria dos sistemas e técnicas de classificação foi originalmente criada por ecólogos europeus e australianos (Mueller-Dombois e Ellenberg, 1974). A abordagem de Zurich-Montpellier ou florístico-sociológica foi desenvolvida pelo ecólogo suíço Josias Braun-Blanquet (1932). Embora os ecólogos que utilizam essa abordagem tenham reconhecido alguma continuidade entre comunidades, a abordagem florístico-sociológica enfatiza a descontinuidade. Os norte-europeus, inicialmente na Suécia, posicionaram-se com ainda mais firmeza pela descontinuidade no início do século XX. Mais recentemente, eles combinaram seus métodos com a abordagem florístico-sociológica. Os ecólogos russos participaram de muitos desses debates. Eles foram muito influenciados pelos ecólogos do norte da Europa e tinham opiniões similares sobre a descontinuidade de comunidades.

Hoje a ciência está se tornando cada vez mais globalizada em escopo e perspectiva, sendo cada vez mais difícil associar pontos de vista específicos a áreas geográficas determinadas. Por exemplo, em periódicos europeus como *Oikos*, *Journal of Vegetation Science* e *Plant Ecology*, podem ser encontrados artigos representando todas as tradições, publicados por ecólogos de todo o mundo.

Diversidade de paisagens

Imagine-se caminhando por uma floresta. Você para e conta o número de espécies ao seu redor. Caminha um pouco mais e para de novo. Conta novamente o número de espécies que encontra. Você está medindo a diversidade de espécies (ver Capítulo 9). Mas agora faz outra pergunta: quanto diferente é a floresta de um lugar para o outro? Você encontrou basicamente as mesmas espécies durante a caminhada, ou encontrou espécies diferentes? As comunidades são compostas de proporções equivalentes de espécies comuns e raras, ou algumas comunidades possuem muito mais espécies raras do que outras? As respostas a essas perguntas nos dão informações sobre processos responsá-

veis por estruturar as paisagens e fornecem informações essenciais para decidir quantas comunidades e quais tipos precisamos preservar.

Diversidade de diferenciação

Qualquer unidade ecológica – seja ela uma simples parcela, uma comunidade, uma paisagem, seja um bioma – possui várias propriedades mensuráveis (Tabela 15.4). **Diversidade de inventário** é a diversidade de espécies encontrada dentro da unidade. **Diversidade de diferenciação** é a maneira em que as espécies estão agrupadas em subunidades. A diversidade de diferenciação é em geral mais estudada no nível da paisagem e, com frequência, denominada simplesmente de diversidade β .

Em um estudo na Espanha, as paisagens que se encontravam nas zonas de transição possuíam maior riqueza de espécies – tinham maior diversidade de inventário – do que paisagens fora daquelas zonas (Figura 20.5). Em outras palavras, as zonas de transição contêm uma mistura de espécies de duas floras biogeográficas diferentes. Essa mistura poderia ser potencialmente de dois tipos: ou um mosaico de diferentes tipos de comunidade de cada zona ou uma mistura de espécies de ambas as zonas dentro de

TABELA 15.4 Definições de alguns conceitos de diversidade

Diversidade de inventário

Medidas: densidade das espécies; índice de Shannon-Weiner; índice de Simpson

Escala espacial:

1. Diversidade pontual: A diversidade de uma amostra de um único hábitat pequeno ou micro-hábitat, dentro de uma comunidade considerada homogênea
2. Diversidade alfa (α): a diversidade de uma amostra representando uma única comunidade
3. Diversidade gama (γ): a diversidade de uma paisagem ou de um grupo de amostras que inclui mais de uma comunidade
4. Diversidade épsilon (ϵ): a diversidade de uma área geográfica mais ampla incluindo paisagens diferentes

Diversidade de diferenciação

Medidas: similaridade média, percentagem da riqueza das espécies; *turnover*

Escala espacial:

1. Diversidade beta (β): a diferença na composição de comunidade entre comunidades ao longo de um gradiente ambiental ou entre comunidades em uma paisagem
2. Diversidade delta (δ): a diferença em composição de comunidade entre comunidades entre regiões geográficas

Diversidade de padrão

Medidas: diversidade de mosaico; grau de aninhamento

Escala espacial: sem terminologia explícita

Fontes: Whittaker, 1977 e Scheiner, 1992.

comunidades individuais. As medidas de diversidade de diferenciação nos mostram qual deles é o padrão real.

A diversidade de diferenciação de um grupo de locais pode ser medida de várias formas. Uma medida é a similaridade média – por exemplo, a média dos valores na Tabela 15.1C. Essa medida indica se todas as comunidades da paisagem tendem a ter as mesmas espécies (uma similaridade média alta) ou se tendem a ter espécies diferentes (uma similaridade média baixa). Na Espanha, as paisagens de cada zona de transição tinham a mesma similaridade média das paisagens fora da zona, indicando que as espécies das duas floras biológicas estavam se misturando dentro das comunidades (Rey Benayas e Scheiner, 2002).

Uma segunda medida de diversidade de diferenciação é a percentagem da riqueza total de espécies:

$$\left(\frac{S}{S_i} \right) - 1$$

onde S é o número total de espécies encontradas e S_i é a riqueza média de espécies em cada amostra. Outra medida relacionada é a diferença entre a riqueza total de espécies de uma paisagem inteira (diversidade γ) e a riqueza de espécies média das comunidades individuais (diversidade α), onde $\beta = \gamma - \alpha$.

Uma terceira medida é a **substituição** (*turnover*) de espécies ao longo de um gradiente – ou seja, o número médio de espécies que aparecem e desaparecem quando passamos de uma comunidade à outra. A substituição pode ser estimada com dados de abundância ou de presença/ausência. Para tanto, é essencial que as amostras possam ser distribuídas ao longo de um único gradiente. A substituição é frequentemente calculada em conjunção com uma ordenação das amostras.

Diversidade de padrão

Um terceiro aspecto da diversidade é o arranjo de subunidades dentro de uma unidade ecológica, chamada de **diversidade de padrão**. Esses padrões podem ser de três tipos: espacial, temporal e de composição. **Diversidade de padrão espacial** é o arranjo de subunidades em um espaço físico (Turner, 1989). A mensuração de padrões espaciais começa geralmente com um mapa criado a partir de uma fotografia aérea ou por sensoriamento remoto por satélite. A partir desse mapa, podemos calcular medidas como tamanho das manchas, probabilidade do vizinho mais próximo (a probabilidade de dois tipos de habitat serem adjacentes) e a dimensão fractal (medida da complexidade do padrão espacial). Esses aspectos do padrão espacial são de especial importância para a conservação de habitats e o delineamento de reservas naturais. No Capítulo 16, exploraremos mais detalhadamente essas medidas.

A **diversidade de padrões temporais** é o arranjo de subunidades no tempo. As mesmas técnicas aplicadas para medir diversidade de padrões espaciais e diversidade de padrões de composição podem ser usadas, com a restrição de que todas as subunidades devem ser uma

única área espacialmente definida, medida em tempos diferentes. A **diversidade de padrões de composição** é o arranjo de subunidades no espaço matemático definido pela matriz local-composição de espécies. Duas medidas foram desenvolvidas para quantificar a diversidade de padrões de composição: a diversidade de mosaico (Istock e Scheiner, 1987; Scheiner, 1992) e aninhamento (*nestedness*; Patterson e Atmar, 1986). A **diversidade de mosaico** é uma medida da complexidade da paisagem devida à variação em riqueza de espécies entre comunidades e à variação de ubiquidade e raridade entre espécies dentro da paisagem. Um valor alto para diversidade de mosaico indica uma paisagem com muitos gradientes ambientais e forte diferenciação entre comunidades, desde as que são ricas em espécies comuns até as que são ricas em espécies raras. Uma paisagem simples, ao contrário, é aquela dominada por poucas espécies e controlada por um ou poucos gradientes ambientais.

A China é mais rica em espécies do que os EUA, pois o leste asiático é rico em linhagens mais antigas (Latham e Ricklefs, 1993; Qian e Ricklefs, 1999; ver Capítulo 19). Essa grande riqueza de espécies poderia ser o resultado de duas maneiras diferentes de distribuição das espécies entre as comunidades. É possível que a maior riqueza de espécies no leste asiático deva-se a poucas comunidades especialmente ricas em espécies raras. No entanto, uma comparação entre tundras alpinas do leste asiático e do oeste da América do Norte mostrou que a diversidade de mosaico era a mesma nas duas áreas, indicando que espécies raras estavam distribuídas de maneira semelhante em ambas as regiões (Qian et al., 1999).

O **aninhamento** (*nestedness*) é a tendência de comunidades serem subconjuntos de outras comunidades. Em outras palavras, quando comunidades são altamente aninhadas, uma espécie rara será encontrada somente em comunidades que também contenham todas as espécies mais comuns. O padrão de aninhamento é crítico para decidir quantas comunidades devem ser protegidas para preservar a maioria das espécies (ver Capítulo 16).

Dois exemplos de **aninhamento** são apresentados na Tabela 15.5. No primeiro exemplo (Tabela 15.5A), o local A contém todas as oito espécies, o local B contém seis das oito espécies contidas no local A, e assim por diante, até o local I, que contém apenas uma espécie, a qual é encontrada em todos os locais. No segundo exemplo (Tabela 15.5B), o local A novamente contém todas as oito espécies e o local B contém sete daquelas oito. Mas agora, os locais C-E formam um subgrupo aninhado da paisagem, enquanto os locais F-I formam outro.

O aninhamento é uma condição frequente de comunidades de animais, especialmente comunidades de ilhas ou de habitats semelhantes a ilhas, como topos de montanha (Wright et al., 1998). No entanto, comunidades de plantas dentro de uma paisagem geralmente não são aninhadas. Ao contrário, as espécies de plantas tendem a substituir umas às outras ao longo de gradientes. É rara a existência de comunidades de plantas que contenham todas as espécies em uma paisagem, como o local A no nosso exemplo,

TABELA 15.5 Dois exemplos de paisagens aninhadas

(1)	Local								
Espécies	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	1	1	1	1	1	1	1	1	0
3	1	1	1	1	1	1	0	0	0
4	1	1	1	1	1	0	0	0	0
5	1	1	1	0	0	0	0	0	0
6	1	1	0	0	0	0	0	0	0
7	1	0	0	0	0	0	0	0	0
8	1	0	0	0	0	0	0	0	0

(2)	Local								
Espécies	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
2	1	1	1	1	0	0	0	0	0
3	1	1	1	1	0	0	0	0	0
4	1	1	1	0	0	0	0	0	0
5	1	1	0	0	0	1	1	1	1
6	1	1	0	0	0	1	1	1	0
7	1	1	0	0	0	1	1	0	0
8	1	0	0	0	0	0	0	0	0

exceto quando as espécies são retiradas de uma escala espacial e ecológica muito pequena.

Resumo

Uma comunidade de plantas representa uma parte do conjunto das comunidades que formam uma paisagem. Para estudar esses grupos de comunidades locais, precisamos de métodos para compará-las e organizá-las dentro do contexto maior. As comunidades podem ser comparadas por meio de uma diversidade de medidas quantitativas. Propriedades de comunidades, como biomassa ou produtividade, podem ser comparadas aplicando-se as técnicas estatísticas univariadas e multivariadas usuais, como a análise de variância. Por meio do uso de informações sobre presença ou abundância de espécies, várias medidas de similaridade geral da vegetação podem ser calculadas.

As informações sobre similaridades entre comunidades podem ser ainda utilizadas para examinar padrões ge-

rais entre grupos de comunidades. A ordenação é um método para organizar esses grupos em um espaço contínuo. Essas ordenações podem, então, ser usadas para buscar relações entre padrões de vegetação e variáveis ambientais. Outra abordagem para verificar relações em composição de espécies entre comunidades locais é a classificação. Há vários métodos disponíveis para classificar conjuntos de comunidades em grupos; esses métodos são particularmente úteis para fins de manejo e conservação.

A diversidade é outra propriedade que pode ser examinada na escala da paisagem. A maioria dos estudos de diversidade busca investigar a diversidade de inventário: o número de espécies presentes e suas abundâncias relativas. A variação entre comunidades também pode ser medida por meio da diversidade de diferenciação e da diversidade de padrões. Todas essas medidas de comunidades dentro de paisagens proporcionam maneiras adicionais de olhar o mundo. Usando essas medidas de padrões, podemos estudar os processos que moldam a vegetação do mundo.

Questões para estudo

1. Se Clements e Gleason tivessem que escolher entre ordenação e classificação, qual delas cada um escolheria e por quê?
2. Há perda de informação durante a ordenação e classificação. Essa informação é importante?
3. Em que tipos de habitats as espécies indicadoras seriam úteis? Em que tipos elas não seriam úteis?
4. Os ecólogos cada vez mais utilizam sensoriamento remoto para mapear e analisar a vegetação. Como a nossa compreensão de padrões de vegetação e de comunidades de plantas pode mudar devido a essa mudança de metodologia?
5. Como a escolha entre ordenação ou classificação para analisar um grupo de comunidades poderia depender do tipo de habitats?

Leituras adicionais

Referências clássicas

- Bray, J. R. and J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.
- Greig-Smith, P. 1980. The development of numerical classification and ordination. *Vegetatio* 42: 1-9.
- ter Braak, C. T. F. 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 1167-1179.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

Fontes adicionais

- Legendre, L. and P. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd English ed. Developments in Environmental Modelling, Vol. 20. Elsevier, Amsterdam.
- Ludwig, J. A. and J. F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- McCune, B. and M. J. Mefford. *PC-ORD: Multivariate Analysis of Ecological Data*. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR.