Efeitos explicativos da paisagem na predição da biodiversidade local de árvores: a contribuição de um modelo neutro espacialmente explícito ao debate sobre fragmentação de habitat

# 1 Introdução

## 1.1 O debate sobre o efeito causal da fragmentação de habitat na biodiversidade remanescente

Não há consenso sobre o impacto da conversão de habitat na biodiversidade remanescente nos ecossistemas terrestres (Fletcher Jr et al. (2018), Fahrig et al. (2019), Miller-Rushing et al. (2019), Valente et al. (2023)). Um grupo de pesquisa defende que existem dois efeitos independentes: efeito de perda per se de área e efeito de fragmentação per se - que é o efeito da mudança da configuração espacial, controlado pelo efeito da perda de área (Fahrig (2003), Fahrig (2017), Fahrig (2020), Fahrig (2019); Fahrig et al. (2019)). Outro grupo de pesquisa defende que existe um processo comum de perda e fragmentação de habitat (Didham et al. (2012), Fletcher Jr et al. (2018)), que resultaria em um único efeito comum de fragmentação total (e.g. Haddad et al. (2015) e Gonçalves-Souza et al. (2025)).

### 1.1.1 Os propostos efeitos da paisagem poderiam ser estimados experimentalmente

Esses propostos efeitos da paisagem poderiam ser estimados experimentalmente (Haddad et al. (2015) e Fahrig (2020)). O efeito total da fragmentação pode ser estimado experimentalmente ao contrastar uma paisagem prístina, sem perda de cobertura florestal, com uma paisagem fragmentada ao longo de um gradiente de cobertura florestal (Didham et al. (2012); Haddad et al. (2015); Valente et al. (2023)). Como essas paisagens diferem tanto na perda quanto na fragmentação de habitat (Didham et al. (2012); Valente et al. (2023)), e assumindo que todas as demais características sejam mantidas constantes, esse contraste revelaria o efeito combinado da mudança na configuração espacial e na cobertura florestal (Haddad et al. (2015), Gonçalves-Souza et al. (2025).

Para o grupo que pressupõe independência entre os efeitos da perda de habitat e da mudança na configuração espacial, a estimativa experimental desses efeitos requer a adição de um novo tratamento: paisagens com a mesma cobertura florestal, mas com diferentes configurações espaciais (Fahrig (2020)). Um exemplo seria uma paisagem onde o habitat remanescente está todo aglomerado, minimizando a complexidade espacial (Valente et al. (2023)). Dessa forma, dois efeitos distintos poderiam ser estimados: o efeito de área per se e o efeito de fragmentação per se. O efeito de perda de área per se é o contraste entre a paisagem prístina com a paisagem aglomerada, pois ambas possuem a mesma configuração espacial, diferindo apenas na cobertura florestal (Fahrig (2020); Valente et al. (2023)). O efeito da fragmentação per se é o contraste entre a paisagem fragmentada e a paisagem aglomerada, pois a única diferença entre elas é a complexidade espacial do habitat remanescente – a quantidade total de habitat permanece constante (Fahrig (2020); Valente et al. (2023)).

Contudo, experimentos em escala de paisagem são inviáveis para ecossistemas florestais como a Floresta Atlântica, onde grande parte da cobertura original foi reduzida a pequenos fragmentos isolados, com poucas grandes áreas preservadas (Vancine et al. (2024)). Dada a inviabilidade de experimentos na escala da paisagem, os efeitos da paisagem são estimados a partir de dados observacionais (Fahrig (2017); Fahrig (2020); Püttker et al. (2020)). No entanto, essa abordagem depende da validade do modelo causal e da escolha de métricas que representem os efeitos causais pressupostos (Pearl et al. (2016)). Como não há consenso sobre a conceituação do problema, também não há acordo sobre quais métricas devem ser usadas (Fletcher Jr et al. (2018); Fahrig et al. (2019); Valente et al. (2023)). Empiricamente, as métricas de configuração espacial não são independentes da proporção de cobertura florestal (Villard and Metzger (2014)), tornando o debate ainda mais polarizado. Cada grupo tende a adotar métricas e métodos que refletem suas concepções sobre a conversão de habitat, sem que haja consenso sobre a adequação das estimativas ou sobre a escala espacial da análise dos dados (Fletcher Jr et al. (2018), Fahrig et al. (2019), Valente et al. (2023)).

## 1.2 Simulação de efeitos explicativos a partir de dados observacionais

Apesar do impasse conceitual, há consenso sobre o papel central da conectividade — a movimentação de indivíduos entre fragmentos — como mecanismo explicativo dos efeitos da paisagem (Riva et al. (2024)). Isso abre espaço para o uso de modelos mecanísticos capazes de simular a conectividade em diferentes cenários hipotéticos de paisagem a partir dos mesmos dados observacionais. Se esse modelo for capaz de reproduzir a conectividade nos três tipos de paisagens hipotéticas, então é possível obter os efeitos propostos pelo contraste da simulação em diferentes paisagens para uma mesma observação (Marshall and Galea (2014); Arnold et al. (2018)). Dessa forma é possível usar o mesmo tipo de dado empírico, usado na análise estatística de dados observacionais, para calibrar, validar e interpretar o modelo mecanístico.

Uma classe de modelos usados como primeira aproximação para descrever a comunidade arbórea são os modelos neutros (Leibold and Chase (2018); Chase et al. (2020)). Entre esses, destaca-se o modelo neutro espacialmente explícito (MNEE), que foi validado em paisagens simuladas (Campos et al. (2012); Campos et al. (2013); Claudino et al. (2015)). O MNEE reproduz a geometria estocástica dos indivíduos, na qual a dispersão é probabilística e limitada, resultando em forte agregação de coespecíficos e influenciada pela configuração espacial (McGill (2010); May et al. (2015), May et al. (2016)). No MNEE, a colonização é determinada tanto pela capacidade de dispersão dos propágulos quanto pela distância entre a fonte de propágulo e os habitats disponíveis (Rosindell et al. (2008)). Ao replicar essa geometria estocástica de forma dinâmica, o MNEE assegura que a simulação expressa a conectividade entre a parcela amostrada e a paisagem circundante, refletindo a interação do espaço na competição entre indivíduos (Campos et al. (2012), Campos et al. (2013)).

O único parâmetro livre de MNEE é a taxa U, de entrada de novas espécies na paisagem. Esse parâmetro pode ser calibrado para que MNEE reproduza a riqueza local de espécies, dado um grau de limitação à dispersão e paisagem hipotética (Rosindell et al. (2008), Thompson et al. (2020)). Quanto maior a taxa U estimada em uma paisagem hipotética em relação a outra, maior a perda local de espécies por deriva que não é compensada pela imigração de novas espécies vindas da paisagem para a parcela (May et al. (2012)). Assim, a taxa U ajustada pela riqueza observada permite a comparação das paisagens hipotéticas. Além disso, o parâmetro U ajustado pela riqueza também pode ser usado para estimar a extensão espacial da paisagem, controlado pelo grau de limitação de dispersão (Apêndice Efeito de Escalar)

## 1.3 Objetivo

Nosso objetivo é estimar os efeitos da paisagem sobre a manutenção da biodiversidade local — expressa em termos de riqueza de espécies (S) e distribuição de abundância de espécies (em inglês species abundance distribution, SAD) — de comunidades arbóreas na Floresta Atlântica. Para isso, utilizamos um modelo neutro espacialmente explícito (MNEE) como ferramenta de primeira aproximação. A escala da paisagem considerada em cada cenário foi ajustada de acordo com o grau de limitação à dispersão, representando a área da paisagem que deve estar contribuindo com propágulos para a parcela, na ausência de perda de cobertura florestal. Dado esse grau de limitação, a taxa U (entrada de novas espécies na paisagem) foi calibrada de forma a reproduzir a riqueza local observada, pressupondo uma paisagem hipotética. Em seguida, validamos MNEE comparando as SADs simuladas e observadas em três cenários hipotéticos de paisagem: fragmentada (f), aglomerada (a) e prístina (p). Quando o modelo apresenta boa congruência média com os dados observados, comparamos os efeitos da paisagem com base no logaritmo da taxa U nos três contrastes definidos: fragmentação total (f–p), fragmentação per se (f–a) e área per se (a–p). Dessa forma, o efeito total de fragmentação é a soma da fragmentação per se e área per se, integrando os grupos de pesquisa por design em torno de uma métrica comum de influência da paisagem, ajustada a escala espacial da dispersão simulada.

## Referências

Arnold, K. F., W. J. Harrison, A. J. Heppenstall, and M. S. Gilthorpe. 2018. [DAG-informed regression modelling, agent-based modelling and microsimulation modelling: A critical comparison of methods for causal inference](https://doi.org/10.1093/ije/dyy260). International Journal of Epidemiology 48:243–253.

Campos, P. R., E. D. Neto, V. M. de Oliveira, and M. Gomes. 2012. Neutral communities in fragmented landscapes. Oikos 121:1737–1748.

Campos, P. R., A. Rosas, V. M. de Oliveira, and M. A. Gomes. 2013. Effect of landscape structure on species diversity. PloS one 8:e66495.

Chase, J. M., A. Jeliazkov, E. Ladouceur, and D. S. Viana. 2020. Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology. Annals of the New York Academy of Sciences 1469:86–104.

Claudino, E. S., M. A. F. Gomes, and P. R. A. Campos. 2015. [Extinction debt and the role of static and dynamical fragmentation on biodiversity](https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.11.011). Ecological Complexity 21:150–155.

Didham, R. K., V. Kapos, and R. M. Ewers. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. Oikos 121:161–170.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual review of ecology, evolution, and systematics 34:487–515.

Fahrig, L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. Annual review of ecology, evolution, and systematics 48:1–23.

Fahrig, L. 2019. Habitat fragmentation: A long and tangled tale. Global ecology and biogeography 28:33–41.

Fahrig, L. 2020. [Why do several small patches hold more species than few large patches?](https://doi.org/10.1111/geb.13059) Global Ecology and Biogeography 29:615–628.

Fahrig, L., V. Arroyo-Rodrı́guez, J. R. Bennett, V. Boucher-Lalonde, E. Cazetta, D. J. Currie, F. Eigenbrod, A. T. Ford, S. P. Harrison, J. A. Jaeger, and others. 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? Biological Conservation 230:179–186.

Fletcher Jr, R. J., R. K. Didham, C. Banks-Leite, J. Barlow, R. M. Ewers, J. Rosindell, R. D. Holt, A. Gonzalez, R. Pardini, E. I. Damschen, and others. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? Biological conservation 226:9–15.

Gonçalves-Souza, T., J. M. Chase, N. M. Haddad, M. H. Vancine, R. K. Didham, F. L. Melo, M. A. Aizen, E. Bernard, A. G. Chiarello, D. Faria, and others. 2025. Species turnover does not rescue biodiversity in fragmented landscapes. Nature:1–5.

Haddad, N. M., L. A. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, T. E. Lovejoy, J. O. Sexton, M. P. Austin, C. D. Collins, and others. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. Science advances 1:e1500052.

Leibold, M. A., and J. M. Chase. 2018. Metacommunity ecology, volume 59. Princeton University Press.

Marshall, B. D. L., and S. Galea. 2014. [Formalizing the role of agent-based modeling in causal inference and epidemiology](https://doi.org/10.1093/aje/kwu274). American Journal of Epidemiology 181:92–99.

May, F., I. Giladi, Y. Ziv, and F. Jeltsch. 2012. Dispersal and diversity–unifying scale-dependent relationships within the neutral theory. Oikos 121:942–951.

May, F., A. Huth, and T. Wiegand. 2015. [Moving beyond abundance distributions: Neutral theory and spatial patterns in a tropical forest](https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1657). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282:20141657.

May, F., T. Wiegand, S. Lehmann, and A. Huth. 2016. [Do abundance distributions and species aggregation correctly predict macroecological biodiversity patterns in tropical forests?](https://doi.org/10.1111/geb.12438) Global Ecology and Biogeography 25:575–585.

McGill, B. J. 2010. [Towards a unification of unified theories of biodiversity](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01449.x). Ecology Letters 13:627–642.

Miller-Rushing, A. J., R. B. Primack, V. Devictor, R. T. Corlett, G. S. Cumming, R. Loyola, B. Maas, and L. Pejchar. 2019. How does habitat fragmentation affect biodiversity? A controversial question at the core of conservation biology. Biological Conservation 232:271–273.

Pearl, J., M. Glymour, and N. P. Jewell. 2016. Causal inference in statistics: A primer. John Wiley & Sons.

Püttker, T., R. Crouzeilles, M. Almeida-Gomes, M. Schmoeller, D. Maurenza, H. Alves-Pinto, R. Pardini, M. V. Vieira, C. Banks-Leite, C. R. Fonseca, and others. 2020. Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa analysis of forest-dependent species. Biological Conservation 241:108368.

Riva, F., N. Haddad, L. Fahrig, and C. Banks-Leite. 2024. [Principles for area-based biodiversity conservation](https://doi.org/10.1111/ele.14459). Ecology Letters 27:e14459.

Rosindell, J., Y. Wong, and R. S. Etienne. 2008. A coalescence approach to spatial neutral ecology. Ecological Informatics 3:259–271.

Thompson, S. E., R. A. Chisholm, and J. Rosindell. 2020. Pycoalescence and rcoalescence: Packages for simulating spatially explicit neutral models of biodiversity. Methods in Ecology and Evolution 11:1237–1246.

Valente, J. J., D. G. Gannon, J. Hightower, H. Kim, K. G. Leimberger, R. Macedo, J. S. Rousseau, M. J. Weldy, R. A. Zitomer, L. Fahrig, and others. 2023. Toward conciliation in the habitat fragmentation and biodiversity debate. Landscape Ecology 38:2717–2730.

Vancine, M. H., R. L. Muylaert, B. B. Niebuhr, J. E. de Faria Oshima, V. Tonetti, R. Bernardo, C. De Angelo, M. R. Rosa, C. H. Grohmann, and M. C. Ribeiro. 2024. The atlantic forest of south america: Spatiotemporal dynamics of the vegetation and implications for conservation. Biological Conservation 291:110499.

Villard, M.-A., and J. P. Metzger. 2014. Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. Journal of Applied Ecology 51:309–318.