



TÉCNICAS USUAIS DE ESTIMATIVA DA BIODIVERSIDADE

Fernando Roberto Martins & Flavio Antonio Maës dos Santos

**Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas,
Caixa postal 6109, Campinas 13083-970, SP**

Resumo. (Técnicas usuais de estimativa da biodiversidade. Fernando Roberto Martins & Flavio Antonio Maës dos Santos. Departamento de Botânica/IB/UNICAMP, Caixa postal 6109, Campinas 13083-970, SP). São introduzidos os principais índices de diversidade, dentre os mais usados na literatura especializada. Os índices são classificados como medidas de riqueza (tipo I), medidas de abundância (tipo II) e medidas de heterogeneidade (tipo III). O significado de cada índice, suas vantagens e desvantagens e as situações em que seu uso é mais conveniente são discutidos. A influência da técnica de amostragem, especialmente o tamanho mínimo amostrável, sobre os resultados dos índices também é abordada. Algumas das principais questões sobre a estimativa da biodiversidade são discutidas: quais dados devem ser levantados? É mais conveniente usar área ou número de indivíduos amostrados? Quais índices devem ser usados? Como fazer comparações? Ressalta-se que uma medida de diversidade é um parâmetro extremamente reducionista, que objetiva expressar toda a complexidade estrutural, a riqueza específica e as interações bióticas e abióticas de uma comunidade ecológica através de um único número. Além disso, embora alguns padrões mundiais sejam conhecidos (como, por exemplo, a relação direta entre diversidade e produtividade primária e a relação inversa entre diversidade e latitude), geralmente a diversidade é tomada em relação a um táxon de uma certa categoria, admitindo-se a premissa de que a diversidade desse táxon represente a diversidade do sistema analisado. Além disso, ainda não há uma maneira bem estabelecida de expressar a biodiversidade de uma comunidade como um todo.

INTRODUÇÃO

Uma das mais evidentes características da vida é sua variabilidade. Tal variabilidade manifesta-se através de diferenças entre indivíduos e ocorre em vários níveis hierárquicos. Indivíduos de um mesmo clone, originados através de apomixia, podem diferir entre si através da plasticidade fenotípica, se estiverem em ambientes diferentes. Indivíduos zigóticos de uma mesma espécie, originados através da recombinação gênica resultante da fusão de gametas, diferem entre si mediante a expressão fenotípica de diferentes genótipos, em interação com o ambiente. Mesmo se os indivíduos não se originarem de um zigoto, mas de cissiparidade precedida de recombinação gênica, como ocorre em moneras e protistas, serão diferentes entre si. Espécies

diferentes, resultantes de processos seletivos em condições ambientais diferentes, apresentam indivíduos com diferenças ainda mais evidentes. Todos esses tipos de diferenças manifestam-se não só através de variáveis estruturais, mas também bioquímicas, fisiológicas e etológicas, implicando em capacidades de adaptação e habilidades diferentes entre indivíduos. Indivíduos de espécies diferentes podem reunir-se em comunidades. Estas são diferentes, dependendo das interações das espécies entre si e com o meio abiótico (clima, solo, relevo, etc.), em decorrência da combinabilidade (checkerboardness, Gilpin & Diamond 1984, Stone & Roberts 1990) das espécies. Comunidades com diferentes composições específicas fazem parte de um certo tipo de vegetação, cuja fisionomia e estrutura podem variar no espaço e no tempo, em decorrência da combinabilidade e de variações das condições abióticas (hábitats). Condições abióticas diferentes, conjugadas com fatores históricos, podem condicionar tipos diferentes de vegetação, que recobrem o planeta de polo a polo. Todos esses tipos de diferenças são englobados pelo conceito de biodiversidade. Essa palavra originou-se da contração da expressão "biological diversity" (Wilson & Peter 1988) e foi adotada por Huston (1994) englobando todos os níveis de variação natural, do nível molecular e genético até o nível de espécies. Portanto, a biodiversidade seria uma estimativa da variação biótica.

O conceito de biodiversidade exposto acima é o mais amplamente entendido e usado por profissionais e amadores, leigos e especialistas, ligados à conservação da natureza. Contudo, Hurlbert (1971) considerou essa abordagem tão ampla que se afiguraria como um "não conceito" de diversidade, ponderando que a diversidade deveria referir-se a fatos e dados empíricos, deveria ser um descritor da estrutura da comunidade ecológica. Porém, encontrar uma definição para diversidade é bastante difícil. Sob essa palavra são incluídas várias idéias e diferentes componentes da diversidade. Em decorrência, foram propostas muitas medidas de diversidade, cada qual dirigindo uma ênfase diferenciada a um ou mais componentes da diversidade. Magurran (1988) afirmou que a diversidade pode ser medida pelo número de espécies, pela descrição da distribuição da abundância relativa das espécies, ou por uma combinação desses dois componentes. Ricklefs (1990) declarou que a diversidade expressa o número de espécies em uma área ou região; a variedade de organismos dentro de uma região, proveniente da substituição de espécies entre hábitats; e representa uma medida da variedade de espécies em uma comunidade considerando a abundância relativa de cada espécie.

Nesta contribuição é adotado o conceito de diversidade como uma medida empírica, calculada diretamente da observação da abundância relativa das espécies de uma amostra (Hurlbert 1971). Contudo, muitos autores usam o número de espécies como sinônimo de diversidade, ou o consideram como uma das muitas possíveis medidas da diversidade. Um exemplo do uso generalizado do número de espécies para expressar a diversidade e das principais idéias para explicar sua variação é dado abaixo.

Uma das colocações mais comuns refere-se à variação do número de espécies por unidade de área, quando varia a latitude. Essa colocação é conhecida como um dos mais divulgados padrões de variação espacial da "biodiversidade," chamado de gradiente latitudinal (Pianka 1966): o número de espécies é muito maior próximo ao equador que próximo aos polos. Para entender esse gradiente latitudinal do número de espécies, diferentes autores propuseram diferentes explicações, que podem ser classificadas em bióticas e abióticas (Stiling 1996). As explicações bióticas incluem as hipóteses da: 1) competição (Dobzhansky 1950), segundo a qual a seleção natural nas latitudes mais altas seria controlada pelos extremos ambientais, enquanto nas baixas latitudes seria controlada por interações bióticas, principalmente competição, que geraria maior especialização e maior número de espécies, com nichos ecológicos mais estreitos; 2) predação (Paine 1966), que, contrariamente à teoria da competição, afirma que o maior número de espécies de predadores e parasitas nas baixas latitudes diminuiria a densidade das populações predadas e parasitadas, impedindo que aumentassem demasiadamente e excluíssem

competitivamente outras espécies, de tal forma que sobriariam recursos suficientes para que mais espécies pudessem co-habitar; 3) zoofilia (Stiling 1996), que diz que a maior especificidade entre plantas e polinizadores nas baixas latitudes aumentaria o isolamento reprodutivo entre populações de plantas e, conseqüentemente, suas taxas de especiação, implicando na especiação também dos polinizadores, através de co-evolução. As explicações abióticas incluem as hipóteses de: 1) estabilidade climática (Klopfer 1959), que afirma que a relativa constância de recursos nas baixas latitudes propiciaria maior especialização e adaptações mais finas, implicando em nichos ecológicos mais estreitos e maior número de espécies que nas altas latitudes; 2) tempo ecológico (Fischer 1960), que afirma que o número de espécies nas comunidades tende a aumentar ao longo do tempo e que comunidades de altas latitudes seriam mais jovens (devido a glaciações recentes e descontinuidades climáticas severas) e teriam menos espécies que as de baixas latitudes; 3) produtividade (Connell & Orias 1964), que diz que a maior produtividade das comunidades das baixas latitudes causaria maior riqueza de espécies, isto é, uma pirâmide energética de base maior permitiria a sobrevivência de mais espécies na pirâmide (Wright 1983); 4) área (Terbrogh 1973), que afirma ser a probabilidade de especiação maior em áreas maiores com climas semelhantes (ocorrentes em baixas latitudes), em decorrência de maior probabilidade de isolamento entre populações. Devem ser acrescentadas ainda mais duas hipóteses, ao mesmo tempo bióticas e abióticas. A hipótese da heterogeneidade espacial (Miller 1958, McArthur & MacArthur 1961) diz que a complexidade ambiental seria maior nas latitudes mais baixas. Essa hipótese é, ao mesmo tempo abiótica, se a complexidade ambiental se refere ao ambiente abiótico, como o fator do relevo topográfico (Simpson 1964), ou biótica, se se refere à complexidade arquitetural da vegetação (McArthur & MacArthur 1961), onde vivem os demais organismos. A hipótese dos refúgios ecológicos (Haffer 1969, Vanzolini 1970, Brown & Ab'Sáber 1979) afirma que a expansão e a retração de formações vegetais mais xerófilas (savanas) ou mais higrófilas (florestas) que se mantiveram em contato durante flutuações climáticas nas baixas latitudes teriam implicado em altas taxas de especiação. Tal hipótese é, ao mesmo tempo, biótica, ao considerar a grande pressão de interações bióticas a que teriam sido submetidas populações de espécies co-habitantes em pequenos refúgios, e abiótica, ao considerar o isolamento de populações em refúgios com condições ambientais de clima, relevo e solo diferentes.

Essas são apenas algumas idéias dentre as muitas já propostas para explicar a variação do número de espécies no espaço. Grande parte dessas idéias não foi testada e várias não são testáveis (Stiling 1996). Todas elas foram propostas com base no número de espécies de um ou poucos táxons (gêneros, famílias, ordem, classe, etc.) presentes numa amostra. O número de espécies desses táxons presentes na amostra foi generalizado para expressar o número de espécies de todos os táxons presentes na comunidade. Tal generalização admite a premissa de que o número de espécies de um certo táxon seja representativa do número geral de espécies no sistema estudado. Porém, nem todos os táxons apresentam a mesma tendência de maior número de espécies nas latitudes mais baixas. É intuitivo constatar que focas e pingüins, por exemplo, tenham maior número de espécies nas latitudes setentrionais mais altas. Cook (1969) mostrou que o número de espécies de maçaricos (aves da família Scolopariidae) aumenta em direção ao ártico. Outros táxons apresentam um padrão semelhante ao dos maçaricos, ou apresentam maior número de espécies em regiões de clima temperado (veja Stiling 1996). Portanto, o grande padrão latitudinal de variação do número de espécies é uma generalização que deve considerar que cada táxon pode apresentar um padrão próprio de distribuição de espécies. Além disso, muitas idéias para explicar esse padrão são antagônicas. Resulta que até hoje ainda não se têm explicações coerentes, que possam contribuir decisivamente para a construção da teoria ecológica.

Uma das mais fortes críticas ao gradiente latitudinal de "biodiversidade" é que considera número de espécies como sinônimo de diversidade. Ao longo de gradientes latitudinais, a correlação

positiva entre número de espécies e diversidade não é uma necessidade biológica nem matemática, pois há gradientes em que aumentos na diversidade estão associados à diminuição do número de espécies (Hurlbert 1971). Portanto, a diversidade deve ser entendida como um parâmetro da estrutura da comunidade (Martins 1990), decorrente da abundância relativa das espécies que a constituem. A variação espacial da diversidade assim entendida refere-se à distribuição das espécies e de sua abundância no espaço, isto é, à variação espacial da estrutura comunitária. Considera-se que a variação da composição específica entre comunidades decorra principalmente de eventos históricos, ocorridos durante o tempo evolutivo (Myers & Giller 1988), enquanto a variação da abundância de populações diferentes de uma mesma espécie seja decorrente de variações das condições ambientais, mais ou menos favoráveis (Terborgh 1973). Resulta que a comparação de medidas de diversidade (*sensu* Hurlbert 1971) tomadas em diferentes comunidades, ou na mesma comunidade em tempos diferentes, é uma maneira de representar a distribuição da abundância das espécies no espaço e no tempo, respectivamente. A importância de seu estudo refere-se, de um lado, à sua contribuição ao entendimento da estrutura comunitária e de sua variação no espaço e no tempo, bem como ao entendimento dos processos evolutivos e biogeográficos; e, de outro, à indicação do potencial econômico de uma comunidade como fonte de matéria prima à biotecnologia e à sobrevivência de populações humanas autóctones.

É praticamente impossível e, muito provavelmente, não meritório apresentar uma extensa revisão da literatura sobre biodiversidade. Dennis et al. (1979) citaram 1046 trabalhos relacionados à biodiversidade, publicados até 1977. Consultando a página do Institute for Scientific Information na Internet (<http://webofscience.com.br/>), verificou-se a existência de 3572 artigos indexados pela empresa até maio de 1999, com ano de publicação a partir de 1974 e que informaram biodiversidade como palavra-chave. O grande número de publicações, por si só, dá uma idéia da importância do conhecimento da biodiversidade. Justifica também nossa intenção de não apresentar aqui uma revisão bibliográfica do assunto biodiversidade.

Os dados que fundamentam as estimativas da diversidade são considerados em unidade de área ou em número de indivíduos. Autores diferentes propuseram muitas medidas diferentes de diversidade. Assim, naturalmente resultam questões básicas: Quais são as medidas mais usuais da diversidade? Como medir a diversidade? Quais dados são mais importantes na sua estimativa, devendo ser prioritários quando se faz um levantamento de um sistema natural? Quais medidas de diversidade devem ser preferidas? É mais conveniente expressar a diversidade numa base de área amostrada ou de número de indivíduos? Como se podem comparar medidas de diversidade, estimadas em locais diferentes? Discutir tais questões, colocar algumas sugestões e fornecer alguns exemplos, com ênfase em plantas, são nossos objetivos ao elaborar esta presente contribuição.

DESENVOLVIMENTO DAS IDÉIAS SOBRE MEDIDAS DE BIODIVERSIDADE

Pensando de modo intuitivo, tem-se que a mais simples medida de "diversidade" seria o número de espécies encontrado numa amostra. Porém, essa medida é totalmente dependente do tamanho da amostra (área total da amostra, ou número total de indivíduos amostrados). Assim, deve ser encontrada uma maneira de representar a diversidade de modo independente do tamanho da amostra (Peet 1974). Ou seja, a diversidade deve considerar como varia o número de espécies quando o tamanho da amostra varia, ambas variando num intervalo determinado (May 1975). É intuitivo que a variação do número de espécies, que ocorre quando o número de indivíduos varia, depende da abundância de cada espécie. Numa comunidade, cada espécie tem uma abundância diferente. sendo algumas muito abundantes (dominantes). outras de abundância intermediária e

ainda outras, de abundância muito pequena (raras). A distribuição de abundância entre as espécies pode ser vista através de um diagrama, em que o eixo X representa a ordem das espécies num rol e o Y, a abundância de cada uma. Quando os diagramas de distribuição de abundância entre as espécies começaram a ser construídos, encontrou-se grande regularidade em alguns, isto é, eles eram bastante semelhantes. Tal regularidade chamou a atenção de pesquisadores, que julgaram ser meritório descrever matematicamente essa regularidade. Um dos primeiros pesquisadores a proporem uma descrição matemática da distribuição de abundância foi Motomura, num artigo publicado em japonês em 1932, que descrevia a diminuição da abundância no rol decrescente das espécies de uma comunidade como uma série geométrica decrescente (Whittaker 1965). Entretanto, aquele artigo não abordou a estimativa da diversidade.

A primeira tentativa de expressar matematicamente a diversidade foi feita por Fisher et al. (1943). Com base em dados sobre borboletas e outros insetos, coletados por Corbet na Malaia e por Williams na Inglaterra, propuseram que a distribuição do número de indivíduos da espécie menos abundante até a espécie mais abundante poderia ser descrita por uma série logarítmica. O parâmetro α (alfa) da equação que descreve essa curva foi proposto como uma medida de diversidade. De fato, Fisher et al. (1943) chamaram a de índice de diversidade: esse parâmetro tem baixo valor quando o número de espécies é pequeno em relação ao número de indivíduos, mas tem alto valor quando o número de espécies é alto em relação ao número de indivíduos. Embora a fosse chamado de índice de diversidade, Fisher et al. (1943) estenderam o conceito de índice de diversidade para qualquer outra função quantitativa que tivesse as mesmas propriedades. Porém, Fisher et al. (1943) não discutiram os componentes implícitos nesse conceito de diversidade.

Lloyd & Ghelardi (1964) propuseram que a diversidade tivesse dois componentes, o número de espécies e a equabilidade. O número de espécies seria equivalente ao número de espécies por indivíduo, ou seja, ao α de Fisher et al. (1943). A equabilidade (equitability) seria a proporção entre a diversidade observada e a máxima diversidade. Equabilidade é um neologismo derivado do substantivo equidade, que significa igualdade e do qual derivam os adjetivos equável e equitativo, que querem dizer igual ou uniforme (Ferreira s.d.). Portanto, a equabilidade, etimologicamente significando medida da uniformidade, mede a uniformidade (ou desuniformidade) da distribuição de abundância entre as espécies de uma comunidade. Como o número exato de espécies presentes numa comunidade não pode ser determinado, McIntosh (1967) propôs que se usasse a expressão riqueza específica ao invés de número de espécies.

Os modelos que descreviam a distribuição da abundância entre as espécies foram propostos simplesmente a partir do melhor ajuste dos dados empíricos à equação matemática, sem qualquer consideração de premissas com significado biológico. Não concordando com a abordagem puramente matemática, MacArthur (1957) propôs que os modelos fossem desenvolvidos a partir de premissas biológicas. MacArthur (1957) considerou que os nichos ecológicos ocupados pelas espécies de uma comunidade poderiam ser completamente separados, adjacentes ou com variados graus de sobreposição, tendo por base seus tamanhos relativos e possíveis arranjos. Pressupôs que cada espécie representasse um nicho, que o número de indivíduos de cada espécie representasse o tamanho do nicho da espécie e que o número total de indivíduos representasse todo o hiper-espaço dos nichos, ou seja, a ocupação de todo o ambiente. Com base nessas premissas, considerou que o hiper-espaço dos nichos na comunidade poderia ser quebrado: a) aleatoriamente em nichos contíguos não sobrepostos; ou b) aleatoriamente em nichos com diferentes graus de sobreposição; ou c) em nichos separados de tamanhos aleatórios. A primeira hipótese gerou uma distribuição de abundância conhecida como vara quebrada, à qual os dados empíricos de um censo de aves apresentaram boa aderência. Porém, embora introduzisse significado biológico num modelo matemático de distribuição de abundância, MacArthur (1957)

não considerou a estimativa da diversidade.

O estudo da distribuição de abundância em comunidades ecológicas mostrou que elas não se conformavam apenas a esses quatro modelos, mas apresentavam toda uma variação, cada comunidade ajustando-se a uma curva de distribuição diferente (Whittaker 1972). Além disso, Cohen (1968) mostrou que muitas hipóteses biológicas diferentes das apresentadas por MacArthur (1957) e muitas contraditórias entre si podiam gerar a mesma distribuição de abundância. Ou seja, o estudo da distribuição de abundância não é suficiente para interpretar e explicar os processos operantes numa comunidade ecológica (Whittaker 1972). Contudo, desde que esse não seja o objetivo do estudo, o uso dos modelos de distribuição de abundância representa uma boa ferramenta para comparar quantitativamente diferentes comunidades ecológicas.

Simpson (1949) ponderou que a estimativa da diversidade baseada no modelo de distribuição de abundância só poderia ser feita, se os dados da comunidade se ajustassem a um modelo de distribuição de abundância já definido. Isso nem sempre ocorria. Quando se desejava comparar a diversidade entre comunidades, o problema era maior, pois a distribuição de abundância devia ajustar-se ao mesmo modelo em todas as comunidades em comparação e isso raramente se dava. Simpson (1949) afirmou que o índice de diversidade a de Fisher et al. (1943) seria uma medida do grau de concentração dos indivíduos num dado grupo. Ou seja, numa população estatística com N indivíduos classificados em Z grupos, a proporção p de indivíduos em cada grupo e depende do número n de indivíduos pertencentes ao grupo e : $p_e = n_e/N$. Essa proporção é um estimador da probabilidade de um indivíduo qualquer da comunidade ser de uma dada espécie: quanto maior a concentração de indivíduos numa espécie, isto é, quanto maior for p_e , maior a probabilidade de o indivíduo pertencer a essa espécie. Essa proporção depende do tamanho da amostra. É necessário que a amostra seja suficiente para incluir todas as espécies e representar suas abundâncias, de modo que a proporção p_e se mantenha estável, mesmo aumentando ou diminuindo, dentro de um certo intervalo, o tamanho da amostra. Sendo assim, a seria um parâmetro da amostra e não uma constante da população estatística, isto é, seria dependente do tamanho da amostra, embora Fisher et al. (1943) intencionassem fornecer uma medida que fosse independente do tamanho amostral. Simpson (1949) propôs um índice de concentração que poderia ser usado para comparar diferentes comunidades de modo independente do modelo de distribuição de abundância e, segundo ele, não influenciado pelo tamanho da amostra, desde que ela fosse finita e constituída por 2 (dois) ou mais indivíduos. O índice de concentração de Simpson baseia-se na equabilidade e expressa a probabilidade de dois indivíduos tomados de uma comunidade de modo independente e aleatório pertencerem a uma mesma espécie.

Seguindo a idéia de Simpson, de que a medida da diversidade deve ser independente do modelo de distribuição de abundância e do tamanho da amostra, Margalef (1957, 1958) sugeriu o uso da teoria da informação (Shannon & Weaver 1949) para estimar a diversidade de comunidades. Nesta teoria, a informação seria uma função do número de escolhas possíveis entre estados igualmente prováveis de um certo nível de organização, necessário para entendê-lo completamente: quanto maior o número de escolhas necessárias para entender a organização num certo nível, maior o conteúdo de informação. Usando o índice de Shannon H' , numa comunidade, a informação poderia ser baseada na atribuição de todos os indivíduos às suas respectivas espécies, por exemplo. Dessa maneira, a informação passaria a ser uma função do número de indivíduos. O conteúdo de informação H' dependeria não só do número total de indivíduos e do número total de espécies, mas também da proporção do número de indivíduos em cada espécie (p_e), embora p_e implique em as espécies não sejam igualmente prováveis (Hairston 1959) nem que o conteúdo de informação seja totalmente independente do tamanho da amostra (Whittaker 1972). A diversidade seria diferente entre comunidades com o mesmo número de espécies, mas com uma distribuição de abundância diferente entre as espécies, ou

com o mesmo número de indivíduos, mas com número diferente de espécies (Margalef 1957, 1958). Essa medida diz quanta informação seria necessária para entender a repartição dos indivíduos da comunidade em suas espécies. Se todas as espécies fossem igualmente abundantes (máxima equabilidade), a informação seria máxima; se os indivíduos estivessem distribuídos de modo totalmente aleatório entre as espécies, a informação ainda seria grande, mas menor que no caso anterior; mas, se os indivíduos se concentrassem em uma ou poucas espécies (baixa equabilidade), a informação seria muito pequena. Baixa equabilidade significa que é grande a probabilidade de vários indivíduos, tomados da comunidade de modo independente e aleatório, serem de uma mesma espécie. Essa repetição da(s) espécie(s) mais abundante(s) nos indivíduos tomados independentemente e ao acaso foi chamada redundância por Margalef (1957, 1958). A alta redundância ou pequeno conteúdo de informação ou baixa equabilidade implicaria em alta probabilidade de um indivíduo, tomado da comunidade de modo independente e aleatório, ser de uma espécie já determinada. Ao contrário, quando o conteúdo de informação por indivíduo da comunidade fosse alto (alta equabilidade e baixa redundância), seria muito pequena a probabilidade de um indivíduo, tomado da comunidade de modo independente e ao acaso, ser de uma espécie previamente determinada. Para construir seu raciocínio, Margalef (1957, 1958) interpretou a distribuição da frequência de diferentes letras numa língua como análoga à distribuição da abundância entre as espécies de uma comunidade.

Hairston (1959) chamou a atenção para que essa analogia só seria válida se a distribuição das letras numa língua tivesse propriedades semelhantes à distribuição dos indivíduos entre espécies diferentes numa comunidade, o que não seria o caso. Apesar disso, Margalef (1968) considerou o ecossistema (= comunidade) como um canal que projetaria informação para o futuro, no qual a distribuição de indivíduos em espécies proporcionaria uma medida preliminar da amplitude do canal de informação. Porém, interpretar H' como uma medida de informação tem recebido severas críticas. Considerar H' como uma medida da informação implica em admitir a existência de um transmissor, uma mensagem e um receptor dessa mensagem e, até o presente, esses dispositivos não foram identificados na comunidade (Wiegand 1989). Uma interpretação mais consistente seria encarar H' como a improbabilidade de uma seqüência de indivíduos retirados aleatoriamente da comunidade coincidir com uma seqüência pré-determinada de espécies (Pielou 1975, Greig-Smith 1983). Ou seja, determina-se previamente que a seqüência de espécies será, por exemplo, A, B, C, etc. para os indivíduos retirados da comunidade de modo independente e aleatório, o indivíduo 1 sendo da espécie A; o 2 da B, sendo que o 1 foi da A; o 3 da C, sendo que 1 foi da A e 2 da B e assim por diante. H' estimaria quão improvável é essa coincidência: quanto maior H' , menor a probabilidade de tal coincidência.

Nos anais do Quinto Simpósio de Berkeley sobre Matemática, Estatística e Probabilidade, E. C. Pielou (veja Lloyd et al. 1968) considerou que, dentre os vários índices de diversidade até então propostos, H' de Shannon e H de Brillouin seriam os únicos com a propriedade aditiva. Isto é, as propriedades matemáticas desses índices permitiriam classificar os indivíduos da comunidade de várias maneiras independentes, calcular a diversidade parcial em cada categoria e expressar a diversidade total presente na comunidade como a soma das diversidades parciais. Tal propriedade permitiria conhecer a contribuição relativa de cada categoria para a diversidade total em uma mesma ou em diferentes comunidades (Lloyd et al. 1968). Pielou (1975, 1977) usou o seguinte raciocínio. Se duas comunidades tivessem o mesmo número de espécies e se cada espécie tivesse a mesma abundância relativa em cada comunidade, então qualquer medida de diversidade baseada nessas abundâncias relativas forneceria o mesmo valor para as duas comunidades. Mas, se em uma comunidade todas as espécies pertencessem a um mesmo gênero e, na outra, cada espécie pertencesse a um gênero diferente, intuitivamente se concluiria que a diversidade desta segunda comunidade deveria ser maior que a da primeira. Considerando categorias taxonômicas, como espécies, gêneros e famílias, seria possível estabelecer a contribuição relativa de um gênero ou família para a diversidade total de cada comunidade

comparada. Assim, a diversidade total poderia ser dividida em seus componentes hierárquicos e, por isso, em 1967 E. C. Pielou chamou a diversidade de cada um desses componentes como diversidade hierárquica.

Whittaker (1972) ponderou que a diversidade tem vários componentes e que esses componentes seriam diferentes, dependendo da escala na qual se quer medir a diversidade. Na escala de estudo de uma comunidade particular, a diversidade nela medida seria chamada diversidade alfa. Da mesma forma, quando se compara a diversidade de cada comunidade particular, estariam sendo comparados os valores da diversidade alfa. Na escala da diversidade alfa, o pesquisador estaria interessado, para cada comunidade, nos componentes: riqueza específica, grau de concentração da dominância nas espécies mais abundantes e equabilidade geral da distribuição de abundância. Na escala de estudo da variação de comunidades numa paisagem ou numa região geográfica, a diversidade seria chamada beta ou gama, dependendo do problema de interesse do pesquisador. Ou seja, o pesquisador poderia interessar-se em explicar as variações de abundância das espécies entre as comunidades, ou em conhecer a diversidade total da paisagem ou região geográfica. Através do estudo da diversidade beta, o pesquisador estaria interessado em explicar a variação de abundância das espécies entre as comunidades, com base nos componentes: largura ou amplitude do hipervolume do hábitat de cada espécie e grau de sobreposição dos hipervolumes de hábitat das espécies. Whittaker (1972) chamou de hipervolume de hábitat de uma espécie um volume imaginário representado pela amplitude de variação de recursos/fatores físicos e químicos ocupada por uma espécie numa paisagem ou região geográfica, cada recurso ou fator representando uma dimensão desse hipervolume. Assim, a diversidade beta seria uma medida do grau de diferença entre comunidades de uma paisagem ou região geográfica: quanto menor o hipervolume de hábitat das espécies e quanto menor sua sobreposição, maior o número de espécies e mais diferentes as comunidades. Através do estudo da diversidade gama, o pesquisador estaria interessado em conhecer a diversidade total da paisagem ou região geográfica. A diversidade gama seria resultante da diversidade alfa de cada comunidade e do grau de diferença, expresso pela diversidade beta, entre cada comunidade na paisagem ou região geográfica. Quanto maiores as diversidades alfa e beta, maior a diversidade total da paisagem ou região geográfica, expressa através da diversidade gama, ou seja, numa linguagem muito simples, quanto mais espécies tiver cada comunidade e quanto mais diferentes entre si forem as comunidades, maior o número total de espécies ocorrentes na paisagem ou região geográfica. Os componentes da diversidade gama seriam os mesmos da diversidade alfa (riqueza, concentração de dominância e equabilidade), porém não mais referentes a cada comunidade particular, mas ao conjunto de todas as comunidades analisadas na paisagem ou região geográfica.

Usando a terminologia acima, a presente contribuição se restringirá às medidas mais usadas da diversidade alfa. Muitas outras medidas de diversidade foram propostas por diferentes autores. A multiplicidade dessas medidas foi tão grande, que alguns autores, como Hurlbert (1971) propuseram não usar qualquer medida de diversidade. Muitas das medidas propostas não apresentam propriedades matemáticas conhecidas ou consistentes (Pielou 1975, 1977). Atualmente, o número de medidas de diversidade é ainda muito grande, mas algumas delas apresentam consistência matemática suficiente para justificar a continuidade ou a recomendação de seu uso (Magurran 1988). De acordo com a maior ou menor ênfase que se coloca na riqueza ou na equabilidade, as medidas de diversidade podem ser classificadas em três grupos: medidas de riqueza, medidas de abundância e medidas de heterogeneidade. As medidas de riqueza expressam o número de espécies por unidade de área ou por número de indivíduos. As medidas de abundância consideram o modelo ao qual se ajusta a distribuição de abundância entre as espécies da comunidade, usando parâmetros do modelo e a equabilidade para expressar a diversidade. As medidas de heterogeneidade consideram a abundância relativa das espécies e expressam a diversidade juntando a riqueza e a diversidade num único índice (Magurran 1988)

MEDIDA DE RIQUEZA (ÍNDICES TIPO I)

As medidas de riqueza estimam o número de espécies **S** presentes na comunidade, sem considerar sua estrutura de abundância. Distinguem-se dois índices de riqueza: a riqueza específica numérica (ou simplesmente riqueza específica) refere-se ao número de espécies presentes numa coleção com certo número de indivíduos, enquanto a riqueza específica areal (ou densidade de espécies) refere-se ao número de espécies presentes numa certa área ou volume (Hurlbert 1971).

A densidade de espécies é uma medida mais frequentemente usada por botânicos e baseia-se no levantamento do número de espécies presentes em uma área previamente definida. Neste caso, a análise é simples e direta, bastando examinar o número de espécies encontradas. Porém, quando se tenciona comparar a densidade de espécies entre locais diferentes, nem sempre se dispõe de amostras com áreas iguais. Além disso, variações na densidade da vegetação podem também influenciar no valor da densidade de espécies. Por exemplo, o cerrado é um tipo de vegetação que apresenta grande variação fisionômica, sendo ora aberta (cerrado ralo, por exemplo) ora fechada (cerradão), de forma que mesmo amostras com áreas iguais poderiam apresentar um número muito diferente de espécies, não porque as fisionomias mais abertas sejam mais pobres em espécies, mas porque o número de indivíduos por unidade de área é menor. Para contornar esse problema, é mais conveniente usar a riqueza específica, ou seja, o número de espécies presentes num determinado número de indivíduos. O número de espécies aumenta com o número de indivíduos **N**. Então, ao comparar amostras, deve-se considerar um mesmo número **n** padronizado de indivíduos em todas elas e estimar o número de espécies **S_n** esperado nesses **n** indivíduos. É possível, então, estimar a esperança da riqueza em um número padronizado **n** de indivíduos **E(S_n)** através da equação abaixo. Essa equação baseia-se em combinações do número total de indivíduos **N**, número de indivíduos da espécie **i** (**N_i**) e número padronizado de indivíduos **n**:

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^s \left(1 - \frac{C_n^{N-N_i}}{C_n^N} \right)$$

Ao usar esse método, deve atentar-se para a espécie de maior abundância em cada amostra. O número de indivíduos da espécie de maior abundância varia entre amostras. O tamanho padronizado **n** não pode ser menor que o menor número de indivíduos da espécie de maior abundância numa certa amostra. O número de combinações de **r** elementos entre **t** dados é calculado por:

$$C_r^t = \frac{t!}{(t-r)! r!}$$

Aplicando à equação de **E(S_n)** acima, resulta:

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^s \frac{(N - N_i)! (N - n)!}{(N - N_i - n)! N!}$$

MEDIDAS DE ABUNDÂNCIA (ÍNDICES TIPO II)

Após estimar a esperança de riqueza específica numa coleção de tamanho padrão $E(s_n)$, tudo o que se obtém é o número esperado de espécies, perdendo-se as informações sobre a abundância das espécies. Numa comunidade, cada espécie tem uma abundância diferente e a distribuição de abundância entre as espécies é diferente entre comunidades diferentes. Quando se deseja estimar o número de espécies e, ao mesmo tempo, manter as informações sobre sua abundância, é conveniente usar índices do tipo II, que consideram a maneira como a abundância se distribui entre as espécies de uma comunidade. Muitos autores consideram que as medidas de abundância usam todas as informações levantadas de uma comunidade e representam a mais completa descrição matemática dos dados (Magurran 1988).

A maneira como a abundância se distribui entre as espécies é peculiar a cada comunidade. Sendo assim, haveria tantas equações descrevendo a distribuição de abundância quantas fossem as comunidades levantadas. Porém, para facilitar o tratamento matemático e a interpretação dos dados, são considerados apenas quatro modelos extremos de distribuição de abundância. Há muitas maneiras de representar graficamente a distribuição de abundância entre as espécies de uma comunidade. Uma delas foi proposta por Whittaker (1965). No diagrama de Whittaker, o eixo Y representa o logaritmo natural do número de indivíduos de cada espécie e o eixo X, o rol das espécies em ordem decrescente do número de indivíduos (figura 1). No modelo da vara quebrada ("broken stick," MacArthur 1957), a abundância é semelhante entre as espécies, ou seja, a equabilidade é grande. No modelo lognormal (Preston 1948), poucas espécies apresentam grande abundância, poucas espécies apresentam pequena abundância e a maioria das espécies apresenta abundância intermediária. Na logsérie (Fisher et al. 1943), algumas espécies apresentam grande abundância e a maioria das espécies apresenta abundância muito pequena. No modelo geométrico (Motomura 1932 ap. Whittaker 1965), a abundância é muito grande em uma espécie e diminui rápida e constantemente nas demais. Assim, a equabilidade é maior no modelo da vara quebrada, diminuindo progressivamente nos modelos lognormal e da logsérie, até chegar ao mínimo no modelo geométrico.

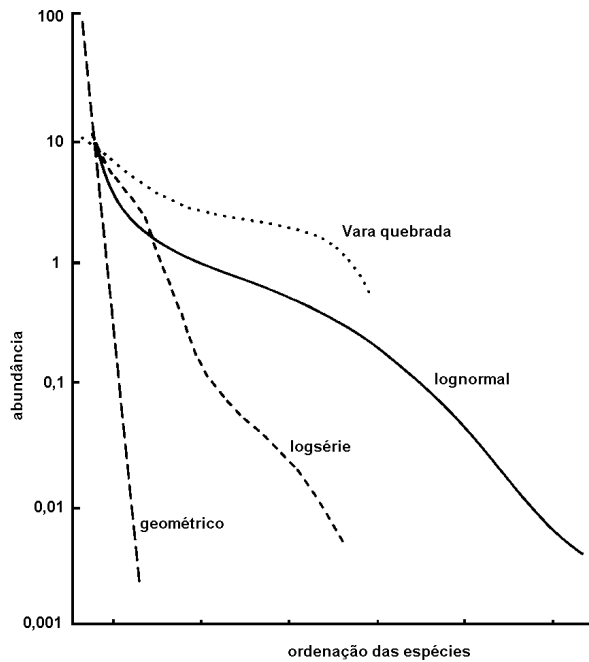


FIGURA 1 – Modelos de distribuição de abundância. Adaptado de Magurran (1988).

Dados coletados em comunidades ocorrentes em condições diferentes têm se ajustado a diferentes modelos de distribuição de abundância. **O modelo da vara quebrada** (MacArthur 1957) **ou modelo da proporcionalidade de espaço** (Webb 1973) tem dado bom ajuste aos dados coletados em comunidades constituídas por um pequeno número de espécies funcionalmente similares, que competem entre si, num ambiente relativamente homogêneo, por um mesmo e importante recurso. Neste modelo, o número de espécies com **n** indivíduos pode ser estimado pela equação:

$$S(n) = \frac{S(S-1)}{N} \left(\frac{1-n}{N} \right)^{S-2}$$

Em que $S(n)$ = número de espécies na classe de abundância com **n** indivíduos

S = número total de espécies na comunidade

N = número total de indivíduos

Através da equação acima pode ser calculado o número esperado de espécies em cada classe de abundância. Então, o número observado de espécies em cada classe de abundância pode ser comparado com o número esperado. O ajuste dos dados ao modelo da vara quebrada pode ser verificado através da distribuição do χ^2 (Magurran 1988). Quando se tenciona comparar a

diversidade entre várias comunidades, é necessário verificar se a distribuição de abundância segue o modelo da vara quebrada em todas elas. Se todas se ajustam ao modelo da vara quebrada, então se pode calcular o número esperado de espécies numa certa classe de abundância $S(n)$ para cada uma das comunidades. A comparação de $S(n)$ entre as comunidades dá uma idéia da variação da riqueza entre elas.

O modelo lognormal (Preston 1948) é um dos mais frequentemente encontrados em comunidades constituídas por muitas espécies funcionalmente heterogêneas, cuja abundância é influenciada por muitos fatores independentes (May 1975). Quando se transforma o número de indivíduos (abundância) de cada espécie em seu logaritmo e se estabelecem classes de abundância, a distribuição do número de espécies nas classes de abundância descreve uma curva sinusóide, de Gauss, ou curva normal, daí o nome de modelo lognormal. Essa curva tem uma moda, que representa o número máximo de espécies numa certa classe de abundância. Nas classes de menor abundância (à esquerda da classe modal) e nas de maior abundância (à direita da classe modal), o número de espécies diminui rapidamente (figura 2).

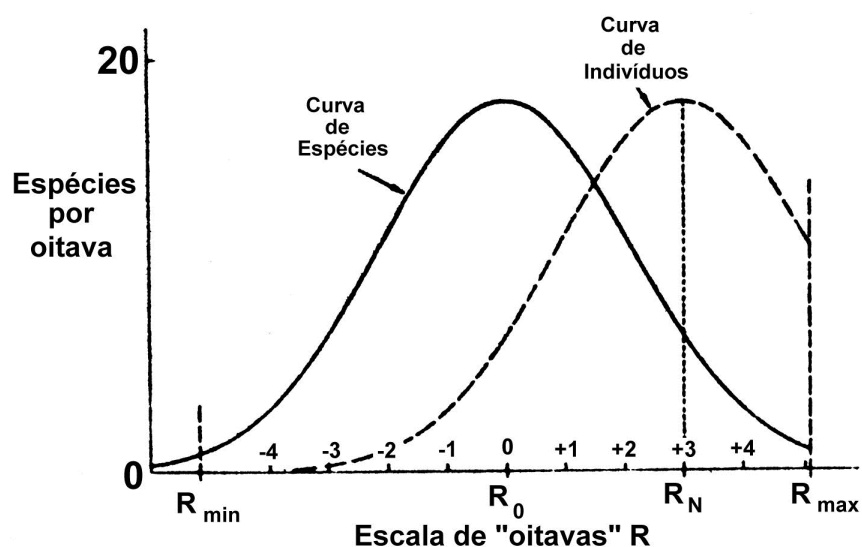


FIGURA 2 – Distribuição lognormal de espécies por classes de abundância ("oitavas") (curva sólida). R_{\max} = oitava da espécie mais abundante. R_0 = oitava modal, classe de abundância com maior número de espécies. R_{\min} = oitava da espécie menos abundante. A distribuição de abundância do total de indivíduos está representada pela curva tracejada. R_N = oitava com maior número de indivíduos. A escala de oitavas segue uma escala logarítmica de base 2. A hipótese canônica de Preston (1962) é que R_{\max} e R_N coincidam. Adaptado de May (1975).

Preston (1948) usou logaritmos na base 2 para transformar o número de indivíduos (abundância) de cada espécie na comunidade. Essa base logarítmica tem sido usada como uma convenção, de modo que cada classe de abundância no eixo X é o dobro da classe anterior (May 1975). Sendo assim, o eixo X do diagrama do modelo lognormal representa a abundância das espécies nas classes com 2 ou menos, 3 a 4, 5 a 8, 9 a 16, 17 a 32, 33 a 64 indivíduos e assim por diante. Cada classe foi chamada de oitava por Preston (1948). Cada oitava é representada por $R \pm x$. O eixo Y representa o número de espécies (ou o número de indivíduos) em cada oitava. A oitava com o

maior número de espécies é a oitava modal, representada por R_0 . À esquerda de R_0 ficam as oitavas R_{-X} , que representam classes de menor abundância que R_0 . As oitavas R_{-X} são numeradas a partir da oitava modal como -1 (R_{-1}), -2 (R_{-2}), -3 (R_{-3}), etc., até $R_{\text{mín}}$. À direita ficam as oitavas R_{+X} , que representam classes de maior abundância que R_0 . As oitavas R_{+X} são numeradas a partir da oitava modal como 1 (R_1), 2 (R_2), 3 (R_3), etc., até $R_{\text{máx}}$. A amplitude do eixo X vai de $R_{\text{mín}}$ até $R_{\text{máx}}$ e, como a distribuição normal é simétrica, tem-se que

$$R_{\text{máx}} = -R_{\text{mín}}$$

O número de espécies na oitava modal R_0 é representado por S_0 , isto é, S_0 representa o máximo número de espécies ocorrentes numa certa classe de abundância e R_0 representa a classe de abundância onde ocorre o maior número de espécies. Assim, $S_{\text{mín}}$ expressa o número de espécies na oitava representativa da mínima abundância $R_{\text{mín}}$, isto é, as espécies menos abundantes na comunidade (no exemplo acima, com 2 ou menos indivíduos). Por outro lado, $S_{\text{máx}}$ expressa o número de espécies na oitava representativa da máxima abundância $R_{\text{máx}}$, isto é, as espécies mais abundantes na comunidade. A curva do número de espécies por classe de abundância é chamada $S(R)$. Quando as oitavas expressam o logaritmo binário (base 2) do número de indivíduos das espécies, a distribuição lognormal do número de espécies pode ser descrita por:

$$S(R) = S_0^{-\alpha^2 R^2}$$

em que:

$$\alpha = \frac{\sqrt{\ln S_0}}{R_{\text{máx}}}$$

O parâmetro α representa o inverso da amplitude (largura) da distribuição. O número total de espécies S_T na distribuição é dado por:

$$S_T \approx S_0 \frac{\sqrt{\pi}}{\alpha}$$

Se, em vez de usar o número de espécies por oitava, se considerar o número de indivíduos por oitava $N(R)$, obtém-se também uma curva normal, gaussiana. Na curva do número de indivíduos (eixo Y) por oitava (eixo X), a oitava com o maior número de indivíduos, isto é, a oitava modal, é representada por R_N . Portanto, R_N representa a classe de abundância onde ocorre o maior número de indivíduos. A oitava R_N , onde ocorre o maior número de indivíduos, pode ou não coincidir com a oitava $R_{\text{máx}}$, onde ocorrem as espécies de maior abundância. A relação entre a oitava modal da distribuição de indivíduos R_N e a oitava máxima da distribuição de espécies (espécies com o máximo número de indivíduos) é representada por γ :

$$\gamma = \frac{R_N}{R_{\text{máx}}} \Rightarrow \gamma = \frac{\ln 2}{2\alpha\sqrt{\ln S_0}}$$

Preston (1962), baseando-se em dados de comunidades reais, propôs que $\gamma = 1$. Dessa maneira, $R_N = R_{\text{máx}}$ e a distribuição é chamada de lognormal canônica. Admitir a hipótese canônica de Preston (1962) facilita muito os cálculos envolvidos na análise da distribuição lognormal. Quando se usam dados coletados em comunidades reais, a amostra deve ser muito grande para possibilitar obter uma distribuição lognormal completa. As comunidades, especialmente as de

plantas tropicais, têm uma grande proporção de espécies raras (com abundância muito baixa). Por isso, se a amostra não for muito grande, raramente aparecem espécies nas oitavas abaixo da oitava modal R_0 e, muitas vezes, nem mesmo aparece a oitava modal. A curva da distribuição de espécies fica truncada à esquerda, pois trata-se de uma distribuição lognormal truncada, isto é, a curva da distribuição é assimétrica. A linha vertical que trunca a curva da distribuição de espécies à esquerda foi chamada por Preston (1948) de linha do véu. Se uma mesma comunidade fosse amostrada numa seqüência de amostras cada vez maiores, a cauda esquerda da curva da distribuição se deslocaria cada vez mais para a esquerda, pois amostras cada vez maiores passariam a incluir as espécies cada vez mais raras (figura 3). Em outras palavras, a linha do véu se abriria cada vez mais, até deixar ver todas as espécies raras da comunidade.

A distribuição lognormal tem recebido muita atenção e críticas, mas tem se mantido como uma boa ferramenta para o estudo da diversidade (veja Magurran 1988). Quando se vai aplicar o modelo da distribuição lognormal aos dados obtidos de uma comunidade real, é necessário que a amostra tenha um tamanho que pelo menos inclua a oitava modal da distribuição de espécies, caso contrário não será possível estimar qualquer parâmetro, pois é impossível determinar S_0 . O teste de aderência à distribuição lognormal é complicado e há várias maneiras de fazê-lo (Magurran 1988). Quando se deseja comparar a diversidade de várias comunidades, é necessário testar se todas elas têm aderência ao modelo lognormal. Se todas tiverem, então se pode estimar $S(R)$, isto é, o número de espécies esperado numa mesma oitava. Fazendo isso para todas as comunidades, tem-se uma idéia da variação da riqueza entre elas.

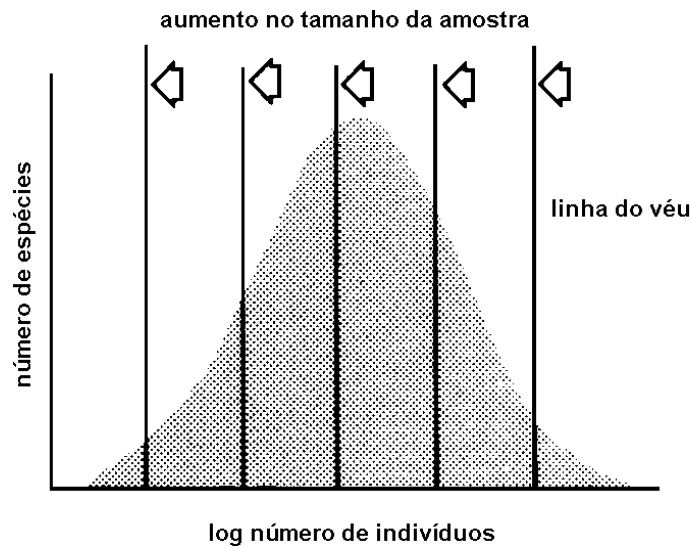


FIGURA 3 – Modelo lognormal da distribuição de abundância. Nessa figura, o tamanho da amostra aumenta da direita para a esquerda. Quando a amostra é pequena (primeira linha vertical à direita), apenas as espécies mais abundantes são amostradas e a distribuição é truncada. À medida que o tamanho da amostra aumenta e espécies menos abundantes passam a ser incluídas, a linha do véu (linha vertical) se desloca para a esquerda, mas a distribuição continua a ser truncada, até que as espécies raras sejam incluídas, quando, então, a distribuição quase completa

pode ser obtida (última linha vertical da direita para a esquerda). Adaptado de Magurran (1988).

Quando a distribuição lognormal é truncada, geralmente a aderência dos dados pode se dar tanto ao modelo lognormal quanto ao modelo da logsérie. A **distribuição em logsérie** (Fisher et al. 1943) seria esperada em uma comunidade relativamente simples, num ambiente relativamente restritivo, a que espécies bastante competitivas chegariam em intervalos aleatórios de tempo e ocupariam o hiper-espaço dos nichos de um ambiente ainda não saturado, no qual predominam poucos fatores muito importantes, cada espécie se apropriando de uma fração k desse hiper-espaço dos nichos. O modelo da logsérie está muito relacionada ao **modelo da série geométrica**. Ambos são chamados de modelos de pré-esvaziamento de nichos (May 1975). Ambos pressupõem que cada espécie se aproprie de uma fração k do hiper-espaço dos nichos, deixando $1-k$, que pode ser ocupado por outras espécies. O modelo geométrico é esperado em uma comunidade muito simples, de poucas espécies, em que as espécies chegariam a um ambiente altamente restritivo, mas não saturado ecologicamente, em intervalos constantes de tempo e competiriam de modo fortemente hierarquizado sob a influência de um fator predominante. Em ambas as distribuições, há um pequeno número de espécies muito abundantes e a maioria das espécies tem pequena abundância. Em ambas as distribuições, o pressuposto é que uma espécie deve ocupar e esvaziar uma fração k do hiper-espaço dos nichos antes da chegada da próxima espécie. Odum et al. (1960) propuseram que, nas séries logarítmica e geométrica, todas as espécies da comunidade manteriam relações energéticas entre si, sendo a magnitude da relação proporcional à abundância de cada espécie (uma população mais abundante necessita de mais energia), de forma que a adição de uma nova espécie requereria que a abundância de cada uma das demais espécies aumentasse na mesma proporção da abundância relativa da nova espécie (May 1975).

Um dos mais completos tratamentos do **modelo da logsérie** pode ser encontrado em Williams (1964) e em Pielou (1975, 1977). No modelo da logsérie, o número esperado de espécies com 1, 2, 3, n indivíduos é dado pela seqüência:

$$\alpha\chi, \frac{\alpha\chi^2}{2}, \frac{\alpha\chi^3}{3}, \dots, \frac{\alpha\chi^n}{n}$$

Somando-se todos os termos da série acima, obtém-se o número total de espécies (riqueza) da distribuição. Essa soma reduz-se à equação:

$$S = \alpha[-\ln(1 - \chi)]$$

A estimativa de χ deve ser feita através da iteração da equação:

$$\frac{S}{N} = \frac{1 - \chi}{\chi[-\ln(1 - \chi)]}$$

Diversos valores de χ devem ser tentados, até que o segundo termo da equação acima seja igual $\frac{S}{N}$ ou muito próximo de $\frac{S}{N}$. Na prática, os valores de χ são quase sempre $>0,9$ e $<1,0$ e, se $\frac{N}{S} > 20$, então $\chi > 0,99$ (Poole 1974). Conhecendo-se o valor de χ , é possível estimar α através da equação:

$$\alpha = \frac{N(1 - \chi)}{\chi}$$

Conhecendo χ e α , é possível calcular o número esperado de espécies com 1, 2, 3, ..., n indivíduos. A aderência dos dados ao modelo da logsérie pode, então, ser testada através do χ^2 .

O parâmetro α é usado como índice de diversidade. Portanto, esse parâmetro pode ser usado para comparar a diversidade de várias comunidades, desde que a distribuição de abundância em cada comunidade siga o modelo da logsérie. Para decidir se as diferenças entre os valores de α das comunidades comparadas são significativas, os limites de confiança de α devem ser calculados (Taylor et al. 1976, Magurran 1988):

$$Var(\alpha) = \frac{\alpha}{-\ln(1 - \chi)}$$

Tanto a logsérie de Fisher et al. (1943) quanto a **série geométrica** de Motomura (1932 ap. Whittaker 1965) são modelos de pré-esvaziamento de nichos, isto é, uma mesma fração k do hiper-espaço dos nichos é preenchida pela espécie que já se estabeleceu, de forma que, quando a próxima espécie chegar, encontrará o hiper-espaço restante dos nichos já esvaziado de uma fração k . Ambos os modelos logarítmico e geométrico pressupõem que a abundância de uma espécie na comunidade seja proporcional à quantidade de recursos que usa. O modelo geométrico tem sido encontrado em comunidades de poucas espécies, submetidas a um fator ambiental fortemente restritivo (Magurran 1978). Quando se ordenam as espécies num rol de acordo com o número decrescente de indivíduos, o número de indivíduos n de uma espécie que ocupa a posição i no rol pode ser estimado através da equação (May 1975, Magurran 1988):

$$n_i = NC_k k(1 - k)^{i-1}$$

em que

n_i = número de indivíduos da espécie na i -ésima posição no rol;

i = posição que a espécie ocupa no rol;

N = número total de indivíduos;

k = proporção do hiper-espaço dos nichos de que cada espécie se apropria: $k < 1$;

C_k = constante de normalização que assegura que $\sum n_i = N$:

$$C_k = \frac{1}{1 - (1 - k)^N}$$

Para verificar se a distribuição da abundância entre as espécies da comunidade tem boa aderência ao modelo geométrico, deve-se estimar k . O modelo geométrico pressupõe que k seja constante, pois cada espécie se apropriaria da mesma proporção k do hiper-espaço restante dos nichos ecológicos. Pressupõe também que a fração k do hiper-espaço dos nichos da qual uma espécie se apropria seja proporcional à abundância da espécie. Portanto, k é chamado de parâmetro de pré-esvaziamento dos nichos e representa a relação entre a abundância n de uma espécie na posição i do rol e a abundância da espécie que a precede, isto é, que ocupa a posição $i-1$ no rol. A

estimativa de **k** na distribuição completa é feita através da iteração da equação:

$$\frac{n_{\min}}{N} = \frac{k}{1-k} \cdot \frac{(1-k)^S}{1-(1-k)^S}$$

Diversos valores de **k** devem ser testados, até que o segundo termo da equação acima seja igual

ou tenha o valor mais próximo possível de $\frac{n_{\min}}{N}$. Lembrar que $k < 1$ e que $k = 1 - c$, em que $c = \frac{n_i}{n_{i-1}}$ (Poole 1974), pode ajudar muito a encontrar o valor correto de **k**. Encontrado o valor de **k**, é possível estimar o número esperado de indivíduos da espécie em cada posição **i** no rol de espécies. Pode testar-se, então a aderência ao modelo geométrico, comparando através do teste do χ^2 o número observado com o esperado de indivíduos de cada espécie em cada posição no rol.

Quando se comparam várias comunidades cuja distribuição de abundância tem boa aderência ao modelo geométrico, é possível usar **k** para expressar o inverso da diversidade: quanto maior o valor de **k**, menor a equabilidade e menor a riqueza, ou seja, menor a diversidade.

MEDIDAS DE HETEROGENEIDADE (ÍNDICES TIPO III)

Para que se possa usar um dos modelos de distribuição de abundância para comparar diversidade entre comunidades, é necessário que a distribuição de abundância em todas as comunidades tenha aderência a um único modelo. Como se infere da exposição dos modelos de abundância acima, os cálculos envolvidos nos testes de ajuste são muitos e demorados. Além disso, nem sempre todas as comunidades em comparação se ajustam a um mesmo modelo de distribuição de abundância. Quando isso acontece, então é mais conveniente usar uma medida de riqueza (índice tipo I) ou uma medida de heterogeneidade (índice tipo III). Quando se usa uma medida de riqueza ou de heterogeneidade para expressar a diversidade, perdem-se informações sobre a estrutura da comunidade, pois tudo o que se obtém ao final dos cálculos é um único número (não uma equação ou diagrama) para cada comunidade. Porém, o cálculo de um índice de heterogeneidade é muito mais simples e demanda menos tempo que o cálculo de um índice de riqueza ou de abundância.

O índice de heterogeneidade mais usado é o índice de Shannon (Pielou 1975, 1977), originado da teoria da informação (Shannon & Weaver 1949), cujo uso como medida da diversidade foi proposto inicialmente por Margalef (1957, 1958):

$$H' = - \sum_{e=1}^S p_e \ln p_e$$

em que: p_e = abundância relativa da espécie **e**,

$$p_e = \frac{n_e}{N}$$

n_e = número de indivíduos da espécie **e**

N = número total de indivíduos

S = número total de espécies.

Dependendo da base logarítmica, H' é expresso em bits/indivíduo (base 2), nats/indivíduo (base natural) ou décits/indivíduo (base 10). Quando se usa a base de logaritmos naturais, as propriedades matemáticas de H' apresentam muito maior consistência e coerência, de modo que há não só uma forte recomendação para usar nats/indivíduo (Hutcheson 1970), como também uma tendência mundial ao uso da base natural (Magurran 1988, May 1975). Por isso, em todas as fórmulas abaixo a base logarítmica é sempre a base natural. O índice de Shannon representa a entropia de ordem α de um código de S tipos de símbolos, cada tipo e de símbolo ocorrendo com uma proporção p_e em relação ao total (Pielou 1975, 1977). H' depende diretamente do número de termos do somatório (S) e do valor de cada termo (p_e). Quanto maior H', maior o conteúdo de informação de um indivíduo tomado da comunidade de modo independente e aleatório, isto é, há necessidade de tomar um número muito grande de indivíduos para que seja possível conhecer S, o número de espécies na comunidade.

Como o valor de H' depende da base logarítmica usada em seu cálculo, deve prestar-se muita atenção quando se deseja comparar comunidades: H' deve ser calculado com a mesma base logarítmica em todas elas. Para decidir se dois valores de H' diferem significativamente, é possível usar a estatística **t** (Zar 1996):

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\sqrt{\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2}}$$

em que Var H' refere-se à variância de H', que pode ser calculada da seguinte forma (Zar 1996):

$$\text{Var}H' = \frac{(\sum p_i (\ln p_i)^2) - (\sum p_i \ln p_i)^2 / N}{N^2}$$

Ao usar o teste **t**, é necessário calcular os graus de liberdade **gl**:

$$gl = \frac{(\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2)^2}{\frac{(\text{Var}H'_1)^2}{N_1} + \frac{(\text{Var}H'_2)^2}{N_2}}$$

em que N_1 e N_2 representam o número total de indivíduos nas comunidades 1 e 2, respectivamente.

Porém, esse método só pode ser aplicado na comparação de apenas dois valores de H'. Quando se deseja comparar mais de duas comunidades, não é permitido usar o teste **t** para compará-las duas a duas (Sokal & Rohlf 1969). Neste caso, o teste mais conveniente para decidir se os diferentes valores de H' diferem significativamente é a análise de variância (Magurran 1988). É possível usar a análise de variância porque Taylor (1978 ap. Magurran 1988) demonstrou que os valores de H' têm distribuição normal entre várias comunidades.

Quando se usa o índice de heterogeneidade de Shannon, perdem-se todas as informações sobre a estrutura de abundância da comunidade. Porém, quando se comparam várias comunidades, é possível ter uma idéia da variação simultânea de H', da riqueza e da equabilidade entre elas. DeBenedicts (1973) sugeriu a construção de diagramas usando os valores de H'. H' máx. H' mín. e

S. O eixo X traz os valores de S e o eixo Y os valores de H', em cada uma das comunidades comparadas. A diversidade máxima $H'_{\text{máx}}$ ocorreria quando todas as espécies fossem igualmente abundantes, isto é, todos os valores p_e seriam iguais. Neste caso, $H'_{\text{máx}} = \ln S$ (Pielou 1975, 1977). A diversidade mínima ocorreria quando S-1 espécies tivessem apenas um indivíduo cada uma e a espécie restante tivesse os indivíduos restantes: $N-(S-1) = N+1-S$:

$$H'_{\text{mín}} = \ln N - \frac{N - S + 1}{N} \ln (N - S + 1)$$

A diversidade mínima depende tanto do número total de indivíduos **N** quanto do número total de espécies **S**. Como **S** varia entre as comunidades comparadas, **N** deve ser padronizado, para calcular a diversidade mínima em cada uma delas. O **N** padronizado para calcular a diversidade mínima é notado como $N_{\text{Hmín}}$. Geralmente se usa $N_{\text{Hmín}}=1000$, ou um outro valor qualquer. Porém, a diversidade mínima será tanto menor quanto maior for $N_{\text{Hmín}}$ e, assim, é necessário padronizar $N_{\text{Hmín}}$, não só para comparar as comunidades num estudo como também para comparar estudos diferentes. Isto é, $N_{\text{Hmín}}$ deve ser tomado como um padrão por todos os autores que desejam comparar diversidade entre comunidades. Tendo calculado $H'_{\text{mín}}$ para cada comunidade em comparação, traça-se a curva da diversidade mínima, sendo as comunidades arranjadas no eixo X em ordem de riqueza específica crescente. Calcula-se também $H'_{\text{máx}}$ e traça-se a curva no mesmo diagrama. Resulta um diagrama com duas curvas, uma representando a diversidade mínima e outra, a máxima. Entre as duas curvas tem-se um espaço de ordenação dos valores de H'. Os valores de H' são, então, colocados no diagrama, ocupando o espaço entre as curvas $H'_{\text{mín}}$ e $H'_{\text{máx}}$. É possível calcular a variância de H' da forma acima e representá-la no diagrama como barras verticais desenhadas em escala, uma para cima e outra para baixo do valor de H'. Assim, se um valor de H' se situa fora da amplitude da variância de um outro valor de H', é possível concluir que ambos os valores de H' são diferentes. Comparando os diferentes valores de H', é possível dizer se as diferenças entre as comunidades comparadas se devem predominantemente a diferenças de riqueza específica (valores de H' semelhantes, mas diferentes valores de S) ou de equabilidade (valores de S semelhantes, mas diferentes valores de H'). A figura 4 mostra um exemplo, no qual não se calculou a variância de cada valor de H'.

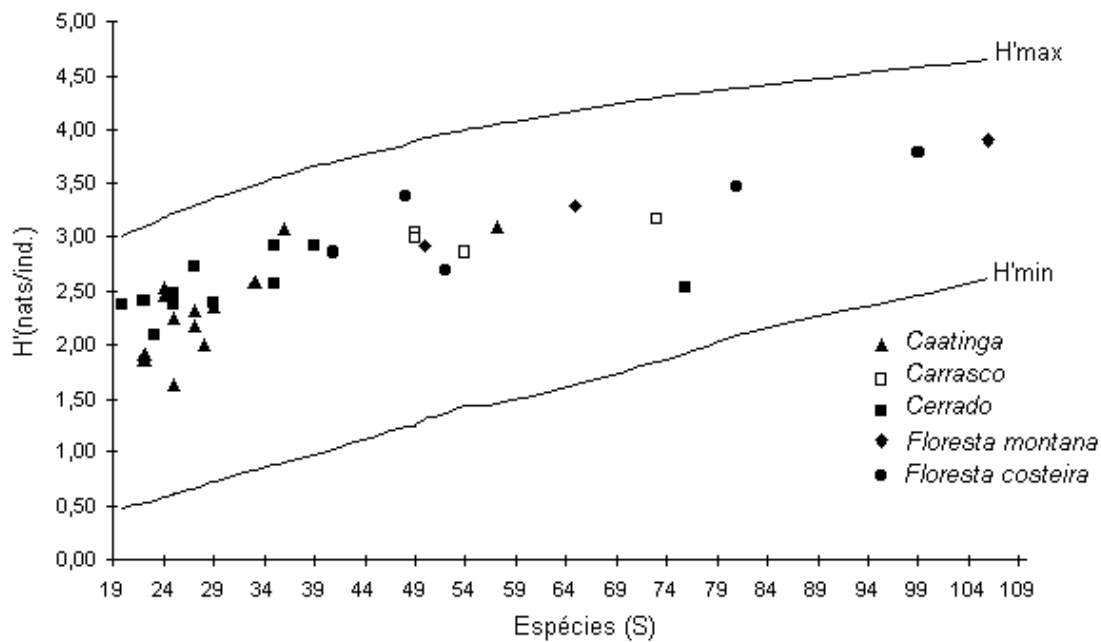


FIGURA 4 – Índices de diversidade de Shannon em caatingas, carrasco, cerrados, floresta costeira e floresta montana estacional no nordeste do Brasil e sua relação com a riqueza (S), diversidade máxima (H'max), e diversidade mínima (H'min). Adaptado de Araújo & Martins (1999).

O índice de diversidade de Shannon H' seria muito influenciado pelo número de espécies com valores intermediários de abundância relativa (Whittaker 1972), ou seja, apresenta certo desvio em direção à riqueza específica da comunidade (Magurran 1988). Assim, é interessante também conhecer o grau de concentração de abundância nas primeiras espécies. A melhor medida da concentração de dominância é o índice de concentração de Simpson:

$$D = \sum_{e=1}^S \left(\frac{n_e(n_e - 1)}{N(N - 1)} \right)$$

Tal índice é inversamente relacionado ao valor de H' : à medida que H' cresce, D diminui. Por isso, alguns autores usam transformar o índice de Simpson em $1-D$ ou $1/D$, de modo que, em sua forma transformada, tenha uma relação direta com a variação de H' . Por outro lado, D tem também uma relação inversa com a equabilidade: quanto maior a equabilidade, menor a concentração e vice-versa. Estimar a equabilidade é muito problemático (May 1975), mas, apesar disso, um dos índices de equabilidade mais usados, devido à simplicidade de cálculo, é o de Pielou (1966):

$$J' = H' / \ln S$$

ALGUNS PROBLEMAS DE AMOSTRAGEM

A coleta de dados para o cálculo da diversidade é aparentemente simples: basta conhecer o número de indivíduos em cada espécie e, se não se pretende analisar a diversidade hierárquica, não é necessário nem identificar as espécies. Porém, mesmo uma análise superficial da necessidade de coletar esses dados já mostra que o problema não é tão simples quanto parece. Em um estudo comparativo, as amostras devem ter número de indivíduos ou tamanho da área total semelhante (Simberloff 1979). A idéia de diversidade mais simples refere-se a uma medida de riqueza de espécies, que poderia ser, por exemplo, o número de espécies em uma dada comunidade (especificamente em uma dada amostra dessa comunidade). Entretanto, deve considerar-se que o número de espécies está diretamente relacionado ao número de indivíduos, à área e à variedade de habitats amostrados (Schluter & Ricklefs 1993). Sendo assim, diferentes métodos de amostragem podem introduzir erros e desvios de diferentes origens nas comparações de diversidade de diferentes áreas. Quanto mais indivíduos são amostrados, maiores são as chances de incluir novas espécies na amostra. Colocado de outra forma, quanto menor o número de indivíduos amostrados, menor é o limite de espécies que podem estar contidas na amostra. Por exemplo, em uma amostra de 10 indivíduos, o número máximo de espécies que podem ser incluídas é 10, enquanto em uma amostra de 100 indivíduos, esse valor passa a ser bem diferente. Então, uma das primeiras questões que surgem refere-se ao tamanho amostral: que tamanho deve ter a amostra, de modo a fornecer um número total de indivíduos ou uma área total, na qual as abundâncias relativas das espécies estejam "suficientemente" representadas, ou seja, em que as proporções das espécies se estabilizem em relação uma às outras e em relação à variação do tamanho da amostra?

Uma das formas mais usadas de análise é a construção de relações entre esforço amostral e número de espécies amostradas. A análise consta de figuras relacionando o esforço amostral (número de indivíduos amostrados ou área amostral) cumulativo (eixo X) com o número cumulativo de espécies amostradas (eixo Y). Essa curva tem recebido vários nomes e seu uso tem sido recomendado por vários autores (veja, p. ex., Müller-Dombois & Ellenberg 1974). Kylin (1926 ap. Braun-Blanquet 1979) chamou-a de curva espécie-área e recomendou seu uso para determinar a área mínima da associação, isto é, a menor superfície necessária para incluir a combinação característica das espécies que definem a associação. Essa curva é logarítmica: à medida que se aumenta a área amostral, no início o número de espécies aumenta rapidamente, depois aumenta lentamente e, por fim, aumenta muito pouco. Sua forma indica saturação, isto é, tende a ficar assintótica (paralela ao eixo X). Pielou (1975, 1977) chamou a curva baseada tanto em número de indivíduos quanto em área de curva do coletor. A curva do coletor tem sido geralmente usada para verificar o que muitos chamam de área mínima e outros chamam de suficiência amostral. Esta é uma interpretação incorreta da função da curva. Por outro lado, chamar a curva do coletor baseada em área de curva espécie-área é também totalmente errôneo, pois as relações espécie-área prevêm a existência de áreas de tamanhos diferentes, independentes entre si, o que não é o mesmo caso de unidades amostrais sendo somadas. Cada vez que se somam as unidades amostrais para expressar o tamanho cumulativo da amostra, a soma inclui todas as unidades amostrais anteriores, de forma que cada área acumulada é totalmente dependente da área acumulada anteriormente. Para verificar o funcionamento dessas curvas, considere os dados da tabela 1, provenientes de um levantamento feito em 1997, em uma área de 0,16 ha, em um cerrado em Itirapina, estado de São Paulo.

Tabela 1: Lista de espécies e número de indivíduos (árvores e arbustos com $DAS \geq 3\text{cm}$) em 0,16 ha de cerrado denso (fragmento Valério) na Estação Experimental do Instituto Florestal em Itirapina, estado de São Paulo. Martins, Santos & Tamashiro, dados não publicados.

Espécie	Ne (ind)
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	233
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	162
<i>Myrcia lingua</i> Berg	140
<i>Roupala montana</i> Aubl.	108
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	82
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	78
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	76
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez	56
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	46
<i>Acosmium subelegans</i> (Mohlenbr.) Yakovlev	35
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	35
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	26
<i>Syagrus loefgrenii</i> Glassman	18
<i>Anadenanthera falcata</i> (Benth.) Speg.	17
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	17
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	17
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	17
<i>Tocoyena formosa</i> (Scham. & Schltld.) K. Schum.	15
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	14
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	9
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	9
<i>Miconia pohliana</i> Cogn.	9
<i>Byrsonima crassifolia</i> Kunth.	6
<i>Erythroxylum campestre</i> A. St.-Hil.	6
<i>Miconia rubiginosa</i> DC.	5
Myrtaceae sp2	5
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Humb., Bonpl. & Kunth) Berg	4
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns	4
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	4
<i>Myrcia tomentosa</i> DC.	4
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	4
<i>Annona coriacea</i> Mart.	3
<i>Campomanesia</i> sp	3
<i>Didymopanax vinosum</i> Cham. & Schltld.	3

<i>Miconia stenostachya</i> (Schrank & Mart. ex DC.) DC.	3
<i>Rapanea guianensis</i> Aubl.	3
<i>Tabebuia ochracea</i> (Scham.) Standley	3
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	3
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	2
<i>Campomanesia cambessedeano</i> O. Berg	2
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	2
<i>Diospyros hispida</i> A. DC.	2
<i>Eugenia bracteata</i> Roxb.	2
Myrtaceae sp1	2
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	2
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	2
<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Mez	2
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	2
<i>Austroplenckia populnea</i> (Reissek) Lundell	1
<i>Butia paraguayensis</i> (Barb. Rodr.) L. H. Bailey	1
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) Rich. ex A. Juss.	1
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	1
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth. ex Hook. f.	1
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	1
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Humb., Bonpl. & Kunth) DC.	1
Euphorbiaceae sp1	1
<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	1
<i>Kielmeyera variabilis</i> (Spreng.) Mart.	1
<i>Myrcia rostrata</i> DC.	1
<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez	1
<i>Rapanea</i> sp.	1
<i>Strychnos pseudoquina</i> A. St.-Hil.	1
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	1

Foram amostrados 63 espécies e 1317 indivíduos lenhosos com diâmetro do tronco no nível do solo ≥ 3 cm. A partir desses dados, pode construir-se uma curva relacionando o esforço amostral (medido como número de indivíduos amostrados) e o número de espécies amostradas (figura 5). Os problemas com esse tipo de curva são muitos. Um deles refere-se à ordenação das unidades amostrais. Dependendo da forma como elas são ordenadas, o formato da curva será diferente.

Porém, é possível traçar curvas-limites que definem um espaço dependente do número de unidades amostrais. Há uma probabilidade de ocorrência de qualquer curva entre um limite e outro, embora a probabilidade de cada curva seja diferente (figura 5). Observando a figura 5, verifica-se que não é possível usar as curvas do coletor para fazer inferências sobre suficiência amostral, já que a ordenação das unidades amostrais é arbitrária e pode obedecer a qualquer seqüência.

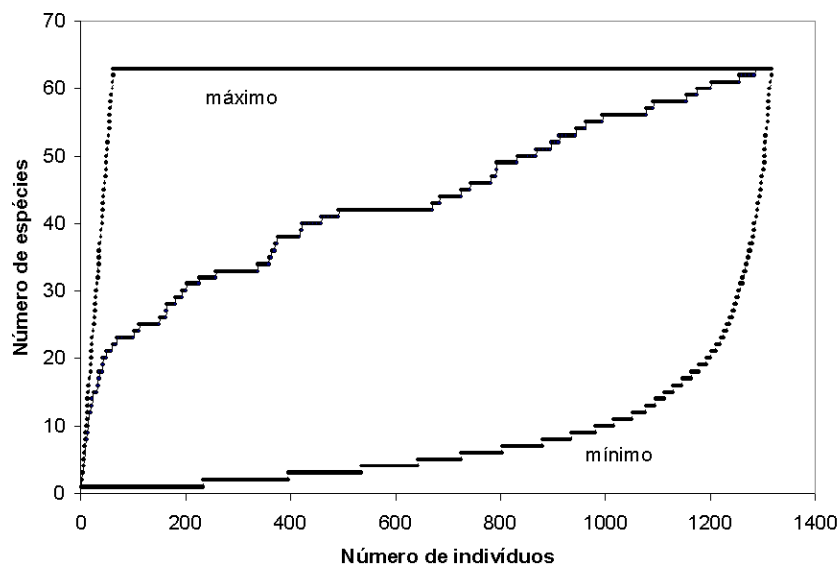


FIGURA 5: Curvas relacionando o número de espécies amostradas, dado um certo número de indivíduos amostrados. A curva do máximo considerou que os 63 (número total de espécies na amostra) primeiros indivíduos amostrados corresponderiam cada um a uma espécie diferente. Como o número total de espécies na amostra era 63 (vide tabela 1), a curva se estabiliza a partir de 63 indivíduos amostrados. A curva do mínimo considerou que os primeiros indivíduos (233) eram todos da mesma espécie (*Vochysia tucanorum*), a mais abundante. Depois, todos os indivíduos seguintes (162) eram da segunda espécie mais abundante (*Miconia albicans*) e assim por diante (ver tabela 1). A linha no centro da figura, representa a seqüência em que os indivíduos foram amostrados no campo.

Uma forma de analisar a riqueza de espécies é utilizar uma das técnicas de reamostragem existentes. Tais técnicas consideram a amostra que foi obtida como um universo amostral. São sorteados N indivíduos da amostra. Os métodos mais documentados na literatura são os de "bootstrap" e "jackknife". Uma explicação desses métodos pode ser obtida primariamente em Krebs (1989). Embora pouco utilizados ainda, são métodos que permitem a obtenção de intervalos de confiança dos parâmetros obtidos, possibilitando a comparação de valores entre comunidades. Apesar de uma explicação detalhada dos métodos, os mesmos permitem a estimativa de uma curva média, baseada em n simulações com os dados obtidos, permitindo também a obtenção de medidas de variação (desvio padrão e variância). A obtenção de uma curva desse tipo, também chamada de curva de rarefação, permite a comparação de amostras, mesmo que com intensidades amostrais diferentes.

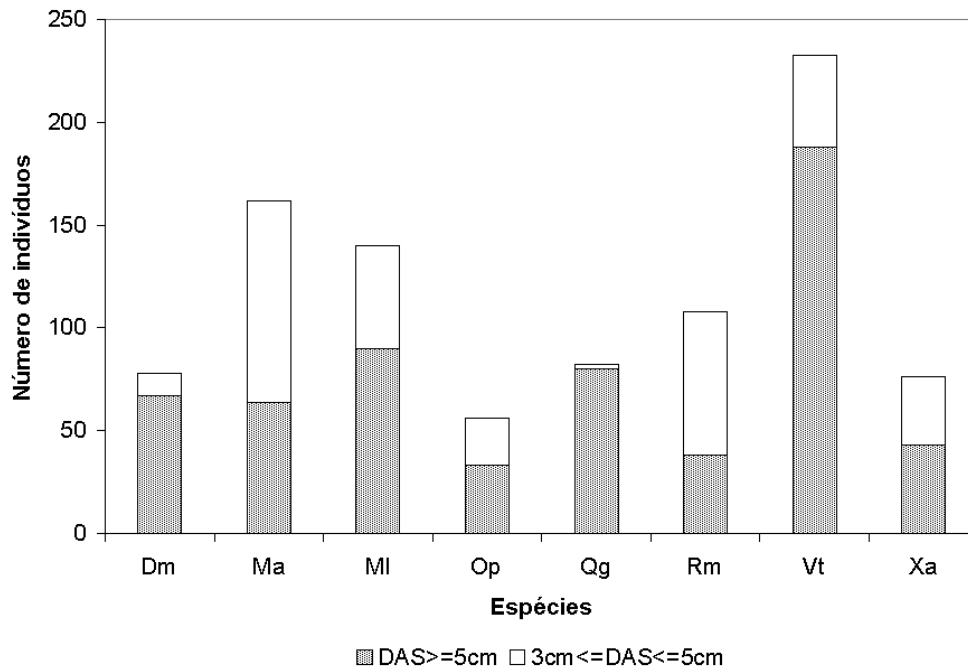
Embora aqui se considerassem indivíduos como unidade amostral, o mesmo é válido para área.

Muitas vezes, a padronização de um certo número de indivíduos a serem amostrados implica em áreas bastante diferentes, considerando a densidade em cada uma das comunidades. Isso traz um problema relacionado à escala de diversidade sendo descrita (ver conceitos de diversidade α , β e γ). Mais uma vez, as questões envolvidas e as limitações metodológicas devem ser consideradas na análise dos dados e interpretação dos resultados.

Geralmente se estabelece um tamanho mínimo de um indivíduo de planta a ser amostrado. Tal tamanho mínimo é chamado critério de inclusão. Diferentes autores têm usado diferentes critérios de inclusão de plantas lenhosas em seus levantamentos fitossociológicos, geralmente de 3cm ou 5cm ou até mesmo 10cm de diâmetro do tronco. A consequência é não só redução no número de indivíduos e espécies amostradas, como também variação da relação de abundância entre as espécies amostradas à medida que o tamanho mínimo aumenta. Considerando o diâmetro do tronco no nível do solo (DAS) e os mesmos dados da tabela 1, a amostra total se alteraria de 1317 indivíduos com $DAS \geq 3\text{cm}$ para 865 indivíduos com $DAS \geq 5\text{cm}$ (uma redução de 34% nos indivíduos amostrados); ou de 63 espécies para 54 (uma redução de 14% nas espécies amostradas). Também ocorreria uma alteração na relação de abundância das espécies, conforme pode ser verificado na figura 6. *Qualea grandiflora* e *Dalbergia miscolobium* teriam as suas densidades reduzidas em menos de 20%, caso o tamanho mínimo de inclusão passasse de 3cm para 5cm de DAS. Por outro lado, *Miconia albicans* e *Roupala montana* teriam as suas densidades reduzidas em mais de 60% na mesma situação. Isso mostra muito bem o efeito que o tamanho mínimo tem no cálculo de índices que consideram as proporções de abundância das espécies (como H') e nos modelos de abundância. Neste exemplo, H' passa de 2,98 ($DAS \geq 3\text{cm}$) para 2,92 ($DAS \geq 5\text{cm}$) nats/indivíduo e a equabilidade passaria de 0,72 para 0,73.

Nesse exemplo, embora a equabilidade tivesse sido relativamente alta ($J' = 0,72$), a distribuição de abundância entre as espécies foi muito desigual. Tal desigualdade pode ser verificada na figura 7, em que é apresentada a curva de Lorenz (Weiner & Solbrig 1984) das abundâncias proporcionais das 63 espécies amostradas com $DAS \geq 3\text{cm}$. Verifica-se que cerca de 70% das espécies perfizeram apenas 10% do total de indivíduos e que 10% das espécies perfizeram cerca de 60% do total de indivíduos, significando uma grande desigualdade na distribuição de abundância das espécies.

Este trabalho limitou-se a apresentar os conceitos mais fundamentais relacionados à diversidade e algumas das medidas mais usuais. O que usar e em que circunstâncias usar são questões que dependem dos objetivos do pesquisador e de quais componentes da diversidade se deseja enfatizar. Como se pode verificar, os conceitos e medidas da biodiversidade apresentam uma grande diversidade.



B

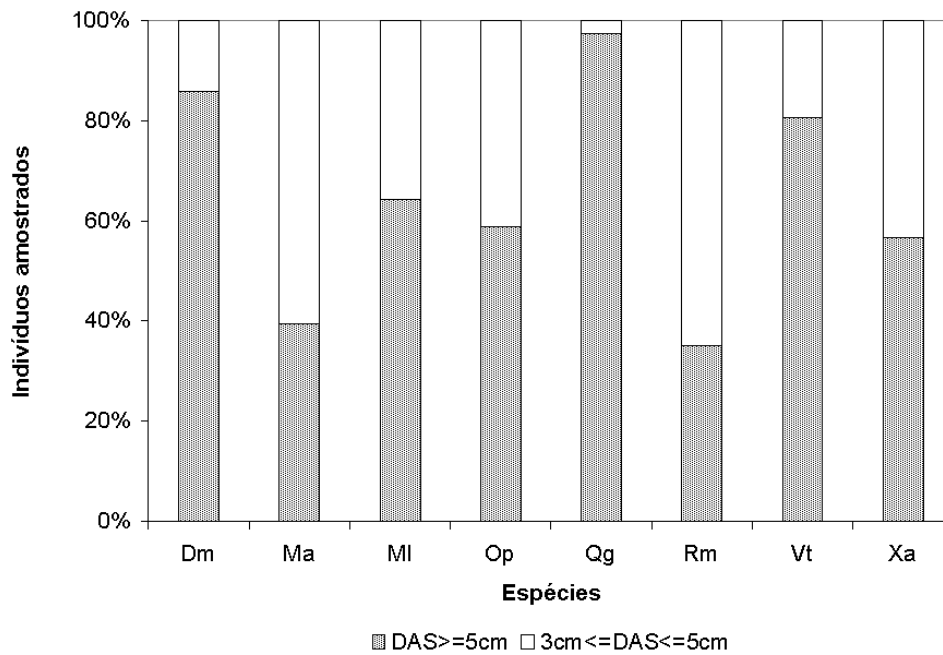


FIGURA 6: Número de indivíduos amostrados (A) e proporção de indivíduos amostrados (B) com $DAS \geq 5\text{cm}$ e $3\text{cm} \leq DAS < 5\text{cm}$, das 8 espécies com mais de 50 indivíduos amostrados em 0,16 ha de cerrado em Itirapina, SP. As espécies são: Dm=*Dalbergia miscolobium*, Ma=*Miconia albicans*, MI=*Myrcia lingua*, Op=*Ocotea pulchella*, Qg=*Qualea grandiflora*, Rm=*Roupala montana*, Vt=*Vochysia tucanorum* e Xa=*Xylopia aromatica*.

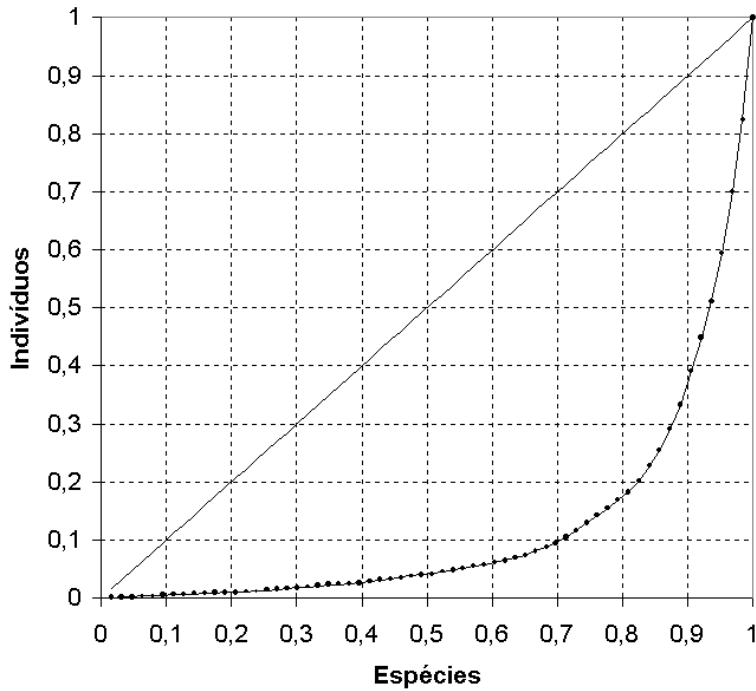


FIGURA 7: Curva de Lorenz representando a distribuição de abundância das espécies com $DAS \geq 3\text{cm}$ amostradas em 0,16 ha de cerrado em Itirapina, SP (ver dados na tabela 1).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARAÚJO, F.S. de & MARTINS, F.R. 1999. Organização da vegetação do carrasco no planalto da Ibiapaba, no nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 13 (1), no prelo.

BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Madrid: H. Blume.

BROWN, K.S. & AB'SÁBER, A.N. 1979. Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. São Paulo: Universidade de São Paulo/Instituto de Geografia. *Série Paleoclimas* 5.

COHEN, J.E. 1968. Alternate derivations of a species-abundance relation. *American naturalist* 102:165-172.

CONNELL, J.H. & ORIAS, E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist* 98:399-414.

COOK, R.E. 1969. Variation in species diversity of North American birds. *Systematic Zoology* 18:63-84.

DeBENEDICTIS, P.A. 1973. On the correlation between certain diversity indices. *American Naturalist* 107:295-302.

DENNIS, B.; PATIL, G.P.; ROSSI, O; STEHMAN, S; TAILLIE, C. 1979. A bibliography of literature on ecological diversity and related methodology. In GRASSLE, J.F.; PATIL, G.P.; SMITH, W.; TAILLIE, C. (ed.) *Ecological diversity in theory and practice*. Fairland:

International Co-operative Publishing House. P. 319-354.

DOBZHANSKY, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38:209-221.

FERREIRA, A.B. de H. s.d. *Novo dicionário da língua portuguesa*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.

FISCHER, A.G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* 14:64-81.

FISHER, R.A.; CORBERT, A.S.; WILLIAMS, C.B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12:42-58.

GILPIN, M.E. & DIAMOND, J.M. 1984. Are species co-occurrences on islands non-random, and are null-hypotheses useful in community ecology? In STRONG JR., D.R.; SIMBERLOFF, D.; ABELE, L.G.; THISTLE, A.B. (ed.) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton: Princeton University Press. P. 297-314.

GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd ed. Oxford: Blackwell.

HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.

HAIRSTON, N.G. 1959. Species abundance and community organization. *Ecology* 40:404-416.

HUSTON, M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press.

HURLBERT, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52:578-586.

HUTCHESON, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29:151-154.

KLOPFER, P.H. 1959. Environmental determinants of faunal diversity. *American Naturalist* 93: 337-342.

KREBS, J. 1989. *Ecological methodology*. New York: Harper & Row.

LLOYD, M. & GHELARDI, R.J. 1964. A table for calculating the "equitability" component of species diversity. *Journal of Animal Ecology* 33:217-225.

LLOYD, M.R.; INGER, R.F. & KING, F.W. 1968. On the diversity of reptile and amphibian species in a Bornean rain forest. *American Naturalist* 102:497-515.

MacARTHUR, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Science* 43:293-295.

MacARTHUR, R.H. & MacARTHUR, J.W. 1961. On bird species diversity. *American Naturalist* 42:594-598.

MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton: Princeton

University Press.

MARGALEF, R. 1957. La teoría de la información en ecología. Memórias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona 32:373-449.

MARGALEF, R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems* 3:36-71.

MARGALEF, R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. Chicago: University of Chicago Press.

MARTINS, F.R. 1990. Atributos de comunidades vegetais. *Quid* 9:12-17.

MAY, R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: CODY, M.L. & DIAMOND, J.M. (ed.) *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Belknap Press of the Harvard University Press. P. 81-120.

McINTOHS, R.P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology* 48:392-404.

MILLER, A.H. 1958. Ecologic factors that accelerate formation of races and species in terrestrial vertebrates. *Evolution* 10:262-277.

MYERS, A.A. & GILLER, P.S. 1988. *Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distribution*. London: Chapman and Hall.

ODUM, H.T.; CANTLON, J.E. & KORNICHER, L.S. 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distributions, species entropy, ecosystems, evolution, and the meaning of a species-variety index. *Ecology* 41:395-399.

PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.

PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:285-307.

PIANKA, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100:33-46.

PIELOU, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13:131-144.

PIELOU, E.C. 1975. *Ecological diversity*. New York: Wiley.

PIELOU, E.C. 1977. *Mathematical ecology*. New York: Wiley.

POOLE, R.W. 1974. *An introduction to quantitative ecology*. Tokyo: McGraw-Hill Kogakusha.

PRESTON, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254-283.

PRESTON, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43:185-215, 410-432.

- RICKLEFS, R.E. 1990. Ecology. 3rd. ed. New York: W.H. Freeman and Company.
- SCHLUTER, D. & RICKLEFS, R.E. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. In: RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. (ed.) Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Chicago: The University of Chicago Press. P. 1-10.
- SHANNON, C.E. & WEAVER, W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press.
- SIMBERLOFF, D.S. 1979. Rarefaction as a distribution-free method of expressing and estimating diversity. In: GRASSLE, J.F.; PATIL, G.P.; SMITH, W.K. & TAILLIE, C. (ed.) Ecological diversity in theory and practice. Fairland: International Cooperative Publishing House. P. 159-176.
- SIMPSON, E.H. 1949. Measurement of diversity. Nature 163:688.
- SIMPSON, G.G. 1964. Species density of North American recent mammals. Systematic Zoology 13:57-73.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1969. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. San Francisco: W.H.Freeman.
- STILING, P. D. 1996. Ecology: theories and applications. 2nd. Ed. Upper Saddle River: Prentice Hall.
- STONE, L. & ROBERTS, A. 1990. The checkerboard score and species distribution. Oecologia 85:74-79.
- TAYLOR, L.R.; KEMPTON, R.A. & WOIWOD, I.P. 1976. Diversity statistics and the loseries model. Journal of Animal Ecology 45:255-271.
- TERBORGH, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. American Naturalist 107:481-501.
- VANZOLINI, P.E. 1970. Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. São Paulo: Universidade de São Paulo/Instituto de Geografia. Série Teses e Monografias 3.
- WEBB, D.J. 1974. The statistics of relative abundance and diversity. Journal of Theoretical Biology 43:277-292.
- WEINER, J. & SOLBRIG, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. Oecologia 61:334-336.
- WHITTAKER, R.H. 1967. Dominance and diversity in land plant communities. Science 147:250-260.
- WHITTAKER, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21:213-251.
- WIEGLEB, G. 1989. Explanation and prediction in vegetation science. Vegetatio 83:17-34.

WILLIAMS, C.B. 1964. Patterns in the balance of nature. London: Academic Press.

WILSON, E.O. & PETER, F.M. (eds.). 1988. Biodiversity. Washington: National Academy Press.

WRIGHT, D.A. 1983. Species-energy theory: na extension of species-area theory. *Oikos* 41:496-506.

ZAR, J.H. 1996. Biostatistical analysis. 3rd. Ed. Englewood Cliffs: Prentice-Hall.

