

Fragmentação de Habitat: Efeitos Históricos e Ecológicos

Natalie Olifiers & Rui Cerqueira

Introdução

Uma das principais ameaças atuais à biodiversidade global é a *fragmentação de habitat* causada pelas atividades humanas (Laurance & Bierregaard, 1997). Tal fragmentação consiste na transformação de uma paisagem natural contínua em manchas ou fragmentos de habitat. O processo inicia-se com a perda de parte do habitat original e a formação de fragmentos. Subseqüentemente, pode ocorrer uma redução adicional na área dos habitats remanescentes e o incremento no isolamento destes (Andrén, 1994, 1996). A natureza, velocidade, duração e intensidade desta seqüência de acontecimentos variam conforme o aspecto inicial da paisagem e as pressões antrópicas na região.

A fragmentação de uma paisagem pode ocorrer naturalmente ou ter origem em atividades humanas, como, por exemplo, a agricultura e a pecuária. A fragmentação de origem antrópica pode ocorrer com grande rapidez e em larga escala espacial. Em decorrência destas características, os estudos sobre comunidades naturais em paisagens fragmentadas pelo homem têm aumentado nas últimas décadas. No Brasil, tais estudos eram escassos até a década de 1990, destacando-se o Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) desenvolvido na Amazônia desde 1979 (Bierregaard *et al.*, 1992). No final da década de 1990, no entanto, o governo brasileiro começou a incentivar o desenvolvimento de trabalhos que investigassem os efeitos da fragmentação da paisagem sobre as comunidades naturais. Neste contexto, o lançamento do projeto PROBIO, em 1999, é considerado um marco importante no estudo do processo de fragmentação em território nacional (Rambaldi & Oliveira, 2003).

A fragmentação e os mosaicos naturais

O ambiente físico do mundo não é uniforme. Ele constitui um mosaico de condições abióticas em que cada espécie pode existir. Há diferenças causadas pelo

aquecimento desigual da terra, o que leva a variações espaciais das condições físicas do ar e das águas. Estas variações, quando associadas ao relevo e às diferentes formas dos continentes, criam condições particulares de clima. Por sua vez, as características minerais das rochas associadas ao clima determinam solos distintos. Assim, o mundo é heterogêneo, um mosaico. Mesmo em escalas menores, podemos perceber diferenças nas condições físicas do ambiente. A temperatura, o solo e a umidade, por exemplo, variam de um local para outro, criando microambientes distintos na paisagem. Estas variações, aliadas a interações bióticas, determinam a ocorrência das espécies no ambiente.

O conjunto dos fatores abióticos (fatores físicos e químicos) indispensáveis à ocorrência de uma dada espécie num local é denominado de habitat daquela espécie. Os habitats são as partes do mosaico ambiental (Whittaker *et al.*, 1973; Cerqueira, 1995). Para cada espécie, a paisagem representa um conjunto de habitats que apresentam variações em sua qualidade, variações estas que determinam a *aptidão* da espécie, isto é, a probabilidade de persistência das populações no ambiente que ocupam. A distribuição e a predominância de habitats favoráveis à espécie no ambiente são dois dos fatores principais na determinação de sua existência numa dada paisagem.

Sob o ponto de vista dos seres vivos, a paisagem apresentará naturalmente certo grau de fragmentação, porque alguns de seus trechos eventualmente não representarão habitats favoráveis à ocorrência de certas espécies. As paisagens naturais são, então, mosaicos naturalmente fragmentados. No entanto, existe uma diferença marcante entre a heterogeneidade ambiental representada pelos mosaicos naturais e a variação no ambiente causada pelo chamado “processo de fragmentação”. Este processo foi assim denominado em decorrência da modificação drástica que pode causar na paisagem e, portanto, nos mosaicos naturais que a compõem: a alteração no ambiente por vezes é tão visível que se observa a formação de remanescentes de habitats originais – os chamados fragmentos.

Podemos classificar os habitats grosseiramente em três qualidades (Rosensweig, 1981): a) habitats bons ou favoráveis, onde a aptidão da espécie seria alta; b) habitats ruins, que refletiriam baixa aptidão; e c) habitats negativos, onde a espécie não ocorreria (Figura 1). A Figura 2 ilustra um modelo de paisagem natural, onde uma espécie hipotética se distribui na paisagem constituída de habitats que apresentam diferentes graus de qualidade. Os habitats adequados à espécie são representados por cores escuras e oferecem as condições necessárias à ocorrência dos indivíduos; os habitats ditos ruins, por sua vez, são mostrados em cores mais claras e representam condições progressivamente mais adversas aos

indivíduos. As Figuras 3 e 4 ilustram uma perda progressiva de habitats favoráveis na paisagem. O resultado é uma diminuição na aptidão da espécie diretamente proporcional à perda de habitats favoráveis, até um limite no qual a aptidão da espécie se torna tão baixa que ela não é capaz de persistir em longo prazo na paisagem. O resultado deste processo será a extinção local da espécie. Esta perda progressiva dos habitats adequados mostrada nas Figuras 2 a 4 é uma representação hipotética do processo da fragmentação. As Figuras 5 e 6 ilustram a fragmentação que vem ocorrendo na base da Serra dos Órgãos, no Estado do Rio de Janeiro, evidenciando como o modelo pode ser traduzido em uma situação real.

Assim, podemos entender que a heterogeneidade é inata às paisagens naturais do globo. A fragmentação da paisagem pela ação humana é, por sua vez, um processo consistente de alteração acentuada dos padrões naturais de variação das paisagens, que resulta na perda e isolamento dos habitats favoráveis a determinada(s) espécie(s), tendo como consequência a diminuição na aptidão de tais espécies (Cerqueira *et al.*, 2003).

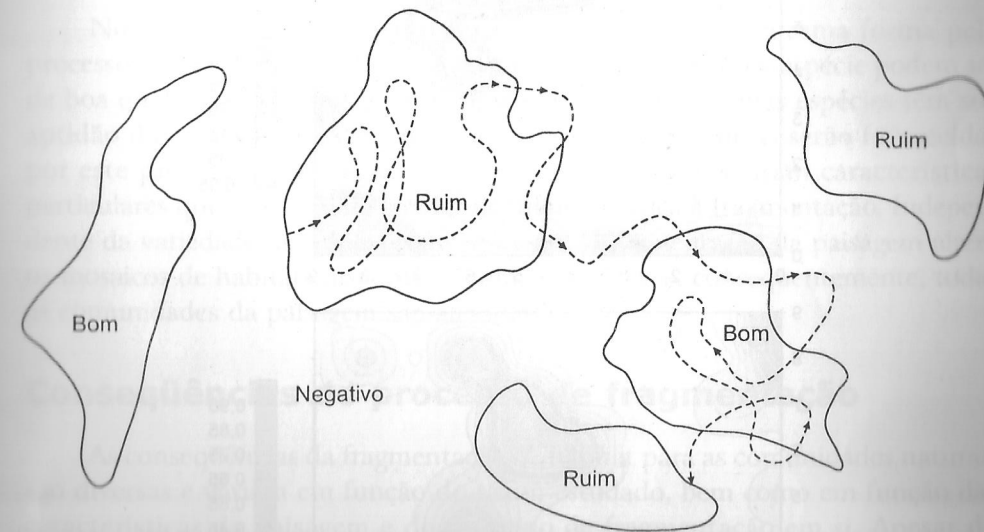
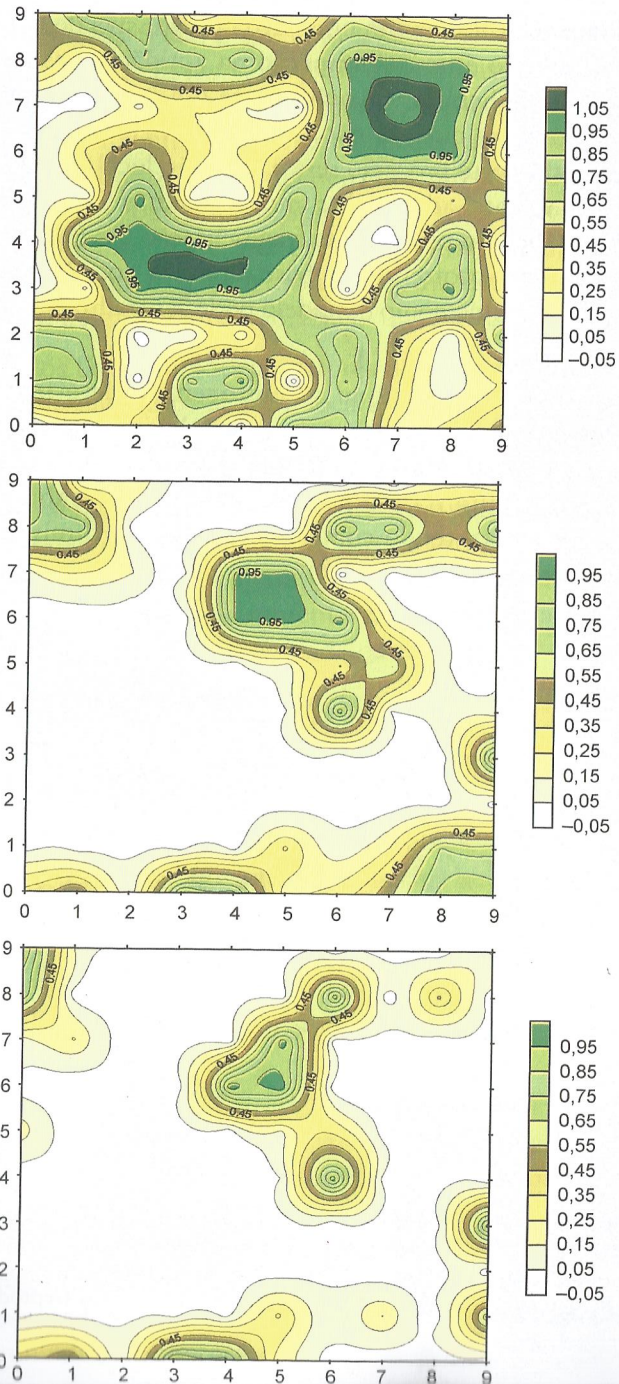
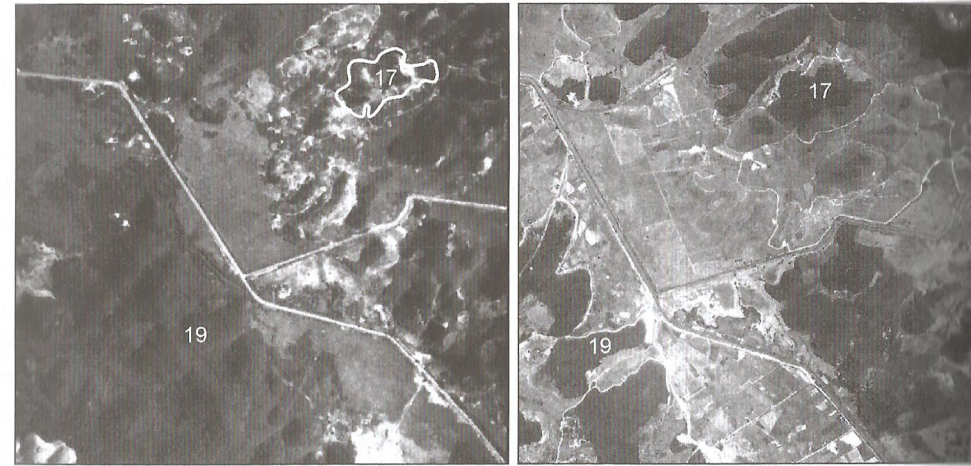


Figura 1 Mosaico hipotético de habitats, evidenciando habitats bons, ruins e negativos. A linha pontilhada representa o movimento de um indivíduo de uma dada espécie. O indivíduo aumentará sua aptidão proporcionalmente ao tempo que permanecer nos habitats bons. Sua aptidão será menor proporcionalmente ao tempo que ficar nos habitats ruins ou negativos (reproduzido de Cerqueira *et al.*, 2003).



Figuras 2-4 Mosaico de habitats em uma paisagem natural. Regiões mais escuras representam habitats progressivamente mais adequados à ocorrência de indivíduos de uma espécie hipotética. Os valores representam a aptidão da espécie nos habitats; valores negativos de aptidão representam os habitats inóspitos à espécie.



Figuras 5 e 6 Fotos aéreas de um trecho da bacia do rio Macacu, no município de Guapimirim, RJ. As figuras representam, respectivamente, fotos dos anos de 1969 (escala: 1:60000; USAF, 1969) e 1996 (escala: 1:20000; Fundação CIDE, 1996). Note o fragmento denominado 17, que estava quase completamente desmatado na foto de 1969.

No entanto, nem todas as espécies são afetadas da mesma forma pelo processo de fragmentação. Habitats ditos negativos para uma espécie podem ser de boa qualidade para outras. Assim, se por um lado algumas espécies têm sua aptidão diminuída com a fragmentação da paisagem, outras serão favorecidas por este processo. Isto ocorre porque as espécies apresentam características particulares que as fazem responder de maneira única à fragmentação. Independente da variedade de respostas ao processo, a fragmentação da paisagem altera os mosaicos de habitats disponíveis para as espécies e, conseqüentemente, todas as comunidades da paisagem são afetadas.

Conseqüências do processo de fragmentação

As conseqüências da fragmentação de habitat para as comunidades naturais são diversas e variam em função do táxon estudado, bem como em função das características da paisagem e do processo de fragmentação em si. Apesar do número de estudos que vêm sendo desenvolvidos, são poucas as generalizações que podem ser feitas com relação às suas conseqüências sobre as comunidades naturais.

Até meados da década de 1980, a maioria dos estudos sobre fragmentação de habitats baseava-se na Teoria de Biogeografia de Ilhas (Diamond & May, 1976) e ressaltavam a perda de espécies em conseqüência da redução e isolamento dos habitats favoráveis. Com a intensificação dos estudos nesta área,

a aplicação da teoria nas predições de perda de espécies pela fragmentação da paisagem e sua conseqüente utilidade na área de conservação passaram a ser questionadas (Zimmerman & Bierregaard, 1986; Bierregaard *et al.*, 1992; Gascon & Lovejoy, 1998). Observou-se que as comunidades naturais nem sempre respondiam à fragmentação como a teoria propunha (Robinson *et al.*, 1992; Gascon & Lovejoy, 1998; Debinski & Holt, 2000) e que outros aspectos da paisagem e parâmetros biológicos também deveriam ser considerados nos estudos de comunidades em paisagens fragmentadas.

Assim, além do tamanho e isolamento dos remanescentes, fatores como a natureza do entorno, a influência do efeito de borda, a forma dos fragmentos e o histórico de seu surgimento, bem como alterações abióticas na paisagem decorrentes do processo de fragmentação, mostraram-se importantes na determinação não só do número de espécies e suas respectivas abundâncias na comunidade, mas também da composição de espécies (Saunders *et al.*, 1991; Fahrig & Merriam, 1994; Lomolino & Perault, 2001). Atividades antrópicas, como a caça e a extração seletiva de madeira, bem como a intrusão de espécies exóticas (como o gado e espécies domésticas, por exemplo), também podem causar alterações na fauna e flora nativas, mesmo sem fragmentação aparente. Todos estes fatores e processos estão freqüentemente relacionados à degradação e fragmentação de habitat (Turner & Corlett, 1996), numa intrincada rede de causas e conseqüências, provocando alterações na estrutura de populações e na distribuição de espécies e podendo levar à redução da diversidade (Rhodes & Odum, 1996).

O efeito do tamanho dos remanescentes

A relação *espécie-área*, descrita na Teoria de Biogeografia de Ilhas, prediz que ilhas (ou fragmentos) têm um número de espécies proporcional à área. Desta forma, fragmentos menores apresentariam menor número de espécies em razão da simples perda de área e conseqüente redução das populações naturais, o que aumentaria a probabilidade de extinção destas (Gilpin & Soulé, 1986). Em um estudo realizado na região de Paracatu e Guarda-Mor (MG), por exemplo, observou-se que fragmentos maiores do que 1.300 hectares apresentavam cerca de 25% mais espécies vegetais arbóreas que fragmentos com até 700 hectares (Scarlot *et al.*, 2003). Esta tendência de diminuição da riqueza de espécies conforme o menor tamanho dos remanescentes se repete em diferentes taxa. No entanto, exemplos contraditórios não são escassos. Em estudos de comunidades de mamíferos em ilhas ou fragmentos, por exemplo, a relação *espécie-área* nem sempre tem sido encontrada (por exemplo, Kelt, 2000; Lomolino & Perault, 2001). Em uma revisão de experimentos enfocando a fragmentação de habitats,

os pesquisadores Debinski & Holt (2000) verificaram que em menos da metade dos trabalhos analisados foi constatada uma relação positiva entre riqueza de espécies e área dos remanescentes. No Brasil não tem sido diferente: em um estudo desenvolvido na Amazônia, Malcolm (1991, 1997) verificou que a riqueza de espécies foi maior em fragmentos do que em áreas de mata contínua na mesma região; na Reserva Biológica de Poço das Antas (RJ), Oliveira (2001) também não encontrou relação alguma entre a riqueza de roedores e marsupiais e o tamanho de remanescentes florestais. Lima (2000) estudou a presença de espécies de leguminosas arbóreas no Estado do Rio de Janeiro e constatou que todas as espécies descritas para esse Estado nos últimos 200 anos continuam presentes. Como a Floresta Atlântica sofreu intenso processo de fragmentação desde o século XVIII (Dean, 1996), esperavam-se extinções. Estes são apenas alguns exemplos que demonstram o quão aparentemente contraditórios podem ser os efeitos da fragmentação sobre as comunidades naturais.

Em ilhas ou fragmentos relativamente pequenos, a riqueza de espécies pode variar independentemente do tamanho que apresentam (Lomolino & Weiser, 2001). Isto pode ocorrer porque as comunidades de pequenos fragmentos são mais suscetíveis a alterações ocasionadas por eventos estocásticos (Soulé *et al.*, 1992). Estes eventos, por sua vez, podem resultar em idiosincrasias nos valores de riqueza de espécies, mascarando assim qualquer efeito determinístico que o tamanho do remanescente exerça sobre a riqueza de espécies que apresenta (Lomolino, 2000). Esta hipótese – denominada por Mark Lomolino de “Efeito de Ilhas Pequenas” (em inglês, *Small Island Effect*) – é considerada a mais plausível para a ausência de relação entre riqueza de espécies e tamanho dos fragmentos, em um estudo realizado na base da Serra dos Órgãos, no município do Rio de Janeiro (Olifiers, 2002).

A escala de análise da riqueza de espécies é também outro fator que influi na natureza da relação *espécie-área*. Nesta relação, o número de espécies não varia na mesma escala que o tamanho dos fragmentos. Na verdade, a riqueza diminui (ou aumenta) mais lentamente que a área, havendo a necessidade de variação relativamente grande de tamanhos dos fragmentos para que diferenças nas riquezas de espécies possam ser detectadas. Isto ocorre porque os valores de inclinação da reta da relação *espécie-área* (z) geralmente são baixos – variando entre 0,20 e 0,50 (Lomolino, 2000), especialmente em fragmentos de habitat (Lomolino, 1984). No estudo realizado na base da Serra dos Órgãos, Olifiers (2002) verificou que a relação *espécie-área* só era encontrada quando áreas de mata contínua eram incluídas nas análises, aumentando, dessa maneira, a variação total nos tamanhos das áreas analisadas (Figura 7).

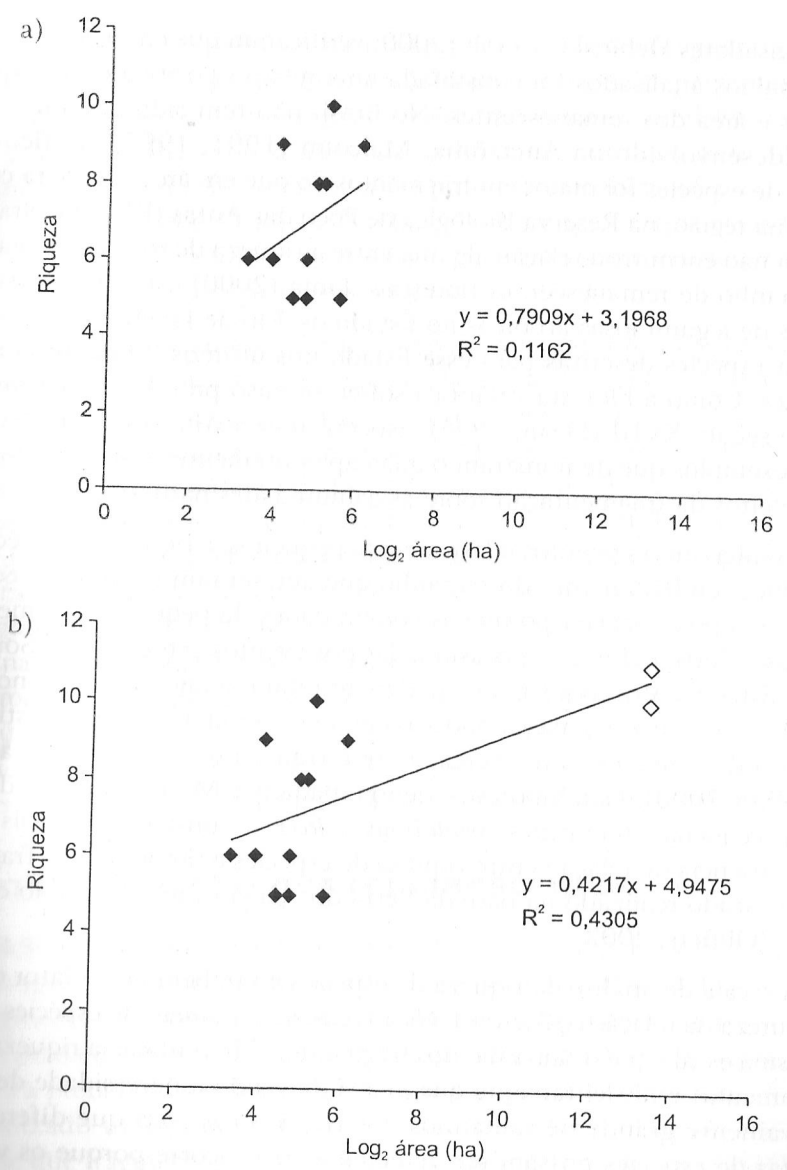


Figura 7 Relação espécie-área (a) antes e (b) após a inclusão de áreas de mata contínua na relação (modificado de Vieira *et al.*, 2003).

A redução na riqueza de espécies também pode ocorrer como o resultado não somente da perda de área e conseqüente redução das populações naturais. Áreas menores tendem a apresentar um número menor de habitats distintos e, conseqüentemente, reduzida diversidade de espécies associadas (Williams,

1964). Neste contexto, a perda de espécies pode estar mais relacionada à perda de habitat e não diretamente à perda de área dos remanescentes. Da mesma forma que a riqueza pode variar com o tamanho dos fragmentos, a abundância e composição de espécies também variam. Freqüentemente observa-se o aumento da abundância de algumas espécies em fragmentos florestais, quando comparado a áreas de habitat original contínuo. Vários estudos com pequenos mamíferos (roedores e marsupiais) encontraram relações negativas entre o tamanho de remanescentes e a densidade de algumas espécies (Debinski & Holt, 2000). Na REBIO de Poço das Antas, por exemplo, algumas espécies de pequenos mamíferos apresentaram abundâncias dez vezes maiores em fragmentos do que em áreas de mata contínuo adjacentes (Vieira *et al.*, 2003). Em contraste, no estudo realizado na base da Serra dos Órgãos (RJ), o roedor *Oryzomys russatus* ocorreu em áreas de mata contínuo, mas não foi capturado em nenhum dos onze fragmentos florestais amostrados na mesma região, entre os anos de 1999 e 2002 (Oliifiers, 2002). Essas variações na abundância, riqueza e composição de espécies em paisagens fragmentadas ocorrem primordialmente porque as espécies apresentam características ecológicas únicas que as fazem responder de maneira particular às alterações em seu habitat. Como a natureza das relações entre as diferentes espécies – e destas com seus respectivos habitats – é extremamente diversa, a gama de respostas das espécies à fragmentação também é igualmente diversa.

Isolamento

Quando aplicada a paisagens fragmentadas, a Teoria de Biogeografia de Ilhas prediz que o grau de isolamento dos fragmentos também afeta o número de espécies que estes apresentam, uma vez que em fragmentos mais isolados a taxa de colonização ou recolonização por espécies providas de outras áreas tende a ser menor. Além disso, o fluxo gênico reduzido entre populações de diferentes áreas, ocasionado por um grau de isolamento acentuado, pode causar a extinção de espécies, em conseqüência dos efeitos deletérios do endocruzamento e deriva gênica (Ralls *et al.*, 1986; Caughley, 1994). Dessa maneira, a redução na riqueza de espécies seria maximizada em fragmentos menores e mais isolados. O isolamento *per se*, por sua vez, é causado pela perda de habitats favoráveis à espécie na paisagem (Figuras 2 a 6).

O grau de isolamento dos fragmentos é maior quanto menor for o tamanho e/ou número de remanescentes existentes na paisagem. A Tabela 1 ilustra a perda de habitats bons representados por valores de aptidão da espécie superiores a 0,55 (Figuras 2 a 4). Note que a área e a proporção de tais habitats na paisagem diminuiriam com o desmatamento. Concomitantemente, há um aumento na distância entre os remanescentes de habitats favoráveis (Figuras 2 a 4).

Tabela 1 Mudanças na qualidade do habitat em área sujeita à fragmentação. Os dados correspondem à análise das áreas das Figuras 2 a 4. A área total em todas as figuras é de 81 ha. Habitats onde a espécie apresenta aptidão (w) maior que 0,55 foram considerados bons; $0,55 < w > 0,05$ = ruins; e $w < 0,05$ = negativos (habitats inóspitos à espécie). O conceito de aptidão é uma abstração e seus referidos valores são hipotéticos (reproduzido de Cerqueira *et al.*, 2003).

<i>Situação inicial</i>		
Qualidade do habitat	Área	% da área
Bom	38,77	47,86
Ruim	41,49	51,22
Negativo	0,74	0,91
<i>Logo após desmatamento</i>		
Qualidade do habitat	Área	% da área
Bom	12,19	15,05
Ruim	43,90	54,20
Negativo	24,91	30,75
<i>Algum tempo depois do desmatamento</i>		
Qualidade do habitat	Área	% da área
Bom	5,23	6,46
Ruim	30,22	37,31
Negativo	45,55	56,23

O entorno dos fragmentos

Define-se como entorno ou “matriz” toda e qualquer composição – vegetal ou de outra natureza – que circunde os remanescentes florestais e apresente fisionomia diferente destes. Nas Figuras 2 a 4, o entorno pode ser representado pelos habitats nos quais os valores de aptidão da espécie são negativos. Da mesma forma, nas Figuras 5 a 6, o entorno é formado pelas estradas, pastagens, casas, plantações e rios que circundam as manchas de floresta claramente evidenciadas.

A matriz pode influenciar as comunidades animais e vegetais de fragmentos na medida em que determina parcialmente a possibilidade de dispersão de indivíduos entre os remanescentes e, conseqüentemente, de processos de colonização e recolonização nestes. Funcionando de maneira seletiva, ela permite ou dificulta o movimento de indivíduos de diferentes espécies entre os fragmentos (Laurance, 1994; Gascon & Lovejoy, 1998).

A natureza da matriz, o grau de isolamento dos remanescentes e a capacidade intrínseca de dispersão que cada espécie apresenta definem em conjunto a probabilidade de ocorrência de dispersão entre os fragmentos e entre estes e outras fontes de colonizadores (Saunders *et al.*, 1991; Fahrig & Merriam, 1994). Estes três fatores determinam, portanto, o grau de isolamento *efetivo* dos fragmentos.

A forma dos remanescentes e o efeito de borda

A importância que a forma de um fragmento apresenta está no fato de ela se relacionar ao chamado *efeito de borda*. O efeito de borda refere-se a uma série de mudanças abióticas e bióticas que ocorrem principalmente nos limites de fragmentos ou florestas, mas que podem se estender por distâncias variadas em direção ao seu interior. Estas mudanças são o resultado das disparidades abióticas relacionadas ao ecótono que se forma entre o fragmento e seu entorno (Lovejoy *et al.*, 1986). As disparidades resultam em um conjunto de alterações microclimáticas que influenciam a estrutura da vegetação e as comunidades animais do remanescente (Laurance, 1994; Murcia, 1995; Didham, 1997; Stevens & Husband, 1998). Alterações na temperatura, umidade e incidência de ventos são acompanhadas por mudanças na estrutura da vegetação (Kapos *et al.*, 1997), como, por exemplo, a maior frequência de quedas de árvores e formação de clareiras (Laurance, 1997; Turton & Freiburger, 1997; Cosson *et al.*, 1999), alterações nas taxas de recrutamento de plântulas (Turton & Freiburger, 1997), além de aumento na abundância de cipós, lianas e plantas de sucessão secundária (Laurance, 1997; Lovejoy *et al.*, 1986). Por sua vez, as alterações microclimáticas e do habitat desencadeiam respostas por parte das comunidades animais ali presentes.

A forma do remanescente tende a ser relacionada à magnitude do efeito de borda, uma vez que representa a extensão total do ecótono formado entre o fragmento e a matriz que o circunda. Quanto mais irregular e recortada for a forma do fragmento, espera-se que maior seja o efeito de borda nele presente.

Em áreas onde o efeito de borda é predominante, freqüentemente observa-se uma diminuição na riqueza ou abundância de espécies animais especialistas ou com áreas de vida maiores, acompanhada por um aumento na riqueza ou abundância de espécies adaptadas a ambientes alterados (Laurance, 1994; Offerman *et al.*, 1995; Malcolm, 1997; Harrington *et al.*, 2001). A diminuição na área total de habitats inalterados pode causar redução nas populações das espécies que dependem exclusivamente de tais habitats e, em última instância, resultar na extinção local destas. Da mesma forma, aquelas espécies que requerem grandes quantidades de energia absoluta para sobreviverem e que, dessa maneira, necessitam de áreas de vida maiores para suprirem tal demanda energética podem ser localmente extintas em decorrência da eventual redução na disponibilidade de suas fontes alimentares, ocasionada pela fragmentação da paisagem. Por este motivo, animais de grande porte e, principalmente, os

predadores de topo de cadeia alimentar são freqüentemente os primeiros a desaparecerem em ambientes perturbados (Lovejoy *et al.*, 1986; Chiarello, 1999).

Embora a forma dos fragmentos seja freqüentemente utilizada como uma medida do efeito de borda em potencial atuando sobre as comunidades naturais locais, nem sempre é possível estabelecer relação direta de causa e efeito entre a forma do remanescente e a magnitude do efeito de borda. Isto ocorre em razão da influência de variáveis adicionais que freqüentemente maximizam ou não o efeito de borda. O corte seletivo, a intrusão de gado e a própria natureza da matriz são algumas das variáveis que influenciam a extensão de atuação do efeito de borda e seus efeitos sobre as comunidades animais e vegetais dos fragmentos.

Metapopulação

As populações de uma espécie não se distribuem continuamente, pois só podem subsistir como populações locais nas manchas de habitats que não são negativas. Como a extinção local é um evento que ocorrerá mais cedo ou mais tarde (Taylor & Taylor, 1979), no decorrer do tempo existirão manchas favoráveis desocupadas pela espécie. Entretanto, tais manchas favoráveis podem ser reocupadas após dispersão de indivíduos provenientes de populações em manchas vizinhas. Quando esta dinâmica de extinções e recolonizações ocorre regionalmente, as populações podem constituir uma *metapopulação*. Assim, uma metapopulação é um conjunto de populações que persiste pelo balanço de extinções e recolonizações locais.

A idéia inicial de metapopulação foi proposta por Levins (1969, 1970), que considerou que as colonizações ocorrem na proporção de manchas vazias. O conceito mais geral de metapopulação pode ser entendido pelo modelo resumido na Figura 8a. A dispersão de indivíduos entre as manchas de habitats favoráveis depende de atributos particulares de cada espécie, principalmente no que se refere à capacidade de dispersão. Algumas espécies podem mover-se com facilidade e por distâncias relativamente grandes, enquanto outras apresentam movimentos muito restritos em áreas de habitat negativas.

A distribuição das manchas favoráveis na paisagem é outro fator que determina a dispersão de indivíduos entre as manchas. Quanto maior o grau de isolamento de um fragmento de habitat favorável, menor é a probabilidade de ocorrer dispersão de indivíduos envolvendo aquele fragmento. Observações feitas em metapopulações naturais mostram que a recolonização ocorre apenas entre os fragmentos mais próximos (por exemplo, Thomas & Harrison, 1992). Outras observações mostram que grandes manchas de habitat podem servir de fonte permanente de emigrantes que recolonizam manchas menores (Figura 8b). Caso as manchas grandes mantenham populações permanentes, mesmo as manchas mais distantes podem vir a ser recolonizadas. Como em manchas menores a

probabilidade de extinção é maior, estas atuam como ralos onde as populações são mais freqüentemente extintas (Whittaker, 1998).

Metapopulações podem permitir a persistência de espécies numa paisagem fragmentada desde que a fragmentação não interfira fortemente na dinâmica metapopulacional. A perda de habitats favoráveis, aliada ao isolamento acentuado dos fragmentos de habitat, pode impossibilitar a manutenção da dinâmica metapopulacional, culminando na extinção de espécies.

Dada a importância do conceito de metapopulação, este tópico é abordado com mais detalhes em um outro capítulo.

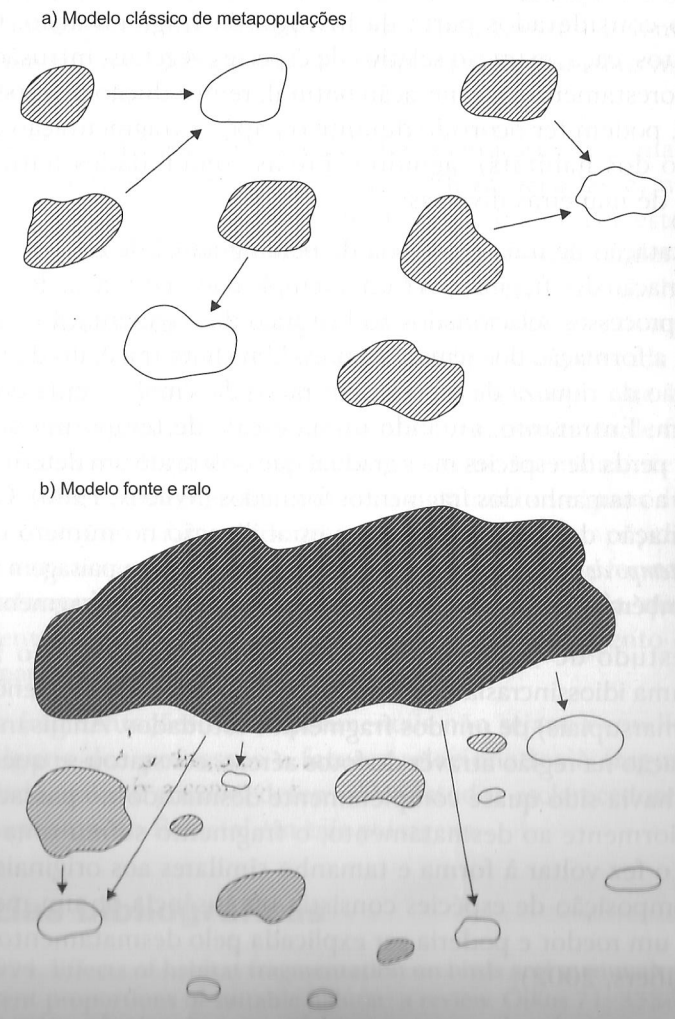


Figura 8 a) Modelo clássico de metapopulações; b) modelo fonte e ralo. As setas representam a dispersão de indivíduos. Figura baseada em Whittaker (1998).

A história da fragmentação

A maioria das paisagens fragmentadas no Brasil não consiste em experimentos delineados especificamente para o estudo deste processo. Isto significa que uma série de variáveis que atuam na determinação das comunidades da paisagem não são controladas ou conhecidas. O conhecimento de tais variáveis é importante para o entendimento do processo de fragmentação e seus efeitos sobre as comunidades naturais, sendo parte do estudo do *histórico da fragmentação*. O histórico da fragmentação de uma paisagem consiste na seqüência de acontecimentos que ocasionaram a formação dos fragmentos, bem como o tempo total de formação destes. Adicionalmente, todos os processos e fatores que atuaram sobre a paisagem até o momento do desenvolvimento do estudo também são considerados parte da história da fragmentação. Queimadas, desmatamentos, caça, extração seletiva de espécies vegetais, intrusão de espécies exóticas, reflorestamento, regeneração natural, reintrodução de espécies nativas, entre outros, podem ter ocorrido durante ou após a fragmentação em si (perda e isolamento dos habitats), agindo sobre as comunidades naturais locais e alterando-as de maneiras diversas.

A constatação de uma tendência de perda gradual de espécies que ocorre a partir da formação dos fragmentos é um exemplo da importância do conhecimento de fatores e processos relacionados ao histórico da fragmentação – neste caso, o tempo desde a formação dos remanescentes. Um efeito imediato da fragmentação é a diminuição da riqueza de espécies em razão da simples perda do habitat que estas ocupam. Entretanto, atuando numa escala de tempo maior, existe uma tendência de perda de espécies mais gradual que ocorre até um determinado limite, proporcional ao tamanho dos fragmentos formados (Wilcox, 1980). O tempo total desde a formação dos fragmentos até a estabilização no número de espécies é chamado de *tempo de relaxamento*. A riqueza de espécies numa paisagem fragmentada, portanto, também depende do tempo desde a formação dos fragmentos.

Num estudo de fragmentação realizado na bacia do rio Macacu, foi constatada uma idiosincrasia na composição de espécies de pequenos mamíferos (roedores e marsupiais) de um dos fragmentos estudados. Analisando a história da fragmentação na região através de fotos aéreas, constatou-se que o fragmento em questão havia sido quase completamente desmatado no passado (Figuras 5 e 6). Posteriormente ao desmatamento, o fragmento sofreu uma regeneração natural que o fez voltar à forma e tamanho similares aos originais. A idiosincrasia na composição de espécies consistia na ausência de um marsupial e na presença de um roedor e poderia ser explicada pelo desmatamento ocorrido no passado (Oliifiers, 2002).

No mesmo estudo, observou-se também uma associação entre a composição de espécies e a distância entre os fragmentos estudados. Esta associação foi

atribuída ao histórico do processo de fragmentação na região, aliado à capacidade intrínseca de dispersão e colonização das espécies. Uma vez que a fragmentação na região ocorreu de forma gradual, muitos dos fragmentos estudados constituíam um único remanescente ou faixa de mata original anos atrás. É maior a probabilidade de os fragmentos mais próximos entre si terem pertencido a um mesmo remanescente no passado e, conseqüentemente, possuírem uma composição de espécies mais parecida entre si. Isto ocorre porque, como já abordado anteriormente, mesmo em florestas contínuas, as populações se distribuem em manchas (Bowers & Matter, 1997), acompanhando os mosaicos de habitats distintos que a compõem. Aliada à semelhança na composição de espécies de fragmentos mais próximos entre si, está a maior probabilidade de eventos de dispersão seguidos de colonização (ou recolonização) ocorrerem entre fragmentos mais próximos. Portanto, estes dois fatores devem ter atuado concomitantemente na determinação da composição de pequenos mamíferos nos fragmentos.

Informações relativas ao histórico da fragmentação são as mais difíceis de serem obtidas, porque o processo por vezes leva décadas e, nestes casos, provavelmente não foi acompanhado desde o seu início. Por este motivo, os experimentos de fragmentação são os mais adequados para entender os efeitos da fragmentação sobre as comunidades. Tais estudos permitem o conhecimento da fauna anterior à fragmentação, o tempo total e a maneira como os remanescentes foram formados, além de possibilitarem a criação de réplicas de cada situação que se deseja investigar. Isto não significa dizer, no entanto, que estudos não experimentais não sejam importantes. Na verdade, experimentos de fragmentação em florestas tropicais são geralmente inviáveis. O que normalmente observamos é a formação gradual de fragmentos com formas, tamanhos e graus de isolamento diferentes, que se originaram por motivos diversos e em tempos diferentes. As Figuras 5 e 6 ilustram estas características: note a variedade de formas, tamanhos e graus de isolamento dos fragmentos formados; observe, ainda, que nem todos os remanescentes foram formados na mesma época. O fragmento chamado de "19" foi formado posteriormente ao fragmento "17".

Embora fragmentações não-experimentais não sejam a condição ideal de estudo de alguns dos processos e fatores relacionados à fragmentação da paisagem, ainda assim é possível desenvolver estudos esclarecedores acerca dos efeitos da fragmentação florestal em tais paisagens.

Referências bibliográficas

Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.