

O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade?

Adriano Sanches Melo^{1,2}

¹Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS
Av. Bento Gonçalves, 9500, CP 15007, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil

²Autor para correspondência: Adriano Sanches Melo,
e-mail: adrimelo@ufrgs.br; <http://www.ecologia.ufrgs.br/~adrimelo>

MELO, A.S. **What do we win ‘confounding’ species richness and evenness in a diversity index?** *Biota Neotrop.*, 8(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v8n3/en/abstract?point-of-view+bn00108032008>.

Abstract: In Community Ecology and in many applications of Conservation Biology, diversity means variety of species, which may or not include information on the relative importance of each species. Diversity is one of the most important attributes in the study of communities and, as a result, many methods are available to its measurement. Among them, non-parametric diversity (or heterogeneity) indices such as Shannon and Simpson formulae are widely employed in a range of studies. These indices are composed of (or confound) two components, species richness and evenness. Different indices can be obtained combining the two components with different weights. The lack of an objective criteria to guide appropriate weighting of each component results in an arbitrary decision to use an index and not another. Additionally, depending on the weight the indices give to each component, an index may indicate that community A is more diversified than community B while a second index may indicate the contrary. Also, diversity indices applied to samples differing in species richness and evenness may produce similar values. Such problems can be avoided using alternative methods. One of them is diversity profile, which includes not one index but many diversity indices differing in the weight given to each component. Additional alternatives include the use of species richness only, Whittaker’s diagram (or of dominance) and scatter diagrams with axes defined by species richness and an evenness index. Except by species richness, the cited alternative methods show graphically much more information than that contained in a single value produced by a diversity index. In studies requiring a response variable to be modeled in relation to predictor variables (Linear Models such as Regression and Analysis of Variance), I suggest the separate use of species richness and evenness as each one may reflect different aspect of communities.

Keywords: *diversity profiles, Hill’s series, Rényi’s series, Whittaker’s plot, Shannon index, Simpson index.*

MELO, A.S. **O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade?** *Biota Neotrop.*, 8(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v8n3/pt/abstract?point-of-view+bn00108032008>.

Resumo: No contexto de Ecologia de Comunidades e em várias aplicações da Biologia da Conservação, diversidade indica variedade de espécies, podendo ou não incluir informações sobre a importância relativa de cada espécie. Diversidade é um dos atributos mais fundamentais no estudo de comunidades e para tal uma ampla gama de métodos para sua mensuração estão disponíveis. Entre eles destacam-se, pelo amplo uso, índices de diversidade não-paramétricos (ou de heterogeneidade) tais como os Índices de Shannon e Simpson. Estes índices consistem de (ou confundem) dois componentes, riqueza de espécies e equabilidade. Diferentes índices de diversidade podem ser obtidos combinando-se com diferentes pesos estes dois componentes. Dada a ausência de um critério objetivo na escolha destes pesos, o uso de um índice em detrimento de outro é muitas vezes arbitrário. Adicionalmente, visto o peso dado por cada índice de diversidade para cada um dos dois componentes, um dado índice pode indicar que a amostra A é mais diversa que a B, enquanto um outro índice pode indicar o contrário. Ainda, índices de diversidade aplicados sobre amostras diferindo em riqueza de espécies e equabilidade podem produzir o mesmo valor. Tais problemas podem ser contornados utilizando-se métodos alternativos. Um destes consiste no cálculo de perfis de diversidade, em que se calcula não apenas um mas vários índices de diversidade diferindo no peso dado a cada um dos componentes. Outras alternativas incluem o uso de riqueza de espécies apenas, diagrama de Whittaker (ou de dominância) e diagramas de dispersão com eixos definidos por riqueza de espécies e um índice de equabilidade. Com exceção de riqueza de espécies, as demais alternativas citadas mostram de forma gráfica muito mais informações do que aquela embutida num único valor obtido pela aplicação de um índice de diversidade. No caso de estudos em que se necessita de um valor resposta, a ser modelado segundo um ou mais preditores (Modelos Lineares tais como Regressão e Análise de Variância), uma sugestão é o uso separado de riqueza de espécies e de equabilidade.

Palavras-chave: *perfis de diversidade, série de Hill, série de Rényi, diagrama de Whittaker, índice de Shannon, índice de Simpson.*

Introdução

Diversidade e biodiversidade são palavras que são usadas para expressar tantos significados que se tornaram genéricas e superficiais (Hurlbert 1971, Peet 1974, Martins & Santos 1999, Ricotta 2005). Já não conseguimos interpretar a palavra isoladamente. Precisamos fornecer informações adicionais para que o interlocutor saiba o que de fato estamos querendo expressar. Neste artigo, usarei a palavra 'diversidade' no sentido mais restrito de 'diversidade de espécies', expressão que ainda é ampla e pode ser interpretada de diversas formas. Sendo pragmático, no contexto de índices de diversidade, o assunto principal deste artigo, 'diversidade de espécies' poderá englobar riqueza de espécies ou riqueza de espécies e equabilidade.

Como veremos a seguir, não é fácil e muitas vezes é até impossível saber o número de espécies numa determinada área. Na maioria das vezes o que temos é uma estimativa da diversidade na área. Tal estimativa é o ponto de partida na análise de padrões que, potencialmente, podem sugerir hipóteses testáveis (e refutáveis) sobre os mecanismos que geram determinado padrão. Tais padrões englobam tanto aqueles em escala continental (e.g., maior diversidade em menores latitudes; Hawkins et al. 2003) como aqueles em escalas mais locais (e.g., maior diversidade em locais com frequência ou intensidade média de perturbações; Sousa 1984, Begon et al. 2007). Na área de Biologia da Conservação, riqueza de espécies é um dos atributos que se tenta otimizar durante o planejamento de redes de unidades de conservação.

Saber a diversidade de espécies numa área é fundamental para a compreensão da natureza e, por extensão, para otimizar o gerenciamento da área em relação a atividades de exploração de baixo impacto, conservação de recursos naturais ou recuperação de ecossistemas degradados. O reconhecimento da importância de se conhecer a diversidade tem estimulado a criação nos últimos anos de diversos tipos de inventários. Em áreas de difícil acesso e/ou em iminente perigo de destruição, governos e organizações não-governamentais (ONGs) têm empregado inventários rápidos na avaliação de diversidade. De forma mais detalhada, instituições de pesquisa têm implementado e acompanhado por vários anos (ou mesmo décadas) inventários de plantas (principalmente árvores) em grandes parcelas permanentes. Por exemplo, Condit et al. (1996) avaliou diversas questões envolvendo diversidade usando dados de árvores tropicais obtidos em três parcelas de 50 ha no Panamá, Índia e Malásia. No Brasil, o Programa Biota-Fapesp implantou e mantém quatro parcelas de 10,24 ha em diferentes formações florestais em São Paulo (<http://www.biota.org.br/projeto/index?show+212>). Além de inventários rápidos ou em grandes parcelas, a popularização de computadores pessoais e o acesso à internet favoreceram a criação de diversos bancos de dados sobre ocorrência de espécies. Tais bancos são geralmente construídos a partir dos dados de coleta de material depositado em museus e herbários. No Brasil, o Programa Biota-Fapesp mantém o SinBiota (<http://sinbiota.cria.org.br/>), que inclui informações de material depositado em museus e herbários paulistas além de dados obtidos nos mais diversos projetos de pesquisa incluídos dentro do Programa.

Como Medir a Diversidade

A forma mais direta e comum de se medir diversidade é usar a riqueza de espécies, que consiste simplesmente no número de espécies que temos numa determinada comunidade ou área de interesse (Peet 1974, Wilsey et al. 2005). Apesar de popular e de fácil interpretação, na maioria dos estudos é muito difícil ou mesmo impossível contar todas as espécies numa determinada comunidade ou área. Para se ter certeza da riqueza de espécies numa área, deveríamos identificar todos os indivíduos o que se torna impossível em comunidades preservadas com grande quantidade de microor-

ganismos e invertebrados. Um outro problema é que comunidades não são unidades fechadas, mas abertas ao fluxo de entrada e saída de migrantes. Isto faz com que, mesmo após anos de estudos intensivos, inventários revelem a existência de espécies não encontradas anteriormente (Novotný & Basset 2000, Longino et al. 2002, Melo 2004). Ainda, das espécies já coletadas, uma boa parte (10-30%) foi observada apenas uma ou duas vezes (Fisher et al. 1943, Melo 2004). Tais padrões são manifestados na relação espécies vs. área já observada pelos primeiros ecólogos: quanto maior a área (ou mais se coleta) maior o número de espécies (Arrhenius 1921, Gleason 1922). Tal relação de dependência impede a comparação de riqueza entre comunidades estudadas com diferentes esforços amostrais. Pode-se padronizar o esforço das coletas em termos de área ou, mais propriamente, em termos de número de indivíduos (veja Gotelli & Colwell 2001). No caso de se já ter amostras de tamanhos diferentes, pode-se usar rarefação (um tipo de interpolação; Hurlbert 1971, Simberloff 1979, Gotelli & Colwell 2001) ou extrapolação (Keating et al. 1998, Melo et al. 2003) para padronizar a riqueza de espécies esperada num mesmo tamanho amostral. Ainda usando extrapolação, uma forma de comparar riqueza entre comunidades seria estimar quantas espécies existem não apenas num tamanho amostral pré-definido, mas em toda a comunidade. Diversos estimadores de riqueza na comunidade estão disponíveis, tendo sido popularizados na literatura ecológica pela revisão de Colwell & Coddington (1994) e pela facilidade em sua obtenção (Colwell 2006). Seguindo a publicação de Colwell & Coddington, diversas avaliações dos métodos foram feitas (Walther & Morand 1998, Toti et al. 2000, Melo & Froehlich 2001) e, apesar da grande dependência destes estimadores em relação a riqueza observada (e portanto ao esforço amostral) (Melo 2004), tais métodos são empregados com grande frequência atualmente.

Como alternativa à interpolação (rarefação) ou extrapolação, a riqueza de espécies pode ser padronizada por meio de um índice de riqueza (Magurran 2004). Tais índices basicamente dividem a riqueza de espécies observada numa amostra (S; ou alguma correção disto como S-1) por algum termo envolvendo o número de indivíduos na amostra (N). No caso do Índice de Margalef, o denominador é constituído pelo logaritmo natural de N. No Índice de Menhinick, o denominador é a raiz quadrada de N (Peet 1974). Uma vantagem destes índices é que, para uma mesma comunidade, eles tendem a assumir um valor constante em relação a aumentos no esforço amostral. Apesar disto, não são frequentemente utilizados na literatura.

A terceira forma pela qual podemos medir diversidade é o uso de índices de diversidade. Alguns trabalhos sinonimizam 'índices de diversidade' com 'diversidade', o que seria uma forma muito restrita de medir e expressar o conceito de diversidade (Ricotta 2005). Como veremos a seguir, índices de diversidade combinam dois atributos de uma comunidade: riqueza de espécies e equabilidade (também denominada equitabilidade, veja Martins & Santos 1999) (Hurlbert 1971, Peet 1974). A maioria dos índices de diversidade são ditos não-paramétricos pois independem de parâmetros de uma distribuição (veja abaixo). Geralmente consistem de expressão matemática simples envolvendo a abundância relativa de cada espécie na amostra. Talvez os dois índices mais comuns sejam o de Shannon e o de Simpson (Wolda 1983, Mendes et al. 2008). Nas próximas seções deste texto, focarei apenas em índices de diversidade não-paramétricos.

Um outro grupo de índices, também não abordado no restante deste artigo, são índices de biodiversidade em que, além da riqueza de espécies e equabilidade, incorpora-se as distâncias ou diferenças (morfológica, funcional, filogenética) entre as espécies (Solow & Polasky 1994, Ganeshaiah et al. 1997). Tais índices podem ser particularmente úteis em estudos de Conservação, onde procura-se maximizar não apenas riqueza de espécies, mas também o número de clados ou grupos taxonômicos (Ricotta 2005).

Além dos índices de diversidade não-paramétricos, que discutiremos no restante do texto, existem índices derivados de distribuições de abundância relativa (Martins & Santos 1999, Cielo Filho et al. 2002, Magurran 2004). Um dos mais comuns é o índice alfa da Série Logarítmica proposta por Fisher et al. (1943) (Taylor et al. 1976, Kempton 1979, Magurran 2004). Segundo alguns autores, estes índices deveriam ser usados apenas em situações onde os dados são bem ajustados pela distribuição de abundâncias relativas da qual se obtém o índice, embora isto não seja um consenso (Taylor et al. 1976, Kempton 1979, Magurran 2004). Uma das possíveis vantagens de índices de diversidade paramétricos é que algumas distribuições são embasadas por teorias de como as espécies partilham os recursos disponíveis. O ajuste dos dados a uma certa distribuição possibilitaria, portanto, interpretações ecológicas (Ugland & Gray 1982, Tokeshi 1993). Apesar da aparente vantagem de tais índices paramétricos, muitos conjuntos de dados são bem ajustados por mais de um tipo de distribuição de abundância relativa (Cielo Filho et al. 2002). Adicionalmente, vários processos ecológicos poderiam teoricamente gerar distribuições de abundâncias relativas semelhantes. Tais problemas desestimularam o uso de distribuições de abundância relativa e seus índices de diversidade nos últimos anos. Recentemente, a idéia de se usar distribuições de abundância relativa foi retomada pela Teoria Neutra proposta por Hubbell (2001), que entre outras predições, prevê uma forma específica de distribuição de abundâncias relativas (distribuição multinomial de soma zero).

A escolha de uma métrica para quantificar a diversidade também pode ser determinada pelos objetivos e escalas espaciais do estudo. Em estudos de Macroecologia, envolvendo escalas continentais, apenas dados de presença/ausência estão disponíveis, impossibilitando o uso de índices de riqueza, índices de diversidade paramétricos ou não paramétricos ou ainda riquezas interpoladas ou extrapoladas. Nestes casos, a única métrica passível de uso é a riqueza de espécies (e.g. Hawkins et al. 2003). Note também que além da ausência de dados de abundância relativa ou frequência, nestes estudos geralmente o interesse é focado em revelar padrões e processos, ecológicos e evolutivos, geradores de riqueza de espécies numa região (Rangel et al. 2007). Geralmente, não existe interesse em saber a importância relativa de cada espécie em cada região. O mesmo é válido para estudos de Conservação que tenham como objetivo produzir métodos que maximizem o número de espécies a serem protegidas (Ricotta 2005).

Índices de Diversidade

1. Componentes

Como citado anteriormente, índices de diversidade combinam dois atributos de uma comunidade biológica: o número de espécies e sua equabilidade. Este segundo componente refere-se ao quão similar as espécies estão representadas na comunidade. Caso todas espécies tenham a mesma representatividade (ou importância; Peet 1974), a equabilidade será máxima. A forma mais simples de entendermos os dois componentes de um índice de diversidade é imaginar as seguintes situações. Imagine entrar numa floresta com 2-3 espécies de árvores e em seguida entrar numa segunda com 20-30 espécies. Na primeira, rapidamente podemos encontrar e memorizar as espécies da comunidade e portanto nosso entorno seria um tanto monótono. Na segunda floresta levaremos muito mais tempo para isto. Para entendermos o componente de equabilidade, imagine duas florestas ambas com 100 árvores distribuídas em 10 espécies. Na primeira, suponha que cada espécie esteja representada por 10 indivíduos. Na segunda, uma das espécies teria 91 indivíduos e as espécies restantes teriam cada uma um indivíduo. Embora a riqueza de espécies seja a mesma

(10), na segunda teremos uma 'sensação' de menor diversidade ou de maior monotonia; sempre veremos uma mesma espécie e apenas raramente veríamos outras.

2. Vantagens

Uma vantagem (embora discutível, veja abaixo) de um índice de diversidade seria concentrar numa mesma medida dois atributos da comunidade. Embora os dois componentes consistam de atributos distintos da comunidade, ambos mediriam a 'sensação' de diversidade.

Uma segunda vantagem, embora bastante ingênua, seria o uso de uma estatística complexa para expressar um padrão. Com o rigor de editores e assessores para se quantificar e expressar de maneira sintética os resultados de um estudo, muitos autores acham interessante usar um índice de diversidade para expressar seus resultados. Para um leitor leigo, o autor pode passar a idéia (muitas vezes errada) de sofisticação usando um índice de diversidade. Em ambas situações, o uso da riqueza de espécies apenas ou sua apresentação conjunta com uma medida de equabilidade poderia parecer muito 'simples' e 'trivial'.

Por fim, uma terceira vantagem de índices de diversidade é o fato de serem relativamente independentes do esforço amostral. Havíamos visto que a riqueza de espécies é bastante dependente do esforço amostral. Quanto mais coletamos, mais espécies encontramos. Assim como os índices de riqueza, os índices de diversidade são pouco dependentes do esforço amostral (mas veja Smith & Grassle 1977), ao menos aqueles que dão pouco peso para riqueza de espécies. Ou seja, com amostras relativamente pequenas podemos obter um valor de diversidade que mudará pouco conforme aumentamos o esforço amostral (Lloyd et al. 1968, Pielou 1975, Magurran 2004). Como consequência, podemos coletar pouco em cada comunidade a ser comparada e podemos comparar diretamente comunidades estudadas com diferentes esforços amostrais.

3. Desvantagens

O emprego de índices de diversidade muitas vezes é restrito a situações comparativas. Podemos usar o Índice de Shannon para dizer que a comunidade A é mais diversa do que a comunidade B. Entretanto, o valor do índice em si é algo abstrato e difícil de se interpretar (mas veja Peet 1974, p. 292, Jost 2007). Dizer que o valor de 2,3 é alto ou baixo é irrelevante se não tivermos uma base comparativa. Em outras palavras, não podemos abstrair nada do fato de uma comunidade estudada revelar o valor de 2,3 para um determinado índice de diversidade empregado. O Índice de Shannon, derivado da Teoria da Informação, possui unidades que variam conforme a base logarítmica usada - bits, nats ou decits para bases 2, neperiana e 10, respectivamente. No contexto biológico, é difícil interpretar o que é um bit, nat ou decit (Hurlbert 1971). Uma possível exceção é a impossibilidade de se interpretar o valor absoluto de um índice é o Índice de Simpson (1-D, onde $D = \sum p_i^2$ e p_i = proporção de indivíduos da comunidade que pertencem à espécie i), que indica a probabilidade de dois indivíduos retirados ao acaso da comunidade pertencerem a espécies diferentes. Um exemplo de aplicação do Índice de Simpson para o problema de insetos fitófagos encontrarem suas plantas hospedeiras é dado por Hurlbert (1971). Recentemente, He & Hu (2005) desenvolveram uma relação entre o Índice de Simpson e o Parâmetro Fundamental da Teoria Neutra de Biodiversidade de Hubbell (2001). A fórmula do Índice de Simpson acima refere-se a amostras de tamanho infinito. Veja Peet (1974) e Magurran (2004) para a fórmula para amostras finitas. Hurlbert (1971) nomeia 1-D para amostras finitas de PIE (*probability of interspecific encounter*).

Um segundo problema no uso de índices de diversidade é que o valor obtido para uma comunidade não permite saber exatamente

a natureza da comunidade. Infinitas combinações de riqueza de espécies e equabilidade poderiam gerar exatamente o mesmo valor. Como consequência, podemos obter o mesmo valor de índice de diversidade para duas comunidades distintamente diferentes em riqueza de espécies e equabilidade (Mendes et al. 2008). Na mesma linha, um determinado índice de diversidade pode indicar que a comunidade A é mais diversa que B, enquanto outro índice indica o oposto. Isto acontece pois o primeiro pode ter dado maior importância para riqueza de espécies enquanto o segundo índice de diversidade pode ter dado maior importância para equabilidade (Hulbert 1971, Tóthmérész 1995, Peet 1974, p. 297). Podemos perceber isto melhor com um exemplo simples. Suponha que temos amostras de duas comunidades:

$$A = (33, 29, 28, 5, 5)$$

$$B = (42, 30, 10, 8, 5, 5)$$

O índice de Shannon (base neperiana) indica que a comunidade B é mais diversa (1,46) que A (1,38). Por outro lado, o índice de Simpson indica que a comunidade A é mais diversa (0,72) que a B (0,71). Isto acontece pois o índice de Shannon dá maior peso a riqueza de espécies do que o índice de Simpson.

Na literatura existem dezenas de índices de diversidade (Magurran 2004). Qual deles usar? Diversos trabalhos feitos nas últimas três décadas tentaram responder esta questão avaliando vários índices em variados conjuntos de dados (Wolda 1983, Washington 1984, Danilov & Ekelund 1999, Hubálek 2000). Independente dos resultados destas avaliações, podemos antecipar a dificuldade na avaliação da pergunta acima se observarmos que infinitos índices podem ser criados combinando-se com pesos diferentes seus dois componentes (ver abaixo). Podemos refazer a pergunta então da seguinte forma: Qual o melhor peso relativo da riqueza de espécies (ou equabilidade) na formação do índice? Alguns autores acham melhor dar mais importância a um dos componentes em detrimento do outro. Com qual(is) critério(s) podemos tomar tal decisão? Parece não haver uma resposta inequívoca a esta pergunta (veja também Hurlbert 1971), embora exista uma proposta recente baseada em perfis de diversidade (Mendes et al. 2008).

4. Generalizando índices de diversidade: perfis de diversidade

Embora aparentemente totalmente diferentes, os valores de riqueza de espécies, Índice de Shannon (H') e Índice de Simpson diferem basicamente no peso em que se dá para espécies raras. No caso de riqueza de espécies, o peso é máximo: espécies raras possuem o mesmo peso de espécies comuns. No caso do Índice de Shannon, o peso é intermediário. No caso do Índice de Simpson, o peso de espécies raras é pequeno. Podemos generalizar esta idéia usando perfis de diversidade (*diversity profiles*) (Tóthmérész 1995). Uma das primeiras generalizações é a Série de Rényi, dada por:

$$H_\alpha = \left(\ln(p_1^\alpha + p_2^\alpha + p_3^\alpha + \dots + p_s^\alpha) \right) / (1 - \alpha) \quad (1)$$

onde, H_α é o valor do índice de diversidade para o parâmetro α ($\alpha \geq 0$, $\alpha \neq 1$) e $p_1, p_2, p_3, \dots, p_n$ são proporções de indivíduos das espécies 1, 2, 3... S. Uma generalização mais conhecida na literatura ecológica é a Série de Hill (Hill 1973), dada por:

$$N_a = \left(p_1^a + p_2^a + p_3^a + \dots + p_s^a \right)^{1/(1-a)} \quad (2)$$

onde N_a é o valor do índice de diversidade para o parâmetro a ($a \geq 0$, $a \neq 1$). Quando $a = 0$, $N_0 =$ riqueza de espécies (S). Para confirmar basta substituir a por 0 na fórmula. De maneira semelhante, quando a tende a 1 (e.g. 0,999), $N_1 = \exp(H')$. Quando $a = 2$, $N_2 =$ inverso do Índice de Dominância de Simpson ($1/D$). Seguindo com esta idéia, podemos calcular índices de diversidade para $a = 3, 4, 5$ etc. Talvez

ninguém tenha dado um nome para estes índices, mas eles funcionam de maneira muito semelhante aos Índices de Shannon e Simpson. Indo um pouco mais longe, podemos calcular nosso índice para valores fracionários de $a = 1,2, 3,5, 4,1$ etc. Como exemplo, podemos calcular o perfil de diversidade usando a Série de Hill para as duas amostras fictícias usadas anteriormente e uma terceira (exemplo citado por Tóthmérész 1995):

$$A = (33, 29, 28, 5, 5)$$

$$B = (42, 30, 10, 8, 5, 5)$$

$$C = (32, 21, 16, 12, 9, 6, 4)$$

Examinando rapidamente as três amostras, notamos que C é mais rica que B e A e que a amostra B é mais rica que A. O perfil de diversidade das três comunidades usando a Série de Hill é mostrado na Figura 1. Nota-se claramente que a comunidade C é a mais diversa, independente do índice de diversidade (parâmetro a) utilizado. Entretanto, a interpretação de quem é mais diversa, se A ou B, depende do índice utilizado. Visto a ausência de um critério que tornasse esta decisão objetiva, Tóthmérész (1995) sugere que as duas comunidades são não-comparáveis, ou não-separáveis segundo Liu et al. (2007).

As Séries de Hill e Rényi diferem apenas na parametrização e uma pode ser obtida da outra da seguinte forma:

$$H_\alpha = \ln(N_\alpha) \quad (3)$$

$$N_\alpha = \exp(H_\alpha) \quad (4)$$

Nota-se que conforme aumenta-se o parâmetro a da Série de Hill, ou α na série de Rényi, maior ênfase é dada às espécies dominantes. Com $a = 0$, espécies com 1 indivíduo ou com 100 indivíduos possuem o mesmo peso. Ou seja, excluindo-se qualquer uma das espécies acarreta no decréscimo de 1 unidade no valor do índice. Com $a = 10$, espécies raras praticamente não influenciam no valor do índice. Sua exclusão não mudará muito o valor do índice. Uma particularidade das Séries de Rényi e de Hill é que no caso de todas as espécies terem

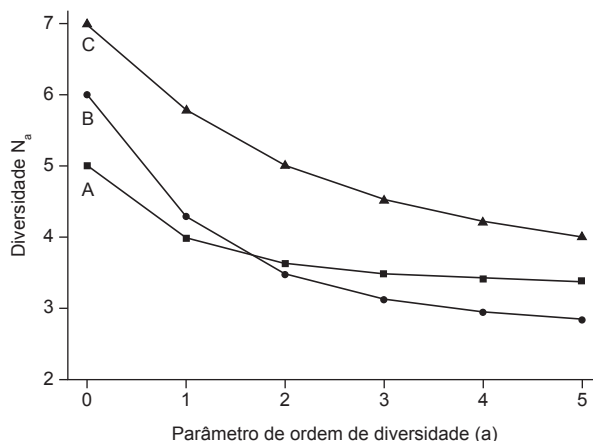


Figura 1. Perfis de diversidade para amostras de três comunidades fictícias usando a Série de Hill. Para o parâmetro $a = 0$, o valor de diversidade é igual ao número de espécies na amostra. Para a tendendo a 1, o valor de diversidade é equivalente ao Índice de Shannon (base neperiana) e pode ser obtido por $e^{(N_1)}$, onde $e = 2,718282$. Para $a = 2$, o valor é igual ao obtido com o inverso do Índice de Simpson ($1/D$).

Figure 1. Diversity profiles for samples from three artificial communities using Hill's Series. When the parameter $a = 0$, the diversity value is equal to the number of species in the sample. For a tending to 1, the diversity value is equivalent to the Shannon Index (natural base) and can be obtained by $e^{(N_1)}$, where $e = 2,718282$. For $a = 2$, the value is the same as obtained using the inverse of Simpson Index ($1/D$).

a mesma abundância (ou de forma genérica, importância), a curva resultante será invariável e assumirá o valor do número de espécies (Hill 1973). Em outras palavras, diferentes valores de a produzirão os mesmos resultados. Conforme as abundâncias entre as espécies vão sendo alteradas de modo a haver menor equabilidade, a curva tenderá a ficar mais inclinada (ou seja, com valores mais variados) (Hill 1973). Note também que assim como o valor mínimo de a (ou seja, igual a 0) resulta num índice que é igual a riqueza espécies (equabilidade não é levada em consideração), valores muito altos de a (ou seja, tendendo a infinito positivo) avaliam apenas equabilidade e desprezam riqueza de espécies. As Séries de Rényi e de Hill são duas entre várias existentes na literatura ecológica. Tóthmérész (1995) e Liu et al. (2007) listam 13 séries.

Alternativas ao Uso de Índices de Diversidade

1. Riqueza de espécies

Índices de diversidade geralmente são compostos por riqueza de espécies e equabilidade. O uso de apenas um dos dois componentes é uma alternativa, visto a facilidade de interpretação e alta correlação em muitos casos entre riqueza de espécies e equabilidade (mas veja Ma 2005, Wilsey et al. 2005). Como citado anteriormente, a riqueza de espécies é muito dependente do tamanho da amostra e portanto o usuário deve padronizar o esforço amostral das coletas a priori (no campo) ou a posteriori (rarefação, extrapolação). Apesar desta necessidade, riqueza de espécies talvez seja a métrica mais comum em estudos de diversidade (Wilsey et al. 2005).

2. Diagramas de Whittaker ou de dominância

São obtidos ordenando-se as espécies a partir das mais comuns para as mais raras no eixo das abscissas e colocando o valor de importância (e.g. abundância relativa) no eixo das ordenadas. Geralmente o eixo das ordenadas é apresentado em escala logarítmica. Um exemplo é mostrado na Figura 2. O comprimento de cada curva indica a riqueza de espécies. A equabilidade é interpretada pela inclinação das curvas. Curvas mais inclinadas possuem menor equabilidade. Veja Smith &

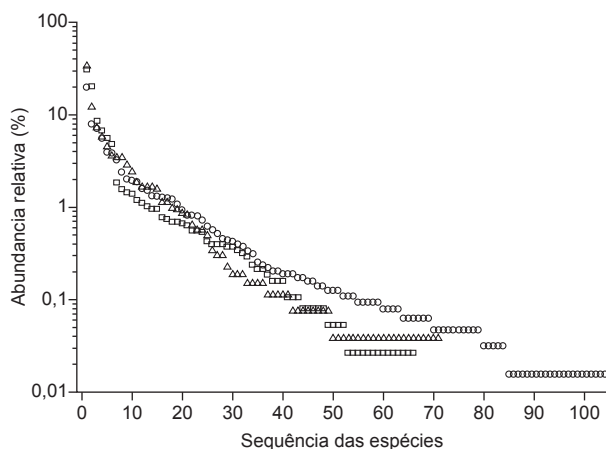


Figura 2. Diagrama de Whittaker (ou de dominância) para três comunidades. Note que a amostra de uma das comunidades (círculos) possui um número maior de espécies (cauda mais comprida) e maior equabilidade (curva menos inclinada).

Figure 2. Whittaker's plot (or dominance plot) for three communities. Notice that the sample of one of the communities (circles) has more species (curve with the longest tail) and more evenness (curve with the gentlest inclination) than the two other samples.

Wilson (1996) para uma medida de equabilidade baseada nesta inclinação. Uma vantagem deste tipo de diagrama apontada por Magurran (2004) é o grande volume de informação apresentado ao leitor.

3. Diagramas de dispersão entre riqueza de espécies e equabilidade

Um dos problemas no uso de índices de diversidade é que duas amostras podem produzir o mesmo valor e ainda assim serem diferentes em riqueza e equabilidade. Uma solução seria representar num diagrama de dispersão os dois componentes de um índice de diversidade separadamente. No eixo das abscissas poderíamos colocar a riqueza observada (ou um índice de riqueza, ou riqueza rarefeita para um dado tamanho amostral). No eixo das ordenadas poderíamos colocar uma das muitas medidas de equabilidade disponíveis (veja fórmulas em Smith & Wilson 1996, Beisel et al. 2003, Mendes et al. 2008). Neste tipo de representação, poderíamos distinguir rapidamente, por exemplo, comunidades ricas e ou com alta equabilidade. Apesar de simples e objetivo, este tipo de diagrama não é muito utilizado.

4. Perfis de diversidade

Um dos maiores problemas no uso de índices de diversidade é a falta de critérios na escolha de um dado índice de diversidade. Ainda, a escolha de um determinado índice pode influenciar o padrão obtido. Outro índice poderia resultar em outro padrão. Uma solução a esta indeterminação é o uso de perfis de diversidade, como as séries de Rényi ou de Hill. Em sua revisão de índices de diversidade e assuntos correlatos, Peet (1974, p. 298) recomenda o uso de perfis de diversidade. Um exemplo de uso de perfis de diversidade é dado por Ricotta et al. (2004) que estudaram o efeito da adição experimental de fertilizantes sobre a flora campestre em solos pobres em nutrientes na Itália. Um segundo exemplo de uso pode ser encontrado no estudo de diversidade de aranhas em plantações de trigo na Hungria (Tóth & Kiss 1999). Mendes et al. (2008) sugerem uma forma de escolher o melhor índice de diversidade dentro de um perfil de diversidade e propõem um índice de equabilidade derivado de perfis de diversidade.

O programa PAST (Hammer et al. 2001) calcula a série de Rényi. Para usuários do ambiente de programação R, uma opção é a função 'renyi' do pacote 'vegan' (Oksanen et al. 2007). Visto a equação não ser muito complicada, uma forma simples de calcular a série é usar fórmulas num programa de planilha eletrônica (e.g. MS Excel).

Considerações Finais

Ricotta (2005) argumenta que diversidade pode ser definida como um conjunto de estatísticas multivariadas que resumem diferentes características da estrutura de comunidades. Neste sentido, não seria possível oferecer métricas universais, adequadas para todos tipos de estudos. De fato, não acredito que as quatro alternativas sugeridas na seção anterior sejam sempre adequadas. O pesquisador deve avaliar os diferentes métodos segundo os objetivos do trabalho e então decidir por uma.

Das quatro alternativas sugeridas, três são eminentemente gráficas. Tais diagramas serão úteis na maioria dos casos em que se quer comparar, de forma exploratória, amostras de algumas poucas comunidades. Entretanto, quando se pretende modelar diversidade como resposta a um ou vários preditores (e.g., Modelos Lineares tais como Regressão e Anova), os diagramas apresentados serão de pouca validade. Nestes casos, uma sugestão é modelar separadamente riqueza de espécies e um índice de equabilidade adequado (por exemplo que seja independente da riqueza de espécies; ver várias opções em Smith & Wilson 1996, Beisel et al. 2003, Mendes et al. 2008). Estas duas métricas medem aspectos distintos da comunidade (Wilsey et al.

2005) e portanto podem responder de modo distinto a tratamentos experimentais ou situações ambientais (e.g. Ma 2005).

Índices de diversidade são usados há décadas por ecólogos, que examinaram suas habilidades em distinguir comunidades (e.g. Danilov & Ekelund 2000) e suas propriedades matemáticas. Sobre este último aspecto, um grande volume de trabalhos existe sobre os índices derivados da Teoria da Informação, como o Índice de Shannon (Juhász-Nagy & Podani 1983). Uma particularidade interessante do Índice de Shannon no estudo de diversidade é a possibilidade de particioná-lo aditivamente (Orlóci et al. 2002), embora o mesmo possa ser feito para riqueza de espécies (Lande 1996, Crist et al. 2003).

Dada a longa história de uso, é provável que índices de diversidade não deixarão de ser usados tão cedo. Entretanto, assim como em qualquer outra etapa do trabalho científico, o autor deve estar atento a vantagens e desvantagens de um determinado método e então decidir sobre seu emprego ou não. Utilizar um determinado método pelo simples fato de ele ter sido muito utilizado no passado não é um argumento muito confiável. As críticas feitas por Hurlbert (1971) há mais de 35 anos ao uso de índices de diversidade, infelizmente, ainda são muito pertinentes nos dias atuais.

Agradecimentos

Agradeço Valério D. Pillar por discussões sobre o assunto e comentários ao texto. Um assessor anônimo fez sugestões sobre alguns dos tópicos abordados. Durante a redação deste artigo recebi auxílios pesquisa do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, proc. no. 476304/2007-5) e do International Foundation for Science (IFS, proc. no. A/4107-1).

Referências Bibliográficas

- ARRHENIUS, O. 1921. Species and area. *J. Ecol.* 9(1):95-99.
- BEGON, M., TOWNSEND, C.R. & HARPER, J.L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. 4 ed. Artmed, Porto Alegre.
- BEISEL, J.N., USSEGLIO-POLATERA, P., BACHMANN, V. & MORETEAU, J.C. 2003. A comparative analysis of evenness index sensitivity. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 88(1):3-15.
- CIELO FILHO, R., MARTINS, F.R. & GNERI, M.A. 2002. Fitting abundance distribution models in tropical arboreal communities of SE Brazil. *Community Ecol.* 3(2):169-180.
- COLWELL, R.K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (último acesso em 29/ago/2008).
- COLWELL, R.K. & CODDINGTON, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 345:101-118.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P., LAFRANKIE, J.V., SUKUMAR, R., MANOKARAN, N., FOSTER, R.B. & ASHTON, P.S. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *J. Ecol.* 84(2):549-562.
- CRIST, T.O., VEECH, J.A., GERING, J.C. & SUMMERVILLE, K.S. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β and γ diversity. *Am. Nat.* 162(6):734-743.
- DANILOV, R. & EKELUND, N.G.A. 2000. The efficiency of seven diversity and one similarity indices based on phytoplankton data for assessing the level of eutrophication in lakes in central Sweden. *Sci. Total Environ.* 234(1-3):15-23.
- FISHER, R.A., CORBET, 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. *J. Anim. Ecol.* 12(1):42-58.
- GANESHIAH, K.N., CHANDRASHEKARA, K. & KUMAR, A.R.V. 1997. Avalanche index: a new measure of biodiversity based on biological heterogeneity of the communities. *Current Sci.* 73(2):128-133.
- GLEASON, H.A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3(2):158-162.
- GOTELLI, N.J. & COLWELL, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4(4):379-391.
- HAMMER, O., HARPER, D.A.T. & RYAN, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9p. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (último acesso em 07/mar/2008).
- HAWKINS, B.A., PORTER, E.E. & DINIZ-FILHO, J.A.F. 2003. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology* 84(6):1608-1623.
- HE, F. & HU, X. 2005. Hubbell's fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index. *Ecol. Lett.* 8(4):386-390.
- HILL, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54(2):427-432.
- HUBÁLEK, Z. 2000. Measures of species diversity in ecology: an evaluation. *Folia Zool.* 49(4):241-260.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- HURLBERT, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52(4):577-586.
- JOST, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88(10):2427-2439.
- JUHÁSZ-NAGY, P. & PODANI, J. 1983. Information theory methods for the study of spatial processes and succession. *Vegetatio* 51(3):129-140.
- KEATING, K.A., QUINN, J.F., IVIE, M.A. & IVIE, L. 1998. Estimating the effectiveness of further sampling in species inventories. *Ecol. Appl.* 8(4):1239-1249.
- KEMPTON, R.A. 1979. The structure of species abundance and measurement of diversity. *Biometrics* 35:307-321.
- LANDE, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76(1):5-13.
- LIU, C., WHITTAKER, R.J., MA, K. & MALCOLM, J.R. 2007. Unifying and distinguishing diversity ordering methods for comparing communities. *Pop. Ecol.* 49(2):89-100.
- LLOYD, M., INGER, R.F. & KING, F.W. 1968. On the diversity of reptile and amphibian species in a bornean rain forest. *Am. Nat.* 102(928):497-515.
- LONGINO, J.T., CODDINGTON, J.A. & COLWELL, R.K. 2001. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83(3):689-702.
- MA, M. 2005. Species richness vs evenness: independent relationship and different responses to edaphic factors. *Oikos* 111(1):192-198.
- MAGURRAN, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. 1999. Técnicas usuais de estimativa da biodiversidade. *Rev. Holos* 1 (edição especial):236-267.
- MELO, A.S. & FROEHLICH, C.G. 2001. Evaluation of methods for estimating macroinvertebrates species richness using individual stones in tropical streams. *Freshwater Biol.* 46(6):711-721.
- MELO, A.S. 2004. A critic of the use of jackknife and related non-parametric techniques to estimate species richness in assemblages. *Community Ecol.* 5(2):149-157.
- MELO, A.S., PEREIRA, R.A.S., SANTOS, A.J., SHEPHERD, G.J., MACHADO, G., MEDEIROS, H.F. & SAWAYA, R.J. 2003. Comparing species richness among assemblages using sample units: why not use extrapolation methods to standardize different sample sizes? *Oikos* 101(2):398-410.
- MENDES, R.S., EVANGELISTA, L.R., THOMAZ, S.M., AGOSTINHO, A.A. & GOMES, L.C. 2008. A unified index to measure ecological diversity and species rarity. *Ecography* 31(4):450-456.

O que ganhamos usando um índice de diversidade?

- NOVOTNÝ, N. & BASSET, Y. 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89(3):564-572.
- ORLÓCI, L., ANAND, M. & PILLAR, V.D. 2002. Biodiversity analysis: issues, concepts, techniques. *Community Ecol.* 3(2):217-236.
- OKSANEN, J., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, B., HENRY, M. & STEVENS, H. 2007. Vegan: Community Ecology Package. R package, version 1.8-8: <http://cran.r-project.org/>, <http://r-forge.r-project.org/projects/vegan/> (último acesso em 07/mar/2008).
- PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:285-307.
- PIELOU, E.C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley Interscience, New York.
- RANGEL, T.F.L.V.B., DINIZ-FILHO, J.A.F. & COLWELL, R.K. 2007. Species richness and evolutionary niche dynamics: a spatial pattern-oriented simulation experiment. *Am. Nat.* 170(4):602-616.
- RICOTTA, C. 2005. Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheor.* 53(1):29-38.
- RICOTTA, C., CHIARUCCI, A. & AVENA, G. 2004. Quantifying the effects of nutrient addition on community diversity of serpentine vegetation using parametric entropy of type a. *Acta Oecologica* 25(1-2):61-65.
- SIMBERLOFF, D. 1979. Rarefaction as a distribution-free method of expressing and estimating diversity. In *Ecological diversity in theory and practice* (edited by J.F. Grassle). International Co-operative Publishing House, Fairland. p.159-176.
- SMITH, B. & WILSON, J.B. 1996. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos* 76(1):70-82.
- SMITH, W. & GRASSLE, J.F. 1977. Sampling properties of a family of diversity measures. *Biometrics* 33:283-292.
- SOLOW, A. & POLASKY, S. 1994. Measuring biological diversity. *Environ. Ecol. Stat.* 1(2):95-107.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:353-391.
- TAYLOR, L.R., KEMPTON, R.A. & WOIWOD, I.P. 1976. Diversity statistics and the Log-Series model. *J. Anim. Ecol.* 45(1):255-272.
- TOKESHI, M. 1993. Species abundance patterns and community structure. *Adv. Ecol. Res.* 24:111-186.
- TOTI, D.S., COYLE, F.A. & MILLER, J.A. 2000. A structured inventory of Appalachian grass bald and heath bald spider assemblages and a test species richness estimator performance. *J. Arachnol.* 28(3):329-345.
- TÓTH, F. & KISS, J. 1999. Comparative analyses of epigeic spider assemblages in northern hungarian winter wheat fields and their adjacent margins. *J. Arachnol.* 27(1):241-248
- TÓTHMÉRÉSZ, B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *J. Veg. Sci.* 6(2):283-290.
- UGLAND, K.L. & GRAY, J.S. 1982. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. *Oikos* 39(2):171-178.
- WALTHER, B.A. & MORAND, S. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116(4):395-405.
- WASHINGTON, H.G. 1984. Diversity, biotic and similarity indices: A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Res.* 18(6):653-694.
- WILSEY, B.J., CHALCRAFT, D.R., BOWLES, C.M. & WILLIG, M.R. 2005. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. *Ecology* 86(5):1178-1184.
- WOLDA, H. 1983. Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. *Oecologia* 58(3):290-298.

Recebido em 07/03/08

Versão Reformulada recebida em 25/08/08

Publicado em 02/09/08