
O uso de modelos em ecologia de paisagens

JEAN PAUL METZGER^{1*}
MARINA ANTONGIOVANNI DA FONSECA²
FRANCISCO JOSÉ BARBOSA DE OLIVEIRA FILHO³
ALEXANDRE CAMARGO MARTENSEN¹

¹ Universidade de São Paulo – USP, Instituto de Biociências, São Paulo, Brasil.

² Instituto Socioambiental – ISA, Amazonas, Brasil.

³ Instituto Brasileiro do Meio Ambiente – IBAMA, Direção de Proteção Ambiental, Coordenação de Zoneamento Ambiental, Distrito Federal, Brasil.

* e-mail: jpm@ib.usp.br

RESUMO

Por lidar com unidades complexas e muitas vezes espacialmente extensas, a Ecologia de Paisagens utiliza usualmente representações abstratas e simplificadas das paisagens reais, *i.e.* modelos. Este artigo faz uma análise de alguns destes modelos e apresenta três estudos de caso, onde diferentes modelos são utilizados para: i) entender os efeitos da fragmentação sobre comunidades biológicas; ii) simular a percepção da paisagem por espécies de aves; e iii) inferir sobre os riscos de extinção relacionados a um processo de desmatamento. A Ecologia de Paisagens utiliza muitos modelos desenvolvidos em outras disciplinas, e os adapta para o estudo das relações entre padrões espaciais e processos ecológicos. Todos estes modelos caracterizam-se por considerarem a heterogeneidade do espaço. O principal desafio é encontrar um equilíbrio entre a complexidade destes modelos, que tende a ser cada vez maior, e a capacidade deles permitirem generalizações, contribuindo assim para o fortalecimento de uma teoria em Ecologia de Paisagens.

ABSTRACT

Since Landscape Ecology works with complex and usually spatially large areas, it often makes use of theoretical and simplified representations of real landscapes, i.e. models. This article makes a set of analyses of some commonly used models, and presents three case studies where different models are utilized for: i) understanding the effects of fragmentation in the biological communities; ii) simulate landscape perception for bird species; and iii) make inferences about extinction risks related to deforestation processes. Landscape Ecology uses models that were developed in different disciplines, and adapt them to analyze the relation between the spatial patterns and the ecological processes. All these models present as a common feature different ways to represent spatial heterogeneity. The main challenge is to reach the fine balance between adding complexity to those models, which tends to be bigger and bigger, and their capacity to allow generalizations, thus contributing to the enforcement of a Landscape Ecology theory.

MODELOS E ECOLOGIA DE PAISAGENS

Ecologia de Paisagens

A paisagem pode ser definida como “um mosaico heterogêneo formado por unidades interativas, sendo esta heterogeneidade existente para pelo menos um fator, segundo um observador e numa determinada escala de observação” (Metzger, 2001). Numa visão antropocêntrica, a paisagem é vista como um conjunto de ecossistemas ou unidades de uso e cobertura do território, definidos por critérios fisionômicos, composicionais ou de utilidade para uso humano. Numa visão ecológica, a paisagem pode ser vista como um mosaico de diferentes tipos de habitats, submetidos a diferentes regimes de perturbação (naturais ou antrópicos), e de menor ou maior qualidade para uma determinada espécie. Fica claro que, dependendo do observador, as definições dos limites e dos constituintes da paisagem vão se modificar. Em particular, podemos esperar que espécies de menor ou maior capacidade de dispersão utilizem espaços mais ou menos restritos, respectivamente, ou então que a especificidade do habitat ou o requerimento por diferentes características abióticas modifique a definição das manchas.

Numa abordagem “ecológica”, a Ecologia de Paisagens vem sendo considerada como uma ecologia espacial, interessada em analisar a influência do arranjo espacial de suas unidades nos processos ecológicos (Turner, 1989). Muito frequentemente, a Ecologia de Paisagens tem sido considerada uma ecologia de macro-escalas, interessada nas interações de padrões e processos ecológicos em mosaicos de vários quilômetros quadrados (Forman, 1995). Contudo, em alguns casos, as perguntas da Ecologia de Paisagens podem ser desenvolvidas em espaços de apenas algumas dezenas de metros quadrados, na medida em que a heterogeneidade espacial é percebida nesta escala por alguns organismos, como a micro-fauna de musgos (Gonzales *et al.*, 1998) ou artrópodes em agroecossistemas (With *et al.*, 1999).

Como em outros ramos da ciência, a obtenção de dados em Ecologia de Paisagens pode ocorrer de diversas formas (Metzger, 2003a). A experimentação, por meio da manipulação da paisagem, e da comparação do estado do sistema antes e depois da intervenção, é sem dúvida umas das formas mais eficientes para se estabelecer relações causais (Debinski & Holt, 2000, McGarigal & Cushman, 2002). No entanto, são raras as ocasiões em que esse tipo de manipulação é possível e eticamente correto quando se trabalha com paisagens, em particular quando esta se estende por vários quilômetros quadrados (Tabela 1).

Para superar esta limitação, outras estratégias têm sido procuradas, como a comparação de processos ecológicos em paisagens que apresentam diferentes padrões espaciais. A principal vantagem destes “experimentos observacionais” (*sensu* McGarigal & Cushman, 2002) é que eles permitem considerar as paisagens em toda a sua complexidade, ganhando, assim, grande poder de generalização (Tabela 1). Por outro lado, esta vantagem é também uma desvantagem, na medida em que a complexidade dos fatores envolvidos nas relações entre padrões espaciais e processos ecológicos não permite categoricamente estabelecer relações causais simples, como geralmente se espera de um procedimento cartesiano de pesquisa. Diversos outros fatores, além do padrão espacial considerado na escolha das paisagens, podem interferir nas relações, em particular o histórico de perturbação e a heterogeneidade do micro-habitat, o que também torna quase impossível encontrar réplicas e controles verdadeiros para estudos comparativos (Tabela 1).

Um outro método utilizado para superar as limitações da manipulação de amplas paisagens são os experimentos em micro-paisagens. Por exemplo, o efeito de corredores na distribuição e abundância de animais associados a musgos foi estudado em áreas restritas de rochas recobertas por musgos (Gonzales *et al.*, 1998). Estas eram fragmentadas, raspando-se as rochas e

TABELA 1 – Comparação de alguns atributos de experimentação em escalas pontuais e globais (adaptado de Bissonette, 1997).

ATRIBUTOS	ESCALAS PONTUAIS	MACRO-ESCALAS (<i>e.g.</i> paisagem)
Manipulação experimental	possível	difícil
Réplicas e controles	possível	difícil
Rigor	alto	baixo
Testabilidade de hipóteses	alta	baixa
Problemas devido à falhas na amostragem	graves	menos graves
Generalizações	baixas	altas

mantendo-se “fragmentos de musgo” isolados, em alguns casos, ou unidos por corredores, em outros casos. Estes experimentos permitem um maior controle das variáveis, o uso de réplicas e controles verdadeiros, logo, um conhecimento mais preciso de relações causais. O grande problema deste tipo de experimentação é o “efeito de transmutação”, *i.e.*, a mudança nas propriedades em função da escala ou do nível hierárquico (Bissonette, 1997). Em outras palavras, não é possível assegurar que as respostas observadas para a fauna de musgos em relação à presença ou ausência de corredores possa ser aplicada para outros organismos que percebem a heterogeneidade (a paisagem) em outra escala espaço-temporal.

Outra alternativa seria o monitoramento de uma paisagem ao longo de um processo de perturbação, seja ele natural (*e.g.*, propagação de fogo, tornados, doenças) ou antrópico (*e.g.*, criação de estradas, canalizações de rios, grandes projetos madeireiros). Desta forma, a possibilidade de se fazer observações antes e depois destas alterações na estrutura da paisagem pode permitir inferir como estas estão alterando um determinado processo ecológico. Apesar da limitada possibilidade do pesquisador controlar este tipo de “experimento”, tanto as perturbações naturais como as grandes intervenções humanas na paisagem geram oportunidades singulares de experimentação em macro-escalas e deveriam ser utilizadas mais frequentemente pelos ecólogos.

O uso de modelos em Ecologia de Paisagens

De forma complementar às alternativas apresentadas acima, a modelagem vem se firmando como uma excelente aliada para a obtenção de conhecimento e geração de hipóteses em Ecologia de Paisagens. Numa revisão de trabalhos publicados na revista *Landscape Ecology*, foi possível observar que a porcentagem de artigos que utilizam modelos subiu de *ca.* 15%, entre 1987 e 1991, para *ca.* 25%, entre 1991 e 1995 (Hobbs, 1996), e para mais de 35% a partir de 2000 (Metzger, 2006). Questões populacionais, incluindo dinâmica de metapopulações, efeitos de fragmentação, importância de corredores e processos de dispersão ou invasão, estão entre os temas mais abordados com modelos em Ecologia de Paisagens (37% dos 101 trabalhos publicados entre 1994 e 1999 analisados por Turner *et al.*, 2001). Em seguida, aparecem temas ligados a efeitos de perturbação (17%), dinâmica de vegetação (15%) e fatores abióticos (11%).

Os modelos são idealizações ou caricaturas da realidade. Eles são utilizados nas mais diversas disciplinas

como um meio para formalizar, de modo simplificado, nosso entendimento sobre um determinado assunto e testar, empiricamente, a validade das premissas ou hipóteses utilizadas em sua construção. Em Ecologia de Paisagens, o principal objetivo é analisar as relações entre padrões espaciais e processos ecológicos. A partir do conhecimento adquirido empiricamente (por experimentação ou observação), modelos podem ser utilizados para formalizar estas relações, de acordo com algumas premissas, e simular, a partir de um padrão espacial conhecido, as alterações esperadas. Estas, por sua vez, podem ser consideradas hipóteses a serem testadas empiricamente, de forma a sabermos se nosso modelo está ou não adequadamente representando as relações entre padrões e processos (Figura 1). Ou seja, é da estreita relação entre a formalização de modelos e o teste empírico para sua validação que se espera uma sedimentação do conhecimento. A modelagem é assim totalmente complementar à experimentação e à observação na geração do conhecimento.

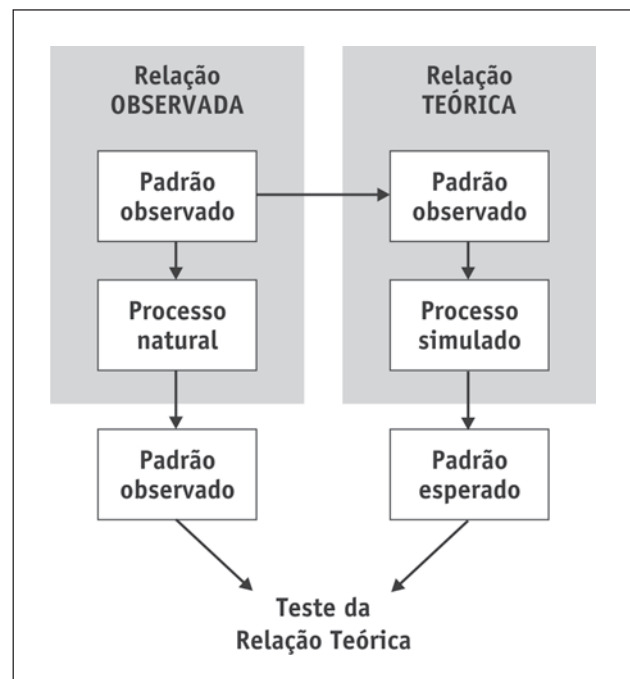


FIGURA 1 – O uso de modelos em Ecologia de Paisagens como instrumento para gerar hipóteses a serem testadas sobre a relação entre padrões espaciais e processos ecológicos.

Além de gerar hipóteses, os modelos, uma vez testados, permitem: i) comparar diferentes cenários de alteração da paisagem; ii) extrapolar os resultados de um caso particular para diferentes escalas espaciais ou temporais ou para condições diferentes das observadas

atualmente (por exemplo, para uma ampla gama de porcentagens de hábitat na paisagem; diferentes configurações espaciais; diferentes condições climáticas); e iii) testar a importância relativa de cada parâmetro (em modelos, é possível controlar as variáveis) ou a sensibilidade do modelo a um determinado parâmetro (dando assim indicações de que parâmetros devem ser observados ou monitorados no campo). Em termos práticos, bons modelos podem ser valiosos instrumentos de decisão (enquanto modelos falsos podem ser extremamente perniciosos).

Uma ampla variedade de modelos é utilizada em Ecologia de Paisagens (Turner *et al.*, 2001), desde os mais simples, como modelos determinísticos baseados em manchas, até os extremamente complexos, como os modelos espacialmente explícitos baseados em indivíduos (os *Individual-Based Models*, IBM) (Tabela 2). Apesar desta ampla gama de possibilidades, os modelos utilizados em Ecologia de Paisagens caracterizam-se por considerarem as relações “padrões-processos” e a heterogeneidade do espaço, de forma implícita, explícita ou realista¹.

TABELA 2 – Principais características de modelos com menor ou maior complexidade que podem ser usados em Ecologia de Paisagens (baseado em Turner *et al.*, 2001 e em comunicação pessoal de Jane Jepsen).

PARÂMETRO	MODELOS SIMPLES	MODELOS COMPLEXOS
Formalização	Analíticos	Simulações
Estocasticidade	Determinísticos	Estocásticos
Tempo	Discretos	Contínuos
Espaço	Não espaciais	Espaciais
Unidade	Manchas ou populações	Indivíduos
Requerimento de dados	Baixo	Alto
Custo	Baixo	Alto

Os modelos em Ecologia de Paisagens são utilizados para as mais diversas finalidades, em particular para: (1) descrição da estrutura da paisagem, como por exemplo, através da teoria dos grafos (Keitt *et al.*, 1997; Urban & Keitt, 2001) ou da teoria da percolação (Stauffer, 1985), utilizando-se ou não modelos neutros (Gardner *et al.*, 1987); (2) análise da dinâmica da paisagem, através de modelos de dinâmica de manchas (Pickett & Thompson, 1978) ou de matrizes de transição (*e.g.*, Acevedo *et al.*, 1995), geralmente enfatizando os principais agentes causadores desta dinâmica, através, por exemplo, de regressões logísticas, modelos de vizinhança, ou de análises multivariadas; (3) estudos espacialmente explícitos de dinâmica de populações (revisados em Dunning *et al.*, 1995; ver também revisão de IBM, em Grimm, 1999) ou metapopulações (por exemplo, as Funções de Incidência; Hanski, 1992, 1994); e (4) análise da relação entre a estrutura da paisagem e os mais diversos processos ecológicos (por exemplo, propagação de perturbação, deslocamento de indivíduos, taxa de mortalidade) ou padrões biológicos (*e.g.*, diversidade ou riqueza de espécies, presença ou abundância de espécies), através de regressões, análises de correspondência, testes de Mantel, entre outros. Na próxima seção, procura-se exemplificar algumas das possíveis aplicações de modelos em Ecologia de Paisagens.

EXEMPLOS DE APLICAÇÃO

Modelos que enfatizam a relação entre estrutura e diversidade da paisagem

O estudo das relações entre a estrutura da paisagem e a composição e riqueza de espécies é sem dúvida um dos temas de pesquisa mais freqüente em Ecologia de Paisagens. Para tanto, diversos modelos podem ser utilizados em dois principais momentos: na quantificação da estrutura da paisagem; e no estabelecimento das relações entre paisagem e riqueza de espécies.

¹ **Modelos espacialmente implícitos** incorporam parâmetros espaciais, porém sem considerar a posição exata dos componentes no espaço. Por exemplo, a Teoria da Biogeografia de Ilhas considera o tamanho e a distância das ilhas ao continente (ambos, parâmetros espaciais), porém, uma vez obtidos esses parâmetros, não é necessário ter a localização exata das ilhas num mapa. Trata-se tipicamente de um modelo espacialmente implícito.

Em **modelos espacialmente explícitos** é necessário ter a posição exata dos componentes do sistema no espaço, pois as propriedades deste componente dependem do contexto no qual ele se insere. Estes modelos simplificam o espaço em unidades (células) de tamanho e forma idênticos, com regras de mudança de estado (regras de transição) que dependem da vizinhança.

Modelos espacialmente realistas também usam a posição exata dos componentes do sistema no espaço, porém não procuram simplificar esse espaço em unidades (células) semelhantes. Estes modelos lidam com objetos (*e.g.*, manchas) de tamanhos e formas diferentes, situados em matrizes heterogêneas. Em geral, estes são os modelos mais complexos.

Um exemplo deste tipo de pesquisa pode ser fornecido pelo projeto *Biodiversity conservation in fragmented landscapes at the Atlantic Plateau of São Paulo* (Metzger, 1999a). Este projeto tem por objetivo entender a influência do tamanho e do grau de conectividade² de fragmentos de florestas ombrófilas densas da Mata Atlântica na distribuição de espécies com diferentes sensibilidades à modificação do hábitat, na composição e riqueza de comunidades de diferentes táxons (árvores, mamíferos, aves, répteis, anfíbios, aranhas e borboletas), na variabilidade genética de algumas populações (em particular, de anfíbios e pequenos mamíferos) e em alguns processos ecológicos (mortalidade de plântulas, polinização, dispersão de sementes e ciclagem de nutrientes). Para tanto, estão sendo estudadas duas paisagens de 100 km² no Planalto de Ibiúna (cerca de 50 km a sudoeste da cidade de São Paulo): uma paisagem florestal, a Reserva do Morro Grande, considerada como área controle, não-fragmentada; e uma paisagem fragmentada, na região de Caucaia do Alto, onde as áreas de floresta encontram-se reduzidas a fragmentos de diferentes tamanhos e graus de conectividade, circundadas por áreas de agricultura anual e silvicultura. Estão sendo estudados 21 fragmentos, sendo cinco grandes (50-275 ha), oito médios (10-45 ha) e oito pequenos (< 5 ha).

A análise da estrutura da paisagem foi baseada numa abordagem categórica, onde unidades discretas são identificadas, mapeadas e posteriormente caracterizadas quantitativamente por uma série de índices espaciais (Metzger, 2003b). Esta abordagem é consistente com o modelo conceitual de “mancha-corredor-matriz”³, o mais empregado para se definir os elementos da paisagem em função de sua disposição espacial. Com exceção das paisagens nas quais a heterogeneidade se apresenta sob forma de gradientes ambientais, praticamente toda paisagem pode ser representada a partir de manchas, corredores e matriz. Desta forma, utilizou-se um levantamento aerofotogramétrico recente,

de abril de 2000, na escala de 1/10.000, e foi feito, por foto-interpretção, o mapeamento de 17 unidades da paisagem, incluindo vegetação natural em sete estádios de sucessão, quatro tipos de campos antrópicos e áreas agrícolas, reflorestamentos, instalações rurais, núcleos urbanos, corpos d’água e mineração. Para a análise quantitativa, as áreas de vegetação natural foram agrupadas em três classes: floresta em estádios inicial/médio a avançado (fisionomia predominantemente arbórea); floresta em estádios iniciais (fisionomias arbustivas); e vegetação natural pioneira (fisionomias predominantemente arbustivas/herbáceas).

Para responder a pergunta central do projeto, duas características estruturais da paisagem foram analisadas: o tamanho e o grau de conectividade dos fragmentos. Os limites dos fragmentos foram definidos pela predominância de fisionomias arbóreas naturais, o que permitiu acessar as extensões de cada fragmento. No caso da conectividade, o cálculo foi baseado na *correlation length* (Keitt *et al.*, 1997), um índice derivado da teoria dos grafos (Gross & Yellen, 1999). Esta teoria tem sido aplicada para descrever diferentes tipos de redes, como as formadas por estradas, computadores, ou por cadeias hierárquicas em empresas. Em análises espaciais em Ecologia de Paisagens, os grafos podem ser entendidos como conjunto de fragmentos espacialmente isolados, porém funcionalmente unidos, de forma similar ao que ocorre numa metapopulação. Considera-se que dois fragmentos estão unidos quando a distância entre eles ou o tipo de matriz que os separa permite fluxos biológicos. Uma vez definidos todos os grafos de uma paisagem, é possível medir a conectividade de cada um deles, em função do número de fragmentos unidos ou de sua extensão espacial (*gyrate*, ou área de giro), e de uma média da conectividade de todos os grafos da paisagem, *i.e.* a conectividade da paisagem (Keitt *et al.*, 1997). Quatro índices de conectividade foram assim calculados para cada fragmento, considerando duas capacidades de deslocamento das espécies (não se

² A conectividade é a capacidade da paisagem de facilitar os fluxos biológicos. Essa conectividade depende muito de características das espécies, em particular da capacidade de deslocamento em diferentes tipos de hábitat. Entretanto, ela também pode ser medida em termos estruturais, em função da proximidade dos fragmentos de hábitat, do grau de conexão espacial entre eles, através de corredores ou *stepping stones* (pontos de ligação; Metzger, 1999b), ou, ainda, em função da permeabilidade da matriz inter-hábitat.

³ As manchas são áreas homogêneas, numa determinada escala espacial, que se distinguem das unidades vizinhas e apresentam extensões espaciais reduzidas e não-lineares. Os corredores são também áreas homogêneas, que se distinguem das unidades vizinhas e que apresentam disposição espacial linear. E a matriz é definida, segundo Forman (1995), como a unidade da paisagem que controla a dinâmica da paisagem. Em geral, essa unidade pode ser reconhecida por recobrir a maior parte da paisagem (*i.e.*, sendo a unidade dominante em termos de recobrimento espacial), ou por ter um maior grau de conexão de sua área (*i.e.*, um menor grau de fragmentação).

deslocam fora do hábitat; podem se deslocar até 50 m pela matriz) e diferentes cenários de permeabilidade das unidades da paisagem (conectividade apenas por áreas florestais e conectividade por toda a vegetação natural, independente de sua fisionomia). Todos os índices foram calculados no programa FRAGSTATS™ versão 3.3, numa imagem matricial de 5 metros de resolução.

Uma vez obtidos os índices de estrutura da paisagem e feitos os levantamentos de composição e riqueza das espécies dos diferentes grupos taxonômicos estudados nos fragmentos, procurou-se relacionar os padrões espaciais com os padrões de distribuição das espécies através de regressões lineares. No caso de aves de sub-bosque amostradas por redes de neblina (ca. 540 horas/rede por fragmento; Martensen *et al.*, 2007), a riqueza de espécies está marginalmente relacionada com a área dos fragmentos, porém está fortemente associada à proporção de mata numa vizinhança de 800m e à conectividade florestal do fragmento. Estes dados sugerem que os limites dos fragmentos, tal qual definidos pela foto-interpretação, não correspondem aos limites funcionais (ou biologicamente significativos) para o conjunto da avifauna. Ou seja, as espécies respondem mais a características da paisagem (proporção de mata, conectividade) do que ao tamanho do fragmento, indicando que a permanência de algumas espécies nos fragmentos depende do tipo de entorno. Estes resultados por si só não permitem estabelecer relações causais, porém, ao indicarem possíveis interações, têm como benefício o direcionamento (afunilamento) da pesquisa em questões mais pontuais e funcionais, como por exemplo, em experimentos de deslocamento pela paisagem.

Este tipo de análise vem sendo comumente utilizado em estudos de fragmentação, onde variáveis biológicas são relacionadas a características de manchas de hábitat (grande maioria dos estudos), ou a características da paisagem no entorno destas manchas (McGarigal & Cushman, 2002). Estes trabalhos devem ser considerados como uma etapa exploratória no estabelecimento de relações causais entre padrões espaciais e processos ecológicos (Metzger, 2003a). McGarigal & Cushman (2002) sugerem ainda que, como a fragmentação é um processo que ocorre no nível da paisagem, é necessário mudar o foco da pesquisa, analisando não apenas fragmentos com diferentes características (*e.g.*, tamanho e isolamento) inseridos numa única paisagem, mas também comparando paisagens com diferentes graus de fragmentação.

Modelos de simulação da paisagem

A importância do arranjo espacial do hábitat sobre a persistência das espécies é outro foco de estudos em Ecologia de Paisagens. A idéia é entender, a partir das ocorrências e das propriedades das populações atualmente presentes, em que condições estas populações tenderiam a se extinguir ou, inversamente, a se perpetuar. Para tanto, é necessário extrapolar os padrões atuais de presença para outras condições espaciais ou ao longo do tempo, o que muitas vezes só pode ser feito através de modelagem. Vários modelos sofisticados têm sido utilizados para responder tais questões, entre eles os Modelos de Viabilidade Populacional (Akçakaya & Ferson, 1992; Possingham *et al.*, 1992) ou modelos de dinâmica de populações espacialmente explícitos (Dunning *et al.*, 1995). Quando estes modelos incorporam parâmetros espaciais para analisar características populacionais, obrigatoriamente eles assumem uma perspectiva de Ecologia de Paisagens.

Um dos grandes desafios destes modelos é parametrizar a importância dos diferentes tipos de unidades da paisagem nos processos demográficos e no deslocamento das espécies, o que só pode ser atingido ao se considerar o espaço sob a ótica das espécies estudadas (Vos *et al.*, 2001). Uma estratégia para se evoluir neste sentido é considerar que a estrutura da paisagem biologicamente significativa (na ótica das espécies) é aquela que melhor se correlaciona com os padrões biológicos observados. Ou seja, inversamente ao que se fez em Caucaia, onde se impunha um padrão espacial numa visão antropocêntrica e procurava-se relacioná-lo com as propriedades biológicas (no caso, a riqueza de espécies), uma outra estratégia de pesquisa é de simular diferentes padrões espaciais (ou “visões” de uma mesma paisagem) e analisar qual destes padrões espaciais melhor se correlaciona com os padrões biológicos.

Esta foi a estratégia adotada para se testar a importância da permeabilidade da matriz inter-hábitat na migração de aves da floresta contínua para fragmentos florestais na Amazônia (Antongiovanni, 2001; Antongiovanni & Metzger, 2005). Este trabalho foi desenvolvido nas áreas do Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), situadas a cerca de 80 km ao Norte de Manaus, AM. Foram estudados nove fragmentos, de 1 e 10 ha, isolados entre 1980 e 1984, e que se encontram envoltos por três diferentes tipos de matrizes: capoeiras dominadas por *Vismia* spp, em áreas que sofreram corte e queima; capoeiras dominadas por *Cecropia* spp, em áreas que sofreram apenas corte; e áreas de pastagem ainda ativas. A comunidade de aves

de sub-bosque foi amostrada nos fragmentos com redes de neblina, desde antes do isolamento dos fragmentos até 1992 (Bierregaard Jr. & Lovejoy, 1989; Stouffer & Bierregaard, 1995). Onze espécies insetívoras foram analisadas pormenorizadamente, por estarem entre as espécies mais comuns antes da fragmentação e por serem facilmente capturadas em redes de neblina. Nove destas espécies sofreram extinções locais após o isolamento dos fragmentos, porém, com o abandono das pastagens e conseqüente desenvolvimento das capoeiras de *Cecropia* spp e *Vismia* spp, houve recolonização (Stouffer & Bierregaard, 1995). Segundo estes autores, as recolonizações foram mais freqüentes quando os fragmentos estavam envoltos por capoeiras de *Cecropia* spp, indicando que estas capoeiras eram mais permeáveis aos fluxos biológicos. O trabalho de Antongiovanni (2001) teve justamente por objetivo testar essa afirmação. Desta forma, para cada fragmento e ano analisado (1985 a 1992), foram calculados índices de permeabilidade da matriz que levam em conta: (1) a *distância* a ser percorrida no caminho de deslocamento entre o fragmento e a área de mata primária contínua mais próxima (considerada como única fonte de indivíduos, uma vez que estudos anteriores mostram que há pouco movimento de indivíduos entre fragmentos); e (2) a *resistência* oferecida pelos diferentes tipos de matriz. Os valores de permeabilidade da matriz foram relacionados, com o uso de regressões logísticas, com a ocorrência de migração de indivíduos de cada uma das 11 espécies estudadas, por fragmento e para cada ano em estudo ($n = 60$). Para o cálculo da permeabilidade da matriz, assumiu-se como premissa que o indivíduo iria percorrer o caminho mais curto entre a fonte e o fragmento. As relações explicitadas acima foram realizadas para cada uma das espécies e quatro conjuntos de valores de permeabilidade da matriz, obtidos por meio da simulação de quatro cenários possíveis onde: (1) capoeiras de *Cecropia* spp são mais permeáveis; (2) capoeiras de *Vismia* spp são mais permeáveis; (3) capoeiras de *Vismia* spp e *Cecropia* spp são igualmente permeáveis, porém capoeiras mais velhas são mais permeáveis que as mais jovens; e (4) não há diferença na permeabilidade das unidades da matriz, *i.e.*, apenas é considerada a distância entre a floresta contínua e o fragmento. Cada um destes cenários corresponde a uma possível “visão” da estrutura da paisagem, sendo que o objetivo é justamente ver qual destas visões melhor se ajusta aos padrões observados de migração das espécies.

As regressões logísticas mostram que o cenário em que apenas o isolamento é considerado não se ajusta aos dados de ocorrência de migrações para nenhuma

espécie. Por outro lado, os cenários em que *Cecropia* spp e capoeiras mais velhas são mais permeáveis foram significativamente ajustados à ocorrência de migração de sete espécies, confirmando a hipótese de Stouffer & Bierregaard (1995). Para outras quatro espécies, nenhum dos cenários propostos explicou significativamente a migração de indivíduos para os fragmentos, o que pode significar que estas espécies são indiferentes à matriz, ou que nenhum dos cenários se aproxima da visão da matriz destas espécies. Este trabalho mostra que o uso de modelos de simulação para criar paisagens segundo a percepção das espécies é uma estratégia útil da análise da paisagem. A aplicação de modelos de permeabilidade de matriz no estudo da migração de indivíduos em paisagens fragmentadas deve ter um papel essencial no entendimento de mosaicos antrópicos e na conservação da diversidade biológica nestas paisagens (Antongiovanni & Metzger, 2005).

Modelos de dinâmica de paisagem e suas conseqüências em termos de biodiversidade

Outro tópico relevante nas pesquisas em Ecologia de Paisagens é o estudo da influência de dinâmica da paisagem sobre os processos biológicos. Sabe-se que diferentes padrões de modificação do hábitat resultam em diferentes estruturas espaciais, o que, por sua vez, implica em diferentes influências sobre os processos biológicos (Gustafson, 1999). Modelos de dinâmica da paisagem têm sido utilizados para analisar as mais variadas conseqüências das mudanças da paisagem, como na emissão de gases de efeito estufa, na produção madeireira, na sustentabilidade social de uma região, ou ainda na manutenção da biodiversidade (Dale *et al.*, 1993a, b; 1994a, b; Gustafson, 1999; entre muitos outros). Dentre estes tópicos, um tem despertado especial atenção: a influência de padrões de desmatamento sobre os riscos de extinção. Para abordar esta problemática, é interessante analisar qual seria o padrão esperado de perda de espécies ao longo de um processo de desmatamento. O uso de princípios da teoria da percolação em modelos neutros tem sido muito útil neste sentido (Gardner *et al.*, 1987; Gardner & O'Neill, 1991).

Um modelo neutro consiste num conjunto de regras “simples” usadas para criar um padrão espacial, em geral bidimensional. O modelo neutro permite criar e analisar uma estrutura na ausência de fatores geradores de padrão (*i.e.*, de ordem), e, ao compararmos este padrão ao observado, é possível ter uma idéia de quanto a paisagem real se ajusta às regras do modelo neutro. Em geral, testa-se inicialmente o modelo mais simples de todos: o padrão neutro totalmente aleatório.

A teoria da percolação foi desenvolvida inicialmente na física para responder perguntas relacionadas à conectividade em espaços bidimensionais (Stauffer, 1985), tais como: quanto metal é necessário acrescentar de forma que a eletricidade possa passar num determinado material? A idéia seria encontrar a quantidade mínima necessária para ter condutividade, pois o acréscimo de mais metal aumentaria os custos. Nesta teoria, há apenas dois estados em que um material pode se encontrar: há percolação (no caso, passagem de eletricidade), pois o metal condutor atravessa o material de ponta a ponta; e não há percolação, quando metal condutor encontra-se fragmentado e não permite unir duas pontas do material estudado. Ecólogos estão interessados em questões similares às dos físicos, porém, ao invés de percolação elétrica, o interesse está na percolação de indivíduos de uma espécie ou de perturbações: quanto hábitat é necessário para permitir que uma determinada espécie possa se locomover de um dado ponto a outro de uma paisagem? Que quantidade de mata, com alta probabilidade de pegar fogo, pode permitir (ou impedir) a propagação de uma queimada na paisagem? Devido à similaridade das perguntas de físicos e ecólogos, a teoria da percolação vem sendo constantemente aplicada em Ecologia de Paisagens (Gardner *et al.*, 1987; Turner *et al.*, 1989; Andren, 1994, With *et al.*, 1997).

Quando se analisa a percolação de hábitat em paisagens neutras, observa-se que ocorrem mudanças bruscas na estrutura da paisagem no limiar de percolação, quando há ruptura da continuidade do hábitat original, aumento brusco do grau de fragmentação e redução abrupta do tamanho dos fragmentos (With & King, 1999). Todas estas mudanças sugerem um aumento dos riscos locais de extinção e uma diminuição nas possibilidades de recolonização, o que pode significar um rápido aumento dos riscos de extinção no conjunto da paisagem (Metzger & Decamps, 1997).

Para testar esta hipótese do aumento brusco dos riscos de extinção em paisagens reais, modelos de simulação de perda de espécies foram utilizados para se analisar três padrões comuns de desmatamento na Amazônia brasileira (Oliveira-Filho, 2001; Oliveira-Filho & Metzger, 2006): (1) *espinha de peixe*, onde lotes de mesmo tamanho (*e.g.*, 50 ha) são distribuídos regularmente ao longo de estradas, como ocorre em projetos de colonização governamentais; (2) *desordenado*, formado por lotes pequenos, de tamanhos variados e irregularmente distribuídos no espaço, geralmente resultante de colonização não-induzida; e (3) *grandes proprietários*, *e.g.* fazendeiros que promovem pecuária extensiva em lotes de mais de 1000 ha.

Estes padrões foram estudados na região de Alta Floresta, no norte do estado de Mato Grosso. Para cada um destes padrões, foram selecionadas três áreas (réplicas), de 8 por 8 km, onde em 1984 havia mais de 90% de mata e em 1998 havia menos de 30% de mata. As alterações na estrutura da paisagem foram seguidas a partir de imagens de satélite Landsat-TM, classificadas em mata e não-mata, numa série bianual de 1984 a 1998. Um padrão aleatório de desmatamento foi gerado pelo programa RULE (Gardner, 1999), contendo entre 95% e 15% de floresta de forma a simular oito momentos ao longo de um processo de desmatamento. Para simular a perda de espécies ao longo do processo de desmatamento, foram criados 60 grupos funcionais, resultantes da combinação de características de: (1) deslocamento pela matriz (5 classes: não se desloca pela matriz ou se desloca 60, 120, 240 ou 480 metros matriz adentro); (2) área de vida (6 classes: 125, 250, 500, 1000, 2000 e 4000 ha); e (3) tolerância ou não aos efeitos de borda, numa faixa de 90 m a partir do contato entre mata e não-mata (duas classes). Todos os grupos funcionais foram inseridos nas paisagens iniciais (1984 para as paisagens reais e 95% de hábitat para a simulação) e foram mantidos na paisagem enquanto os requerimentos de área de vida fossem respeitados, considerando-se a capacidade de deslocamento e a sensibilidade às bordas. O modelo utilizado é determinista, na medida em que para cada estrutura há apenas uma condição possível para cada grupo funcional (presente ou ausente, dependendo do caso). Ademais, esse modelo não considera o tempo de latência entre as modificações da paisagem e a extinção do grupo funcional.

Os resultados da dinâmica da paisagem mostram que a paisagem simulada (aleatória) apresenta um padrão não-linear de alteração de sua estrutura para todos os índices considerados (número de fragmentos, tamanho médio dos fragmentos, isolamento e conectividade). Por outro lado, os padrões reais apresentaram tanto variações lineares (em particular, no caso do número de fragmentos) quanto não-lineares (para os demais índices), sendo que três momentos de mudança brusca ocorreram: no início do processo de desmatamento, quando há uma perda rápida no tamanho médio dos fragmentos; num momento intermediário, quando há perda de conectividade ou aumento do isolamento; e no final do processo de desmatamento, quando há um aumento brusco no grau de isolamento. Os momentos de mudança brusca variaram pouco entre os padrões de desmatamento reais, contrariamente ao esperado. Surpreendentemente, e apesar da ocorrência destes limiares de mudança brusca da paisagem, o padrão de perda dos grupos funcionais foi linear para todos os

padrões de desmatamento, tanto os reais quanto o aleatório. As principais diferenças foram observadas entre grupos funcionais com diferentes características, em particular, o grupo de espécies de interior se extinguiu mais rapidamente que o grupo de espécies de borda, ou ainda os grupos funcionais com menor capacidade de deslocamento e/ou maior área de vida tenderam também a se extinguir mais cedo no processo de desmatamento.

Desta forma, foi possível distinguir quatro grandes conjuntos de grupos funcionais: (1) aqueles que são muito sensíveis ao desmatamento e que se extinguem constantemente no início do processo, quando há uma queda brusca no tamanho médio dos fragmentos; (2) aqueles que são sensíveis ao padrão de desmatamento e ao arranjo espacial da floresta remanescente, tendendo a se extinguir mais tarde quando o padrão é mais agregado; esse grupo é sensível aos limiares dos índices de isolamento e conectividade; (3) os grupos funcionais que são apenas sensíveis ao desmatamento, mas não ao arranjo espacial dos remanescentes, tendendo a se extinguir progressivamente (linearmente) à medida que ocorre o desmatamento; e (4) finalmente, os grupos funcionais pouco sensíveis, que não se extinguem nas condições estudadas. Apesar da simplicidade e das limitações do modelo utilizado (não considera o tempo de latência; é determinista; não considera nenhuma característica relacionada à demografia das espécies), ele permite evidenciar padrões de perda de espécies que só poderiam ser observados através do monitoramento biológico de paisagens em processo de desmatamento, algo quase impossível de ser realizado. Ademais, esses modelos, se corretamente validados, podem dar importantes indicações sobre que padrão de desmatamento é menos prejudicial em termos biológicos, sendo assim de grande valia no planejamento da expansão da fronteira agrícola na Amazônia e na otimização da conservação da biodiversidade em paisagens antropizadas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Devido à complexidade das questões abordadas em Ecologia de Paisagens e à dificuldade de se realizar experimentos com paisagens, a aquisição de conhecimento através do uso de modelos revela-se uma estratégia útil e complementar à experimentação ou à comparação de paisagens. Modelos podem ser úteis para criar hipóteses, avaliar a influência de um determinado fator, ou mesmo para extrapolar os padrões observados ao longo do tempo ou para condições espaciais de difícil observação no campo. Há uma grande diversidade

de modelos utilizados em Ecologia de Paisagens, sendo que estes foram, em geral, inicialmente desenvolvidos em outras disciplinas. Há, assim, poucos modelos de Ecologia de Paisagens, mas muitos modelos usados ou adaptados para o estudo de problemáticas próprias da Ecologia de Paisagens, *i.e.*, relacionados com a investigação das relações entre padrões espaciais e processos ecológicos, ou pelo menos na análise de um destes componentes. Por incorporarem parte da heterogeneidade da paisagem, estes modelos são relativamente complexos e, quase que obrigatoriamente, são espacialmente explícitos ou realistas. Um desafio futuro é encontrar um balanço entre a complexidade destes modelos, que acabam se tornando cada vez mais específicos a um tipo de situação, e a capacidade de generalização, essencial para o avanço de uma teoria em Ecologia de Paisagens.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo, M.F., D.L. Urban & M. Aflan. 1995. Transition and Gap Models of Forest Dynamics. *Ecological Applications* 5: 1040-1055.
- Akçakaya, H.R. & S. Ferson. 1992. RAMAS/Space user manual: spatially structured population models for conservation biology. Applied Biomathematics, New York.
- Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Antongiovanni, M.A. 2001. Efeito da matriz sobre a avifauna de sub-bosque de fragmentos florestais na Amazônia (AM). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Antongiovanni, M.A. & J.P. Metzger. 2005. Matrix permeability effect on inter-habitat migration of insectivorous bird species. *Biological Conservation*. 122: 441-451.
- Bierregaard Jr, R.O. & T.E. Lovejoy. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica* 19: 215-241.
- Bissonette, J.A. 1997. *Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale*. Springer-Verlag, New York.
- Bissonette, J.A. & I. Storch, 2003. *Landscape ecology and resource management*. Island Press, Washington.
- Dale, V.H., R.V. Oneill, M. Pedlowski & F. Southworth. 1993a. Causes and effects of land-use change in central Rondonia, Brazil. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 59: 997-1005.
- Dale, V.H., F. Southworth, R.V. O'Neill, A. Rosen & R. Frohn. 1993b. Simulating spatial patterns of land-use change in Rondônia, Brazil. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* 23: 29-55.
- Dale V.H., R.V. Oneill, F. Southworth & M. Pedlowski. 1994a. Modeling effects of land management in the Brazilian Amazonian settlement of Rondonia. *Conservation Biology* 8: 196-206.
- Dale V.H., S.M. Pearson, H.L. Offerman & R.V. Oneill. 1994b. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in the Central Amazon. *Conservation Biology* 8: 1027-1036.

- Debinski, D.M. & R.D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342-355.
- Dunning, J.B., D.J. Stewart, B.J. Danielson, B.R. Noon, T.L. Root, R.H. Lamberson & E.E. Stevens. 1995. Spatially Explicit Population-Models - Current Forms and Future Uses. *Ecological Applications* 5: 3-11.
- Forman, R.T.T. 1995. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gardner, R.H. 1999. RULE: map generation and a spatial analysis program. In: J.M. Klopatek & R.H. Gardner (eds). *Landscape ecological analysis: issues and applications*. pp. 280-303. Springer, New York.
- Gardner, R.H. & R.V. O'Neill, 1991. Pattern, process and predictability: the use of neutral model for landscape analysis. In: M.G. Turner & R.H. Gardner (eds). *Quantitative methods in landscape ecology - The analysis and interpretation of landscape heterogeneity*. pp. 77-103. Springer-Verlag, New York.
- Gardner, R.H., B.T. Milne, M.G. Turner, & R.V. O'Neill. 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. *Landscape Ecology* 1: 19-28.
- Gonzales, A., J.H. Lawton, F.S. Gilbert, T.M. Blackburn & I. Evans-Freke. 1998. Metapopulation dynamics, abundance and distribution in micro ecosystems. *Science* 281: 2045-2047.
- Grimm, V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* 115: 129-148.
- Gross, J. & J. Yellen. 1999. *Graph theory and its applications*. CRC Press, Florida.
- Gustafson, E.J. 1999. HARVEST: a timber harvest allocation model for simulating management alternatives. In: J.M. Klopatek & R.H. Gardner (eds). *Landscape ecological analysis: issues and applications*. pp. 109-124. Springer, New York.
- Gutzwiller, K.J. 2002. *Applying landscape ecology in biological conservation*. Springer, New York.
- Hanski, I. 1992. Inferences from Ecological Incidence Functions. *American Naturalist* 139: 657-662.
- Hanski, I. 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 131-135.
- Hobbs, R.J. 1996. Future landscapes and the future of landscape ecology. *Landscape & Urban Planning* 37: 1-9.
- Keitt, T.H., D.L. Urban & B.T. Milne. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* [on line] 1: 4.
- Martensen, A.C., P.F. Develey & J.P. Metzger. 2007. Effects of forest fragmentation on the understory bird community of the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. *Ornitologia Neotropical, Canadá*, v press.
- McGarigal, K. & S.A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12: 35-45.
- Metzger, J.P. 1999a. Biodiversity conservation in fragmented landscapes at the Atlantic Plateau of São Paulo (Brazil). Projeto Fapesp 99/05123-4. Disponível em <http://eco.ib.usp.br/lepac/biota-caucaia> (acessado em julho de 2007).
- Metzger, J.P. 1999b. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 71: 445-463.
- Metzger, J.P. 2001. O que é ecologia de paisagens? *Biota Neotropica* 1: 1-9.
- Metzger, J.P. 2003a. Delineamento de experimentos numa perspectiva de ecologia da paisagem. In: L. Cullen Jr., R Rhudram & C. Valladares-Padua (eds). *Métodos e Técnicas na Biologia da Conservação e no Manejo da Vida Silvestre*. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Metzger, J.P. 2003b. Quantificação da estrutura da paisagem: o uso adequado de métricas. In: L. Cullen Jr., R Rhudram & C. Valladares-Padua (eds). *Métodos e técnicas na biologia da conservação e no manejo da vida silvestre*. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Metzger, J.P. 2006. *Ecologia de paisagens fragmentadas*. Tese de Livre Docência. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Metzger, J.P. & H. Decamps. 1997. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology* 18: 1-12.
- Oliveira-Filho, F.J.B. 2001. Padrão de desmatamento e evolução da estrutura da paisagem em Alta Floresta (MT). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Oliveira Filho, F.J.B. & J. P. Metzger. 2006. Thresholds in landscape structure for three common deforestation patterns in the Brazilian Amazon. *Landscape Ecology* 21: 1061-1073.
- Pickett, S.T.A. & J.N. Thompson. 1978. Patch dynamics and design of nature reserves. *Biological Conservation* 13: 27-37.
- Possingham, H.P., I. Davies, I.R. Noble & T.A. Norton. 1992. A metapopulation simulation model for assessing the likelihood of plan and animal extinctions. *Mathematics and Computers in Simulation* 33: 367-372.
- Stauffer, D. 1985. *Introduction to percolation theory*. Taylor and Francis, London.
- Stouffer, P.C. & R.O. Bierregaard. 1995. Use of amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429-2445.
- Turner, M.G. 1989. Landscape Ecology - the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 171-197.
- Turner, M.G., R.H. Gardner, V.H. Dale & R.V. Oneill. 1989. Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. *Oikos* 55: 121-129.
- Turner, M.G., R.H. Gardner & R.V. O'Neill. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer, New York.
- Urban, D. & T. Keitt. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82: 1205-1218.
- Vos, C., J. Verboom, P. Opdam, & C.J.F. Braak, 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *American Naturalist* 158: 24-41.
- With, K.A. & A. W. King. 1999. Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. *Landscape Ecology* 14: 73-82.
- With, K.A., S.J. Cadaret & C. Davis. 1999. Movement responses to patch structure in experimental fractal landscapes. *Ecology* 80: 1340-1253.
- With, K.A., R.H. Gardner & M.G. Turner. 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos* 78: 151-169.
- Wu, J. & R. Hobbs. 2002. Key issues and research priorities in landscape ecology: an idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology* 17: 355-365.