

|             |
|-------------|
| PASTA: 45   |
| 3 F FOLHAS  |
| DATA: 06/10 |

QH 014 0465. 2. CD

## CAPÍTULO 13

# Biogeografia de Ilhas: Padrões em Riqueza de Espécies

As ilhas sempre tiveram uma grande influência na biogeografia, desproporcional às diminutas frações de superfície terrestre que representam. A razão para isso é simples: ilhas e outros habitats insulares, tais como topos de montanhas, fontes, lagos e cavernas são ideais para experimentos naturais. Eles são bem definidos, relativamente simples, isolados e numerosos – freqüentemente ocorrendo em arquipélagos de dezenas ou centenas de ilhas.

Da mesma maneira que as condições podem ser variadas em experimentos manipulados artificiais, as ilhas podem variar em muitas características ambientais (por exemplo, área, isolamento ou presença de predadores e competidores). Desse modo, os efeitos de cada fator na estrutura da comunidade podem ser avaliados. Apesar das limitações de tais experimentos naturais, eles têm uma importante vantagem sobre as manipulações artificiais pelo fato de que eles foram estabelecidos há tempo suficiente para que possam ser consideradas as respostas evolutivas como variáveis. Tudo que resta a fazer é agrupar os dados e interpretá-los corretamente. Isso, no entanto, não tem sido uma tarefa fácil. Dados básicos sobre biotas insulares ainda estão sendo compilados, e sua interpretação está comumente sujeita a controvérsias. Como em qualquer outro estudo científico, um experimento natural precisa ser bem projetado. Ou seja, de todas as ilhas que poderíamos estudar, devemos escolher com prudência uma sub-amostra de ilhas que minimiza ou controla a variação em relação a todos os fatores, exceto aqueles centrais às hipóteses de trabalho.

Certamente, o desafio de elaborar experimentos rigorosos e criteriosos, reunindo e analisando dados e testando métodos e idéias alternativas são comuns a todos os experimentos científicos, sejam naturais ou manipulados. Como será visto, os biogeógrafos utilizaram ambos os métodos para chegar a conclusões sobre os processos que influenciam as comunidades insulares e, por sua vez, obtiveram importantes conclusões sobre as forças que estruturam as comunidades do continente.

### Cenário Histórico

Desde os trabalhos pioneiros de Forster e Candolle durante os séculos XVIII e início do XIX, os estudos de ilhas, topos de montanhas e outros ecossistemas isolados influenciaram fortemente o desenvolvimento da biogeografia. Como visto no Capítulo 2, a influência de ilhas na biogeografia, na biologia evolutiva e na ecologia tornou-se mais profunda no início do século XIX, quando várias nações

européias se empenharam em explorar, mapear e estudar o mundo. Os naturalistas freqüentemente acompanharam essas viagens exploratórias. O melhor em relação a esses naturalistas – notavelmente Wallace, Darwin e Hooker – foi que eles não apenas coletaram e descreveram os espécimes que encontraram, mas também observaram padrões na natureza e buscaram explicações para eles. Alguns dos padrões mais claros eram aparentes entre as várias ilhas de arquipélagos oceânicos. As experiências de Darwin em Galápagos, as viagens de Wallace às Índias Orientais e as explorações de Hooker no Oceano Sul tiveram profundos efeitos no pensamento desses cientistas e, conseqüentemente, nas idéias sobre evolução e áreas afins da biologia ambiental que revolucionaram o pensamento científico na metade dos anos de 1800.

Uma outra revolução – bem mais modesta, mas que todavia constitui um grande passo em relação ao pensamento científico – ocorreu na metade dos anos de 1900, com a integração dos conceitos da ecologia, evolução e biogeografia. É difícil apontar o começo exato desse empenho, mas as ilhas novamente desempenharam um papel central. Um desses pioneiros foi David Lack (1947, 1976), quem primeiro conduziu no início de sua carreira um estudo clássico sobre a evolução e ecologia dos tentilhões de Darwin no arquipélago de Galápagos e, pouco antes de sua morte, investigou a distribuição e ecologia de pássaros nas Índias Ocidentais. Assim como Lack orientou-se através de Darwin até Galápagos, um outro ornitólogo, Ernst Mayr (1942, 1963), seguiu Wallace da mesma forma até as Índias Orientais e retornou deixando-nos uma importante contribuição quanto ao entendimento da especiação e outros aspectos dos processos evolutivos. Um outro pioneiro foi G. E. Hutchinson (1958, 1959, 1967), que também viajou muito, mas estudou lagos ao invés de ilhas. Em seu artigo de 1959 “Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animais?” (Homenagem à Santa Rosália ou por que existem tantos tipos de animais?), Hutchinson chamou a atenção ao problema de como explicar a variação geográfica na diversidade das espécies. Desde então, o problema permaneceu como o foco na biogeografia ecológica e na ecologia de comunidades até hoje.

Se pudermos dizer que alguma contribuição precipitou a recente revolução na biogeografia ecológica, esta é sem dúvida a de Robert MacArthur e Edward Wilson com a **teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas** (1963, 1967). Este trabalho seminal foi completado quando ambos os autores eram jovens. MacArthur foi um estudante de Hutchinson em Yale. Sua dissertação de doutorado (1958) foi um estudo clássico de competição e coexistência em várias espécies de pássaros canoros intimamente relacionados. Após a obtenção de seu título, seu pós-doutoramento foi na Grã-Bretanha com Lack e então foi professor nas universidades de Pensilvânia e de Princeton. Wilson, que passou toda a sua carreira em Harvard, começou como sistemata: Fortemente influenciado por Mayr, ele trabalhou muito com as origens e com as relações das formigas das Índias Orientais e do Pacífico Sul. Foi também co-autor do trabalho clássico sobre substituição de caráter (Brown e Wilson 1956). Ambos os autores tiveram uma experiência extensiva com ilhas: MacArthur em ilhas montanhosas do sudoeste dos Estados Unidos, nas Índias Ocidentais e em pequenas ilhas afastadas das costas do Maine e do Panamá; Wilson nas Índias Orientais, Polinésia e em Florida Keys. Ambos tiveram carreiras ilustres. MacArthur morreu de câncer em 1972, com 42 anos de idade, mas já havia produzido muitos trabalhos teóricos sobre ecologia de populações e de comunidades, que ainda hoje motivam pesquisas nesses campos. Wilson continuou a trabalhar com insetos sociais, especialmente formigas, mas seu interesse oscilava de sistemática e biogeografia para comportamento animal (Wilson 1975), e mais recentemente, para a conservação da biodiversidade.

A teoria do equilíbrio de MacArthur e Wilson representou uma mudança radical no pensamento biogeográfico. Antes do trabalho deles, os pesquisadores haviam focado problemas históricos e em abordagens idiossincráticas. As questões primárias da biogeografia foram sempre aquelas abordadas no

Capítulo 2: onde um grupo taxonômico particular se originou e como sua diversidade e distribuição mudou, como resultado da subsequente dispersão, especiação e extinção? Obviamente essas questões têm um foco histórico e filogenético e são questões *ad hoc*, no sentido de que são normalmente aplicadas a táxons particulares ou a regiões específicas.

Antes de 1960, o tema dominante de biogeografia de ilhas era o que algumas vezes é chamado de **teoria estática** de ilhas (Dexter 1978). Basicamente, essa teoria afirmava que a estrutura da comunidade insular era fixa no tempo ecológico – ou seja, que a composição das espécies permanecia inalterada, a menos que fosse modificada por processos evolutivos de longo prazo. De acordo com a teoria estática, a estrutura da comunidade insular resultava de eventos únicos de imigração e extinção, e o número de espécies era determinado pelo limitado número de nichos disponíveis em cada ilha (Lack 1976). Ou a espécie já havia colonizado a ilha em questão, ou nunca poderia fazê-lo. Uma vez que a espécie chegava na ilha, ela encontrava recursos adequados ou falhava em estabelecer uma população.

A biogeografia de ilhas não possuía explicações gerais ou rigorosos modelos matemáticos ou gráficos que pudessem fornecer previsões claras e conduzir a testes entre explicações alternativas para os padrões observados. Tudo isso iria mudar em um tempo relativamente curto, com a teoria de MacArthur e Wilson. Durante as primeiras décadas do século XX, modelos de equilíbrios dinâmicos foram desenvolvidos para explicar uma variedade de fenômenos, desde reações químicas e regulação térmica do corpo, até frequências de genes e demografia. A idéia central, ou **paradigma**, em todos esses modelos estava no conceito de **equilíbrio dinâmico** – ou seja, que forças opostas mantêm a constância em algumas características de um sistema, apesar de mudanças contínuas, ou retorno (“turnover”), em suas outras propriedades intrínsecas. Por exemplo, a temperatura do corpo de um pássaro é regulada dentro de limites estreitos, apesar das mudanças na temperatura ambiente e na produção interna de calor, por mecanismos opostos de aquecimento e resfriamento. Dado o desenvolvimento inicial dos modelos de equilíbrio em outros campos, ao invés de se surpreender com a contribuição de MacArthur e Wilson, que era verdadeiramente revolucionária, nos perguntamos por que a biogeografia ecológica estava tão atrasada. De fato, uma forma inicial de uma teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas foi desenvolvida por Eugene Gordon Munroe em 1948, mas ela foi ignorada por seus contemporâneos (ver Box 13.1). As duas décadas seguintes testemunharam um período de grande crescimento na ecologia, que era uma ciência não sofisticada matematicamente. No início dos anos de 1960, a biogeografia ecológica passou por uma revolução científica, encabeçada por um dos ecologistas matemáticos pioneiros em todo o mundo, Robert MacArthur, e por um naturalista e ecologista igualmente qualificado, Edward Wiison.

MacArthur e Wilson deliberadamente se afastaram da abordagem *ad hoc*, clássica, estática e histórica e formularam novos tipos de questões radicalmente novas. Eles pesquisaram por padrões gerais na distribuição de diversos tipos de espécies, independente de suas afinidades filogenéticas, na esperança de que tais padrões pudessem ter explicações ecológicas gerais, ao invés de históricas e idiossincráticas. Apesar de reconhecerem a importância da sistemática e da geologia histórica, MacArthur e Wilson estavam principalmente interessados em padrões que pudessem ser explicados sem invocar eventos históricos únicos. Sua abordagem era focar nas variações das distribuições de plantas e animais que pareciam estar correlacionados aos atributos funcionais dos organismos contemporâneos e às características mensuráveis de seus ambientes atuais. Eles estavam mais interessados, por exemplo, no fato de que as aves e os morcegos são similares em suas habilidades de voar e em suas amplas distribuições em ilhas oceânicas, do que nas muitas diferenças entre as características morfológicas que refletem a longa história evolutiva divergente desses dois táxons.

**Box 13.1****Descobertas independentes da teoria do equilíbrio na biogeografia de ilhas.**

Uma correlação desse tipo [entre o número de espécies e o logaritmo da área de uma ilha] é tão interessante quanto inesperada, pois ela sugere a existência de um valor de equilíbrio para o número de espécies em uma dada ilha, um valor que atua como um limite do tamanho da fauna. Os processos que determinam o valor de equilíbrio para uma ilha de um dado tamanho devem ser, por um lado, a extinção das espécies e, por outro, a formação de novas espécies dentro da ilha e a imigração de novas espécies de fora dela.

A afirmação acima não é proveniente de uma das duas publicações seminais de MacArthur e Wilson (1963, 1967) sobre a teoria do equilíbrio na biogeografia de ilhas. Ela foi formulada 15 anos antes por alguém. Ela parece constar na página 117 da Tese de Doutorado de Eugene G. Munroe (1948) sobre a distribuição de borboletas nas Índias Ocidentais.

A descoberta anterior e independente da teoria do equilíbrio por Munroe é mais do que um daqueles divertidos incidentes na história da ciência. Ela permitia exames posteriores para duas razões. Primeiro, em contraste com alguns casos de descobertas

anteriores de idéias importantes, Munroe não tinha apenas uma noção vaga e pobremente articulada do equilíbrio de espécies. Ele apresentou claramente as relações empíricas de espécie-área que estimularam sua descoberta indutiva, investigou a generalidade desse padrão e desenvolveu modelos verbais e matemáticos detalhados para explicá-lo (Munroe 1953).

Segundo, dada a surpreendente similaridade entre os dois modelos, vale a pena perguntar por que a descoberta de Munroe não foi reconhecida (mas ver Gilbert 1984), enquanto que a de MacArthur e Wilson foi considerada como um dos maiores acontecimentos da ecologia evolutiva dos anos de 1960. Outros haviam recebido crédito por desenvolver os precursores da teoria do equilíbrio [incluindo Dammermann (1948 - ver Thornton 1992) e LaGreca e Sacchi (1957 - ver Vuilleumier 1975)], mas a teoria de Munroe foi conceitual e matematicamente similar à de MacArthur e Wilson (ver também Wilkinson 1993).

**Modelos matemáticos**

Quando Munroe terminou sua tese, as similaridades com o trabalho posterior de MacArthur e Wilson poderiam ter

sido surpreendentes o bastante. Entretanto, Munroe desenvolveu sua teoria do equilíbrio na biogeografia de ilhas em um artigo subsequente (1953), mas apenas o resumo foi publicado, e ele apareceu 4 anos após o artigo ter sido apresentado em um encontro, em 1949. Esse resumo continha apenas três parágrafos. O primeiro, mencionado acima, apontava a generalidade das relações semi-logarítmicas espécie-área, mas Munroe continua e apresenta o seguinte modelo matemático:

A presente forma das curvas é a de uma sigmóide rasa, com a equação

$$F = k'A * [iL/(i + kp)],$$

onde  $F$  = número de espécies na fauna em equilíbrio,  $L$  = número de espécies nas terras vizinhas capazes de imigrar para a ilha,  $I$  = a probabilidade de qualquer uma das espécies imigrar realmente,  $p$  = a probabilidade de extinção de um único par de uma espécie, e  $A$  = a área da ilha, para a qual supõe-se que o número da população de cada espécie é diretamente proporcional. (Munroe 1953, p. 53)

**Padrões Insulares**

A teoria de MacArthur e Wilson foi desenvolvida para explicar dois padrões gerais na biogeografia de ilhas: as tendências do número de espécies aumentarem com a área da ilha e diminuírem com o isolamento. Esses padrões são bastante conhecidos pelos biogeógrafos desde o início dos anos de 1800 (ver Capítulo 2). No entanto, talvez a maior inspiração para a teoria do equilíbrio tenha se originado de observações mais recentes de que as imigrações e as extinções eram fenômenos relativamente freqüentes, mesmo no tempo ecológico. Durante o século XX, inúmeras pesquisas biológicas de Krakatau e outras ilhas onde a vida havia sido dizimada por intermédio de erupções vulcânicas revelaram que as imigrações e extinções eram processos recorrentes, e que as comunidades insulares exibiam retorno substancial, à medida que novos colonizadores substituíam as espécies extintas. A inovação de MacArthur e Wilson foi reconhecer os temas comuns que estavam por trás dessas observações (as relações espécie-área, espécie-isolamento e retorno) e propor uma só teoria unificadora para explicá-los.

**As Relações Espécie-Área**

As teorias, assim como as ilhas, são freqüentemente alcançadas por alpondras. As curvas espécie-área são tais alpondras (MacArthur e Wilson 1967, p. 8).

**Box 13.1** (continuação)

MacArthur e Wilson (1967, p. 26, Figura 11 e Equação 3-1) utilizam uma expressão similar, porém mais simples, em seus primeiros modelos matemáticos:

$$S = (IP)/(E + I)$$

onde  $S$  = o número de equilíbrio das espécies,  $I$  = a taxa de imigração inicial se a ilha estava sem nenhuma espécie,  $P$  = o número de espécies no conjunto de espécies disponíveis para colonizar e  $E$  = taxa de extinção se  $P$  = espécies que estavam presentes na ilha.

**Avanços conceituais e progresso científico****Por que Munroe não fomentou essas idéias?**

Apesar da notável similaridade de suas idéias, a descoberta de Munroe não teve nenhum impacto aparente e era virtualmente desconhecida até os dias de hoje (mas ver Gilbert 1984), enquanto a descoberta de MacArthur e Wilson foi um desenvolvimento independente posterior do mesmo conceito enormemente influente. Por um lado, não é surpreendente que o conceito de equilíbrio de espécies de Munroe tenha permanecido desconhecido por MacArthur, Wilson e virtualmente a todos os biogeógrafos e ecologistas. As idéias

de Munroe foram apresentadas em cinco páginas, uma tabela e uma figura dentro de uma Tese de Doutorado muito pouco divulgada, devotada a princípio à sistemática e à biogeografia descritiva de borboletas caribenhas e em um resumo de uma página, de uma publicação regional relativamente obscura. E não é difícil entender porque um jovem cientista com "interesses competitivos e pressões" não procurou apresentar agressivamente suas idéias, que aparentemente desapertavam interesses de alguns poucos colegas. Ao final dos anos de 1940, a biogeografia foi dominada por abordagens descritivas e taxonômicas; esse foi um tempo que não era propício para a introdução de teorias matemáticas e conceitos ecológicos.

Por outro lado, no entanto, não é surpreendente que Munroe, especialmente com a clareza dos fatos adquirida por décadas de análise ao passado, não tenha feito um esforço maior em publicar sua descoberta. Isso é especialmente verdadeiro considerando que Munroe não se aposentou da ciência produtiva após receber seu grau, mas gozou de uma reconhecida carreira como sistemata de lepidópteros. Munroe claramente devotou um tempo considerável ao desenvolvimento de suas idéias sobre o equilíbrio faunístico e reconheceu pelo menos algumas de suas importantes implicações.

**As lições.** Infelizmente Munroe não teve maior reconhecimento de sua descoberta. Um dos propósitos deste ensaio é o de retificar essa situação. Esse caso é estranhamente similar às descobertas independentes da teoria da evolução por seleção natural de Wallace e Darwin. Como naquela estória, parece que tão importante quanto novas idéias são para o progresso da ciência, elas frequentemente não são inspirações exclusivas dos gênios que são retratados nos livros didáticos. Por um lado, as revoluções científicas comumente dependem de inovações conceituais maiores. Por outro lado, para que elas tenham impacto, é necessário que sejam apresentadas de modo convincente durante estágios receptivos no desenvolvimento de uma disciplina. Não é suficiente apenas ter uma boa idéia; é até mesmo mais importante desenvolvê-la e publicá-la. Munroe e MacArthur e Wilson tinham basicamente a mesma idéia. Munroe se distraiu com outros interesses e talvez sua tentativa inicial de publicar tenha sido frustrada, permitindo que suas idéias enfraquecessem. MacArthur e Wilson perseguiram e defenderam suas idéias vigorosamente e obtiveram um impacto científico maior.

(Extraído e modificado de Brown e Lomolino 1989.)

Schoener (1976) descreveu a relação espécie-área como "uma das poucas leis ecológicas da comunidade". Elas constituem um dos padrões mais gerais e bem documentados na natureza (Watson 1859; de Candolle 1855; Jaccard 1902, 1908; Brenner 1921; Arrhenius 1921; Gleason 1922, 1926). Independente do grupo taxonômico ou do tipo de ecossistema considerado, o número de espécies tende a aumentar com o aumento da área. No entanto, essa relação não é linear; a riqueza cresce menos rapidamente em ilhas maiores (Figura 13.1).

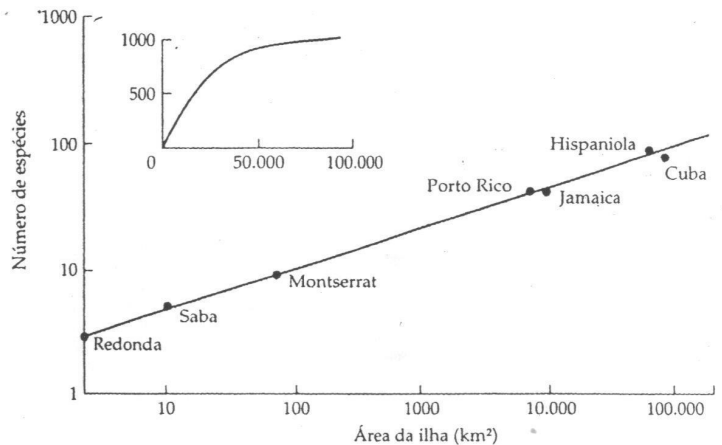
Apesar da longa história de estudos sobre esse padrão fundamental, somente depois dos anos 20 que os ecologistas o generalizaram em uma forma matemática. Em 1920, Arrhenius adaptou a equação alométrica (utilizada como escala da morfologia e dos processos metabólicos) para descrever a relação espécie-área. A equação de Arrhenius, mais comumente conhecida como **modelo de poder**, pode simplesmente ser expressada como:

$$S = cA^z$$

onde  $S$  = número de espécies (ou riqueza),  $c$  é uma constante ajustada,  $A$  = área da ilha, e  $z$  é outro parâmetro fixo, que representa a inclinação quando  $S$  e  $A$  são representados em uma escala logarítmica. Tipicamente, essa relação é linearizada tomando-se o log de ambos lados da equação:

**Figura 13.1**

A relação empírica entre o número de espécies,  $S$ , e a área da ilha,  $A$ , para répteis e anfíbios das Índias Ocidentais, dispostas no gráfico a partir de dados originais de Darlington (1957). Observe que ambos os eixos são logarítmicos e os pontos se encaixam em uma reta, produzindo uma equação  $S = cAz$ , onde  $c$  e  $z$  são valores ajustados. O conjunto interno representa essa relação em espaço aritmético. (Segundo MacArthur e Wilson 1967.)



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

Os valores de  $c$  e  $z$  agora podem ser facilmente estimados utilizando-se a regressão linear simples de dados transformados em logaritmo ( $\log$ ). No Box 13.2 discutimos a relevância biológica e as interpretações errôneas potenciais de  $c$  e  $z$ .

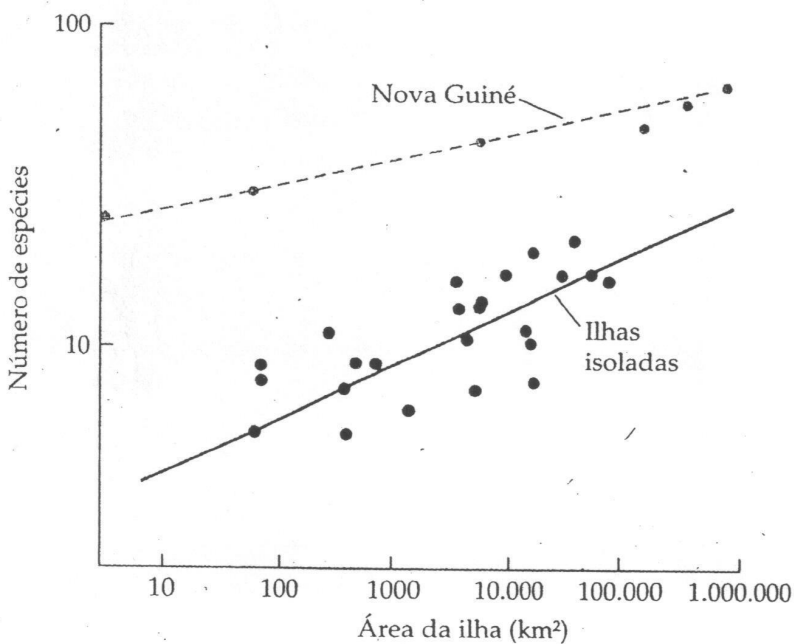
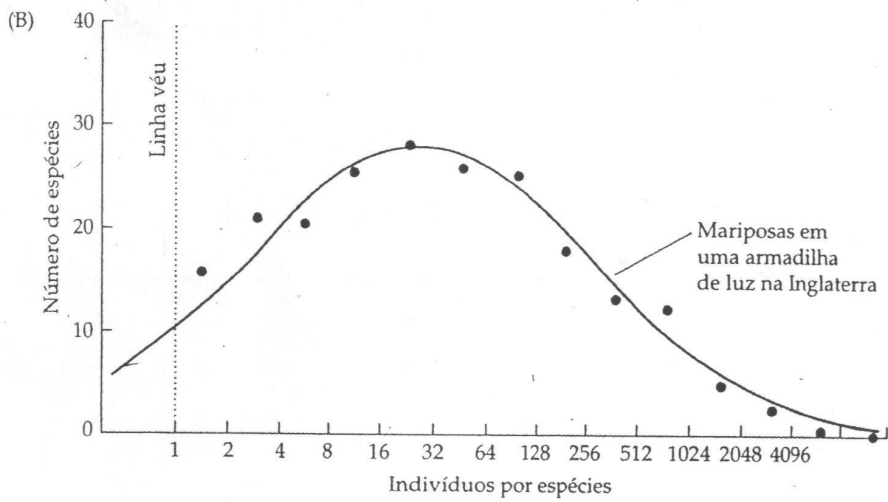
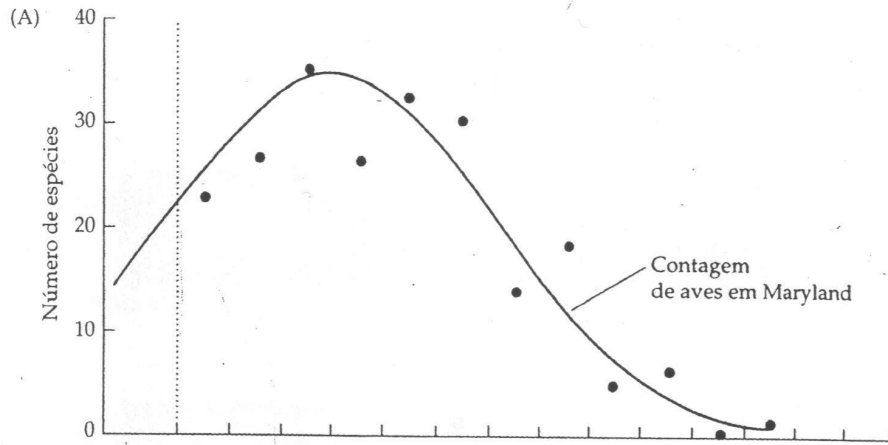
Enquanto o modelo de poder parece ser a fórmula mais comumente utilizada para as relações espécie-área, o uso do modelo semi-logarítmico também é usado com frequência, especialmente entre fitoecologistas. Em 1922, Gleason utilizou a seguinte fórmula para estudar as relações espécie-área de comunidades de plantas:

$$S = d + k \log(A)$$

Como implica essa fórmula,  $d$  representa o ponto de intercessão e  $k$  representa a inclinação da linha quando  $S$  (riqueza) é representada contra o  $\log$  de  $A$  (área).

Frank Preston, um engenheiro de profissão e um naturalista por vocação, contribuiu com o desenvolvimento matemático da ecologia, durante os anos de 1950 e 1960. Preston (1962) observou que a relação espécie-área de ilhas era um caso especial do aumento multiplicativo geral no número de espécies com o aumento da área amostrada. Ele sugeriu que seria uma consequência do que ele denominou de distribuição canônica lognormal do número de indivíduos entre as espécies (ver também Williams 1953, 1964). Em qualquer região, apenas poucas espécies são extremamente comuns e muitas são moderadamente comuns ou muito raras. Portanto, a distribuição do número de indivíduos entre as espécies, quando representadas em uma abscissa logarítmica (eixo  $x$ ), encaixa bastante bem uma curva normal em forma de sino (Figura 13.2). Algumas vezes, essa curva é cortada no lado esquerdo e Preston sugeriu que isso acontece quando a amostra é tão pequena, que algumas das espécies mais raras não são observadas. Esse é o efeito que produz a curva espécie-área. À medida que áreas maiores são tomadas como amostra, obtém-se não apenas mais indivíduos, mas também mais espécies, porque alguns dos novos indivíduos serão representantes de espécies raras que ainda não foram vistos. Adicionalmente, áreas maiores tenderão a incorporar novos tipos de habitats e, portanto, a adicionar espécies especializadas que são restritas àqueles ambientes.

Preston chamou a atenção que ilhas pequenas e isoladas apresentam menos espécies por unidade de área e valores de  $z$  mais elevados para a curva espécie-área em relação às amostras de áreas de tamanho comparável dentro de grandes regiões de habitats contínuos nos continentes (Figura 13.3; ver Schoener 1974; Sugihara 1981). A razão para isso é intuitivamente aparente: ilhas pequenas e



**Figura 13.2**

A abundância relativa de espécies dentro de uma biota local frequentemente ajusta-se em uma distribuição lognormal; em outras palavras, a distribuição da frequência se aproxima de uma curva normal quando a abundância é representada em uma escala logarítmica. Observe que frequentemente a ponta esquerda da distribuição é interrompida pelo que Preston denominou linha véu. Devido ao fato do eixo ser logarítmico, essa curva mostra que cada comunidade contém espécies mais raras do que comuns. Os dados são oriundos de um censo de aves em Maryland (Preston 1957) e de uma contagem de mariposas capturadas em uma armadilha de luz, na Inglaterra (Williams 1953)

**Figura 13.3**

A inclinação da relação espécie-área em espaço log-log é muito mais íngreme para ilhas isoladas do que para amostras de áreas de tamanhos diferentes dentro de uma única e grande massa continental. Esses dados são de formigas pomeríneas das ilhas Molucan e da Melanésia (abaixo) e em regiões de tamanho crescente, na Nova Guiné (acima). A diferença entre as duas curvas pode ser atribuída à maior probabilidade de extinção sem substituição por imigração de espécies raras em ilhas isoladas. (De Wilson 1961.)

**Box 13.2****Interpretações e comparações de constantes na relação espécie-área:  
Uma precaução adicional**

A relação espécie-área é um dos padrões mais importantes e mais freqüentemente estudados na biogeografia e, de acordo com Schoener, "uma das poucas regularidades universais da comunidade ecológica" (1986, p. 560). Ainda sim, a utilidade dos modelos mais comuns que descrevem essa relação, o modelo de poder ( $S = cA^z$ , onde  $S$  é a riqueza de espécies,  $A$  é a área e  $c$  e  $z$  são constantes) é questionável. A controvérsia mais forte é oriunda não da "forma" fornecida por esse modelo, mas da relevância biológica de seu expoente  $z$  (Connor e McCoy 1979; Sugihara 1981; Abbott 1983).

Muitas interpretações errôneas podem ser resultantes de uma referência freqüente mas infeliz em relação aos valores  $z$  e  $c$  como a inclinação e intercessão da relação espécie-área respectivamente. A função de poder, no entanto, "intercepta" na origem (isto é, quando  $A = 0$ ,  $S = 0$ ). Também é importante ressaltar que os valores de  $z$  representam as inclinações da relação entre o  $\log S$  e  $\log A$  e não a riqueza de espécies e área. Por si só, os

valores de  $z$  não indicam o quão rapidamente  $S$  aumenta em relação a  $A$ . Para isso, são necessários os valores de ambos os parâmetros no modelo de poder,  $c$  e  $z$  (Gould 1979).

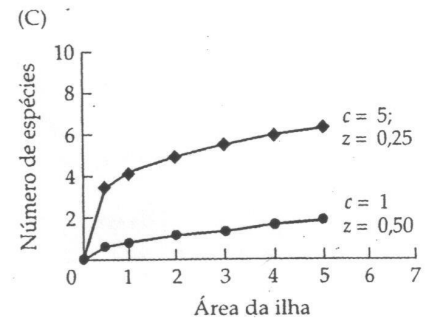
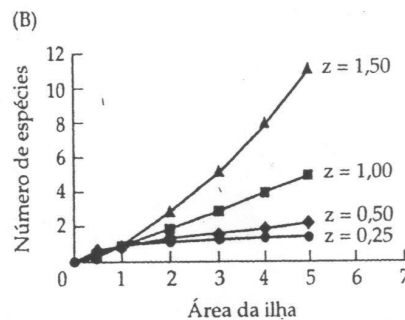
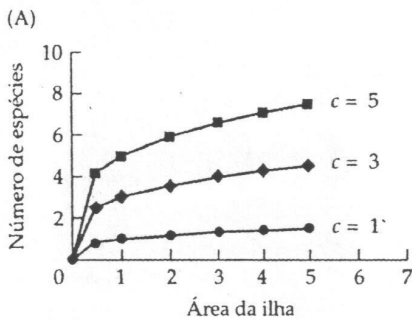
Apesar dessa não ser uma revelação matemática surpreendente, não é raro ver, por exemplo, um valor alto de  $z$  equacionado com um rápido aumento em  $S$  com um aumento de  $A$ . Ainda assim, tal inferência é válida apenas se os valores de  $c$  para os arquipélagos e para as faunas sob estudo são iguais. Caso contrário, os valores de  $c$  variam consideravelmente (em geral em uma ordem de magnitude ou mais entre arquipélagos ou táxons), enquanto que os valores de  $z$  tendem a ser conservadores (tipicamente variando entre 0,15 e 0,35: Gould 1979, sua Tabela 1; Wright 1981, sua Tabela 1). Esse fato levou Gould (1979) a sugerir que fazemos inferências das comparações dos valores de  $c$  para arquipélagos com valores de  $z$  aproximadamente iguais (análogo à análise de covariância para dados transformados em logaritmo).

Os efeitos da variação de um desses parâmetros,  $c$  ou  $z$ , enquanto um deles é mantido constante são ilustrados nas Figuras A e B. Observe que a relação espécie-área (escala aritmética) é fortemente influenciada pela variação relativamente modesta em  $c$ , mas comparativamente insensíveis às variações em  $z$ , típicas das comunidades naturais. Além disso, se esses parâmetros variarem simultaneamente, como certamente ocorre na natureza, então a inclinação da curva da relação espécie-área (novamente em escala aritmética) pode na verdade ser menor para estudos que indicam valores de  $z$  mais elevados (Figura 1C desse box).

Em resumo, embora o modelo continue a fornecer importantes esclarecimentos no que diz respeito aos fatores que afetam a riqueza de espécies em biotas isoladas, ainda há um considerável potencial para interpretações errôneas. Estudos comparando constantes do modelo entre arquipélagos, ou comparações com os supostos valores dessas constantes, devem cuidar para evitar os problemas estatísticos discutidos aqui ou em qualquer outro lugar (Connor e McCoy 1979; Gould 1979; Martin 1981).

(Extraído e modificado de Lomolino 1989.)

Efeitos da variação dos valores de  $c$  e  $z$  na relação espécie-área. O modelo em todos os casos é  $S = cA^z$ . (A) Os efeitos da variação dos valores de  $c$  ( $z$  é mantido constante em 0,25). (B) Os efeitos da variação dos valores de  $z$  ( $c$  é mantido constante em 1). (C) Os efeitos da variação de  $c$  e  $z$ . Observe que a riqueza de espécies cresce mais rapidamente para a curva superior, apesar dos valores substancialmente mais baixos de  $z$ . (de Lomolino 1989)



isoladas possuem menos espécies do que áreas comparáveis em um continente, porque se uma espécie torna-se rara em uma ilha, é bastante provável que ela seja extinta, enquanto que em um continente, sua população pode ser sustentada em níveis baixos através da troca de indivíduos entre as áreas locais. O efeito de tais extinções é muito mais severo em pequenas ilhas do que em ilhas maiores, acarretando uma inclinação mais íngreme na curva espécie-área.

**As Relações Espécie-Isolamento**

Desde o início dos anos de 1800, sabe-se bem que ilhas oceânicas únicas, isoladas e afastadas suportam menos espécies do que ilhas que são parte de



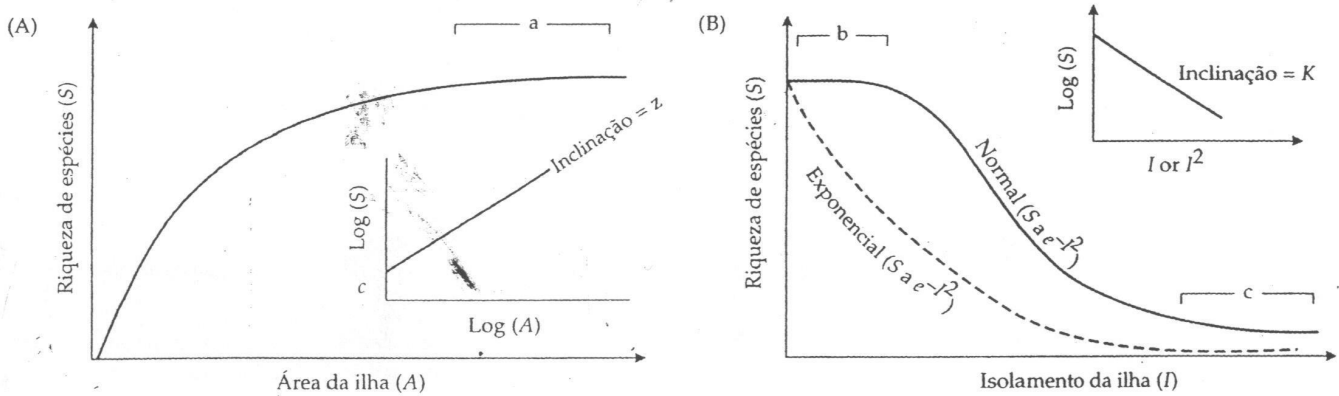


Figura 13.4

Dois dos padrões mais comuns na natureza – as relações espécie-área (A) e espécie-isolamento (B). Os equivalentes transformados em log destas relações são apresentados nos insetos ( $S$  = riqueza de espécies,  $A$  = área da ilha,  $c$  e  $z$  são constantes ajustadas para o modelo de poder das relações espécie-área). Observe que as relações espécie-área serão difíceis de detectar (inclinação próximo a 0) se a pesquisa biogeográfica for limitada às ilhas maiores (isto é, região a; ver também as Figuras 13.15 e 13.16). Similarmente, as relações espécie-isolamento serão difíceis de ser detectadas se as pesquisas fossem restritas às ilhas muito próximas ou muito distantes (regiões b e c; ver também Figuras 9.18 e 13.19A).

arquipélagos maiores ou que estão mais próximas aos continentes. Supondo que o declínio na riqueza de espécies é resultado de um declínio nas taxas de dispersão com o isolamento, a forma da relação espécie-isolamento deve ser uma conseqüência das curvas de dispersão para o conjunto de espécies (colonizadores potenciais do continente; ver Capítulo 9). Portanto, para uma variedade de táxons e ecossistemas, a riqueza de espécies deve declinar como uma função negativa exponencial ou sigmóide do isolamento (Figura 13.4).

Com transformações apropriadas de um ou de ambos os eixos (isto é, riqueza e isolamento), essas relações podem ser linearizadas para permitir a análise estatística e comparações entre estudos (por exemplo,  $S = k_1 e^{-k_2(I)}$ , ou  $S = k_1 e^{-k_2(I^2)}$ ; onde  $S$  = riqueza,  $k_1$  e  $k_2$  são constantes ajustadas, e  $I$  = isolamento). Na prática, no entanto, a relação espécie-isolamento freqüentemente é muito menos geral do que a relação espécie-área. A diferença pode ser decorrente, em parte, da tendência de que muitos estudos de ilhas, como aqueles em um único arquipélago, incluem grandes amplitudes nas áreas insulares mas apenas uma amplitude limitada no isolamento. Além disso, enquanto as medidas da área da ilha são facilmente extraídas de mapas, devido às muitas rotas de imigrações possíveis e fontes, as medidas biologicamente relevantes de isolamento são extremamente desafiadoras. Ainda assim, muitos estudos reportam relações espécie-isolamento importantes, especialmente quando o isolamento da ilha varia substancialmente e quando os efeitos da área da ilha são estatisticamente “controlados” (por exemplo, usando a análise de correlação ou regressão após a quantificação dos efeitos da área na riqueza das espécies; Figura 13.5A e B).

### Retorno de Espécies

Um terceiro padrão que influenciou MacArthur e Wilson foi a rapidez da recolonização das ilhas de Krakatau. Essas ilhas estão localizadas no Estreito de Sunda, entre as ilhas de Sumatra e Bornéu (Figura 13.6). Uma violenta erupção vulcânica destruiu a ilha original de Krakatau em 1883, deixando várias ilhas remanescentes desprovidas de vida. A recolonização, aparentemente das grandes ilhas vizinhas de Java e Sumatra, foi rápida; em torno de 1935, uma floresta tropical úmida com inúmeras espécies de plantas, aves e outros organismos estava

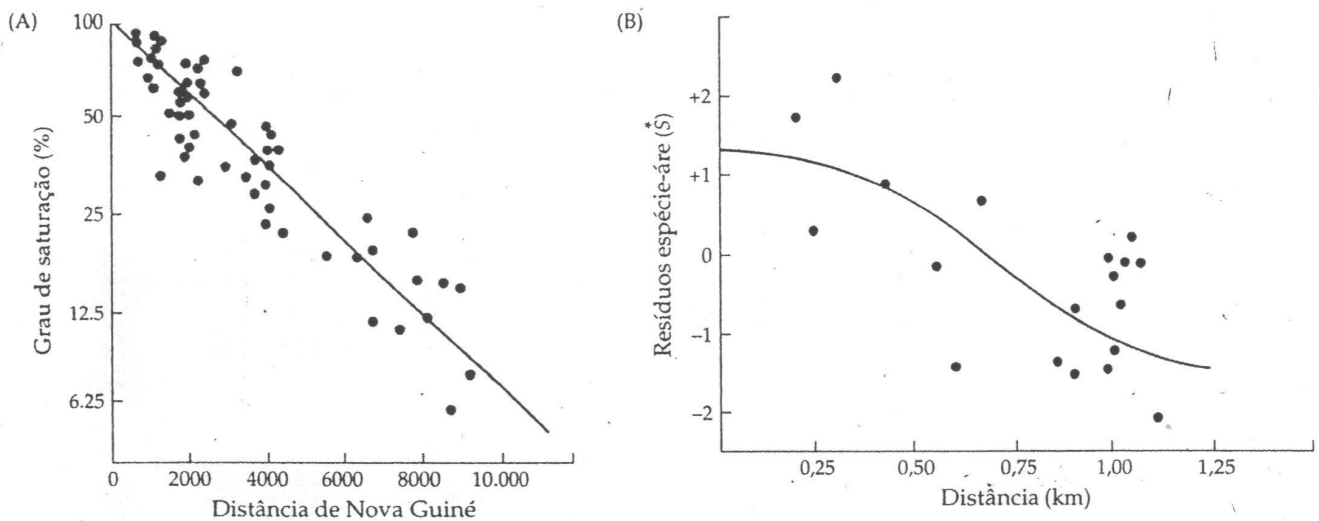


Figura 13.5

Uma amostra de gráficos ilustrando os efeitos do isolamento na riqueza de espécies de várias biotas insulares (ver também Figura 13.22). (A) Aves continentais residentes nos arquipélagos de Molucan e de Melanésia. Aqui, a riqueza de espécies é expressada como saturação, que é a riqueza de espécies de ilhas isoladas, expressadas como porcentagem do que é encontrado em uma ilha de tamanho equivalente, mas mais próxima da Nova Guiné. (B) Mamíferos não voadores da região de Thousand Island, Rio São Lourenço, Nova Iorque. Aqui, a ordenada iguala o resto das relações espécie-área (isto é, a diferença entre a riqueza de espécies insulares observada e a prevista para uma ilha de mesmo porte, baseada no modelo de regressão  $\hat{S} = 6,51(A^{0,305})$ ). (C) Riqueza de espécies de lagartos em ilhas em pontes continentais no Golfo da Califórnia. Aqui, a riqueza de espécies é representada em função do tempo desde o isolamento dessas ilhas de pontes continentais, após a elevação do nível do mar no recuo glacial mais recente. (A, segundo Diamond 1972; B segundo Lomolino 1982; C de Wilcox 1978.)

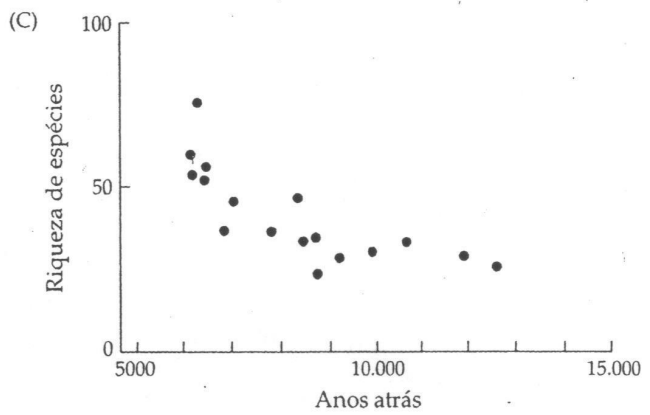


Figura 13.6

As ilhas de Krakatau estão localizadas no Estreito de Sunda, entre as ilhas indonésias de Sumatra e Bornéu. Rakata, Sertung e Panjang são remanescentes de uma ilha muito maior que foi destruída por uma grande explosão vulcânica em 1883. Anak Krakatau é uma ilha relativamente jovem que emergiu de uma fossa vulcânica submarina em 1930. (De Whittaker e Jones 1994)

**Tabela 13.1**

Número de espécies de aves, terrestres e de água doce em Rakata e Sertung

|           | Rakata        |           |       | Sertung       |           |       |
|-----------|---------------|-----------|-------|---------------|-----------|-------|
|           | Não migrantes | Migrantes | Total | Não migrantes | Migrantes | Total |
| 1908      | 13            | 0         | 13    | 1             | 0         | 1     |
| 1919-1921 | 27            | 4         | 31    | 27            | 2         | 29    |
| 1932-1934 | 27            | 3         | 30    | 29            | 5         | 34    |

Número de extinções e colonizações entre os censos

|                       | Rakata    |              | Sertung   |              |
|-----------------------|-----------|--------------|-----------|--------------|
|                       | Extinções | Colonizações | Extinções | Colonizações |
| 1908 a 1919-1921      | 2         | 20           | 0         | 28           |
| 1919-1921 a 1932-1934 | 5         | 4            | 2         | 7            |

Fonte: Segundo MacArthur e Wilson 1967.

Nota: O número de espécies aumentou do censo de 1883 em relação ao censo de 1919-1921 e então permaneceu relativamente constante, apesar da extinção de algumas espécies e a colonização de outras.

se desenvolvendo. Várias expedições científicas visitaram as ilhas remanescentes de Rakata e Sertung, fazendo um inventário das biotas. Os primeiros censos de aves, que eram particularmente completos, estão resumidos na Tabela 13.1.

MacArthur e Wilson observaram que o número de espécies de aves em Rakata e Sertung aumentou rapidamente até 1920, mas depois disso o número total de espécies permaneceu relativamente constante, apesar das mudanças na composição da fauna aviária. As espécies não apenas colonizaram rapidamente antes de 1920, mas também continuaram a imigrar após esse período. Algumas das espécies que chegaram depois tornaram-se colonizadores bem sucedidos, substituindo um número mais ou menos igual de espécies que se tornaram extintas. Essas colonizações e extinções equivalentes podem simplesmente ter refletido mudanças sucessivas na fauna aviária em resposta ao desenvolvimento de uma floresta tropical e à eliminação concomitante de habitats abertos, mas elas também podem sugerir que um contínuo retorno (turnover) pode ser típico de biotas insulares. Tais retornos podem ser particularmente altos, como no caso das aves de Rakata e Sertung, quando os organismos necessitam cruzar apenas modestas barreiras para alcançar pequenas ilhas.

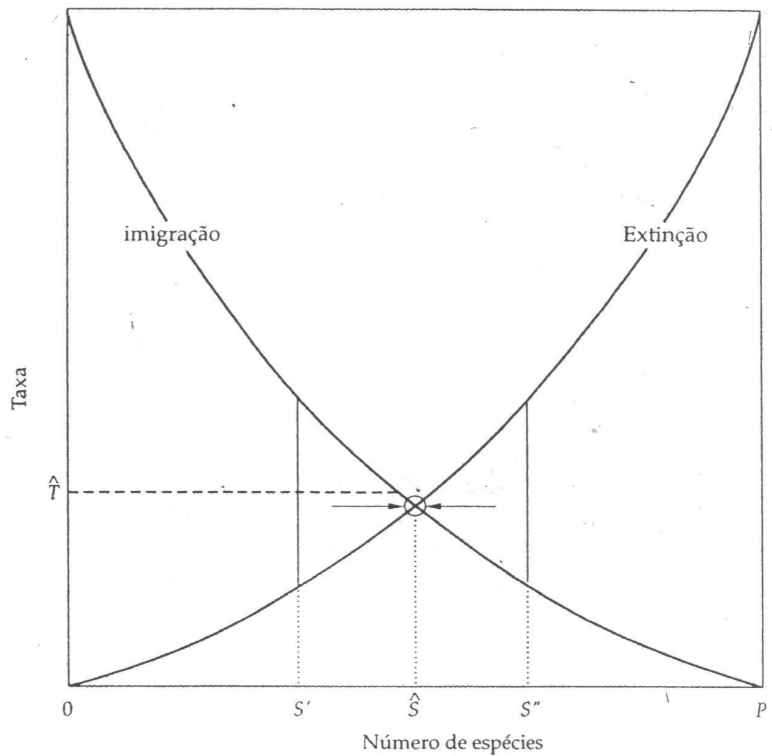
## A Teoria do Equilíbrio na Biogeografia de Ilhas

MacArthur e Wilson produziram uma teoria simples para explicar o que eles consideravam ser as três características básicas de biotas insulares: a relação espécie-área, a relação espécie-isolamento e o retorno (turnover) de espécies. Eles propuseram que o número de espécies que habitam uma ilha representa um equilíbrio dinâmico entre taxas opostas de imigração e de extinção. O equilíbrio é denominado dinâmico, porque as imigrações e extinções são consideradas como processos opostos e recorrentes, que mantêm uma riqueza de espécies relativamente estável, apesar das mudanças na composição das espécies.

O modelo do equilíbrio pode ser representado graficamente através do gráfico das taxas de imigração e extinção em função do número de espécies presentes em uma ilha (Figura 13.7). O número de espécies na ilha ( $S$ ) pode variar de zero a um máximo,  $P$ , o número no conjunto de espécies que está disponível para colonizar a ilha de um continente próximo ou outra área fonte. Agora podemos prever a forma das curvas que representam as taxas de extinção e colonização. Vamos começar

Figura 13.7

Um modelo simples no qual o número de espécies que habita uma ilha representa um equilíbrio entre taxas opostas de colonização e extinção. Note que a taxa de imigração declina e a de extinção aumenta, à medida que o número de espécies aumenta de 0 a  $P$ , número do conjunto de espécies do continente. O ponto de interseção das duas curvas representam um equilíbrio estável, porque se o número de espécies é deslocado de  $\hat{S}$  para números mais altos ( $S''$ ) ou mais baixos ( $S'$ ), ele retornará (flechas).



com uma ilha vazia. A taxa de imigração (definida como a taxa de chegada de propágulos de espécies que ainda não estão presentes na ilha) precisa diminuir de algum valor máximo, representado pela ilha vazia, até um valor zero, quando a ilha contém todas as espécies do conjunto e não existem mais novas espécies para colonizar a ilha. Inversamente, a taxa de extinção (definida como a taxa de perda de espécies insulares existentes) deve aumentar de um valor zero, quando não existe nenhuma espécie presente na ilha que pode ser extinta, até algum valor máximo, quando todas as espécies do conjunto do continente habitam a ilha. Em suma, à medida que a ilha se enche, o número de espécies que pode sofrer extinções aumenta e, portanto, as taxas de extinção conseqüentemente devem aumentar.

Em algum número de espécies entre zero e  $P$ , as linhas que representam as taxas de imigração e extinção se cruzam. Nesse ponto, as duas taxas são exatamente iguais, resultando em um número de equilíbrio de espécies,  $\hat{S}$ , e uma taxa de equilíbrio de retorno (turnover) de espécies,  $\hat{T}$ . Esse ponto representa um equilíbrio estável porque, se o número de espécies é modificado desse valor, ele deveria (pelo menos teoricamente) sempre retornar a esse valor. Por exemplo, suponha que um desastre natural, como um furacão, provoque a extinção de várias espécies insulares, temporariamente reduzindo o número de espécies de  $\hat{S}$  para  $S'$  (Figura 13.7). Então a taxa de imigração excederá a taxa de extinção e a ilha acumulará espécies até que  $\hat{S}$  seja atingido novamente. Da mesma forma, se  $S$  é modificado de  $\hat{S}$  para um número maior,  $S''$ , então a taxa de extinção será maior do que a taxa de colonização e as espécies serão perdidas até que  $\hat{S}$  seja restaurado.

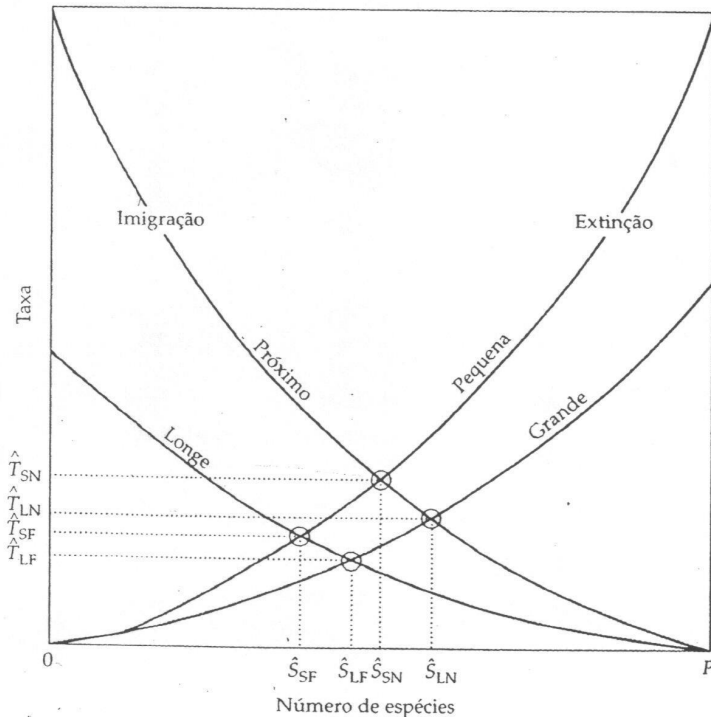
Agora vamos incorporar os efeitos do tamanho da ilha e do isolamento nesse modelo. MacArthur e Wilson assumiram que o tamanho de uma ilha afetaria apenas a taxa de extinção. Apesar de reconhecerem que grandes ilhas poderiam fornecer um alvo maior para a dispersão de propágulos do que ilhas pequenas, eles concluíram que tal efeito na taxa de imigração seria insignificante, quando comparado à importância do tamanho da ilha nas extinções. O tamanho das populações de todas as espécies deveria decrescer com a diminuição da área da ilha e, como discutido no Capítulo 8, a probabilidade de extinção aumenta

rapidamente à medida que a população torna-se muito pequena. Conseqüentemente, para uma biota fonte de muitas espécies, a taxa de extinção deveria ser substancialmente maior em uma pequena ilha do que em uma grande área. Isso pode ser demonstrado em um modelo gráfico, desenhando-se duas curvas de taxa de extinção; a curva para uma pequena ilha é sempre mais alta do que a curva para uma grande ilha (Figura 13.8). Examinando-se as interseções dessas curvas com a curva de colonização, imediatamente notamos que a pequena ilha é exibida um número de equilíbrio de espécies menor e uma taxa de retorno ("turnover") de equilíbrio maior em relação a grandes ilhas.

MacArthur e Wilson utilizaram uma lógica similar para mostrar como as curvas de imigração seriam influenciadas pelo isolamento. Eles assumiram que a distância de uma ilha da fonte poderia afetar apenas a taxa de imigração. Independente do mecanismo de dispersão, se uma barreira exerce um efeito de filtração, então a probabilidade de um organismo cruzar a barreira decresce à medida que a largura dessa barreira aumenta. Esse efeito de isolamento pela distância pode ser incorporado no modelo através de duas curvas de imigração; a curva para uma ilha mais próxima à fonte de espécies é sempre mais alta do que a curva para uma ilha mais isolada (Figura 13.8). A interseção dessas curvas com as curvas de extinção prevê que no equilíbrio, ilhas próximas deveriam conter mais espécies e taxas mais altas de retorno em relação a ilhas distantes.

Combinando em um único gráfico os efeitos do tamanho da ilha e do isolamento (Figura 13.8), pode-se observar as previsões do modelo. Existem quatro interseções das curvas de taxas de imigração e de extinção, cada uma combinando com o tamanho da ilha, grande (L) ou pequeno (S), e com a distância, próximo (N) ou afastado (F). O número de espécies no equilíbrio deve estar na seguinte ordem:  $S_{LN} > S_{LF} \sim S_{SN} > S_{SF}$  (Observe que o fato de uma ilha grande e distante ou pequena e próxima ter mais espécies irá depender da forma exata das curvas de imigração e de extinção).

O modelo obviamente explica as observações que o motivaram: isto é, que o número de espécies aumenta com a área e decresce com o isolamento e que existe um retorno contínuo de espécies. Entretanto, como toda boa teoria, o modelo



**Figura 13.8**

O modelo de equilíbrio de MacArthur e Wilson (1963) na biogeografia de ilhas, exibindo os efeitos do tamanho da ilha (curvas de taxa de extinção diferentes) e do isolamento (curvas de taxa de imigração diferentes) em relação ao equilíbrio do número de espécies ( $\hat{S}$ ) e à taxa de retorno das espécies ( $\hat{T}$ ). As interseções das curvas para ilhas de diferentes combinações de tamanho e distância podem ser utilizadas para prever os números relativos de espécies e as taxas de retorno no equilíbrio.

vai além do que já é conhecido para fazer previsões adicionais que possam ser testadas apenas com novas observações e experimentos. Especificamente, ela prevê a seguinte ordem de taxas de retorno no equilíbrio:  $T_{SN} > T_{SF} \sim T_{LN} > T_{LF}$ . O modelo também prevê as taxas relativas nas quais as ilhas de tamanhos diferentes e graus de isolamento poderiam retornar ao equilíbrio se a biota fosse perturbada. Por exemplo, uma ilha próxima poderia retornar ao equilíbrio mais rapidamente do que uma ilha distante de mesmo tamanho, porque ela deveria exibir uma taxa de imigração mais alta, mas a mesma taxa de extinção.

### *Pontos Fortes e Fracos da Teoria*

Como muitas novas idéias importantes, a teoria do equilíbrio de MacArthur e Wilson provocou uma resposta mista de outros cientistas. Ela gerou não apenas grande interesse e entusiasmo por parte de alguns pesquisadores, mas também grande ceticismo e críticas por parte de outros. Certamente a teoria estimulou uma nova onda de pesquisa em biogeografia ecológica. A maioria desses estudos envolviam ilhas ou outros habitats isolados e estavam especificamente propostos para avaliar ou elaborar o modelo de MacArthur e Wilson. Em uma revisão da teoria do equilíbrio escrita há apenas uma década depois do primeiro trabalho seminal de MacArthur e Wilson (1963), Simberloff (1974a) citou 121 referências a esse trabalho e o passo das pesquisas continuava acelerado. Em 1987, o trabalho de 1963 e a monografia de 1967 haviam sido citadas em torno de 2.000 publicações.

Várias características da teoria do equilíbrio contribuíram para sua recepção favorável. Sua apresentação gráfica elegantemente simples fez com que os elementos essenciais do modelo fossem acessíveis a um público amplo, incluindo pessoas com um treino matemático mínimo. Além disso, a teoria do equilíbrio não apenas introduziu novas idéias estimulantes que auxiliaram na construção de uma ponte sobre a lacuna entre a biogeografia tradicional e a ecologia, mas também a apresentou na forma de um modelo do qual era possível fazer previsões claras e testáveis. Muitos modelos matemáticos, especialmente os utilizados em ecologia, não são empiricamente operacionais – ou seja, eles não indicam explicitamente quais observações seriam necessárias para testar as teorias e rejeitar os modelos. No entanto, tais modelos ainda podem ser úteis, se servirem a uma função heurística – se fizerem com que alguém comece a pensar sobre o problema e sobre métodos mais precisos. O modelo de MacArthur e Wilson certamente desempenha esse papel heurístico, mas ele também indica o tipo de dados que são necessários para um teste rigoroso. Ele prevê tendências qualitativas (acréscimos e decréscimos) no número de espécies e nas taxas de retorno em relação ao tamanho e ao isolamento da ilha. Essas previsões podem ser testadas utilizando-se simples listas de espécies que habitam vários arquipélagos em tempos diferentes. As listas podem ser compiladas através de trabalho de campo original, mas resultados das pesquisas prévias das biotas de muitas ilhas também estão disponíveis na literatura. O único outro dado necessário são as áreas das ilhas e as distâncias em relação as prováveis áreas fontes, que podem ser obtidas a partir de mapas padrões.

Entretanto, a simplicidade da teoria também tem sido a base para muitas críticas. Alguns argumentaram que ela é tão simples quanto inútil porque obscurece, ao invés de esclarecer, os padrões e processos que tornam a biogeografia de ilhas interessante (por exemplo, Sauer 1969; Lack 1970; Carlquist 1974; Gilbert 1980; Williamson 1989). Em razão da pesquisa, a teoria tem estimulado e aumentado a compreensão da distribuição em ilhas que resultou (ver Capítulo 1) em muitas das críticas não comprovadas. Todos os modelos têm a intenção de ajudar os pesquisadores a compreender a natureza, através da apresentação de conceitos simplificados e resumidos de uma realidade mais complexa. Eles inevitavelmente sacrificam uma certa dose de precisão em favor da clareza e generalidade. Em geral, as novas teorias são apresentadas inicialmente sob uma forma muito geral, incompleta e são corrigidas e refinadas como resultado de pesquisas empíricas e teóricas subsequentes.

Se a teoria do equilíbrio na biogeografia de ilhas sobreviver, ela provavelmente experimentará esse fato. As críticas apontaram problemas específicos com várias suposições do modelo, que podem limitar sua aplicabilidade em muitos tipos de ilhas. A maioria da recente pesquisa serviu para identificar e avaliar esses problemas e para modificar o modelo, incorporando assim suposições diferentes e mais realistas. Os próprios MacArthur e Wilson (1967) apontaram alguns pontos fracos de sua teoria:

Primeiro, ainda sabemos muito pouco sobre a forma precisa das curvas de extinção e imigração, de modo que poucas previsões numéricas podem ser feitas. Segundo e mais importante, o modelo também considera muito simples a interpretação do processo ao fazer artificialmente uma clara distinção entre imigração e extinção... A terceira dificuldade é decorrente da suposição de que as curvas de extinção e imigração têm formas um tanto regulares para diferentes faunas e ilhas e em tempos distintos nas mesmas ilhas. Quando um novo conjunto de curvas necessita ser derivado para uma nova situação, o modelo perde muito de sua virtude. Casos não convencionais de fato ocorrem – por exemplo a flora de Krakatau. Além disso, as curvas de extinção apresentam um pronunciado componente genético: a raridade afeta as frequências gênicas e as causas genéticas e ecológicas do ato de extinção que atuam em conjunto.

Outros foram rápidos em ecoar essas considerações e apontar defeitos adicionais da teoria. Como veremos nas observações listadas abaixo, muitas dessas críticas sugerem que a teoria é insuficiente ou incompleta, não discordando no entanto com sua doutrina básica.

1. Muitas biotas insulares podem não estar em equilíbrio entre taxas opostas de imigração e extinção. Ao invés disso, o número de espécies pode aumentar ou diminuir ao longo do tempo evolutivo. Isso é particularmente provável quando a imigração e a extinção ocorrem aproximadamente na mesma escala de tempo dos eventos geológicos e climáticos que criaram, alteraram e destruíram ilhas. Aqui, as comunidades insulares podem nunca alcançar o equilíbrio. No entanto, uma teoria do equilíbrio pode ser útil na interpretação desses casos, porque pode ser interessante considerar essas biotas se aproximando de um novo equilíbrio após seguida a perturbação histórica. Como MacArthur e Wilson observaram (1967:19-21), “um equilíbrio perfeito entre imigração e extinção pode nunca ser alcançado, ... mas considerando que a suposição de um equilíbrio nos capacitou a fazer previsões novas e válidas, o conceito de equilíbrio é útil.”
2. O modelo supõe que as identidades e as características de espécies em particular podem ser ignoradas. Não se supõe que as espécies apresentem taxas de imigração e extinção idênticas, mas todavia, o retorno (turnover) resultante é visto como um processo altamente estocástico: as novas espécies imigram e as espécies existentes morrem de forma mais ou menos aleatória e apenas o número aproximado de espécies permanece o mesmo. A suposição implícita de que os processos ecológicos, incluindo interações interespecíficas, não determinam quais espécies podem coexistir em uma ilha em particular é pelo menos tecnicamente incorreta.
3. A imigração e a extinção são tratadas como processos independentes. Isso provavelmente é justificável, já que a imigração é definida como a chegada de propágulos de novas espécies e que sucessões secundárias não ocorrem. Por outro lado, o recrutamento de novos indivíduos de espécies já presentes deveria tender a resgatar as populações em ilhas próximas da extinção. De um modo similar, a área pode afetar as taxas de imigração e extinção porque ilhas maiores podem interceptar mais colonizadores potenciais (ver as últimas seções sobre os efeitos de salvamento e alvo).

4. Pode ser difícil identificar a fonte de uma biota insular sem uma cuidadosa investigação da sistemática e da distribuição histórica das espécies que estão presentes. De fato, as espécies que habitam uma única ilha podem ter vindo de várias fontes, incluindo através da dispersão sobre as águas de continentes e de outras ilhas, de conexões pretéritas com outras massas continentais e de especiação endêmica dentro da própria ilha. Se as espécies insulares são oriundas de imigração de múltiplas fontes, a teoria pode potencialmente ser modificada para lidar com essa complicação. Por exemplo, MacArthur e Wilson consideram a colonização por alpodras, na qual as espécies dispersam de uma ilha a outra ao longo de uma cadeia de ilhas.
5. Se as espécies insulares se originam através de especiação dentro da própria ilha, então uma suposição básica do modelo – que a riqueza de espécies é afetada apenas por imigração e extinção – é claramente violada. Novamente, apesar do modelo original não englobar esse aspecto, ele pode ser modificado para incluir os efeitos da especiação (ver Figura 13.29).
6. A área fornece apenas uma medida muito geral e indireta da capacidade das ilhas em suportar os indivíduos e as espécies. Apesar da extensão de muitos tipos de habitats crescer com o aumento do tamanho da ilha, isso em geral influi na diversidade dos habitats. As ilhas maiores tendem a possuir montanhas mais altas, mais habitats aquáticos e assim por diante, assim como as maiores áreas da maioria dos tipos de vegetação serem encontradas em pequenas ilhas. Conseqüentemente, parte do aumento na diversidade de espécies com o tamanho da ilha pode ser decorrente da adição de especialistas cujas necessidades de habitat são encontradas apenas em ilhas grandes. Nesse caso, um modelo mais elaborado, que também incorpore variáveis de habitats específicos, poderia prever padrões de diversidade e de distribuição de espécies insulares melhor do que somente considerando a área (por exemplo, Power 1972; Johnson 1975).

Essas críticas são sérias e devem ser consideradas à medida que procedemos na discussão sobre as distribuições insulares neste e nos capítulos seguintes. Veremos muitos casos nos quais o modelo, em sua forma original, é inadequado para medir os padrões observados (ver Williamson 1989; Haila et al. 1982; Case 1987; Haila 1986). Também ficará claro que seguindo a abordagem geral de MacArthur e Wilson, testando-a e às vezes rejeitando-a, aprendemos muito sobre os processos ecológicos e históricos que determinam a distribuição dos organismos entre ilhas e outros habitats isolados.

#### *Testes do Modelo*

Começando ao final dos anos de 1960, numerosos autores publicaram artigos com o propósito de testar a teoria de MacArthur e Wilson. Frequentemente, apenas uma ou duas de suas suposições – isto é, covariação no número de espécies com a área ou com o isolamento – foram testadas. Entretanto, mesmo esses testes incompletos são valiosos, porque quando as suposições não nascem a partir de dados, elas indicam que a teoria em sua presente forma não pode quantificar a distribuição dessas biotas. Por outro lado, quando poucas observações concordam com as suposições, é injustificado assumir, como muitos autores fizeram, que elas corroboram a teoria. É possível obter o resultado correto através da razão errada, porque explicações alternativas, baseadas em suposições diferentes, podem gerar algumas das mesmas suposições. Antes de se aceitar um modelo em particular como a explicação para um conjunto de observações, é importante não apenas testar todas as hipóteses possíveis do modelo, mas também avaliar a validade das suposições por detrás delas e tentar imaginar e excluir explicações alternativas.



Estudos iniciais que “testaram” e tiveram a intenção de apoiar o modelo do equilíbrio, caíram em três categorias, que serão descritas abaixo. O mais comum foi o das análises de dados na distribuição insular de vários táxons em um certo ponto no tempo. Muitas delas simplesmente confirmaram as relações entre o número de espécies e o tamanho e isolamento da ilha para mais grupos de organismos e mais arquipélagos, apontados por MacArthur e Wilson (por exemplo, Hamilton et al. 1964; Hamilton e Armstrong 1965; Johnson et al. 1968; Johnson e Raven 1973). Outras análises descreveram padrões similares de outros habitats insulares, como o topo de montanhas (Vuilleumier 1970) e cavernas (Culver 1970; Vuilleumier 1973). Frequentemente, elas sugeriram explicações *ad hoc* sobre as diferenças entre essas relações em tais coisas como valores  $z$  e qualidade de ajuste da equação de regressão para os dados apontados. Apesar desses estudos terem suportado a generalidade dos padrões, eles não podem ser considerados como testes rigorosos da teoria.

**Estimativas de retorno em pontes continentais insulares.** Em 1969, Jared Diamond registrou um teste mais direto de uma hipótese crucial: o contínuo retorno na composição das espécies resultante do balanço das colonizações e extinções. Diamond recenseou a fauna aviária das Ilhas do Canal fora da costa sul da Califórnia quase exatamente 50 anos após Howell (1917) ter publicado uma detalhada contagem dos pássaros que procriavam em cada ilha na virada do século. A comparação desses dois censos revelou surpreendentes diferenças na composição das espécies (Tabela 13.2), apesar de ter havido pouca mudança no número de espécies que procriavam em cada ilha. Em 1968, Diamond observou um número de espécies que não procriavam antes de 1917 e um número quase igual de espécies presentes 50 anos antes, que haviam aparentemente desaparecido. Dessas observações ele concluiu que pelo menos entre 20% e 60% das espécies de pássaros de cada ilha retornaram desde 1917. Ele apontou que as reais taxas de retorno poderiam ter sido até mesmo mais altas; algumas espécies poderiam ter colonizado e se tornado extintas entre esses 50 anos. Apesar de não existirem ilhas suficientes para testar rigorosamente as relações entre a taxa de retorno e o tamanho da ilha ou o isolamento, Diamond notou que o retorno pareceu ser maior em ilhas com menos espécies.

Tabela 13.2

Retorno de espécies de aves terrestres que procriam nas Ilhas do Canal da Califórnia entre 1917 e 1968

| Ilha           | Área (km <sup>2</sup> ) | Distância do continente (km) | Número de espécies |      |   | Extinções | Introduções (por humanos) | Colonizações | Retorno (%) <sup>a</sup> |
|----------------|-------------------------|------------------------------|--------------------|------|---|-----------|---------------------------|--------------|--------------------------|
|                |                         |                              | 1917               | 1968 |   |           |                           |              |                          |
| Los Coronados  | 2,6                     | 13                           | 11                 | 11   | 4 | 0         | 4                         | 36           |                          |
| San Nicholas   | 57                      | 98                           | 11                 | 11   | 6 | 2         | 4                         | 50           |                          |
| San Clemente   | 145                     | 79                           | 28                 | 24   | 9 | 1         | 4                         | 25           |                          |
| Santa Catalina | 194                     | 32                           | 30                 | 34   | 6 | 1         | 9                         | 24           |                          |
| Santa Bárbara  | 2,6                     | 61                           | 10                 | 6    | 7 | 0         | 3                         | 62           |                          |
| San Miguel     | 36                      | 42                           | 11                 | 15   | 4 | 0         | 8                         | 46           |                          |
| Santa Rosa     | 218                     | 44                           | 14                 | 25   | 1 | 1         | 11                        | 32           |                          |
| Santa Cruz     | 249                     | 31                           | 36                 | 37   | 6 | 1         | 6                         | 17           |                          |
| Anacapa        | 2,9                     | 21                           | 15                 | 14   | 5 | 0         | 4                         | 31           |                          |

Fonte: Diamond 1960

<sup>a</sup> Taxa de retorno, expressa como porcentagem das espécies residentes por 51 anos, é calculada como:  $100 \text{ (extinções + colonizações) / (espécies em 1917 + espécies em 1968 - introduções)}$ .

Os estudos de Diamond, amplamente citados como tendo confirmado ou suportado o modelo do equilíbrio (por exemplo, MacArthur 1972), foram também vigorosamente desafiados. Lynch e Johnson (1974) apontaram que a maioria das mudanças completamente documentadas na fauna aviária poderia ser atribuída à influência humana e algumas das outras mudanças aparentes podem ter sido resultantes de erros na condução e na interpretação do censo. Em particular, muitas das extinções envolveram o desaparecimento de grandes aves de rapina, incluindo a águia-pesqueira (*Pandion haliaetus*), a águia-calva (*Haliaeetus leucocephalus*) e o falcão peregrino (*Falco peregrinus*), que foram quase certamente eliminados através do envenenamento por pesticidas. Muitas colonizações foram resultantes de imigrações de pardais (*Passer domesticus*) e estorninhos (*Sturnus vulgaris*), que colonizaram por suas próprias forças quando expandiram suas amplitudes após a introdução no leste da América do Norte, vindos da Europa. O retorno envolvendo esses últimos dois pássaros e provavelmente outras espécies, também foi influenciado por mudanças no habitat provocadas por atividades humanas recentes. Lynch e Johnson concluíram que, ao contrário das reivindicações de Diamond, existiam poucas evidências de retorno natural de aves que procriavam nas Ilhas Canal dentro desse período de 50 anos.

Entretanto, o debate estava longe de ser resolvido. Jones e Diamond (1976) fizeram um levantamento dos pássaros das Ilhas do Canal da Califórnia, especialmente Santa Catalina, por vários anos sucessivos e encontraram ano a ano mudanças no status de procriação de várias espécies. Diamond e May (1976) analisaram muitos anos de cuidadosos registros de procriação de pássaros nas pequenas ilhas Farnes da Grã Bretanha. Várias espécies pareciam estar presentes apenas esporadicamente, durante os anos nos quais os dados estavam disponíveis (Tabela 13.3). Em ambos os estudos, os "retornos" envolveram espécies migratórias ou altamente nômades. Sua presença ou ausência em uma ilha é mais uma questão de chegada ou partida de indivíduos altamente móveis, para os quais algumas milhas

**Tabela 13.3**

Retorno ano a ano de espécies de aves que procriavam nas Ilhas Farnes, Grã Bretanha.

Número de espécies de aves que procriavam

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| Presente por ano        |     |
| Média                   | 5,9 |
| Variação                | 4-9 |
| Exibindo retorno        | 12  |
| Presentes todos os anos | 4   |

Porcentagem de retorno de espécies por ano

|          |      |
|----------|------|
| Média    | 13   |
| Variação | 3-22 |

Número de pares de crias por espécie

|                              |      |
|------------------------------|------|
| De espécies exibindo retorno |      |
| Média                        | 0,23 |
| Variação                     | 0-6  |

De espécies presentes a cada ano

|          |       |
|----------|-------|
| Média    | 14,87 |
| Variação | 2-60  |

Fonte: Diamond e May 1976.

Nota: Essa tabela é baseada no censo de 29 anos consecutivos. Observe que 12 espécies que procriaram em alguns anos, mas não em outros, apresentaram populações médias muito baixas, enquanto as 4 espécies que estavam presentes todos os anos mantiveram populações médias em torno de 15 pares por espécie.

de água não representam nenhuma barreira significativa, do que uma questão de estabelecimento e extinção de populações residentes reais. Terborgh e Faaborg (1973) registraram aparentes retornos na fauna aviária de Mona, uma pequena ilha a oeste de Porto Rico, nas Índias Ocidentais, como resultado de comparações entre um levantamento anterior e seus próprios censos subseqüentes. No entanto, novamente a ilha havia sido modificada substancialmente pela atividade humana, especialmente pelos efeitos da introdução de cabras. Lack (1976) documentou alterações nos pássaros da Jamaica em mais de 200 anos da história registrada. Nessa grande ilha caribenha, com uma fauna aviária terrestre residente em número de 65 espécies, houve duas extinções e uma colonização e todas elas podem ser atribuídas diretamente à influência humana (ver também Abbott 1983).

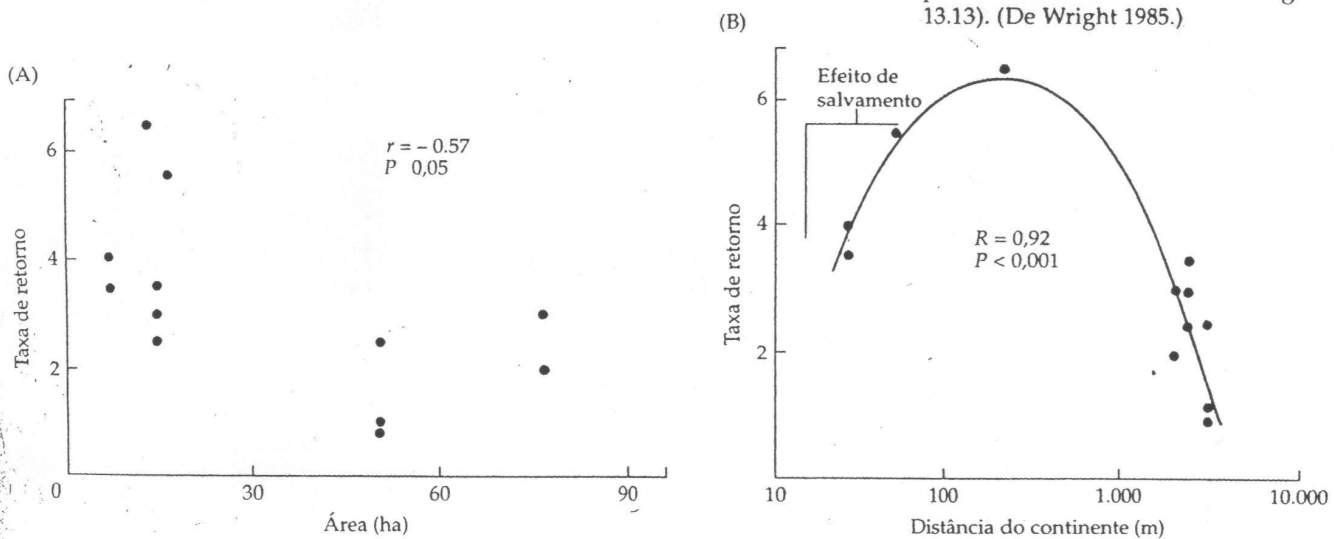
Tudo isso não é para dizer que os organismos não colonizam naturalmente e sofreram extinções em ilhas oceânicas como previsto pela teoria do equilíbrio. Ao invés disso, os dados documentando tais retornos de populações estabelecidas não são convincentes, mesmo para pássaros, que talvez sejam os melhores colonizadores de longa distância entre todos os organismos.

**Retorno em ilhas antropogênicas recentemente criadas.** A atividade humana fragmentou e insularizou ecossistemas antes volumosos e contínuos através do globo. Os efeitos dessas atividades na biodiversidade serão abordados nos Capítulos 17 e 18. Aqui, vamos considerar apenas a dinâmica biogeográfica de dois arquipélagos antropogênicos, criados pela inundação de áreas montanhosas nos trópicos americanos.

No início do século XX, o Rio Chagras foi represado para criar o Canal do Panamá e o Lago Gatún, o que inundou as planícies e transformou os topos de montanhas em ilhas. Levantamentos bióticos repetidos foram realizados para acompanhar o **relaxamento** (declínio em direção a um novo equilíbrio) de comunidades de plantas e animais nessas ilhas, especialmente nas maiores ilhas, como Baño Colorado. Pesquisas desenvolvidas durante os anos de 1970 e início dos anos de 1980 revelaram que cerca de 45 das 108 espécies originais estimadas de pássaros em procriação desapareceram (ver Willis 1974; Karr 1982, 1990; Wright 1985). Devido ao fato de que pesquisas intensivas não foram efetuadas logo depois da formação da ilha, extinções adicionais podem não ter sido registradas. As observações mais imediatas desses estudos dizem respeito à aparente recorrência de extinções e imigrações e que o retorno é mais baixo nas ilhas maiores e mais isoladas (Figura 13.9). Numerosos outros estudos registram resultados similares com respeito às taxas de retorno e à área ou ao isolamento da ilha (Brown 1971b; Diamond 1972; Wilcox 1978, 1980;

Figura 13.9

Consistente com as previsões da teoria do equilíbrio, as taxas de retorno de aves em ilhas do Lago Gatún, no Panamá, tendem a decrescer com a área da ilha (A) e com o isolamento (B). No entanto, devido às freqüentes imigrações que podem salvar populações destinadas à extinção, as taxas de retorno também podem ser mais baixas em ilhas próximas do que nas mais distantes (por exemplo, as três ilhas próximas em B; ver também Figura 13.13). (De Wright 1985.)



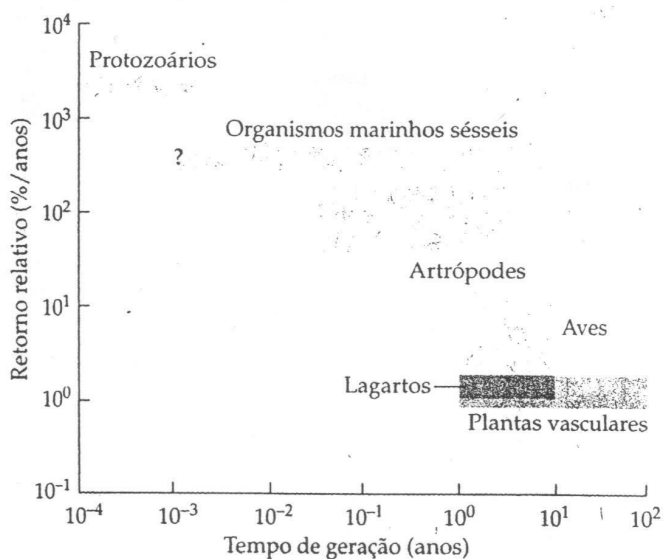
Heaney 1984, 1986; Terborgh e Winter 1980; Nilsson e Nilsson 1982). Apesar da evidência ser limitada, parece que a riqueza de espécies declina muito rapidamente durante os primeiros estágios do relaxamento, imediatamente após o isolamento (MacArthur e Wilson 1967; Terborgh 1974; Wilcox 1980; ver também Lovejoy et al. 1986; Robinson et al. 1992; Kattan et al. 1994; Stouffer e Bierregaard 1995). Como previsto pela teoria do equilíbrio, as taxas de relaxamento tendem a ser lentas quando a riqueza de espécies se aproxima do novo equilíbrio.

Estudos recentes de John Terborgh e seus colegas, sugerem que o relaxamento nas recém criadas ilhas pode ser surpreendentemente rápido (Terborgh et al. 1997). Comunidades de aves em ilhas relativamente pequenas ( $\approx 1$  ha), no Lago Guri, um lago venezuelano criado durante os anos de 1980 devido a um projeto hidroelétrico, podem já ter alcançado um novo equilíbrio dinâmico há apenas 7 anos após a formação da ilha (Terborgh et al. 1997). Em contraste, a riqueza de espécies de aves ainda parece estar declinando nas ilhas maiores, um resultado que também é consistente com as previsões da teoria do equilíbrio. Seguindo a trilha desses resultados e desses "experimentos" oportunistas similares, certamente nos fornece esclarecimentos adicionais sobre as forças que estruturam as comunidades insulares.

Através da história da biogeografia, o método comparativo provou ser uma poderosa ferramenta na exploração de forças que influenciam as distribuições e diversidades das biotas. Em uma revisão de 21 estudos sobre retorno em uma variedade de organismos, variando desde protozoários e plantas até artrópodes e vertebrados, Thomas Schoener (1983) descobriu alguns padrões intrigantes. Não apenas o retorno tende a ser menor nas grandes ilhas, mas também ele decresce com o tempo de geração dos organismos (Figura 13.10). À medida que estudos adicionais de retorno se acumulam, revisões como a de Schoener continuarão a fornecer esclarecimentos importantes sobre as forças que estruturam as comunidades isoladas.

Finalmente, devemos ressaltar que o relaxamento após o isolamento é evidência para apenas uma parte mais ou menos não controversa do modelo de MacArthur e Wilson. Sabemos que populações pequenas e isoladas são especialmente vulneráveis à extinção. A verdadeira questão é se existe um equilíbrio entre as duas forças opostas — as taxas de imigração são altas o bastante para promover um novo equilíbrio?

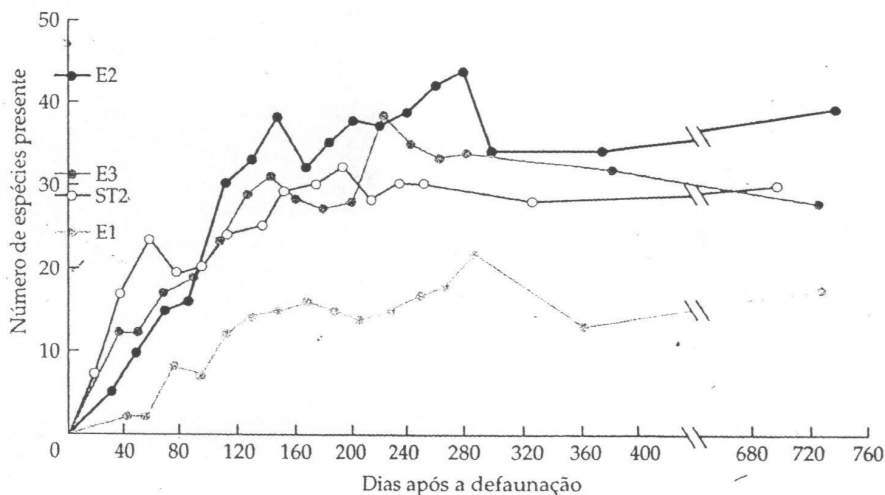
**Defaunação experimental.** Os primeiros testes mais rigorosos da teoria de MacArthur e Wilson, foram os experimentos de defaunação, conduzidos por Wilson e seu estudante Daniel Simberloff (Simberloff e Wilson 1969, 1970; Wilson e Simberloff 1969). Esse estudo tornou-se merecidamente famoso como um exemplo



**Figura 13.10**  
As taxas relativas de retorno tendem a ser menores para organismos com maiores tempos de geração. (De Schoener 1983.)

do uso da experimentação controlada e manipulativa para testar modelos teóricos na biogeografia e ecologia. A proposta básica foi simples: todas as espécies de artrópodes foram eliminadas de ilhotas diminutas, com vegetação de mangue-vermelho (*Rhizophora mangle*) em Florida Keys e as mudanças subseqüentes foram intimamente monitoradas. Simberloff e Wilson contrataram um exterminador, que utilizou gás de brometo de metil para matar todos os insetos, aranhas, ácaros e outros animais terrestres, deixando a vegetação do mangue virtualmente ileso. Essa foi uma perturbação drástica, porém efetiva. A recolonização, monitorada por cuidadosos levantamentos, foi surpreendentemente rápida (Figura 13.11). Dentro de menos de um ano todas as ilhas inclusive as mais distantes haviam recuperado seu número inicial de espécies. De fato, o número de espécies aumentou rapidamente e pareceu suplantar o número inicial antes de declinar e estabelecer-se próximo aos valores iniciais. Além disso, existiu uma grande parcela de retorno; mesmo após o número de espécies haver parado de mudar significativamente. Espécies individuais colonizaram e desapareceram, algumas vezes repetidamente, durante o curto período do estudo. As altas taxas de retorno não eram surpreendentes, devido à proximidade dessas ilhas com o continente (0,002 a 1,2 km), a seu tamanho reduzido (75 a 250 m<sup>2</sup>) e à ausência de terra seca entre as ilhas.

Portanto, os resultados de Simberloff e Wilson fortemente suportaram várias hipóteses do modelo do equilíbrio (ver também Rey 1981; Strong e Rey 1982; Hockin 1982; Molies 1978). Apesar de existirem muito poucas ilhas para testar rigorosamente as relações previstas em relação à taxa inicial de colonização, taxa de retorno do equilíbrio e número de equilíbrio das espécies com relação ao tamanho da ilha e ao grau de isolamento, os resultados foram geralmente consistentes com as previsões. Por exemplo, a ilha mais isolada (E1 na Figura 13.11) apresentou o menor número de espécies e a menor taxa de recolonização. Simberloff e Wilson também sugeriram que o desenvolvimento das comunidades pode passar por três, e possivelmente quatro, equilíbrios dinâmicos (Figura 13.12). Primeiro, as espécies tendem a se acumular rapidamente atingindo um "equilíbrio não interativo", com a maioria das espécies ocorrendo em níveis populacionais relativamente baixos, talvez tão baixos para inibir populações de outras espécies. As populações posteriormente podem aumentar até o ponto no qual as interações interespecíficas possam causar extinções locais de algumas espécies, resultando em um equilíbrio reduzido ou "interativo". Os estudos de Simberloff e Wilson também sugerem que a classificação sucessiva ou ecológica pode gerar um aumento subseqüente na riqueza de espécies em direção a um equilíbrio "classificativo". Finalmente, nas ilhas maiores e mais isoladas, a riqueza de espécies pode continuar a aumentar até que as taxas de extinção

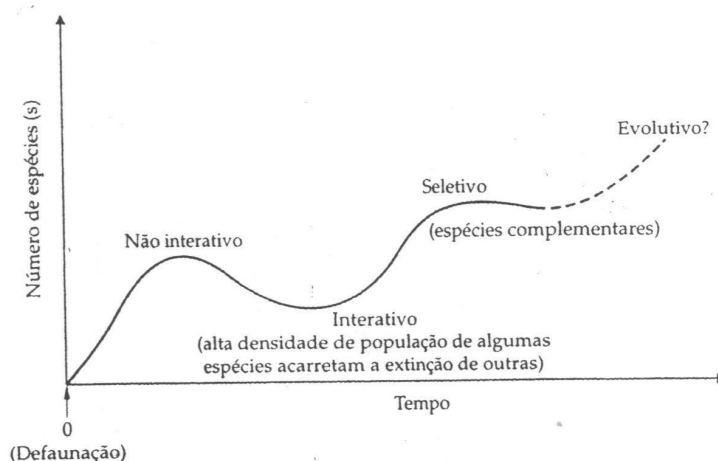


**Figura 13.11**

Recolonização por artrópodes terrestres de quatro pequenas ilhas com mangues em função do tempo, desde a remoção da fauna. O número inicial de espécies presentes é indicado ao longo do eixo vertical. Note que após a defaunação, o número de espécies cresce rapidamente, tendendo a superar o número inicial, declina, e então cresce gradualmente até um número próximo do inicial. A ilha E1, com uma taxa menor de colonização e um número menor de espécies, estava mais isolada de uma fonte de colonizadores do que as outras ilhas. (Segundo Simberloff e Wilson 1970.)

Figura 13.12

Como uma ilha acumula espécies, suas comunidades insulares podem passar por uma série de equilíbrios, que refletem processos demográficos, ecológicos e evolutivos. (Segundo Simberloff e Wilson 1969, 1970.)



equilibrem os efeitos combinados de especiação e imigração (equilíbrio “evolutivo”). Embora seja bem atraente, esse modelo gráfico de equilíbrios dinâmicos ainda não mostrou ser aplicável de modo geral.

### Padrões Adicionais em Riqueza de Espécies Insulares

Como discutido anteriormente, a teoria do equilíbrio assume que a extinção é afetada apenas pela área e que a imigração é afetada apenas pelo isolamento. Aqui serão consideradas as violações dessas suposições que justificam as modificações do modelo original.

**O efeito de salvamento.** Um outro estudo sobre artrópodes em porções isoladas de vegetação apontou a um problema potencialmente importante para o modelo do equilíbrio de MacArthur e Wilson. Brown e Kodric-Brown (1977) realizaram um censo de artrópodes (a maioria insetos e aranhas) em cardos individuais (*Cirsium neomexicanum*), plantas que crescem nas planícies arbustivas de deserto no sudeste do Arizona. Embora os habitats entre essas plantas possam ser satisfatórios para algumas das espécies de artrópodes, os cardos constituíam fragmentos isolados de habitat favorável. Brown e Kodric-Brown contaram os indivíduos e espécies de artrópodes nas plantas a cada 5 dias de intervalo. Os resultados confirmaram várias das hipóteses principais do modelo de MacArthur e Wilson (Tabela 13.4). O número de indivíduos e espécies aumentou com o tamanho da planta e diminuiu com o aumento da distância das plantas mais próximas. Embora os artrópodes não mantivessem uma população real nas plantas, existia um equilíbrio dinâmico entre as taxas de chegada e de desaparecimento. Cardos defaunados eram reabitados rapidamente, aqueles próximos a outros cardos mais rapidamente do que nas plantas mais isoladas: as plantas circundadas por outras reconquistaram 94% de sua biota de artrópodes original em 24 horas, enquanto as plantas isoladas adquiriram apenas 67% do número inicial de espécies no mesmo período. O retorno de indivíduos e de espécies foi mais alto em plantas menores do que nas maiores.

Todos esses resultados eram consistentes com as hipóteses da teoria do equilíbrio. Entretanto, contrário à hipótese do modelo, as taxas de retorno foram mais baixas em plantas muito próximas entre si do que naquelas isoladas (Tabela 13.4). Esse único e excepcional resultado é importante, porque ele sugere um problema com o modelo que pode ser tão relevante para organismos em ilhas reais, como para artrópodes em cardos. A explicação mais provável para todos os resultados tomados em conjunto é que existe um equilíbrio insular mantido por mecanismos de imigração e extinção, como previsto por MacArthur e Wilson, mas os fatores que afetam a chegada de novas espécies não são independentes

Tabela 13.4 Taxas de retorno de espécies de artrópodes em cardos individuais

| Tamanho categoria de isolamento | Sítio 1           |                          |                       | Sítio 2           |                          |                       |
|---------------------------------|-------------------|--------------------------|-----------------------|-------------------|--------------------------|-----------------------|
|                                 | Número de plantas | Número médio de espécies | Taxa média de retorno | Número de plantas | Número médio de espécies | Taxa média de retorno |
| Grande-próximo                  | 16                | 3,82                     | 0,67                  | 9                 | 5,25                     | 0,29                  |
| Grande-afastado                 | 7                 | 3,78                     | 0,78                  | 9                 | 4,44                     | 0,42                  |
| Pequeno-próximo                 | 56                | 1,89                     | 0,78                  | 21                | 2,21                     | 0,69                  |
| Pequeno-afastado                | 3                 | 1,33                     | 1,00                  | 11                | 0,80                     | 0,91                  |

Fonte: Brown e Kodric-Brown 1977.

Nota: As plantas estão divididas em categorias objetivas de tamanho e isolamento com base no número de flores e no número de outras plantas na vizinhança imediata. O número de espécies é em relação ao segundo dos dois censos de 5 dias de diferença. A taxa de retorno é igual ao número de espécies presentes apenas no primeiro censo mais o número de espécies presentes apenas no segundo, dividido pelo número total de espécies presentes em ambos os censos.

daqueles que influenciam a extinção das espécies já presentes. A proximidade a uma fonte de imigrantes aumenta a taxa de imigração de todas as espécies e um influxo contínuo de indivíduos pertencentes às espécies já presentes tende a impedir o desaparecimento dessas espécies.

No caso dos artrópodes nos cardos, esse **efeito de salvamento** é provavelmente estatístico: altas taxas de imigração reduzem a probabilidade de que uma espécie se torne temporariamente ausente e como consequência isso é registrado como retorno. Em ilhas reais, no entanto, os imigrantes podem salvar populações da extinção, através da contribuição com a ação de procriação, injetando novas variabilidades genéticas para combater os efeitos danosos da endogamia, os quais podem ser bastante severos em populações pequenas e isoladas. Em um estudo a parte, Smith (1980) corroborou o efeito de salvamento de imigrantes em relação às taxas de extinção, mostrando que populações de ootonídeos (*Ochotona princeps*; roedores de pequeno porte, similar em aparência a pequenos coelhos) que habitavam declives rochosos na América do Norte tinham taxas mais elevadas de retorno do que aqueles próximos a uma fonte de colonizadores. Outros pesquisadores subsequentemente relataram os efeitos de salvamento em uma variedade de organismos (por exemplo, Wright 1985, Laurance 1990; ver Figura 13.9B).

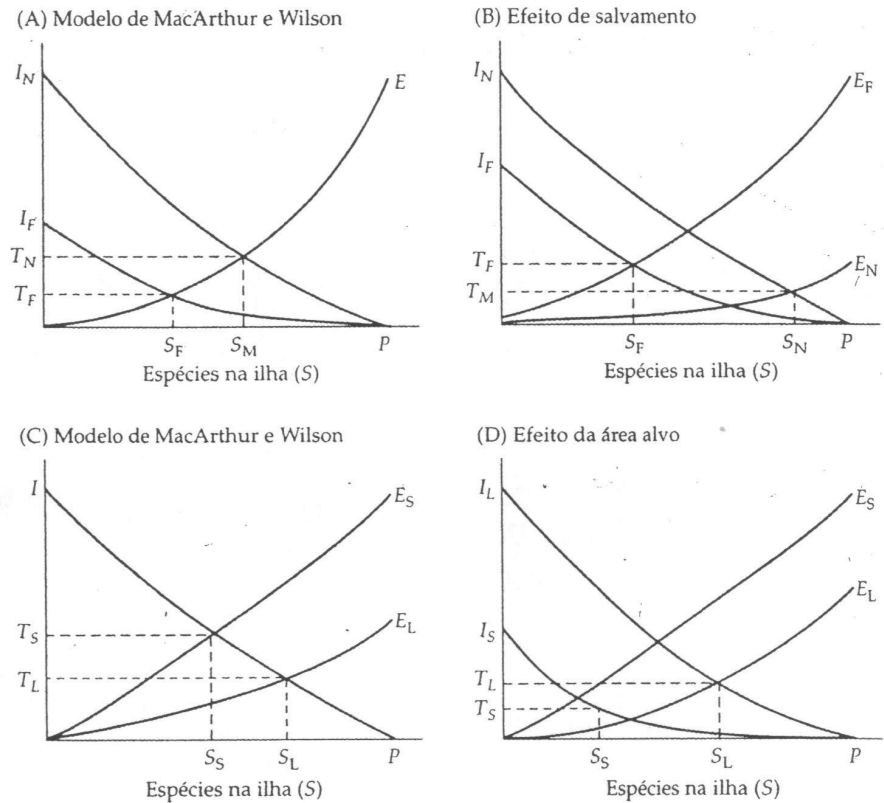
O efeito de salvamento não foi antecipado por MacArthur e Wilson, mas é fácil modificar ligeiramente o modelo deles para incorporá-lo. Desenhando diferentes curvas de taxas de extinção e também diferentes curvas de taxas de colonização para ilhas próximas e distantes (Figura 13.13A, B) nos permite considerar o decréscimo na taxa de extinção em ilhas próximas (versus distância), que é decorrente do efeito de salvamento. Observe que quando isso é feito, a ordem das taxas de retorno de equilíbrio é invertida ( $TF > TN$ ) daquela prevista no modelo de MacArthur e Wilson, mas a relação prevista para o equilíbrio de número de espécies permanece inalterada ( $SN > SF$ ).

O estudo de Brown e Kodric-Brown enfatiza a importância de se testar todas as hipóteses de um modelo e de se fazer uma avaliação crítica de suas suposições básicas. A menos que isso seja feito, os pesquisadores correm o risco de interpretar de forma incorreta os dados que são meramente consistentes com o modelo, quando corroboram as evidências.

**O efeito de área alvo.** Assim como as taxas de extinção podem ser influenciadas pelo grau de isolamento da ilha, as taxas de imigração podem ser influenciadas pela área da ilha. Novamente, essa é uma violação de uma das suposições do modelo do equilíbrio, mas que requer apenas uma leve modificação. Michael Gilpin e Jared Diamond (1976) sugeriram que pelo menos

**Figura 13.13**

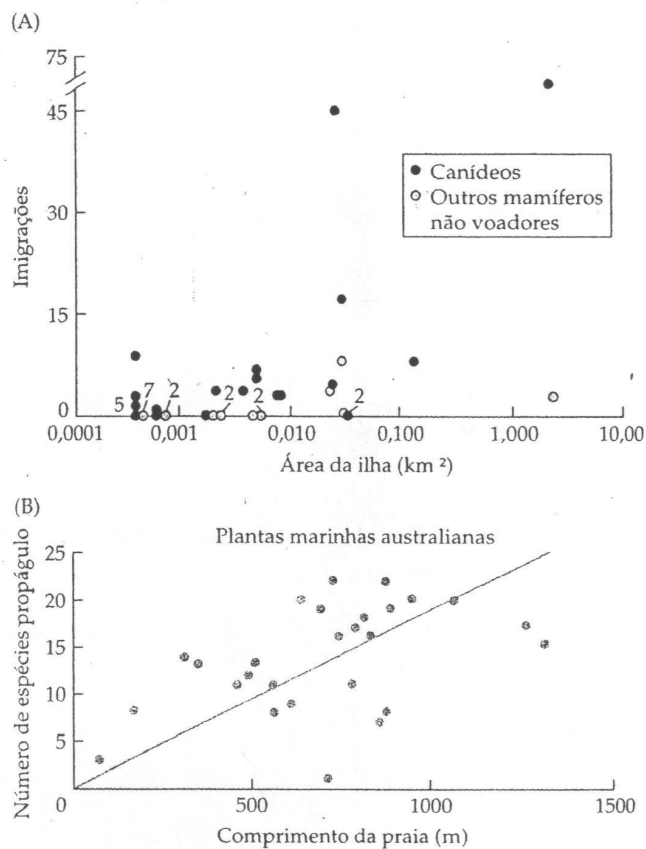
Duas modificações para a teoria do equilíbrio de MacArthur e Wilson da biogeografia de ilhas podem ser feitas para levar em conta os padrões observados. O efeito de salvamento (B) refere-se à redução nas taxas de extinção (e portanto retorno) em ilhas próximas porque o recrutamento de imigrantes pode suplementar populações em declínio. O efeito de área alvo (D) refere-se à tendência das taxas de imigração serem mais altas nas ilhas maiores.  $I$  = taxa de imigração;  $E$  = taxa de extinção;  $T$  = taxa de retorno;  $S$  = riqueza de espécies;  $P$  = riqueza da fonte ou biota "reservatório";  $S$  = ilha pequena;  $L$  = ilha grande;  $N$  = ilha próxima; e  $F$  = ilha afastada. (Segundo Gotelli 1995.)



parte do aumento na riqueza de espécies em relação ao aumento da área da ilha pode derivar de uma tendência onde as taxas de imigração são mais altas nas ilhas maiores. Ou seja, as ilhas maiores podem servir como áreas alvo mais efetivas para imigrantes potenciais, porque têm maior probabilidade de serem vistas (por imigrantes ativos) ou encontradas (por imigrantes passivos). Em seu estudo sobre recolonização de ilhas desfaunada de *Spartina*, Jorge Rey (1981) chegou a conclusão de que as taxas de imigração de artrópodes estavam positivamente correlacionadas com a área da ilha. Em um sistema um tanto diferente, Hanski e Peltonen (1988) descobriram que as taxas de colonização de musaranhos em ilhotas no Lago Finnish aumentavam com a área da ilha. Enquanto isso sugere um efeito de área alvo para imigrantes ativos, é importante ressaltar que a colonização inclui a sobrevivência e o estabelecimento de populações que se procriam, bem como a imigração.

Lomolino (1990) foi capaz de conduzir um teste mais direto da hipótese da área alvo através das trilhas dos movimentos de mamíferos terrestres cruzando a cobertura de gelo do Rio São Lourenço durante o inverno. As características das trilhas na neve permitiram a identificação de espécies e o mapeamento dos movimentos reais entre ilhas e sítios, ao longo do continente. As taxas de imigração de mamíferos grandes ou pequenos estavam significativa e positivamente correlacionadas com a área das ilhas (Figura 13.14A). Estudos de propágulos de plantas à deriva nas praias das ilhas oceânicas indicaram que as taxas de imigração também cresceram com o tamanho da ilha (Figura 13.14B). Portanto, existem evidências, embora limitadas, que pelo menos algumas relações espécie-área podem ser atribuídas ao efeito de área alvo. Novamente, isso exige ligeiras modificações no modelo do equilíbrio, as quais alteram as taxas de retorno relativas, mas não os padrões na riqueza de espécies (Figura 13.13C, D; ver também McGuinness 1984; Hamilton et al. 1964; Connor e McCoy 1979; Coleman et al. 1982).





**Figura 13.14**

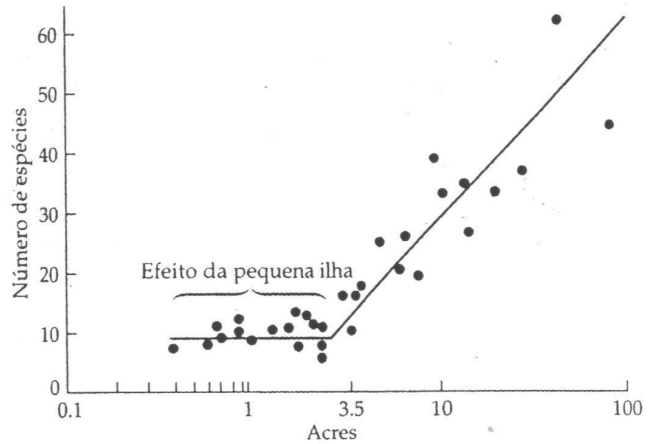
Dois exemplos do efeito da área alvo – a tendência das ilhas maiores em atrair ou interceptar mais imigrantes. (A) Mamíferos não voadores que se dispersam cruzando a neve para as ilhas do Rio São Lourenço, o qual forma a margem entre o nordeste dos Estados Unidos e Canadá. As taxas de imigração crescem significativamente com a área da ilha para os canídeos (principalmente coiotes e raposas vermelhas) e para outros animais (incluindo racum, doninhas, esquilos vermelhos, ratos e camundongos silvestres e musaranhos). (Segundo Lomolino 1990.) (B) A diversidade de propágulos de plantas oriundas do mar encontradas ao longo das praias das ilhas nas proximidades do nordeste da Austrália aumenta com o comprimento da praia. (Segundo Buckley e Knedlhans 1986.)

**O efeito da pequena ilha.** Em sua monografia de 1967, MacArthur e Wilson observaram que as relações espécie-área de ilhas muito pequenas poderiam ser “verdadeiramente anômalas”. Por exemplo, o estudo de Niering (1963) de plantas superiores nas ilhas do Atol de Kapingamarangi, na Micronésia, indicou que a riqueza de espécies parecia ser independente da área para ilhas menores (aquelas com menos de 3 acres; Figura 13.15). Apesar de poucos outros estudos também se reportarem ao efeito da pequena ilha (ver Duinn e Loehle 1988; Wiens 1962; Whitehead e Jones 1969; Woodruffe 1985), é comum este fenômeno ser raro, pois a maioria dos estudos biogeográficos são realizados em ilhas grandes o suficiente para manterem uma diversidade apreciável de espécies. Essa característica de protocolos de amostragens certamente não tornam os efeitos de pequena ilha insignificantes. De fato, é possível que, quando as pesquisas biogeográficas incluírem muitas ilhas pequenas, um modelo sigmóide poderá ser superior ao modelo de poder e ao modelo semi-logarítmico, que descrevem relações monótonas (Figura 13.16).

Similarmente, por razões discutidas no Capítulo 9, as relações espécie-isolamento também podem ser sigmóides, dessa vez uma sigmóide negativa (ver Figura 13.4B). Tomados em conjunto, esses padrões sugerem que a riqueza de espécies tende a declinar mais rapidamente ao longo de níveis intermediários de área ou isolamento, supostamente aqueles níveis que se aproximam das necessidades de recursos modais ou das distâncias de dispersão em relação à fonte das espécies. Em contraste, em ambas as relações espécie-área e espécie-isolamento, pode ser difícil detectar respectivamente os extremos do tamanho da ilha e do grau de isolamento (ver Figuras 13.4 e 13.16; ver também Lomolino 1998). Estudos futuros sobre a natureza sigmóide potencial dessas relações podem vir a ser extremamente valiosos, porque se corroborados, eles podem mudar o modo de como estudamos os dois padrões mais comuns na natureza.

**Figura 13.15**

O efeito da pequena ilha refere-se à tendência da riqueza de espécies de algumas faunas insulares em permanecer relativamente baixa e independente da área em ilhas muito pequenas. Esse padrão foi encontrado entre as plantas superiores do atol de Kapingamarangi, na Micronésia. (Segundo MacArthur e Wilson 1967; dados de Niering 1963.)



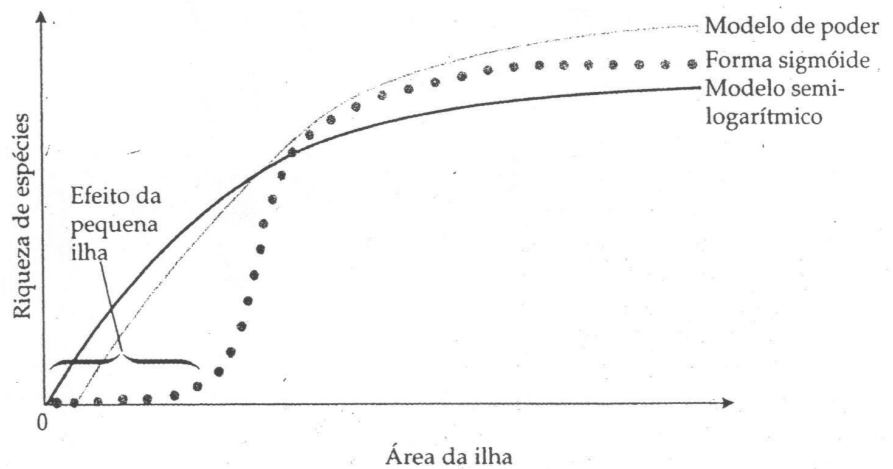
**Biotas Não Equilibradas**

Comparações entre os padrões observados sobre a diversidade de espécies insulares e as hipóteses do modelo de MacArthur e Wilson revelam muitos casos nos quais a diversidade claramente não representa um equilíbrio entre as taxas contemporâneas de imigração e de extinção. O número de espécies nessas ilhas não permanece aproximadamente constante; ao invés disso, ele aumenta ou diminui continuamente, em resposta a grandes eventos históricos. Ironicamente, como resultado da falha de algumas de suas previsões, a abordagem de MacArthur e Wilson em relação à biogeografia de ilhas provou ser valiosa para detectar e interpretar a dinâmica de biotas sem equilíbrio. De fato, muitos dos padrões observados podem ser explicados em termos de biotas se aproximando a um novo equilíbrio de número de espécies, após uma perturbação histórica.

**Santuários pleistocênicos.** Como apontado no Capítulo 7, as mudanças no clima e no nível do mar no Pleistoceno causaram grandes oscilações nas distribuições dos organismos nos continentes, especialmente de espécies terrestres e de água doce. Seus efeitos em determinados habitats insulares também foram bastante profundos. Em alguns casos, habitats isolados foram conectados por pontes de habitats, permitindo um livre intercâmbio de biotas; em outros, novos habitats de ilhas foram criados pela intrusão de formidáveis barreiras à dispersão. A presente distribuição do clima, nível do mar e dos principais tipos de biomas tem permanecido relativamente estável durante os últimos 8.000 a 12.000 anos.

**Figura 13.16**

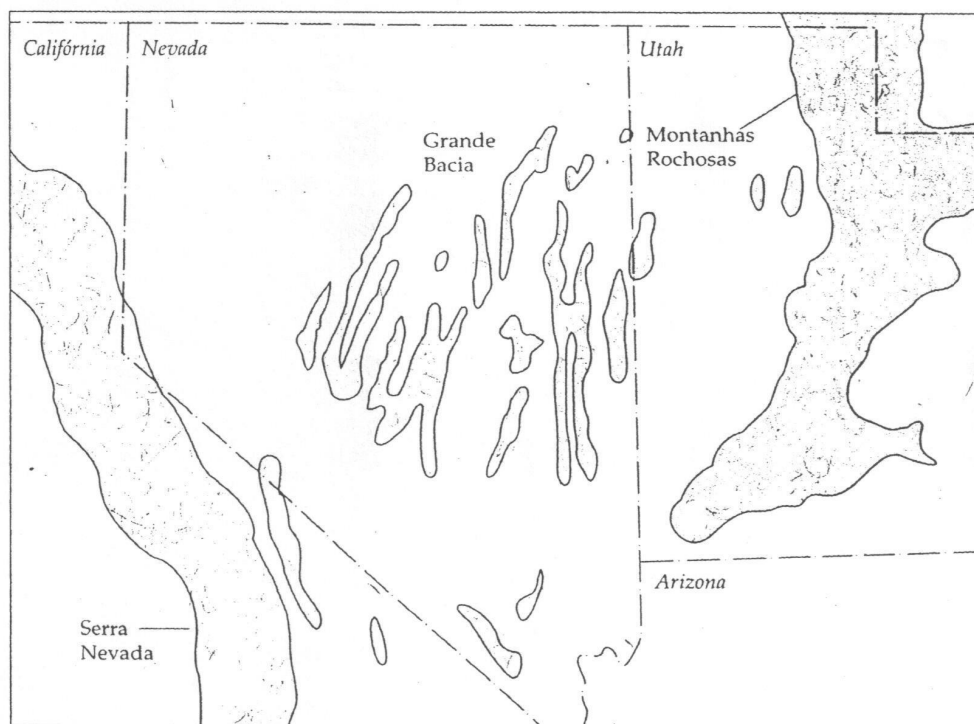
Os dois modelos mais comumente utilizados para descrever a relação espécie-área [isto é, o modelo de poder, onde  $S = cA^2$ , e o modelo semilogarítmico, onde  $S = d + k \log(A)$ ] tipicamente fornecem um bom ajuste. Já a riqueza de espécies de algumas – talvez muitas – biotas insulares, podem ser mais bem descritas através de uma relação sigmóide que inclui o efeito da pequena ilha. (ver Figura 13.15.)



O legado dessas perturbações do Pleistoceno ainda é aparente em muitas distribuições insulares. Muitas ilhas e porções de habitats isolados foram formados pela elevação do nível do mar e pelas mudanças climáticas no final do Pleistoceno. Algumas vezes, a fragmentação de extensas áreas de habitats antes contínuos deixou pequenas ilhas super-saturadas de espécies e a diversidade começou a decrescer à medida que certas espécies foram eliminadas pela extinção. Em outros casos, habitats insulares completamente novos foram criados e começaram a adquirir espécies através de colonizações e especiação. Até que ponto as biotas contemporâneas ainda exibem os efeitos dessas mudanças históricas depende muito dos tipos de barreiras que isolam essas ilhas pós-pleistocênicas e da habilidade de diferentes tipos de organismos em se dispersarem através delas.

Em uma das primeiras tentativas de testar a aplicabilidade do modelo de MacArthur e Wilson para a distribuição de organismos entre habitats insulares, Brown (1971b, 1978) estudou pequenos mamíferos não voadores e posteriormente aves, que habitavam topos de montanha isolados no oeste dos Estados Unidos (ver também Johnson 1975; Behle 1978; Grayson 1987a,b, 1993; Grayson e Livingston 1993). Durante o Pleistoceno, o clima dessa região era relativamente frio e úmido e as florestas formavam um vasto "continente" de habitats para espécies boreais. Após o último recuo glacial, o clima aqueceu e secou e, como resultado, a Grande Bacia, que repousa a 1.500m de altitude entre as Montanhas Rochosas a leste e a Serra Nevada a oeste (Figura 13.17), se desenvolveu em uma vasta região de deserto. As cadeias montanhosas hoje isoladas, algumas elevando-se mais do que 3.000m de altitude, formam ilhas de florestas coníferas isoladas e outros habitats méxicos circundados por um mar de artemísias de deserto.

Esses topos isolados de montanhas são habitados por várias espécies de mamíferos e aves boreais, restritos a habitats frios e úmidos das altitudes mais elevadas. Os padrões de diversidade desses mamíferos e aves exibem tanto similaridades quanto diferenças, quando comparados entre si e com biotas de ilhas oceânicas. O número de espécies que habita um topo de montanha aumenta com o tamanho (área) da cadeia montanhosa (Figura 13.18). Entretanto, não existem



**Figura 13.17**

As cadeias montanhosas isoladas da Grande Bacia, no oeste da América do Norte, são ilhas de habitats de florestas méxicas frias, em um mar de deserto de artemísias. As amplitudes mostradas, com picos mais altos do que 3.000 m, situam-se entre dois "continentes" montanhosos: parte das Montanhas Rochosas a leste e a Serra Nevada a oeste. Os vales desérticos entre as montanhas são facilmente atravessados por aves, mas constituem barreiras virtualmente absolutas para a dispersão de pequenos mamíferos. (Segundo Barbour e Brown 1994.)

efeitos detectáveis de isolamento pela distância na diversidade de qualquer táxon. As Montanhas Rochosas e a Serra Nevada são fontes prováveis de colonizadores; elas suportam uma diversidade muito maior de formas boreais do que os topos de montanhas isolados, incluindo todas as espécies que são encontradas neles.

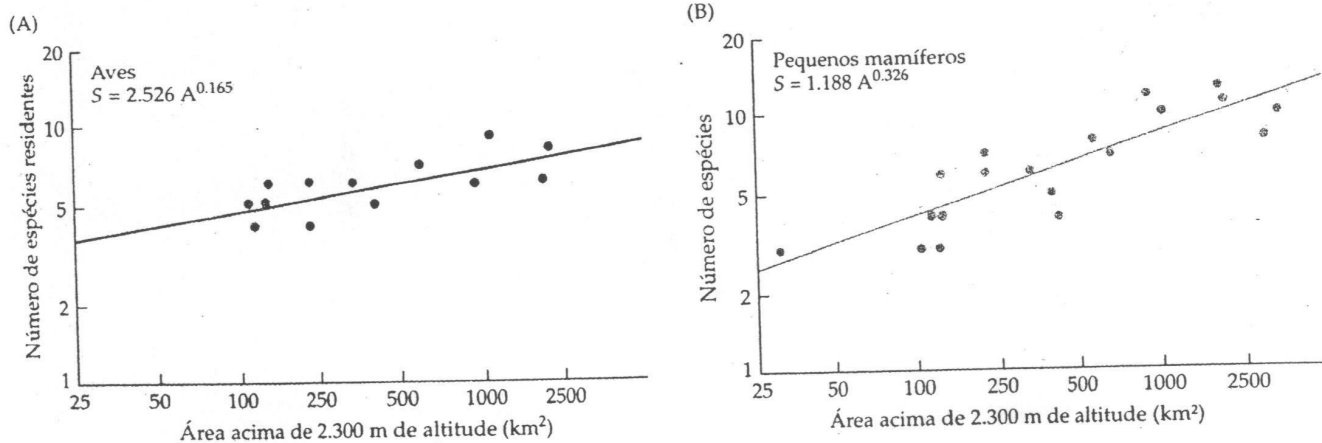
Brown (1971) propôs que as atuais populações de mamíferos boreais dessas ilhas montanhas são relictos, remanescentes vicariantes de distribuições antes amplamente difundidas durante o Pleistoceno. Esse modelo é consistente ao registro fóssil de plantas, que mostra que tão recentemente quanto 10.000 e 12.000 anos atrás, o clima da Grande Bacia era mais frio e mais úmido e as zonas de vegetação foram deslocadas várias centenas de metros abaixo de suas atuais altitudes (Wells e Berger 1967; Wells 1976, 1979; Thompson e Mead 1982). Essa mudança teria conectado vários habitats hoje isolados ao longo de toda Grande Bacia, permitindo que todas as ilhas fossem colonizadas por todas as espécies para as quais pontes de habitats apropriados existissem. Ao final do Pleistoceno, no entanto, os habitats mésico e frios se restringiram às altitudes mais elevadas, completamente isolando nos topos das montanhas aquelas espécies de mamíferos boreais incapazes de se dispersarem através dos vales desérticos (ver Grayson 1993). Após o isolamento, algumas populações insulares tornaram-se extintas, reduzindo a diversidade da biota boreal, especialmente em pequenos topos de montanhas, mas populações de relictos de outras espécies sobreviveram até hoje.

O modelo de Brown propõe que na ausência de imigração pós-pleistocênica, as faunas de mamíferos dos topos de montanhas isoladas relaxaram em direção a um equilíbrio de zero espécies. Pequenas ilhas tiveram altas taxas de extinção e perderam a maioria de suas faunas em 10.000 anos, enquanto as grandes ilhas ainda retêm a maioria de suas espécies originais. Uma observação adicional suporta esse modelo de relaxamento. Fósseis de espécies boreais mais recentes do Pleistoceno Superior, incluindo algumas formas ainda encontradas em algumas das maiores cadeias de montanhas isoladas, foram encontrados nos vales intermontanhas e em vários topos de montanhas, indicando que de fato essas espécies estavam presentes e se extinguíram dentro dos últimos 12.000 anos (Grayson 1981, 1987a,b, 1993; Thompson e Mead 1982).

Paradoxalmente, as aves também falham em exibir relações espécie-isolamento, porque elas são excelentes dispersoras. Ao contrário dos mamíferos, as espécies de aves boreais parecem estar presentes em todas as cadeias montanhosas onde existam áreas suficientes de habitat favorável (Johnson 1975; Behle 1978). Aves boreais foram observadas voando através de vales desérticos, que parecem não constituir uma barreira significativa para suas colonizações

Figura 13.18

Relações espécie-área para as aves residentes boreais (A) e pequenos mamíferos terrestres (B) que habitam as cadeias montanhosas isoladas da Grande Bacia. As aves recolonizam essas montanhas continuamente, enquanto os mamíferos são relictos de populações mais amplamente distribuídas que existiram durante o Pleistoceno. (Segundo Brown 1978.)



até mesmo nos picos mais isolados. Uma alta taxa de imigração aparentemente reabastece de maneira contínua a população de aves em pequenas ilhas. Portanto, a distribuição de aves boreais pode representar um equilíbrio entre a imigração e a extinção. Entretanto, mesmo este tipo de equilíbrio não é o previsto por MacArthur e Wilson, porque os processos de imigração e extinção parecem ser altamente determinísticos ao invés de estocásticos. A taxa de colonização é tão alta que os habitats estão quase que completamente saturados com as espécies que podem viver neles. Quando em raras ocasiões uma população insular se extingue, é provável que ela seja substituída rapidamente.

Outros estudos também indicam que as taxas de relaxamento de comunidades super-saturadas são inversamente proporcionais à área insular e tendem a ser mais rápidas durante o período imediatamente após o isolamento (por exemplo, ver Terborgh et al. 1997; Diamond 1972; Wilcox 1978 e 1980). Entretanto, pode ser inválido assumir que todos os habitats insulares são habitados por faunas em perpétuo estado de relaxamento. Mesmo a interpretação de Brown sobre os mamíferos da Grande Bacia pode necessitar ligeiras modificações, porque algumas espécies podem ocasionalmente se dispersar através de habitats xéricos (ver Grayson e Livingston 1993). Além disso, é provável que a maioria das espécies de mamíferos de florestas na Grande Bacia esteja completamente isolada pelos desertos intermediários. Em contraste, os habitats intermontanhas do sudoeste americano, situados ao sul da Grande Bacia, podem representar filtros, e não barreiras perfeitas, para os movimentos de muitos mamíferos de florestas (ver Figura 9.10). A diferença chave entre essas duas regiões é que muitas florestas de montanhas do sudoeste americano estão isoladas por matas, não desertos. Como resultado, as imigrações pós-pleistocênicas são plausíveis para a maioria das espécies e as comunidades de mamíferos podem ter se aproximado de um equilíbrio dinâmico, como previsto por MacArthur e Wilson. Como ilustrado na Figura 13.19, a riqueza de espécies de mamíferos de florestas nessa região está significativamente correlacionada tanto com o isolamento, quanto com a área. Além disso, a dispersão intermontanhas e a colonização pós-pleistocênica, foi documentada para algumas dessas espécies (Figura 13.20; Lomolino et al. 1989; Brown e Davis 1995; Davis e Brown 1989; Davis e Callahan 1992; Davis e Dunford 1987).

Novamente, devemos ser cautelosos com relação a generalizações excessivas nesses estudos. Patterson (1980, 1984, 1995) forneceu evidências convincentes de que pelo menos algumas dessas comunidades, especialmente aquelas nas montanhas mais isoladas ao sul no Novo México, podem ser de fato relictos pleistocênicos. Da mesma maneira que Brown observou na Grande Bacia, ilhas distantes do sudoeste americano estão circundadas por desertos e por matas, tornando a imigração pós-pleistocênica muito improvável, senão impossível, para muitas espécies de mamíferos. Portanto, as comunidades mamíferas nas montanhas mais

Figura 13.19

Relações espécie-isolamento (A) e espécie-área (B) para mamíferos de florestas não voadores em 27 "ilhas" montanhosas no sudoeste americano (principalmente Arizona, Novo México, sul do Colorado e sul de Utah). Devido ao fato de essas florestas méxicas serem isoladas por "mares" de matas xéricas e desertos, suas comunidades bióticas freqüentemente apresentam padrões biogeográficos similares aos das espécies de ilhas verdadeiras. (Segundo Lomolino et al. 1989.)

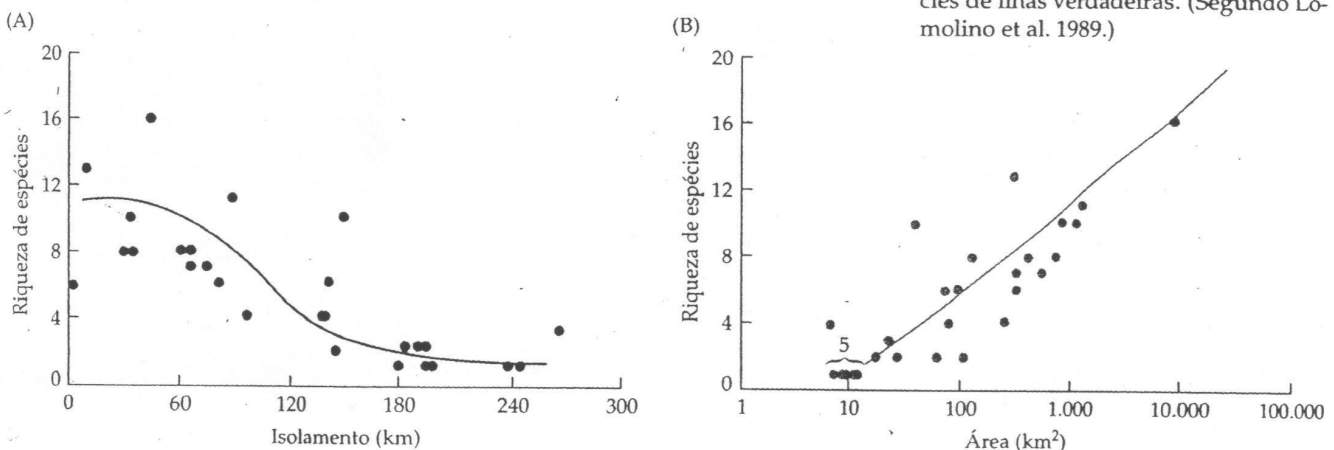
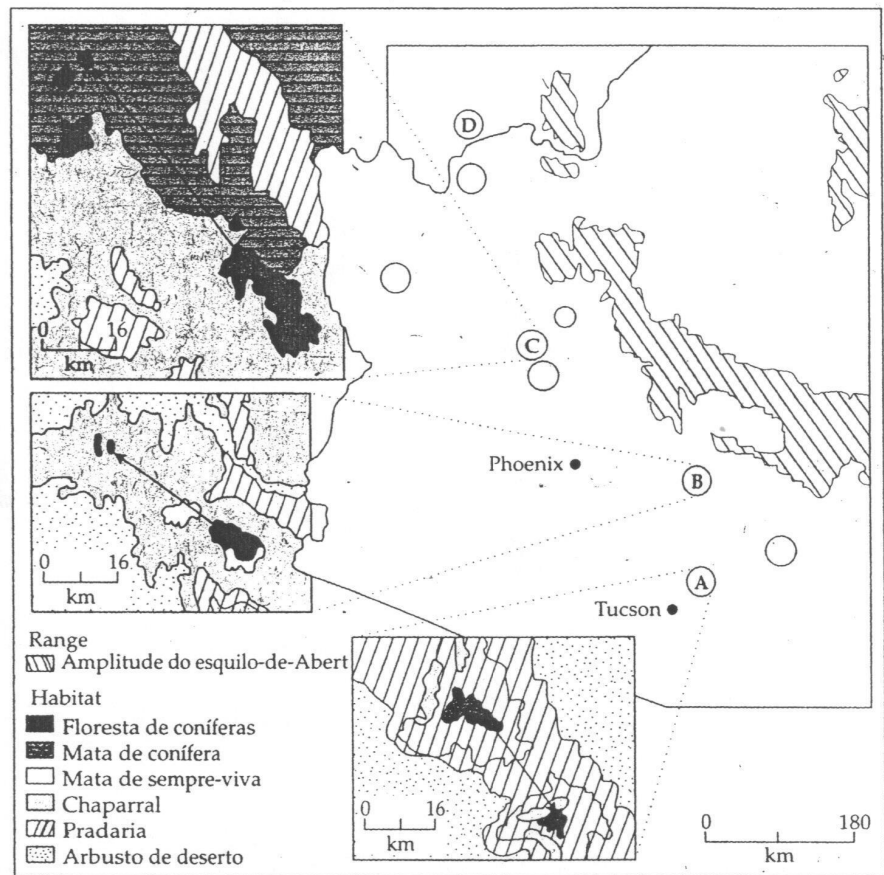


Figura 13.20

Dispersão intermontanha relativamente recente do esquilo-de-Abert (*Sciurus aberti*) no Arizona. Os círculos abertos indicam sítios onde os esquilos foram introduzidos artificialmente entre 1940 e 1945. Círculos com letras indicam introduções que foram seguidas por colonização de florestas de montanhas próximas, removidas para longe de suas amplitudes naturais dessas espécies. O tempo entre a introdução e a colonização aparente foi de aproximadamente 20, 30, 40 e 10 anos para os sítios A, B, C e D, respectivamente. As distâncias de dispersão, respectivamente, 23, 29, 35 e 10 km, são mais ou menos proporcionais a esses tempos. (Segundo Lomolino et al. 1989; dados de D. E. Brown e R. Davis, comunicação pessoal)



isoladas dessas regiões podem realmente estar em relaxamento em níveis supersaturados de riqueza, na ausência de imigrações contemporâneas.

A lição é relativamente simples: paisagens heterogêneas e fontes de espécies desafiam quaisquer explicações simplistas para seus padrões aparentes. Também, como observamos anteriormente, as comparações entre arquipélagos também guardam desafios especiais. As aves da Grande Bacia parecem ser influenciadas pelo isolamento: ou seja, a maioria das ilhas pode ser apropriada para suas habilidades de imigração. Em outras regiões mais isoladas, a riqueza de espécies aviárias declina significativamente com o isolamento [por exemplo, as aves montanhosas no sul da Califórnia e Baja Califórnia (Kratler 1992) e nos Andes da Venezuela, na Colômbia, no Equador (Vuilleumier 1970) e na Argentina (Nores 1995); Figura 13.21].

**Pontes e ilhas continentais.** A elevação do nível do mar desde o Pleistoceno criou muitas ilhas novas nas regiões costeiras. Elas são denominadas **pontes continentais** ou **ilhas continentais** porque, ao contrário das ilhas oceânicas, antes elas eram parte do continente ou, pelo menos, estavam conectadas a ele através de uma ponte de habitat terrestre. A elevação aproximada de 100 a 200 m no nível do mar que ocorreu cerca de 10.000 anos atrás inundou muitas pontes continentais e criou numerosas ilhas continentais.

Diamond (1972, 1975b) descobriu que a influência das conexões passadas com o continente da Nova Guiné é aparente quando se analisa a composição da fauna aviária das ilhas de pontes continentais fora de sua costa. As ilhas que são separadas do continente pela água a menos de 200 m de profundidade apresentam um maior número de espécies do que as ilhas oceânicas de tamanho e

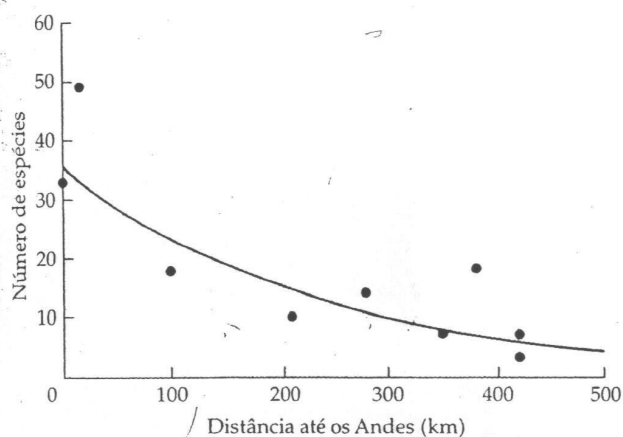


Figura 13.21

De modo similar ao que ocorre nas ilhas oceânicas, a riqueza de espécies de pássaros em ilhas de montanha florestadas próximas aos Andes, na Venezuela, Colômbia e Equador decresce com o isolamento. (De Nores 1995.)

distância comparáveis em relação à Nova Guiné (isto é, aquelas que surgiram como vulcões submersos e nunca estiveram conectadas ao continente). Apesar das ilhas continentais não possuírem muitas das espécies de pássaros encontradas em habitats comparáveis na Nova Guiné, elas exibem muitos tipos de aves encontradas no continente, mas que nunca ocorreram nas ilhas oceânicas. Com certeza, existem outras espécies que ocorrem tanto ilhas continentais como nas oceânicas. Devido ao fato dessas aves obviamente terem cruzado barreiras aquáticas para colonizar as ilhas oceânicas, os pesquisadores não podem ter certeza se as populações nas ilhas continentais são relictos pleistocênicos ou se foram reabastecidas por imigrações subseqüentes (ver também Lawlor 1983, 1986).

**Dinâmica pós-pleistocênica das faunas de água doce.** A distribuição atual dos peixes de água doce no sudoeste da América do Norte reflete uma história de conexões de habitats aquáticos durante o clima mais frio e mais úmido do Pleistoceno, seguido por isolamento e subseqüentes extinções (Hubbs e Miller 1948; Miller 1948; Smith 1978). Difícil como possa parecer, a apenas alguns milhares de anos atrás, o Vale da Morte, na parte mais árida do deserto da América do Norte, estava quase completamente preenchido por um grande lago, que era suprido por um sistema maior de rios e fontes permanentes (ver Figura 7.24). Pelo menos três gêneros de peixes habitavam essa bacia e persistiram como populações relictos em fontes isoladas. No caso desses peixes, não se tem nenhuma dúvida da suscetibilidade de pequenas populações isoladas à extinção. Muitas desapareceram dentro dos últimos poucos anos, quando os humanos desviaram as águas ou introduziram espécies exóticas de competição ou peixes predadores.

Na maioria dos exemplos discutidos até então, as biotas de habitats insulares isolados desde o Pleistoceno são relictos. Habitats antes amplamente distribuídos que continham biotas diversas diminuíram de tamanho e se fragmentaram. Assim que essas ilhas se formaram, elas estavam supersaturadas de espécies e vem perdendo espécies através de extinções desde então. Em contraste, alguns habitats isolados e as áreas atingidas por geleiras permaneceram subsaturadas e continuam a adquirir espécies (ver Capítulo 7).

Um excelente exemplo dessa última situação é fornecido pelos lagos glaciais do norte da América do Norte e da Eurásia. Muitos lagos, incluindo os Grandes Lagos e o Lago Finger no nordeste da América do Norte, foram lapidados pelo avanço dos lençóis continentais de gelo e preenchidos com água, quando as geleiras recuavam (ver Figura 7.23). Alguns grupos como certas algas, protozoários e invertebrados, que se utilizavam cistos ou outros meios efetivos para dispersões de longa amplitude, podem ter atingido um equilíbrio entre as taxas de colonização e extinção nesses habitats num período de tempo relativamente curto. Em contraste, outros animais menos vágues, como peixes (Smith 1981) e alguns

moluscos, podem nunca alcançar um nível de equilíbrio em relação à riqueza de espécies. As ictiofaunas de muitos desses lagos parecem ser subsaturadas e ainda estão gradualmente aumentando em diversidade (Barbour e Brown 1974; ver também Holland e Iam 1981; Hugueny 1989; Smith 1979; Brown e Dinsmore 1988; Watters 1992; Elmberg et al. 1994; Tonn e Magnuson 1982; Browne 1981).

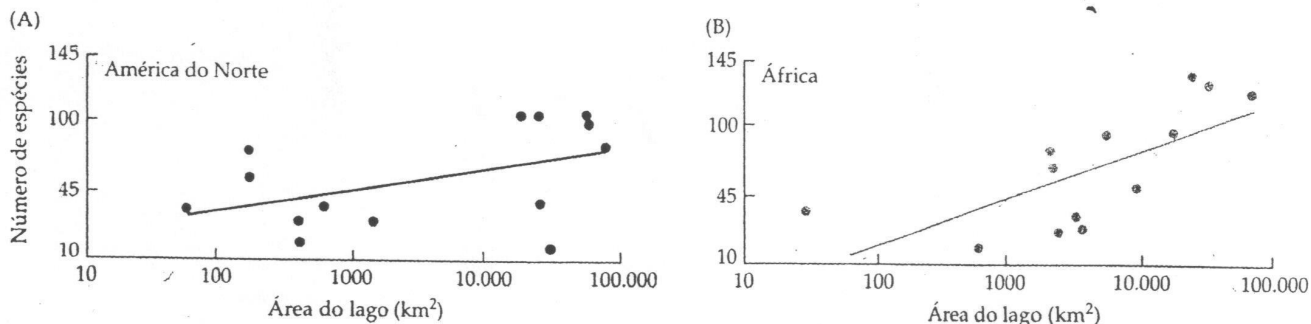
Apenas poucas espécies de peixes, em qualquer estágio de seus ciclos de vida, podem sobreviver por mais do que alguns minutos fora da água, podendo colonizar novas áreas somente quando conexões de habitat aquático existem. Eles comumente colonizam lagos vindo de rios e ribeirões, mas a maior parte das águas lóticicas contém apenas algumas poucas espécies que também podem ser bem sucedidas em ambientes lênticos. Muitos lagos alpinos formados por geleiras não apresentam nenhum peixe nativo, porque eles nunca estiveram conectados por pontes de habitats favoráveis com águas habitadas por peixes. O fato de várias espécies de peixes introduzidas prosperarem em alguns desses lagos é uma evidência posterior de que a ausência de peixes é uma consequência de barreiras à dispersão. Muitos dos lagos formados por geleiras que contêm peixes ainda parecem ser subsaturados de espécies. Isso particularmente ocorre, em lagos muito grandes, como os Grandes Lagos na América do Norte e o Lago Baikal na Rússia. Não existem espécies suficientes nos rios e ribeirões que drenam esses lagos para preencher os nichos disponíveis aos peixes. Alguns táxons, como os ciscos e os peixes-brancos (*Coregonus*) nos Grandes Lagos, vem se diversificando através de especiação endêmica e radiação adaptativa, mas não houve tempo suficiente desde o Pleistoceno para alcançar um equilíbrio entre a especiação e a extinção.

Essa conclusão é suportada através de uma comparação das relações espécie-área para peixes que habitam os lagos formados por geleiras em zonas temperadas da América do Norte e os lagos muito mais antigos da África tropical (Figura 13.22). Como mencionado no Capítulo 8, a diversidade relativamente alta dos lagos africanos do Rift Valley tem origem primariamente de uma espetacular especiação endêmica e radiação adaptativa de ciclídeos nos lagos maiores (Fryer e Iles 1972; Greenwood 1974; Meyer 1993). O Lago Vitória, o maior lago na África, abriga hoje em torno de 300 espécies endêmicas de ciclídeos, mas parece ter secado completamente durante o Pleistoceno Superior (Johnson et al. 1996). Após a recolonização, a especiação desses peixes deve ter ocorrido em uma taxa extremamente rápida, possivelmente atingindo um equilíbrio dinâmico antes da onda de extinções relativamente recente, devido à introdução de espécies e outras atividades antropogênicas.

Finalmente, a escala de tempo relativa que está por trás dos eventos glaciais e pluviais guarda alguns elementos chave para que se possa interpretar e prever a dinâmica biogeográfica de sistemas insulares. Recordando do Capítulo 7, os períodos inter-glaciais são relativamente curtos, em comparação aos períodos glaciais (em geral apenas cerca de 10.000 a 30.000 anos, contra 75.000 e 300.000, respectivamente). Portanto, em uma escala geológica de tempo, o relaxamento de comunidades relictos ou o acúmulo de espécies nos ambientes de influências das geleiras são fenômenos comumente transitórios e incompletos. Como Gates (1993) observou, "o interglacial atual deve prevalecer por mais uns 2.000 anos,

**Figura 13.22**

Relações espécie-área para peixes que habitam os lagos no norte da América do Norte, recentemente formados por geleiras (A) e lagos muito mais antigos da África central e leste (B). Os grandes lagos africanos adquiriram diversas faunas de peixes através de especiação endêmica. Apesar de tais especiações estarem ocorrendo nos lagos norte-americanos, o processo ainda não produziu uma alta riqueza de espécies nos lagos maiores. (Segundo Barbour e Brown 1974.)



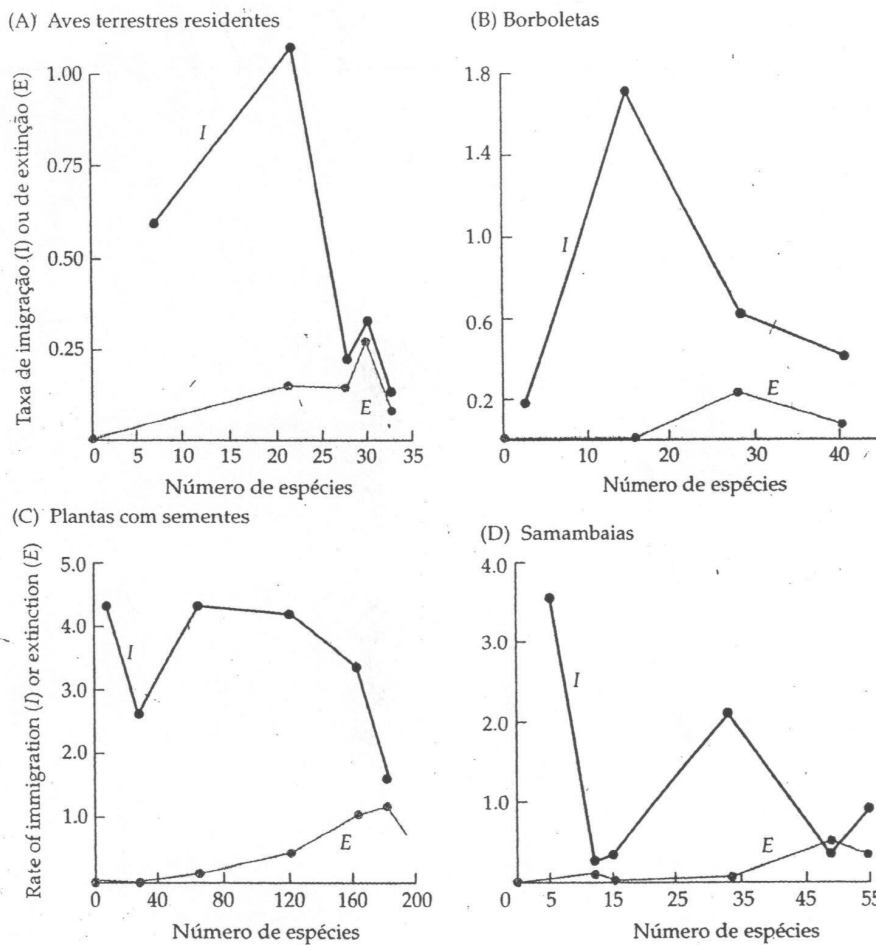


talvez menos." Paleontólogos ou biogeógrafos do futuro milênio podem reverter nossa questão original e se perguntarem "até que extensão os padrões de distribuição durante os períodos glaciais representam o legado dos pulsos relativamente curtos dos eventos interglaciais."

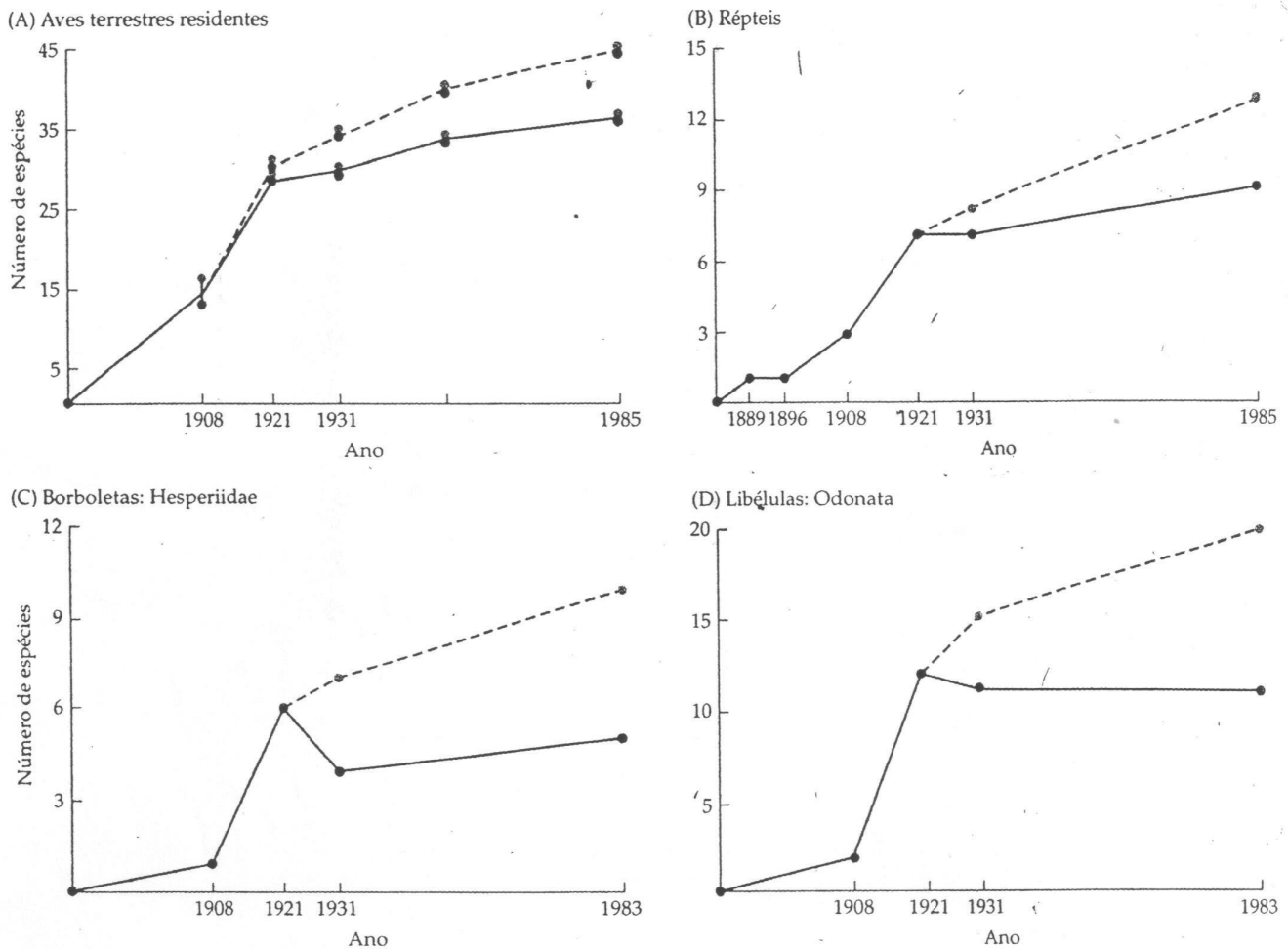
### Krakatau Revisado

Esse capítulo será concluído com uma atualização da dinâmica biogeográfica das Ilhas Krakatau (ver Figura 13.6). Recorde que, enquanto as relações espécie-área e espécie-isolamento foram o combustível do desenvolvimento da teoria do equilíbrio, as pesquisas bióticas dessas ilhas também forneceram uma faísca vital. Descobriu-se que as comunidades de Krakatau são dinâmicas, experimentando freqüentes imigrações, extinções e retornos. As discussões de MacArthur e Wilson estavam limitadas às pesquisas efetuadas entre 1908 e 1934 (isto é, 25 a 41 anos após a explosão de 1883 ter limpado a vida de toda a ilha). Pesquisas adicionais conduzidas nos anos de 1990, destacaram alguns dos pontos fortes e fracos da teoria do equilíbrio (Thornton et al. 1990; Bush e Whittaker 1991; Thornton et al. 1993; Whittaker e Jones 1994).

Primeiro, um século a mais de registros confirma a natureza dinâmica das comunidades insulares. O retorno permanece relativamente alto para a maioria dos grupos de plantas e animais. Além disso, a tendência geral das taxas de imigração e extinção parece consistente com a teoria básica: a taxa de imigração decresce e a de extinção aumenta com a riqueza de espécies (Figura 13.23).



**Figura 13.23** Taxas de imigração (I) e extinção (E) (em número de espécies/ano) de animais e plantas em Rakata, a maior das ilhas de Krakatau, em função da riqueza de espécies insulares (S). Consistente com a teoria do equilíbrio de MacArthur e Wilson, a taxa de imigração declina e a de extinção aumenta à medida que as ilhas acumulam espécies. Observe que pelo menos para aves terrestres residentes, para plantas com sementes e para as samambaias, as comunidades insulares aproximaram-se de um equilíbrio dinâmico ( $I \approx E$ ). (De Thornton et al. 1993.)



**Figura 13.24**

Curvas de colonização para vários táxons de animais nas ilhas de Krakatau: (A) aves terrestres residentes, (B) répteis, (C) borboletas (Hesperiiidae) e (D) libélulas (Odonata). As linhas sólidas indicam o número de espécies reais no momento em que as ilhas foram pesquisadas; as linhas pontilhadas indicam números cumulativos de espécies detectadas para todas as pesquisas combinadas. (De Thornton et al. 1990.)

Para certos grupos taxonômicos, incluindo plantas com sementes, libélulas, borboletas, répteis e aves terrestres residentes, as taxas de acúmulo de espécies diminuiu substancialmente e o número de espécies parece estar se aproximando de um equilíbrio (Figura 13.24).

A taxa de aproximação em direção a um equilíbrio varia consideravelmente entre os táxons e parece estar diretamente correlacionada com as capacidades de dispersão. Por exemplo, enquanto a riqueza de espécies de aves em Krakatau está apenas ligeiramente abaixo do esperado, com base no tamanho da ilha, e a riqueza de espécies mamíferas não-voadoras é aproximadamente um décimo dos valores esperados (Figura 13.25). Em Rakata, a maior ilha, as plantas dispersadas pelo mar se acumularam com menor rapidez do que as plantas dispersadas pelo vento ou por animais, particularmente durante as últimas poucas décadas de colonização (Figura 13.26).

Enquanto essas tendências confirmam os pressupostos básicos da teoria do equilíbrio, outras revelam algumas importantes limitações da teoria. Como MacArthur e Wilson (1967) anteciparam, as curvas de imigração e extinção podem não ser monotônicas se grandes alterações sucessionais ocorrerem. Algumas espécies são fortemente dependentes de outras espécies pioneiras para criar nichos. Este parece ser o caso das borboletas, aves terrestres e samambaias, cujas taxas de acúmulo aumentam substancialmente durante o desenvolvimento da floresta (de 1908 a 1931; ver Figura 13.25). As interpretações desses dados, no entanto, são contaminadas por nossa incapacidade de estudar diretamente a

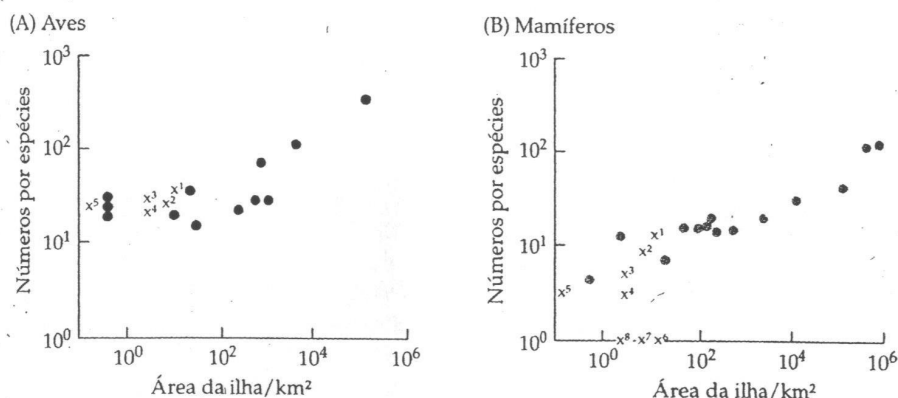


Figura 13.25

Relações espécie-área para aves (A) e mamíferos (B) nas ilhas de Krakatau (Xs sobrescritos) e nas ilhas oceânicas não perturbadas da Plataforma de Sunda (círculos sólidos). Sobrescritos: aves e mamíferos voadores (morcegos): 1 = Rakata, 2 = Sertung, 3 = Panjang, 4 = Anak Krakatau (baseado na área terrestre total), 5 = Anak Krakatau (baseada na área vegetada apenas); mamíferos não voadores (ratos): 6 = Rakata, 7 = Sertung, 8 = Panjang. Note que a riqueza de espécies de aves e morcegos nas ilhas de Krakatau pode ter sofrido repercussão dos níveis de pré-erupção (ver também Figura 13.24), enquanto a riqueza de mamíferos não voadores permanece relativamente baixa em comparação com ilhas não perturbadas da mesma área. Anak Krakatau, que emergiu do mar em 1930, ainda não contém mamíferos terrestres. (De Thomton et al. 1990.)

imigração e fazer uma distinção entre as taxas de imigração e de acúmulo das espécies. Lembre-se que MacArthur e Wilson (1967) criticaram seu próprio modelo por “fazer uma distinção artificialmente clara entre imigração e extinção.” A imigração é definida como “o processo de chegada de uma espécie em uma ilha não ocupada por aquela espécie” (MacArthur e Wilson, 1967). Isso não diz nada sobre a probabilidade de um imigrante estabelecer uma população fértil e, de fato, é provável que a maioria dos imigrantes falhem ao tentar fazê-lo. Pesquisas bióticas tais como as conduzidas em Krakatau, enquanto profícuas, medem as taxas de acúmulo (ou estabelecimento) e não as taxas de imigração. Embora as taxas de imigração não devam ser afetadas pela sucessão ecológica, a chance de que um imigrante se estabeleça pode ser fortemente influenciada pelas mudanças sucessionais. Em suma, as aparentes curvas de imigração não monotônicas registradas para a biota de Krakatau podem ser um artefato da necessidade de reunir estabelecimento (ou “ecese,” *sensu* MacMahon 1987) e

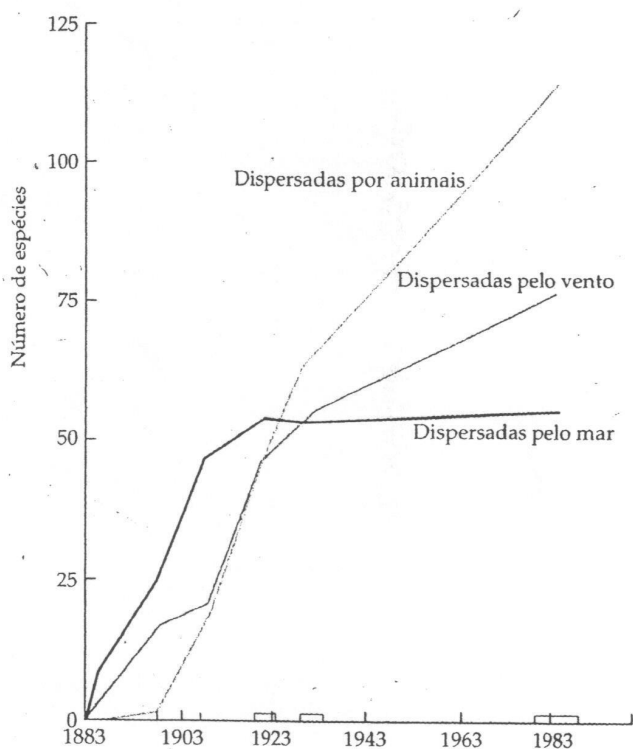
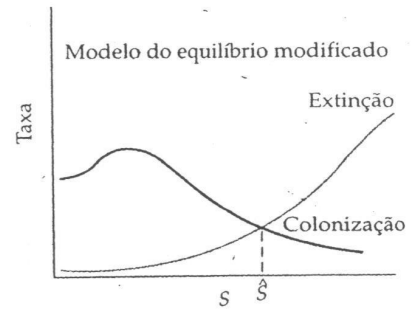
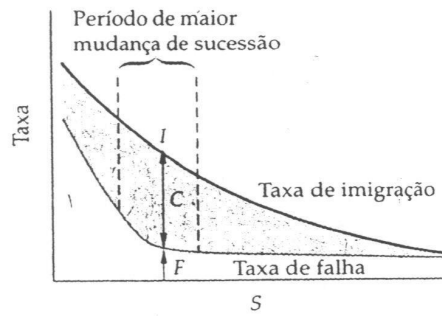


Figura 13.26

As curvas de acúmulo de espécies para plantas em Rakata diferem notadamente, dependendo do modo de dispersão. As plantas dispersadas pelo mar e pelo vento foram as primeiras a chegar, enquanto aquelas dispersadas por animais não se acumularam até ocorrer mudanças de sucessão que fornecessem um habitat adequado para seus animais transportadores. Após 1923, no entanto, as plantas dispersadas por animais se acumularam muito mais rapidamente do que as formas dispersadas pelo vento e pelo mar. (De Bush e Whittaker 1991.)

**Figura 13.27**

Os efeitos de sucessão podem ser incluídos em um modelo de equilíbrio, observando-se como ele altera a probabilidade de que os imigrantes sobrevivam e estabeleçam uma população fértil.  $S$  = riqueza de espécies,  $\hat{S}$  = riqueza de equilíbrio de espécies,  $I$  = taxa de imigração (número de propágulos de novas espécies chegando por unidade de tempo),  $F$  = taxa de falha (número de propágulos que falham em estabelecer populações férteis por unidade de tempo),  $C$  = taxa de colonização ( $= I - F$ ). (Segundo MacArthur e Wilson 1967.)



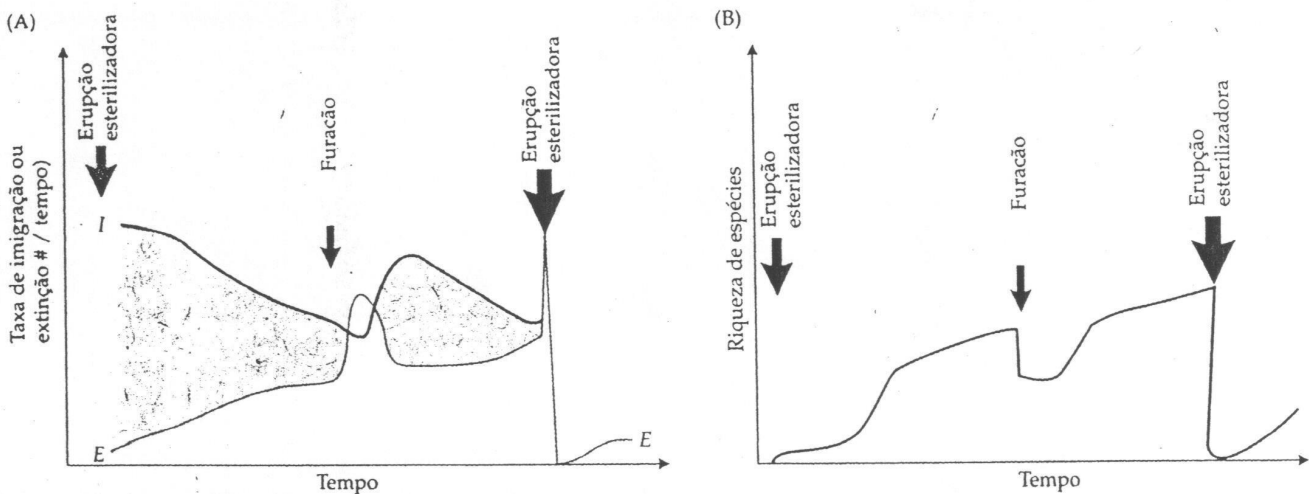
imigração (Figura 13.27). De modo interessante, na tentativa de incluir os efeitos de sucessão em seus modelos, MacArthur e Wilson (1967:51) acumularam falhas ao estabelecer leis com extinção e não com imigração. Esse problema não é simplesmente semântico. Se a teoria do equilíbrio foi formulada para incluir importantes processos ecológicos, como a sucessão, ela deve explicitamente lidar com os efeitos desses processos em relação ao estabelecimento e também quanto à imigração e extinção.

Finalmente, Bush e Whittaker (1991) mencionaram alguns outros pontos mais fundamentais, isto é, que o modelo do equilíbrio não inclui os efeitos de processos que ocorrem em outras escalas de tempo. Se a aproximação ao equilíbrio é lenta, como Bush e Whittaker previram, na ordem de milênios, então perturbações como furacões e erupções vulcânicas podem impedir um equilíbrio para alguns, talvez muitos, táxons (Figura 13.28). Similarmente, o modelo do equilíbrio não inclui especiação que, pelo menos em ilhas muito grandes e isoladas, pode se igualar a ou possivelmente exceder as taxas de imigração (Diamond e Gilpin 1983; Heaney 1986, 1991; Adler 1994). Apenas com pequenas modificações, no entanto, o modelo pode incluir os efeitos da especiação, bem como os efeitos da imigração (Figura 13.29).

Então, qual é o futuro da teoria do equilíbrio, que serviu como paradigma da biogeografia de ilhas por mais de três décadas? Como um modelo heurístico, ela foi muito proveitosa para o campo. Todavia, como discutimos acima, a teoria possui muitas falhas. Devido a essas falhas, o campo deve ser preparado para

**Figura 13.28**

Para algumas biotas insulares, grandes perturbações como erupções vulcânicas e furacões podem ocorrer tão frequentemente que as comunidades insulares raramente atingem um equilíbrio dinâmico como o imaginado por MacArthur e Wilson. O sombreadimento em (A) indica quando a taxa de imigração excede a de extinção (isto é, quando a riqueza de espécies deve aumentar). (Segundo Bush e Whittaker 1991.)



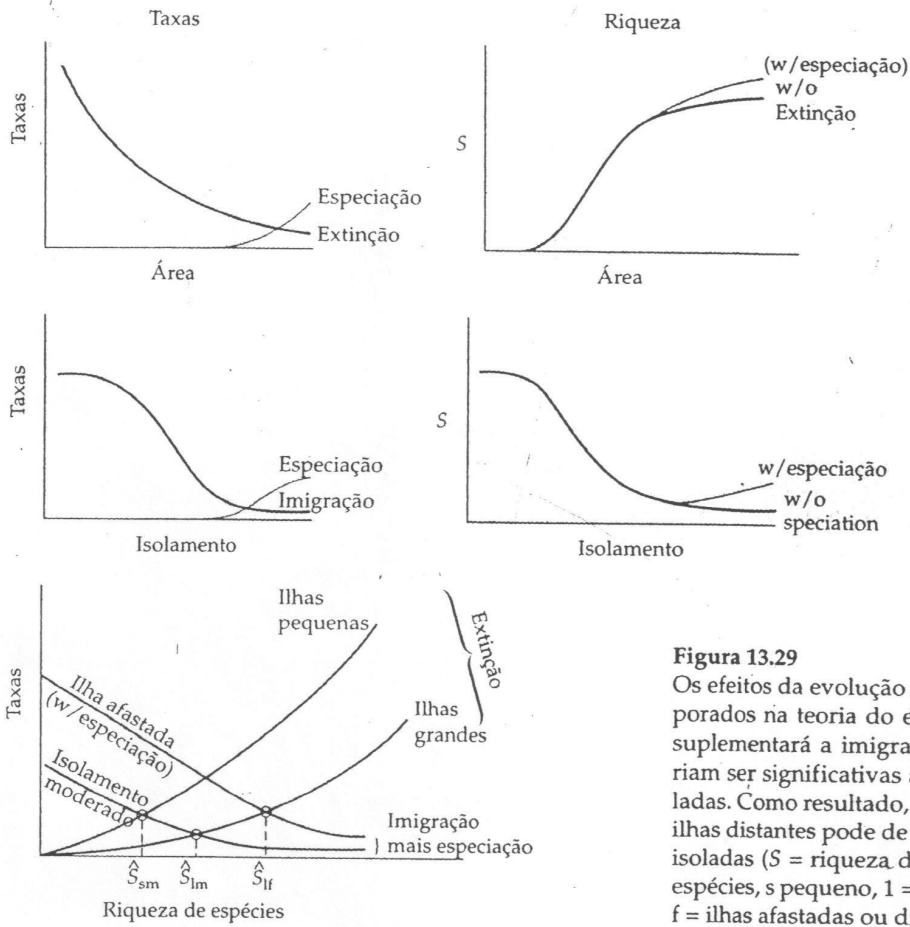


Figura 13.29

Os efeitos da evolução na riqueza de espécies podem ser incorporados na teoria do equilíbrio, observando que a especiação suplementará a imigração e que as taxas de especiação deveriam ser significativas apenas para as ilhas maiores e mais isoladas. Como resultado, o número de equilíbrio de espécies para ilhas distantes pode de fato exceder o número para ilhas menos isoladas ( $S$  = riqueza de espécies,  $\hat{S}$  = equilíbrio de riqueza de espécies,  $s$  = pequeno,  $l$  = grande,  $m$  = moderadamente isolado, e  $f$  = ilhas afastadas ou distantes.)

uma grande revolução científica, na qual a teoria do equilíbrio seria substituída por um modelo radicalmente diferente. Se este for o caso, esperamos que o novo paradigma nos sirva tão bem quanto seu antecessor. Alternativamente, a teoria do equilíbrio pode lentamente evoluir de forma gradual, tornando-se mais complexa e realista com a inclusão de processos adicionais como a sucessão, a perturbação e a especiação, que operam sobre uma grande amplitude de escalas temporais e espaciais. O modelo de MacArthur e Wilson já gerou modelos correlatos de padrões de distribuição e de persistência de espécies isoladas (por exemplo, modelos de metapopulações, funções de incidência e padrões de compensação: ver Capítulo 14). Nossa esperança é que, de algum modo, esse capítulo possa estimular nossos leitores a aceitar esse grande desafio e contribuir para uma grande mudança no paradigma principal da biogeografia.