

## O PAPEL DOS CONSUMIDORES NA CONSERVAÇÃO E NO MANEJO DE CURSOS GENÉTICOS FLORESTAIS IN SITU

**KEITH S. BROWN, JR.**

UNICAMP, Depto. de Zoologia

Instituto de Biologia

13.081 - Campinas - SP

**ABSTRACT** - The conservation of forest genetic resources requires consideration of all the genetic, physiological and ecological processes which lead to diversity and help to maintain it. In the case of tropical forest trees, this includes protection of their supposed "enemies", competitors and primary consumers (especially the great diversity of insects) which continually select and diversify these resources. Action in situ on a very large genetic variation, not necessarily expressed, these agents, be they competitions, parasites, predators or mutualists (and often playing more than one of these roles, but tending towards the last in evolutionary time), help to maintain and condition it in the most correct and efficient manner, even though poorly concordant with the quick-profit economy of the industrial society. The structure of the diversified tropical forest system a multiplicity of semi-isolated and semi-equivalent component subsystems, conditioned by the chemistry of the plant resource base and representing the majority of the energy flow, weakly tied together by more generalist mobile links which are often maintained in unfavorable periods by keystone mutualists -permits a great multiplication of diversity in systems which are microheterogeneous in space and time, whose ideal preservation requires many large areas and the maintenance of secondary succession within or around conservation units. Local diversity in these systems seems to be clearly related to ecological processes observable in the present, not to historical processes; maximum values are encountered around the peripheries of supposed "paleoecological forest refuges", which are better described by high values for endemism of pure genetic stocks, in more reduced number. Thus conservation planning must be based on careful field surveys, focussed especially on the insect/plant interface where most diversity is concentrated.

**RESUMO** - A conservação dos recursos genéticos florestais exige uma consideração sobre todos os processos genéticos, fisiológicos e ecológicos que levam à diversidade e ajudam a mantê-la. No caso de árvores da floresta tropical, isto inclui uma proteção a seus supostos "inimigos", os competidores e os consumidores primários (especialmente a grande diversidade de insetos) que continuamente selecionam e diversificam esses recursos. Trabalhando in situ sobre uma variedade genética muito grande e freqüentemente nem expressa, estes agentes - sejam competidores, parasitas, predadores ou mutualistas (freqüentemente exercendo mais de uma dessas funções, mas tendendo para a última no tempo evolutivo), ajudam a manter e condicioná-la da maneira mais eficiente e correta, mesmo se pouco adaptável à economia imediatista da sociedade industrial. A estrutura do sistema diversificado de floresta tropical - multiplicidade de subsistemas componentes, semi-isolados e semi-equivalentes, condicionados pela química de recursos-base vegetais e representando a maioria do fluxo energético, fracamente ligado por elos móveis

generalistas, os quais por sua vez são mantidos em períodos desfavoráveis por mutualistas-chave - permite uma grande multiplicação da diversidade em sistemas microheterogêneos no espaço e tempo, cuja preservação integral requer não só áreas extensas e numerosas, mas também a manutenção da sucessão secundária dentro ou ao redor das unidades de conservação. A diversidade local nestes sistemas parece nitidamente relacionada a processos ecológicos observáveis no presente e não a processos históricos; tende a ser encontrada em valores máximos nas periferias de supostos "refúgios paleoecológicos de floresta", os quais correspondem melhor a valores de endemismo de estoques "puros" em número mais reduzido. Assim a conservação deve ser baseada em cuidadosos levantamentos no campo, que focalizam especialmente a interface inseto/planta onde se concentra a maior parte da diversidade.

## CONSERVAÇÃO DE DIVERSIDADE GENÉTICA

A conservação da natureza é hoje definida em termos de patrimônios genéticos e não apenas de espécies salientes (FRANKEL & SOULÉ, 1982; SOULÉ, 1986). Idealmente, envolve a preservação *in situ* (em regime de economia natural, sustentável e otimizada em baixo nível de rendimento) de amostras adequadas de todos os ecossistemas da Terra, inclusive a variação genética dentro de cada população, as interações entre espécies e a dinâmica dos sistemas ao longo de tempo e espaço. Assim, a conservação implica na manutenção de todos os produtos e de todo o potencial da evolução orgânica (mudança da frequência de genes nas populações). Essa manutenção é fundamentalmente incompatível com a crescente pressão antrópica sobre a biosfera, buscando explorar e canalizar seus recursos para o benefício de uma só espécie animal, em regime de alta produtividade e degradação. De fato, cada vez que uma pessoa pisar no solo de uma floresta, está se extinguindo alguns genes na microbiota desse solo com suas esperanças de continuidade, reduzindo a capacidade biossintética da comunidade e a variação morfológica do local. Qual deve ser nosso objetivo prático e viável, face ao ideal impossível de conservação genética global?

Na conservação e manejo de recursos genéticos das florestas neotropicais, onde um clima pouco severo permite a contínua reprodução da maioria das populações e a constante e exuberante experimentação com novas maneiras de se adaptar ao ambiente físico e (especialmente) biótico, devem ser considerados e conservados todos os processos genéticos, fisiológicos ou ecológicos que levam à diversidade genética, e ajudam a mantê-la. Outros trabalhos neste simpósio estão elaborando bases para a manutenção dos processos genéticos e fisiológicos, bem como os processos evolutivos e ecológicos mais ligados ao ambiente físico e à reprodução vegetal (polinização e dispersão). Este trabalho dará atenção às interações ecológicas entre recursos genéticos e os animais consumidores, não necessariamente ligados à alimentação e à reprodução das plantas, mas à sua terceira necessidade fundamental, a de sobreviver e se manter vigoroso até o estado reprodutivo. Este pode vir a ser muito demorado em espécies de floresta, tanto Bambusaceae e diversos pinófitos quanto a "madeiras de lei" ou produtoras de outros recursos, típicas de florestas equatoriais heterogêneas, pluviais, de alta área basal e importância econômica. Tenciona-se aqui demonstrar que a qualidade e quantidade, bem como a potencialidade evolutiva desses recursos genéticos florestais, dependem da manutenção das suas interações com seus supostos "inimigos" animais, desde os competidores pelos recursos no solo, os predadores de sementes e botões florais até os fitófagos nas suas partes vegetativas, os decompositores

dos seus tecidos mortos, os formadores de galhas, os inquilinos, e os mutualistas. Todos esses condicionam o fluxo de energia pela planta e assim selecionam sua variação genética e aptidão.

Será considerada como fundamental a conservação dos patrimônios genéticos diversificados, endêmicos ou variáveis, junto com suas interações, dentro dos seus sistemas naturais, manejados dentro de princípios da economia conservadora de matéria e energia que é a natureza. Esta incorpora elementos de complexidade, imprevisibilidade, redundância, e níveis baixos de exploração sustentável, coevoluídos, combinados, equilibrados e otimizados durante longas épocas de seleção severa. O manejo só pode acomodar o homem com sua economia predatória, se ele aceitar estes princípios, não insistindo em uma concentração de energia para produtividade em apenas certos setores ou alta taxa de rentabilidade imediatista, redução de diversidade específica ("andesamento"), eliminação de supostos "inimigos" que de fato ajudam a manter os recursos genéticos saudáveis, ou seleção artificial por semente seletiva. Tais práticas rompem a economia e a seleção naturais e impedem sua ação correta e eficiente sobre os patrimônios genéticos conservados.

### **AS FONTES DE DIVERSIDADE GENÉTICA NAS ARVORES**

As fontes estocásticas importantes para a diversidade genética em qualquer população incluem a mutação, recombinação, inversão, epistasia e modificação (e a reversão das mesmas), pleiotropia, poliploidia e aneuploidia, hibridização e incorporação de novos fragmentos de DNA exógenos, e a reprodução sexuada. Estas podem produzir tanto variações pequenas e pouco diferenciadas em aptidão, como "monstros esperançosos" que eventualmente ocupam novas zonas adaptativas e, se estabilizados e permitidos a irradiar e se reproduzirem, podem dar luz até a gêneros e famílias morfologicamente distintos de seus antecedentes (TEMPLETON, 1981). Pelo pêndulo de pensamento filosófico, antigos modelos que drasticamente subestimaram a variação e o potencial evolutivo de cada genoma, deram lugar a uma visão moderna que permitiria grandes blocos do DNA em cada genoma persistir durante gerações sem qualquer expressão fenotípica selecionável pelo ambiente.

Isto é importante e feliz, pois a seleção natural tende a ser fortemente determinista, deixando proliferar apenas aquelas raras variações que, daquele momento de tempo e espaço em diante, podem superar nitidamente seus "tipos selvagens" em comerem, não serem comidos e se reproduzirem através de diversas gerações. Especialmente em plantas grandes e de apreciável longevidade, que levam muito tempo para chegar à idade reprodutiva, exocruzadas e sujeitas a dispersão passiva, há uma seleção forte a favor da manutenção, até na mesma geração e irmandade, de uma faixa adequada de variação para poderem enfrentar (como população ou indivíduo) diversos e imprevisíveis ambientes de germinação, crescimento, floração, polinização, frutificação e dispersão (TERBORGH, 1986). Assim os mecanismos intrínsecos de produção e manutenção da diversidade genética, especialmente a tolerância à introgressão e a estabilização dos seus produtos, são especialmente importantes em genomas de plantas florestais. A manutenção dessa variabilidade, qualquer componente do qual poderá vir a ser de utilidade inestimável em um tempo futuro (especialmente em ambientes continuamente modificados pelo homem), requer uma atenção e proteção muito especiais aos agentes animais que são responsáveis pela seleção disruptiva ou apostática, diversificadora ou estabilizadora, nesses genomas.

Quando ainda são considerados os padrões de desenvolvimento, regulação e mutação somática que fazem com que certos ramos de árvores sejam consistentemente mais sujeitos a um ou outro tipo de ataque ou seleção, mas cuja herdabilidade é muito debatida, é evidente que a tarefa de manutenção dos recursos genéticos é muito complicada. Entretanto, conservando-os in situ e protegendo a totalidade dos seus agentes seletivos, inclusive seus supostos "inimigos", ela se torna bem mais viável e econômica.

### **A SELEÇÃO E MANUTENÇÃO DA DIVERSIDADE GENÉTICA: PROCESSOS NATURAIS**

Os processos externos e ecológicos que mantêm a variação no genoma (RICKLEFS, 1973; DAWKINS, 1982) incluem os ambientes variáveis (especialmente os imprevisíveis com sinais erráticos e fortes pressões bióticas, como existem nos trópicos, variando bastante a longo dos ciclos fenológicos da vida de uma árvore); a seleção apostática (favorecendo fenótipos mais raros, típica da ação de animais móveis com seqüências e imagens de procura dos recursos); a seleção disruptiva que opera na base de dois ou mais picos adaptativos, subequivalentes, dentro de espaço fenotípico alcançável pelo genoma; a introgressão e o fluxo gênico, inevitáveis, contínuos e intensivos em organismos de reprodução externa; a heterogamia, por heterostilia ou dicogamia aliada a dioécia; e as dicotomias de seleção global, como discutidas por MACARTHUR (1972) ou PIANKA (1983). Estes mecanismos são ligados a processos naturais interativos envolvendo animais no sistema onde cresce a planta, o qual foi escolhido ao acaso ou pelo dispersor e não por ela. A seleção exercida por estes animais é parte fundamental na variação no genoma da população vegetal, através de processos complicados de coadaptação que são muito evidentes em sistemas florestais tropicais. Vamos examinar alguns destes processos interativos e seus agentes (Tabela 1) com pormenores mecanísticos:

A competição prejudica todos os envolvidos e geralmente levam todos, menos um à eliminação ou à evolução para diminuí-la. Todos os outros processos atuam para tornar a competição menos importante, em cada momento de tempo e espaço. Por isso a competição é um forte estímulo à diversificação genética. Quanto maior o número de genótipos competindo, e quanto mais limitante o recurso compartilhado, tanto mais efetiva é a seleção diversificadora sobre os competidores. Evidentemente, a manutenção dos competidores dos recursos florestais, sejam outras plantas (o mais freqüente) ou animais (como os que consomem ou fazem emigrar os nutrientes do solo e da serapilheira) é muito importante para a conservação da diversidade genética das plantas da floresta, se talvez não a produtividade que é de menor importância em conservação equilibrada in situ.

O parasitismo é tipicamente um processo que beneficia um dos envolvidos e prejudica o outro - ou será que é assim mesmo? Um processo deste tipo deve ser altamente instável em tempo evolutivo, se talvez não seja tão efêmero quanto a competição. Qualquer adaptação no lado prejudicado que o defenda melhor do parasita, deve ser rapidamente selecionada, levando eventualmente a um escape definitivo da pressão do agente prejudicial. Este, entretanto, deve ser selecionado para adquirir maneiras de garantir a estabilidade da interrelação, através da manutenção da aptidão do indivíduo parasitado, ou da redução do seu impacto sobre ele. Empiricamente, em sistemas maduros como florestas tropicais, há uma notável abundância de casos de "parasitismo" conjugado com mutualismo (ODUM, 1985), como fitófagos que polinizam suas plantas hospedeiras - ou, olhando pelo lado destas, plantas que mantêm próximas, populações de polinizadores eficientes e

específicos, com ofertas de energia foliar que ajudam o crescimento e longevidade destes. Outros casos tendem a um mutualismo mais evidente, como o "parasita" que é mais atraído a plantas velhas, doentes ou fracas, assim ajudando a podar a população e canalizar os recursos para os membros sadios "resistentes". O número de casos constatados dessas tendências tende a crescer a cada ano, deixando transparecer a instabilidade da relação parasitária e a fragilidade da teoria clássica de co-evolução através de uma "corrida armamentista". Evidentemente, esta pode existir, pois o tempo de geração dos parasitas é de uma a três ordens de grandeza menor que o das árvores hospedeiras, permitindo contínua e rápida contra-adaptação e re-estabilização da relação; mas isto não diminui os argumentos favoráveis à instabilidade inerente da relação assimétrica de parasitismo. Fica enfatizada, em qualquer caso, a importância em qualquer programa de manejo dirigido à manutenção da diversidade e capacidade evolutiva de recursos florestais in situ, de preservar integralmente os seus "parasitas", responsáveis por boa parte desta diversidade genética.

A predação (destruição total de sementes, plântulas ou potencial reprodutivo da planta) obedece às mesmas considerações apresentadas para o parasitismo, mas é mais sujeita a grandes assimetrias na própria seleção sobre os dois lados envolvidos. A presa é fortemente selecionada para qualquer adaptação que permita o escape imediato do predador, mas este, geralmente generalista, é fracamente selecionado para adaptações que melhoram a eficiência daquela predação específica, pois pode optar por outra presa, passar um pouco de fome, ou readaptar-se ligeiramente para usar o mesmo recursos de outra maneira. Isto se chama o "Princípio Vida/Jantar" (DAWKINS, 1982), pelo qual, por exemplo a raposa, investindo atrás de um coelho, está correndo apenas pelo seu jantar, enquanto o coelho corre pela sua vida e a dos seus descendentes. Muitas raposas que perderam essa corrida, foram capazes de se reproduzir mas o mesmo não pode ser afirmado em relação aos coelhos perdedores. Assim, há forte tendência para o predador ser mais generalista que o parasita, que não destrói seu hospedeiro mas depende dele para alimentação contínua - e que pode se dar ao luxo de se manter especializado especialmente se acrescentar elementos mutualísticos à relação. A forte seleção diversificadora dos predadores de plantas, especialmente nas defesas químicas de sementes, plântulas e botões de flores, é fundamental à criação e manutenção de variação genética dessas - freqüentemente usadas pelo homem no campo da medicina ou em outras aplicações finas.

A resultante destes processos nas florestas tropicais - a competição tendendo a desaparecer, os outros tendendo a evoluir para mutualismos, e todos pondo forte pressão para aumentar o potencial evolutivo e a diversificação nos genomas das plantas - é uma exuberância quase imensurável de adaptações genéticas afinadas, complicadas, especializadas, crípticas, e úteis nas árvores das florestas. Os naturalistas chamavam este fenômeno de "pressão biótica intensa" entre as plantas e os animais pequenos e grandes que viviam as custas, mas também garantindo sua reprodução, fluxo gênico e dispersão. Ninguém ousa afirmar que os instrumentos nesta grande orquestra tocam uns contra os outros, ou se cada um complementa e enriquece os efeitos dos outros, mas hoje muitos concordam que a sinfonia seria menos apreciável e certamente mais simples se qualquer um dos instrumentos deixasse de tocar. Um programa de manejo de recursos florestais que envolvesse uma luta (geralmente inefetiva e cara) contra os supostos "inimigos" animais dos recursos levaria inevitavelmente à simplificação genética destes, dando um tiro certeiro pela culatra, contra o desejo de manter sua variação e potencial evolutivo.

## DIVERSIDADE GENÉTICA E A ESTRUTURA DE SISTEMAS DE FLORESTA TROPICAL

Modelos analíticos (MAY, 1973) mostram que a relação entre diversidade e estabilidade em ecossistemas é positiva para níveis baixos de espécies, tornando-se negativa para números maiores, acima de um valor ótimo não muito elevado de espécies. Como se podem harmonizar estes modelos com a legendaria diversidade específica em sistemas de floresta tropical, e com sua conservação?

Segundo GILBERT (1980) e FOSTER (1980), essa diversidade está organizada de uma maneira bastante fragmentada no espaço e no tempo, promovida pela alta heterogeneidade do ambiente físico (microclima, solos, topografia), biótico (com realimentação positiva, mais espécies produzindo mais microambientes variáveis e mais nichos disponíveis para ainda mais espécies), fisiológico (variação na química do metabolismo secundário), e especialmente sucessional (pela frequência de perturbações brandas e imprevisíveis) nestes sistemas. Experimentos como os de LEVIN e PAINE (1974) e CONNELL (1978) (resumidos em FOX, 1979) já haviam sugerido que a diversidade de sistemas é maior sob regimes de leve perturbação, de que quando protegidos de qualquer perturbação ou sujeitos a perturbações fortes. A importância de mutualismos em sistemas tropicais já havia sido apontada por GILBERT (1975, 1977), e observações empíricas em interfaces inseto/planta nas florestas neotropicais mostraram uma alta correlação entre diversidade específica e instabilidade ou heterogeneidade ambiental (BROWN, 1978, 1979, 1982), sendo muito mais baixa a correlação com ambiente favorável ou com continuidade paleoecológica ("refúgios").

Integrando estes conceitos com dados empíricos e experimentais, GILBERT (1980) sugeriu uma estrutura para sistemas de floresta tropical, fragmentadas espacial, temporal e energeticamente em "subsistemas componentes" (sensu ROOT, 1967) condicionados por relações especializadas, frequentemente com altos níveis de coadaptação ("coevolução" no sentido mais difuso) na interface fitófago/planta. Estes subsistemas, determinados em parte pela variação na natureza química das plantas e as adaptações especializadas de tolerância química dos fitófagos, reforçados em muitos casos por mutualismos, contêm números limitados de espécies em interação, abaixo dos ótimos previstos pelos modelos do May. Os subsistemas representam canais preferenciais de forte fluxo energético dentro do sistema global, os quais são interligados por fluxos mais fracos (mas necessários para a integração do sistema total), feitos por generalistas - principalmente polinizadores e dispersores de sementes que ele chama de "ligações móveis". Essas ligações, muito importantes para a estrutura do sistema global, são sustentadas em épocas de baixo nível de recursos por umas poucas plantas que Gilbert batiza de "mutualistas-chave". Um exemplo típico desta categoria seria **Heliconia** (Musaceae), cujas flores sustentam durante épocas desfavoráveis os beija-flores polinizadores do gênero **Phaethornis**, que são elos móveis ligando muitos subsistemas nas florestas tropicais (STILES, 1975). A estrutura total do sistema poderia ser resumida em duas dimensões com o diagrama do GILBERT (1980) reproduzido e traduzido na Figura 1, ou em uma só dimensão, assim: [Substâncias químicas restritas a certos taxa vegetais → consumidas por poucos fitófagos especialistas coadaptados para tolerar e reconhecer este recurso e as substâncias → predados e parasitados por poucos organismos, em parte também coadaptados e especializados] X n → ligados entre si por "elos móveis"

generalistas que recebem energia de diversos subsistemas - predadores, polinizadores, dispersores e outros → sustentados em épocas desfavoráveis por "mutualistas-chave".

Gilbert também ressalta a grande importância, nestes sistemas de floresta tropical, das formigas que existem em todos os níveis tróficos (inclusive e especialmente como mutualistas, predadores e decompositores), e exercem uma infinidade de funções necessárias à estruturação, integração e estabilidade dos sistemas, até representando boa parte da biomassa animal deles (FITTKAU & KLINGE, 1973). GILBERT (1980) também aborda a complicada questão de conservação da diversidade genética e interações em sistemas tão delicados, cujos subsistemas podem ser integralmente regulados por elementos tão pequenos que nunca seriam registrados em qualquer levantamento do sistema (como algumas partes do "mosaico de formigas" ou outros decompositores, microorganismos patogênicos ou recicladores, ou **Trichogramma**, vespas minúsculas que parasitam ovos de insetos fitófagos; veja GILBERT, 1977). A integridade do sistema pode depender de certas espécies-chave desconhecidas que funcionam apenas em ocasiões de excepcional "stress", sendo imperceptíveis em outras épocas. Ele dá ênfase à manutenção de heterogeneidade nos sistemas através de contínua perturbação, permitindo aberturas de novos nichos e presença de muitas espécies de sucessão secundária. Estas são importantes não apenas na manutenção de diversidade global, mas também como recursos alternativos ou até chaves para ligações móveis consideradas típicas de floresta primitiva, tais como as abelhas de orquídeas (Euglossinae, Figura 1-A) cujos machos polinizam especificamente diversas orquídeas da floresta primária, mas cujas fêmeas preferem **Solanum** e outras plantas de sucessão secundária. Gilbert chega a recomendar que uma parte importante do manejo de sistemas florestais tropicais seja o encorajamento de agricultura itinerante em "zonas tampão" ao redor das unidades de conservação, garantindo a presença dos sistemas sucessionários ao lado dos primários.

Todas as minhas observações sobre diversidade, heterogeneidade e utilização de recursos nas florestas neotropicais, ao longo de 23 anos com mais de 25.000 horas de caminhar nestes sistemas observando interações entre plantas medicinais e seus fitófagos, confirmam amplamente a visão do GILBERT (1980) sobre sua estrutura, dinâmica e diversidade. As perspectivas de conservação e manejo de sistemas tão complicados e delicadamente interligados e equilibrados, após qualquer intervenção pela sociedade industrial, são muito pessimistas, como indicado nas primeiras linhas deste trabalho. Mas certamente há maior possibilidade se os patrimônios genéticos, representados pela diversidade de espécies e suas interações, possam ser mantidos de forma intocável in situ, respeitando todas as populações presentes, tanto em áreas grandes (mais de 1000 km<sup>2</sup>) quanto pequenas, em número grande (devem ocupar pelo menos 10% da área de qualquer região, e representar várias réplicas de todos seus ecossistemas), protegidas permanentemente de intervenções, utilizações indevidas, e em boa parte de qualquer presença humana. É um ideal difícil, já impossível na maioria da Mata Atlântica Brasileira, mas ainda alcançável para a maioria das florestas Amazônicas - por mais algum tempo.

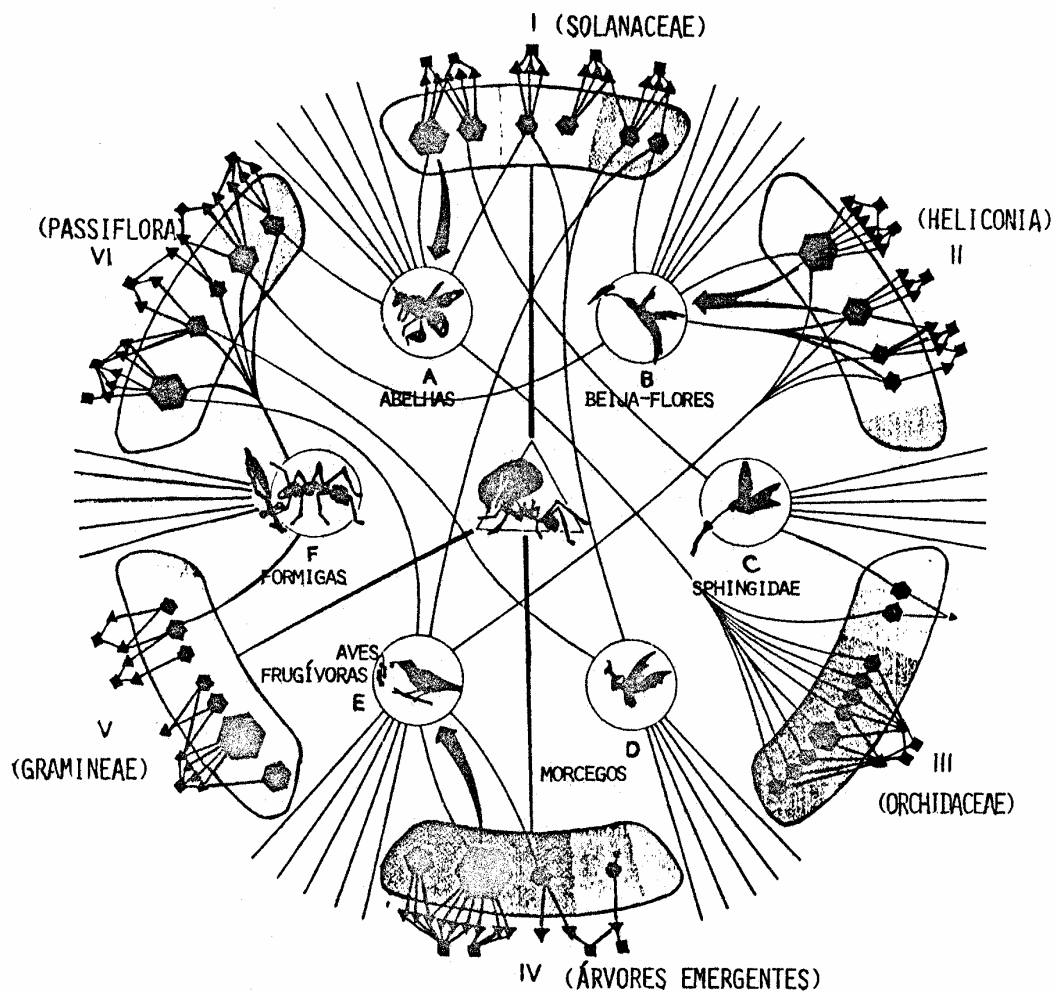


Figura 1. A organização da diversidade nos sistemas de floresta tropical, na concepção do Gilbert (1981, reproduzido deste trabalho). Espécies de plantas são representadas por hexágonos negros (com tamanho proporcional à abundância) e organizadas em seis grupos, quimicamente distintos (subsistemas componentes). Cada grupo ocorre em habitats diferentes (hachura de diferentes intensidades), dentro da floresta (dossel, subosque, clareiras, sucessão). Fitófagos especializados e seus parasitóides especializados são indicados por pequenos triângulos ou quadrados, respectivamente, ligados com seus hospedeiros e habitats. No centro há um fitófago generalista (*Atta*). Elos móveis de ligação entre os subsistemas estão dentro dos círculos A-F; são ligados a outros subsistemas também. Plantas que servem de mutualistas-chave em épocas desfavoráveis são indicadas para os elos B (*Heliconia* para *Phaethornis*), E (árvores do dossel para pássaros frugívoros, dispersores de sementes), e A (Solanaceae de sucessão secundária para fêmeas de Euglossinae, cujos machos dependem de orquídeas da floresta). Notar que a integridade e a diversidade do sistema todo dependem da presença de muitos habitats diferentes, inclusive sucessionários, dentro da floresta.

## FATORES HISTÓRICOS NA DIVERSIFICAÇÃO EM TEMPO E ESPAÇO

Durante longo tempo, acreditou-se que a legendaria diversidade em sistemas de floresta tropical era devida à sua estabilidade ao longo de épocas geológicas (RICKLEFS, 1973; PIANKA, 1983). Quando estudos geológicos e palinológicos indicaram que essa estabilidade podia ter sido muito comprometida durante as flutuações climáticas do Pleistoceno, os adeptos do modelo de estabilidade se refugiaram naqueles setores da floresta que mantiveram sua integridade apesar da desintegração geral da paisagem, associando diversidade a tais "refúgios paleoecológicos de floresta" e afirmando que estes seriam reconhecíveis hoje pelo maior número de espécies presentes (veja por exemplo GENTRY, 1982).

Como mencionado acima, a diversidade local de insetos fitófagos em florestas neotropicais mostra de fato uma alta correlação com instabilidade e heterogeneidade ambientais, revelando-se como um fenômeno nitidamente relacionado com parâmetros ecológicos em vez de históricos (BROWN, 1978, 1979, 1982). Se os "refúgios paleoecológicos de floresta" forem localizados em termos probabilísticos, por uma soma de dados geocientíficos (geomorfologia, paleoclima, solos, estrutura da vegetação favoráveis à estabilidade, baseados em observações de áreas de clima desfavorável hoje, como no Planalto Central Brasileiro), os pontos de maior diversidade específica aparecem principalmente nas suas periferias, em regiões de alta microheterogeneidade ambiental - o que está em harmonia com a visão de estrutura de florestas tropicais discutida acima. A maior diversidade genética aparece nestas áreas também, especialmente onde há mistura e hibridização de populações de diferentes ambientes ou centros de endemismo. Estes centros mostram uma alta correlação com os "refúgios paleoecológicos" indicados pela análise geocientífica, mas de modo geral são áreas de reduzida heterogeneidade ambiental, diversidade específica ou (por definição) diversidade genética.

Mesmo assim, não há dúvida que o ambiente tropical permite uma alta taxa de evolução, diversificação e especiação (devido à reprodução rápida e contínua e à seleção natural intensiva), e por isso deve fazer uma contribuição substancial à diversidade. Parece que as regiões de maior heterogeneidade no ambiente permitem uma acomodação de uma parte maior desta diversidade potencial. Isto também pode reduzir a taxa de extinção de espécies, apoiado pelo fato de muitas espécies consideradas "primitivas" morfologicamente se encontrarem unicamente em pequenas populações locais nestas regiões heterogêneas (BROWN, 1978, 1979).

Assim, uma estratégia de conservação voltada a "refúgios" ou centros de endemismo (com razoável correlação entre si) poderia perder boa parte da diversidade específica e genética, mais típica das periferias ou interespacos dos mesmos. Se se tentar identificar e preservar apenas "centros de diversidade", o trabalho será muito grande, pois estes são espalhados e atomizados de acordo com a complexidade de topografia, microclima, solos e vegetação, bem como eventos históricos de ação local e regional (reestruturação do sistema por fogo, deslizamentos, inundações e também por cataclismas paleoecológicos). De fato, há dúvidas sobre a existência de diversidade em "centros" coerentes, parecendo mais um fenômeno bastante transitório no tempo e no espaço, nos ambientes tropicais.

Todas essas considerações levam a uma recomendação dentro de áreas suficientemente grandes para incluir várias réplicas de todos os sistemas, abarcar tanto áreas de alto endemismo como de alta mistura genética e as interfaces entre esses, onde se

acumulam as espécies mais raras e primitivas, e absorver e aproveitar os diversos tipos de perturbação ambiental para manter d heterogeneidade e sucessão junto com sistemas mais estáveis e homogêneos. De preferência, essas áreas devem ser baseadas em levantamentos de campo, não em teorias peleoecológicas, e dar atenção especial à análise da interface inseto-planta, onde existe a maioria da diversidade de sistemas da floresta tropical.

### **AGRADECIMENTOS**

Estou especialmente agradecido a Woodruff Benson por me estimular a pensar sobre processos de ecologia evolutiva ao longo de muitos anos de colaboração; a Larry Gilbert por informações, idéias, separatas e discussões sobre estrutura e dinâmica de sistemas de florestas tropicais; a Joseph Connell e John Fox pelas discussões sobre diversidade; a Paulo Vanzolini e Aziz Ab'Saber pela orientação firme sobre interpretações paleoecológicas; a Carlos Eduardo G. Pinheiro pela introdução aos trabalhos de Richard Dawkins; aos muitos outros alunos do Curso de Pós-Graduação em Ecologia da UNICAMP pelo contínuo desafio e aprimoramento do meu pensamento ecológico; a Thomas Lovejoy pelas oportunidades de trabalhar em prol de conservação; a Arício X. Linares pela revisão deste texto; e a Paulo Kageyama pelo convite de apresentar e publicar esta pequena contribuição, que esperançosamente será de alguma utilidade dentro da área científica que ele tão bem domina e aplica.

**Tabela 1 - Classificação das ações de diversos grupos de animais terrestres, consumidores primários, sobre os recursos genéticos florestais conservados in situ\*.**

Parte afetada da planta	Raíz	Casca	Lenha viva	Lenha morta	Galho	Folha nova	Folha velha	Botão	Flor	Fruto	Sementes
<b>Grupo animal</b>											
NEMATODA	fghil+										
MOLUSCA	fgim+0				fgim+0	fgim+0	fgim+0	fhj+0	fhj+0	fhj+0	
ISOPODA	fhi+0	fhi+0									
ACARI						dghilm±	dghilm±			dej±	
INFOSECTA: Orthoptera											
Acridoidea					efi 0	efi 0	efi 0	efj 0	efj 0		
Tettigonoidea		ghi+	ghi+		ghi+	ghi+	ghi+	ghj+	ghj+		
Phasmatoidea		i+			efi 0	efi 0	efi 0				
Dictyoptera	ef 0			ef 0							
Thysanoptera					ghimn+	ghimn+	ghimn+	ghj+	aghj±	ghj+	
Homoptera: Sternorrhyncha Auchenorrhyncha	ghiklmn+ ghikn+	ghimn+ ghin+	ghimn+ ghin+		ghimn+ ghimn+	ghilmn+ ghimn+	ghilmn+ ghimn+	ghjm+ ghjm+	ghjm+ ghjm+	ghjm+ ghjm+	ghjm+
Hemiptera: Geocorizae					ghimn+	ghimn+	ghimn+	ghj+	ghj+	ghj+	ghj+
Diptera: larvas adultos	k+				lk+	lk+	lk+	ghj+	ghj+	ghj+	ghj+
Coleoptera	ghikmn+	ghimn+	ghikmn+	ghikmn+	ghiln+	ghiklmn+	fghiklmn +	ghj+	aghj±	ghj	bghj±
Lepidoptera: larvas adultos			ghikm+	ghk+	ghi+	dghik+	dghik+	ghj+	aghj±aeh-	dbj±bh 0	dj±
Hymenoptera: Formicidae			k 0	k 0	k+	cfhi±	cfhi±	cfhi±	acfhj±	cfhj±	bcfhj±
Vespidae, Apidae					efikl 0	cefikl 0	cefikl±	c-	ac-	cghj±	
Vertebrata: Aves						gi+			a-	bfj+	bfj+
RODENTIA		fhi+	fhi+	fhi+	fhi+	fhi+	fhi+	fhi+	fhi+	bfj±	bfj±
CHIROPTERA									a-	bfj+	bfj+
EDENTATA						ghi+	ghi+				
UNGULATA					ghi+	ghi+	ghi+				
PRIMATA					efi 0	efi 0	efi 0	efj 0	efj 0	bfj 0	bfj 0

\* Efeitos globais sobre a diversidade genética:

+ = Pressão seletiva para diversificação

0 = Poucos efeitos sobre a variação

- = Seleção estabilizadora, reduzindo a variação genética por mutualismo

± = combinação de efeitos de aumentar e reduzir a variação genética

Tipos de ações sobre os diferentes tecidos vegetais e seus efeitos na variação:

a = Polinizador de flores (geralmente -)

b = Dispersor de frutos ou sementes (geralmente -)

c = Defensor dos tecidos vegetais, geralmente residente na planta (-)

d = Poda a planta, preferindo partes, indivíduos ou genótipos mais fracos ou doentes (-)

e = Tende a ser generalista, usando muitos recursos vegetais com pouca discriminação (-)

f = Ataca fortemente mas de maneira errática, sem muita discriminação de genótipos (0)

g = Ataca criteriosamente e continuamente, preferindo certos genótipos sobre outros (+)

h = Tende a ser especialista, usando só uma espécie ou genótipo de planta (+)

i = Parasita que destrói tecidos vegetais sem eliminar a planta toda (+)

j = Predador que destrói tecidos reprodutivos, sementes ou plantas inteiras (+)

k = Broca que abre minas dentro de raízes, caules ou folhas

l = Formador de galhos ou nódulos que estimula a produção de novos tecidos especializados (+)

m = Enfraquece a planta, permitindo ataque por outros organismos (+)

n = Transmite doenças virais, bacterianas ou micóticas à planta (+)

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BROWN JR., K. S. Heterogeneidade: fator fundamental na teoria e prática de conservação de ambientes tropicais. **ENCONTRO NACIONAL SOBRE A CONSERVAÇÃO DA FAUNA E RECURSOS FAUNÍSTICOS**, Brasília, 1977. Anais. Brasília, IBDF. 1978, p.175-83.

BROWN JR. K. S. **Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais**. Campinas, UNICAMP, 1979. 296p.

BROWN JR., K. S. Historical and ecological factors in the biogeography of apsematic Neotropical butterflies. **American zoologist**, Thousand Oaks, 22: 453-71, 1982.

CONNEL, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, Washington, 199: 1302-10, 1978.

DAWKINS, R. **The extended phenotype**. San Francisco, Freeman, 1982. 316p.

FITTKAU, E. J. & KLINGE, H. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rainforest ecosystem. **Biotropica**, St. Louis, 5: 2-14, 1973.

FOSTER, R. B. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. In: SOULÉ, M. E. & WILCOX, B.A. **Conservation biology**. Sunderland, Sinauer, 1980. p.77-92.

- FOX, J. F. Intermediate-disturbance hypothesis. **Science**, Washington, 204: 1344-5, 1979.
- FRANKEL, O. H. & SOULÉ, M. E. **Conservation and evolution**. Cambridge, Cambridge University Press, 1981. 327p.
- GENTRY, A.H. Phytogeographic patterns and evidence for a Choco refuge. In: PRANCE, G.T. **Biological diversification in the tropics**. New York, Columbia University Press, 1982. p.112-36.
- GILBERT, L. E. Ecological consequences of a coevolved mutualismo between butterflies and plants. In: GILBERT, L.E. & RAVEN, P.H. **Coevolution of animals and plants**. Austin, University of Texas Press, 1975, p. 208-40.
- GILBERT, L.E. The role of insect-plant coevolution in the organization of ecosystems. In: LABYRIE, V. **Comportement des insectes et milieu trophique**. Paris, CNRS, 1977. p.399-413.
- GILBERT, L. E. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In: SOULÉ, M.E. & WILCOX, B.A. **Conservation biology**, Sunderland, Sinauer, 1980.p.11-33.
- LEVIN, S.A. & PAINE, R.T. Disturbance, patch formation and community structure. **Proceedings National Academy of Sciences**, Washington, 71 : 2744- 7, 1974.
- MACARTHUR, R.M. **Geographical ecology: patterns in the distribution of species**. New York, Harper & Row, 1972. 287p.
- MAY, R.M. **Stability and complexity in model ecosystems**. Princeton, Princeton University Press, 1973. 244p.
- ODUM, E.P. **Ecologia**. Rio de Janeiro, Interamericana, 1985. 445p.
- PIANKA, E.R. **Evolutionary ecology**. New York, Harper & Row, 1983. 428p.
- RICKLEFS, R.E. **Ecology**. Newton, Chiron Press, 1973. 871p.
- ROOT, R.B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. **Ecological monographs**, Durham, 37: 317-50, 1967.
- SOULÉ, M. E. **Conservation biology: the science of scarcity and diversity**. Sunderland, Sinauer, 1986. 597p.
- STOLES, F.G. Ecology flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican **Heliconia** species. **Ecology**, Durham, 56: 285-301, 1975.

TEMPLETON, A.R. Mechanisms of speciation - a population genetics approach. **Annual review of ecology and systematics**, 12: 32-48, 1981.

TERBORGH, J. Keystone plant resources in the tropical forest. In: SOULÉ, M.E. **Conservation biology: the science of scarcity and diversity**, Sunderland, Sinauer, 1986. p.330-44.

# **Um nome se faz com um bom papel e muita fibra.**

*A Cia. Suzano de Papel e Celulose é a maior fabricante integrada de celulose de fibra curta, papel e cartão do País, parte do 12.º grupo econômico privado nacional.*

*Sempre se dedicando à pesquisa, com a finalidade de desenvolver recursos naturais de origem nacional e visando a melhoria da qualidade de seus produtos, a Cia. Suzano foi a pioneira mundial a utilizar, em escala industrial, 100% de celulose de eucalipto na produção de papel.*

*Além da celulose, a Cia. Suzano produz uma grande variedade de papéis de alta qualidade para impressão e escrita, cartões para embalagens, papéis couché e industriais, exportando-os para mais de 40 países, em cinco continentes.*

*Hoje, o nome da Cia. Suzano é sinônimo da qualidade de seus produtos.*



**Cia. Suzano de Papel e Celulose**