Introdução

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

Não há consenso sobre o impacto da conversão de habitat sobre a 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, independente do 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), Haddad et al. (2015), Fletcher Jr et al. (2018)), que pode ser descrito como um efeito total de fragmentação .

Esses propostos efeitos da paisagem poderiam ser idealmente estimados em experimentos (Haddad et al. (2015) e Fahrig (2020)). O efeito total da fragmentação pode ser estimado pelo contraste entre o observado em uma paisagem prístina, sem perda de cobertura florestal, com o observado em uma paisagem fragmentada ao longo de um gradiente de cobertura florestal, tal como observado nas paisagem empíricas (Didham et al. (2012); Haddad et al. (2015); Valente et al. (2023); Gonçalves-Souza et al. (2025)). Como essas paisagens difeririam tanto na perda quanto na fragmentação de habitat, 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 (Didham et al. (2012); Valente et al. (2023)).

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 contraste: paisagens com a mesma cobertura florestal, mas com diferentes configurações espaciais (Fahrig (2020)). Um exemplo seria comparar uma paisagem com algum grau de fragmentação com uma paisagem de igual proporção de habitat remanescente, mas com o habitat remanescente todo aglomerado ao redor da parcela amostrada, minimizando a complexidade espacial (Valente et al. (2023)). Dessa forma, nesse tipo de experimento seria possível distinguir dois efeitos da paisagem: o efeito de área *per se* e o efeito de fragmentação *per se*. O efeito de área *per se* seria então 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* seria o contraste entre a paisagem fragmentada e a paisagem aglomerada, pois a única diferença entre elas é a configuração 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)).

# 2 Simulação de efeitos explicativos a partir de dados observacionais

Diante dessa polarização, modelos mecanísticos que simulam processos-chave (como conectividade) emergem como ferramentas promissoras para testar empiricamente as previsões conflitantes dos dois grupos. Há consenso sobre o papel central da conectividade — a movimentação de indivíduos entre o habitat remanescente — como mecanismo explicativo mínimo 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. Se esse modelo for capaz de reproduzir a conectividade nos três tipos de paisagens hipotéticas, então é possível estimar os efeitos propostos (Marshall and Galea (2014); Arnold et al. (2018)). Os efeitos são obtidos pelo contraste da simulação desse modelo nas paisagens hipotéticas (Marshall and Galea (2014); Arnold et al. (2018)), com os parâmetros livres necessários para predizer o padrão de biodiversidade em investigação. Uma vez que o modelo tenha uma boa aproximação do observado, então é possível interpretar o contraste de seus parâmetros, tal como, em um modelo de regressão (“Causal inference in experimental and observational methods” (2022)). Assim, nesta abordagem, o mesmo tipo de dado empírico, usado na análise estatística de dados observacionais, é usado para calibrar, validar e interpretar o modelo mecanístico.

Uma classe de modelos usados como primeira aproximação para descrever a dinâmica que mantém uma 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)). Em MNEE todos os indivíduos da paisagem são simulados, tanto dentro da parcela amostrada quanto na paisagem ao redor, nos possíveis fragmentos remanescentes (Campos et al. (2012); Campos et al. (2013); Claudino et al. (2015)). Esses indivíduos têm igual chance de morrer ou de produzir propágulos que podem dispersar com a mesma capacidade (Azaele et al. (2016); Rosindell et al. (2008); Thompson et al. (2020)). Por conta do pressuposto de soma zero, todas as mortes são compensadas pelo nascimento de um novo indivíduo que pode ser de uma nova espécie na paisagem com probabilidade U ou de dispersão de dentro da paisagem de uma espécie já presente na paisagem com probabilidade 1-U (Azaele et al. (2016); Rosindell et al. (2008); Thompson et al. (2020)). O MNEE reproduz a distribuição espacial estocástica dos indivíduos, na qual a dispersão é probabilística e limitada, e influenciada pela configuração da paisagem (McGill (2010); May et al. (2015), May et al. (2016)). No MNEE, a ocupação de um sítio 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 distribuição espacial 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 de entrada de indivíduos de novas espécies na paisagem (aqui denominada taxa U). Esse parâmetro pode ser calibrado para que MNEE reproduza a riqueza observada de espécies numa comunidade, dado um grau de limitação à dispersão e uma paisagem hipotética (Rosindell et al. (2008); Thompson et al. (2020)). Quanto maior a taxa U estimada para manter uma certa riqueza em uma paisagem em relação a outra, maior a perda local de espécies na comunidade por deriva que não é compensada pela imigração de novas espécies vindas da paisagem (May et al. (2012)). Assim, a taxa U ajustada para manter a riqueza observada permite a comparação das paisagens quanto a promoção da manutenção da biodiversidade local. Além disso, o parâmetro U ajustado pela riqueza também pode ser usado para estimar a extensão espacial da paisagem adequada para a simulação, controlado pelo grau de limitação de dispersão (Apêndice Efeito de Escala)

# 3 Objetivo

Nosso objetivo é estimar os propostos efeitos da paisagem a partir de um modelo mecanístico de primeira aproximação da conectividade nas paisagens fragmentadas e de dados observacionais de comunidades arbóreas da Floresta Atlântica. Nós cruzamos uma base de dados que compilou os últimos 70 anos de pesquisa fitossociológica na Floresta Atlântica e fez a curadoria fina (Lima et al. (2015)) e uma coleção de mapas de cobertura florestal da Floresta Atlântica que classifica os padrões de ocupação do solo nos últimos 40 anos (Souza Jr et al. (2020)) obtendo 105 sítios, que refletem a diversidade de paisagens na Floresta Atlântica. Com esses dados e o modelo neutro espacialmente explícito (MNEE) pudemos reconstruir a biodiversidade local de árvores - riqueza de espécies e distribuição de abundância de espécies (em inglês, species abundance distribution, SAD) - simulando a dinâmica demográfica das espécies em três cenários hipotéticas de paisagem: fragmentada (f), tal como no momento mais próximo da amostragem do sítio; aglomerada (a), com o habitat remanescente na paisagem fragmentada aglomerado ao redor da parcela; prístina (p), com toda a paisagem preenchida com habitat. O contraste entre a simulação nas paisagens hipotéticas informa os efeitos de fragmentação total (f-p), fragmentação *per se* (f-a) e área *per se* (a-p). Para isso buscamos:

**1) Estimar a extensão espacial da paisagem**

A extensão espacial da paisagem suficiente foi estimada pela análise de sensibilidade da taxa U ao cenário de limitação de dispersão e extensão espacial da paisagem prístina (Apêndice “Efeito de Escala”). A expectativa é que quanto mais branda a limitação de dispersão, maior a extensão espacial da paisagem necessária para que a simulação não seja influenciada pelo recorte da paisagem ao redor (Rosindell and Cornell (2013)).

**2) Calibrar e validar empíricamente MNEE**

Calibrar a taxa U para reproduzir a riqueza observada em cada paisagem hipotética e cenário de limitação de dispersão. E validar empiricamente a predição a partir da congruência da SAD simulada e observada. Dessa forma, é possível selecionar apenas os sítios em que o mecanismo expresso em MNEE aproximou bem o padrão observado de biodiversidade nas três paisagens hipotéticas e cenários de limitação de dispersão.

**3) Descrever os efeitos da paisagem na taxa U estimada**

Os propostos efeitos da paisagem (fragmentação total, fragmentação *per se* e área *per se*) são obtidos pelo logaritmo da razão entre as taxas U (logUi/Uj) estimadas nos pares de paisagens em comparação. Com o logUi/Uj é possível expressar as expectativas derivadas das conclusões de cada grupo de pesquisa usando uma métrica funcional comum:

* O grupo que defende um efeito combinado de perda e fragmentação de habitat, pode esperar que quanto maior a perda e fragmentação de habitat maior deve ser o efeito negativo na manutenção da biodiversidade local (Didham et al. (2012); Haddad et al. (2015); Fletcher Jr et al. (2018); Püttker et al. (2020)). Resultando em aumento do logUf/Up com a redução da cobertura florestal.
* O grupo que defende dois efeitos independentes, de área *per se* e de fragmentação *per se*, pode esperar que o efeito negativo de área *per se* tenha magnitude muito maior do que o efeito marginal e idiossincrático da fragmentação *per se* (Fahrig (2003); Fahrig (2017); Fahrig et al. (2019)). Resultando em um esperado aumento do logUa/Up com a redução cobertura florestal e pouca variação de logUf/Ua que deve se manter próximo de zero.

# 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.

Azaele, S., S. Suweis, J. Grilli, I. Volkov, J. R. Banavar, and A. Maritan. 2016. Statistical mechanics of ecological systems: Neutral theory and beyond. Reviews of Modern Physics 88:035003.

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.

[Causal inference in experimental and observational methods](https://doi.org/10.1002/9781119704492.ch5). 2022. Pages 69–94 Agent‐based models and causal inference. John Wiley & Sons, Ltd.

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.

Lima, R. A. de, D. P. Mori, G. Pitta, M. O. Melito, C. Bello, L. F. Magnago, V. P. Zwiener, D. D. Saraiva, M. C. Marques, A. A. de Oliveira, and others. 2015. How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70 years of information on tree community surveys. Biodiversity and Conservation 24:2135–2148.

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., and S. J. Cornell. 2013. Universal scaling of species-abundance distributions across multiple scales. Oikos 122:1101–1111.

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

Souza Jr, C. M., J. Z. Shimbo, M. R. Rosa, L. L. Parente, A. A. Alencar, B. F. Rudorff, H. Hasenack, M. Matsumoto, L. G. Ferreira, P. W. Souza-Filho, and others. 2020. Reconstructing three decades of land use and land cover changes in brazilian biomes with landsat archive and earth engine. Remote Sensing 12:2735.

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.