Introdução

# 1 Título Dissertação:

“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”

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

## 2.1 Uma história recente do debate

Não há consenso sobre o impacto da conversão de habitat na biodiversidade remanescente (Fletcher Jr et al. (2018), Fahrig et al. (2019), Miller-Rushing et al. (2019), Valente et al. (2023a)). Um episódio recente desse debate envolveu a divergência entre duas revisões que analisaram dados experimentais e observacionais: Haddad et al. (2015), que avaliou experimentos de fragmentação na escala do fragmento florestal, e Fahrig (2017), Fahrig (2020), que examinaram os efeitos da fragmentação na escala da paisagem (Valente et al. (2023b)). Enquanto Haddad et al. (2015) concluiu que a fragmentação do habitat tem um impacto negativo significativo sobre a biodiversidade, a síntese de Fahrig sugeriu que a fragmentação per se – isto é, a mudança na configuração espacial sem a perda de cobertura florestal – geralmente tem efeitos irrelevantes ou até positivos sobre a biodiversidade (Fahrig (2017), Fahrig (2020)). Essas conclusões divergentes refletem concepções distintas sobre o processo de perda de cobertura florestal (Didham et al. (2012); Fahrig (2019)). Enquanto Haddad et al. consideram a perda de habitat e a fragmentação espacial como partes interligadas de um único processo de fragmentação, Fahrig et al. argumentam que se tratam de processos distintos, sendo a fragmentação per se uma alteração na complexidade espacial que ocorre independentemente da perda de cobertura.

## 2.2 Uma definição dos efeitos causais dos grupo de pesquisa em debate

Assim, os grupos de pesquisa em debate propõem distintos efeitos causais da perda de cobertura florestal na biodiversidade remanescente. Para o grupo que considera a perda de habitat e a fragmentação como um único processo, 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 desses processos.

Já 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 et al. 2022). 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 pode ser obtido ao contrastar a paisagem prístina com a paisagem aglomerada, pois ambas teriam a mesma configuração espacial, diferindo apenas na cobertura florestal (Fahrig et al. 2022; Valente et al. 2023). Já o efeito da fragmentação per se poderia ser determinado ao contrastar a paisagem fragmentada com a paisagem aglomerada, pois a única diferença entre elas seria a complexidade espacial do habitat remanescente – a quantidade total de habitat permaneceria constante (Fahrig et al. 2022; Valente et al. 2023).

Contudo, experimentos em escala de paisagem são inviáveis para ecossistemas florestais como a Floresta a Atlântica, onde grande parte da cobertura original foi reduzida a pequenos fragmentos isolados, com poucas grandes áreas preservadas (Vancine et al. 202[b]4). Dada essa limitação, os efeitos da paisagem ao longo do gradiente de cobertura florestal precisam ser estimados a partir de dados observacionais (Fahrig 2017, 2020; Puttker et al. 2020). Dentro da tradição estatística, se um modelo conceitual de relações causais for válido, é possível interpretar efeitos estimados a partir de dados observacionais da mesma forma que em um experimento (Pearl et al. 2016). No entanto, além da escolha da hipótese causal, essa abordagem exige a escolha de métricas que representem os efeitos causais pressupostos. Como não há consenso sobre a conceituação do problema, também não há acordo sobre quais métricas devem ser usadas para representar a complexidade da configuração espacial (Fletcher Jr et al. 2018; Fahrig et al. 2019; Valente et al. 2023). Além disso, empiricamente, as métricas de complexidade espacial do habitat não são independentes da proporção de cobertura florestal (Villard & Metzger 2014), tornando o debate ainda mais polarizado. Cada grupo tende a adotar métricas que refletem suas concepções teóricas, sem que haja consenso sobre a adequação das estimativas dos efeitos propostos (Valente et al. 2023).

## 2.3 Pontos em comum

Além dos pressupostos explícitos nos modelos conceituais de relações causais, ambos os grupos de pesquisa fazem suposições adicionais ao analisar dados observacionais. Essas análises correlacionam padrões de diversidade com as características da paisagem amostrada, assumindo que tais características influenciaram os padrões de biodiversidade observados (Fahrig (2017), Fahrig (2020), Watling et al. (2020), Püttker et al. (2020), Riva and Fahrig (2022)). Esse pressuposto de contemporaneidade implica a constância das características da paisagem relevantes para gerar os padrões de biodiversidade e a ausência de atrasos na resposta da biodiversidade remanescente, sendo amplamente adotado na ecologia de paisagens, especialmente em contextos onde os dados disponíveis são escassos e estáticos (Frazier and Kedron (2017)). Em geral, bases de dados que compilam estudos observacionais contêm apenas uma classificação genérica do grau de preservação da parcela amostrada, sem informações detalhadas sobre a paisagem ao redor (Lima et al. 2015[d]; chase2019fragsads[e]). Dessa forma, alguns estudos optam por estratificar os sítios com base no grau de preservação informado na base de dados (e.g., Fahrig (2017), Fahrig (2020), Riva and Fahrig (2022)).

Outro ponto comum entre os grupos é a definição de uma escala espacial de análise, que determina a extensão na qual as métricas escolhidas serão calculadas ou as paisagens serão manipuladas experimentalmente. Todas as métricas do padrão espacial da paisagem são mensuradas em uma escala específica (Fahrig 2003, Fahrig (2017), Fahrig (2020), Riva and Fahrig (2022), Puttker et al. 2020, Valente et al. 2023, Fletcher Jr et al. 2023). Por exemplo, no caso da estimativa experimental do efeito de fragmentação per se é necessário definir a extensão espacial utilizada para determinar o habitat que será aglomerado ao redor da área amostrada. Recentemente, os grupos de pesquisa mapearam algumas convergências conceituais. Em um artigo conjunto, representantes de ambos os grupos reconheceram a importância da conectividade para compreender os efeitos da paisagem na biodiversidade remanescente (Riva et al. (2024)). A ênfase na conectividade pode ser justificada pela aplicação da teoria de metacomunidades na interpretação de evidências para a conservação (Chase et al. 2020).

# 3 Nossa abordagem: inferência explicativa baseada em mecanismo

## 3.1 Teoria ecológica comum

A teoria de metacomunidades conceitualiza as paisagens como conjuntos de comunidades locais interconectadas pela dispersão de indivíduos, sendo que essas comunidades podem apresentar dinâmicas próprias influenciadas por processos locais e regionais (Leibold & Chase 2018[f] ;Chase et al. 2020). Em ecossistemas florestais, um componente essencial da biodiversidade remanescente são as árvores. Os modelos de dinâmica de substituição de indivíduos árboreos no espaço mais simples são modelos neutros (Leibold & Chase 2018[g] ;Chase et al. 2020). Entre esses, destaca-se o modelo neutro espacialmente explícito (MNEE), que foi validado teoricamente em paisagens fragmentadas (Campos et al. 2012, 2013; Claudino et al. 2015) e demonstrou ser capaz de reproduzir padrões de diversidade local observados em bases de dados que compilam inventários florestais, como os da Floresta Atlântica (REF). O padrão fundamental de biodiversidade que modelos da teoria neutra geram é a distribuição de abundância de espécies (species abundance distribution, SAD). A SAD descreve a frequência de indivíduos por espécie em uma amostra (McGill et al. 2007). Simulações do MNEE indicam que a configuração espacial da paisagem pode ter uma influência significativa na forma da SAD local (Campos et al. 2012, 2013). Dessa forma, o MNEE pode ser utilizado para explorar como diferentes paisagens afetam a SAD local, permitindo a simulação desses efeitos sob um mecanismo de dinâmica demográfica conhecido e interpretável (detalhes em Materiais e Métodos).

## 3.2 MNEE e sua relação com o debate sobre fragmentação de habitat

Além de sua capacidade de reproduzir a influência da paisagem na SAD local, o MNEE simula resultados para uma situação análoga ao de contemporaneidade utilizado nas estimativas de efeitos causais a partir de dados observacionais praticadas pelos grupos de pesquisa em debate. A situação análoga ao pressuposto de contemporaneidade é a situação de equilíbrio dinâmico, em que a taxa de perda de espécies por deriva ecológica é compensada pela introdução aleatória de novas espécies (Rosindell et al. 2008), que pode ser interpretado como a reposição de espécies pelo banco local de propágulos, imigração de longa distância ou especiação verdadeira (Azaele et al. 2016; Condit et al. 2012). A deriva ecológica refere-se à variação aleatória na abundância das espécies ao longo do tempo (Azaele et al. 2016). O MNEE pressupõem que todas as espécies são equivalentes em termos de taxas demográficas (natalidade e mortalidade) e na capacidade de dispersão (Rosindell et al. 2008), assim, a deriva ecológica resulta da estocasticidade demográfica que emerge da dinâmica de substituições nesse mecanismo demográfico (Azaele et al. 2016). A situação de equilíbrio impõe que a paisagem está influenciando a dinâmica local, pois não há atraso na resposta ecológica em relação à configuração espacial da paisagem (Rosindell et al. 2008; Azaleia et al. 2016; Thompson et al. 2020). Assim, o MNEE pode ser utilizado para reproduzir a influência dos três tipos de paisagens necessários para estimar os efeitos causais propostos no debate, sendo preferido por representar a forma mais simples e mecanística de modelar a dinâmica de comunidades no nível do indivíduo, com pressupostos análogos aos utilizados na análise de dados observacionais.

Outra característica relevante do MNEE é a presença de um único parâmetro livre: a taxa U. Essa taxa representa a probabilidade de entrada de uma nova espécie na paisagem por evento de nascimento que repõe uma morte. O parâmetro U pode ser calibrado para que o modelo reproduza a riqueza de espécies observada em um determinado cenário de limitação à dispersão per capita (Rosindell et al. 2008). A reposição local de indivíduos ocorre de duas formas. Em uma fração U dos eventos de nascimento um novo indivíduo introduz uma nova espécie na paisagem. Nos restantes 1−U dos eventos, a reposição provém de um indivíduo da paisagem ao redor, pertencente a uma espécie já presente ou ausente na amostra local (parcela). Nesse caso, a origem do propágulo segue a estrutura espacial do modelo e pode resultar na chegada de espécies ausentes na parcela, mesmo sem especiação. Assim, a taxa U ajustada para reproduzir a riqueza de espécies observada em uma paisagem pode ser interpretada como uma medida da conectividade simulada entre a parcela e a paisagem circundante, considerando um determinado grau de limitação à dispersão. Quanto maior a taxa U em uma paisagem, maior a reposição de espécies externas ao pool de adultos locais, devido ao pressuposto de equilíbrio do modelo. Portanto, a taxa U ajustada pela riqueza observada permite a comparação das paisagens hipotéticas (fragmentada, aglomerada e prístina). Comparações, como a razão entre as taxas U estimadas para pares de paisagens hipotéticas (por exemplo, via logaritmo da razão das taxas U), podem indicar em qual paisagem a conectividade simulada foi maior. Dessa forma, a taxa U pode ser utilizada como uma métrica funcional de conectividade comum aos efeitos propostos pelos dois grupos em debate.

## 3.3 Inferência explicativa da paisagem baseada em mecanismo demográfico

Dada a relação da taxa U com a dispersão de propágulos vindos da paisagem para a parcela, é possível utilizá-la para estimar a extensão espacial necessária para simular a SAD em um determinado cenário de limitação à dispersão. Dessa forma, é possível explorar a sensibilidade dos efeitos propostos em relação à variação na capacidade de dispersão dos indivíduos no espaço e à consequente escala espacial adequada para analisá-los (Jackson & Fahrig 2014, Fletcher Jr. et al. 2018, Fahrig et al. 2019, Valente et al. 2023, Fletcher Jr. et al. 2023). Para isso, é necessário avaliar a extensão espacial da paisagem de modo que a simulação seja influenciada apenas pela capacidade de dispersão dos indivíduos e pela configuração espacial da paisagem hipotética, e não pela própria extensão espacial da paisagem considerada. Uma abordagem possível é avaliar a estimativa da taxa U em paisagens prístinas, pois, nesse caso, apenas a capacidade de dispersão e a extensão espacial devem influenciar a estimativa da taxa U. Quanto menor a paisagem ao redor da parcela, maior deve ser a taxa U estimada, pois, mantendo-se constantes os demais parâmetros, o pool de adultos disponível na paisagem será menor (May et al. 2012). Com o aumento da paisagem, a taxa U tende a diminuir devido ao aumento do pool de adultos disponível, mas essa redução se estabiliza, uma vez que a limitação à dispersão per capita impede um aumento indefinido da influência da paisagem circundante (May et al. 2012). Assim, a extensão espacial que estabiliza a taxa U estimada pode ser considerada como a escala espacial adequada para aquele cenário específico de limitação à dispersão.

Uma vez que é possível simular a SAD sob diferentes paisagens hipotéticas, utilizando uma métrica de conectividade funcional na escala espacial adequada para simular o mecanismo demográfico, o MNEE pode ser empregado como ferramenta de inferência explicativa baseada em mecanismo demográfico. A ideia central é comparar os resultados do modelo simulado em pares de paisagens hipotéticas, tal como proposto na estimativa experimental de efeitos causais da paisagem na biodiversidade local, avaliando sua capacidade de reproduzir a SAD observada. Dessa forma, é possível avaliar o efeito explicativo que o contraste entre paisagens apresenta em relação à predição dos padrões de biodiversidade observados. Um exemplo de descrição desse efeito explicativo é: “A simulação do mecanismo demográfico na paisagem contemporânea, em relação à paisagem prístina, pressupõe menor/igual conectividade e apresenta piora/melhora na congruência com a SAD observada” — um exemplo aplicável ao efeito explicativo de fragmentação total.

O efeito explicativo de área per se deve apresentar uma forma semelhante, uma vez que a conectividade na paisagem aglomerada, em relação à paisagem prístina, só pode ser menor ou igual. Já o efeito de fragmentação per se pode apresentar um padrão distinto. Conforme concluído por Fahrig et al. (2019), o aumento da fragmentação per se, ou seja, o aumento na complexidade do padrão espacial em relação a uma paisagem com a cobertura remanescente aglomerada, pode reduzir a perda de espécies. No contexto do MNEE, em alguns casos, o aumento da fragmentação per se pode reduzir a perda de espécies por deriva, caso a configuração espacial específica impeça que indivíduos substituam indivíduos de outras espécies, seja pelo isolamento das espécies ou pela redistribuição espacial das populações (Campos et al. 2012, 2013). Se a perda de espécies por deriva diminui, a taxa U necessária para reproduzir a riqueza observada também será menor. Assim, no caso do efeito explicativo de fragmentação per se, a conectividade simulada pelo MNEE pode ser maior, igual ou menor ao comparar uma paisagem aglomerada com uma paisagem fragmentada.

# 4 Objetivo

Nosso objetivo é simular os cenário de mudança da perda de cobertura florestal da paisagem postulados pelos dois grupos de pesquisa em debate.Com essas simulações foi possível avaliar as mudanças de conectividade sob cada cenário e na predição da abundância local de espécies arbóreas. Para tanto, simulamos um modelo de dinâmica espacialmente explícita nas paisagens hipotéticas, paisagem fragmentada, paisagem prístina e paisagem aglomerada, tal como descritas anteriormente. Essas simulações em paisagens hipotéticas distintas foram comparadas, tal como previstos nos efeitos das paisagens postulados no debate sobre fragmentação de habitat, quanto a congruência relativa da predição da biodiversidade local.

# Referências

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

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.

Frazier, A. E., and P. Kedron. 2017. Landscape metrics: Past progress and future directions. Current Landscape Ecology Reports 2:63–72.

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.

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.

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., and L. Fahrig. 2022. The disproportionately high value of small patches for biodiversity conservation. Conservation Letters 15:e12881.

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.

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. 2023b. Toward conciliation in the habitat fragmentation and biodiversity debate. Landscape Ecology 38:2717–2730.

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. 2023a. Toward conciliation in the habitat fragmentation and biodiversity debate. Landscape Ecology 38:2717–2730.

Watling, J. I., V. Arroyo-Rodrı́guez, M. Pfeifer, L. Baeten, C. Banks-Leite, L. M. Cisneros, R. Fang, A. C. Hamel-Leigue, T. Lachat, I. R. Leal, and others. 2020. Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. Ecology letters 23:674–681.