

CAPÍTULO 7

Biogeografía de Ilhas



Apresentação e Previsões do Modelo

A RELAÇÃO ESPÉCIES-ÁREA

A **relação espécies-área** é uma das poucas “leis” genuínas em ecologia: ilhas grandes suportam mais espécies que ilhas pequenas. Este padrão se verifica na maior parte dos conjuntos de organismos, desde as plantas vasculares das Ilhas Britânicas, até aos répteis e anfíbios do Caribe. As “ilhas” nem precisam ser oceânicas. Peixes que vivem em lagos, mamíferos que habitam florestas em topos de montanha e insetos que visitam inflorescências de cardo, todos mostram uma relação espécies-área para as ilhas de habitat que lhes correspondem. Um parque nacional ou uma reserva natural podem ser considerados como ilhas rodeadas de um mar de habitat perturbado, por isso, o estudo das relações espécies-área pode ser relevante para a preservação de espécies em paisagens fragmentadas. Este capítulo explora os detalhes da relação entre a área e o número de espécies de uma comunidade (riqueza de espécies).

A Figura 7.1a ilustra uma relação espécies-área típica, relativa às espécies de aves terrestres do Caribe. O eixo x mostra a área da ilha e o eixo dos y mostra o número de espécies de aves terrestres nidificantes. Você pode observar que a relação não é linear: o número de espécies aumenta rapidamente com a área para ilhas pequenas e mais lentamente para ilhas grandes. Em geral nas ilhas oceânicas (**Regra de Darlington**), para duplicar o número de espécies precisamos multiplicar a área da ilha por dez (Darlington 1957). Para um grande número de comunidades, a relação espécies-área pode ser descrita matematicamente por uma simples função de potência:

$$S = cA^z \quad \text{Equação 7.1}$$

Nesta equação, S é o número de espécies, A é a área da ilha, e z e c são constantes ajustadas que explicaremos em seguida. Se extrairmos o logaritmo (base 10) de cada lado da equação, obtemos:

$$\log(S) = \log(c) + z \log(A) \quad \text{Equação 7.2}$$

Com a transformação logarítmica a curva espécies-área vira uma linha reta onde a constante $\log(c)$ é o intercepto e a constante z é o declive da linha. A Figura 7.1b mostra os dados das aves do Caribe representados num gráfico onde ambos os eixos usam uma escala logarítmica. Os dados seguem aproximadamente uma linha reta, sugerindo um bom ajuste a uma função de potência.

A área de uma ilha não é o único fator que afeta a riqueza de espécies. A Figura 7.2 mostra o efeito da distância sobre a riqueza de espécies de aves nas Ilhas *Bismarck*, no Oceano Pacífico tropical. A Nova Guiné, provavelmente, atua como “reservatório de origem” para este arquipélago, porque todas as espé-

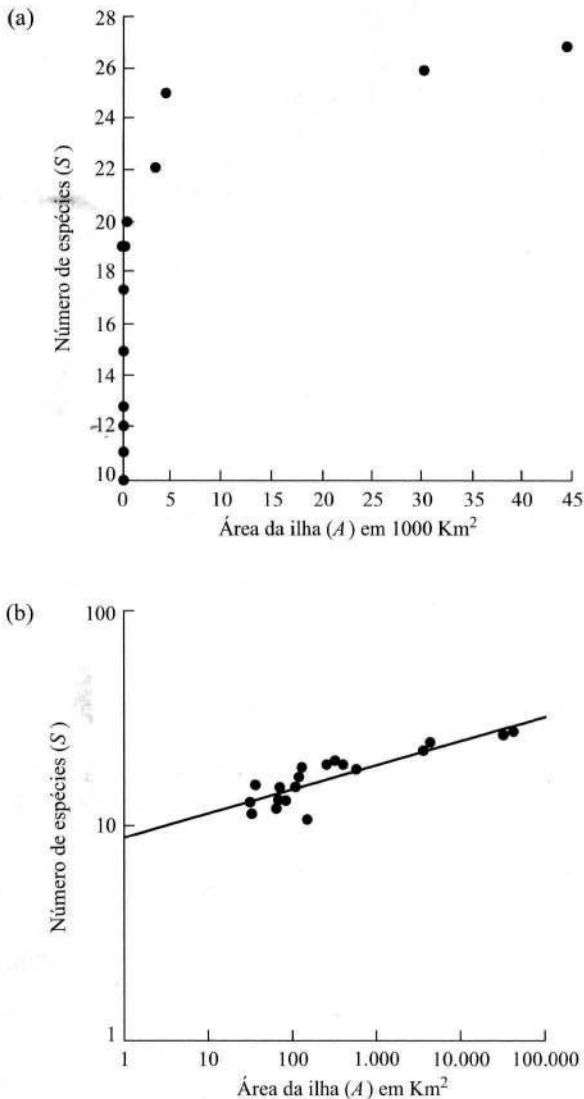


Figura 7.1 (a) Relação espécies-área para aves terrestres nidificantes do Caribe. Cada ponto é uma ilha. Repare como o número de espécies aumenta rapidamente para as ilhas pequenas, mas mais lentamente para as ilhas grandes. (Dados de Gotelli & Abele 1982) (b) Representação logarítmica (base 10) da relação espécies-área. Os dados em (a) foram representados num gráfico logarítmico. A linha reta $\log(S) = 0,957 + 0,199 \log(A)$ representa a função de potência que melhor se ajusta aos dados. A função de potência propriamente dita é $S = 9,049(A)^{0,199}$.

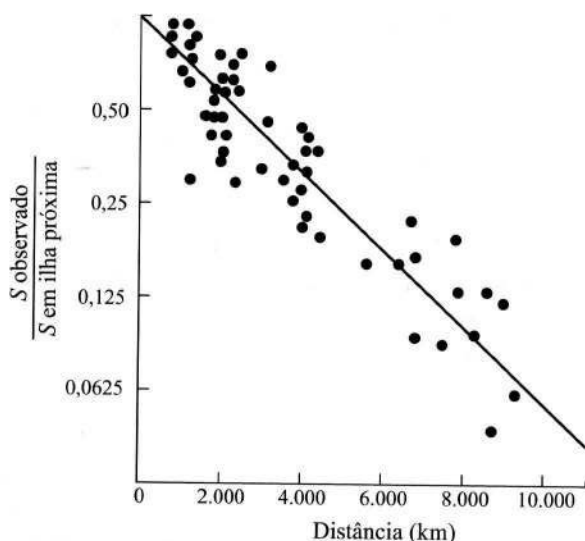


Figura 7.2 Efeito da distância nas aves do arquipélago de *Bismarck*. O eixo dos x mostra a distância de cada ilha à Nova Guiné, a suposta origem de espécies. O eixo dos y mostra a riqueza de espécies observada, dividida pela riqueza de espécies esperada numa ilha próxima (< 500 quilômetros da Nova Guiné) de tamanho comparável. (Baseado em Diamond 1972.)

cies de aves que aparecem nas Ilhas *Bismark* aparecem também na Nova Guiné. Neste gráfico, o eixo x mostra a distância entre cada ilha e a Nova Guiné. O eixo dos y mostra o quociente entre o número de espécies observado e o número de espécies esperadas numa ilha “próxima” (< 500 km da Nova Guiné) com área semelhante. Veja como a riqueza relativa de espécies diminui à medida que a distância ao reservatório de origem aumenta. Em geral, a riqueza de espécies é menor em comunidades de áreas pequenas ou de áreas isoladas. Nas próximas seções, vamos desenvolver alguns modelos que tentam explicar o **efeito da área** (mais espécies em ilhas grandes que em ilhas pequenas) e o **efeito da distância** (mais espécies em ilhas próximas que em ilhas distantes).

A HIPÓTESE DA DIVERSIDADE DE HABITAT

A explicação mais imediata para a relação espécies-área é que as ilhas grandes têm mais tipos de habitat que as ilhas pequenas. Conseqüentemente, espécies restritas a certos tipos de habitat só poderão ocorrer em ilhas grandes que tenham esses habitats. A relação espécies-área para as aves terrestres do Caribe pode ser explicada, em parte, por este fenômeno. As maiores ilhas da região são as Grandes Antilhas (Cuba, Hispaniola, Jamaica e Porto Rico). Estas ilhas incluem muitos tipos de habitat únicos, como as vastas extensões de pântanos de Cuba

e os pinhais de altitude da Hispaniola, que não ocorrem em nenhuma das ilhas menores. Especialistas de habitat, como a corruíra-de-Zapata (*Ferminia cerveraí*) em Cuba, e o cruza-bico-de-asa-branca (*Loxia leucoptera*) na Hispaniola, ocorrem apenas nestes habitats únicos. Ilhas de tamanho intermédio, como Guadalupe e Sta. Lúcia, são cones vulcânicos íngremes com menos habitats e menos espécies que as ilhas das Grandes Antilhas. Algumas das ilhas menores, como Antígua e Barbuda, são atóis de coral rasos. Estas são ilhas áridas com vegetação estruturalmente simples, que suportam ainda menos espécies de aves.

Embora a diversidade de habitats possa contribuir para a relação espécies-área, ela não é sempre a explicação correta. Por um lado, muitas espécies não apresentam forte especialização de habitat – como tal, o habitat pode não ser limitante para a distribuição dessas espécies. Por outro lado, existem muitos exemplos de relações espécies-área em lugares com pouca ou nenhuma variação de habitat. Considerando áreas com habitat idêntico, o número de espécies continua sendo maior em ilhas grandes do que em ilhas pequenas, sugerindo que existem outras forças em jogo. Na próxima seção, vamos desenvolver o “modelo de equilíbrio” da biogeografia de ilhas, introduzindo uma hipótese alternativa para explicar as relações espécies-área. Mais para o final do capítulo, descreveremos uma terceira hipótese, o modelo de amostragem passiva, que também explica as relações espécies-área.

O MODELO DE EQUILÍBRIO DA BIOGEOGRAFIA DE ILHAS

O **modelo de equilíbrio da biogeografia de ilhas** foi popularizado por Robert H. MacArthur (1930-1972) e Edward O. Wilson (1929-). Por vezes, o modelo é chamado de “modelo de equilíbrio” ou “modelo de MacArthur-Wilson”. A sua premissa básica é de que o número de espécies presentes numa ilha representa um balanço entre a *imigração* recorrente de novas espécies para a ilha e a *extinção* recorrente das espécies que lá residem (MacArthur and Wilson 1963, 1967). Quando as taxas de extinção e de imigração se igualam, o número de espécies atinge um equilíbrio. O conceito é semelhante ao de um N de equilíbrio numa população local (Capítulo 2) e ao de uma proporção de localidades ocupadas no equilíbrio por uma metapopulação (Capítulo 4).

O modelo de equilíbrio assume a disponibilidade de um reservatório fonte de espécies que podem colonizar a ilha. Este reservatório é permanente e se localiza em terra firme. Existem P^* espécies no reservatório e assumiremos, por enquanto, que todas elas têm o mesmo potencial para colonizar, ou para se extinguir. Definimos a **taxa de imigração**, λ_s , como o número de novas espécies colonizando a ilha por unidade de tempo. A **taxa de extinção**, μ_s , é o número de espécies presentes na ilha que se extinguem por unidade de tempo. A taxa

*NT: Mantemos a notação do original, usando a letra P , que designa *pool*, ou reservatório.

de alteração no número de espécies na ilha (dS/dt) é a diferença entre a taxa de imigração e a taxa de extinção.

Logo:

$$\frac{dS}{dt} = \lambda_s - \mu_s \quad \text{Equação 7.3}$$

Primeiro, vamos definir funções para λ_s e μ_s . Em seguida, vamos igualar a Equação 7.3 a zero e resolver para o número de espécies no equilíbrio. Finalmente, vamos modificar as curvas de extinção e imigração tomando em consideração os efeitos da área e do isolamento sobre a riqueza de espécies.

A Figura 7.3 ilustra a curva de imigração usada no modelo de equilíbrio. O eixo x mostra o número de espécies presentes na ilha. O eixo y mostra a **taxa máxima de imigração**, I , ocorre quando a ilha está vazia. A taxa de imigração *diminui* à medida que se acrescentam mais espécies à ilha. Isto acontece porque, quanto mais espécies são acrescentadas, menos espécies novas restam no reservatório de origem. Finalmente, suponha que todas as espécies do reservatório de origem estão presentes na ilha. Por definição, não pode ocorrer mais imigração, por isso é que a curva de imigração cruza o eixo dos x no ponto $S=P$. Assim, a 'curva' de imigração é uma linha reta descendente, com uma taxa máxima em I e uma taxa mínima em zero, quando $S=P$.

Lembre-se que uma linha reta pode ser definida pela equação $y=a+bx$, onde a é o intercepto e b é o declive. Neste caso, o intercepto é I e o declive (subida por avanço) é $-I/P$. Logo, a equação para a taxa de imigração é:

$$\lambda_s = I - \left(\frac{I}{P}\right)S \quad \text{Expressão 7.1}$$

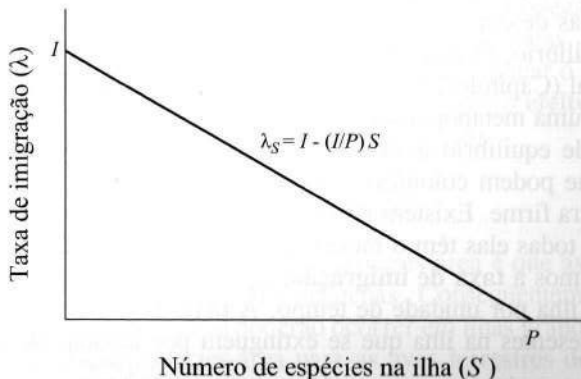


Figura 7.3 Taxa de imigração no modelo de MacArthur-Wilson. A taxa de imigração (número de espécies por unidade de tempo) diminui à medida que aumenta o número de espécies na ilha.

Agora, vamos à taxa de extinção, μ_s . Esperamos que μ_s *aumente* à medida que S aumenta: quanto mais espécies existem na ilha, maior a taxa a que elas desaparecem. Esta relação é inevitável porque cada espécie tem uma probabilidade constante de desaparecimento, por isso, as espécies desaparecem a uma taxa mais rápida quando existem mais espécies na ilha. A **taxa de extinção máxima**, E , vai ocorrer quando todas as espécies do reservatório fonte ocorrerem na ilha ($S = P$). Em contrapartida, se não houver nenhuma espécie na ilha ($S = 0$), a taxa de extinção tem de ser igual a zero. Logo, a curva de extinção também é uma linha reta, com o intercepto em zero e uma taxa máxima de E , que ocorre quando $S = P$ (Figura 7.4):

$$\mu_s = \left(\frac{E}{P}\right)S \quad \text{Expressão 7.2}$$

Agora que temos as expressões para as taxas de imigração e extinção lineares, podemos substituí-las na Equação 7.3 e obtemos um modelo da alteração da riqueza de espécies na ilha:

$$\frac{dS}{dt} = I - \left(\frac{I}{P}\right)S - \left(\frac{E}{P}\right)S \quad \text{Expressão 7.3}$$

O número de espécies na ilha atinge o equilíbrio quando dS/dt é igual a zero. Igualando a Expressão 7.3 a zero e resolvendo para S obtemos:

$$S\left(\frac{I+E}{P}\right) = I \quad \text{Expressão 7.4}$$

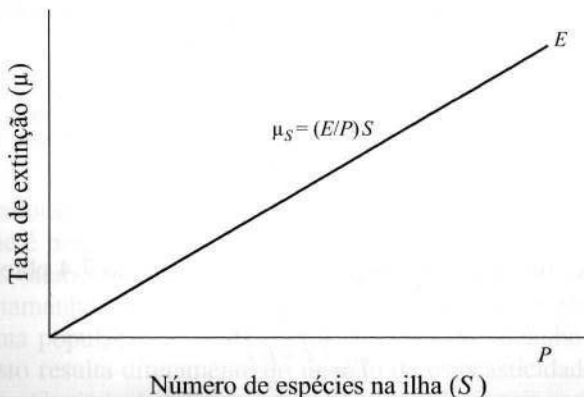


Figura 7.4 Taxa de extinção no modelo de MacArthur-Wilson. A taxa de extinção (número de espécies extintas por unidade de tempo) aumenta à medida que se acrescentam espécies à ilha.

O número de espécies no equilíbrio, \hat{S} , será:

$$\hat{S} = \frac{IP}{I + E} \quad \text{Equação 7.4}$$

O equilíbrio depende do tamanho do reservatório fonte (P) e das taxas máximas de imigração (I) e extinção (E). Graficamente, este equilíbrio é indicado pelo eixo x no ponto correspondente à interseção das curvas de extinção e de imigração (Figura 7.5). Na interseção, a taxa à qual novas espécies são acrescentadas na ilha é cancelada pela taxa à qual as espécies existentes na ilha vão se extinguindo.

Este ponto de equilíbrio é estável. Quando existirem menos espécies que \hat{S} , estaremos à esquerda do ponto de interseção. Nesta região do gráfico, a taxa de imigração é maior que a taxa de extinção, e o número de espécies aumenta. À direita da interseção, a extinção é maior que a imigração, e o número de espécies diminui.

A Equação 7.4 mostra que a riqueza de espécies aumenta com o aumento do reservatório de origem e da taxa de imigração, mas diminui com valores altos da taxa de extinção. Note a semelhança entre este equilíbrio e o equilíbrio do modelo de metapopulação ilha-continente (Equação 4.4) que derivamos no Capítulo 4. A interseção das curvas de extinção e imigração também se assemelha à interseção das curvas de natalidade e mortalidade denso-dependentes na nossa derivação do modelo de crescimento logístico (Figura 2.1) no Capítulo 2.

A Figura 7.5 também mostra como o equilíbrio é caracterizado por uma **taxa de substituição**, que é medida no ponto correspondente à interseção das curvas no eixo dos y . Esta taxa de substituição, T^* , é o número de espécies que continua chegando (ou sumindo) por unidade de tempo no equilíbrio. T pode ser tomado como uma taxa de extinção ou de imigração, porque as duas se igualam no equilíbrio. Com um pouco de geometria, podemos ver pela Figura 7.5 que:

$$\frac{\hat{T}}{\hat{S}} = \frac{E}{P} \quad \text{Expressão 7.5}$$

E conseqüentemente:

$$\hat{T}P = \hat{S}E \quad \text{Expressão 7.6}$$

Rearranjando e substituindo \hat{S} de acordo com a Equação 7.4 obtemos:

$$\hat{T} = \frac{\left(\frac{IP}{I + E}\right)E}{P} \quad \text{Expressão 7.7}$$

* NT: Por consistência com a notação utilizada na literatura, vamos designar a substituição com um T , do inglês 'turnover'.

$$\hat{T} = \frac{IE}{I + E}$$

Equação 7.5

Repare como a taxa de substituição no equilíbrio depende apenas das taxas de imigração e de extinção máximas (I e E) e não do tamanho do reservatório fonte (P). Como seria de esperar, o aumento da taxa máxima de imigração ou de extinção aumenta a taxa de substituição no equilíbrio.

Esta substituição das populações de ilhas no equilíbrio é um aspeto central do modelo de MacArthur-Wilson. Em contraste com muitos dos modelos que estudamos até aqui, o modelo de MacArthur-Wilson não prevê populações estáveis. Pelo contrário, existe sempre colonização e extinção estocástica das populações da ilha. A composição de espécies na ilha está em permanente alteração, embora o número total de espécies permaneça relativamente constante.

Até aqui, construímos um modelo da riqueza de espécies de uma ilha no equilíbrio, mas ainda não explicamos a relação espécies-área. Para isso, precisamos incorporar alguns pressupostos adicionais sobre a demografia das es-

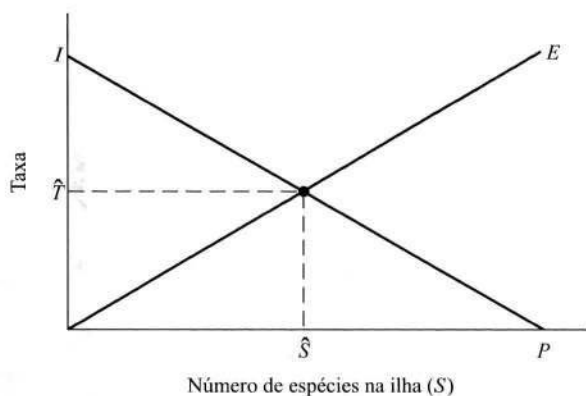


Figura 7.5 Número de espécies no equilíbrio, de acordo com o modelo de MacArthur-Wilson. A interseção das curvas de extinção e de imigração determina o número de espécies no equilíbrio (\hat{S}) e a taxa de substituição no equilíbrio (\hat{T}).

pécies colonizadoras. O primeiro pressuposto é de que o tamanho populacional de cada espécie é proporcional à área da ilha. Em outras palavras, a *densidade* das populações (número de indivíduos por unidade de área) é a mesma em ilhas de diferentes tamanhos. O segundo pressuposto é de que a probabilidade de extinção de uma população diminui com o aumento do tamanho populacional. Este pressuposto resulta diretamente do modelo de estocasticidade demográfica desenvolvido no Capítulo 1. Como os tamanhos populacionais serão maiores em ilhas grandes que em ilhas pequenas, as taxas de extinção correspondentes serão menores nas ilhas grandes.

Imagine que temos uma ilha grande (A_g) e uma ilha pequena (A_p) que diferem na área, mas são idênticas em diversidade de habitat e distância ao reservatório de origem (Figura 7.6). Como as duas ilhas estão à mesma distância do continente e são colonizadas pelo mesmo reservatório de P espécies, elas têm a mesma curva de imigração. No entanto, a taxa de extinção máxima na ilha grande (E_g) é menor que na ilha pequena (E_p) porque os tamanhos populacionais são maiores na ilha grande. Devido a este efeito da área, o número de espécies no equilíbrio é maior na ilha grande e a taxa de substituição dessas espécies é mais baixa.

Podemos também considerar o efeito da distância modificando as curvas de imigração para ilhas próximas e distantes. Suponha que duas ilhas (A_{pr} e A_d) têm a mesma área e os mesmos habitats, mas diferem na distância ao reservatório fonte (Figura 7.7). Como as áreas são iguais, as duas ilhas têm a mesma curva de extinção. Mas a taxa de imigração máxima será mais alta na ilha próxima (I_{pr}) que na ilha distante (I_d). Conseqüentemente, no equilíbrio, a ilha próxima terá mais espécies que a ilha distante. A ilha próxima também terá uma taxa de substituição mais alta que a ilha distante.

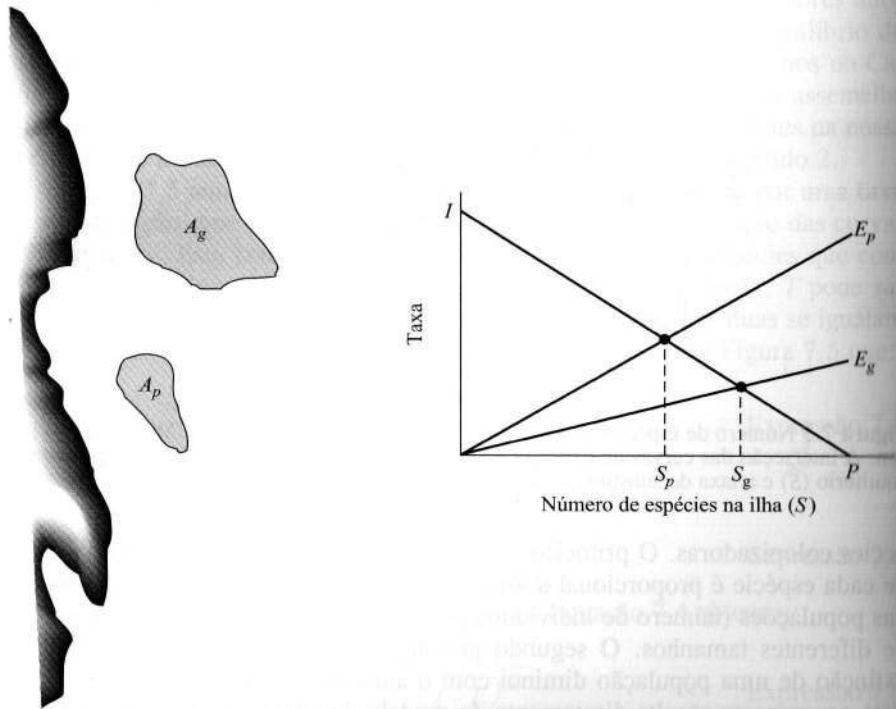


Figura 7.6 Efeito da área no modelo de MacArthur-Wilson. Ilhas menores têm populações menores, o que aumenta a taxa de extinção e resulta em um menor número de espécies no equilíbrio. E_p é a taxa de extinção máxima para ilhas pequenas; E_g é a taxa de extinção máxima para ilhas grandes.

Deste modo, a riqueza de espécies numa ilha do modelo MacArthur-Wilson é unicamente determinada pela geometria da ilha – a sua área determina a taxa de extinção e a sua distância, ou isolamento, determina a taxa de imigração. A interseção destas duas curvas controla o número e a taxa de substituição de espécies no equilíbrio.

Pressupostos do Modelo

Embora o modelo de equilíbrio preveja padrões de riqueza de espécies, os seus pressupostos básicos são ao nível das populações. Os pressupostos são os seguintes:

✓ *Uma ilha é potencialmente colonizável por um conjunto de P espécies que provêm de um mesmo reservatório fonte e têm probabilidades de extinção e colonização semelhantes.* Este pressuposto implica que as espécies no reservatório fonte e na ilha não estão sofrendo alterações evolutivas que pos-

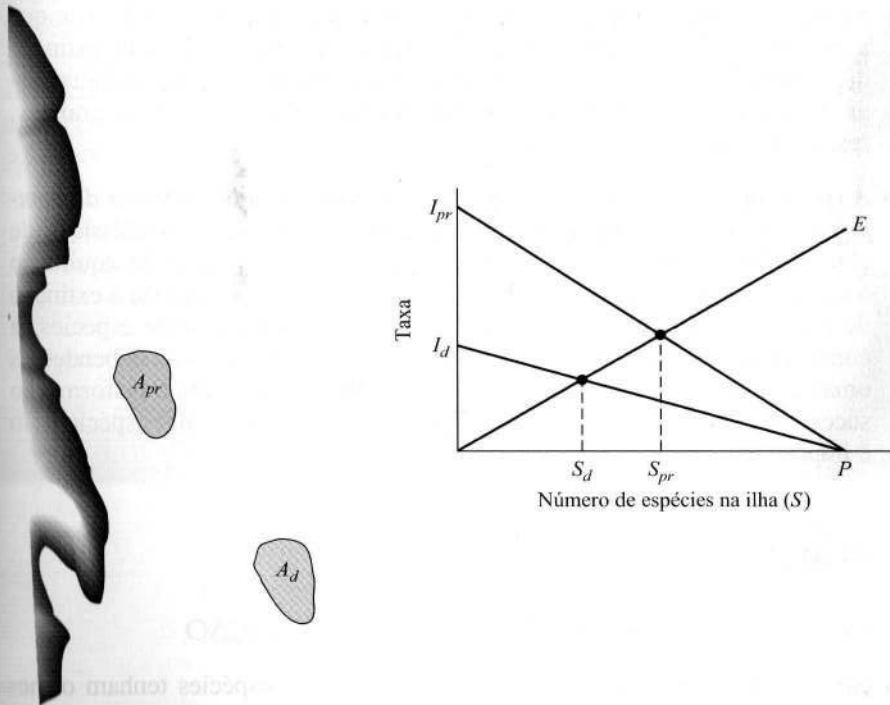


Figura 7.7 Efeito da distância no modelo de MacArthur-Wilson. Ilhas distantes ou isoladas do reservatório fonte têm uma taxa de imigração reduzida, que resulta em um número de espécies baixo no equilíbrio. I_{pr} é a taxa de imigração máxima para ilhas próximas; I_d é a taxa de imigração máxima para ilhas distantes.

sam alterar as suas taxas de extinção ou de colonização. Assim, como muitos modelos ecológicos, o modelo de equilíbrio não incorpora mecanismos evolutivos nem restrições históricas na previsão da riqueza de espécies.

- ✓ *A probabilidade de colonização é inversamente proporcional ao isolamento ou distância ao reservatório fonte.* Ilhas isoladas têm curvas de imigração mais suaves que ilhas não isoladas. Na ausência de outros fatores, o isolamento diminui o número de espécies no equilíbrio (ver Problema 7.2).
- ✓ *O tamanho da população de uma espécie é proporcional à área da ilha.* Em outras palavras, a densidade de cada população (número de indivíduos /área) não varia através do arquipélago. Modelos alternativos (Schoener 1976) assumem que as interações competitivas são suficientemente importantes para que o tamanho das populações seja afetado não só pela área da ilha, mas também pela riqueza de espécies.
- ✓ *A probabilidade de uma população se extinguir é inversamente proporcional ao seu tamanho.* Embora o modelo de equilíbrio não preveja explicitamente os tamanhos populacionais, este pressuposto incorpora a idéia de que a estocasticidade demográfica (ver Capítulo 1) aumenta a chance de extinção das populações pequenas. Este pressuposto e o anterior asseguram uma curva de extinção mais inclinada nas ilhas pequenas do que nas ilhas grandes, resultando numa curva espécies-área.
- ✓ *A colonização e a extinção de populações locais são independentes da composição de espécies na ilha.* Em contraste com os modelos clássicos de competição (Capítulo 5) e predação (Capítulo 6), o modelo de equilíbrio assume que a presença de uma espécie não afeta a colonização ou a extinção de outra. Se as extinções são independentes da composição de espécies, a comunidade da ilha é “não-interativa”. Se as colonizações são independentes umas das outras, a comunidade da ilha não está sofrendo uma transformação sucessional, porque a ordem particular de chegada e partida das espécies não é importante.

Variações do Modelo

CURVAS NÃO-LINEARES DE IMIGRAÇÃO E EXTINÇÃO

A curva linear de imigração implica em que todas as espécies tenham o mesmo potencial para dispersar e para colonizar ilhas. Mas suponha que algumas espécies são muito melhor dispersoras e colonizadoras que outras. Estas estariam entre as primeiras espécies a colonizar uma ilha vazia, enquanto as piores dispersoras chegariam mais tarde na seqüência de colonizações. A dispersão

diferenciada resulta numa curva de imigração exponencial, com um declínio acentuado no início, e uma diminuição mais lenta à medida que cresce o número de espécies na comunidade (Figura 7.8).

Igualmente, a curva de extinção linear implica que as extinções das espécies são independentes umas das outras. Seria mais realista assumir que a competição aumenta a taxa de extinção quando o número de espécies é alto. Neste caso, a curva de extinção aumenta exponencialmente com S (Figura 7.8). Os livros texto costumam apresentar o modelo de MacArthur-Wilson com estas curvas de imigração e de extinção não-lineares. Felizmente, as previsões básicas do modelo são as mesmas, seja com curvas lineares ou com curvas não-lineares.

EFEITOS DE ÁREA E DE DISTÂNCIA

No modelo de MacArthur-Wilson, tanto a área como a distância afetam a extinção e a imigração. Mas o modelo básico descreve apenas dois mecanismos: o efeito da área na extinção e o efeito da distância na imigração (Figura 7.9). Nas duas próximas seções, vamos explorar brevemente o efeito da distância sobre a extinção (“efeito de resgate”) e o efeito da área da ilha sobre a imigração (“efeito de alvo”). Estas modificações incorporam mais realismo biológico, mas elas também complicam as previsões do modelo simples de MacArthur-Wilson. Finalmente, vamos desenvolver um modelo de “amostragem passiva” que consegue explicar a relação espécies-área sem invocar especialização de habitat ou equilíbrio no número de espécies.

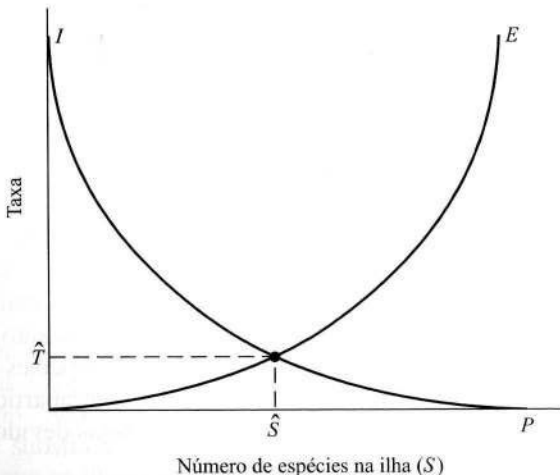


Figura 7.8 Curvas não-lineares de imigração e extinção no modelo de MacArthur-Wilson. Estas curvas podem refletir a influência das interações entre espécies na taxa de extinção, e da capacidade de colonização diferenciada na taxa de imigração. Qualitativamente, as previsões deste modelo não-linear são semelhantes às do modelo linear descrito no texto.

| | Área | Distância |
|-----------|----------------|-------------------|
| Imigração | Efeito de alvo | MW |
| Extinção | MW | Efeito de resgate |

Figura 7.9 Efeitos da área e da distância no modelo de MacArthur-Wilson. O modelo básico (MW) considera os efeitos da área sobre a taxa de extinção e da distância sobre a taxa de imigração. Extensões do modelo básico incorporam o efeito da distância sobre a taxa de extinção (efeito de resgate), ou o efeito da área sobre a taxa de imigração (efeito de alvo).

O EFEITO DE RESGATE

O modelo de MacArthur-Wilson assume que a distância (ou isolamento) afeta apenas a taxa de imigração. No entanto, como vimos no Capítulo 4, o isolamento também pode afetar a probabilidade de extinção. Nos modelos de metapopulação do Capítulo 4, definimos o efeito de resgate como uma redução na probabilidade de extinção local associada a um aumento na proporção de manchas ocupadas. No modelo de ilhas, podemos definir o efeito de resgate como uma redução na probabilidade de extinção local em ilhas próximas relativamente à mesma probabilidade em ilhas distantes (Brown & Kodric-Brown 1977). A Figura 7.10 ilustra a alteração das curvas de extinção e de imigração na presença de um efeito de resgate. A previsão básica de que ilhas grandes têm mais espécies que ilhas pequenas não é alterada pelo efeito de resgate. No entanto, o modelo de MacArthur-Wilson original prevê *menos* substituição de espécies nas ilhas mais isoladas porque elas recebem menos imigrantes. Em contrapartida, o efeito de resgate pode gerar *mais* substituição em ilhas mais isoladas devido a um aumento na taxa de extinção.

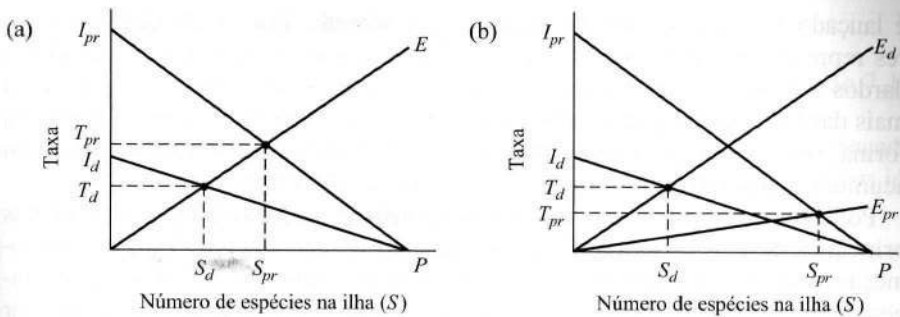


Figura 7.10 O efeito de resgate promove uma redução da taxa de extinção em ilhas próximas relativamente a ilhas distantes. Enquanto o modelo simples de MacArthur-Wilson prevê substituição mais alta em ilhas próximas (a), o efeito de resgate pode resultar num aumento da substituição em ilhas mais distantes (b). T_{pr} é a taxa de substituição em ilhas próximas; T_d é a taxa de substituição em ilhas distantes.

O EFEITO DE ALVO

O modelo de MacArthur-Wilson considera que a área afeta apenas a taxa de extinção. No entanto, a área de uma ilha também pode afetar a taxa de imigração. Se pensarmos nas ilhas como alvos que interceptam indivíduos colonizadores, é fácil conceber que as ilhas grandes tenham taxas de imigração mais altas que as ilhas pequenas (Lomolino 1990). Podemos incorporar este **efeito de alvo** se assumirmos que a taxa de imigração é mais alta nas ilhas grandes que nas ilhas pequenas. Como na nossa análise do efeito de resgate, esta mudança não altera o padrão do número de espécies em ilhas grandes e pequenas. Se o efeito de alvo for suficientemente forte, o modelo continua prevendo uma relação espécies-área, porém a substituição será maior nas ilhas grandes que nas ilhas pequenas (Figura 7.11).

O MODELO DE AMOSTRAGEM PASSIVA

As curvas de taxas não-lineares, efeito de resgate e efeito de alvo são variações bastante simples do modelo de equilíbrio de MacArthur-Wilson. Tal como o modelo original, estas variações descrevem a riqueza de espécies como um balanço entre a imigração em curso e a extinção em curso. Mas não haverá uma explicação mais simples para a relação espécies-área? Suponha que as ilhas funcionam como "alvos" passivos que acumulam indivíduos ao acaso. Mesmo na ausência de substituição de equilíbrio ou de efeitos de habitat, continuaríamos prevendo que as ilhas grandes acumulassem mais espécies, apenas por um processo aleatório.

Por analogia, é útil pensar nas ilhas como um conjunto de alvos. A área de cada ilha é equivalente à área de cada alvo. Cada organismo é um dardo que

é lançado para o conjunto de alvos aleatoriamente. Dardos de diferentes cores representam diferentes espécies. Suponha que jogamos um conjunto destes dardos nos alvos. Aleatoriamente, esperamos que os alvos maiores acumulem mais dardos, e conseqüentemente mais cores, que os alvos menores. Da mesma forma, se os indivíduos colonizarem as ilhas ao acaso, as ilhas maiores deveriam acumular mais indivíduos e mais espécies que as ilhas menores.

Podemos desenvolver este **modelo de amostragem passiva** a partir de alguns princípios básicos de teoria das probabilidades (Coleman et al. 1982). Para começar, assuma que temos um conjunto de k ilhas. Vamos usar o índice de contagem i para designar a i -ésima ilha. A área da i -ésima ilha da lista é designada por a_i . Por exemplo, se a quinta ilha da nossa lista tiver uma área de 100 quilômetros quadrados, $a_5 = 100$. Igualmente, assumimos um conjunto de s espécies. O índice de contagem j designará a j -ésima espécie. A abundância total da espécie j (somada através das ilhas) será n_j . Por exemplo, se existirem um total de 300 indivíduos da sexta espécie em todo o arquipélago, $n_6 = 300$.

Considere que a soma das áreas de todas as ilhas é igual a A :

$$A = \sum_{i=1}^k a_i \quad \text{Expressão 7.8}$$

Em seguida, defina x_i como a **área relativa** da i -ésima ilha:

$$x_i = \frac{a_i}{A} \quad \text{Expressão 7.9}$$

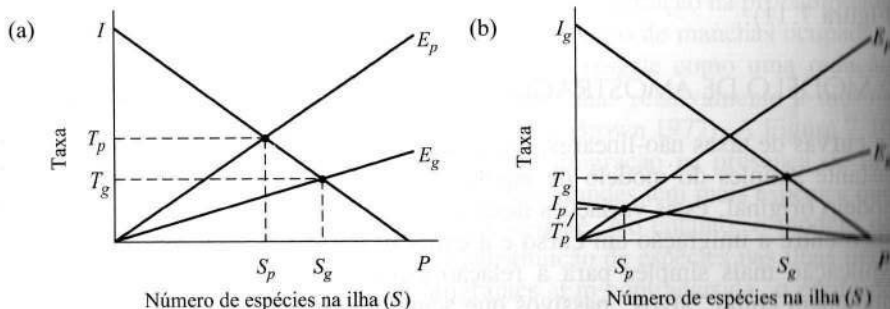


Figura 7.11 O efeito de alvo promove um aumento da taxa de imigração em ilhas grandes relativamente a ilhas pequenas. Enquanto o modelo de MacArthur-Wilson simples prevê substituição mais alta em ilhas menores (a), o efeito de alvo pode aumentar a substituição nas ilhas grandes (b). T_g é a taxa de substituição em ilhas pequenas; T_p é a taxa de substituição em ilhas grandes.

Note que a soma destas áreas relativas é igual a 1,0:

$$\sum_{i=1}^k x_i = 1,0 \quad \text{Expressão 7.10}$$

x_i também pode ser interpretado como a probabilidade de um indivíduo lançado ao acaso vir a interceptar uma ilha de área a_i . Logo, a probabilidade de um indivíduo *não* atingir (ou falhar) uma determinada ilha é:

$$P(1 \text{ falha}) = 1 - x_i \quad \text{Expressão 7.11}$$

Para a espécie j , a probabilidade de que *todos* os n_j indivíduos falhem a ilha é:

$$P(n_j \text{ falhas}) = (1 - x_i)^{n_j} \quad \text{Expressão 7.12}$$

A Expressão 7.12 nos dá a probabilidade de que nenhum dos n_j indivíduos da espécie j caia na ilha. Portanto, a probabilidade de que *pelo menos* um indivíduo da espécie j caia na ilha é:

$$P(\text{espécie } j \text{ ocorre na ilha } i) = 1 - (1 - x_i)^{n_j} \quad \text{Expressão 7.13}$$

Finalmente, se somarmos todas estas probabilidades para todas as espécies, obtemos a riqueza de espécies esperada para a ilha i [$E(S_i)$]:

$$E(S_i) = \sum_{j=1}^s [1 - (1 - x_i)^{n_j}] \quad \text{Equação 7.6}$$

Porque a riqueza de espécies esperada deveria igualar a soma das probabilidades de ocorrência das espécies? Suponha que a probabilidade de ocorrência de cada espécie era 0,5. Intuitivamente, você esperaria que aproximadamente metade das espécies do arquipélago ocorressem na ilha. Existe uma variância associada a este valor esperado (Coleman et al. 1982) mas a sua derivação fica além do âmbito deste livro.

Tal como o modelo de MacArthur-Wilson, o modelo de amostragem passiva prevê mais espécies nas ilhas grandes que nas pequenas. No entanto, o modelo de MacArthur-Wilson prevê extinção recorrente e substituição das populações das ilhas, enquanto o modelo de amostragem passiva não invoca substituição. Em vez disso, o modelo de amostragem passiva prevê que uma espécie abundante tenha maior chance de ocorrer numa ilha do que uma espécie com menos indivíduos. Na verdade, se uma ilha for extraordinariamente pequena, é muito pouco provável que alguma vez lá ocorra uma espécie rara. Assim, o modelo de amostragem passiva nos dá maior poder preditivo sobre a composição de espécies do que o modelo de MacArthur-Wilson. O modelo de amostragem passiva não considera explicitamente o efeito da distância, embora pudéssemos estender a teoria modificando a área relativa do alvo em função da sua distância ao reservatório de origem.

Exemplos Empíricos

INSETOS EM ILHAS DE MANGUE

O mais famoso teste do modelo de equilíbrio foi realizado por Edward O. Wilson e o seu aluno, Daniel Simberloff. Estes autores estudaram os insetos que colonizam pequenas “ilhas” de mangue no arquipélago das *Florida Keys* (Simberloff & Wilson 1969, Wilson & Simberloff 1969). Cada ilha consistia em uma ou várias árvores de mangue vermelho (*Rhizophora mangle*) crescendo em água do mar pouco profunda. O reservatório de origem para estas ilhas era de aproximadamente 250 espécies de artrópodes e cada ilha suportava entre 20 e 50 espécies. Existem milhares de ilhas de mangue deste tipo nas *Florida Keys*, cada uma com a sua área e a sua distância à origem dos colonizadores.

Simberloff e Wilson escolheram seis ilhas para manipulação experimental e realizaram um levantamento cuidadoso de todos os artrópodes que lá existiam no início do experimento. Em seguida, as ilhas foram cobertas com uma lona e fumigadas com um inseticida, brometo de metila, para matar todos os artrópodes. Ao longo do ano seguinte, os autores fizeram vários levantamentos das ilhas, registrando a presença de diferentes insetos em processo de recolonização. As previsões básicas do modelo de equilíbrio foram confirmadas: na maioria das ilhas, após 250 dias o número de espécies tinha retornado para um nível aproximadamente igual ao que precedia a defaunação (Figura 7.12). Ilhas grandes e próximas acumularam mais espécies que as ilhas pequenas e distantes.

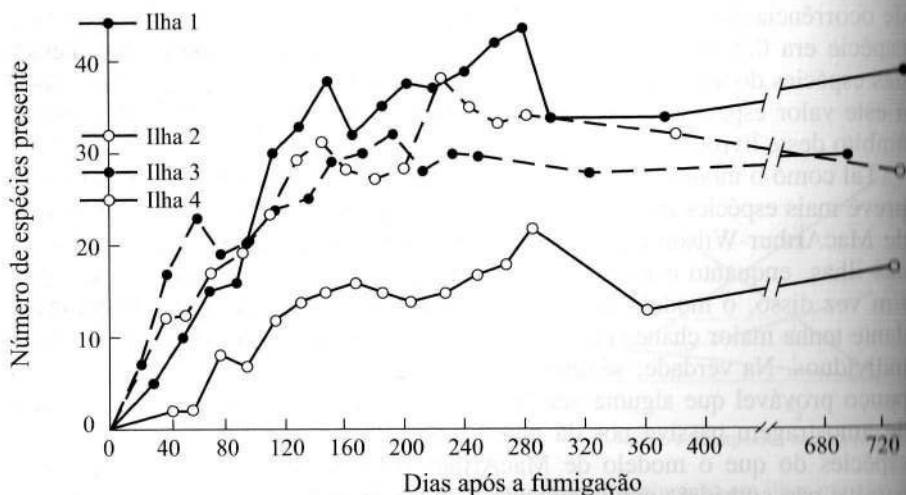


Figura 7.12 Recolonização de insetos em quatro ilhas de mangue defaunadas. O eixo dos y indica a riqueza de espécies de cada ilha antes da fumigação. Após 250 dias, a maioria das ilhas atingiu uma riqueza de espécies equilíbrio aproximadamente igual à riqueza inicial. (De Simberloff & Wilson 1969)

Talvez ainda mais relevante, os levantamentos sucessivos revelaram uma substituição considerável na composição de espécies – a previsão essencial do modelo de MacArthur-Wilson. A Figura 7.13 mostra parte dos dados de recolonização para uma das seis ilhas experimentais. Embora o número de espécies tenha retornado aproximadamente a um equilíbrio, a identidade das espécies muda consideravelmente de censo para censo, com uma taxa de substituição estimada em 0,67 espécies por dia.

Não obstante, Simberloff (1976) reanalisou os dados do mangue e questionou a idéia de que tivesse havido tanta substituição. O questionamento salienta a importância de distinguir entre extinções locais de populações reprodutivas relativamente isoladas e a breve passagem de indivíduos em trânsito entre ilhas. Na nova análise, Simberloff excluiu dos dados todas as populações representadas por apenas um ou dois indivíduos, por ser pouco provável que elas representassem populações reprodutivas. Ele também excluiu as populações que desapareciam antes de ter passado tempo suficiente para a reprodução. A estimativa corrigida da substituição foi de 1,5 extinções por ano! Simberloff (1976) defende que um teste da teoria de equilíbrio requer uma definição cuidadosa do que realmente significa uma “colonização” e que a maioria das substituições observadas nas comunidades de insetos das ilhas de mangue se deu entre espécies transientes.

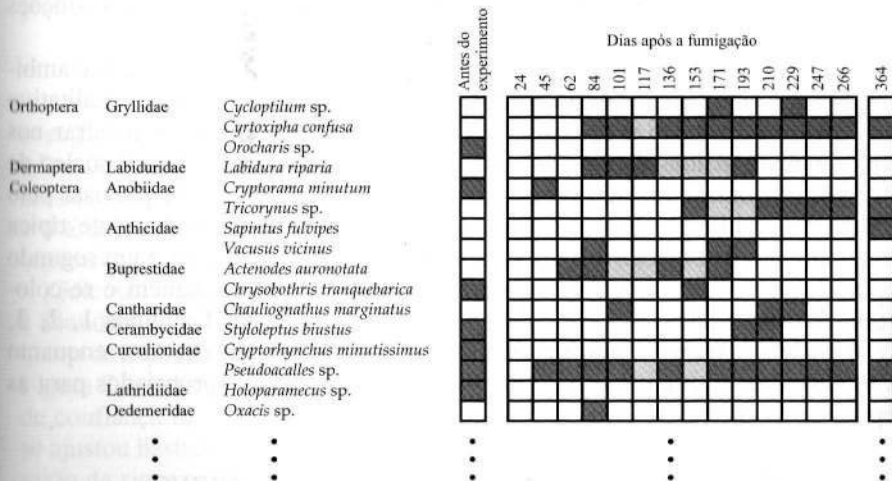


Figura 7.13 Registros de colonização e extinção para uma ilha de mangue. Cada linha é uma espécie e cada coluna é um censo. Os registros mostrados correspondem a 16 das 90 espécies de artrópodes que colonizaram a ilha. Os quadrados em branco indicam ausência de espécies; os quadrados mais escuros indicam presença. Os quadrados com sombreado claro indicam que a espécie não foi vista, mas a sua presença foi inferida por outros meios. Note a substituição considerável de espécies de um censo para o outro. (De Simberloff & Wilson 1969)

AVES NIDIFICANTES DE *EASTERN WOOD*

Embora as curvas de extinção e colonização (Figura 7.5) sejam a alma do modelo de equilíbrio, elas raramente foram medidas no campo. Entre as raras exceções, salienta-se um estudo de longo-termo das populações de aves numa pequena parcela duma floresta de carvalhos (Williamson 1981). Desde 1947 até 1975, uma equipe de ornitólogos realizou censos anuais de *Eastern Wood*, uma parcela de floresta de carvalhos com 16 hectares em *Surrey*, na Inglaterra. O registro de extinções e colonizações pode ser representado em função do número de espécies presentes em cada ano, que variou de 27 a 36. A curva de imigração se ajustou às previsões básicas do modelo de equilíbrio, diminuindo de um máximo estimado de 16 espécies por ano para um mínimo de zero quando existiam 40 espécies residentes. Isto é um pouco menos que as 44 espécies estimadas para o reservatório fonte. Tal como previsto no modelo de MacArthur-Wilson, a taxa de extinção aumentou com S , embora houvesse tanta variação nos dados que a tendência não foi estatisticamente significativa (Figura 7.14).

Tal como na análise de Simberloff (1976), uma consideração detalhada do estatuto reprodutivo complica a imagem do equilíbrio de espécies. Um núcleo de 14 espécies nidificou na floresta todos os anos. Um segundo grupo de 19 espécies nunca chegou a estabelecer populações seguras. Este grupo incluiu espécies cuja reprodução não foi confirmada (6), espécies representadas só por 1 ou 2 casais na parcela (9), e espécies com territórios maiores do que a parcela (4). As 11 espécies restantes foram nidificantes ocasionais que sofreram extinções frequentes.

O ajuste destes dados ao modelo de MacArthur-Wilson é relativamente ambíguo. Por um lado, a existência de substituição de espécies e o aspecto qualitativo das curvas de extinção e colonização (Figura 7.14) parecem se enquadrar nos requerimentos básicos do modelo. Por outro lado, a existência de um núcleo de 14 espécies que sempre nidifica na parcela não poderia ter sido prevista pelo modelo de equilíbrio. Esta estrutura de comunidade pode ser bastante típica – um conjunto de espécies com populações estáveis e persistentes e um segundo conjunto de espécies com populações transitientes que, se extinguem e re-colonizam frequentemente. Os modelos que desenvolvemos nos Capítulos 1, 2, 3, 5 e 6 podem ser mais apropriados para as populações persistentes, enquanto os modelos neste capítulo e no Capítulo 4 podem ser mais apropriados para as populações transitientes.

AVES NIDIFICANTES NAS ILHAS DO LAGO *PYMATUNING*

Embora o modelo de amostragem passiva tenha sido concebido há mais de 70 anos (Arrhenius 1921), ele só recebeu maior atenção a partir do início dos anos 80. Coleman et al. (1982) desenvolveram previsões matemáticas do modelo de amostragem passiva e testaram estas previsões com dados de aves nidificantes em ilhas. Os autores realizaram censos detalhados de ninhos e territórios de

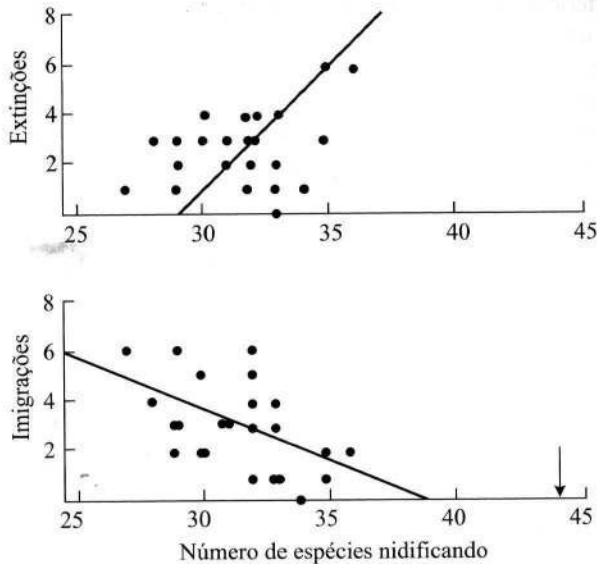


Figura 7.14 Taxas de extinção e de imigração (espécies por ano) para aves nidificantes em *Eastern Wood*. A curva de imigração desceu significativamente com o aumento do número de espécies, mas a curva de extinção mostrou só uma fraca relação positiva com a riqueza de espécies. A seta indica 44 espécies, a estimativa de riqueza para o reservatório de origem. Compare com as Figuras 7.3 e 7.4. (De Williamson 1981)

aves em um conjunto de ilhas no Lago *Pymatuning*, na fronteira entre o Ohio e a Pennsylvania. Originalmente estas ilhas eram topos de colina, até à criação de uma represa em 1932. As ilhas retiveram a sua vegetação de floresta caducifólia e o arquipélago suporta um conjunto de aproximadamente 36 espécies de aves terrestres nidificantes.

Coleman et al. (1982) conheciam a área de cada ilha e assim puderam estimar a abundância de cada espécie nas ilhas. Eles usaram estes dados para prever a riqueza de espécies nas ilhas, de acordo com o modelo de amostragem passiva. Na Figura 7.5, a linha contínua mostra a riqueza de espécies prevista e um intervalo de confiança baseado no modelo de amostragem passiva. A riqueza de espécies se ajustou bastante bem a esta previsão na maioria das ilhas. Na realidade, a previsão da riqueza de espécies nas ilhas pelo modelo de amostragem passiva ficou mais próxima dos valores observados que a previsão da função de potência.

Uma desvantagem do modelo de amostragem passiva é que ele requer estimativas da abundância de todas as espécies em todas as ilhas e estas podem ser difíceis de obter. Uma segunda desvantagem é que a analogia dos alvos é conceitualmente simples, mas biologicamente pouco realista. O sucesso da colonização é afetado por muitos outros fatores além da área da ilha, incluindo

condições meteorológicas e correntes aquáticas, migrações sazonais, recursos alimentares e a presença de outras espécies que possam atuar como predadoras ou competidoras.

Para concluir, a relação espécies-área representa um dos poucos padrões gerais em ecologia, mas a sua causa continua elusiva. As explicações da hipótese de diversidade de habitat, do modelo de MacArthur-Wilson e do modelo de amostragem passiva não são mutuamente exclusivas – cada uma delas pode contribuir para a relação espécies-área. São necessários mais dados sobre diversidade de habitat, substituição de espécies e estrutura do reservatório de origem para entender melhor a contribuição relativa de cada explicação para a curva espécies-área.

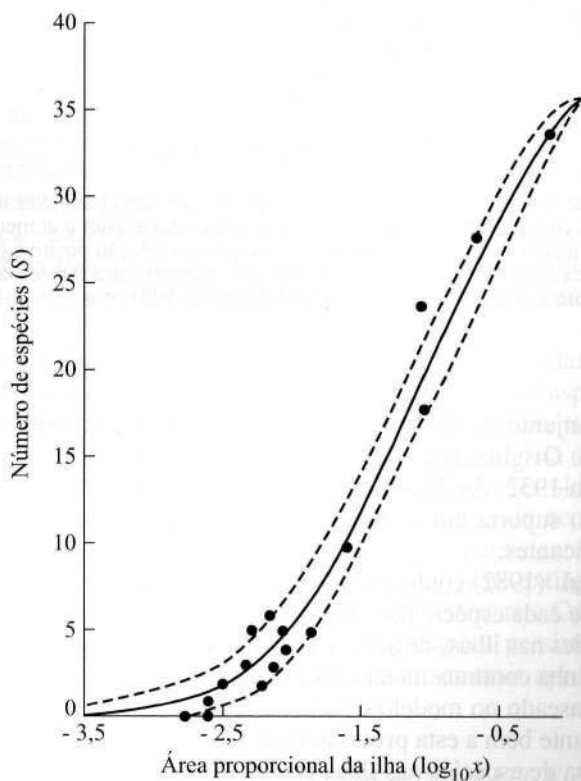


Figura 7.15 Valores observados e esperados para a riqueza de espécies de aves terrestres nidificantes em ilhas do Lago Pymatuning. O eixo dos x mostra o logaritmo da área de cada ilha em proporção da área total. A linha contínua mostra a riqueza de espécies esperada e as linhas a tracejado delimitam o intervalo de confiança baseado no modelo de amostragem passiva. Cada círculo indica um valor de riqueza de espécies observada para uma ilha. Repare no bom ajuste entre os dados observados e as previsões do modelo. (De Coleman et al. 1982)

Problemas

- 7.1 A função de potência que melhor se ajusta aos dados das aves terrestres do Caribe, na Figura 7.1, tem por constantes $c = 8,759$ e $z = 0,113$. A ilha de Granada tem uma área de aproximadamente 310 quilômetros quadrados e suporta 17 espécies de aves terrestres.
- Qual é o número de espécies previsto pela função de potência?
 - Suponha que metade da área da ilha desaparece numa erupção vulcânica. Com base na função de potência, quantas espécies deveriam permanecer na ilha?
- 7.2 Sua colega regressa do Pacífico Sul com dados sobre lagartos em ilhas. “Veja bem”, diz ela, “meus dados mostram que tem mais espécies de lagartos em ilhas pequenas que em ilhas grandes. Isso refuta o modelo de equilíbrio de MacArthur-Wilson!” Usando um conjunto apropriado de curvas de extinção e de imigração, mostre como o modelo de MacArthur-Wilson pode prever a ocorrência de mais espécies numa ilha pequena (A_2) que numa ilha grande (A_1).
- 7.3 Suponha que uma ilha em equilíbrio de MacArthur-Wilson suporta 75 espécies provenientes de um reservatório fonte com 100 espécies. A taxa de extinção máxima (E) é de 10 extinções por ano. Calcule a taxa de imigração máxima (I). Se o I duplicar, qual será a nova riqueza de equilíbrio e a nova taxa de substituição?
- *7.4 Aqui estão alguns dados hipotéticos sobre a abundância de seis espécies de cactos em quatro pequenas ilhas desérticas:

| | Ilha 1 (110 ha) | Ilha 2 (100 ha) | Ilha 3 (10 ha) | Ilha 4 (5 ha) |
|---------|--------------------|--------------------|-------------------|------------------|
| Cacto A | 3 | 0 | 0 | 0 |
| Cacto B | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Cacto C | 4 | 2 | 3 | 1 |
| Cacto D | 2 | 0 | 2 | 2 |
| Cacto E | 1 | 0 | 1 | 0 |
| Cacto F | 1 | 0 | 0 | 3 |

Calcule o número de espécies esperado em cada ilha, de acordo com o modelo de amostragem passiva. Os valores esperados são próximos dos números de espécies observados?

Problemas

1) A função $f(x)$ é definida por $f(x) = \frac{1}{x^2}$ para $x \neq 0$. Calcule o valor de $f(2)$.

2) Uma função $f(x)$ é definida por $f(x) = 2x + 3$ para $x \geq 0$. Calcule o valor de $f(4)$.

3) Uma função $f(x)$ é definida por $f(x) = x^2 - 4x + 4$ para $x \geq 0$. Calcule o valor de $f(2)$.

4) Uma função $f(x)$ é definida por $f(x) = \frac{1}{x}$ para $x \neq 0$. Calcule o valor de $f(3)$.

5) Aqui estão alguns exemplos de funções. Calcule o valor de $f(1)$ para cada uma delas.

| Função | Domínio | Imagem |
|------------------------|------------------------------|------------------------------|
| $f(x) = 2x + 3$ | \mathbb{R} | \mathbb{R} |
| $f(x) = x^2 - 4x + 4$ | \mathbb{R} | \mathbb{R} |
| $f(x) = \frac{1}{x}$ | $\mathbb{R} \setminus \{0\}$ | $\mathbb{R} \setminus \{0\}$ |
| $f(x) = \frac{1}{x^2}$ | $\mathbb{R} \setminus \{0\}$ | \mathbb{R}^+ |

Calcule o número de espécies que vivem em cada um dos locais A, B, C, D, E e F.