



**Universidade do Estado do Rio de Janeiro**  
Centro Biomédico  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

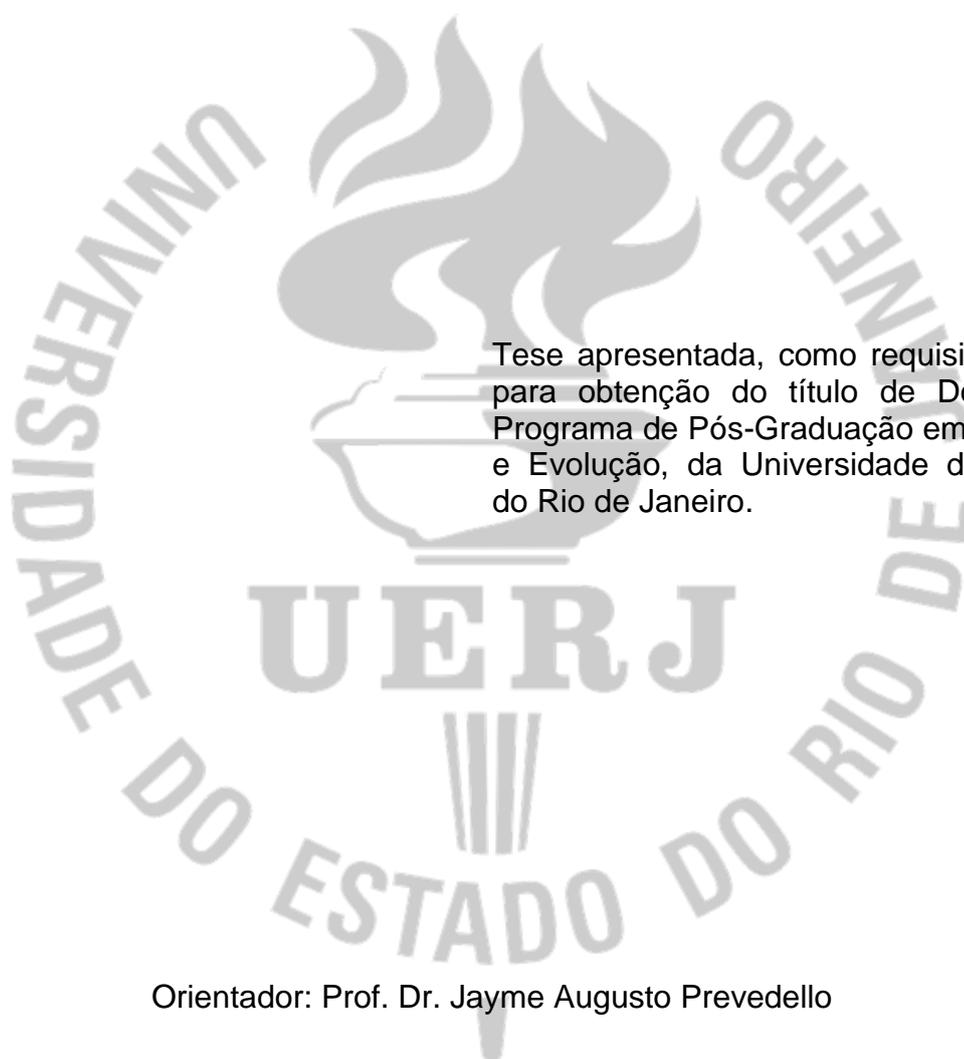
Clarice Braúna Mendes

**Efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a biodiversidade:  
uma busca por padrões, mecanismos e modelos aplicados à  
conservação**

Rio de Janeiro  
2023

Clarice Braúna Mendes

**Efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a biodiversidade: uma busca por padrões, mecanismos e modelos aplicados à conservação**



Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Jayme Augusto Prevedello

Rio de Janeiro

2023

CATALOGAÇÃO NA FONTE  
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

M538 Mendes, Clarice Braúna.  
Efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a biodiversidade: uma busca por padrões, mecanismos e modelos aplicados à conservação / Clarice Braúna Mendes. – 2023.  
197 f.: il.

Orientador: Jayme Augusto Prevedello  
Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Conservação da natureza - Teses. 2. Proteção ambiental. - Teses. 3. Biodiversidade - Teses. I. Prevedello, Jayme Augusto. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 502.3

Patricia Bello Meijinhos CRB7/5217 - Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese, desde que citada a fonte

---

Assinatura

---

Data

Clarice Braúna Mendes

**Efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a biodiversidade: uma busca por padrões, mecanismos e modelos aplicados à conservação**

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 25 de agosto de 2023.

Orientador:

Prof. Dr. Jayme Augusto Prevedello  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Banca examinadora:

---

Prof. Dr. Clinton Neil Jenkins  
Florida International University – FIU

---

Prof. Dr. Thomas Püttker  
Universidade Federal de São Paulo – Unifesp

---

Prof.<sup>a</sup> Dra. Mariana Moncassim Vale  
Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ

---

Prof.<sup>a</sup> Dra. Marina Zanin Gregorini  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Rio de Janeiro

2023

## DEDICATÓRIA

Dedico a todos os profissionais de saúde atuantes na pandemia de covid-19.

## AGRADECIMENTOS

Esses últimos quatro anos e meio me passaram a impressão de estar vivendo uma verdadeira maratona: cheguei nessa linha de chegada exausta, sempre tomando fôlego para mais correr mais. Quando olho para trás, é inevitável pensar que a largada não começou no início do doutorado, mas sim bem antes, com professores de ciência nas escolinhas me estimulando a me apaixonar pelos bichos e pela natureza. Obrigada a vocês por me mostrarem o caminho do bem tão cedo. Agradeço ao Prof. Helinho, por ter sido meu mentor na iniciação científica júnior anos depois e definitivamente ter me estimulado a entrar para a Biologia profissionalmente. Ser biólogo muitas vezes é um exercício solitário, porque temos a impressão de que estamos lutando contra tudo e todos, e aqueles mais beneficiados, os animais, plantas e seres vivos, muitas vezes não conseguem nos agradecer com palavras. Mas nos agradecem com sua beleza e complexidade, e isso vale a pena. Obrigada, natureza.

A corrida começou a se tornar mais séria quando entrei para o Fundão, e sou eternamente grata aos professores do curso de Biologia da UFRJ. Um obrigada muito especial ao Prof. Farjalla e à Prof<sup>a</sup>. Mariana Vale, vocês me mostraram em Eleco que a Ecologia poderia ser um tema fascinante, e eu me apaixonei de verdade durante a saída de campo para o PARNASO. Foi ali que eu decidi ser ecóloga. Agradeço também ao Prof. Marquinhos, ao Prof. Ricardo Monteiro e à Prof<sup>a</sup>. Margarete Macedo por darem continuidade e orientação a esse projeto de ecóloga. Obrigada também ao Prof. Arcoverde, nunca me esquecerei dos seus ensinamentos sobre estocasticidade, adaptação e evolução – sua presença faz muita falta por aqui. Meu muito obrigada a todos os amigos e colegas dos laboratórios em que estagiei. Um agradecimento especial ao Gabriel Khattar, de cujas palavras sempre irei me lembrar: “não adianta saber muito de estatística se você não conhece a história de vida do seu táxon de estudo”. Tive prazer em estar todos os dias nesse curso e nunca me arrependi dessa decisão. Ganhei grandes amigos e amores, e àqueles que perduraram até o dia de hoje, meu muito obrigada: Cecília, Diogo, JJ, João e Tati e todos os agregados. Miriam e família em especial, vocês são de uma generosidade sem igual e o motivo por eu ter me apaixonado pela Tijuca!

Houve um primeiro momento muito decisivo nessa minha maratona, e foi quando eu conheci o Jayme. Me lembro até hoje de como ele me recebeu sem pestanejar há apenas um mês antes da seleção de mestrado no PPGEE. Não sei o que se passou na cabeça dele em me aceitar, mas eu sei que deu certo. Estar ao seu lado nesses últimos 6 anos e meio foi um prazer, e não consigo realmente dizer o quanto aprendi contigo em todos os sentidos. Muitas vezes a gente se estressou com os dados (sempre muito abundantes), ficou com dor de cabeça tentando resolver problemas e em alguns momentos tivemos que parar porque o corpo e a mente estavam muito exauridos do percurso. Foi difícil, vez ou outra caímos, muitos obstáculos na pista. Mas acho que o nível de confiança que criamos a partir daí foi mais do que recompensador. Obrigada por tudo e obrigada por ter se tornado meu amigo. Que sigamos, juntas!

Entrando na Uerj, conheci uma série de pessoas que fizeram toda a diferença no meu dia-a-dia. Obrigada aos coordenadores do PPGEE, Prof. Bruno Rosado e Prof<sup>a</sup>. Eugenia Zandonà, por proporcionarem apoio, ensinamentos e terem facilitado os trâmites do doutorado sanduíche. Agradeço também à Soninha e Silvia por sempre darem apoio, seja emocional, financeiro ou logístico. Obrigada a todos do Lepai e agregados pela excelente convivência e troca de ideais, Marco, Quezia, Gabriel, Vevê, Andrea, Tiago e Renata. Um agradecimento especial ao Julian, que em um momento de muita fragilidade, estendeu a mão para me ajudar. Muito obrigada a todos dos outros laboratórios pelas conversas descontraídas e por oferecerem um ombro amigo nos momentos de estresse: Martin, Gui, Ítalo, Pedrão, Rafa, Bruninha, Bia, Vini, Kauã, Fê e Yasmin. Obrigada a todos os professores que participaram da minha banca de mestrado, foi um momento marcante nessa trajetória. Agradeço também à Capes (o presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001) pela bolsa de doutorado e de doutorado-sanduíche, e ao CNPq e à Faperj, pelos auxílios financeiros diversos.

No doutorado, me vi muitas vezes correndo sozinha, só ouvindo o som da minha respiração e dos passos. Foi um momento de grande solidão, mas, na verdade, eu não estava só: sempre havia um profissional de saúde por detrás de um caminho livre na pandemia. Agradeço imensamente seus esforços e a vocês dedico essa tese. Um agradecimento a três pessoas que me acompanharam muito

intensamente, mesmo que por um período curto de tempo, nesses 4 anos: Monja Zentchu, Dolores e Pedro. Vocês me trouxeram calma, reflexão e transparência em momentos de dificuldade imensa. Um agradecimento à equipe do Ambiental Pro, Henrique e Bruna: se os mapas dessa tese saíram bem-feitos, foi por causa de vocês! Obrigada a Gabriel, Artur Obino e toda a equipe do SAGE, por me receberem de braços abertos justamente na reta final do doutorado, tão cheia de desafios. Agradeço a todos os professores que se dispuseram a participar da minha banca de Doutorado e da minha qualificação: Prof. Clinton Jenkins, Prof. Thomas Püttker, Prof<sup>a</sup> Mariana Vale, Prof<sup>a</sup> Marina Zanin, Prof. Vinícius Farjalla, Prof. Marcus Vinicius e Prof<sup>a</sup>. Nena Bergallo. Tenho absoluta certeza de que esse trabalho está em boas mãos e tenho um orgulho imenso de poder compartilhá-lo com vocês.

Um segundo momento decisivo na minha maratona, e porque não dizer na minha vida, foi o aceite de trabalhar com o Prof. Nicholas Gotelli, também conhecido como Nick. Lembro-me como se fosse hoje, após ler seu livro “Ecologia”, de ter pensado: “quero trabalhar com esse cara!”. Nick não é apenas um pesquisador brilhante e com a maior clareza de raciocínio que eu já vi na vida. Ele também é uma pessoa extremamente humana, gentil e com um excelente senso de humor. Ter trabalhado com ele foi uma das maiores honras da minha vida, um sonho que se tornou realidade, e agradeço todos os dias por ter tido essa oportunidade – obrigada por querer trabalhar comigo mesmo depois de todos os perrengues que passamos juntos. Eu saí totalmente transformada do sanduíche, mais segura e confiante. De quebra, ainda pude morar em Vermont, fazendo novos amigos e vivendo experiências incríveis nos EUA! Obrigada, Charlie, Saul, Leo, Lara e Vitor, pelo companheirismo! Obrigada, pôr-do-sol do Lake Champlain, você foi terapêutico.

Finalmente, é necessário agradecer ao núcleo que é a luz da minha vida: obrigada à minha família, que me deu a vida, aconchego e referência. Vocês são a minha raiz e potência, dinda Zé Colmeia, tio, tias, primos e vovó. Meu obrigada a Maria, por ser afeto infinito, generosidade e letramento racial na mais tenra idade. O meu imenso agradecimento aos meus pais, Ernani e Rita, exemplos de persistência e honestidade, por sempre me apoiarem, sempre me impulsionarem quando eu já não queria mais correr, quando eu já não acreditava muito no que estava fazendo. E meu muito obrigada ao meu parceiro de vida, Leonardo, por estar sempre ali ao meu lado, meu confidente, amigo e amor. Essa linha de chegada é nossa. Eu amo vocês.

Três coisas que não podem ser escondidas por muito tempo: o sol, a lua e a verdade.

*Buda*

## RESUMO

MENDES, Clarice Braúna. *Efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a biodiversidade: uma busca por padrões, mecanismos e modelos aplicados à conservação*. 2023. 197f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2023.

A crise da biodiversidade encontra-se alarmante, com perda global de mais de metade das populações das espécies entre 1970 e 2018, e considera-se que uma das suas principais causas são os processos combinados de perda e fragmentação de habitat. Hipóteses como a Hipótese da Quantidade de Habitat (HQH), a existência de limiares na resposta das comunidades biológicas à perda de habitat, e o debate do SLOSS (“*single large or several small*”) foram desenvolvidas para tentar compreender melhor a influência relativa da perda e fragmentação de habitat sobre a estruturação de comunidades em paisagens fragmentadas. Embora a resolução dessas hipóteses seja urgente para a conservação, elas ainda não foram completamente elucidadas. O objetivo geral deste trabalho é investigar os efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a biodiversidade na busca por padrões, mecanismos explicativos e, finalmente, modelos aplicados à conservação. Permeando cada uma das hipóteses citadas anteriormente, estruturamos o trabalho da seguinte forma: Capítulo 1) uma extensa síntese analítica global que quantifica a variação da riqueza de espécies em relação à quantidade de habitat na paisagem; Capítulo 2) um estudo de caso que propõe aplicar os padrões detectados no Capítulo 1 a Áreas de Proteção (APs) globais que potencialmente sofreram redução da sua área original nas últimas décadas devido a mudanças legais, e analisar os fatores socioeconômicos motivadores destas e de outras mudanças legais em APs; Capítulo 3) compreender os desafios metodológicos relacionados ao debate do SLOSS. Nossos resultados indicam que: i) há sim um efeito geral positivo da quantidade de habitat sobre a riqueza de comunidades globalmente, mas há muita variabilidade nesse efeito entre comunidades e paisagens; ii) trabalhar com um limiar de 30% na quantidade de habitat, embora com aplicabilidade restrita, é um bom primeiro passo para a conservação das espécies; iii) a redução de área promulgada para APs no mundo pode causar uma perda potencial média de 394 espécies de vertebrados por AP, com uma vulnerabilidade de vertebrados em APs maior em regiões tropicais devido a atividades de alto impacto modificador da paisagem; iv) o viés amostral e a própria distribuição espacial da riqueza de espécies em uma paisagem possuem influência determinante na maximização da biodiversidade dentro do debate do SLOSS. Esperamos apoiar tomadores de decisão de maneira mais decisiva com estes resultados, contribuindo para que grandes agendas globais de proteção às espécies e ecossistemas atinjam, de fato, seus objetivos propostos.

Palavras-chave: Escala da paisagem. Fragmentação *per se*. Cobertura de floresta. PADDDs. Relação espécies-área.

## ABSTRACT

MENDES, Clarice Braúna. *Effects of habitat loss and fragmentation on biodiversity: a search for patterns, mechanisms and models applied to conservation*. 197f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2023.

The biodiversity crisis is alarming, with a global loss of over half of the species populations between 1970 and 2018. One of the main causes of this crisis is considered to be the combined processes of habitat loss and fragmentation. Hypotheses such as the Habitat Amount Hypothesis (HAH), the existence of thresholds in the response of biological communities to habitat loss, and the SLOSS ("single large or several small") debate have been developed to better understand the relative influence of these processes on community structuring in fragmented landscapes. Although solving these hypotheses is urgent for conservation, they have not yet been fully elucidated. The main objective of this work is to investigate the effects of habitat loss and fragmentation on biodiversity in a search for patterns, explanatory mechanisms and, ultimately, models applied to conservation. Working on each of the hypotheses previously mentioned, we structured this thesis as follows: Chapter 1) an extensive global analytical synthesis that quantifies the variation of species richness in response to habitat amount at the landscape scale; Chapter 2) a case study that proposes applying the patterns detected in Chapter 1 to global Protected Areas (PAs) that suffered an enacted reduction in their original area in recent decades due to legal changes, and analyzing the socioeconomic factors driving these and other legal changes applied to PAs; Chapter 3) to understand the methodological challenges related to the SLOSS debate. Our results indicate that: i) there is indeed a general positive effect of habitat amount on species richness across global communities, but a lot of variability of this effect is detected between communities and landscapes; ii), although with a restrictive applicability, working with a habitat amount threshold of 30% is a good first step towards species conservation; iii) there may be an average loss of 394 vertebrates species per PA that suffered an enacted reduction in its original area, with an increasing vulnerability of vertebrates in PAs in tropical regions due to activities with a high modifying impact on the landscape; iv) sampling bias and the spatial distribution of species richness in a landscape have a decisive influence on maximizing biodiversity within the SLOSS debate. We hope to support decision makers more decisively with these results, contributing to major global agendas for the protection of species and ecosystems actually reaching their proposed objectives.

Keywords: Landscape scale. Fragmentation *per se*. Forest cover. PADDDs. Species-area relationship.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Fluxograma ilustrativo das etapas metodológicas do trabalho.....	31
Figura 2 -	Distribuição dos 59 estudos nos distintos biomas globais.....	45
Figura 3 -	Diferenças das análises nas escalas da mancha e da paisagem...	54
Figura 4 -	Padrão de distribuição por regiões globais da riqueza de espécies de vertebrados em APs que sofreram eventos PADDD.....	88
Figura 5 -	Padrão de distribuição global da riqueza de espécies de vertebrados em APs que sofreram diferentes tipos de eventos PADDD.....	89
Figura 6 -	Padrão de distribuição global da riqueza de espécies de vertebrados de acordo com o impacto das causas de promulgação em APs que sofreram PADDD.....	90
Figura 7 -	Mapa de localização das 24 APs selecionadas para análise da perda potencial de espécies e frequência de limiares na quantidade de habitat por <i>downsizing</i> .....	91
Figura 8 -	Resposta da riqueza de espécies de vertebrados ao tipo de evento PADDD e ao impacto de suas causas de promulgação.....	93
Figura 9 -	Diferentes configurações resultantes da construção de curvas SLOSS de acumulação de espécies.....	117
Figura 10 -	Criação da paisagem simulada a partir de dados de um estudo empírico.....	119
Figura 11 -	Três comunidades de anfíbios geradas por distintos gradientes de distribuição de indivíduos nos fragmentos da paisagem simulada.....	122
Figura 12 -	Cinco esquemas de desenho amostral utilizados para a construção das curvas SLOSS.....	124

Figura 13 - Resultados das comparações de curvas SLOSS de cada comunidade simulada sob diferentes esquemas amostrais.....	129
Figura 14 - Possíveis resultados das comparações de curvas SLOSS de cada comunidade simulada para métodos de rarefação.....	140
Figura 15 - Análise alternativa dos efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies.....	161
Figura 16 - Ajuste do modelo de um limiar contínuo a um dos <i>datasets</i> selecionados para análises.....	162
Figura 17 - Padrão de distribuição por regiões globais da riqueza de cada táxon em APs que sofreram eventos PADDD.....	176
Figura 18 - Padrão de distribuição global da riqueza de cada táxon em APs que sofreram diferentes tipos de eventos PADDD.....	178
Figura 19 - Padrão de distribuição global da riqueza de cada táxon de acordo com o impacto das causas de promulgação em APs.....	179
Figura 20 - Resposta da riqueza de espécies de cada táxon ao tipo de evento PADDD e ao impacto de suas causas de promulgação.....	184
Figura 21 - Histograma com a distribuição da abundância relativa das espécies de anuros coletados no município de Cachoeira de Macacu, estado do Rio de Janeiro, Brasil.....	190
Figura 22 - Densidade de indivíduos em cada fragmento das distintas comunidades simuladas, sob diferentes esquemas amostrais.....	191
Figura 23 - Esforço amostral aplicado em esquemas de amostragem enviesados e não-enviesados.....	194
Figura 24 - Curvas SLOSS resultantes dos diferentes esquemas amostrais aplicados à comunidade simulada com densidades de indivíduos iguais em todos os fragmentos.....	195
Figura 25 - Curvas SLOSS resultantes dos diferentes esquemas amostrais aplicados à comunidade simulada com maiores densidades de indivíduos em fragmentos maiores.....	196
Figura 26 - Curvas SLOSS resultantes dos diferentes esquemas amostrais aplicados à comunidade simulada com maiores densidades de indivíduos em fragmentos menores.....	197

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de relação espécies-área (REA) e de um limiar contínuo aos <i>datasets</i> .....	46
Tabela 2 -	Resultado da seleção de modelos utilizando o GLMM com distribuição de erro binomial (“Linear” = 0 versus “Com limiar” = 1).....	48
Tabela 3 -	Resultado da seleção de modelos utilizando o GLMM com valores do parâmetro z.....	48
Tabela 4 -	Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Todos os Vertebrados”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial.....	93
Tabela 5 -	Resultados do ajuste dos modelos linear e de um limiar contínuo a todos os <i>datasets</i> e seus respectivos valores de $\Delta AICc$ .....	163
Tabela 6 -	<i>Datasets</i> selecionados e suas respectivas caracterizações de espécies e paisagens.....	166
Tabela 7 -	Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos <i>datasets</i> utilizando seleção por <i>log-likelihood</i> .....	171
Tabela 8 -	Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos <i>datasets</i> com a riqueza bruta e a quantidade de habitat padronizada.....	171
Tabela 9 -	Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos <i>datasets</i> com a riqueza bruta e a quantidade de habitat padronizada, utilizando seleção por <i>log-likelihood</i> .....	172
Tabela 10 -	Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos <i>datasets</i> com a riqueza e a quantidade de habitat brutas.....	172

Tabela 11 -	Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos <i>datasets</i> com a riqueza e quantidade de habitat brutas, utilizando seleção por <i>log-likelihood</i> .....	173
Tabela 12 -	Performance das estruturas de autocorrelação para os cinco modelos com diferentes variáveis dependentes.....	174
Tabela 13 -	APs que sofreram <i>downsizing</i> e foram selecionadas para estimativa da perda potencial de espécies e de efeitos potenciais de limiares.....	180
Tabela 14 -	Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Mamíferos”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial.....	182
Tabela 15 -	Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Anfíbios”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial.....	182
Tabela 16 -	Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Répteis”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial.....	183
Tabela 17 -	Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Aves”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial.....	183
Tabela 18 -	Dados da paisagem do estudo empírico de anfíbios (Anura) realizado no município de Cachoeira de Macacu, estado do Rio de Janeiro, Brasil.....	185
Tabela 19 -	Espécies de anuros registradas pelo método de pesquisa de encontro visual na paisagem do estudo empírico.....	186
Tabela 20 -	Correspondência entre os tamanhos dos fragmentos na paisagem do estudo empírico e na paisagem simulada.....	189

## SUMÁRIO

	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	18
1	<b>Há padrões gerais de resposta das comunidades biológicas à quantidade de habitat? Uma síntese global</b> .....	23
1.1	<b>Introdução</b> .....	23
1.2	<b>Materiais e métodos</b> .....	30
1.2.1	<u>Compilação e curadoria de dados</u> .....	30
1.2.2	<u>Extração e classificação dos dados relativos à caracterização das paisagens e das espécies</u> .....	35
1.2.3	<u>Análise de dados</u> .....	36
1.2.4	<u>Transformação dos dados e comparação de modelos baseados em REA e em um limiar contínuo</u> .....	36
1.2.5	<u>Efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza</u> .....	39
1.2.6	<u>Fatores explicativos do melhor ajuste ao modelo linear ou de um limiar contínuo</u> .....	41
1.2.7	<u>Fatores explicativos do efeito da quantidade de habitat sobre a riqueza ...</u> .....	42
1.3	<b>Resultados</b> .....	44
1.3.1	<u>Comparação de modelos e efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies</u> .....	44
1.3.2	<u>Efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies</u> .....	44
1.3.3	<u>Fatores explicativos do melhor ajuste ao modelo linear ou a de um limiar contínuo</u> .....	47
1.3.4	<u>Fatores explicativos do efeito positivo da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies</u> .....	47
1.4	<b>Discussão</b> .....	50
1.4.1	<u>Da escala da mancha à escala da paisagem: comparando os diferentes ajustes de modelos</u> .....	51
1.4.2	<u>Quanto mais, melhor? Quão geral é a resposta da riqueza de espécies à quantidade de habitat na paisagem</u> .....	55
1.4.3	<u>Por que é tão difícil determinar a sensibilidade da resposta da riqueza de espécies à quantidade de habitat?</u> .....	57

1.5	<b>Conclusão</b> .....	60
2	<b>Aplicando padrões de resposta das comunidades biológicas à perda de habitat na conservação: um estudo de caso em Áreas de Proteção globais</b> .....	72
2.1	<b>Introdução</b> .....	72
2.2	<b>Materiais e métodos</b> .....	78
2.2.1	<u>Compilação e extração de dados</u> .....	78
2.2.2	<u>Mapas de distribuição de espécies</u> .....	78
2.2.3	<u>Eventos PADDD</u> .....	79
2.2.4	<u>Tratamento e processamento dos dados georreferenciados</u> .....	82
2.2.5	<u>Análise de dados</u> .....	83
2.2.6	<u>Estimando a perda de espécies em APs devido ao <i>downsizing</i></u> .....	83
2.2.7	<u>Avaliando a frequência dos diferentes tipos de eventos PADDD em distintas APs globais</u> .....	85
2.3	<b>Resultados</b> .....	87
2.3.1	<u>Impacto dos eventos <i>downsizing</i> sobre a biodiversidade em APs</u> .....	87
2.3.2	<u>Padrões gerais dos eventos PADDD ao redor do mundo</u> .....	92
2.4	<b>Discussão</b> .....	94
2.4.1	<u>Comunidades biológicas em risco e perspectivas aos tomadores de decisão</u> .....	94
2.4.2	<u>Uma coincidência trágica: a vulnerabilidade das espécies nos últimos grandes refúgios de biodiversidade</u> .....	97
2.5	<b>Conclusão</b> .....	101
3	<b>Paisagens fragmentadas são de fato mais diversas? Uma nova abordagem metodológica para o debate do SLOSS</b> .....	111
3.1	<b>Introdução</b> .....	111
3.2	<b>Materiais e métodos</b> .....	118
3.2.1	<u>Do estudo empírico às comunidades simuladas</u> .....	118
3.2.2	<u>Esquemas amostrais e construção das curvas SLOSS</u> .....	125
3.3	<b>Resultados</b> .....	128
3.3.1	<u>Comparação das curvas SLOSS apenas sob censo completo</u> .....	128
3.3.2	<u>Comparação das curvas SLOSS sob diferentes esquemas de amostragem</u> .....	128

3.4	<b>Discussão</b> .....	132
3.4.1	<u>Quais fatores influenciam resultados de comparações de curvas SLOSS?</u> .....	132
3.4.2	<u>Influência das características das comunidades</u> .....	132
3.4.3	<u>Influência dos esquemas amostrais</u> .....	134
3.4.4	<u>Há realmente maior diversidade de espécies em paisagens fragmentadas?</u> .....	137
3.4.5	<u>A rarefação como uma alternativa à solução do debate do SLOSS</u> .....	139
3.5	<b>Conclusão</b> .....	142
	<b>CONCLUSÃO GERAL</b> .....	152
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	155
	<b>APÊNDICE A</b> – Detalhamento dos procedimentos metodológicos do Capítulo 1 .....	161
	<b>APÊNDICE B</b> – Detalhamento dos dados e resultados das comparações de modelos baseados em REA e em um limiar contínuo .....	166
	<b>APÊNDICE C</b> – Performance das estruturas de autocorrelação aplicadas aos dados de PADDDs .....	174
	<b>APÊNDICE D</b> – Resultados complementares obtidos com as análises sobre os dados de PADDDs .....	176
	<b>APÊNDICE E</b> – Dados extraídos do estudo empírico para construção das comunidades simuladas .....	185
	<b>APÊNDICE F</b> – Gradientes de distribuição de indivíduos nos fragmentos das distintas comunidades simuladas .....	191
	<b>APÊNDICE G</b> – Diferenças no esforço aplicado em esquemas de amostragem enviesados e não-enviesados .....	194
	<b>APÊNDICE H</b> – Curvas SLOSS obtidas a partir da aplicação dos diferentes esquemas amostrais nas comunidades simuladas .....	195

## INTRODUÇÃO GERAL

Há mais de 30 anos, políticas públicas globais vêm sendo implementadas para deter a crescente perda de biodiversidade, incluindo estratégias como a restauração florestal, e a criação de corredores ecológicos e de Áreas de Proteção (APs) (ADAMS, 2004; CARDOSO et al., 2022; JORDAN; PETERS; ALLEN, 1988; KRONER et al., 2019; MARCO et al., 2015; RANDS et al., 2010; TEWS et al., 2004). Entretanto, esse esforço não impediu que as populações de comunidades biológicas declinassem a uma taxa média alarmante de 69% entre 1970 e 2018 (WWF, 2022). Tendo em vista este quadro crítico, uma nova agenda de proteção das espécies foi recentemente firmada pela Cúpula Internacional de Biodiversidade em Montreal (COP15), a qual estipulou, dentre outras metas, o “compromisso 30x30”: a conservação de pelo menos 30% das superfícies terrestres, de água doce e marinhas; e a completa restauração ou parcial de pelo menos 30% de ecossistemas terrestres, de água doce e marinhos até 2030 (CBD, 2022; FINDLAY, 2023). Esta agenda ambiciosa pode enfrentar desafios à sua implementação, assim como ocorreu com sua predecessora, os “Objetivos da Biodiversidade de Aichi” (CBD, 2010). As metas de Aichi, por exemplo, impulsionaram a criação de novas APs terrestres e marinhas globais (BUTCHART et al., 2015; GELDMANN et al., 2019; UNEP; IUCN; NGS, 2018), mas não foram capazes de deter as modificações legais que diversas APs existentes sofreram nas últimas décadas. Além disso, as condições em que as paisagens se encontram após os processos de perda e fragmentação de habitat também se configuram em um desafio adicional ao sucesso dessa agenda.

Essas paisagens são geradas por ação antrópica (ELLIS, 2011), majoritariamente para a expansão de áreas urbanas (SETO; GÜNERALP; HUTYRA, 2012), fronteiras agrícolas (GALÁN-ACEDO et al., 2019; FOLEY et al., 2011; TILMAN et al., 2011) e demais mudanças de uso da terra (MIRANDA et al., 2017), atendendo às demandas da crescente população humana (FOLEY et al., 2011; WWF, 2022). Dentro deste contexto, a perda de habitat, determinada como a simples redução na quantidade original de habitat, em conjunto com a fragmentação de habitat *per se* (i.e., subdivisão espacial do habitat independente da perda; daqui

em diante, apenas “fragmentação de habitat”), são consideradas por alguns estudos na literatura como algumas das maiores ameaças à biodiversidade global (e.g. IBANEZ et al., 2014; HADDAD et al., 2015; HANSKI, 2015; LINDENMAYER; FRANKLIN, 2002). Esses processos alteram os padrões de distribuição da riqueza e abundância das espécies no espaço por meio de várias formas, como a alteração das taxas de dispersão de indivíduos entre manchas (ATMAR; PATTERSON, 1993; BENDER; TISCHENDORF; FAHRIG, 2003; DOOLEY; BOWERS, 1998; FAHRIG, 1997, 2003; MARTIN; FAHRIG, 2016), o aumento das taxas de mortalidade devido a processos estocásticos (HANSKI, 1998; LOMOLINO, 2000; MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967; MARTIN; FAHRIG, 2016; STAUDE et al., 2017), e o colapso de importantes interações interespecíficas nas comunidades (KAREIVA, 1987; MURCIA, 1995; SPIESMAN; INOUYE, 2013). Esse cenário impõe desafios consideráveis à sobrevivência das comunidades biológicas, que podem apresentar maior (e.g. espécies especialistas de floresta) ou menor (e.g. espécies generalistas ou de áreas abertas) sensibilidade a esses fatores (KING; BAKER, 2011; FAHRIG, 2013, 2017; HANSKI, 2015; PARDINI et al., 2009, PFEIFER et al., 2017).

Inúmeras hipóteses têm sido levantadas para se compreender melhor como a perda e a fragmentação de habitat podem afetar a biodiversidade. O papel do tamanho, isolamento e qualidade de habitat de manchas na modificação da distribuição da riqueza, abundância total e diversidade de espécies em paisagens fragmentadas encontra-se no cerne de praticamente todas as discussões relacionadas a esse tema (e.g. FAHRIG, 2003, 2013, 2017; FAHRIG et al., 2022; PARDINI et al., 2010; PÜTTKER et al., 2020; VIEIRA et al., 2018; WILLMER; PÜTTKER; PREVEDELLO, 2022). Fahrig (2013) propôs que a quantidade de habitat na escala da paisagem (e não da mancha de habitat) seria um preditor melhor da estrutura das comunidades, independentemente da configuração espacial e geométrica das manchas. Essa hipótese, denominada “Hipótese da Quantidade de Habitat” (HQH, sensu FAHRIG, 2013) vai de encontro às premissas da Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI, sensu MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967), nas quais o tamanho e isolamento de manchas individuais de habitat teriam papel central na estruturação de comunidades, sendo análogos ao tamanho e isolamento de ilhas verdadeiras (i.e., cercadas por água). Alguns estudos têm corroborado (ver meta-análise de WATLING et al., 2020) e outros refutado (HADDAD et al., 2017;

SALDHANA-BUENO; PERES, 2019; SAURA, 2020, 2021) a HQH em detrimento da TBI, de modo que ainda não é possível determinar se a quantidade de habitat, de fato, é o melhor preditor da estrutura das comunidades em paisagens fragmentadas.

Outra hipótese relacionada aos efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a biodiversidade é o da não-linearidade da resposta das espécies a essa perda (ANDRÉN, 1994; ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; FAHRIG, 2003; MATTHEWS et al., 2014; PARDINI et al., 2010; TOMS; LESPERANCE; 2003; SWIFT; HANNON, 2010). Segundo essa hipótese, que pode ser entendida como uma modificação da TBI, quanto maior a perda de habitat na escala da paisagem, maiores as modificações no tamanho e isolamento das manchas que compõem essa paisagem. Haveria, portanto, um ponto de mudança abrupta, ou limiar, na quantidade de habitat na paisagem, abaixo do qual a viabilidade das populações seria impossibilitada devido às reduzidas chances de recolonização e ao grande número de extinções locais (ANDRÉN, 1994; FAHRIG, 2003; PARDINI et al., 2010). A presença de limiares na resposta da biodiversidade à perda de habitat pode variar não apenas devido à composição da matriz (BOESING; NICHOLS; METZGER, 2018; SÁNCHEZ-DE-JESÚS et al., 2016) e à configuração espacial das manchas na paisagem (ANDRÉN, 1994; FAHRIG, 2003; VILLARD; METZGER, 2014), mas também devido às próprias características ecológicas das espécies (PARDINI et al., 2009; RHODES et al., 2008; SWIFT; HANNON, 2010). Estudos já relataram variação de valores de limiares de resposta das espécies para a quantidade de habitat de 5 a 90% (BASCOMPTE; SOLÉ, 1996; SHENNAN-FARPÓN; VISCONTI; NORRIS, 2021; SWIFT; HANNON, 2010; WITH; KING, 2001), o que dificulta a chegada de um consenso na estimativa destes limiares para comunidades biológicas como um todo.

Talvez a hipótese que mais tenha suscitado discussões sobre o papel do tamanho e isolamento das manchas na estruturação de comunidades é aquela que iniciou o debate do SLOSS (“*single large or several small*”). Derivado também da TBI, este debate iniciou-se há mais de 40 anos (DIAMOND, 1975), com a proposição inicial de que uma única mancha grande (contínua; “*single large*”) em uma paisagem, ou mesmo em um arquipélago, possuiria maior riqueza de espécies que várias pequenas manchas de área total correspondente (“*several small*”). Segundo Diamond (1975), as espécies correriam menor risco de extinção em populações de grandes ilhas, já que seriam menos vulneráveis às flutuações populacionais. Embora

esta hipótese tenha sido, desde então, largamente utilizada para o desenho de reservas e parques (e.g. IUCN, 1980), diversos estudos empíricos apontam que, na verdade, várias pequenas manchas teriam maior valor para preservação da biodiversidade (e.g. BOECLEKN, 1997; HIGGS; USHER, 1980; QUINN; HARRISON, 1988; SIMBERLOFF; ABELE, 1976; VIROLAINEN et al., 1998), ideia defendida por duas revisões de literatura de estudos SLOSS realizadas por Fahrig (2017, 2020). Assim como no caso da HQH e da existência de limiares na quantidade de habitat, esse debate está ainda longe de ser resolvido por uma série de razões, principalmente metodológicas (FAHRIG, 2020; FATTORINI, 2010; GAVISH; ZIV; ROSENZWEIG, 2011; ROBISON; QUINN, 1982), sendo necessários estudos que resolvam os atuais problemas existentes para uma melhor compreensão dos processos que determinam se paisagens mais fragmentadas detêm, ou não, maior riqueza ou diversidade de espécies que paisagens mais contínuas.

Solucionar as hipóteses anteriores forneceria embasamento teórico mais consistente às conhecidas seis regras de *design* de APs propostas na década de 1970 (DIAMOND, 1975; MAY, 1975; TERBORGH, 1974; WILSON; WILLIS, 1975), relacionadas ao tamanho, isolamento, formato e quantidade de habitat ideais nestes refúgios remanescentes (ver Figura 2 em WILLIAMS; REVELLE; LEVIN, 2005). Além disso, a resolução dessas hipóteses talvez auxilie na determinação da própria importância relativa dos efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a biodiversidade, ainda não muito clara na literatura (FAHRIG, 2003, 2017; FAHRIG et al., 2019; FLETCHER et al., 2018; VILLARD; METZGER, 2014). A princípio, a perda de habitat de fato possui efeitos fortes, consistentes e negativos sobre a biodiversidade (FAHRIG, 2003, 2017; FAHRIG et al., 2019). Por outro lado, a magnitude e direção dos efeitos da fragmentação de habitat ainda são fonte de intenso debate (ver FAHRIG et al., 2019 e FLETCHER et al., 2018), tendo sido definidos, em sua maior parte, como não-significativos, ou positivos na maioria dos (poucos) casos em que são significativos (FAHRIG, 2003, 2017; FAHRIG et al., 2019). A distinção entre os efeitos da perda e da fragmentação de habitat possui grande importância teórica e aplicada na Ecologia, já que paisagens com a mesma quantidade de habitat, mas diferentes níveis de fragmentação, podem manter diferentes níveis de diversidade biológica (FAHRIG, 2003, 2017).

O presente estudo tem o objetivo geral de investigar os efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a biodiversidade na busca por padrões, mecanismos explicativos e, finalmente, modelos aplicados à conservação. Para isso, permeando cada uma das hipóteses citadas anteriormente (i.e., HQH, limiares e SLOSS), estruturamos este trabalho em três capítulos complementares:

(1) Capítulo 1: uma extensa síntese analítica global com dados da literatura em Ecologia que quantificam a variação da riqueza de espécies em relação à quantidade de habitat na paisagem, tendo a HQH como embasamento teórico. Por meio desta, procuramos determinar se há padrões gerais de resposta das comunidades biológicas à variação da quantidade de habitat na escala da paisagem;

(2) Capítulo 2: um estudo de caso que propõe aplicar os padrões detectados no Capítulo 1 a APs globais às quais foi promulgada a redução da sua área original nas últimas décadas, determinando, assim, o impacto que essa mudança poderia acarretar na biodiversidade local. Além disso, investigamos quais fatores socioeconômicos estariam diretamente envolvidos com mudanças legais em APs, incluindo as que acarretam a potencial redução do seu habitat original;

(3) Capítulo 3: estabelecer uma estratégia mais eficiente aos desafios metodológicos relacionados ao debate do SLOSS, através da simulação de diferentes esquemas de amostragem de indivíduos de comunidades biológicas em paisagens hipotéticas. Dessa forma, será possível apoiar estudos que analisem se paisagens fragmentadas detêm, de fato, maior riqueza e diversidade de espécies.

# 1 Há padrões gerais de resposta das comunidades biológicas à quantidade de habitat? Uma síntese global

## 1.1 Introdução

As mudanças de uso de solo (MIRANDA et al., 2017; PEREIRA et al., 2010; SALA et al., 2000; VIÉ; HILTON-TAYLOR; STUART, 2009), impulsionadas pelo crescimento da população humana (FOLEY et al., 2011; HANSKI, 2015), têm ocasionado a perda de habitat em escala global. Atualmente, 70% das florestas do mundo estão localizadas a 1 km ou menos de distância de bordas de fragmentos de habitat (HADDAD et al., 2015). As paisagens que sofreram antropização geralmente possuem manchas pequenas e isoladas, imersas em uma matriz muitas vezes distinta do habitat original, nas quais a distribuição da riqueza e abundância de espécies no espaço é alterada (ANDRÉN, 1994; HANSKI, 1998; FAHRIG, 2003, 2013; VALIENTE-BANUET et al., 2015; VILLARD; METZGER, 2014). A perda de habitat é amplamente considerada na literatura como uma das maiores ameaças à biodiversidade (BALMFORD et al., 2005; FISCHER; LINDENMAYER, 2007; NEWBOLD et al., 2015; RANDS et al., 2010), sendo uma grande responsável pela atual taxa de perda de espécies (CHASE et al., 2020; FAHRIG, 2003, 2013; TABARELLI et al., 2005; WWF, 2022) e modificação de serviços ecossistêmicos (MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). Compreender os mecanismos pelos quais esse processo afeta negativamente a biodiversidade é, assim, um dos grandes desafios atuais da biologia da conservação (FOLEY et al., 2005; MIRANDA et al., 2017; NEWBOLD et al., 2016).

Nesse sentido, a Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI; sensu MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967) tem sido utilizada por décadas para explicar os padrões de riqueza e diversidade em habitats remanescentes (FAHRIG, 2013; LAURANCE, 2008; RABELO et al., 2017). O tamanho e isolamento de manchas individuais de habitat seriam, portanto, análogos ao tamanho e isolamento de ilhas verdadeiras (i.e., cercadas por água) na TBI (HAILA, 2002). Entretanto, essa analogia tem sofrido críticas de diversas naturezas (DRISCOLL et al., 2013; KUPFER;

MALANSON; FRANKLIN, 2006; LAURANCE, 2008), a mais recente relacionada à Hipótese da Quantidade de Habitat (HQH; sensu FAHRIG, 2013). Na HQH, questiona-se o papel do isolamento, do tamanho e do uso da própria mancha como unidade de análise para a estimativa de padrões espaciais de comunidades biológicas em fragmentos. Fahrig (2013) propôs que a quantidade de habitat na escala da paisagem, e não da mancha (para mais detalhes, ver discussão levantada em FAHRIG, 2020; SAURA, 2020, 2021), seria um preditor melhor da riqueza e diversidade, independentemente da configuração espacial e geométrica das manchas. Dessa forma, apenas uma variável, a quantidade de habitat, seria empregada em substituição ao tamanho e isolamento de manchas para prever a riqueza e diversidade em paisagens fragmentadas. Embora haja uma crescente literatura que suporte as premissas da HQH em detrimento da TBI (CAMARGO; BOUCHER-LALONDE; CURIE, 2018; MERCKX; MIRANDA; PEREIRA, 2019; MELO et al., 2017; ver meta-análise de WATLING et al., 2020), esses estudos têm realizado a comparação das duas hipóteses muitas vezes apenas utilizando o modelo linear baseado na relação espécie-área (REA), sem considerar a possibilidade de respostas não-lineares.

Esta suposição de que a relação entre a diversidade e a quantidade de habitat frequentemente se dá de forma simples e linear vai de encontro aos achados de estudos teóricos recentes, que têm sugerido que esses efeitos não são lineares, existindo limiares (i.e., pontos de mudança abrupta) abaixo dos quais as populações de diferentes espécies não são viáveis (ANDRÉN, 1994; ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; FAHRIG, 2003; MATTHEWS et al., 2014; PARDINI et al., 2010; TOMS; LESPÉRANCE, 2003; SWIFT; HANNON, 2010). De fato, alguns estudos têm demonstrado a existência de limiares na quantidade de habitat na escala da mancha (MATTHEWS et al., 2014) e da paisagem (e.g. BANKS-LEITE et al., 2014; LIMA; MARIANO-NETO, 2014; PARDINI et al., 2010). Embora a existência de mudanças abruptas nos ecossistemas ou em fenômenos ecológicos seja um tema relativamente bem discutido na literatura científica (e.g. EVANS et al., 2017; GROFFMAN et al., 2006; HILLEBRAND et al., 2020; MURADIAN, 2001; SCHEFFER et al., 2001), a existência de valores de limiares específicos e comuns na quantidade de habitat para a alteração da estrutura de diferentes comunidades ainda é controversa (BANKS-LEITE et al., 2021; ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013;

FAHRIG, 2001, 2003; RIGUEIRA; ROCHA; MARIANO-NETO, 2013; SHENNAN-FARPÓN; VISCONTI; NORRIS, 2021).

Apesar de apresentarem premissas distintas, tanto a TBI, a HQH e a existência de limiares na quantidade de habitat são, na verdade, hipóteses derivadas da REA (ARRHENIUS, 1921), considerada como umas das poucas leis universais da Ecologia (LAWTON, 1999; LOMOLINO, 2000; SCHOENER, 1976). Definida como o aumento do número de espécies de acordo com o aumento total de área amostrada (MACARTHUR; WILSON, 1967; ROSENZWEIG, 1995), a REA pode ser descrita por curvas derivadas de pelo menos 20 modelos clássicos, matematicamente distintos (ver DENGLER, 2009; MATTHEWS et al., 2016, 2019a; TJORVE, 2009; TRIANTIS; GUILHAUMON; WHITTAKER, 2012). Além disso, alguns estudos têm procurado identificar a existência de limiares em modelos da REA, em especial os que se baseiam na curva de REA tipo IV de Scheiner (2003), na qual cada um dos pontos de amostragem é considerado um dado independente dos demais pontos amostrais (e.g. LOMOLINO; WEISER, 2001; MATTHEWS et al., 2014). O ajuste e a generalidade desses modelos, bem como a sua própria utilização para se testar a sensibilidade das espécies à perda ou ganho de habitat, têm sido majoritariamente avaliados no âmbito da escala da mancha de acordo com as premissas da TBI (e.g. MATTHEWS; COTTE-JONES; WHITTAKER, 2014; MATTHEWS et al., 2014, 2016, 2019a). Entretanto, a extrapolação do uso destes modelos, baseados em manchas, à quantidade de habitat na escala da paisagem, ainda é uma possibilidade a ser explorada nos contextos da HQH e da presença de limiares na quantidade de habitat.

A influência de variáveis relacionadas à estruturação de comunidades por filtros ambientais também foi pouco utilizada dentro das perspectivas da HQH e dos limiares na quantidade de habitat. Tais filtros podem ser representados tanto por distúrbios naturais (e.g. glaciações, tempestades) quanto por distúrbios causados por forças antropogênicas (e.g. caça, desmatamento). Numa escala temporal-evolutiva, assume-se que espécies que evoluíram e persistiram em paisagens que sofreram distúrbios históricos possuam maior chance de persistência frente a novos distúrbios (BALMFORD, 1996; DASKALOVA et al., 2020). Explorar o papel destes distúrbios pode ter sido custoso devido à dificuldade de coleta de variáveis climáticas adequadas tanto em escala global quanto temporal; e à escassez de

mapas de mudanças de cobertura florestal de alta resolução até recentemente (BANKS-LEITE et al., 2022; BETTS et al., 2019; DASKALOVA et al., 2020; HANSEN et al., 2013). Apesar disso, estudos que utilizaram variáveis validadas de distúrbios (i.e., mapas globais de conversão de habitat e da ocorrência de glaciações, furacões e incêndios por causas naturais) têm indicado que estes distúrbios históricos possuem grande importância na quantificação dos efeitos da fragmentação e de efeitos de borda sobre a biodiversidade, especialmente no caso das espécies em regiões tropicais (BANKS-LEITE et al., 2022; BETTS et al., 2019; WILLMER; PÜTTKER; PREVEDELLO, 2022).

Mesmo com essas limitações, a resposta da biodiversidade à variação da quantidade de habitat tem sido intensamente investigada, utilizando diferentes abordagens e escalas espaciais (e.g. ALMEIDA-GOMES et al., 2019; A.S., FERREIRA et al., 2020; MORANTE-FILHO et al., 2015; PALMEIRIM et al., 2019; WITH, 2016). Entretanto, nenhum estudo, até então, quantificou sistematicamente os efeitos gerais da quantidade de habitat *per se* na escala da paisagem (i.e., independente da configuração espacial das manchas de habitat, em semelhança à HQH) sobre as comunidades, comparando direta e simultaneamente os ajustes de dados empíricos globais a modelos clássicos aplicados à REA e a modelos com limiares. Essa lacuna do conhecimento é bastante preocupante, uma vez que muitas respostas biológicas à perda ou ao ganho de habitat se dão na escala específica da paisagem (CAMARGO; BOUCHER-LALONDE; CURIE, 2018; JACKSON; FAHRIG, 2015; FAHRIG, 2017; FAHRIG et al., 2019; SWIFT; HANNON, 2010), sendo idiossincráticas ao táxon (BAGUETTE et al., 2012; KING; BAKER, 2011), às características da paisagem estudada (ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; FAHRIG, 2013) e ao modelo ao qual os dados apresentem melhor ajuste (HE; LEGENDRE, 1996; SWIFT; HANNON, 2010). Por essa razão, propomos suprir essa deficiência teórica, fundamental para o desenvolvimento de estratégias eficientes de conservação à biodiversidade (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2020, 2021; FAHRIG, 2013, 2017; WILLIAMS; REVELLE; LEVIN, 2005), por meio de uma extensa síntese global com os seguintes objetivos:

- (1) Ajustar, comparar e testar a generalidade de 20 modelos matemáticos clássicos aplicados anteriormente para descrever a REA (MATTHEWS et al., 2014, 2016), bem como do modelo de um limiar contínuo (MATTHEWS; RIGAL, 2021), a

*datasets* de estudos que quantificaram a resposta das comunidades à variação da quantidade de habitat na escala da paisagem;

(2) Determinar a direção dos efeitos gerais da quantidade de habitat sobre as comunidades na escala da paisagem. Partimos dos pressupostos levantados de que a quantidade de habitat possui efeito positivo sobre a maioria das espécies (FAHRIG, 2013, 2017; FAHRIG et al., 2019) e da existência de um limiar comum entre 30% e 40% de quantidade de habitat para diferentes espécies na escala da paisagem (BANKS-LEITE et al., 2014; ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; LIMA; MARIANO-NETO, 2014);

(3) Determinar quais fatores explicam o porquê de alguns *datasets* se ajustarem melhor ao modelo linear ou ao de um limiar contínuo, uma vez que se tratam de modelos com consequências bastante distintas (i.e., perda de espécies a uma taxa constante em resposta à diminuição da quantidade de habitat *versus* diminuição abrupta da diversidade abaixo dos níveis de limiar da quantidade de habitat, respectivamente) (SWIFT; HANNON, 2010). Consideramos as seguintes hipóteses:

- Quando a capacidade de dispersão dos indivíduos de um táxon for maior, o modelo linear deverá apresentar melhor ajuste (Hipótese 1), uma vez que espécies com maior mobilidade apresentam menor sensibilidade à perda de habitat e limiares menos conspícuos (SWIFT; HANNON, 2010; WITH; KING, 1999a, 1999b);

- Quando as espécies estudadas não forem especialistas, o modelo linear deverá apresentar melhor ajuste (Hipótese 2). Isso porque estudos que analisam comunidades que possuem muitas espécies distintas, nas quais o grau de especialização das espécies ao habitat original não é definido, tendem a apresentar valores de riqueza linearizados ao longo do gradiente de variação de quantidade de habitat (HANSKI, 1994; KING; BAKER, 2011);

- Quando a amplitude da quantidade de habitat na paisagem compreender valores próximos a 30%, o modelo de um limiar contínuo deverá apresentar melhor ajuste (Hipótese 3), uma vez que muitos estudos têm defendido a existência de um limiar comum de 30% de quantidade de habitat para diferentes espécies na escala da paisagem (BANKS-LEITE et al., 2014; ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; LIMA; MARIANO-NETO, 2014);

- Quanto maior o número de paisagens estudadas em um mesmo *dataset*, maiores as chances de um melhor ajuste do modelo de um limiar contínuo (Hipótese 4). Esse padrão já foi descrito anteriormente na literatura na escala da mancha (e.g. MATTHEWS et al., 2014) e pode ser explicado pelo fato de que, com mais pontos de amostragem, maiores as chances de se identificar os “pontos de quebra” das regressões *piecewise*, comumente utilizadas na detecção de limiares (LOMOLINO; WEISER, 2001; MATTHEWS; RIGAL, 2021; QIE et al., 2011);

- Quando as comunidades analisadas possuem espécies submetidas anteriormente a eventos de distúrbio histórico, o modelo linear deverá apresentar melhor ajuste (Hipótese 5), já que estas espécies serão capazes de lidar melhor com distúrbios atuais, como a perda e degradação de habitat por forças antropogênicas (BALMFORD, 1996; BETTS et al., 2019; DASKALOVA et al., 2020; WILLMER; PÜTTKER; PREVEDELLO, 2022).

(4) Finalmente, determinar quais fatores regulam os efeitos da quantidade de habitat sobre as comunidades e a sensibilidade da resposta das espécies a esses fatores. Consideramos, para tanto, as seguintes hipóteses:

- Quanto maior o requerimento espacial dos indivíduos de um táxon (e.g. tamanho da área de vida), mais sensíveis serão suas espécies à perda ou ganho de habitat (Hipótese 6). Para tais espécies, pequenas modificações na quantidade de habitat terão um grande impacto na riqueza nas comunidades (FAHRIG, 2003; SWIFT; HANNON, 2010);

- Quando as espécies estudadas forem especialistas, observaremos maior sensibilidade da resposta à perda ou ganho de habitat (Hipótese 7). Espécies especialistas são reconhecidamente mais sensíveis à variação de quantidade de habitat do que espécies generalistas (KING; BAKER, 2011; PARDINI et al., 2009; PFEIFER et al., 2017), já que possuem capacidade reduzida de permear matrizes contrastantes do seu habitat original (HANSKI, 2015);

- Em paisagens cujo tipo original de habitat seja florestal, a resposta das espécies à perda ou ganho de habitat será mais sensível (Hipótese 8). De maneira semelhante às espécies especialistas, espécies encontradas em ambientes florestais geralmente são mais sensíveis à variação da quantidade de habitat na paisagem (BARLOW et al., 2016; BETTS et al., 2017; GIBSON et al., 2011);

- Quando as comunidades analisadas possuírem espécies que não foram submetidas anteriormente a eventos de distúrbio histórico, mais sensível será sua resposta à perda ou ganho de habitat (Hipótese 9), uma vez que apresentarão uma resposta negativa mais proeminente aos distúrbios antropogênicos atuais (BALMFORD, 1996; BETTS et al., 2019; DASKALOVA et al., 2020; WILLMER; PÜTTKER; PREVEDELLO, 2022).

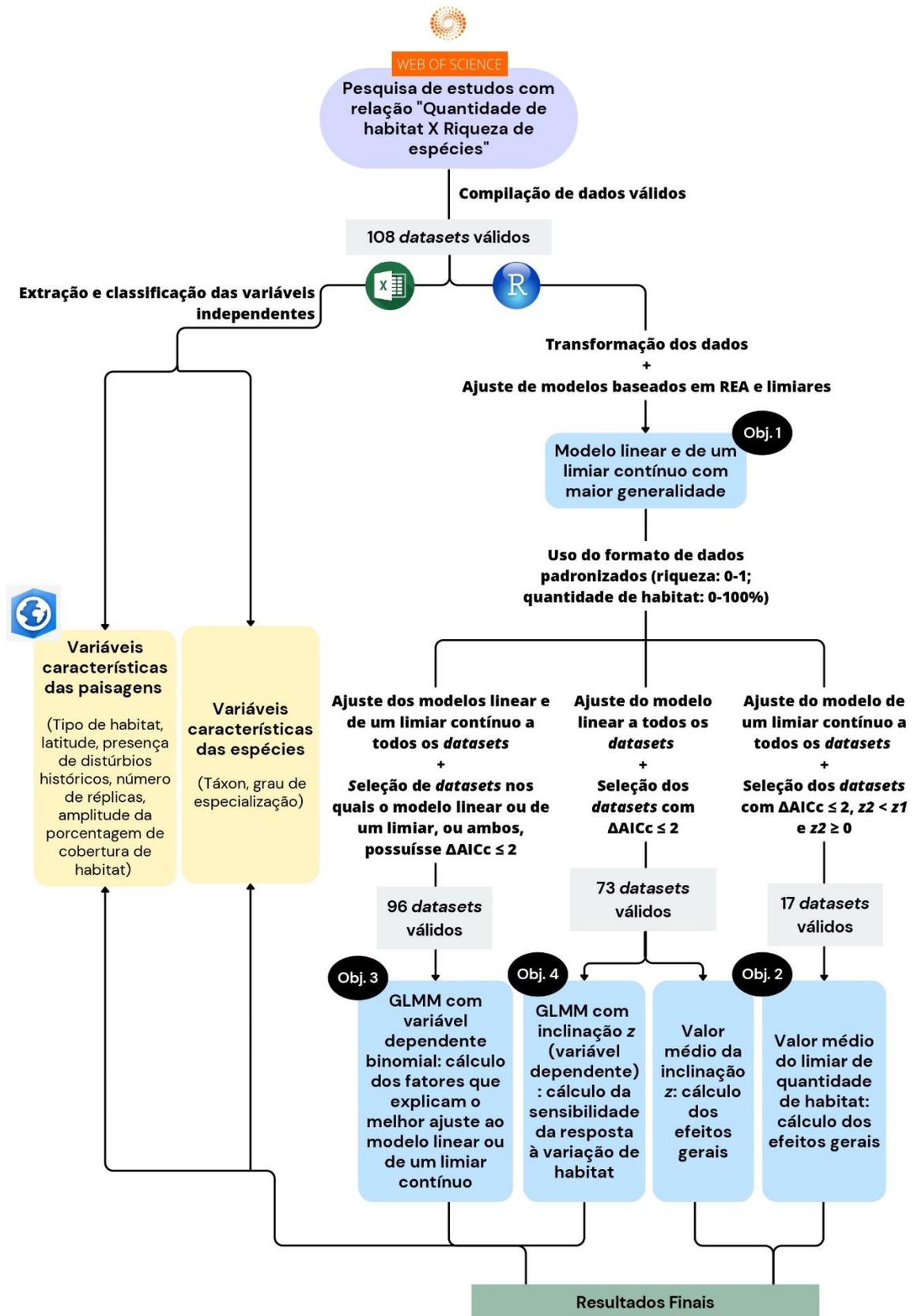
## 1.2 Materiais e métodos

Nós quantificamos os efeitos gerais da quantidade de habitat *per se* na escala da paisagem sobre as comunidades biológicas por meio de uma abordagem metodológica em seis passos: i) Compilação e curadoria de dados; ii) Extração e classificação das variáveis independentes (i.e., caracterização das paisagens e espécies); iii) Transformação dos dados e comparação dos modelos baseados em REA e de um limiar contínuo aos *datasets*; iv) Determinação dos efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies das comunidades analisadas; v) Determinação dos fatores explicativos do melhor ajuste ao modelo linear ou de um limiar contínuo; vi) Determinação dos fatores explicativos da sensibilidade da resposta das comunidades biológicas à variação da quantidade de habitat (Figura 1). Todas as extrações de dados e análises posteriores foram executadas utilizando o ArcGIS Pro 3.0.1 (ESRI, 2022) e o ambiente R 4.2.3 (R CORE TEAM, 2023).

### 1.2.1 Compilação e curadoria de dados

Fizemos uma extensa revisão de literatura por meio da base de dados Web of Science, pesquisando por estudos empíricos (i.e., estudos baseados em trabalhos de campo, excluindo dados de museus, de bases de dados e/ou de estudos derivados dessas bases) que avaliassem a resposta das comunidades biológicas à variação da quantidade de habitat na escala da paisagem. Para tanto, utilizamos os seguintes termos de pesquisa: ("habitat loss" OR "forest loss" OR "habitat cover" OR "forest cover" OR "habitat amount" OR "forest amount" OR "extinction threshold" OR "ecological threshold" OR "biological threshold" OR "HAH" OR "habitat amount hypothesis") AND ("richness" OR "diversity"). Essa busca foi realizada entre os títulos, palavras-chave e resumos dos artigos publicados entre os anos de 2013 (ano de publicação do estudo que formalizou a HQH, FAHRIG, 2013) e 2022. Posteriormente, refinamos a pesquisa considerando apenas os estudos que

Figura 1 – Fluxograma ilustrativo das etapas metodológicas do trabalho (continua)



### Figura 1 – Fluxograma ilustrativo das etapas metodológicas do trabalho (conclusão)

Legenda: esquema representando as diferentes etapas metodológicas e ferramentas utilizadas para a quantificação final dos efeitos da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies na escala da paisagem. O *box* em roxo se refere à compilação e curadoria de dados, os *boxes* em amarelo à extração e classificação das variáveis independentes, e os *boxes* em azul a todas as etapas analíticas do trabalho. Os *boxes* em cinza representam as diferentes quantidades de *datasets* obtidas após aplicados os distintos critérios de seleção em cada etapa metodológica. Cada *box* em azul das etapas analíticas foi assinalado ao respectivo objetivo do trabalho que deveria cumprir.

Fonte: A autora, 2023

estivessem estritamente relacionados aos seguintes temas: Ecologia, Conservação da Biodiversidade, Ciências Ambientais, Zoologia, Silvicultura, Ciências Vegetais, Limnologia, Micologia, Biologia de Água Doce e Marinha, Entomologia, Estudos Ambientais, Biologia, Ornitologia e Oceanografia.

Para um *dataset* de um dado estudo ser considerado válido para as análises posteriores, seguimos os seguintes critérios iniciais: 1) a variável dependente deveria consistir na riqueza de espécies – consideramos tanto o número de espécies registrado em dada paisagem (e.g. ALMEIDA-GOMES et al., 2019, MORANTE-FILHO et al., 2015), como também a riqueza rarefeita (e.g. SEMPER-PASCUAL et al., 2018) e estimadores de riqueza (e.g. Chao1 em LANDAVERDE-GONZÁLEZ et al., 2017 e Chao2 em STAUDE et al., 2017). Damos preferência à utilização da riqueza de espécies pelo fato de ser amplamente empregada em estudos de ecologia de paisagens (FAHRIG, 2013, 2017; SWIFT; HANNON, 2010) e especificamente na detecção de limiares na quantidade de habitat (SHENNAN-FARPÓN; VISCONTI; NORRIS, 2021). Além disso, em nossa busca, a amostragem de dados relativos à abundância total e a índices de diversidade de espécies foi considerada insuficiente para a execução de análises estatísticas robustas ( $n < 30$ ); 2) a variável independente, quantidade de habitat, deveria ser expressa pela porcentagem, proporção ou valor bruto da área de habitat original na escala da paisagem. A paisagem analisada poderia ser tanto representada pela conhecida “paisagem local”, representada por um *buffer* ao redor de um ou vários *plots* (e.g. BOESING; NICHOLS; METZGER, 2018; FAHRIG, 2013), quanto também por seções retangulares com um ou vários *plots* distribuídos aleatória ou ordenadamente no espaço (e.g. A.S., FERREIRA et al., 2020; LIMA; MARIANO-NETO, 2014); 3) os dados das variáveis dependentes e independentes deveriam ser contínuos e

prontamente extraíveis; entretanto, estudos com dados que necessitavam conversão ou transformação, como variáveis em *log* (e.g. FARNEDA et al., 2019; SOGA et al., 2015) e dados de riqueza padronizados (e.g. J.V.A, FERREIRA et al., 2020; SAMNEGARD et al., 2015), foram também incluídos e posteriormente transformados para se tornarem comparáveis aos dados obtidos de acordo com os critérios 1 e 2.

Com esses critérios iniciais, buscamos por dados em tabelas, figuras, apêndices e até em repositórios associados, como o Dryad, dos *datasets* válidos. Utilizamos o pacote do ambiente R “*metaDigitise*” (PICK; NAKAGAWA; NOBLE, 2019) para extrair os dados contínuos de gráficos. Quando um mesmo estudo apresentava mais de um dado disponível – localidades geograficamente distantes (e.g. DAHAL; MCALPINE; MARON, 2015, MOURA et al., 2013), táxons de diferentes reinos, classes ou ordens (e.g. SPIESMAN; INOUYE, 2013) ou de diferentes grupos funcionais (e.g. MORANTE-FILHO et al., 2015) –, quantificamos como *datasets* distintos. Também elencamos como localidades independentes aquelas em que os autores discriminaram diferentes tipos de matriz (e.g. J.V.A, FERREIRA et al., 2020; MARTIN et al., 2021) ou distintos graus de impacto à paisagem (e.g. A.S., FERREIRA et al., 2020), um critério fundamental para evitar fatores de confusão ao se analisar os efeitos da quantidade de habitat *per se* sobre a biodiversidade (FAHRIG, 2013; SWIFT; HANNON, 2010). Em alguns casos, embora as localidades tenham sido consideradas independentes, decidimos ignorar essa distinção por haver incompatibilidade entre o número de paisagens declarado pelos autores e os dados fornecidos pelos gráficos (ver KOIVULA et al., 2018 e RAKOTOMALALA et al., 2021); ou por não termos interesse em distinguir habitats abertos de habitats fechados em nossa análise, como em gradientes interior-borda-matriz (ver NERY et al., 2018 e SÖBER et al., 2020). Finalmente, caso os dados de um mesmo estudo contemplassem táxons distintos, mas potencialmente não-independentes (e.g. abelhas categorizadas como “grandes”, mas que também poderiam ser “sociais” na Figura 3 de GUTIÉRREZ-CHACÓN; DORMANN; KLEIN, 2018), escolhemos a categoria de táxon que fosse mais abrangente possível para o *dataset* final (e.g. riqueza de espécies total, Figura 2b, em GUTIÉRREZ-CHACÓN; DORMANN; KLEIN, 2018). Entretanto, quando os estudos forneciam dados relativos à riqueza total de espécies e de espécies especialistas (e.g. SEMPER-PASCUAL et al., 2018),

priorizamos utilizar a riqueza de espécies especialistas para o *dataset* final por ter importância fundamental para se testar as hipóteses 2 e 7.

Como as características das paisagens ocupam papel central em nossa análise, adotamos critérios adicionais em relação a essa variável para nossa seleção final de *datasets* válidos. Primeiramente, a quantidade de habitat deveria ser mensurada nessa escala, preferencialmente na perspectiva da paisagem local de uma região (ver Figura 10 de FAHRIG, 2013). Caso o estudo aplicasse *buffers* de diferentes tamanhos para quantificar a porcentagem de habitat na paisagem local (e.g. ALMEIDA-GOMES et al., 2019; DAHAL; MCALPINE; MARON, 2015; J.V.A, FERREIRA et al., 2020), como sugerido por Jackson & Fahrig (2015) e Fahrig (2013), utilizamos a “escala de efeito” (i.e., tamanho de *buffer*) escolhido pelo próprio autor ou que possuísse maior coeficiente de correlação ( $R^2$ ). Estudos ou *datasets* com menos de 10 paisagens não foram incluídos, uma vez que seu poder estatístico para as análises seria significativamente limitado (GOTELLI; ELISON, 2004), em especial na aplicação do modelo de um limiar contínuo (MATTHEWS; RIGAL, 2021). Ainda na escala espacial, quando dados de uma mesma paisagem fossem publicados em estudos distintos, selecionamos aqueles que tivessem um maior número de diferentes táxons descritos (e.g. MORANTE-FILHO et al., 2015 em detrimento de PINTO et al., 2021) ou que apresentassem menor variação temporal na coleta de amostras (WITH, 2016 em detrimento de WITH; PAYNE, 2021). Por fim, em relação à escala temporal, diferentes estratégias foram adotadas: em estudos de curta duração (i.e., menor que um ano de duração), consideramos para o *dataset* final a amostragem com maior coeficiente de correlação ( $R^2$ ) (e.g. SAMNEGARD et al., 2015) e, caso esse dado não fosse fornecido, calculamos o número acumulado de espécies em diferentes estações (e.g. GARCÍA; MIÑARRO; MARTÍNEZ-SASTRE, 2018). Já em estudos de longa duração, nos quais a quantidade de habitat era obtida nas mesmas paisagens ao longo de um período de tempo maior que o de um ano, consideramos que as estimativas de quantidade de habitat válidas deveriam compreender o período que estivesse mais próximo à data mais recente de coleta das espécies em campo (e.g. DÉAK et al., 2021).

### 1.2.2 Extração e classificação dos dados relativos à caracterização das paisagens e das espécies

Para cumprirmos os objetivos 3 e 4 deste trabalho e testarmos suas respectivas hipóteses, obtivemos dos *datasets* válidos informações relativas à caracterização das próprias paisagens, como localização geográfica (i.e., valor absoluto (módulo) da latitude do ponto central da região que continha as paisagens amostradas), o número de réplicas (i.e., número de paisagens analisadas dentro de cada *dataset* válido), a amplitude da porcentagem de cobertura de habitat, assim como o tipo de habitat original do estudo. O tipo de habitat original dos *datasets* foi classificado como “Florestal” e “Não-Florestal” para se testar a hipótese 6. Dentro da categoria “Florestal”, encontravam-se habitats exclusivamente florestais, compostos por um ou mais tipos fitofisionômicos. Já a categoria “Não-Florestal” englobava habitats originais savânicos (e.g. ALOFS; GONZÁLEZ; FOWLER, 2014), de pradaria (e.g. STAUDE et al., 2017), regiões de ecótono (e.g. REGOLIN et al., 2020), formações vegetais em delineamentos experimentais (e.g. WITH, 2016) e formações florestais em conjunto com elementos antrópicos, como cercas vivas (e.g. GARCÍA; MIÑARRO; MARTÍNEZ-SASTRE, 2018) e plantações (e.g. SAMNEGARD et al., 2015). Cada *dataset* também foi classificado como sendo afetado (“SIM”) ou não (“NÃO”) por um distúrbio histórico para se testar as hipóteses 5 e 9. Mesmo que algumas das variáveis anteriores não possuam hipóteses explícitas (e.g. latitude), elas estão diretamente relacionadas a pelo menos um dos eixos desta relação (quantidade de habitat *versus* riqueza), tendo já sido utilizadas em análises semelhantes na literatura (DRAKARE; LENNON; HILLEBRAND, 2006; MATTHEWS et al., 2014, 2016; SHENNAN-FARPÓN; VISCONTI; NORRIS, 2021).

Também obtivemos informações relativas às espécies, como o grau de especialização das espécies ao habitat original e os táxons estudados. Os táxons estudados foram classificados como “Especialistas” e “Todas as espécies” para se testar as hipóteses 2 e 7. Entende-se por táxons “Especialistas” aqueles em que os autores explicitaram a preferência de todas espécies de um mesmo *dataset* pelas áreas de habitat originais da paisagem de estudo (e.g. espécies estritamente florestais em BOESING; NICHOLS; METZGER, 2018; LIMA; MARIANO-NETO,

2014). Já nos táxons “Todas as espécies”, as espécies seriam assim classificadas quando um dos seguintes casos ocorresse: 1) todas as espécies de um mesmo *dataset* foram consideradas generalistas pelos autores (e.g. ALMEIDA-GOMES et al., 2019; MORANTE-FILHO et al., 2015); 2) a preferência das espécies por determinado tipo de habitat simplesmente não foi declarada no estudo (e.g. CHONG, 2019; STAUDE et al., 2017). Os *datasets* também foram classificados como “Plantas”, “Invertebrados” e “Vertebrados”, grandes grupos taxonômicos que apresentam requerimentos espaciais (e.g. áreas de vida) considerados suficientemente distintos para se testar as hipóteses 1 e 6, respectivamente.

Todas as informações anteriores são fundamentais para compreender tanto a variação de ajuste dos diferentes *datasets* aos modelos clássicos de REA e ao modelo de um limiar contínuo, quanto o nível de sensibilidade das espécies à perda ou ao ganho de habitat na escala da paisagem. Com as localizações geográficas extraídas de cada um dos estudos, foi possível avaliar se os *datasets* apresentavam uma distribuição abrangente em diferentes sistemas ecológicos, plotando as coordenadas em um mapa de biomas globais (OLSON et al., 2001). Além disso, por meio da utilização da ferramenta “Interseção” do ArcGIS Pro em mapas globais de conversão de habitat e da ocorrência de glaciações, furacões e incêndios por causas naturais (BETTS et al., 2019), avaliamos se a paisagem de um *dataset* havia sofrido distúrbios históricos pretéritos até o ano de 2000.

### 1.2.3 Análise de dados

### 1.2.4 Transformação dos dados e comparação de modelos baseados em REA e em um limiar contínuo

Ambos os dados da riqueza e da quantidade de habitat apresentaram formatos variados nos estudos: foi possível observar, por exemplo, dados de riqueza em *log* (e.g. FARNEDA et al., 2019; SOGA et al., 2015) ou padronizados arbitrariamente (e.g. J.V.A, FERREIRA et al., 2020; SAMNEGARD et al., 2015),

assim como dados de quantidade de habitat em *log* (e.g. MERCKX; MIRANDA; PEREIRA, 2019), em porcentagem de 0% a 100% (e.g. BOESING; NICHOLS; METZGER, 2018) ou em proporção de 0 a 1 (e.g. CHONG, 2019). Além disso, também observamos a riqueza como o número de espécies amostradas (e.g. ALMEIDA-GOMES et al., 2019; LIMA; MARIANO-NETO, 2014) e a quantidade de habitat em hectares (e.g. BRITO et al., 2021), ou seja, variáveis em seus valores brutos. Tamaña heterogeneidade exigiu aplicar algum tipo de padronização antes de executarmos o ajuste dos modelos matemáticos. Adotamos, portanto, 3 possibilidades de transformação, que resultaram em 3 formatos finais de dados a todos os *datasets* para as análises subsequentes: 1) as duas variáveis padronizadas, em que a riqueza de espécies variou de 0 a 1, enquanto a quantidade de habitat de 0 a 100%; 2) os valores brutos da riqueza de espécies foram utilizados como variável dependente, enquanto a quantidade de habitat permaneceu padronizada de 0 a 100%; 3) tanto a riqueza de espécies quanto a quantidade de habitat foram utilizadas com seus valores brutos.

A maioria dos *datasets* apresentou a riqueza de espécies em seu valor bruto (i.e., número de espécies) e a quantidade de habitat em cada paisagem dos *datasets* em porcentagens de 0 a 100% (formato 2). Para chegarmos ao formato 1 de dados, primeiramente obtivemos o quociente entre a riqueza bruta de espécies registrada em cada paisagem e a riqueza bruta máxima registrada no mesmo *dataset*: suponha, por exemplo, que a riqueza máxima registrada na paisagem de um *dataset* fosse de 12 indivíduos. Caso em outra paisagem amostrada desta mesma região tivéssemos 6 indivíduos, o valor da riqueza padronizada seria de 0,5 ( $=6/12$ ). Finalmente, transformamos as porcentagens de 0 a 100% da quantidade de habitat em valores brutos em hectares por meio da extração posterior da área amostrada das paisagens em um *dataset* (i.e., quantidade de habitat bruta = porcentagem de habitat na paisagem x área em hectares da paisagem amostrada) (formato 3). Optamos por esses três formatos de variáveis dependentes e independentes por terem sido anteriormente utilizados em estudos com propostas metodológicas similares (MATTHEWS et al., 2014, 2016; TRIANTIS; GUILHAUMON; WHITTAKER, 2012).

Para cumprir o objetivo 1 de comparar o ajuste de 20 modelos clássicos aplicados por Matthews et al. (2014, 2016) para descrever a REA, fizemos essa

comparação para cada um dos três formatos possíveis de dados dos *datasets* válidos. Esses modelos também já foram descritos e utilizados previamente na literatura (ver DENGLER, 2009; MATTHEWS et al., 2014, 2016; TJORVE, 2009; TRIANTIS; GUILHAUMON; WHITTAKER, 2012) e, com exceção do modelo linear, todos são ajustados por meio de regressões não-lineares, já que possuem formas convexas e sigmoides (MATTHEWS et al., 2019a; TJORVE; TJORVE, 2021). Além disso, comparamos o ajuste do modelo de um limiar contínuo aos *datasets* válidos (MATTHEWS; RIGAL, 2021). Dentre todos os tipos existentes de regressões *piecewise* comumente utilizadas na detecção de limiares, optamos apenas pelo modelo de um limiar contínuo pelo fato de ser o mais frequentemente aplicado na literatura (MATTHEWS; RIGAL, 2021; SWIFT; HANNON, 2010); por não apresentar descontinuidades entre os diferentes segmentos de reta que compõe a regressão *piecewise* (ver Figuras 1b e 1e em MATTHEWS; RIGAL, 2021); e também por considerarmos que, ao menos aos nossos dados, seria o único modelo com informações ecologicamente interpretáveis (ver MATTHEWS et al., 2014 e SWIFT; HANNON, 2010 para maiores detalhes). Também consideramos o ajuste de um modelo nulo (i.e., incluindo apenas o intercepto da relação entre a riqueza de espécies do *dataset* versus a quantidade de habitat) em nossas análises. É importante salientar que usamos apenas o formato 1 de dados (i.e., ambas as variáveis padronizadas) para as análises relacionadas aos objetivos posteriores 2, 3 e 4 (Figura 1). Dentre as diferentes possibilidades de transformação de dados executadas em estudos semelhantes, observou-se que, quando ambas as variáveis são padronizadas, encontrou-se maior sensibilidade a análises de tamanho de efeito (MATTHEWS et al., 2016), o que motivou nossa escolha por esse tipo de formato.

A comparação direta e simultânea do ajuste dos modelos anteriores foi feita através da seleção de modelos baseada no Critério de Informação de Akaike (AICc), na qual o modelo com menor valor de AICc é considerado aquele de melhor ajuste (BURNHAM; ANDERSON, 2002; SYMONDS; MOUSSALLI, 2011). Optamos também por executar outra seleção de modelos, mas utilizando o critério de *log-likelihood* (LL), no qual os modelos complexos não são tão penalizados quanto pela seleção por AICc (RICHARDS, 2015). Todos esses procedimentos estatísticos foram realizados por meio do pacote “sars” (MATTHEWS et al., 2019a; ver a seção “*Multimodel SAR curve*” para maiores detalhes metodológicos). Utilizamos este

pacote não apenas por ele possibilitar o ajuste tanto de modelos clássicos quanto de modelos com limiares (MATTHEWS et al., 2019a; MATTHEWS; RIGAL, 2021), mas também por ele considerar os modelos de REA em ilhas em suas estimativas estatísticas, os quais se baseiam na curva de REA tipo IV de Scheiner (2003). Nesses modelos, cada um dos pontos de amostragem é considerado um dado independente dos demais pontos amostrais, o que tomamos como aplicável às premissas da HQH (ver em detalhes em FAHRIG, 2013). Além disso, o pacote também permite o cálculo do delta-AICc ( $\Delta AICc$ ) de cada modelo, aspecto que se mostrou importante na filtragem de modelos de interesse para análises estatísticas posteriores, como explicitado nas próximas seções. Finalmente, calculou-se a generalidade dos modelos, que é definida como a proporção de *datasets* para os quais um dado modelo apresentou melhor ajuste (MATTHEWS et al., 2016).

#### 1.2.5 Efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza

Para cumprir o objetivo 2 (i.e., determinar a direção dos efeitos gerais da quantidade de habitat sobre as comunidades na escala da paisagem), primeiramente ajustamos o modelo linear a todos os *datasets* e selecionamos apenas aqueles cujo delta-AICc fosse menor que dois ( $\Delta AICc < 2$ ) (73 *datasets*; ver Figura 1). O modelo linear foi escolhido porque foi o modelo com maior generalidade (ver seção “Resultados”). Além disso, ele permite comparações simples dos parâmetros da reta (inclinação  $z$ ) sem a necessidade de transformações estatísticas (DENGLER, 2009; TJORVE; TJORVE, 2021). Extraímos os valores de inclinação  $z$  (*Valor\_z*) do modelo linear ajustado individualmente a cada um dos *datasets*, valores que foram utilizados, em sequência, como variável dependente em um modelo linear generalizado misto (GLMM) que incluísse interceptos aleatórios para cada estudo (1|ID\_Estudo), controlando, assim, o potencial efeito de não-independência dos seus *datasets*:

$$\text{Valor}_z \sim 1 + (1|\text{ID\_Estudo})$$

Dessa forma, foi possível calcular o valor médio final da inclinação  $z$  a partir do modelo linear ajustado a cada um dos *datasets* individuais. Também conduzimos uma análise alternativa, na qual foi construída uma única relação linear utilizando todas as paisagens de todo o conjunto de *datasets* simultaneamente ( $n = 4165$  paisagens), ao invés de ajustarmos o modelo linear individualmente a cada um dos *datasets*: a variável dependente consistiu nos dados de riqueza de espécies, e a variável independente consistiu nos dados de quantidade de habitat (APÊNDICE A, Figura 15). Assim, foi possível ajustar um modelo linear generalizado misto (GLMM) que incluísse interceptos aleatórios para cada estudo (1|ID\_Estudo) e que utilizasse uma distribuição de erro beta e uma função de ligação (logit), extraíndo o valor da inclinação  $z$  desta relação. Em ambos os casos, foi possível determinar a direção do efeito da quantidade de habitat sobre a riqueza, se positivo ( $z > 0$ ) ou negativo ( $z < 0$ ); e se este efeito era significativamente diferente de um modelo nulo proposto, no qual a quantidade de habitat não possuía efeito sobre a riqueza ( $z = 0$ ).

Por fim, ajustamos o modelo de um limiar contínuo a todos os *datasets* e selecionamos apenas aqueles cujo delta-AICc fosse menor que dois ( $\Delta AICc < 2$ ). O modelo de um limiar contínuo foi escolhido por ser o segundo modelo com maior generalidade (ver seção “Resultados”). Neste modelo, há três parâmetros de investigação: o valor do limiar médio ( $Th1$ , derivado do termo *threshold* ou limiar em inglês) e as inclinações do segmento de reta antes ( $z1$ ) e depois ( $z2$ ) do ponto de limiar (ver exemplos na Figura 3 de MATTHEWS; RIGAL, 2021; APÊNDICE A, Figura 16). Extraímos estes valores de cada *dataset* e uma seleção adicional foi feita, na qual escolhemos apenas relações em que  $z2 < z1$  e  $z2 \geq 0$ , uma vez que estávamos interessados nos casos em que as populações se mantinham relativamente estáveis até que se alcançasse o limiar na quantidade de habitat, a partir do qual haveria perda crescente de espécies (Figura 1a em SWIFT; HANNON, 2010; APÊNDICE A, Figura 16). 17 *datasets* finais foram selecionados (Figura 1), cada um pertencendo a um estudo distinto, de modo que não foi necessário controlar o potencial efeito de não-independência dos seus *datasets* por meio de interceptos aleatórios. Um modelo generalizado linear (GLM) foi construído, utilizando como variável dependente os valores de limiar médio ( $Th1$ ) obtidos do ajuste resultante a todos os *datasets*:

### Th1 ~ 1

Todas as análises anteriores foram executadas com o pacote “sars” (MATTHEWS et al., 2019a), “*glmmTMB*” (BROOKS et al., 2023), e a posterior visualização de resultados com o pacote “*ggplot*” (WICKHAM, 2016).

#### 1.2.6 Fatores explicativos do melhor ajuste ao modelo linear ou de um limiar contínuo

Para cumprir o objetivo 3 de determinar quais fatores explicam o porquê de alguns *datasets* se ajustarem melhor ao modelo linear ou ao de um limiar contínuo, ajustamos tanto o modelo linear quanto de um limiar contínuo a todos os *datasets*, separadamente. Em seguida, selecionamos apenas *datasets* nos quais pelo menos um destes modelos possuísse delta-AICc menor que dois ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ) (96 *datasets*; ver Figura 1), e os classificamos binariamente em “Linear” ou “Com limiar” de acordo com os valores mínimos de delta-AICc do modelo de melhor ajuste (APÊNDICE A, Tabela 5). Construímos um modelo linear generalizado misto (GLMM) que incluísse interceptos aleatórios para cada estudo (1|ID\_Estudo) e que utilizasse uma distribuição de erro binomial e uma função de ligação (logit), uma vez que os valores da variável dependente (*Modelo\_melhor\_ajuste*) eram discretos e variaram de 0 a 1 (“Linear” = 0 versus “Com limiar” = 1) (CRAWLEY, 2013):

$$\text{Modelo\_melhor\_ajuste (linear ou com limiar)} \sim \text{Táxon} + \text{Spp.}_\text{Espe} + \text{ampli\_cover} + \log(n\_paisagens) + \text{Dist\_Hist} + \text{lat} + (1|\text{ID\_Estudo})$$

Neste GLMM, as variáveis independentes, já descritas em seção anterior, foram escolhidas por potencialmente afetarem a probabilidade de um tipo de modelo apresentar melhor ajuste, sendo listadas a seguir: táxons estudados (*Táxon*), o grau de especialização das espécies ao habitat original (*Spp. Espe*), a amplitude da porcentagem de cobertura de habitat (*ampli\_cover*), o *log* do número de réplicas/paisagens analisadas dentro de cada *dataset* válido (*n\_paisagens*), a

presença de distúrbios históricos (*Dist\_Hist*) e o módulo do valor da latitude (*lat*). As únicas variáveis categóricas foram táxons, o grau de especialização das espécies ao habitat original e a presença de distúrbios históricos, as demais eram contínuas. Confirmamos a ausência de correlação entre as variáveis independentes utilizando o pacote “*performance*” (LÜDECKE et al., 2022), mantendo, dessa forma, todas as variáveis para a análise.

Fizemos uma seleção de modelos baseado em AICc para cada um dos distintos GLMMs, na qual diferentes combinações das variáveis independentes foram criadas e comparadas, inclusive um modelo nulo. Calculamos o valor de importância de cada variável com base no somatório do valor de  $w_i$  dos modelos incluindo cada variável ( $\sum \text{peso}$ ) e consideramos como igualmente plausíveis aqueles modelos que tiveram o  $\Delta_i < 2$  (JOHNSON; OMLAND, 2004). Além disso, também calculamos o poder de explicação ( $R^2$ ) de um GLMM global, no qual todas as variáveis independentes foram incluídas em resposta à riqueza de espécies. Todos esses procedimentos foram realizados usando os pacotes “*glmmTMB*” (BROOKS et al., 2023) e “*MuMin*” (BARTON, 2022).

### 1.2.7 Fatores explicativos do efeito da quantidade de habitat sobre a riqueza

Para cumprir o objetivo 4 (i.e., determinar os fatores que regulam a sensibilidade da resposta), utilizamos os valores de inclinação  $z$  – gerados anteriormente pelo ajuste e seleção do modelo linear a todos os *datasets* com delta-AICc menor que dois – para construirmos um modelo linear generalizado misto (GLMM) que incluísse interceptos aleatórios para cada estudo (*1|ID\_Estudo*), com distribuição de erro gaussiana:

$$\text{Valor}_z \sim \text{Táxon} + \text{Spp.}_\text{Espe} + \text{Tipo}_\text{habitat} + \text{Dist}_\text{Hist} + \log(\text{lat}) + (1|\text{ID}_\text{Estudo})$$

Neste GLMM, *Valor\_z* é a variável dependente, que definimos como a inclinação  $z$  associada à equação do modelo linear de REA. Essa inclinação pode ser interpretada como o grau de sensibilidade de uma comunidade biológica à

variação da quantidade de habitat: quanto maior o valor de  $z$ , maior será a taxa à qual ocorre perda ou ganho da riqueza de espécies conforme a perda ou ganho de habitat, respectivamente. As variáveis independentes, por sua vez, foram escolhidas por potencialmente afetarem os valores da inclinação  $z$ , sendo listadas a seguir: táxons estudados (*Táxon*), o grau de especialização das espécies ao habitat original (*Spp.\_Espe*), o tipo de habitat original do estudo (*Tipo\_habitat*), a presença de distúrbios históricos (*Dist\_Hist*) e o *log* do módulo do valor da latitude (*lat*). A variável contínua foi o módulo do valor da latitude, as demais eram categóricas. O teste de correlação entre as variáveis independentes e a seleção de modelos foram executados em semelhança à análise de fatores explicativos do melhor ajuste ao modelo de um limiar contínuo. Todos esses procedimentos foram realizados usando os pacotes “*performance*” (LÜDECKE et al., 2022), “*glmmTMB*” (BROOKS et al., 2023) e “*MuMin*” (BARTON, 2022).

### 1.3. Resultados

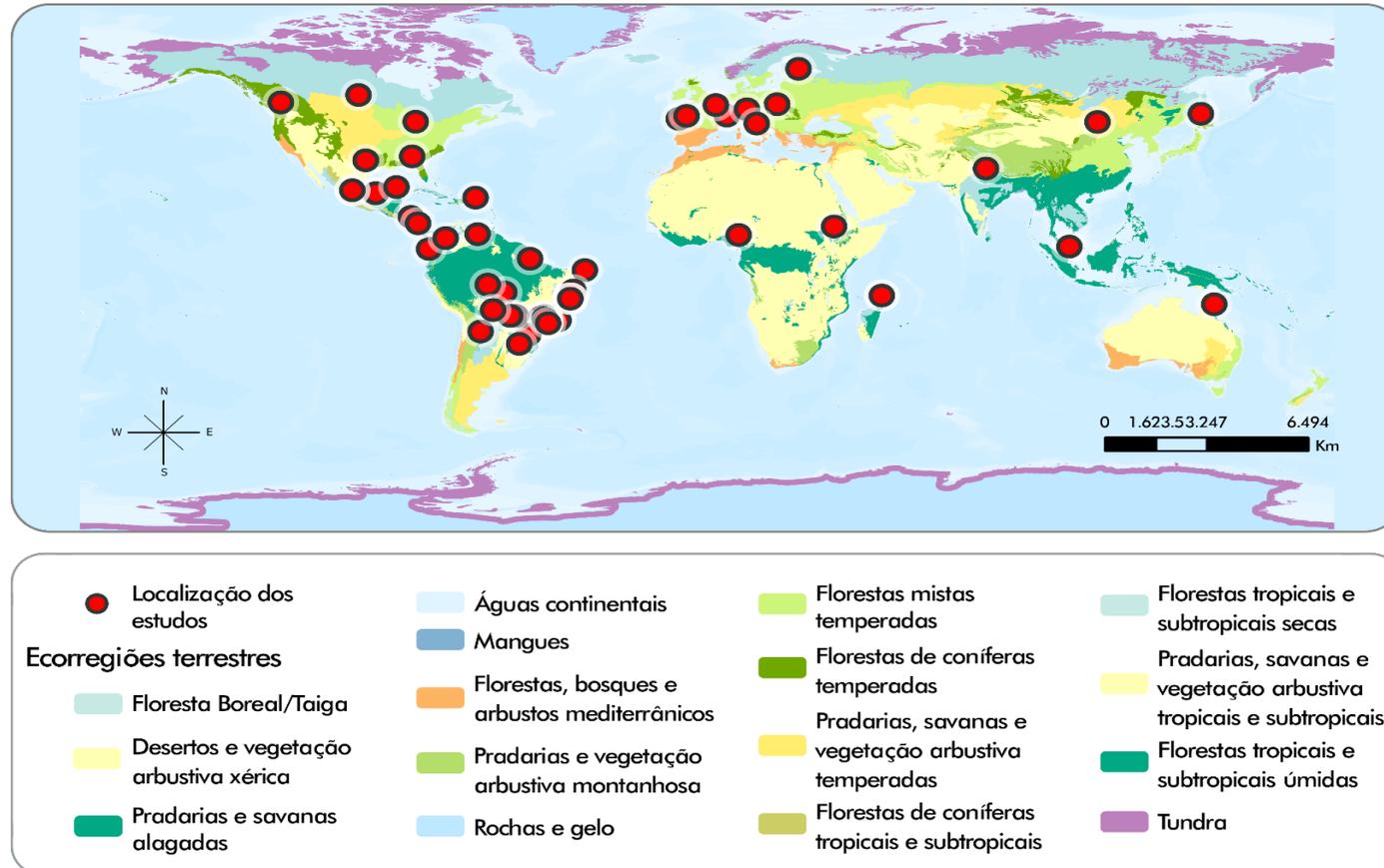
Obtivemos um total de 2827 artigos publicados, dos quais 108 *datasets* válidos foram obtidos a partir de 59 estudos distribuídos por diversos biomas terrestres (Figura 2; APÊNDICE B, Tabela 6). Dos 108 *datasets* válidos, 59 eram de vertebrados, 31 de invertebrados e 18 de plantas; 27 *datasets* compreenderam espécies especialistas de habitat e 81 consideraram todas as espécies em conjunto (generalistas e com grau de especialização não definido). Por fim, em relação à caracterização da paisagem, 87 *datasets* eram referentes a habitats florestais e 21 a habitats não-florestais, enquanto as paisagens de 51 *datasets* sofreram distúrbios históricos pretéritos e 57 não sofreram (APÊNDICE B, Tabela 6).

#### 1.3.1 Comparação de modelos e efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies

O modelo que apresentou maior generalidade, ou melhor ajuste (menor valor de AICc) à maioria dos *datasets*, foi o linear, totalizando 19,4% (n = 21 *datasets*). Em segundo lugar, o modelo de um limiar contínuo apresentou o melhor ajuste a 18,5% (n = 20) dos *datasets* e, em sequência, o modelo nulo, com melhor ajuste a 13,9% (n = 15). Para o restante dos 42,6% dos *datasets*, 12 modelos distintos apresentaram melhor ajuste (Tabela 1). Por outro lado, usando a seleção de modelos por *log-likelihood*, o modelo que apresentou maior generalidade foi o de um limiar contínuo, totalizando 95,4% (n = 103) (APÊNDICE B, Tabela 7). Os resultados anteriores foram obtidos por comparações com dados com ambas as variáveis dependente e independente padronizadas (formato 1), mas resultados semelhantes também foram encontrados quando diferentes transformações (i.e., formatos 2 e 3) foram aplicadas aos dados (APÊNDICE B, Tabelas 8 a 11).

#### 1.3.2 Efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies

Figura 2 – Distribuição dos 59 estudos nos distintos biomas globais



Legenda: a ampla distribuição dos cinquenta e nove estudos pelo globo nos permitiu comparar paisagens com distintos tipos de influência antrópica, distintos tipos de uso de solo e em distintos biomas, refletindo-se na composição dos habitats originais e da matriz circundante. Mapa produzido com o *software* ArcGIS Pro 3.0.1.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 1 - Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de relação espécies-área (REA) e de um limiar contínuo aos *datasets*

<b>Modelo</b>	<b>N° de <i>datasets</i></b>	<b>Porcentagem</b>
Linear	21	19.44
Um limiar contínuo	20	18.52
Nulo	15	13.89
Exponencial negativo	13	12.04
Logarítmico	9	8.33
Potencial	6	5.56
Monod	5	4.63
Função persistente 2	5	4.63
Kobayashi	3	2.78
Weibull-3	3	2.78
Logístico	2	1.85
Função persistente 1	2	1.85
Assintótico	1	0.93
Gompertz	1	0.93
Potencial Rosenzweig	1	0.93
Racional	1	0.93
<b>Total</b>	<b>108</b>	<b>100</b>

Legenda: Todos os modelos acima apresentaram melhor ajuste a pelo menos um dos 108 *datasets*, de acordo com o critério de informação de Akaike (BURNHAM; ANDERSON, 2002; SYMONDS; MOUSSALLI, 2011). Os modelos que apresentaram maior generalidade foram o linear, de um limiar contínuo e o nulo.

Fonte: A autora, 2023

A quantidade de habitat teve, em média, um efeito significativo e positivo sobre a riqueza de espécies para os *datasets* selecionados pelo melhor ajuste do modelo linear (média do valor de  $z = 0.004$ ;  $SE = 0.0006$ ;  $p < 0.001$ ). Em nossa análise alternativa na qual foi construída uma única relação linear utilizando todas as paisagens de todo o conjunto de *datasets* simultaneamente, ao invés de ajustarmos o modelo linear individualmente a cada um dos *datasets*, esse efeito também foi significativo e positivo (média do valor de  $z = 0.30$ ;  $SE = 0.07$ ;  $p < 0.001$ ; APÊNDICE

A, Figura 15). Também foi possível detectar que o valor médio do ponto de limiar para os *datasets* selecionados pelo melhor ajuste do modelo de um limiar se situou em torno de 30% de quantidade de habitat (média do limiar = 29.94; SE = 5.27;  $p < 0.001$ ).

### 1.3.3 Fatores explicativos do melhor ajuste ao modelo linear ou a de um limiar contínuo

As variáveis independentes fixas analisadas explicaram 9,48% da variação dos valores dos modelos de melhor ajuste (“Linear” *versus* “Com limiar”) no GLMM que incluía todas as variáveis independentes (i.e., GLMM global;  $R^2$  condicional = 0.15;  $R^2$  marginal = 0.09). Seis modelos apresentaram  $\Delta AICc < 2$ , sendo que o mais plausível incluiu o número de paisagens analisadas e a presença de distúrbios históricos ( $AICc = 126.7$ ,  $w_i = 0.12$ ; Tabela 2). Entretanto, o modelo nulo também foi plausível dentro desta seleção ( $AICc = 127.1$ ,  $w_i = 0.08$ ; Tabela 2). As variáveis de maior importância foram a presença de distúrbios históricos ( $\Sigma w_i = 0.62$ ) e o número de paisagens analisadas ( $\Sigma w_i = 0.48$ ).

### 1.3.4 Fatores explicativos do efeito positivo da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies

As variáveis independentes fixas analisadas explicaram 11% da variação do parâmetro  $z$  entre os *datasets* no GLMM global ( $R^2$  condicional = 0.11;  $R^2$  marginal = 0.11). Seis modelos apresentaram  $\Delta AICc < 2$ , sendo que o modelo mais plausível para explicar a variação do  $z$  foi o nulo ( $AICc = -551.8$ ,  $w_i = 0.12$ ; Tabela 3). As variáveis de maior importância foram o módulo da latitude ( $\Sigma w_i = 0.43$ ) e o tipo de habitat ( $\Sigma w_i = 0.36$ ).

Tabela 2 – Resultado da seleção de modelos utilizando o GLMM com distribuição de erro binomial (“Linear” = 0 *versus* “Com limiar” = 1)

<b>Modelo</b>	<b>Int</b>	<b>Variáveis independentes</b>	<b>df</b>	<b>logLik</b>	<b>AICc</b>	<b>Delta</b>	<b>Wi</b>
<b>11</b>	-1.94	Número de paisagens analisadas + Distúrbios históricos	4	-59.11	126.7	0.00	0.12
<b>9</b>	-0.30	Distúrbios históricos	3	-60.40	127.0	0.38	0.10
<b>Nulo</b>	-0.66	—	2	-61.70	127.1	0.87	0.08
<b>3</b>	-2.05	Número de paisagens analisadas	3	-60.90	128.0	1.39	0.06
<b>10</b>	-0.61	Módulo da Latitude + Distúrbios históricos	4	-60.06	128.1	1.89	0.05
<b>13</b>	-2.44	Amplitude da porcentagem de cobertura + Distúrbios históricos	4	-60.11	128.1	1.98	0.04

Legenda: Os resultados são referentes aos cinco modelos de melhor ajuste e ao modelo nulo (que não possui variáveis independentes). O ajuste dos modelos com diferentes combinações de variáveis independentes foi comparado através da seleção de modelos baseada no AICc. Int, valor do intercepto; df, graus de liberdade; logLik, logLikelihood (verossimilhança) do modelo; AICc, Critério de Informação de Akaike corrigido; delta, máximo AICc - mínimo AICc; wi, peso do Critério de Akaike.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 3 – Resultado da seleção de modelos utilizando o GLMM com valores do parâmetro z (continua)

<b>Modelo</b>	<b>Int</b>	<b>Variáveis independentes</b>	<b>df</b>	<b>logLik</b>	<b>AICc</b>	<b>Delta</b>	<b>Wi</b>
<b>Nulo</b>	0.003	—	3	279.0	-551.8	0.00	0.12
<b>5</b>	0.006	Módulo da Latitude + Distúrbios históricos	4	279.9	-551.2	0.48	0.09
<b>6</b>	0.006	Módulo da Latitude + Tipo de Habitat	5	280.7	-550.6	1.20	0.06
<b>9</b>	0.004	Distúrbios históricos	4	279.5	-550.4	1.41	0.06
<b>2</b>	0.003	Tipo de Habitat	4	279.5	-549.9	1.43	0.04
<b>17</b>	0.004	Grau de especialização	4	279.2	-549.5	1.88	0.04

Tabela 3 – Resultado da seleção de modelos utilizando o GLMM com valores do parâmetro  $z$  (conclusão)

Legenda: Os resultados são referentes ao modelo nulo (que não possui variáveis independentes) e aos cinco modelos de melhor ajuste. O ajuste dos modelos com diferentes combinações de variáveis independentes foi comparado através da seleção de modelos baseada no AICc. Int, valor do intercepto; df, graus de liberdade; logLik, logLikelihood (verossimilhança) do modelo; AICc, Critério de Informação de Akaike corrigido; delta, máximo AICc - mínimo AICc; wi, peso do Critério de Akaike.

Fonte: A autora, 2023

#### 1.4. Discussão

Em geral, foi possível observar que dois modelos com premissas muito distintas apresentaram melhor ajuste à maioria dos *datasets*, independentemente do tipo de transformação aplicada aos dados (Tabela 1; APÊNDICE B, Tabelas 8 a 11): enquanto o modelo linear assume uma perda de espécies a uma taxa constante em resposta à diminuição da quantidade de habitat, o modelo de um limiar contínuo prevê a diminuição abrupta da riqueza abaixo dos níveis de limiar da quantidade de habitat (SWIFT; HANNON, 2010). De fato, um bom ajuste dos modelos linear e com limiares já foi observado não apenas em estudos empíricos (e.g. LIMA; MARIANO-NETO, 2014; MATTHEWS et al., 2014), mas também em simulações (e.g. KING; WITH, 2002; FAHRIG, 1997; JAGER; CARR; EFROYMSON, 2006; RUCKELSHAUS; HARTWAY; KAREIVA, 1997; SCHROTT; WITH; KING, 2005). Em estudos de simulação que investigam a relação entre a proporção de habitat e possíveis respostas ecológicas, é possível encontrar efeitos de variáveis como o sucesso de dispersão (e.g. KING; WITH, 2002; RUCKELSHAUS; HARTWAY; KAREIVA, 1997), parâmetros demográficos (e.g. JAGER; CARR; EFROYMSON, 2006; SCHROTT; WITH; KING, 2005) e a probabilidade de persistência de espécies (e.g. FAHRIG, 1997; JAGER; CARR; EFROYMSON, 2006) sendo utilizadas como variáveis resposta mais frequentemente do que em estudos empíricos, mesmo aqueles que envolvem ambientes controlados (e.g. SUMMERVILLE; CRIST, 2001; WITH, 2016). Estas variáveis, inclusive, contribuíram para explicar o porquê dos modelos com limiares se ajustarem com maior frequência a dados gerados por simulação do que a dados provenientes de estudos empíricos (ver Tabelas 1 a 3 em SWIFT; HANNON, 2010).

Neste contexto, o número limitado de variáveis relacionadas à caracterização das espécies (i.e., classificação do táxon e do grau de especialização, Figura 1) do nosso estudo provavelmente contribuiu para que não conseguíssemos explicar o porquê de alguns *datasets* se ajustarem melhor ao modelo linear ou ao de um limiar contínuo. Analogamente, essa limitação pode também ter afetado nossas análises de resposta de sensibilidade de resposta das comunidades biológicas à variação da quantidade de habitat. Ainda assim, foi possível detectar um efeito médio positivo da

quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies, como postulado por Fahrig (2013, 2017). A diferença nos valores do parâmetro  $z$  médio final entre todos os *datasets* (ver seção “Efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza” em “Materiais e Métodos”) e da relação com todas as paisagens simultaneamente analisadas (APÊNDICE A, Figura 15) mostra, inclusive, a importância de análises alternativas para uma compreensão mais completa das respostas das comunidades biológicas à perda de habitat. Além disso, detectamos para os *datasets* válidos em nossa seleção um valor médio de ponto de limiar de 30%, já estipulado por diversos autores (BANKS-LEITE et al., 2014; ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; LIMA; MARIANO-NETO, 2014). Esses dois resultados, o efeito médio positivo da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies e a detecção de um ponto de limiar próximo a 30%, possuem grande relevância para o âmbito da conservação, pois estão diretamente relacionados a diretrizes recentemente sugeridas no manejo de paisagens que maximizem a biodiversidade (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2020, 2021).

#### 1.4.1 Da escala da mancha à escala da paisagem: comparando os diferentes ajustes de modelos

Desde os primórdios do desenvolvimento da REA, encontrar um único modelo que explique a variação da riqueza de espécies no espaço tem sido um desafio constante: enquanto Arrhenius (1921) demonstrava em seu trabalho seminal que o melhor modelo a ser aplicado a dados de REA seria o potencial, Gleason (1922) defendia o uso de uma equação exponencial. Embora o argumento de Gleason residisse no fato do modelo exponencial não superestimar o número de espécies em grandes áreas como o modelo potencial (TJORVE; MATTHEWS; WHITTAKER, 2021), várias meta-análises na escala da mancha indicam que o modelo de melhor ajuste a dados empíricos de REA seria justamente o potencial (DENGLER, 2009; MATTHEWS et al., 2016; TJORVE, 2009; TRIANTIS; GUILHAUMON; WHITTAKER, 2012). Não apenas isso, modelos em formato sigmoide, como o logarítmico, também possuiriam ajuste muito limitado a esse tipo de dado (HE; LEGENDRE, 1996;

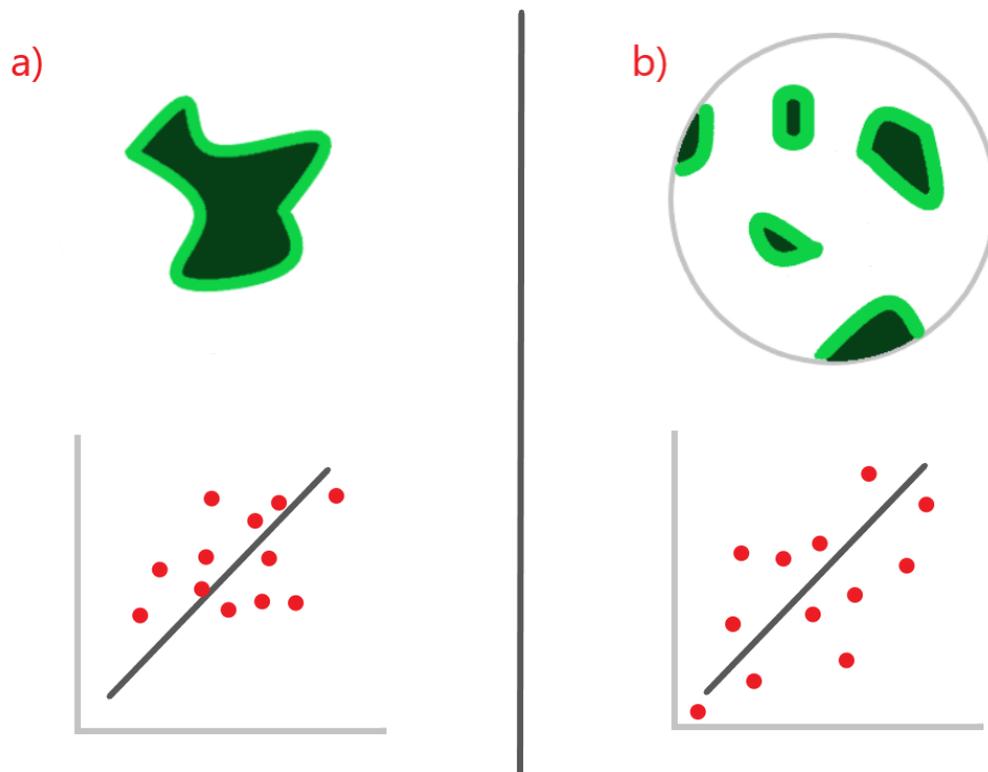
MATTHEWS et al., 2016; TRIANTIS; GUILHAUMON; WHITTAKER, 2012). Finalmente, ainda em relação à escala da mancha, defende-se a ideia de que modelos muito complexos, como aqueles com diversos parâmetros (e.g. modelos sigmóides como o logístico e modelos com limiares), raramente apresentariam bom ajuste a dados empíricos de REA (MATTHEWS et al., 2014, 2016), e que a transformação dos dados em eixos com variáveis padronizadas ou semipadronizadas em *log* seria de importância fundamental para a detecção dos padrões resultantes. Discute-se, por exemplo, que modelos com limiares seriam mais comuns com variáveis brutas, e o modelo potencial mais comum com variáveis padronizadas (e.g. MATTHEWS et al., 2014, 2016; TJORVE, 2009).

Nossos resultados divergem em alguns pontos citados anteriormente. Em primeiro lugar, o modelo que apresentou maior generalidade foi o linear, seguido do modelo de um limiar contínuo, sendo que o modelo potencial apresentou generalidade de apenas 5,56% (Tabela 1). Como já mencionado no parágrafo introdutório da discussão, um bom ajuste dos modelos linear e com limiares foi de fato observado em estudos empíricos (e.g. LIMA; MARIANO-NETO, 2014; MATTHEWS et al., 2014). Entretanto, ao contrário do modelo linear, o de um limiar contínuo se trata de um modelo complexo que implica o cálculo de intervalos de confiança próximos ao ponto de limiar (MATTHEWS; RIGAL, 2021). Nos resultados obtidos a partir da seleção de modelos por *log-likelihood*, o modelo de um limiar contínuo inclusive foi o que apresentou maior generalidade (APÊNDICE B, Tabela 7). Isso indica que o tipo de seleção de modelos utilizado para análises de REA possui importância fundamental na detecção dos padrões emergentes. Em segundo lugar, a generalidade dos modelos encontrada para ambas as variáveis transformadas (formato 1) do nosso estudo manteve-se nos demais formatos de transformação dos dados (formatos 2 e 3), indicando que o melhor ajuste dos modelos linear e de um limiar contínuo é um padrão consistente (Tabela 1; APÊNDICE B, Tabelas 8 a 11). Todos os resultados anteriores reforçam não apenas a concepção de que a resposta da riqueza de espécies à variação da quantidade de habitat na escala da mancha não deve ser totalmente extrapolada para a escala da paisagem (FAHRIG, 2013, 2020; FAHRIG et al., 2019), mas também de que os próprios modelos explicativos de REA podem se modificar de acordo com a escala espacial analisada (LOMOLINO, 2021; TJORVE; TJORVE, 2021).

No entanto, assim como já descrito na escala da mancha, é possível observar que modelos sigmóides complexos possuem generalidade limitada aos nossos *datasets* (e.g. Gompertz, Função persistente 2, Logístico, Weibull-3 na Tabela 1; para uma relação mais detalhada dos modelos sigmóides e convexos, ver Tabela 1 em Matthews et al., 2019a). Uma das razões para o ajuste limitado de modelos sigmóides na escala da mancha é o chamado “efeito das ilhas pequenas” (“*small-island effect*”, sensu LOMOLINO, 2000): este efeito ocorreria devido à não inclusão de ilhas muito pequenas em análises de REA, seja por uma questão amostral ou por serem excluídas por não terem, ou terem poucos, indivíduos presentes. Isso acabaria por linearizar ou “achatar” curvas que deveriam apresentar um formato sigmoide, ou “em S” (LOMOLINO, 2000; LOMOLINO; WEISER, 2001; TJORVE, 2009, 2010; TJORVE; TURNER, 2009; ver Figuras 7.1c e d em TJORVE; TJORVE, 2021). Inicialmente, esse mecanismo poderia ser extrapolado para a escala da paisagem, explicando o padrão de generalidade do modelo linear encontrado em nosso estudo. Porém, grande parte dos nossos *datasets* apresentou grande amplitude de variação da cobertura de habitat (APÊNDICE B, Tabela 6), o que significa a inclusão de paisagens com quantidades de habitat muito reduzidas, em analogia às ilhas pequenas. Nesse sentido, um mecanismo mais convincente para explicar o padrão de generalidade do modelo linear seria de que paisagens como as dos nossos *datasets* diluiriam as probabilidades de extinção de populações locais, devido à potencial conectividade de múltiplas manchas de habitat, mesmo quando escassas e com pouca riqueza de espécies (FAHRIG, 2017; FAHRIG et al., 2022; RSZANGOLIES; ROHWÄDER; JELTSCH, 2022). Dessa forma, haveria poucas paisagens com registros de “0” riqueza de espécies por *dataset* para fazer com que o modelo tomasse um formato em “S”, característico dos modelos sigmóides (Figura 3).

Esse mecanismo derivado da diluição da probabilidade de extinção poderia explicar, por exemplo, o porquê de o modelo linear e o exponencial negativo - um modelo convexo - terem apresentado grande generalidade (Figura 3). Entretanto, o segundo melhor ajuste dos modelos de um limiar contínuo vai de encontro a essa ideia, já que implicaria em uma mudança abrupta na resposta biodiversidade à quantidade de habitat na escala da paisagem (ANDRÉN, 1994; ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; FAHRIG, 2003; PARDINI et al., 2010; TOMS;

Figura 3 – Diferenças das análises nas escalas da mancha e da paisagem



Legenda: a) esquema representando, acima, uma amostragem na escala da mancha, na qual necessariamente a quantidade de habitat será equivalente à área da mancha amostrada; abaixo, observa-se um gráfico com a expectativa do melhor ajuste do modelo linear devido à ausência de manchas pequenas amostradas, no qual cada ponto em vermelho corresponde a uma mancha analisada em uma paisagem hipotética ( $n = 12$ ); b) esquema que representa uma amostragem na escala da paisagem, na qual a quantidade de habitat será equivalente à soma da área interseccionada de todas as manchas pelo *buffer* em cinza (acima); a expectativa gráfica do melhor ajuste do modelo linear, na qual cada ponto em vermelho corresponde a uma paisagem analisada de uma região hipotética (abaixo,  $n = 12$ ). Observe que, no caso da análise na escala da paisagem, o melhor ajuste do modelo linear não se dá pela ausência de paisagens com pouca quantidade de habitat, mas sim porque estas paisagens sustentam populações, mesmo que pequenas, devido à diluição da probabilidade de extinção proporcionada por uma conectividade entre fragmentos remanescentes. Dessa forma, não há paisagens com registros de “0” riqueza de espécies o suficiente por *dataset* para fazer com que o modelo tome um formato em “S”, característico dos modelos sigmóides.

Fonte: A autora, 2023

LESPERANCE, 2003). No caso específico do nosso estudo, é necessário salientar que mesmo utilizando apenas o modelo de um limiar contínuo por considerarmos

que traria resultados ecologicamente interpretáveis, ainda assim o ajuste deste modelo aos *datasets* pode se dar puramente por razões estatísticas, sem um mecanismo biológico subjacente (MATTHEWS et al., 2014; MATTHEWS; RIGAL, 2021). A necessidade do uso com cautela dos modelos com limiares já havia sido mencionada em estudos prévios (BANKS-LEITE et al., 2021; MATTHEWS et al., 2014), e seu melhor ajuste por motivos estatísticos pode ter sido também uma das razões pelas quais não foi possível determinar os mecanismos biológicos por trás do ajuste de alguns *datasets* ao modelo linear ou ao de um limiar contínuo (Tabela 2). Uma alternativa futura seria, em semelhança a Matthews et al. (2016), utilizar análises multivariadas na tentativa de explicar o ajuste de cada tipo de modelo aos *datasets*. Para isso, uma classificação mais abrangente dos modelos em grandes grupos (i.e, lineares, convexos, sigmoides e com limiares) talvez pudesse trazer resultados mais conclusivos quanto às explicações ecológicas a esse ajuste.

#### 1.4.2 Quanto mais, melhor? Quão geral é a resposta da riqueza de espécies à quantidade de habitat na paisagem

Inicialmente, somos levados a pensar que a resposta média geral positiva da riqueza de espécies à quantidade de habitat nas paisagens corrobora o pressuposto da HQH de que a quantidade de habitat possui efeitos positivos sobre as espécies, independentemente da configuração espacial dos fragmentos analisados (FAHRIG, 2013). O presente resultado poderia trazer, então, duas implicações potenciais, uma teórica e outra prática, respectivamente: 1) apenas uma variável, a quantidade de habitat, poderia ser empregada em substituição ao tamanho e isolamento de manchas para prever a riqueza em paisagens fragmentadas, como assumido e defendido pela HQH (FAHRIG, 2013); 2) o aumento da quantidade de habitat em reservas acarretaria, em média, no aumento da riqueza de espécies, independentemente do aumento ou não da conectividade entre fragmentos por meio de corredores ecológicos (FAHRIG, 2013). Além disso, o fato de termos encontrado um valor médio de limiar para diferentes espécies de aproximadamente 30% também reforça o conceito de que, em qualquer circunstância, quanto mais habitat, melhor para a conservação das comunidades biológicas. Inclusive, a ideia de

maximizar a quantidade de habitat sempre que possível, e estar em uma porcentagem mínima de 40% na paisagem para a viabilidades das populações biológicas, foram diretrizes recentemente sugeridas por Arroyo-Rodríguez et al. (2020, 2021).

É preciso, antes de tudo, analisar criticamente os aspectos levantados anteriormente: para confirmar se o pressuposto da HQH de que a quantidade de habitat poderia substituir o tamanho e isolamento de manchas na estruturação de comunidades é verdadeiro, é necessário assumir que os testes de REA sejam representados por relações simples e linearizadas (CAMARGO; BOUCHER-LALONDE; CURIE, 2018; FAHRIG, 2013; MERCKX; MIRANDA; PEREIRA, 2019; MELO et al., 2017; ver meta-análise de WATLING et al., 2020). Como discutido na seção anterior, apesar do modelo linear ter de fato apresentado a maior generalidade, modelos convexos e alguns complexos também apresentaram bom ajuste aos nossos *datasets*. Reduzir todas as análises da resposta da riqueza de espécies à quantidade de habitat apenas e sempre ao modelo linear seria, portanto, uma simplificação da realidade. Além disso, como já sugerido na escala da paisagem, é possível que o melhor ajuste do modelo linear ocorra devido justamente ao papel da conectividade entre fragmentos, responsável por diluir as probabilidades de extinção (Figura 3). Por essas razões, utilizar a filosofia de “quanto mais, melhor” deve ser feita com cautela, principalmente quando, ao observamos graficamente as paisagens derivadas dos nossos *datasets*, é possível detectar com frequência paisagens com grandes quantidades de habitat, mas pouca riqueza de espécies (pontos abaixo e à direita do eixo x; APÊNDICE A, Figura 15).

Finalmente, encontramos um valor de limiar médio de aproximadamente 30% que se assemelha a estudos anteriores (BANKS-LEITE et al., 2014; ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; LIMA; MARIANO-NETO, 2014), e que, por ser comum a espécies de todos os táxons (APÊNDICE B, Tabela 6), potencialmente reflete que características geométricas das paisagens sejam as definidoras deste valor médio (SWIFT; HANNON, 2010; VILLARD; METZGER, 2014). A utilização da quantidade de habitat padronizada em porcentagem foi fundamental para obter este valor, uma vez que a utilização de valores brutos em hectares pode dificultar a obtenção de uma média final comum para diferentes táxons, como foi observado na escala da mancha (MATTHEWS et al., 2014). Entretanto, é notável que o valor de limiar seja

derivado de apenas 15,7% dos 108 *datasets* iniciais (17 *datasets*; Figura 1). Isso significa que os casos nos quais as populações se mantinham relativamente estáveis até que se alcançasse o limiar na quantidade de habitat foram pouco frequentes quando ajustamos apenas o modelo de um limiar contínuo aos *datasets* (ver seção “Efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza” em “Materiais e Métodos” para maiores detalhes; APÊNDICE A, Figura 16).

O fato de o valor de limiar ser derivado de apenas 17 *datasets* indica que limiares com mecanismos biológicos subjacentes, embora com valores bem definidos entre 30 e 40%, talvez não sejam tão comuns quanto supúnhamos, e que, sem uma seleção mais fina dos parâmetros definidores do modelo (e.g. valores de  $z_1$  e  $z_2$ ), o ajuste dos modelos com limiares se dê por razões puramente estatísticas (HILLEBRAND et al., 2020; MATTHEWS et al., 2014; MATTHEWS; RIGAL, 2021). Porém, defendemos que este ajuste fino dos modelos com limiares, tão pouco frequente na literatura, seja feito. Em estudos recentes discute-se, por exemplo, que a aplicação dos limiares em escala global seria limitada, uma vez que seus valores de limiar provêm em sua maioria em estudos empíricos de áreas tropicais, em especial a Mata Atlântica brasileira (BANKS-LEITE et al., 2021; SHENNAN-FARPÓN; VISCONTI; NORRIS, 2021). Ao ajustarmos o modelo de um limiar contínuo aos nossos *datasets*, não ficamos restritos apenas aos resultados reportados pelos autores de estudos empíricos, e encontramos que muitos *datasets* em regiões temperadas também apresentaram valores válidos de limiares (APÊNDICE B, Tabela 6). Isso indica que mais esforços em relação a essa temática devem ser feitos para definir, de fato, o papel dos limiares na conservação e na estruturação de comunidades.

#### 1.4.3 Por que é tão difícil determinar a sensibilidade da resposta da riqueza de espécies à quantidade de habitat?

Inúmeros estudos indicam que a sensibilidade da resposta da riqueza de espécies à quantidade de habitat, ao menos na escala da mancha, é influenciada tanto por características relacionadas às espécies quanto às próprias paisagens.

Fatores como tamanho corporal e classificação do táxon, latitude, tipos de habitat e a amplitude do tamanho de manchas analisadas influenciaram não apenas os valores de inclinação  $z$ , mas, em alguns casos, também do próprio intercepto  $c$  de REA (DRAKARE; LENNON; HILLEBRAND, 2006; MATTHEWS et al., 2014, 2019b, 2021). Portanto, é surpreendente que nenhuma variável que utilizamos tenha detectado uma sensibilidade de resposta diferenciada na escala da paisagem (Tabela 3). A opção de não analisarmos em conjunto o intercepto  $c$ , assim como as limitadas variáveis disponíveis relacionadas à caracterização das espécies e a ocorrência de várias paisagens sem a presença de indivíduos (pontos com valor “0” no eixo  $x$ ; APÊNDICE A, Figura 15), pode não ter contribuído para que encontrássemos essa sensibilidade de resposta diferenciada. Na verdade, a aplicação de um modelo global baseado em análises de caminhos, em semelhança a Matthews et al. (2019b, 2021), poderia ser uma alternativa metodológica ao nosso estudo. Segundo esses autores, a aplicação de um modelo baseado em análise de caminhos aumentou o poder de explicação ( $R^2$ ) da variação observada em parâmetros relacionados à REA na escala da mancha, e detectou que havia uma interação negativa entre os valores de inclinação  $z$  e do intercepto  $c$ , algo a ser considerado em trabalhos futuros na escala da paisagem.

Entretanto, mesmo com o modelo global de Matthews et al. (2021), quando os autores analisaram *datasets* provenientes de paisagens fragmentadas em ambientes terrestres, a variação dos valores da inclinação  $z$  foi pouco explicada pelas variáveis de interesse ( $R^2 = 0.14$ ). Essa limitação é ainda mais evidente quando comparada ao alto valor que foi obtido com *datasets* provenientes de arquipélagos verdadeiros ( $R^2 = 0.82$ ). Neste contexto, assume-se que sistemas como paisagens fragmentadas terrestres possuam pressões antropogênicas específicas e muitas vezes inviáveis de se quantificar, como a caça e efeitos da matriz (MATTHEWS, 2015; MATTHEWS et al., 2021). Em nosso estudo, por exemplo, o impacto da matriz não foi acessado justamente porque os usos de solo em paisagens de uma mesma região em um *dataset* poderiam ser muito distintos, mesmo após uma cuidadosa curadoria de dados (e.g. CORRO et al., 2019). Essa incompatibilidade entre o que é analisado na escala da paisagem e da região (que contém um conjunto de paisagens) foi inclusive discutido recentemente à luz dos limiares na quantidade de habitat, em que se

questionou se padrões encontrados na escala da paisagem poderiam ser extrapolados à escala regional (SHENNAN-FARPÓN; VISCONTI; NORRIS, 2021).

Por fim, devido à própria natureza do nosso trabalho de ajuste de diversos modelos baseados em REA e em limiares, haverá sempre uma dicotomia entre a generalidade e a precisão dos modelos. Alguns autores defendem que *datasets* provenientes de REA sejam analisados caso a caso, e que, para modelos convexos e sigmóides, a resposta das comunidades biológicas ao ganho e perda de habitat seja analisada por meio de equações diferenciais (TJORVE; TJORVE, 2021). Além disso, por definição, REAs são expressões algorítmicas resultantes de uma combinação de distintas variáveis, que podem possuir efeitos antagônicos uma em relação à outra na definição do formato de uma curva de REA. O efeito de ilhas pequenas que faz a curva de REA tender a um formato sigmoide, assim como o efeito de maior agregação de indivíduos em grandes fragmentos que faz a curva de REA tender a um formato convexo, por exemplo, podem estar presentes em uma mesma paisagem analisada: o resultado final, neste caso, poderia ser uma linearização final da curva de REA (TJORVE; TJORVE, 2021). Todos esses fatores de confusão não apenas afetam o formato de REAs, mas a própria capacidade de se encontrar respostas quanto à sensibilidade da resposta das comunidades biológicas à variação da quantidade de habitat, e devem ser levados em conta quando dificuldades em análises futuras na escala da paisagem surgirem. Entretanto, devemos também considerar a possibilidade final de que as comunidades são mais sensíveis à perda de habitat na escala da mancha do que na da paisagem, o que poderia configurar em mais uma diferença entre os efeitos detectados nessas escalas.

## 1.5 Conclusão

A grande contribuição deste trabalho reside no fato de mostrar que a resposta das comunidades biológicas ao ganho e perda de habitat varia conforme a escala espacial utilizada. Enquanto o modelo potencial continua a ser o mais aplicado na escala da mancha (e.g. MATTHEWS et al., 2016), dando suporte teórico a grandes hipóteses de estruturação de comunidades como a TBI, observamos que este mesmo modelo possui generalidade limitada a dados na escala da paisagem. Nos nossos resultados, o modelo linear e de um limiar contínuo apresentaram melhor ajuste aos *datasets*, embora eles tenham possuído importância limitada para a compreensão da sensibilidade da resposta da riqueza de espécies à variação da quantidade de habitat, mais uma diferença em relação a resultados encontrados na escala da mancha. Além disso, contribuímos à ecologia teórica ao mostrar que a linearização de curvas de REA em diferentes escalas pode ser potencialmente explicada por mecanismos distintos e que, na verdade, estes mecanismos não necessariamente se anulam. Analisar como esses efeitos e mecanismos interagem entre si em detalhes pode ser um passo importante para a confirmação definitiva da HQH.

Embora inicialmente nossos efeitos gerais encontrados possam ter apoiado um grande número de premissas da HQH e do uso de um valor médio de limiar na quantidade de habitat, mostramos algumas fragilidades relacionadas a essas hipóteses com nossos resultados e que a sua utilização deve ser feita com cuidado, principalmente dentro da perspectiva de manejo e planejamento de paisagens que maximizem a biodiversidade. É possível que, mais importante do que determinar a quantidade de habitat ideal, seja observar as condições das populações locais em cada paisagem analisada, se em declínio ou em crescimento, possa trazer conclusões mais assertivas para a preservação das espécies a longo prazo aos tomadores de decisão. Ainda assim, defendemos o uso de parâmetros como a perda de espécies resultante da perda de habitat advinda do modelo linear e de valores médios de limiar para diversos táxons, que podem ser úteis ao trazer uma estimativa de impactos antropogênicos sobre a biodiversidade global, como será discutido em detalhes no Capítulo 2.

## Referências

- ALMEIDA-GOMES, M. et al. Habitat amount drives the functional diversity and nestedness of anuran communities in an Atlantic Forest fragmented landscape. *Biotropica*, v. 51, p. 874–884, 2019.
- ALOFS, K.M.; GONZÁLEZ, A.V.; FOWLER, N.L. Local native plant diversity responds to habitat loss and fragmentation over different time spans and spatial scales. *Plant Ecology*, v. 215, p. 1139–1151, 2014.
- ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, v. 71, p. 355–366, 1994.
- ARRHENIUS, O. Species and area. *Journal of Ecology*, v. 1, p. 95-99, 1921.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*, v. 23, p. 1404-1420, 2020.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Preserving 40% forest cover is a valuable and well-supported conservation guideline: reply to Banks-Leite et al. *Ecology Letters*, v. 24, p. 1114-1116, 2021.
- BAGUETTE, M. et al. Individual dispersal landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews*, v.88, p. 310–326, 2012.
- BALMFORD, A. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 11, p. 193–196, 1996.
- BALMFORD, A. et al. The convention on biological diversity's 2010 target. *Science*, v. 307, 212–213, 2005.
- BANKS-LEITE, C. et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science*, v. 345, e1041, 2014.
- BANKS-LEITE, C. et al. The suggestion that landscapes should contain 40% of forest cover lacks evidence and is problematic. *Ecology Letters*, v. 24, p. 1112-1113, 2021.
- BANKS-LEITE, C. et al. The macroecology of landscape ecology. *TREE*, v. 37, p. 480-487, 2022.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, v. 535, p. 144–147, 2016.
- BARTON, K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.46. 2022. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>. Acesso em: 27 ago. 2022.

- BETTS, M.G. et al. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature*, v. 547, p. 441–444, 2017.
- BETTS, M.G. et al. Extinction filters mediate the global effects of habitat fragmentation on animals. *Science*, v. 366, p. 1236–1239, 2019.
- BOESING, A.L.; NICHOLS, E.; METZGER, J.P. Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography*, v. 41, p. 1520–1533, 2018.
- BRITO, M.R.M. et al. Butterflies on the dry edge of the Atlantic Forest: water availability determines community structure at the Northern limit of Atlantic Forest. *Insect Conservation and Diversity*, v. 14, p. 476–491, 2021.
- BROOKS, M. et al. Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder. R package version 1.1.7. 2023. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/glmmTMB/glmmTMB.pdf>. Acesso em 21 jun. 2023.
- BURNHAM, K.P.; ANDERSON, D.R. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach*. New York: Springer-Verlag, 2002.
- CAMARGO, R.X.; BOUCHER-LALONDE, V.; CURIE, D.J. At the landscape level, birds respond strongly to habitat amount but weakly to fragmentation. *Diversity and Distributions*, v. 24, p. 629–639, 2018.
- CHASE, J. et al. Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. *Nature*, v. 584, p. 238–243, 2020.
- CHONG, K.Y. et al. The effects of landscape scale on greenery and traffic relationships with urban birds and butterflies. *Urban Ecosystems*, v. 22, p. 917–926, 2019.
- CORRO, E.J. et al. Forest cover and landscape heterogeneity shape ant–plant co-occurrence networks in human-dominated tropical rainforests. *Landscape Ecology*, v. 34, p. 93–104, 2019.
- CRAWLEY, M.J. *The R book*. Chichester, West Sussex, England: Wiley, 2013.
- DAHAL, B.R.; MCALPINE, C.A.; MARON, M. Impacts of extractive forest uses on bird assemblages vary with landscape context in lowland Nepal. *Biological Conservation*, v. 186, p. 167–175, 2015.
- DASKALOVA, G.N. et al. Landscape-scale forest loss as a catalyst of population and biodiversity change. *Science*, v. 368, p. 1341–1347, 2020.
- DEÁK, B. et al. Different extinction debts among plants and arthropods after loss of grassland amount and connectivity. *Biological Conservation*, v. 264, e109372, 2021.
- DENGLER, J. Which function describes the species-area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography*, v. 36, p. 728–744, 2009.

- DRAKARE, S.; LENNON, J.J.; HILLEBRAND, H. The imprint of geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecology Letters*, v. 9, p. 215-227, 2006.
- DRISCOLL, D.A. et al. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 28, p. 605–613, 2013.
- ESRI Inc. ArcGIS Pro. Version 3.0.1. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute, 2022. Disponível em <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/overview>. Acesso em: 20 mai. 2023
- ESTAVILLO, C.; PARDINI, R.; ROCHA, P.L.B. Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS One*, v. 8, p. 1–10, 2013.
- EVANS, P.M. et al. Thresholds of biodiversity and ecosystem function in a forest ecosystem undergoing dieback. *Scientific Reports*, v. 7, e6775, 2017.
- FAHRIG, L. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *Journal of Wildlife Management*, v. 61, 603e610, 1997.
- FAHRIG, L. How much habitat is enough? *Biological Conservation*, v. 120, p. 65-74, 2001.
- FAHRIG, L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 34, p. 487-515, 2003.
- FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, v. 40, p. 1649-1663, 2013.
- FAHRIG, L. Ecological Responses to Habitat Fragmentation per Se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 48, p. 1-23, 2017.
- FAHRIG, L. What the habitat amount hypothesis does and does not predict: A reply to Saura. *Journal of Biogeography*, v. 48, p. 1530-1535, 2020.
- FAHRIG L. et al. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, v. 230, p. 179-186, 2019.
- FAHRIG, L. et al. Resolving the SLOSS dilemma for biodiversity conservation: a research agenda. *Biological Reviews*, v. 97, p. 99-114, 2022.
- FARNEDA, F.Z. et al. Predicting biodiversity loss in island and countryside ecosystems through the lens of taxonomic and functional biogeography. *Ecography*, v. 43, p. 97–106, 2019.
- FERREIRA, A.S. et al. Multi-scale mammal responses to agroforestry landscapes in the Brazilian Atlantic Forest: the conservation value of forest and traditional shade plantations. *Agroforestry Systems*, v. 94, p. 2331–2341, 2020.

FERREIRA, J.V.A. et al. Effect of habitat amount and complexity on social wasps (Vespidae: Polistinae): implications for biological control. *Journal of Insect Conservation*, v. 24, p. 613–624, 2020.

FISCHER, J.; LINDENMAYER, D.B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, v. 16, p. 265–280, 2007.

FOLEY, J.A. et al. Global consequences of land use. *Science*, v. 309, p. 570–574, 2005.

FOLEY, J.A. et al. Solutions for a cultivated planet. *Nature*, v. 478, p. 337–342, 2011.

GARCÍA, D.; MIÑARRO, M.; MARTÍNEZ-SASTRE, R. Birds as suppliers of pest control in cider apple orchards: Avian biodiversity drivers and insectivory effect. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, v. 254, p. 233–243, 2018.

GIBSON, L. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, v. 478, p. 378–381, 2011.

GLEASON, H.A. On the relation between species and area. *Ecology*, v. 3, p. 158–162, 1922.

GOTELLI, N.J., ELISON, A.M. *A primer of ecological statistics*. Sunderland: Mass, Sinauer Associates Publishers, 2004.

GROFFMAN, P.M. et al. Ecological Thresholds: The Key to Successful Environmental Management or an Important Concept with No Practical Application? *Ecosystems*, v. 9, p. 1–13, 2006.

GUTIÉRREZ-CHACÓN, C.; DORMANN, C.F.; KLEIN, A.M. Forest-edge associated bees benefit from the proportion of tropical forest regardless of its edge length. *Biological Conservation*, v. 220, p. 149–160, 2018.

HADDAD, N.M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, v. 1, e1500052, 2015.

HAILA, Y. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, v. 12, p. 321–334, 2002.

HANSEN, M.C. et al. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, v. 342, p. 850–853, 2013.

HANSKI, I. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, v. 63, p. 151–162, 1994.

HANSKI, I. Metapopulation dynamics. *Nature*, v. 396, p. 41–49, 1998.

HANSKI, I. Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation. *Ambio*, v. 40, p. 248-255, 2015.

HE, F.; LEGENDRE, P. On the species-area relations. *The American Naturalist*, v. 148, p. 719-737, 1996.

HILLEBRAND, H. et al. Thresholds for ecological responses to global change do not emerge from empirical data. *Nature Ecology and Evolution*, v. 4, p.1502-1509, 2020.

JACKSON, H.B.; FAHRIG, L. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, v. 24, p. 52-63, 2015.

JAGER, H.I.; CARR, E.A.; EFROYMSON, R.A. Simulated effects of habitat loss and fragmentation on a solitary mustelid predator. *Ecological Modelling*, v. 191, 416-430, 2006.

JOHNSON, J. B.; OMLAND, K. S. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 19, p. 101–108, 2004.

KING R.S.; BAKER, M.E. An alternative view of ecological community threshold and appropriate analyses for their detection: comment. *Ecological Applications*, v. 21, p. 2833–2839, 2011.

KING, A.W.; WITH, K.A. Dispersal success on spatially structured landscapes: when do spatial pattern and dispersal behavior really matter? *Ecological Modelling*, v. 147, p. 23–39, 2002.

KOIVULA, M.J. et al. Breeding bird species diversity across gradients of land use from forest to agriculture in Europe. *Ecography*, v. 4, p. 1331–1344, 2018.

KUPFER, J.A.; MALANSON, G.P.; FRANKLIN, S.B. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography*, v. 15, p. 8–20, 2006.

LANDAVERDE-GONZÁLEZ et al. Sweat bees on hot chillies: provision of pollination services by native bees in traditional slash-and-burn agriculture in the Yucatán Peninsula of tropical Mexico. *Journal of Applied Ecology*, v. 54, p. 1814–1824, 2017.

LAURANCE, W.F. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, v. 141, p. 1731–1744, 2008.

LAWTON, J.H. Are there general laws in ecology? *Oikos*, v. 84, p. 177-192, 1999.

LIMA, M.M; MARIANO-NETO, E. Extinction thresholds for Sapotaceae due to forest cover in Atlantic Forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, v. 312, p. 260–270, 2014.

LOMOLINO, M.V. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, v. 27, p. 17-26, 2000.

LOMOLINO, M.V. Foreword. In: TJORVE, E.; MATTHEWS, T.J.; WHITTAKER, R.J. (Eds.) *The Species-Area Relationship: Theory and Application*. Cambridge: Cambridge University Press, 2021, p 14-18.

LOMOLINO, M.V.; WEISER, M.D. Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography*, v. 28, p. 431-445, 2001.

LÜDECKE, D. et al. performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. R package version 0.9. 2022. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/performance/performance.pdf>. Acesso em 27 ago. 2022.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, v. 17, p. 373–387, 1963.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. *The theory of island biogeography*. Monographs in population biology. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press, 1967.

MARTIN, D.A. et al. Bird diversity and endemism along a land-use gradient in Madagascar: The conservation value of vanilla agroforests. *Biotropica*, v. 53, p. 179–190, 2021.

MATTHEWS T.J. Analyzing and modelling the impact of habitat fragmentation on species diversity: A macroecological perspective. *Frontiers of Biogeography*, v. 7, p. 60-68, 2015.

MATTHEWS, T.J.; COTTE-JONES, H.E.; WHITTAKER, R.J. Habitat fragmentation and the species–area relationship: a focus on total species richness obscures the impact of habitat loss on habitat specialists. *Diversity and Distributions*, v. 20, p. 1136–1146, 2014.

MATTHEWS, T.J. et al. Thresholds and the species-area relationship: a synthetic analysis of habitat islands datasets. *Journal of Biogeography*, v. 41, p. 1018-1028, 2014.

MATTHEWS, T.J. et al. On the form of species-area relationships in habitat islands and true islands. *Global Ecology and Biogeography*, v. 25, p. 847-858, 2016.

MATTHEWS, T.J. et al. sars: an R package for fitting, evaluating, and comparing species-area relationship models. *Ecography*, v. 42, p. 1446-1455, 2019a.

MATTHEWS, T.J. et al. A global model of island species-area relationships. *PNAS*, v. 116, p. 12337-12342, 2019b.

MATTHEWS, T.J. et al. Explaining variation in Island Species-Area Relationship (ISAR) model parameters between different Archipelago types; expanding a Global Model of ISARs. In: TJORVE, E.; MATTHEWS, T.J.; WHITTAKER, R.J. (Eds.) *The*

*Species-Area Relationship: Theory and Application*. Cambridge: Cambridge University Press, 2021, p 51-77.

MATTHEWS, T.J.; RIGAL, R. Thresholds and the species-area relationship: a set of functions for fitting, evaluating and plotting a range commonly used piecewise models in R. *Frontiers in Biogeography*, v. 13.1, e49404, 2021.

MELO, G.L. et al. Testing the habitat amount hypothesis for South American small mammals. *Biological Conservation*, v. 209, p. 304-314, 2017.

MERCKX, T; MIRANDA, M.D.; PEREIRA, H.M. Habitat amount, not patch size and isolation, drives species richness of macro-moth communities in countryside landscapes. *Journal of Biogeography*, v. 46, p. 956–967, 2019.

MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. Washington: Island Press, 2005.

MIRANDA, A. et al. Native forest loss in the Chilean biodiversity hotspot: revealing the evidence. *Regional Environmental Change*, v. 17, p. 285–297, 2017.

MORANTE-FILHO, J.C. et al. Birds in anthropogenic landscapes: the responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS One*, v. 10, e0128923, 2015.

MOURA, N.G. et al. Avian biodiversity in multiple-use landscapes of the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*, v. 167, p. 339-348, 2013.

MURADIAN, R. Ecological thresholds: a survey. *Ecological Economics*, v. 38, p. 7-24, 2001.

NEWBOLD, T. et al. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, v. 520, p. 45–50, 2015.

NEWBOLD, T. et al. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, v. 353, p. 288–291, 2016.

NERY, L.S. et al. 2018. Bee diversity responses to forest and open areas in heterogeneous Atlantic Forest. *Sociobiology*, v. 65, p. 686-695, 2018.

OLSON, D. M. et al. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience*, v. 51, p. 933-938, 2001.

PALMEIRIM, A.F. et al. When does habitat fragmentation matter? A biome-wide analysis of small mammals in the Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, v.00, p. 1–15, 2019.

PARDINI, R. et al. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation*, v. 142, p. 1178–1190, 2009.

- PARDINI, R. et al. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One*, v. 5, e13666, 2010.
- PEREIRA, H.O. et al. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, v. 330, p. 1496–1501, 2010.
- PESSOA, M.S. et al. Fruit biomass availability along a forest cover gradient. *Biotropica*, v. 49, p. 45–55, 2017.
- PFEIFER, M. et al. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature*, v. 551, p. 187–191, 2017.
- PICK, J.L.; NAKAGAWA, S.; NOBLE, D.W.A. Reproducible, flexible and high-throughput data extraction from primary literature. The metaDigitise R package. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 10, p. 426-431, 2019.
- PINTO, I.M. et al. Deforestation Simplifies Understory Bird Seed-Dispersal Networks in Human-Modified Landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 9, 640210, 2021.
- QIE, L. et al. Dung beetle assemblage on tropical land-bridge islands: small island effect and vulnerable species. *Journal of Biogeography*, v. 38, p. 792-804, 2011.
- R Development Core Team. A language and environment for statistical computing. Version 4.2.3 Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2023. Disponível em: <https://www.r-project.org/>. Acesso em: 24 mar. 2023.
- RABELO, R.M. et al. Are fluvial islands “real” islands for arboreal mammals? Uncovering the effect of patch size under the species–area relationship. *Journal of Biogeography*, v. 44, p. 1802–1812, 2017.
- RAKOTOMALALA, A.A.N.A et al. Tropical land use drives endemic versus exotic ant communities in a global biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, v. 30, p. 4417–4434, 2021.
- RANDS, M.R. et al. Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. *Science*, v. 329, p. 1298–1303, 2010.
- REGOLIN, A.L. et al. Spatial heterogeneity and habitat configuration overcome habitat composition influences on alpha and beta mammal diversity. *Biotropica*, v. 52, p. 969-980, 2020.
- RICHARDS, S.A. *Likelihood and model selection*. In Gordon AF, Simoneta N-Y & Vinicio JS (Eds.): *Ecological Statistics: Contemporary theory and application*. Oxford, UK: Oxford Academic, p. 58-80, 2015.
- RIGUEIRA, D.M.G; ROCHA, P.L.B.; MARIANO-NETO, E. Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: resources for conservation. *Biodiversity and Conservation*, v. 22, p. 3141–3163, 2013.

ROSENZWEIG, M.L. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

RSZANGOLIES, L.; ROHWÄDER, M.; JELTSCH, F. Single Large AND Several Small habitat patches: A community perspective on their importance for biodiversity. *Basic and Applied Ecology*, v. 65, p. 16-27, 2022.

RUCKELSHAUS, M.; HARTWAY, C.; KAREIVA, P. Assessing the data requirements of spatially explicit dispersal models. *Conservation Biology*, v. 11, p. 1298–1306, 1997.

SALA, O.E. et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, v. 287, p. 1770–1774, 2000.

SAMNEGARD, U. et al. Turnover in bee species composition and functional trait distributions between seasons in a tropical agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, v. 211, p. 185–194, 2015.

SAURA, S. The Habitat Amount Hypothesis implies negative effects of habitat fragmentation on species richness. *Journal of Biogeography*, v. 48, p. 11-22, 2020.

SAURA, S. The habitat amount hypothesis predicts that fragmentation poses a threat to biodiversity: A reply to Fahrig. *Journal of Biogeography*, v. 48, p 1536-1540, 2021.

SCHEFFER, M. et al. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, v. 413, p. 591–596, 2001.

SCHEINER, S.M. Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*, v. 12, p. 441-447, 2003.

SCHOENER, T. The species-area relation within archipelagos: Models and evidence from within islands land birds. *Proceedings of the 16th International Ornithological Congress*, p. 629-642, 1976.

SCHROTT, G.R.; WITH, K.A.; KING, A.W. Demographic limitations of the ability of habitat restoration to rescue declining populations. *Conservation Biology*, v. 19, p. 1181–1193, 2005.

SEMPER-PASCUAL, A. et al. Mapping extinction debt highlights conservation opportunities for birds and mammals in the South American Chaco. *Journal of Applied Ecology*, v. 55, p. 1218–1229, 2018.

SHENNAN-FARPÓN, Y.; VISCONTI, P.; NORRIS, K. Detecting ecological thresholds for biodiversity in tropical forests: Knowledge gaps and future directions. *Biotropica*, v. 53, p. 1276–1289, 2021.

SÖBER, V. et al. Forest proximity supports bumblebee species richness and abundance in hemi-boreal agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, v. 298, 106961, 2020.

SOGA, M. et al. Landscape versus local factors shaping butterfly communities in fragmented landscapes: Does host plant diversity matter? *Journal of Insect Conservation*, v. 19, p. 781-790, 2015.

SPIESMAN, B.J.; INOUE, B.D. Habitat loss alters the architecture of plant–pollinator interaction networks. *Ecology*, v. 94, p. 2688-2696, 2013.

STAUDE, I.R. et al. Local biodiversity erosion in south Brazilian grasslands under moderate levels of landscape habitat loss. *Journal of Applied Ecology*, v. 55, p. 1241–1251, 2017.

SUMMERVILLE, K.S.; CRIST, T.O. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology*, v. 82, p. 1360–1370, 2001.

SWIFT, T.L.; HANNON, S.J. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews*, v. 85, p. 35-53, 2010.

SYMONDS, M. R. E.; MOUSSALLI, A. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 65, p. 13–21, 2011.

TABARELLI, M. et al. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology*, v. 19, p. 695–700, 2005.

TJORVE, E. Shapes and functions of species–area curves II: a review of new models and parameterizations. *Journal of Biogeography*, v. 36, p. 1435–1445, 2009.

TJORVE, E. How to resolve the SLOSS debate: lessons from species-diversity models. *Journal of Theoretical Biology*, v. 264, p. 604–612, 2010.

TJORVE, E.; MATTHEWS, T.J.; WHITTAKER, R.J. The History of the species-area relationship. In: TJORVE, E.; MATTHEWS, T.J.; WHITTAKER, R.J. (Eds.) *The Species-Area Relationship: Theory and Application*. Cambridge: Cambridge University Press, 2021, p 21-48.

TJORVE, E.; TJORVE, K.M.C. Mathematical expressions for the Species-Area relationship and the assumptions behind the models. In: TJORVE, E.; MATTHEWS, T.J.; WHITTAKER, R.J. (Eds.) *The Species-Area Relationship: Theory and Application*. Cambridge: Cambridge University Press, 2021, p 157-184.

TJORVE, E.; TURNER, W.R. The importance of samples and isolates for species-area relationships. *Ecography*, v. 32, p. 391-200, 2009.

TOMS, J.D.; LESPERANCE, M.L. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, v. 84, p. 2034–2041, 2003.

TRIANANTIS, K.A.; GUILHAUMON, F.; WHITTAKER, R.J. The island species–area relationship: biology and statistics. *Journal of Biogeography*, v. 39, P. 215-231, 2012.

VALIENTE-BANUET, A. et al. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, v. 29, p. 299–307, 2015.

VIÉ, J.; HILTON-TAYLOR, C.; STUART, S. *Wildlife in a Changing World - An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*. Gland, Switzerland: IUCN, 2009.

VILLARD, M.A.; METZGER, J.P. Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, v. 51, p. 309–318, 2014.

WATLING, J.I. et al. Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*, v. 23, p. 674-681, 2020.

WICKHAM, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York, US: Springer-Verlag, 2016.

WILLIAMS, J.C.; REVELLE, C.S.; LEVIN, S.A. Spatial attributes and reserve design models: A review. *Environmental Modeling and Assessment*, v. 10, p. 163–181, 2005.

WILLMER, J.N.G.; PÜTTKER, T.; PREVEDELLO, J.A. Global impacts of edge effects on species richness. *Biological Conservation*, v. 272, e109654, 2022.

WITH, K.A. Are landscapes more than the sum of their patches? *Landscape Ecology*, v. 31, p. 969-980, 2016.

WITH, K. A.; KING, A. W. Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. *Landscape Ecology*, v. 14, p. 73–82, 1999a.

WITH, K. A.; KING, A. W. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology*, v. 13, p. 314–326. 1999b.

WITH, K.A.; PAYNE, A.R. An experimental test of the habitat amount hypothesis reveals little effect of habitat area but transient or indirect effects of fragmentation on local species richness. *Landscape Ecology*, v. 36, p. 1-13, 2021.

WWF. The Speed and scale of change. In Almond REA, Grooten M, Juffe Bignoli D & Petersen T (Eds): *Living Planet Report 2022 – Building a nature-positive society*. WWF, Gland, Switzerland, 2022, p. 30-57.

## **2 Aplicando padrões de resposta das comunidades biológicas à perda de habitat na conservação: um estudo de caso em Áreas de Proteção globais**

### **2.1 Introdução**

Nas últimas décadas, governos de diversos países têm adotado diferentes estratégias, assim como assinado acordos multilaterais, para deter o avanço da perda de habitat e da consequente perda de riqueza de espécies em seus territórios (ADAMS, 2004; KRONER et al., 2019; MARCO et al., 2015; RANDS et al., 2010). Em 2010, os 193 participantes da Convenção de Biodiversidade Biológica (CBB), criada pela Organização das Nações Unidas (ONU), se comprometeram a atingir vinte objetivos relacionados à redução desta perda de biodiversidade até 2020, conhecidos como “Objetivos da Biodiversidade de Aichi” (CBD, 2010). Neste contexto, parques nacionais, reservas naturais e outras Áreas de Proteção (APs) tiveram um papel de destaque nas negociações: a CBB determinou como o 11º Objetivo de Aichi que 17% e 10% das áreas terrestre e marinha mundiais, respectivamente, deveriam ser protegidas (em contraste com os 12.7% e 4% de até então em 2010) (CBD, 2010; IUCN; UNEP, 2011; MARCO et al., 2015; WOODLEY et al., 2012). A importância relevante das APs dentro dos Objetivos de Aichi não é ao acaso: quando bem geridas, elas configuram como importantes instrumentos políticos para garantir a conservação da biodiversidade global (GELDMANN et al., 2013; GRAY et al., 2016; JOPPA; PFAFF, 2010; LAURANCE et al., 2012; LESTER et al., 2009; PACIFICI; MARCO; WATSON, 2020), sendo recorrentemente utilizadas para a conservação de áreas de interesse (NAUGHTON-TREVES; HOLLAND; BRANDON, 2005; WATSON et al., 2015). De fato, a própria história das APs perpassa pela mudança de paradigma da sua concepção inicial para fins estéticos e culturais, com a criação do Parque Nacional de Yellowstone em 1872, até o ideal atual de proteção de espécies e serviços ecossistêmicos essenciais (WATSON et al., 2015).

A proposição de APs deveria se dar por meio da aplicação de algoritmos computacionais e processos participativos decisórios, que priorizam áreas para a conservação das espécies no espaço de acordo com critérios socioeconômicos,

ecológicos e biogeográficos (ASAAD et al., 2017; JOPPA, 2010; KIM et al., 2014; STEPHANSON; MASCIA, 2014; SYMES et al., 2017; TESFAW et al., 2018; VENTER et al., 2014). Dentro deste contexto de expansão de APs devido ao 11º Objetivo de Aichi, diversos estudos analisaram os *trade-offs* entre os benefícios para a biodiversidade e os custos e ônus para o desenvolvimento econômico no processo de priorização espacial para APs (VISCONTI et al., 2015; TESFAW et al., 2018; VENTER et al., 2014; WATSON et al., 2016). Apesar de o número de APs terrestres e marinhas efetivamente ter aumentado devido ao 11º Objetivo (BUTCHART et al., 2015; GELDMANN et al., 2019; UNEP; IUCN; NGS, 2018), esse aumento não foi suficiente para que o Objetivo fosse integralmente alcançado (GANNON et al., 2017; UNEP; IUCN, 2021), gerando críticas a políticas que focavam em quantidade ao invés de qualidade (COLLEN; NICHOLSON, 2014; JOPPA; PFFAF, 2009). Para além da falta de conectividade entre APs (WARD et al., 2020), um dos principais problemas detectados, frequentemente, era de que novas APs seriam alocadas em localidades remotas, geralmente mais baratas, mas também sob baixas pressões de desmatamento, o que acarretaria na diminuição do seu real valor para a conservação. Esse padrão já havia sido observado para APs implementadas no passado e se repetiu em vários casos ao longo da década de 2010 (JOPPA; PFFAF, 2009; NAUGHTON-TREVES; HOLLAND; BRANDON, 2005).

Essa diminuição do valor de conservação de APs é um dos principais motivos para que não haja garantia de que APs estabelecidas no passado permaneçam intactas ao longo do tempo. Neste sentido, diferentes esferas governamentais em vários países têm tomado medidas legais para facilitar o acesso a recursos naturais de interesse econômico dentro de APs e de atender a pressões locais sobre a posse de terras (ADAMS, 2004; BERNARD; PENNA; ARAÚJO, 2014; KRONER et al., 2019; MARQUES; PERES, 2015; MASCIA; PAILLER, 2011; MASCIA et al., 2014; SYMES et al., 2015). Uma dessas medidas implica o aumento da intensidade do uso antrópico em APs (*downgrading*), sendo o caso, por exemplo, do Parque Nacional de Yosemite nos EUA, em 1892: seu status inicial de proteção integral foi flexibilizado para que autoestradas e ferrovias fossem construídas e operadas em extensões do seu interior anteriormente proibidas a atividades humanas de alto impacto (KRONER; KRITHIVASAN; MASCIA, 2016; QIN et al., 2019). Em outro exemplo, um mesmo conjunto de APs na Austrália também sofreu sucessivos

*downgradings*, primeiramente direcionados para o desenvolvimento de atividades turísticas, e posteriormente para operações como a mineração, aumentando, portanto, a magnitude do impacto do uso antrópico dentro de suas fronteiras físicas (COOK et al., 2017; MASCIA et al., 2021). Outra medida legal adotada por esferas governamentais é relacionada à diminuição da área original de APs devido à excisão de terras ou áreas alagadas/marinhas dentro de seus limites legais (*downsizing*), que também ocorreu ao Parque Nacional de Yosemite, em 1905 (KRONER; KRITHIVASAN; MASCIA, 2016; QIN et al., 2019). Finalmente, uma AP também pode sofrer extinção legal completa (*degazettement*), como o caso emblemático do Parque Nacional das Sete Quedas no Brasil, em 1982, que possibilitou o avanço controverso da construção da hidrelétrica de Itaipu (MASCIA et al., 2021). Essas medidas são conhecidas em conjunto como PADDDs (*Protected Area downgrading, downsizing and degazettement*) (ver maiores detalhes em KRONER et al., 2019; MASCIA; PAILLER, 2011; MASCIA et al., 2014).

Juridicamente, um evento PADDD é geralmente proposto por uma autoridade governamental relevante, como o Parlamento, Congresso ou Senado, para então, apenas após os trâmites legais necessários à sua aprovação, ser oficialmente promulgado (KRONER et al., 2019; MASCIA et al., 2021). Somente eventos PADDD promulgados possuem peso de lei, o que não necessariamente significa que sua implementação seja imediata: uma atividade de mineração, por exemplo, pode ser desenvolvida anos depois da promulgação de um PADDD (KRONER et al., 2019; MASCIA et al., 2021). A própria governança das APs pode ser discutida muito anteriormente à proposição formal de uma PADDD, como ocorreu em diversas APs no estado de Rondônia, na Amazônia brasileira (TESFAW et al., 2018). Essa lacuna temporal permite que eventos PADDD propostos, ou mesmo aqueles promulgados, possam ser revertidos por instrumentos jurídicos ou apresentar mecanismos de compensação ao seu decorrente impacto ambiental, como observado no Parque Nacional de Yosemite (EUA), no Parque Nacional de Yasuní (Equador) e no Parque Nacional da Amazônia (Brasil) (KRONER et al., 2019; MASCIA; PAILLER, 2011; MASCIA et al., 2014; QIN et al., 2019; TESFAW et al., 2018). Inclusive, APs que são reconhecidas como Patrimônio Mundial da Humanidade pela UNESCO são especialmente mais propensas a sofrerem revés de decisão jurídica caso sofram algum evento PADDD (QIN et al., 2019).

O *downgrading*, *downsizing* e o *degazettement* podem ser compreendidos como os tipos de evento PADDD existentes, sendo o *downsizing* e o *degazettement* especialmente impactantes à biodiversidade, uma vez que implicam a potencial perda futura de habitat originalmente disponível para a persistência de populações biológicas. Há, ainda, as causas de proposição ou promulgação desses eventos, que compreendem desde motivadores de baixo impacto às paisagens, como a subsistência de populações tradicionais e indígenas (COOK et al., 2017; KRONER et al., 2019), até motivadores de alto impacto, como atividades industriais e mineração (KRONER et al., 2019; MASCIA; PAILLER, 2011; MASCIA et al., 2014). Os tipos de evento PADDD e suas causas de proposição ou promulgação podem, inclusive, interagir sinergicamente: atividades de extração madeireira legais ou ilegais ao redor de APs, por exemplo, levam à perda de habitat e de cobertura florestal (CLARK et al., 2013; PAIVA et al., 2020), o que, por sua vez, pode aumentar a probabilidade de que uma AP sofra *downsizing* ou *degazettement* (PACK et al., 2016; TESFAW et al., 2018). Esse cenário contribui ainda mais ao questionamento da real efetividade de APs na proteção da biodiversidade (CHIARAVALLOTTI et al., 2015; KRONER et al., 2019; SYMES et al., 2015; WATSON et al., 2015), assim como do propósito do 11º Objetivo de Aichi (MASCIA et al., 2014).

Recentemente, diversas publicações mostraram não apenas que eventos PADDD são mais numerosos do que se assumia anteriormente (ALBRECHT et al., 2021; COOK et al., 2017; DE VOS et al., 2019; DORJI; LINKE; SHELDON, 2019; FORREST et al., 2015; KRONER; KRITHIVASAN; MASCIA, 2016; KRONER et al., 2019; MASCIA; PAILLER, 2011; MASCIA et al., 2014; PACK et al., 2016), mas também que possuem possíveis impactos socioambientais importantes, como por exemplo: o aumento das emissões de carbono devido à perda de cobertura florestal em áreas tropicais (FORREST et al., 2015), a perda e fragmentação de paisagens icônicas, como o Parque Nacional de Yosemite (KRONER; KRITHIVASAN; MASCIA, 2016; QIN et al., 2019), e o fato de que a maior parte dos eventos PADDD em APs terrestres e marinhas (>60%) ter sido promulgada para o desenvolvimento de atividades de escala industrial (ALBRECHT et al., 2021; KRONER et al., 2019; MASCIA et al., 2014; SYMES et al., 2015). Entretanto, os possíveis impactos dos eventos PADDD sobre a biodiversidade em si, como a potencial perda de espécies

devido ao *downsizing*, e sobre as paisagens nas quais as comunidades biológicas estão inseridas, ainda são desconhecidos (KRONER; KRITHIVASAN; MASCIA, 2016; MASCIA et al., 2014; QIN et al., 2019). Essa lacuna do conhecimento é preocupante, uma vez que muitas espécies florestais vulneráveis apresentam grande sensibilidade à perda de seu habitat original, podendo ser dependentes da manutenção de APs para conseguirem persistir nas paisagens (BARLOW et al., 2016; BETTS et al., 2017; PFEIFER et al., 2017).

Comparar o estado das comunidades biológicas antes e depois da implementação de um evento PADDD em uma AP pode ser um desafio, já que o acesso e amostragem em APs pode ser logisticamente dificultoso, muitas vezes tornando as amostragens enviesadas (GASTON et al., 2006; HOVEKA; BANK; DAVIES, 2020; PAKNIA; SH; KOCHER, 2015; PALMER et al., 2002; SCHULMAN et al., 2007). Adicionalmente, esse cenário implica o pesquisador saber com antecedência que um evento PADDD será inicialmente proposto ou promulgado em uma AP para realizar um inventário de espécies antes da modificação legal, informação convenientemente muitas vezes não divulgada pelos tomadores de decisão (BERNARD; PENNA; ARAÚJO, 2014; KRONER et al., 2019; PACK et al., 2016). Esses fatores podem explicar, em parte, a ausência de estudos especificamente voltados para a análise dos possíveis impactos de eventos PADDD sobre a biodiversidade. Uma maneira de solucionar esse problema seria utilizar mapas de distribuição de espécies como um *proxy* para riqueza de espécies, quantificando o número de ocorrências dentro de uma AP (veja exemplos em CANTÚ-SALAZAR; GASTON, 2013; HOWARD; FLATHER; STEPHENS, 2020; JENKINS; PIMM; JOPPA, 2013; OCAMPO-PEÑUELA et al., 2016; VENTER et al., 2014). Posteriormente, a relação espécies-área (REA) e modelos não-lineares descrevendo a relação entre a riqueza e a área de uma AP (comumente utilizadas e validadas em dados empíricos) poderiam ser utilizados para estimar as alterações na riqueza de espécies, assim como seus impactos decorrentes devido à potencial perda de habitat (i.e., *downsizing*). A quantificação dos efeitos de *downsizing* sobre as comunidades em APs possui importância atual, uma vez que uma nova agenda de proteção das espécies foi recentemente firmada pela Cúpula Internacional de Biodiversidade em Montreal (COP15). Essa agenda estipulou, dentre outras metas, o aumento da cobertura terrestre global voltada à proteção de espécies em 30%,

utilizando para isso instrumentos como as APs (“compromisso 30x30”; CBD, 2022; FINDLAY, 2023).

Utilizamos os modelos linear e de um limiar contínuo para investigar como mudanças legais em APs podem ter impactado negativamente a biodiversidade nas últimas décadas em escala global, com os seguintes objetivos:

(1) Estimar alterações na riqueza de espécies decorrentes da potencial perda de habitat devido a *downsizings* promulgados em APs ao redor do mundo. Consideramos o pressuposto principal da relação espécies-área (REA), que postula o aumento do número de espécies de acordo com o aumento total de área amostrada (FATTORINI; ULRICH; MATTHEWS, 2021; MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967; ROSENZWEIG, 1995), para formular nossa hipótese: de forma análoga, quando ocorrer a perda de habitat de uma AP, haverá perda de espécies. Além disso, utilizamos o limiar de 30% da quantidade de habitat, estimado no Capítulo 1, para detectar quais APs que tiveram *downsizing* promulgado podem experimentar um declínio abrupto nas populações de suas comunidades biológicas;

(2) Avaliar se a frequência de eventos PADDD promulgados que implicam potencial perda de habitat (i.e., *downsizing* e *degazettement*) foi maior em APs com maior concentração de biodiversidade; igualmente, avaliar se a frequência de eventos PADDD, cujas causas de promulgação implicam em transformações drásticas da paisagem circundante, também foi maior em regiões com maior concentração de biodiversidade. Consideramos para a nossa hipótese o fato de que APs sob pressão de perda de habitat possuem maiores chances de sofrerem *downsizing* ou *degazettement* (PACK et al., 2016; TESFAW et al., 2018): dessa forma, as regiões tropicais, naturalmente mais biodiversas (FAHRIG, 1997; HILLEBRAND, 2004) e com as maiores taxas de desmatamento globais devido a mudanças de uso da terra (GUERRA; ROSA; PEREIRA, 2019; HADDAD et al., 2015; HANSEN et al., 2022; LAMBIN; GEIST; LEPERS, 2003; SEYMOR; HARRIS, 2019), irão abrigar maior quantidade de eventos *downsizing* e *degazettement* e com grande potencial modificador da paisagem.

## 2.2 Materiais e métodos

### 2.2.1 Compilação e extração de dados

Para cumprimos os objetivos 1 e 2, utilizamos três bases de dados globais e georreferenciadas: a Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas (IUCN, 2023; disponível em <https://www.iucnredlist.org>), a BirdLife Internacional (BIRDLIFE INTERNATIONAL; NATURESERVE, 2021, disponível em <https://www.birdlife.org/>) e a PADDTracker (MASCIA et al., 2021, disponível em <https://www.paddtracker.org/>).

### 2.2.2 Mapas de distribuição de espécies

Tanto a Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas quanto a BirdLife Internacional fornecem dados de mapas de distribuição de espécies no formato de *shapefile*: da Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas, obtivemos mapas de distribuição de espécies de mamíferos, anfíbios e répteis, enquanto que da BirdLife Internacional, obtivemos mapas de distribuição de aves. Para produzir esses mapas, os limites geográficos de distribuição são desenhados a partir dos pontos de ocorrência mais extremos das espécies, assumindo, portanto, que estas também são distribuídas em pontos internos do mapa de distribuição (CANTÚ-SALAZAR; GASTON, 2013; IUCN, 2018; RONDININI et al., 2006). Críticas e discussões têm sido levantadas em relação à utilização destes mapas, tanto por sua capacidade de superestimar ou de subestimar a real riqueza de espécies em uma localidade, dependendo da escala espacial, do tipo de digitalização e de qual espécie focal foi empregada (FORTIN et al., 2015; GASTON, 2003; HABIB; WIERSMA; NUDDS, 2003; HAWKINS; RUEDA; RODRÍGUEZ, 2008; JETZ; SEKERCIOGLU; WATSON, 2008; MARCO et al., 2017; VALE et al., 2017). Entretanto, optamos por utilizar esses mapas de distribuição como um *proxy* para estimar a riqueza de espécies por esta

metodologia ter se mostrado mais eficiente que a utilização de pontos de ocorrência no caso específico da quantificação da biodiversidade em APs (CANTÚ-SALAZAR; GASTON, 2013). Além disso, os mapas de distribuição têm sido sistematicamente utilizados em estudos globais para analisar os impactos antrópicos sobre a biodiversidade tanto em áreas extensas (e.g. HOWARD; FLATHER; STEPHENS, 2020; JENKINS; PIMM; JOPPA, 2013; SCHULZE; MALEK; VERBURG, 2020), como também especificamente dentro de APs (e.g. OCAMPO-PEÑUELA et al., 2016; VENTER et al., 2014).

Selecionamos como válidos para as nossas análises apenas os mapas de distribuição de espécies de vertebrados (i.e. mamíferos, anfíbios, répteis e aves) considerados: terrestres, nativos ou reintroduzidos, e presentes ou possivelmente/provavelmente presentes na área representada pelo *shapefile*, independentemente de serem espécies sazonais ou não. Espécies nativas são consideradas originárias na área analisada, enquanto as reintroduzidas foram uma vez presentes nesta área, mas cuja ocorrência foi apenas futuramente detectada devido à ação humana de reintrodução direta ou indireta. Por sua vez, uma espécie é considerada presente quando há grande probabilidade de ocorrência, ou ocorrência conhecida, dentro da área analisada, de acordo com registros dos últimos 20 a 30 anos (i.e., em museus ou na Literatura em Ecologia); e considerada possivelmente/provavelmente presente quando sua ocorrência não é registrada dentro da área analisada, mas que seria plausível devido à disponibilidade de habitat e condições ambientais adequadas à persistência das populações da espécie. Finalmente, a sazonalidade de uma espécie diz respeito ao fato de ser residente ou não na área de estudo analisada. Todos esses critérios de classificação de espécies, assim como outros, estão descritos em maiores detalhes pela Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN (2018). Todos os processos de seleção foram executados com a ferramenta “Definição de Consulta” no ArcGIS Pro 3.0.1 (ESRI, 2022).

### 2.2.3 Eventos PADDD

A base sistematizada PADDTracker contém informações verificadas e validadas de eventos PADD ao redor do mundo de 1892 a 2018 (KRONER et al., 2019; MASCIA et al., 2014, 2021), fornecendo dados como: *shapefiles* das APs afetadas por eventos PADD; a região geográfica e o ano em que o evento PADD foi proposto ou promulgado; as causas socioeconômicas da proposição ou promulgação do evento (e.g. construção de parques industriais, disputas de posse de terras); se houve reversibilidade da proposição ou promulgação do evento (e.g. *downsizing* de uma AP é decretado, mas por, ação legal, sua promulgação é cancelada e não há redução da área original); qual tipo de evento ocorreu (*downgrading*, *downsizing* ou *degazettement*); e, no caso de eventos *downsizing*, qual o valor da área que foi estipulado para ser reduzido da área original da AP.

Primeiramente, adotamos critérios de seleção em relação aos dados de eventos PADD em APs terrestres: consideramos que uma AP tenha de fato sofrido uma PADD apenas quando os eventos fossem promulgados (i.e., que possuíssem peso de lei, o que exclui os eventos apenas propostos) e que não apresentassem reversibilidade da sua promulgação. Além disso, esses eventos não deveriam possuir causas socioeconômicas originais da promulgação do evento consideradas como múltiplas, desconhecidas ou “outras”. Após essa primeira seleção, para facilitar a etapa de análise de dados posterior, reclassificamos as 12 causas socioeconômicas de promulgação dos eventos PADD restantes (ver MASCIA et al., 2021 para maior detalhamento de cada uma das causas) em duas grandes categorias: as causas com alto impacto modificador da paisagem (i.e., mineração, óleo e gás, infraestrutura, industrialização, agricultura industrial e pesca) e com baixo impacto modificador da paisagem (i.e., subsistência, planejamento de conservação, exploração florestal, degradação, reivindicação de terras e assentamentos rurais).

Especificamente para os eventos *downsizing*, que foram utilizados na estimativa da perda potencial de espécies em APs e na aplicação do valor do limiar na quantidade de habitat, duas seleções adicionais foram feitas, uma subsequente à outra: 1) utilizar apenas APs que tivessem dados disponíveis da área estipulada a ser reduzida pela promulgação do evento, assim como o valor da área original da AP; 2) considerar apenas APs com mais de uma mancha de habitat, já que a estimativa da perda de habitat e o valor de limiar se baseiam na escala da

paisagem, que possui efeitos distintos no ajuste de modelos da REA quando em comparada à escala da mancha (ver detalhes no Capítulo 1, em especial a Figura 3). Esses processos também foram executados com a ferramenta “Definição de Consulta” e por inspeção visual no ArcGIS Pro.

É necessário salientar que consideramos a perda de habitat decorrente do *downsizing* como um valor potencial, estipulado a partir da redução da área da AP afetada. *A priori*, o *downsizing* não implica obrigatoriamente na supressão total vegetal ou de habitat da área estipulada a ser perdida decretada por lei. *Downsizings* de APs devido a causas relativas à reivindicação de terras por indígenas e comunidades tradicionais, por exemplo, são pouco relacionados a maiores índices de desmatamento (COOK et al., 2017; KRONER et al., 2019; MASCIA et al., 2014). Além disso, caso haja intenção de total supressão vegetal, como em empreendimentos de mineração, apenas após a promulgação do *downsizing* que essa redução pode ocorrer, de maneira imediata ou gradual ao longo do tempo. Portanto, para fins de modelagem, calculamos a perda potencial de espécies em APs caso os eventos *downsizing* tivessem sido implementados de forma imediata e com supressão total vegetal ou de habitat. Em outras palavras, estimamos a perda potencial de espécies devido à perda potencial de habitat com nossos modelos.

Quando uma AP sofria mais de um tipo de evento PADDD, algumas decisões foram tomadas: 1) caso uma AP sofresse o mesmo tipo de evento PADDD mais de uma vez, mas com o mesmo grau de impacto modificador da paisagem, somamos as áreas afetadas da AP nos repetidos eventos e consideramos como um único evento final; 2) caso uma AP sofresse o mesmo tipo de evento PADDD mais de uma vez, mas com graus de impacto distintos, consideramos apenas o evento com baixo impacto, diminuindo assim o enviesamento dos dados originais, que apresentavam número significativamente maior de eventos com alto impacto modificador da paisagem; 3) finalmente, caso uma mesma AP sofresse diferentes tipos de evento, incluímos apenas um deles na seguinte ordem de prioridade, diminuindo o enviesamento dos dados originais, que apresentavam número significativamente maior de eventos *downgrading* e *downsizing*: *Degazettement* > *Downsizing* > *Downgrading*. Com os critérios anteriores, foi possível não apenas obter um número de réplicas satisfatório para cada categoria de interesse (ver mais detalhes na seção

Resultados), mas também evitar o aninhamento dos dados (i.e., mais de um dado de uma mesma AP), o que exigiria a utilização de um modelo linear misto com a identidade da AP como um fator aleatório para as análises estatísticas.

#### 2.2.4 Tratamento e processamento dos dados georreferenciados

Projetamos todos os *shapefiles* correspondentes aos mapas de distribuição de espécies e às APs para as quais um evento PADDDD foi proposto para o sistema WGS84, utilizando a ferramenta “Definir Projeção” no ArcGIS Pro. Utilizamos o sistema WGS84 por ser este o recomendado para análises espaciais pela IUCN (IUCN, 2018). Todos os dados georreferenciados também tiveram suas topologias checadas e corrigidas, caso apresentassem erros. Esse tratamento topológico foi feito utilizando as ferramentas “Verificador de Topologia” e “Corrigir geometrias”, respectivamente, no QGIS 3.16 (2023).

Um único mapa foi criado tanto para cada espécie quanto para cada AP analisada: dissolvemos os *shapefiles* duplicados, sobrepostos ou distantes uns dos outros, mas que representavam a mesma espécie ou AP, por meio da ferramenta “Dissolver”. Assim, mesmo espécies com distribuição disjunta e APs com mais de um fragmento preservaram suas características espaciais iniciais e foram consideradas como um único *shapefile* para as análises posteriores. Para quantificarmos a riqueza de espécies dentro de cada AP, utilizamos a ferramenta “Interseção”, a qual gera uma tabela de atributos final. Cada linha nesta tabela contém o nome de uma espécie cujo mapa de distribuição tenha interseccionado a AP de interesse. Dessa forma, mesmo que a sobreposição da área de ocorrência de uma espécie fosse pequena em relação a área total de uma AP, ainda assim ela seria contabilizada para a tabela de atributos final. Ambos os processamentos foram realizados em semelhança a Cantú-Salazar & Gaston (2013), no ArcGIS Pro. Posteriormente, tratamos a tabela de atributos no ambiente R 4.2.3 (R CORE TEAM, 2023), utilizando os pacotes “*tidyverse*” (WICKHAM, 2019) e “*arsenal*” (HEIZEN et al., 2022), para que as linhas representando cada nome das espécies fossem convertidas em registros de ocorrências (i.e., valor de 1 para cada espécie

presente), de modo que todos os registros de todas as espécies pudessem ser somados ao final para o cálculo da riqueza de espécies em cada AP.

#### 2.2.5 Análise de dados

#### 2.2.6 Estimando a perda de espécies em APs devido ao *downsizing*

Utilizamos os valores da inclinação  $z$  e do intercepto  $c$  do modelo linear da relação riqueza *versus* quantidade de habitat ajustado a cada um dos 108 *datasets* válidos obtidos no Capítulo 1, com o formato 2 de dados (i.e., valores brutos da riqueza de espécies *versus* a quantidade de habitat padronizada de 0 a 100%). Optamos por este formato por termos disponível a riqueza de espécies presente em cada AP à qual o *downsizing* foi proposto, obtida em etapas descritas na seção anterior; e também por ser possível compararmos diretamente, e em uma mesma escala de porcentagem, a possível perda de habitat nestas distintas APs. O modelo linear foi escolhido por apresentar maior generalidade aos estudos empíricos que avaliaram a resposta das comunidades biológicas à quantidade de habitat na escala da paisagem (ver maiores detalhes no Capítulo 1). Consideramos o pressuposto principal da REA, que postula o aumento do número de espécies de acordo com o aumento total de área amostrada (FATTORINI; ULRICH; MATTHEWS, 2021; MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967; ROSENZWEIG, 1995), para formular nosso modelo: de forma análoga, quando ocorrer a perda de habitat de uma AP, haverá perda de espécies. Os valores da inclinação  $z$  e do intercepto  $c$  foram especificamente utilizados para obter um modelo linear final que pudesse quantificar a potencial perda de espécies de vertebrados de acordo com a potencial perda de área (*downsizing*) de cada AP analisada.

O valor médio final obtido para a inclinação  $z$  foi de 0.12 (SE = 0.03;  $p < 0.001$ ), e o do intercepto  $c$  foi de 9.27 (SE = 1.09,  $t = p < 0.001$ ). Portanto, o modelo linear final obtido para o cálculo da perda potencial de espécies de vertebrados em cada AP afetada *downsizing* é representado pela seguinte equação:

$$y = 0.12x + 9.27$$

A equação foi aplicada para cada AP da seguinte forma: primeiramente, o valor de  $x$  foi substituído pela porcentagem de área potencialmente perdida por *downsizing*, retornando, conseqüentemente, o número de espécies esperado dentro desta área perdida ( $y$ ). Por exemplo, caso 50% ( $x = 50$ ) da área de habitat de uma AP fosse perdida por *downsizing*, o número estimado de espécies na área perdida seria de 15.37 ( $y = 15.37$ ). Em sequência, calculamos o número máximo de espécies que estariam contidas na área total da AP à qual o *downsizing* foi promulgado: para isso, consideramos que a área original da AP, pré-*downsizing*, seria sempre representada por 100% de habitat disponível (e.g. com  $x = 100$ , o número estimado de espécies dentro da área original da AP seria de 21.37, ou seja,  $y_{\text{máx}} = 21.37$ ). Finalmente, estes valores anteriores foram utilizados para calcular a porcentagem final de espécies dentro da área perdida por *downsizing* em relação à área original da AP ( $= \text{n}^{\circ}$  de espécies dentro da área perdida por *downsizing* \* 100/ valor máximo de espécies na área original da AP;  $= y * 100/ y_{\text{máx}}$ ). No exemplo anterior, com 50% da área perdida, a AP teria 71,92% das suas espécies contidas na área perdida por *downsizing* ( $= 15.37 * 100/21.37$ ).

Aplicamos essa porcentagem de espécies aos valores de riqueza de espécies em cada AP à qual o *downsizing* foi promulgado, selecionadas nas etapas de tratamento e processamento dos dados georreferenciados. Dessa forma, pudemos calcular não apenas a perda potencial de espécies em cada AP, mas também uma perda média global de espécies por AP às quais o *downsizing* foi promulgado. Entretanto, quando as APs apresentassem perda potencial de habitat igual ou maior a 70%, não aplicamos o cálculo derivado do modelo linear, uma vez que isso implicaria em alcançar o limiar de 30% da quantidade de habitat estimado no Capítulo 1, que pressupõe um declínio abrupto nas populações de suas comunidades biológicas. Todas as análises anteriores foram executadas com os pacotes “*lme4*” (BATES et al., 2022) e “*tidyverse*” (WICKHAM, 2019) no ambiente R, e o mapa de resultados finais confeccionado no ArcGIS Pro.

### 2.2.7 Avaliando a frequência dos diferentes tipos de eventos PADDD em distintas APs globais

Para avaliarmos se a frequência de eventos PADDD que implicam a perda potencial de habitat (i.e., *downsizing* e *degazettement*) foi maior em APs com maior concentração de biodiversidade, ou com causas de promulgação de alto impacto na paisagem, utilizamos um modelo de mínimos quadrados generalizados (GLS):

$$Total\_Spp \sim Tipo\_evento + Causa + estrutura\ de\ autocorrelação$$

As unidades de análise foram as diferentes APs. Um total de seis modelos GLS foram construídos, nos quais *Total\_Spp* sempre foi a variável dependente, que poderia representar um dos cinco grupos: a riqueza de espécies de vertebrados, de mamíferos, de anfíbios, de répteis ou de aves em uma AP que sofreu um evento PADDD válido. As variáveis independentes, por sua vez, foram representadas pelo tipo de evento PADDD que ocorreu na AP analisada (*Tipo\_evento*; *downgrading*, *downsizing* ou *degazettement*) e o grau de impacto da causa de promulgação do mesmo (*Causa*; alto ou baixo impacto). A variável dependente sempre foi contínua, e as independentes sempre categóricas. Testamos se havia correlação entre as variáveis independentes utilizando o pacote “*performance*” (LÜDECKE et al., 2022). Como resultado, mantivemos todas as variáveis para a análise.

A autocorrelação espacial pode violar o pressuposto de independência das observações, aumentando o erro do Tipo I (DINIZ-FILHO; BINI; HAWKINS, 2003; LEGENDRE, 1993). Para minimizar esse erro, controlou-se a possível autocorrelação espacial entre as diferentes APs em cada um dos cinco modelos GLS construídos (*estrutura de autocorrelação*). Foram construídas seis versões alternativas de cada modelo GLS, totalizando trinta modelos; todas continham as mesmas variáveis independentes (*Tipo\_evento* e *Causa*), mas diferentes estruturas de autocorrelação: nenhuma (modelo nulo), esférica (*corSpher*), linear (*corLin*), quadrática racional (*corRatio*), gaussiana (*corGaus*), ou exponencial (*corExp*) (ZUUR et al., 2009). A estrutura de correlação apresentava-se na forma “= longitude + latitude”, conforme implementado no pacote R “*nlme*” (PINHEIRO et al., 2022).

Para cada modelo, comparou-se o ajuste das seis versões alternativas para determinar a estrutura de autocorrelação mais adequada. O ajuste do modelo foi comparado através da seleção de modelos baseada no AICc (BURNHAM; ANDERSON, 2002), utilizando o pacote do ambiente R “*MuMIn*” (BARTON, 2022). Em todas as comparações, os modelos com algum tipo de estrutura de autocorrelação foram sempre mais plausíveis que o modelo sem estrutura (APÊNDICE C, Tabela 12). Dessa maneira, a estrutura de autocorrelação do modelo mais plausível em cada seleção de modelos foi utilizada para a análise final de cada um dos seis modelos GLS.

Finalmente, fizemos uma seleção de modelos com base no Critério de Informação de Akaike (SYMONDS; MOUSSALLI, 2011) para cada um dos distintos GLS na análise final, na qual diferentes combinações das variáveis independentes foram criadas e comparadas, inclusive um modelo nulo. Calculamos o valor de importância de cada variável com base no somatório do valor de  $w_i$  dos modelos incluindo cada variável ( $\sum$  peso) e consideramos como igualmente plausíveis aqueles modelos que tiveram o  $\Delta_i < 2$  (JOHNSON; OMLAND, 2004). Além disso, também calculamos o pseudo-coeficiente de determinação (Pseudo- $R^2$ ) para cada um dos seis modelos finais utilizando o pacote “*rcompanion*” (MANGIAFICO, 2022), nos quais todas as variáveis independentes foram incluídas em resposta à riqueza de espécies. Os gráficos ilustrativos dos resultados foram construídos com o pacote “*ggplot2*” (WICKHAM, 2016), e os mapas de resultados finais confeccionados no ArcGIS Pro.

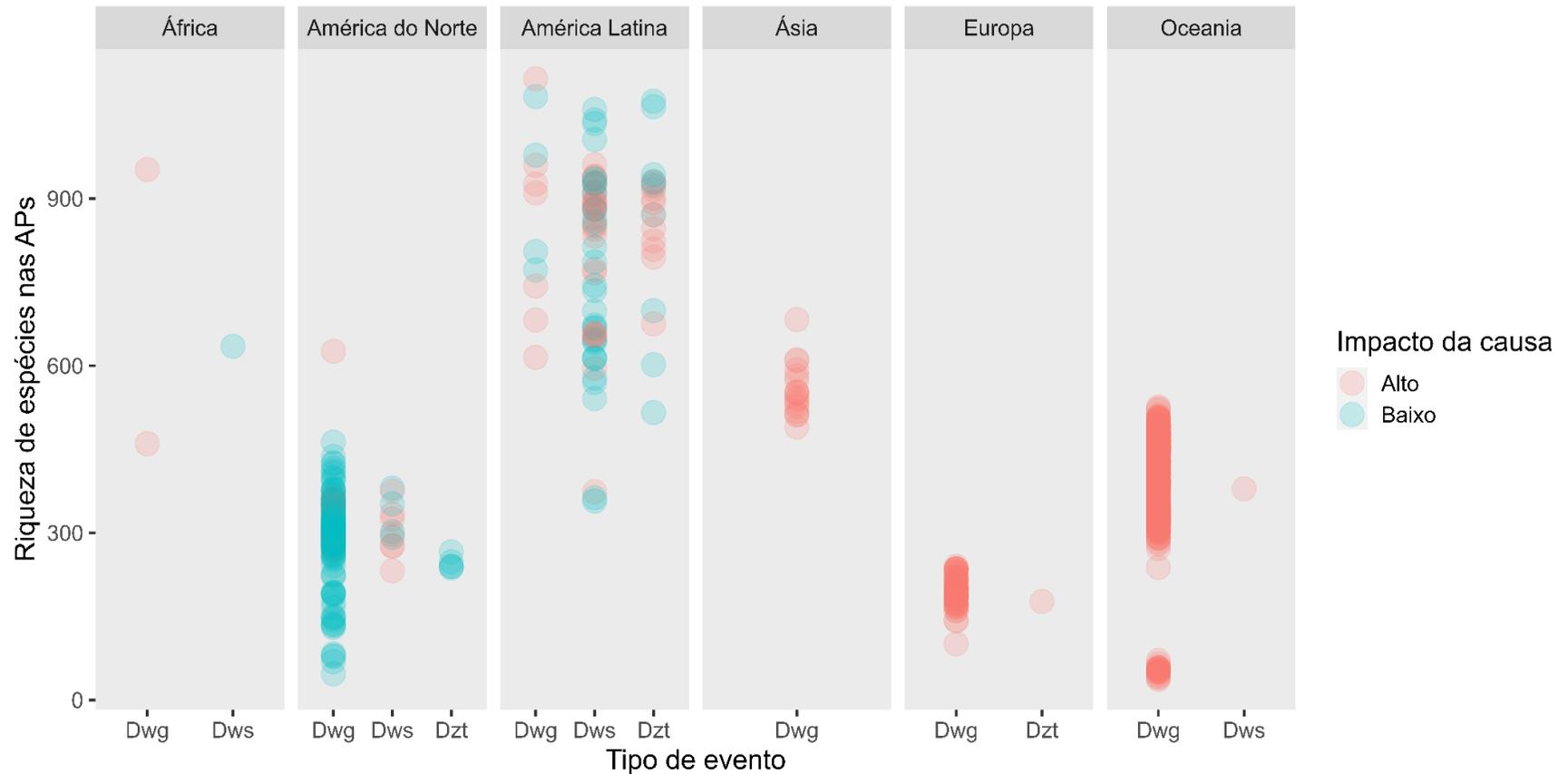
## 2.3 Resultados

Ao utilizar nossos critérios de eventos PADDD válidos para APs, obtivemos ao total 949 ocorrências, das quais 853 eram eventos *downgrading*, 70 eram eventos *downsizing* e 26 eram eventos *degazettement*. A maioria dos eventos *downgrading* ocorreu na América do Norte, Austrália e Europa, enquanto o *downsizing* e o *degazettement* foram mais comuns na América Latina (Figuras 4 e 5; APÊNDICE D, Figuras 17 e 18). Além disso, 715 eventos tiveram uma causa de promulgação de alto impacto na paisagem, enquanto 234 tiveram uma causa de promulgação de baixo impacto. Os eventos de alto impacto se concentraram na Ásia, Europa e Austrália, enquanto os de baixo impacto foram mais comuns na Américas (Figuras 4 e 6; APÊNDICE D, Figuras 17 e 19). Por fim, obtivemos 22 eventos *downsizing* válidos para a análise da perda potencial de riqueza de espécies em APs, e 2 eventos *downsizing* que ultrapassaram o limiar de quantidade de habitat – ou seja, com potencial perda de habitat igual ou maior que 70% (Figura 7; APÊNDICE D, Tabela 13).

### 2.3.1 Impacto dos eventos *downsizing* sobre a biodiversidade em APs

A maior perda potencial de espécies decorrente de um evento *downsizing* ocorreu na AP Abatis and Mountain Cottica na Guiana Francesa, com aproximadamente 614 espécies possivelmente perdidas em decorrência da perda de habitat. A menor perda potencial, por sua vez, ocorreu no Parque Nacional Croajingolong, na Austrália, com aproximadamente 166 espécies possivelmente perdidas (APÊNDICE D, Tabela 13). Em média, foram potencialmente perdidas 394 espécies de vertebrados terrestres em cada AP que sofreu *downsizing* ao redor do mundo. Estes eventos *downsizing* foram mais frequentes na América Latina (87.5%), sendo que mais da metade deles ocorreu no Brasil (54.2%) (Figura 7; APÊNDICE D, Tabela 13). Adicionalmente, a AP Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, no Brasil, e o Monumento Nacional (MONA) Bears Ears, nos EUA, apresentaram perda

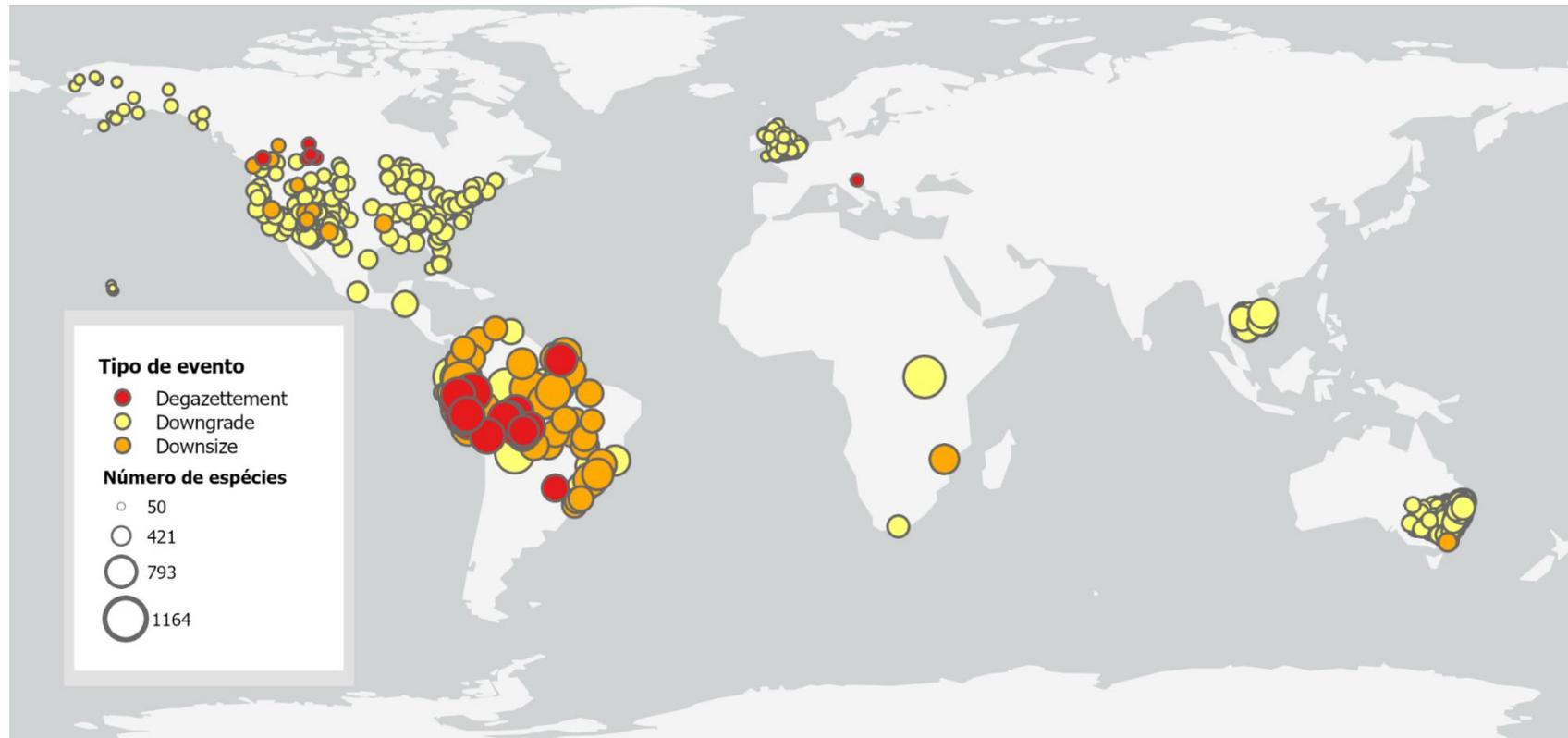
Figura 4 – Padrão de distribuição por regiões globais da riqueza de espécies de vertebrados em APs que sofreram eventos PADDD



Legenda: cada círculo representa uma AP que sofreu algum evento PADDD. É possível observar que a América Latina concentra APs com maior riqueza de espécies, enquanto a América do Norte concentra eventos com impacto baixo de causas de promulgação. A Ásia, Europa e Oceania, por sua vez, concentram eventos com impacto alto de causas de promulgação. Dwg: *downgrading*; Dws: *downsizing*; Dzt: *degazettement*.

Fonte: A autora, 2023

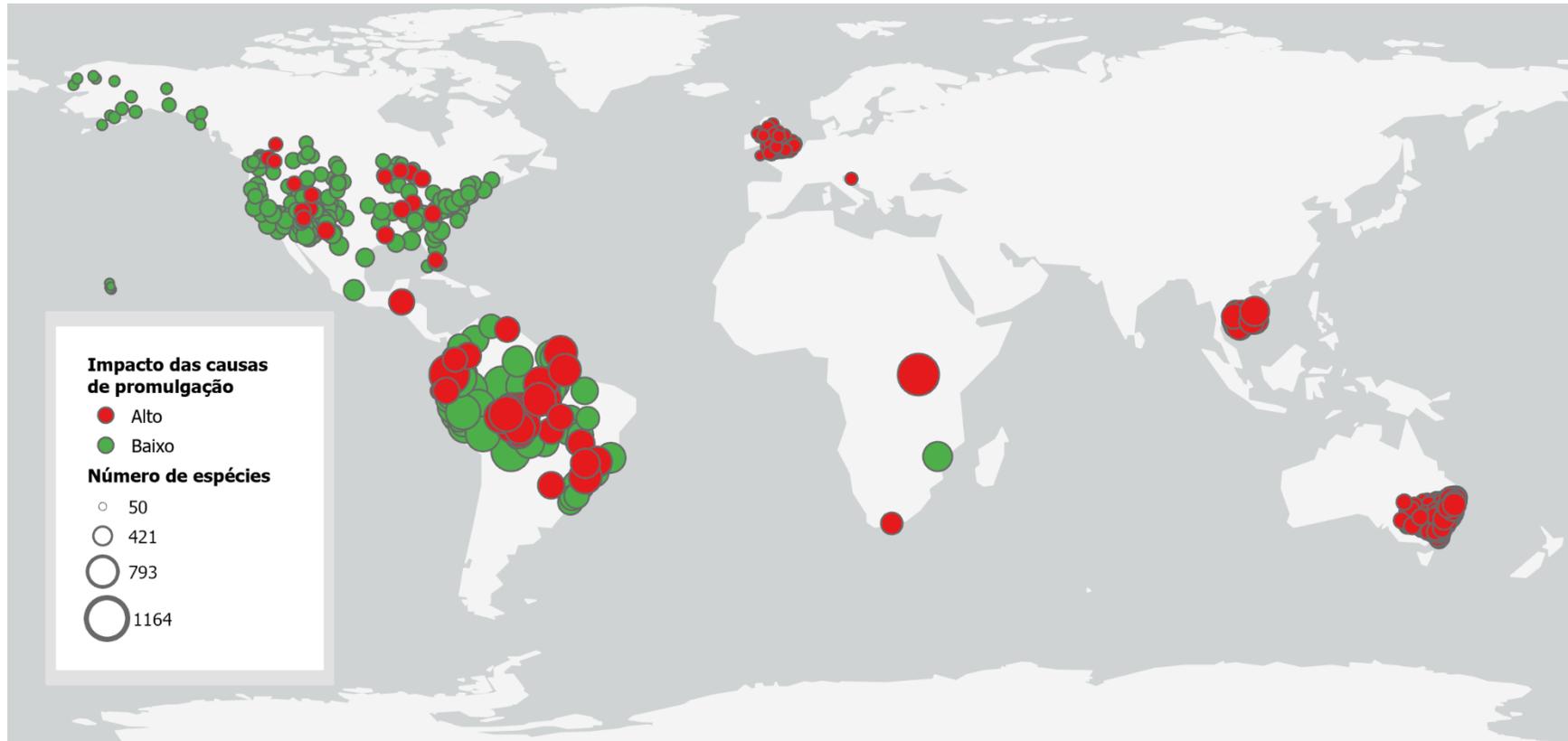
Figura 5 – Padrão de distribuição global da riqueza de espécies de vertebrados em APs que sofreram diferentes tipos de eventos PADD



Legenda: cada círculo representa uma AP que sofreu algum evento PADD. Quanto maior o número de espécies registrado em uma AP, maior será o raio do círculo: é possível observar, por exemplo, que APs em áreas tropicais apresentaram maior riqueza de espécies que APs nas demais regiões geográficas. Na região tropical, também é possível observar maior quantidade de APs que sofreram *downsizing* (círculos laranjas) ou *degazettement* (círculos vermelhos), enquanto que nas demais regiões os eventos *downgrading* (círculos amarelos) são mais comuns.

Fonte: A autora, 2023

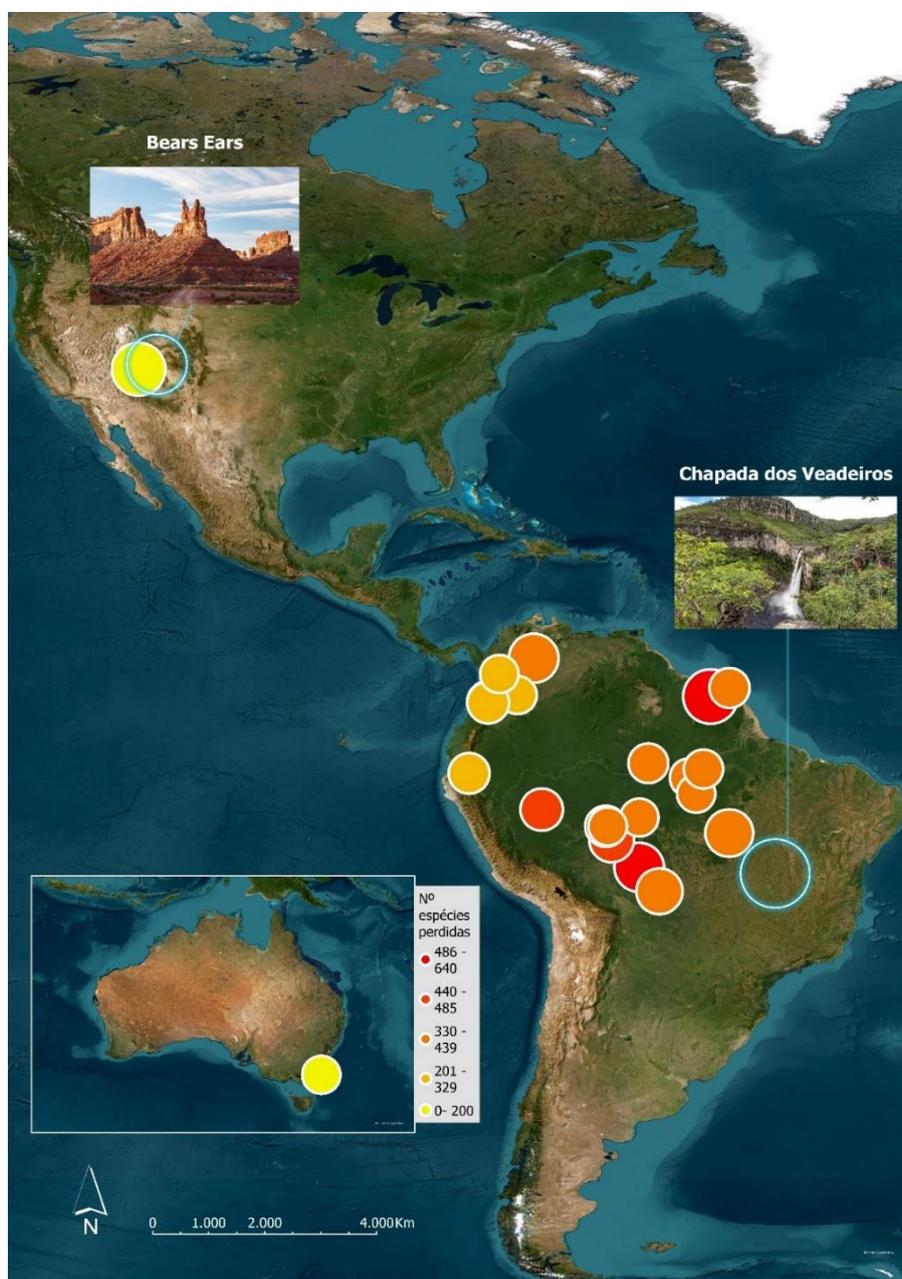
Figura 6 – Padrão de distribuição global da riqueza de espécies de vertebrados de acordo com o impacto das causas de promulgação em APs que sofreram PADDD



Legenda: cada círculo representa uma AP que sofreu algum evento PADDD. Quanto maior o número de espécies registrado em uma AP, maior será o raio do círculo: é possível observar, por exemplo, que APs em áreas tropicais apresentaram maior riqueza de espécies que APs nas demais regiões geográficas. Também é possível observar uma grande quantidade de APs cujo impacto das causas de promulgação do evento de PADDD seja alto (círculos vermelhos), em especial no Brasil, na Austrália e na Grã-Bretanha.

Fonte: A autora, 2023

Figura 7 – Mapa de localização das 24 APs selecionadas para análise da perda potencial de espécies e frequência de limiares na quantidade de habitat por *downsizing*



Legenda: mapa representando 22 APs selecionadas para a estimativa da perda potencial de espécies (círculos amarelos, laranjas e vermelhos) e 2 APs selecionadas para estimar o número de APs que possam ter atingido o limiar na quantidade de habitat (círculos com borda azul fluorescente). Para todas as APs, o tamanho do raio dos círculos é proporcional à perda de habitat ocorrida na escala da paisagem (de 0 a 98%, como explicitado no APÊNDICE D, Tabela 13). Em destaque, as APs Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros e o Monumento Nacional Bears Ears, que sofreram perda da área original devido ao downsizing de 98% e 85%, respectivamente.

Fonte: A autora, 2023

potencial de 98% e 85% de suas áreas originais, respectivamente (Figura 7; APÊNDICE D, Tabela 13). Essas APs ultrapassaram, portanto, o limiar de 30% na quantidade de habitat na escala a paisagem.

### 2.3.2 Padrões gerais dos eventos PADDD ao redor do mundo

As variáveis independentes analisadas explicaram de 2% a 20% da variação da riqueza de espécies em APs que sofreram algum evento de PADDD no GLS que incluía todas as variáveis independentes (i.e., GLS global; Pseudo-R<sup>2</sup> McFadden = 0.02; Pseudo-R<sup>2</sup> Cox and Snell = 0.20; Pseudo-R<sup>2</sup> Nagelkerke = 0.20). Apenas um modelo apresentou  $\Delta AICc < 2$ , que incluiu o tipo de evento PADDD que ocorreu na AP analisada e o grau de impacto da causa de promulgação do mesmo ( $AICc = 126.7$ ,  $w_i = 0.12$ ; Tabela 4). Esse resultado foi semelhante ao encontrado individualmente para aves, mas se apresentou distinto em relação aos demais táxons (APÊNDICE D, Tabelas 14 a 17).

Observamos que a riqueza total de espécies de vertebrados terrestres foi significativamente maior em APs que sofreram *downsizing* e *degazettement* (Figura 8a), sendo esse padrão detectado para aves e répteis (APÊNDICE D, Figuras 20c-d). A riqueza de espécies de vertebrados terrestres também foi significativamente maior em APs cujos eventos PADDD possuíam alto impacto modificador da paisagem (Figuras 8b), resultado que se manteve para mamíferos e aves (APÊNDICE D, Figuras 20a e 20e). Finalmente, embora potencialmente tenhamos encontrado uma maior riqueza de espécies de anfíbios em APs cujos eventos PADDD possuíam baixo impacto modificador da paisagem (APÊNDICE D, Figura 20b), é necessário ressaltar que, para esse táxon, o modelo nulo foi um dos que apresentou  $\Delta AICc < 2$  (APÊNDICE D, Tabela 15).

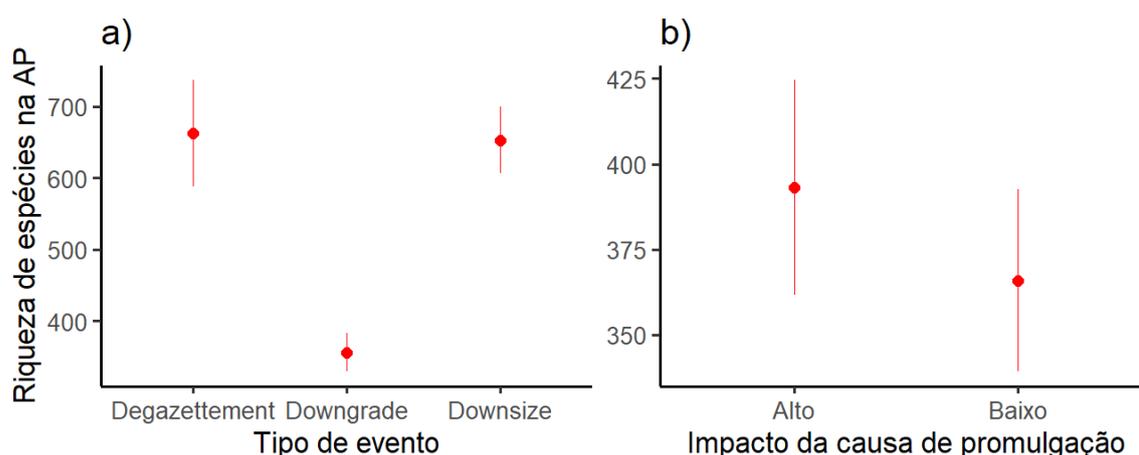
Tabela 4 – Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Todos os Vertebrados”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial

Modelo	Int	Variáveis independentes	df	logLik	AICc	delta	wi
<b>3</b>	669.30	Tipo de evento + Causa	6	-5874.4	126.7	0.00	0.12
<b>1</b>	463.90	Causa	4	-5912.2	127.0	71.67	0.10
<b>2</b>	-69.73	—	5	-5968.7	127.1	186.67	0.08
<b>Nulo</b>	-13.29	Tipo de evento	3	-5976.1	128.0	197.37	0.06

Legenda: Os resultados são referentes aos três modelos de melhor ajuste e ao modelo nulo (que não possui variáveis independentes). O ajuste dos modelos com diferentes combinações de variáveis independentes foi comparado através da seleção de modelos baseada no AICc. Int, valor do intercepto; df, graus de liberdade; logLik, logLikelihood (verossimilhança) do modelo; AICc, Critério de Informação de Akaike corrigido; delta, máximo AICc - mínimo AICc; wi, peso do Critério de Akaike.

Fonte: A autora, 2023

Figura 8 - Resposta da riqueza de espécies de vertebrados ao tipo de evento PADDD e ao impacto de suas causas de promulgação



Legenda: (a) Diferença na riqueza de espécies de vertebrados entre APs que sofreram diferentes tipos de eventos PADDD; (b) diferença na riqueza de espécies de vertebrados entre APs com distintos graus de impacto das causas de promulgação. Todos os taxa (i.e., mamíferos, anfíbios, répteis e aves) foram levados em conta para o cálculo da riqueza de espécies total de vertebrados. Gráficos gerado a partir das análises GLS, representando os erros padrão associados às diferentes médias dos grupos.

Fonte: A autora, 2023

## 2.4 Discussão

Um primeiro padrão geral encontrado em nosso estudo é de que mesmo APs em áreas remotas têm sofrido mudanças legais que implicam a potencial redução da sua quantidade de habitat original (e.g. *downsizings* promulgados em APs no coração amazônico na Figura 7), e justamente em localidades com grande riqueza de espécies (i.e., América Latina, Figura 7). Na Amazônia brasileira, por exemplo, 48% dos eventos PADDD propostos ou promulgados ocorreram entre 2010 e 2017, destinados majoritariamente à construção de hidroelétricas, uma causa de proposição ou de promulgação de alto impacto (KRONER et al., 2019). Esses resultados não fornecem suporte a achados anteriores de que a implementação de APs em locais com baixas densidades populacionais diminuiriam suas chances de sofrer um evento PADDD (SYMES et al., 2017). Além disso, outro padrão geral detectado é de que as comunidades biológicas de vertebrados em conjunto são mais diversas em APs que sofreram *downsizing* e *degazettement* (Figura 8a), e em APs que tiveram uma causa de promulgação de alto impacto à paisagem circundante (Figura 8b). Considerar essa coincidência trágica é importante, uma vez que ela dificulta o sucesso do recente compromisso 30x30 voltado à proteção de espécies (CBD, 2022; FINDLAY, 2023). Neste contexto, é necessário que os novos *trade-offs* a serem analisados para se alcançar essa nova agenda incluam os efeitos de eventos PADDD sobre a biodiversidade, já que essas mudanças legais estão em ascensão constante desde 1900 (MASCIA et al., 2014).

### 2.4.1 Comunidades biológicas em risco e perspectivas aos tomadores de decisão

A partir da seleção de eventos *downsizing* válidos (ver detalhes na seção “Eventos PADDD” em “Materiais em Métodos”), foi possível detectar que duas APs icônicas, o Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros e o MONA Bears Ears, apresentaram perda potencial maior que 70% do seu habitat original (Figura 7; APÊNDICE D, Tabela 13). O *downsizing* da Chapada dos Veadeiros ocorreu ao longo de sucessivos anos, e mais recentemente devido a causas de promulgação de

baixo impacto (i.e., reivindicação de terras) (MACHADO et al., 2020; MASCIA et al., 2021). Em 2017, seu decreto de ampliação, assinado por Michel Temer, foi ameaçado por deputados ruralistas sob a alegação de que prejudicaria produtores agrícolas da região (MACHADO et al., 2020). No mesmo ano, o *downsizing* do MONA Bears Ears foi proposto durante a gestão do ex-presidente dos EUA, Donald Trump, para o avanço da mineração (KRONER et al., 2019). Justamente no ano anterior, 2016, o MONA Bears Ears havia sido criado por Barack Obama. Estes dois exemplos reforçam a concepção de que APs não são entidades estáticas no espaço, e que o poder de barganha de agências de conservação ambiental frente ao avanço dos interesses econômicos pode variar muito de acordo com o cenário político da época (KRONER et al., 2019; MASCIA; PAILLER, 2011; MASCIA et al., 2014; SYMES et al., 2017; TESFAW et al., 2018). Devido à importância histórica dos dois países na conservação de APs, decisões tomadas pelo Brasil e pelos EUA podem estimular que outras nações favoreçam eventos de PADDD, erodindo sistemas de proteção à biodiversidade (KRONER et al., 2019).

Mesmo que apenas duas APs sejam potencialmente afetadas pelo limiar da quantidade de habitat, espécies icônicas como a onça-pintada (*Panthera onca*), o calango-roseta (*Hoplocercus spinosus*), o sapo-de-chifre (*Proceratophrys goyana*) e o papagaio-galego (*Amazona xanthops*) poderiam ser extintas localmente na Chapada dos Veadeiros (IUCN, 2021). Já o MONA Bears Ears poderia experimentar o desaparecimento de espécies como o urso-preto (*Ursus americanus*), a salamandra-tigre (*Ambystoma tigrinum tiger*), a cascavel-do-Pacífico (*Crotalus oreganus*) e, simbolicamente, a águia-de-cabeça-branca (*Haliaeetus leucocephalus*) (IUCN, 2021). Na verdade, não apenas essas espécies, mas as comunidades biológicas das APs como um todo poderiam apresentar uma queda abrupta em seus números populacionais, como estimado com os limiares na quantidade de habitat (ANDRÉN, 1994; ESTAVILLO; PARDINI; ROCHA, 2013; FAHRIG, 2003; MATTHEWS et al., 2014; PARDINI et al., 2010; TOMS; LESPERANCE, 2003; SWIFT; HANNON, 2010).

Entretanto, é necessário levantar algumas ressalvas quanto a essa previsão. Primeiramente, nosso modelo de limiar assume que as populações biológicas se encontravam relativamente estáveis antes ultrapassar o limiar de 30% (Figura 1a em SWIFT; HANNON, 2010; APÊNDICE A, Figura 16), um pressuposto que deveria ser

averiguado por meio de estudos demográficos e populacionais nas duas APs. Alguns estudos indicam, por exemplo, que diversas APs são insuficientes para sustentar populações estáveis de alguns mamíferos a longo prazo, e que algumas dessas populações já se encontram em declínio (MAISELS et al., 2013; RIGGIO et al., 2013; WILLIAMS; RODININI; TILMAN, 2022). Em segundo lugar, assumimos em nosso modelo de limiar que o habitat se encontrava intocado antes da promulgação do evento, o que muitas vezes não é a realidade local (WATSON et al., 2015). De fato, Tesfaw et al. (2018) mostram que APs que já sofriam degradação ambiental antes de um evento *downsizing* ou *degazettement* apresentam taxas não muito diferentes de desmatamento após a implementação do evento PADDD.

Embora os eventos *downsizing* sejam muito menos numerosos na nossa seleção do que os de *downgrading*, ainda assim a perda média potencial de 394 espécies de vertebrados terrestres em cada AP afetada por *downsizing* ao redor do mundo é preocupante. Estima-se, inclusive, que quase metade dessas APs perderia mais de 50% das suas comunidades biológicas de vertebrados (APÊNDICE D, Tabela 13). Obviamente, nossa estimativa de perda de espécies, que se baseia no ajuste do modelo linear, também possui suas limitações. Como no modelo de limiar, assume-se que a AP teria seu habitat intocado antes da promulgação do evento de PADDD, pressuposto que muitas vezes não corresponde à realidade, em especial no Brasil, que contém a maioria dos eventos *downsizing* de acordo com a nossa seleção (54.2%) (BERNARD; PENNA; ARAÚJO, 2014; TESFAW et al., 2018; WATSON et al., 2015). Nosso modelo também pode sofrer de falta de precisão, uma vez que é derivado de parâmetros  $z$  e  $c$  da reta obtidos de *datasets* que englobam diferentes táxons, tipos de paisagens e localidades (ver mais detalhes no Capítulo 1).

Na literatura, o modelo linear aplicado à escala da mancha recebe críticas tanto por superestimar (HE; HUBBEL, 2011; MATTHEWS et al., 2014) quanto por subestimar (FATTORINI; BORGES, 2012; FATTORINI; ULRICH; MATTHEWS, 2021) o número de espécies perdidas devido à perda de habitat. Além disso, como já explicitado anteriormente, a perda de área de uma AP não necessariamente implica a total supressão vegetal ou de habitat da área estipulada por decreto legal, e, caso ocorra supressão, pode se dar apenas anos depois, ou ao longo de muitas décadas, após a promulgação de um *downsizing*. Seria necessária uma pesquisa

detalhada que quantificasse a perda de habitat ao longo dos anos (e.g. por meio de imagens de sensoriamento remoto) para determinar quais APs que sofreram *downsizing* de fato apresentaram perda de habitat equivalente ao valor promulgado por lei. Tentamos compensar esses pontos negativos ao selecionarmos APs que sofreram *downsizing* na escala da paisagem, não apenas para tornar o modelo fidedigno à escala na qual foi desenvolvido, reduzindo potenciais erros, mas também devido à importância particular desta escala em compreender as dinâmicas dos eventos PADDD (TESFAW et al., 2018).

Nossa intenção foi de que nossas estimativas servissem como um diretriz inicial para conhecer os efeitos potenciais de eventos *downsizing* ao invés de um relatório detalhado de extinções locais, decisão que inclusive fornece respaldo científico a setores da sociedade civil que requerem o revés jurídico destes eventos de redução de área das APs. Adicionalmente, tomadores de decisão podem também se beneficiar destas estimativas na priorização espacial de áreas para regeneração. O estabelecimento de áreas próximas às APs para cumprir o novo compromisso 30x30, por exemplo, pode aumentar simultaneamente as áreas de conservação da biodiversidade e garantir, por meio da conectividade funcional, que espécies provenientes de APs que sofreram *downsizing* com supressão total vegetal ou de habitat não sejam extintas.

#### 2.4.2 Uma coincidência trágica: a vulnerabilidade das espécies nos últimos grandes refúgios de biodiversidade

Através da análise do padrão global de APs que sofreram eventos PADDD, corroboramos nossa hipótese inicial de que houve maior concentração de biodiversidade em APs que sofreram *downsizing* e *degazettement*, justamente por estarem localizadas em regiões tropicais, naturalmente mais biodiversas (Figuras 4, 5 e 8a) (FAHRIG, 1997; HILLEBRAND, 2004). Simultaneamente, os eventos *downgrading* foram mais preponderantes na América do Norte, Europa e Oceania, regiões menos biodiversas (Figuras 4, 6 e 8b). Na América do Norte, por exemplo, houve uma concentração de eventos *downgrading* devido à pressão de

reinvidicação de terras para a subsistência de populações indígenas em 2016 (KRONER et al., 2019). O maior risco das espécies tropicais florestais já foi observado ou discutido em inúmeros estudos, e em diferentes escalas espaciais (BARLOW et al., 2016; BETTS et al., 2017; GIBSON et al., 2011; PARDINI et al., 2009; TABARELLI; PERES; MELO, 2012), padrão também detectado em nossos resultados. Esse risco é ainda maior quando o táxon em questão apresenta menor riqueza de espécies (i.e., anfíbios de pequeno porte, grandes répteis e mamíferos não-voadores de médio porte), sendo particularmente ameaçados pela perda de habitat e suas consequências biológicas, como o efeito de borda (PFEIFER et al., 2017).

Neste contexto, é emblemático, mas não surpreendente, que o Brasil detenha grande parte dos eventos *downsizing* e *degazettement* (Figuras 5 e 7). Um dos países mais biodiversos e com o sistema mais extenso de APs do mundo, contando com mais de 220 milhões de hectares protegidos, o Brasil, de fato, explica em grande parte o padrão encontrado para a América Latina e outros países tropicais (BERNARD; PENNA; ARAÚJO, 2014). A escassez de recursos destinados à manutenção e proteção dos limites das APs, bem como a ineficiência burocrática e, em alguns, casos corrupção, fragilizam a efetividade destes instrumentos políticos, que se tornam apenas “parques de papel” e estão mais propensos a sofrerem mudanças legais como PADDDs (BERNARD; PENNA; ARAÚJO, 2014; BRUNER et al., 2001; TESFAW et al., 2018; WATSON et al., 2015).

Encontramos também que houve maior biodiversidade em APs cuja promulgação do PADDD possuísse causas de alto impacto à paisagem circundante (Figura 8b). Embora sejamos compelidos a corroborar a hipótese inicial de que esse padrão seria devido às pressões de mudanças de uso da terra e expansão de atividades em escala industrial, muito comuns em regiões tropicais nas últimas décadas (GUERRA; ROSA; PEREIRA, 2019; HADDAD et al., 2015; HANSEN et al., 2022; LAMBIN; GEIST; LEPERS, 2003; SEYMOR; HARRIS, 2019), os resultados gráficos de nossas análises não corroboram este padrão tão claramente (Figuras 4 e 6). Como já apontado anteriormente, os eventos de alto impacto se concentraram na Ásia, Europa e Austrália, enquanto os de baixo impacto foram mais comuns na América do Norte e na América Latina (Figuras 4 e 6; APÊNDICE D, Figuras 17 e 19). É possível que a utilização da autocorrelação espacial possa ter corrigido

fatores de confusão relacionados a essas variáveis, algo que também ocorreu nas análises em separado para os táxons, o que reforça a importância desse procedimento analítico (DINIZ-FILHO; BINI; HAWKINS, 2003; LEGENDRE, 1993).

Nas análises aplicadas individualmente a cada um dos taxa, observou-se que a riqueza de espécies de mamíferos e anfíbios não difere significativamente, ou então apenas marginalmente, entre APs que sofreram diferentes tipos e causas de promulgação de PADDDs (i.e., baixo Pseudo- $R^2$  ( $< 0.001$ ) e/ou modelo nulo com  $\Delta i < 2$ ), padrão não encontrado para répteis e aves (APÊNDICE D, Tabelas 14 a 17, Figura 20). As aves encontram-se em situação particularmente vulnerável: é um táxon que se beneficia significativamente do habitat proporcionado por APs (CAZALIS et al., 2020), mas cujas comunidades mais diversas se encontram pressionadas não apenas pelo *downsizing* e *degazettement* (APÊNDICE D, Figura 20d), mas também pelo potencial modificação profunda da paisagem circundante pós-PADDD (APÊNDICE D, Figura 20e). Portanto, as aves podem ser um bom táxon focal para estudos em campo que procurem compreender os potenciais impactos de eventos PADDD sobre a biodiversidade, caso tempo e recursos para uma avaliação completa da fauna de vertebrados estejam escassos.

Mesmo com essas ressalvas, é preciso compreender que um padrão final emerge, no qual as comunidades biológicas de vertebrados em conjunto (i.e., incluindo todos os táxons) vivem uma coincidência trágica. Nas localidades em que essas comunidades são mais biodiversas (i.e., África, Ásia e América Latina, que contam com 70,6% da extensão territorial de APs globais; IUCN; UNEP, 2011), também é justamente onde se recebe grandes pressões de mudanças legais que implicam na perda e modificação de habitat (Figuras 4, 5 e 7). Além disso, uma ameaça adicional é que, apesar de o *downgrading* ter sido mais comum, ele esteve frequentemente associado a causas de alto impacto em países desenvolvidos (Figuras 4 e 6). Na Austrália, por exemplo, os eventos de *downgrading* foram motivados pelo desenvolvimento de infraestrutura para o turismo, caça e mineração, que podem estimular o decreto futuro de eventos de PADDD que impliquem na perda de habitat devido à falta de apoio do público (COOK et al., 2017). Por outro lado, muitos eventos PADDD de baixo impacto na América Latina estiveram associados à reivindicação de terras por populações indígenas, quilombolas e ribeirinhas (BERNARD; PENNA; ARAÚJO, 2014; MASCIA et al., 2021). No Brasil,

em específico, essas medidas trazem justiça social e diminuem os efeitos negativos da “pobreza verde”, fenômeno no qual a maior parte da cobertura vegetal protegida está localizada onde as populações mais carentes e com menor IDH do país vivem (BPBES, 2018). Por essas razões, defendemos um monitoramento constante de decretos e propostas de mudanças legais de APs no mundo. Não apenas para compreender mais a fundo os motivadores dessas mudanças, mas pelo próprio fato de que, mesmo com todas as pressões externas, as APs ainda abrigam maior riqueza de espécies que suas paisagens modificadas circundantes (GRAY et al., 2016).

## 2.5 Conclusão

Nosso trabalho indica que apesar das APs terem se tornado instrumentos políticos consolidados ao longo dos séculos, suas comunidades de vertebrados mais ricas em biodiversidade encontram-se duplamente ameaçadas. Essa ameaça é representada tanto pela potencial perda de habitat, quanto pela modificação profunda de sua paisagem circundante pós-PADDDs. No caso de APs que sofreram *downsizing*, há um desafio adicional de se estabelecer se houve de fato a perda de habitat esperada após o ato de promulgação do evento, e como a natureza dessa perda, se gradual ou imediata à promulgação, pode afetar as espécies. Esse cenário é alarmante, uma vez que diversos estudos da literatura discutem a disrupção de populações de diversas espécies em resposta à diminuição de área disponível para sobrevivência e aos efeitos negativos de matrizes intransponíveis. Há, ainda, a dificuldade inerente aos eventos PADDD, que são muito suscetíveis a flutuações políticas mundiais e locais, tornando a detecção e compreensão desses eventos um fator muito ligado às particularidades da região e da época em que eles ocorrem.

Nossa contribuição com esse trabalho é mostrar como eventos como o *downsizing* e *downgrading* podem potencialmente afetar as comunidades de vertebrados de APs, por meio da perda de espécies devido à redução de habitat. Além disso, mostramos que as comunidades biológicas de vertebrados mais ricas são aquelas sob maior pressão de PADDDs. Nenhum estudo, até então, havia fornecido suporte de forma direta à compreensão do legado que eventos PADDD podem trazer à biodiversidade global. Nosso intuito foi, portanto, o de fornecer um ponto de partida para setores da sociedade civil interessados no revés jurídico desses eventos, e também com o qual tomadores de decisão podem estabelecer futuras áreas de conservação, analisando seus pontos positivos e potenciais fragilidades, especialmente no contexto do novo compromisso 30x30 firmado pela CBD. Reconhecemos a limitação dos nossos modelos, especialmente no que concerne ao potencial efeito da fragmentação em APs com redução de habitat na escala da paisagem. No Capítulo 3, traremos algumas perspectivas sobre como o desenho de APs pode influenciar os padrões de distribuição de riqueza de espécies em paisagens fragmentadas.

## Referências

- ADAMS, W.M. *Against extinction: the history of Conservation*. London: Earthscan, 2004.
- ALBRECHT, R. et al. Protected area downgrading, downsizing, and degazettement (PADDD) in marine protected áreas. *Marine Policy*, v. 129, e104437, 2021.
- ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, v. 71, p; 355–366, 1994.
- ASAAD, I. et al. Ecological criteria to identify areas for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, v. 213, p. 309-261, 2017.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, v. 535, p. 144–147, 2016.
- BARTON, K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.46. 2022. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>. Acesso em: 27 ago. 2022.
- BATES, D. et al. Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4. R package version 1.1.29. 2022. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>. Acesso em 27 ago. 2022.
- BERNARD, E.; PENNA, L.A.O.; ARAÚJO, E. Downgrading, Downsizing, Degazettement, and reclassification of Protected Areas in Brazil. *Conservation Biology*, v. 28, p. 939–950, 2014.
- BETTS, M.G. et al. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature*, v. 547, p. 441–444, 2017.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL; NATURESERVE. Bird species distribution maps of the world. Version 2.0. Cambridge, UK: Birdlife International; Arlington, VA: NatureServe, 2021. Disponível em: <https://www.birdlife.org>. Acesso em: 17 out. 2021.
- BPBES. *Sumário para tomadores de decisão do relatório de avaliação da Plataforma Brasileira de Biodiversidade e Serviços Ecossistêmico*. Joly CA et al. (Eds.). BPES, Campinas, SP, 2018.
- BRUNER, A.G. et al. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science*, v. 291, p. 125–128, 2001.
- BURNHAM, K.P.; ANDERSON, D.R. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach*. New York: Springer-Verlag, 2002.

BUTCHART, S.H.M. et al. 2015 Shortfalls and solutions for meeting national and global conservation area targets. *Conservation Letters*, v. 8, p. 329-337, 2015.

CANTÚ-SALAZAR, L.; GASTON, K. J. Species richness and representation in protected areas of the Western hemisphere: discrepancies between checklists and range maps. *Diversity and Distributions*, v. 19. p. 782–793, 2013.

CAZALIS, V. et al. Effectiveness of protected areas in conserving tropical forest birds. *Nature Communications*, v. 11, e4462, 2020.

CBD. *Strategic Plan for Biodiversity 2011- 2020*. Montreal: QC, 2010.

CBD. *Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework*. Montreal: QC, 2022.

CHIARAVALLLOTI, R. et al. Federal protected areas management strategies in Brazil: sustainable financing, staffing, and local development. *Natureza e Conservação*, v. 13, p. 30-34, 2015.

CLARK, N.E. et al. Protected areas in South Asia have not prevented habitat loss: a study using historical models of land-use change. *PLoS ONE*, v. 8, e65298, 2013.

COLEN, B.; NICHOLSON, E. Taking the measure of change. *Science*, v. 346, p. 166-167, 2014.

COOK, C.N., et al. Quantifying the extent of protected-area downgrading, downsizing, and degazettement in Australia. *Conservation Biology*, v. 31, p. 1039–1052, 2017.

DE VOS, A et al. The dynamics of proclaimed privately protected areas in South Africa over 83 years. *Conservation Letters*, v. 12, e12644, 2019.

DINIZ-FILHO, J.A.F.; BINI, L.M.; HAWKINS, B.A. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, v. 12, p. 53–64, 2003.

DORJI, T.; LINKE, S. Sheldon, F. Half century of protected area dynamism in the country of Gross National Happiness, Bhutan. *Conservation Science and Practice*, v. 1, e46, 2019.

ESRI Inc. ArcGIS Pro. Version 3.0.1. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute, 2022. Disponível em <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/overview>. Acesso em: 20 mai. 2023

ESTAVILLO, C.; PARDINI, R.; ROCHA, P.L.B. Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS One*, v. 8, p. 1–10, 2013.

FAHRIG, L. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *Journal of Wildlife Management*, v. 61, 603e610, 1997.

- FAHRIG, L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 34, p. 487-515, 2003.
- FATTORINI, S; BORGES, P.V.A. Species-area relationships underestimate extinction rates. *Acta Oecologica*, v. 40, p. 27-30, 2012.
- FATTORINI, S; ULRICH, W.; MATTHEWS, T.J. et al. Using the Species-Area Relationship to predict extinctions resulting from habitat loss. In: TJORVE, E.; MATTHEWS, T.J.; WHITTAKER, R.J. (Eds.) *The Species-Area Relationship: Theory and Application*. Cambridge: Cambridge University Press, 2021, p 345-368.
- FINDLAY, C.S. COP 15: Crunch time for the world's biodiversity. *FACETS*, v. 8, p. 1-4, 2023.
- FORREST, J.L. et al. Tropical deforestation and carbon emissions from Protected Area Downgrading, Downsizing, and Degazettement (PADDD). *Conservation Letters*, v. 8, p. 153–161, 2015.
- FORTIN, M.J. et al. Species' geographic ranges and distributional limits: pattern analysis and statistical issues. *Oikos*, v. 108, p. 7–17, 2015.
- GANNON, P. et al. Status and prospects for achieving Aichi Biodiversity Target 11: implications of national commitments and priority actions. *PARKS*, v. 23, p. 13-26, 2017.
- GASTON, K.J. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford series in Ecology and Evolution. New York: Oxford University Press, 2003.
- GASTON, K.J. et al. The ecological effectiveness of protected areas: The United Kingdom. *Biological Conservation*, v. 132, p. 76-87, 2006.
- GELDMANN, J. et al. Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. *Biological Conservation*, v. 161, p. 230–238, 2013.
- GELDMANN, J. et al. A global-level assessment of the effectiveness of protected areas at resisting anthropogenic pressures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 116, p. 23209–23215, 2019.
- GIBSON, L. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, v. 478, p. 378–381, 2011.
- GRAY, C.L. et al. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. *Nature Communications*, v. 7, 12306, 2016.
- GUERRA, C.A.; ROSA, I.M.D.; PEREIRA, H.M. Change versus stability: are protected areas particularly pressured by global land cover change? *Landscape Ecology*, v. 34, p. 2779–2790, 2019.

HABIB, L.D.; WIERSMA, Y.F.; NUDDS, T.D. Effects of errors in range maps on estimates of historical species richness of mammals in Canadian national parks. *Journal of Biogeography*, v. 30, p. 375–380, 2003.

HADDAD, N.M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, v. 1, e1500052, 2015.

HANSEN, M.C. et al. Global land use extent and dispersion within natural land cover using Landsat data. *Environmental Research Letters*, v. 17, e 034050, 2022.

HAWKINS, B.A.; RUEDA, M.; RODRÍGUEZ, A.S.L. What do range maps and surveys tell us about diversity patterns? *Folia Geobotanica*, v. 43, p. 345–355, 2008.

HE, F.; HUBBELL, S.P. Estimating extinction from species-area relationships: why the numbers do not add up. *Ecology*, v. 94, p. 1905-1912, 2013.

HEIZEN, E. et al. An Arsenal of 'R' Functions for Large-Scale Statistical Summaries. R package version 3.6.3. 2022. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/arsenal/arsenal.pdf>. Acesso em 27 de ago. 2022.

HILLEBRAND, H. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, v. 163, p. 192-211, 2004.

HOVEKA, L.N.; BANK, M.V.D.; DAVIES, T.J. Evaluating the performance of a protected area network in South Africa and its implications for megadiverse countries. *Biological Conservation*, v. 248, 108577, 2020.

HOWARD, C.; FLATHER, C.H.; STEPHENS, P.A. A global assessment of the drivers of threatened terrestrial species richness. *Nature Communications*, v. 11, 993, 2020.

IUCN. Mapping standards and data quality for the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 1.16. IUCN, 2018. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org>. Acesso em: 17 out. 2021.

IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 6.3. IUCN, 2023. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org>. Acesso em: 09 jul. 2023.

IUCN; UNEP. *The World Database on Protected Areas (WDPA): January 2011*. Cambridge, UK: UNEP-WCMC, 2011.

JENKINS, C.N.; PIMM, S.L.; JOPPA, L.N. Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *PNAS*, v. 110, p. 2602-2610, 2013.

JETZ, W.; SEKERCIOGLU, C.H.; WATSON, J.E.M. Ecological correlates and conservation implications of overestimating species geographic ranges. *Conservation Biology*, v. 22, p. 110–119, 2008.

JOHNSON, J. B.; OMLAND, K. S. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 19, p. 101–108, 2004.

JOPPA, L.N. Global protected area impacts. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 278, p. 1633-1638, 2010.

JOPPA, L.N.; PFAFF, A. High and far: biases in the location of protected areas. *Plos One*, v. 4, e8273, 2009.

JOPPA, L.N.; PFAFF, A. Reassessing the forest impacts of protection. *Annals of the New York Academy of Sciences*, v. 1185, p. 135–149, 2010.

KIM, T. et al. Protected area acquisition costs show economies of scale with area. *Ecological economics*, v. 107, p. 122-132, 2014.

KRONER, R.E.G.; KRITHIVASAN, R.; MASCIA, M.B. Effects of protected area downsizing on habitat fragmentation in Yosemite National Park (USA), 1864 – 2014. *Ecology and Society*, v. 21, 22, 2016.

KRONER, R.E.G. et al. The uncertain future of protected lands and waters. *Science*, v. 364, p. 881-886, 2019.

LAMBIN, E.F.; GEIST, H.J.; LEPEERS, E. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources*, v. 28, p. 205-241, 2003.

LAURANCE, W.F. et al. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature*, v. 489, p. 290–294, 2012.

LEGENDRE, P. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, v. 74, p. 1659-1673, 1993.

LESTER, S. E. et al. Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, v. 384, p. 33–46, 2009.

LÜDECKE, D. et al. performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. R package version 0.9. 2022. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/performance/performance.pdf>. Acesso em 27 ago. 2022.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, v. 17, p. 373–387, 1963.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. *The theory of island biogeography*. Monographs in population biology. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press, 1967.

MACHADO, R.B. et al. As várias faces das ameaças às áreas de conservação no Brasil. *Ciência e Cultura*, v. 72, p. 58-64, 2020.

MAISELS, F. et al. Devastating decline of forest elephants in Central Africa. *Plos One*, v. 8, e59469, 2013.

- MANGIAFICO, S. Functions to Support Extension Education Program Evaluation. R package version 2.4.18. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/rcompanion/rcompanion.pdf>. Acesso em 27 ago. 2022.
- MARCO, M.D. et al. Synergies and trade-offs in achieving global biodiversity targets. *Conservation Biology*, v. 10, p. 189-195, 2015.
- MARCO, M.D. et al. Limitations and trade-offs in the use of species distribution maps for protected area planning. *Journal of Applied Ecology*, v. 54, p. 402–411, 2017.
- MARQUES, A.A.B.; PERES, C.A. Pervasive legal threats to protected areas in Brazil. *Oryx*, v. 49, p. 25–29, 2015.
- MASCIA, M.C. et al. Protected area downgrading, downsizing, and degazettement (PADDD) in Africa, Asia, and Latin America and the Caribbean, 1900–2010. *Biological Conservation*, v. 169, p. 355-361, 2014.
- MASCIA, M.C. et al. PADDDtracker.org Technical Guide, Version 2.1, Zenodo, 2021. Disponível em: <https://www.padddtracker.org/>. Acesso em: 17 out. 2021.
- MASCIA, M.C.; PAILLER, S. Protected area downgrading, downsizing, and degazettement (PADDD) and its conservation implications. *Conservation Letters*, v. 4, p. 9 – 20, 2011.
- MATTHEWS, T.J. et al. Thresholds and the species-area relationship: a synthetic analysis of habitat islands datasets. *Journal of Biogeography*, v. 41, p. 1018-1028, 2014.
- NAUGHTON-TREVES, L.; HOLLAND, M.B.; BRANDON, K. The role of Protected Areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. *Annual Review of Environment and Resources*, v. 30, 219–252, 2005.
- OCAMPO-PENUELA, N. et al. Incorporating explicit geospatial data shows more species at risk of extinction than the current Red List. *Science Advances*, v.2, e1601367, 2016.
- PACIFICI, M.; MARCO, M.D.; WATSON, J.E.M. Protected areas are now the last strongholds for many imperiled mammal species. *Conservation Letters*, v. 13, e12748, 2020.
- PACK, S. et al. Protected Area Downgrading, Downsizing, and Degazettement (PADDD) in the Amazon. *Biological Conservation*, v. 197, p. 32-39, 2016.
- PAIVA, P.F.P.R. et al. Deforestation in protect areas in the Amazon: a threat to biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, v. 29, p. 19–38, 2020.

- PAKNIA, O.; SH, H.R; KOCH, A. Lack of well-maintained natural history collections and taxonomists in megadiverse developing countries hampers global biodiversity exploration. *Organisms Diversity & Evolution*, v. 15, p. 619–629, 2015.
- PALMER, M.W. et al. Quantitative tools for perfecting species lists. *Environmetrics*, v. 13, p. 121–137, 2002.
- PARDINI, R. et al. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation*, v. 142, p. 1178–1190, 2009.
- PARDINI, R. et al. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One*, v. 5, e13666, 2010.
- PFEIFER, M. et al. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature*, v. 551, p. 187–191, 2017.
- PINHEIRO, J. et al. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-160. 2022. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/nlme.pdf>. Acesso em: 17 abr. 2022.
- QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Version 3.16. QGIS, 2023. Disponível em: <https://www.qgis.org>. Acesso em: 19 jun. 2023
- QIN, S. et al. Protected area downgrading, downsizing, and degazettement as a threat to iconic protected areas. *Conservation Biology*, v. 33, p.1275-1285, 2019.
- R Development Core Team. A language and environment for statistical computing. Version 4.2.3 Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2023. Disponível em: <https://www.r-project.org/>. Acesso em: 24 mar. 2023.
- RANDS, M.R. et al. Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. *Science*, v. 329, p. 1298–1303, 2010.
- RIGGIO, J. et al. The size of savannah Africa: a lion's (*Panthera leo*) view. *Biodiversity and Conservation*, v. 22, p. 17-35, 2013.
- RONDININI, C. et al. Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology Letters*, v. 9, p. 1136–1145, 2006.
- ROSENZWEIG, M.L. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- SCHULMAN, L. et al. Amazonian biodiversity and protected areas: do they meet? *Biodiversity and Conservation*, v. 16, p. 3011–3051, 2007.
- SCHULZE, K.; MALEK, Z.; VERBURG, P.H. The impact of accounting for future wood production in global vertebrate biodiversity assessments. *Environmental Management*, v. 66, p. 460–475, 2020.

SEYMOR, F.; HARRIS, N.L. Reducing tropical deforestation. *Science*, v. 365, p. 756-757, 2019.

STEPHANSON, S.L.; MASCIA, M.B. Putting people on the map through an approach that integrates social data in conservation planning. *Conservation Biology*, v. 28, p. 1236-1248, 2014.

SWIFT, T.L.; HANNON, S.J. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews*, v. 85, p. 35-53, 2010.

SYMES, W.S. et al. Why do we lose protected areas? Factors influencing protected area downgrading, downsizing and degazettement in the tropics and subtropics. *Global Change Biology*, v. 22, p. 1-10, 2015.

SYMONDS, M. R. E.; MOUSSALLI, A. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 65, p. 13–21, 2011.

TESFAW, A.T. et al. Land-use and land-cover change shape the sustainability and impacts of protected areas. *PNAS*, v. 115, p. 2084–2089, 2018.

TOMS, J.D.; LESPERANCE, M.L. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, v. 84, p. 2034–2041, 2003.

UNEP; IUCN. *Protected Planet Report 2020*. UNEP-WCMC and IUCN: Cambridge UK; Gland, Switzerland. 2021.

UNEP; IUCN; NGS. *Protected planet report 2018*. UNEP-WCMC, Cambridge, United Kingdom, IUCN Gland, Switzerland, and NGS, Washington, D.C. 2018.

VALE, M.M. et al. Misuse of bird digital distribution maps creates reversed spatial diversity patterns in the Amazon. *Biotropica*, v. 49, p. 636-642, 2017.

VENTER, O. et al. Targeting global Protected Area expansion for imperiled biodiversity. *PLoS Biology*, v. 12, e1001891, 2016.

VISCONTI, P. et al. Socio-economic and ecological impacts of global protected area expansion plans. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, v. 370, e20140284, 2015.

WARD, M. et al. Just ten percent of the global terrestrial protected area network is structurally connected via intact land. *Nature communications*, v. 11, e4563, 2020.

WATSON, J.E.M et al. The performance and potential of protected areas. *Nature*, v. 515, p. 67–73, 2015.

WATSON, J.E.M et al. Bolder science needed now for protected areas. *Conservation Biology*, v. 30, p. 243-248, 2016.

WICKHAM, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag, 2016.

WICKHAM, H. et al. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, v. 4, 1686, 2019.

WILLIAMS, D.R.; RONDININI, C; TILMAN, D. Global protected areas seem insufficient to safeguard half of the world's mammals from human-induced extinction. *PNAS*, v. 119, e2200118119, 2022.

WOODLEY, S. et al. Meeting Aichi Target 11: what does success look like for protected area systems? *PARKS* v. 18, p. 23-36, 2012.

ZUUR, A. et al. Mixed effects models and extensions in Ecology with R. In: GAIL, R.M. et al. (Ed.), *Statistics for Biology and Health*. New York: Springer, 2009. p 938-939.

### 3. Paisagens fragmentadas são de fato mais diversas? Uma nova abordagem metodológica para o debate do SLOSS

#### 3.1 Introdução

Em 1975, um dos grandes debates da Ecologia e da Biologia da Conservação se iniciou com o postulado de que grandes fragmentos possuíam maior quantidade de espécies que vários pequenos fragmentos de área equivalente (DIAMOND, 1975). Para defender esta hipótese, Diamond se baseava nos princípios da TBI: as espécies correm elevado risco de extinção em populações reduzidas de pequenas ilhas, já que são particularmente vulneráveis às flutuações populacionais (MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967). Entretanto, a TBI não considera a possibilidade de recolonização, na qual um fragmento com populações reduzidas ainda poderia ser alvo de movimentos de imigração, diminuindo, portanto, a probabilidade de extinções locais (“efeito resgate”; BROWN; KODRIC-BROWN, 1997; DUNNING; DANIELSON; PULLIAM, 1992; GASCON et al., 1999; HANSKI; OVASKAINEN, 2000; OVASKAINEN, 2002). Em anos subsequentes, a ideia inicial de Diamond foi questionada por Simberloff e Abele (1976, 1982) e Quinn e Harrison (1988), que apontaram uma escassez de estudos empíricos que a apoiassem. Inclusive, a própria aplicabilidade desta ideia foi questionada, uma vez que características relacionadas às espécies seriam mais importantes que o arranjo espacial de fragmentos para determinar o tamanho ideal de uma reserva para a proteção de espécies (SOULÉ; SIMBERLOFF, 1986). Apesar do debate acirrado, a priorização de fragmentos maiores em detrimento de vários pequenos foi adotada como estratégia padrão pela IUCN (IUCN, 1980), influenciando a tomada de decisão de medidas de conservação em distintos países (FAHRIG et al., 2022; WINTLE et al., 2019).

Esse debate, conhecido como SLOSS (“*single large or several small*”), não foi solucionado até hoje. Enquanto alguns estudos defendem o princípio de que grandes fragmentos possuem maior quantidade de espécies (BURKEY, 1995; BLAKE, 1991; DESHAYE; MORISSET; 1989; DIAMOND, 1975; GILPIN; DIAMOND,

1985; MAY, 1975), outros postulam que vários pequenos fragmentos têm maior peso na conservação (FAHRIG, 2017, 2020; FAHRIG et al. 2022; FISCHER; LINDENMAYER, 2002; QUINN; HARRISON, 1988; RIVA; FAHRIG, 2022). Argumentos a favor de grandes fragmentos incluem: acúmulo substancialmente maior de indivíduos e espécies (COLEMAN, 1981; GOTELLI, GRAVES, 1996; PREVEDELLO; GOTELLI; METZGER, 2016; TURNER, 1989), menores taxas de extinção local (DIAMOND, 1975; LOMOLINO, 2000; MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967; TJORVE, 2010; TURNER; TJORVE, 2005), presença de espécies raras e ausentes em fragmentos pequenos (CONNOR; MCCOY, 1979; RÖSCH et al., 2015; ROSENZWEIG, 1995; SIMBERLOFF; WILSON, 1970; TJORVE, 2010), e requerimentos mínimos de área para a sobrevivência de determinadas espécies (ANDRÉN, 1994; HANSKI, 1994; ETIENNE; HEESTERBEEK, 2000; PARDINI et al., 2010; TJORVE, 2010). Por outro lado, mecanismos como maior heterogeneidade ambiental (FAHRIG, 2013; LIU et al., 2018; MAY et al., 2019; SIMBERLOFF; GOTELLI, 1984), relaxamento de relações antagônicas como predação e parasitismo (HUFFAKER, 1958; LASKY; KEITT, 2013; MORRISON; BARBOSA, 1987) e maior conectividade entre fragmentos (RSZANGOLIES; ROHWÄDER; JELTSCH, 2022; SAURA; BODIN; FORTIN, 2014; SCHULER; CHASE; KNIGHT, 2017) podem explicar uma maior riqueza de espécies em vários pequenos fragmentos. Há, ainda, pesquisas que indicam que o resultado de comparações SLOSS pode ser variável e dependente de fatores biológicos ou espaciais (FATTORINI, 2010; SOULÉ; LIU et al., 2022; LOMOLINO, 1994; RYNICKI; ABREGO; OVASKAINEN, 2020; SIMBERLOFF, 1986; OVASKAINEN, 2002; TJORVE, 2010), e outras que demonstram que apenas o conjunto de fragmentos grandes e pequenos, quando combinados, que é responsável por maximizar a riqueza de espécies em uma paisagem ("*single large and several small*", SLASS) (FUKAMASHI; IIDA; NAKASHIZUKA, 1996; RÖSCH et al., 2015; RSZANGOLIES; ROHWÄDER; JELTSCH, 2022).

A falta de consenso pode estar relacionada às diferentes metodologias utilizadas para a solução do debate: inicialmente, com os trabalhos seminais de Diamond (1975), May (1975) e Wilson e Willis (1975), a utilização e comparação de curvas de relação espécies-área (REA) demonstrava que grandes fragmentos possuíam maior riqueza de espécies (ver OVASKAINEN, 2002). Entretanto, essa

metodologia não quantificava a variação da composição de espécies entre fragmentos, deixando de analisar fatores que podem influenciar o resultado SLOSS, como o aninhamento e a beta-diversidade (BOLGER; ALBERTS; SOULÉ, 1991; HIGGS; USHER, 1980; MATTHEWS; COTTEE-JONES; WHITTAKER, 2015; RÖSCH et al., 2015; SIMBERLOFF; MARTIN, 1991). Por essa razão, Quinn e Harrison (1988) propuseram a utilização de curvas de acumulação de espécies para as comparações SLOSS: em uma das curvas, as áreas dos fragmentos são acumuladas do menor para o maior fragmento de habitat (“*small-to-large*”, STL). Na outra curva, por sua vez, do maior para o menor fragmento (“*large-to-small*”, LTS). A riqueza acumulada de espécies também é compilada das duas formas, e os dados de riqueza acumulada *versus* área acumulada são plotados em um mesmo gráfico. Se a curva STL estiver acima da curva LTS, pode-se concluir que um conjunto de pequenos fragmentos abriga maior riqueza de espécies que um único fragmento grande, e que a fragmentação de habitat aumenta a riqueza (FAHRIG, 2017, 2020; FAHRIG et al., 2022; FATTORINI, 2010; MACNALLY; LAKE, 1999, QUINN; HARRISON, 1988). De fato, curvas de REA e curvas de acumulação de espécies podem fornecer resultados distintos para este debate (LIU et al., 2022). Apesar das críticas associadas à metodologia tradicional proposta por Quinn e Harrison (1988) (DEANE, 2022; FAHRIG, 2020; FATTORINI, 2010; MACNALLY; LAKE, 1999), ela é a mais amplamente utilizada e difundida para as comparações SLOSS (FAHRIG, 2017, 2020; FAHRIG et al., 2022; OVASKAINEN, 2002).

Em revisões recentes que analisaram estudos que utilizaram exclusivamente a metodologia tradicional, chegou-se à conclusão polêmica de que vários pequenos fragmentos possuíam maior riqueza de espécies que fragmentos grandes (FAHRIG, 2017, 2020), padrão já detectado em revisões anteriores (BOECKLEN, 1997; OVASKAINEN, 2002; QUINN; HARRISON, 1988; SIMBERLOFF; ABELE, 1982). Entretanto, existe uma crítica adicional a esta metodologia que expõe uma inconsistência significativa: considere, por exemplo, um grupo de três fragmentos – um grande e dois pequenos –, no qual a área do fragmento grande é equivalente à soma da área dos fragmentos pequenos, como se presume no debate SLOSS. Considere, também, que cada um destes fragmentos é amostrado utilizando-se o mesmo esforço por fragmento (e.g.: 10 transectos por fragmento), e que comparamos a riqueza de espécies no fragmento grande em relação à riqueza dos

dois fragmentos pequenos somados. Se assim fizéssemos, provavelmente chegaríamos à conclusão de que os dois pequenos fragmentos, em conjunto, possuem maior riqueza de espécies, mas somente porque houve maior esforço amostral total nestes (10 + 10 transectos = 20 transectos) do que no fragmento grande (10 transectos). Muito comum em estudos ecológicos (CHASE et al., 2019, 2020; HUDSON et al., 2017), o esforço padronizado por fragmento parece fazer pouco sentido quando aplicado à metodologia tradicional para as comparações SLOSS, uma vez que a riqueza de espécies seria naturalmente subestimada em fragmentos grandes.

De fato, essa inconsistência na amostragem já havia sido detectada e comentada na literatura (FATTORINI, 2010; GAVISH; ZIV; ROSENZWEIG, 2011; ROBISON; QUINN, 1982). Para controlar esse problema em sua revisão, Fahrig (2020) comparou os resultados SLOSS entre estudos com amostragens enviesadas (i.e., desconhecidas, com esforço padronizado ou com esforço diminuindo em fragmentos maiores) e estudos com amostragens proporcionais ao tamanho do fragmento (ver Figura 2 de FAHRIG, 2020). Em ambos os casos, as comparações SLOSS favoreceram um conjunto de pequenos fragmentos em detrimento de grandes fragmentos de área equivalente, mas esse padrão foi mais frequente nos estudos com amostragens enviesadas. Embora Fahrig (2020) recomende, por esta razão, que estudos SLOSS posteriores garantam que o esforço seja proporcional à área do fragmento, pouco se discutiu sobre como cada esquema amostral poderia influenciar as comparações SLOSS e como corrigir o problema de enviesamento no caso de estudos já executados. Uma das formas de se contorná-lo seria adotar uma amostragem de rarefação baseada em indivíduos ou em amostras, que compara a riqueza de espécies de fragmentos que diferem em esforço amostral (i.e., número de armadilhas) ou no número de indivíduos coletados (CHAO et al., 2014; GOTELLI; COLLWELL, 2001, 2010), como é o caso da maioria dos estudos SLOSS. Dessa forma, seria possível estabelecer se o padrão encontrado em revisões recentes (FAHRIG, 2017, 2020) se manteria após correções.

A necessidade de correção de trabalhos empíricos torna-se ainda mais evidente quando observamos os resultados de comparações SLOSS obtidos por meio de estudos de modelagem: nestes casos, geralmente grandes fragmentos ou uma estratégia mista possuem maior peso na conservação das espécies que vários

pequenos fragmentos de área equivalente (ver Tabela 1 em OVASKAINEN, 2002). Esses resultados, inclusive, corroboram estudos recentes que apontam efeitos negativos de fragmentos pequenos sobre a biodiversidade (CHASE et al., 2020; HADDAD, 2015; FLETCHER et al., 2018; PÜTTKER et al., 2020). Modelos dinâmicos, que levam em consideração fatores como extinção e dispersão, têm sido aplicados com frequência na tentativa de se solucionar o debate SLOSS (BURKEY, 1989; ETIENNE; HEESTERBEEK, 2000; OVASKAINEN, 2002; QUINN; HASTINGS, 1987; RSZANGOLIES; ROHWÄDER; JELTSCH, 2022; RYNICKI; ABREGO; OVASKAINEN, 2020).

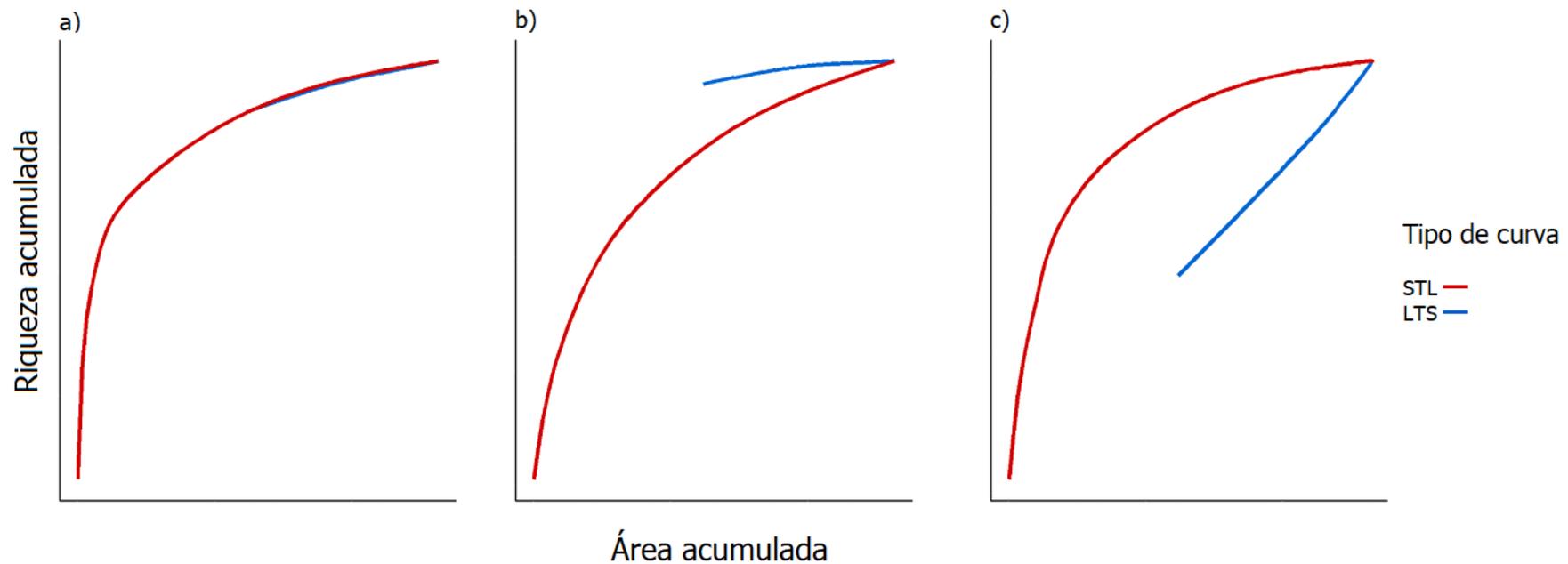
No presente estudo, escolheu-se um modelo estático (i.e., sem extinção e dispersão), baseado em processos probabilísticos (e.g. COLEMAN, 1981; COLEMAN et al., 1982; COLWELL; LEES, 2000; PREVEDELLO; GOTELLI; METZGER, 2016), para investigar como desenhos amostrais podem influenciar os resultados das comparações SLOSS em paisagens com diferentes configurações de distribuição de espécies. A escolha deste tipo de modelo foi motivada por ser ainda pouco explorado no debate SLOSS (OVASKAINEN, 2002) e, mesmo sem considerar processos ecológicos explícitos, ser capaz de gerar gradientes realistas de distribuições de espécies em paisagens e de fácil interpretação (ALMEIDA-GOMES et al., 2022; BIDWELL; GREEN; CLARK, 2014; GOTELLI et al., 2009; GOTELLI; GRAVES, 1996; PREVEDELLO et al., 2013; PREVEDELLO; GOTELLI; METZGER, 2016). Uma das aplicabilidades dos resultados deste trabalho seria a de estabelecer qual estratégia, a rarefação por indivíduos ou por amostras, seria mais eficiente na correção de estudos empíricos SLOSS já publicados para, assim, finalmente, tentar solucionar o debate. Para isso, estruturou-se o trabalho atendendo os seguintes objetivos específicos:

(1) Inicialmente, construir três comunidades simuladas, baseadas em um modelo estático, com diferentes gradientes de distribuição de indivíduos em cada fragmento da paisagem, e amostrá-las sob censo completo (i.e., situação na qual todos os indivíduos de todas as espécies são coletados). Em uma comunidade, a densidade de indivíduos será constante em todos os fragmentos, e espera-se que as curvas se sobreponham ( $LTS = STL$ ), como assumido pelo pressuposto central levantado por Quinn e Harrison (1988) (Hipótese 1 - Figura 9a). Em outra, a densidade de indivíduos será proporcional ao tamanho do fragmento amostrado e,

por esse motivo, espera-se que fragmentos maiores possuam maior riqueza de espécies, devido a um maior acúmulo de indivíduos ( $LTS > STL$ ) (COLEMAN, 1981; GOTELLI, GRAVES, 1996; PREVEDELLO; GOTELLI; METZGER, 2016; TURNER, 1989) (Hipótese 2 - Figura 9b). Na última comunidade, a densidade de indivíduos será inversamente proporcional ao tamanho do fragmento amostrado e, por esse motivo, vários pequenos fragmentos terão maior riqueza de espécies ( $STL > LTS$ ), como estipulado por Fahrig (2013, 2017, 2020) (Hipótese 3 - Figura 9c);

(2) Construir curvas SLOSS a partir de esquemas amostrais enviesados e não enviesados (FAHRIG, 2020; FAHRIG et al., 2022) e compará-las com as curvas SLOSS obtidas por censo completo para cada uma das três comunidades anteriores. Espera-se que apenas esquemas amostrais não enviesados produzam curvas SLOSS com resultados semelhantes aos das curvas obtidas por censo completo, por corrigirem o problema de viés amostral na metodologia tradicional de Quinn e Harrison (1988) (Hipótese 4; FATTORINI, 2010; FAHRIG, 2020; FAHRIG et al., 2022; GAVISH; ZIV; ROSENZWEIG, 2011; ROBISON; QUINN, 1982).

Figura 9 – Diferentes configurações resultantes da construção de curvas SLOSS de acumulação de espécies



Legenda: proposta por Quinn e Harrison (1988), a metodologia tradicional implica na construção de duas curvas a partir de dados obtidos de cada fragmento de uma paisagem analisada, nas quais o número máximo de espécies e de área acumulada são idênticos entre as duas curvas. Em uma das curvas, as áreas dos fragmentos são acumuladas do maior para o menor fragmento de habitat (curva LTS, referente a “*large-to-small*”, em azul). Na outra curva, do menor para o maior fragmento (curva STL, referente a “*small-to-large*”, em vermelho). A riqueza acumulada de espécies também é compilada das duas formas. As diferentes configurações (posições) das curvas SLOSS podem ter um poder decisivo na conservação das espécies: pode-se chegar à conclusão de que grandes fragmentos, assim como vários pequenos, possuem mesma importância para a conservação de espécies, quando as curvas estão sobrepostas (a). Entretanto, caso a curva LTS (em azul) se sobreponha à curva STL (vermelho) (b), grandes fragmentos detêm maior riqueza de espécies (i.e., um efeito negativo da fragmentação de habitat), enquanto que, no cenário contrário (c), vários pequenos fragmentos possuem maior importância para a biodiversidade (i.e., um efeito positivo da fragmentação de habitat).

Fonte: A autora, 2023

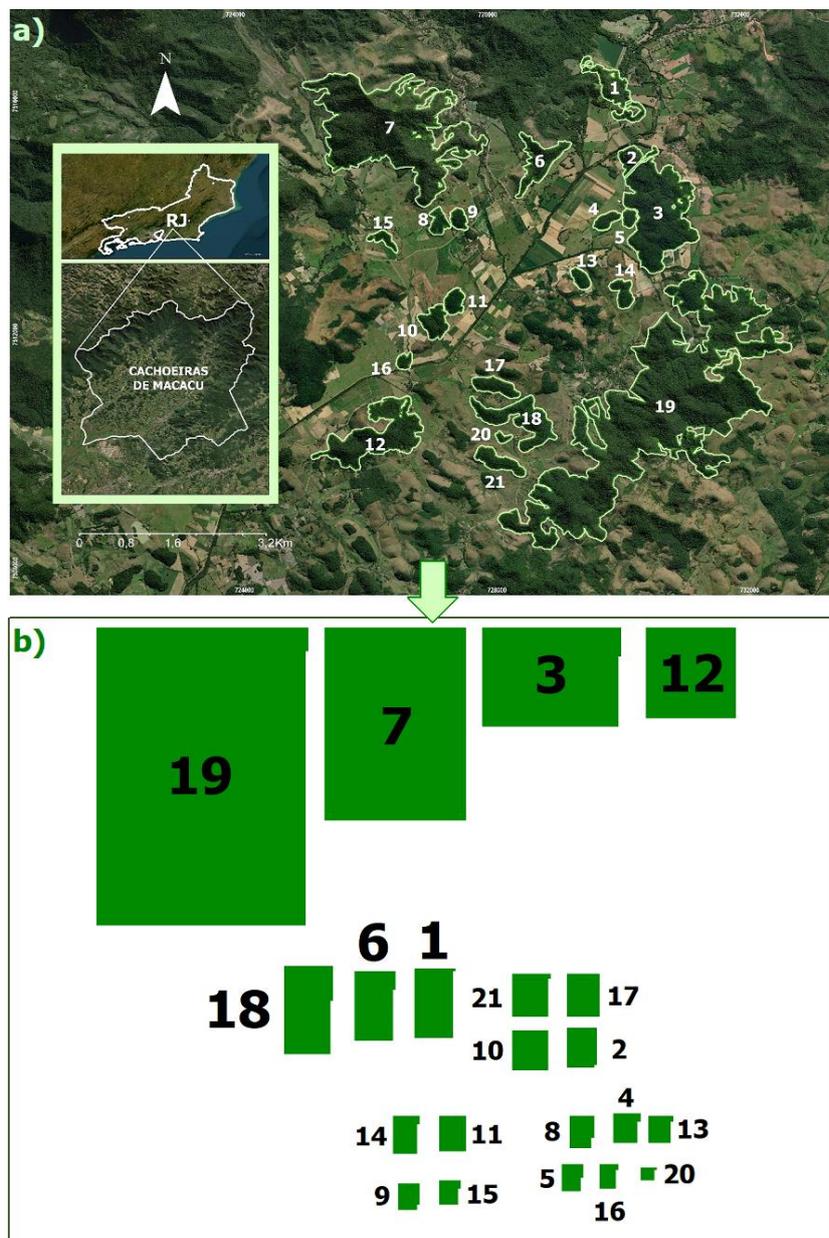
## 3.2 Materiais e métodos

### 3.2.1 Do estudo empírico às comunidades simuladas

Para atender o Objetivo 1 do trabalho e testar suas respectivas hipóteses, foi utilizado como base um estudo empírico de anfíbios (Anura) em uma paisagem tropical fragmentada (ALMEIDA-GOMES; ROCHA, 2014; ALMEIDA-GOMES et al., 2022). Os dados desse estudo referentes à abundância e riqueza de espécies total na paisagem, bem como o número total de fragmentos e tamanho de cada mancha, serviram como base para a construção das comunidades simuladas (Figura 10). Este estudo contém propriedades que o tornam particularmente adequado à aplicação de um modelo estático, que assume pouca ou nenhuma dispersão de indivíduos entre fragmentos (COLEMAN, 1981; COLEMAN et al., 1982; COLWELL; LEES, 2000; PREVEDELLO; GOTELLI; METZGER, 2016), para a simulação de diferentes cenários de comparação de curvas SLOSS. Primeiramente, os dados deste estudo foram sistematicamente utilizados em outras publicações, nas quais se analisou não apenas os efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre a comunidade de anfíbios (ALMEIDA-GOMES; ROCHA, 2015; ALMEIDA-GOMES et al., 2016, 2019), mas também em qual grau o próprio modelo de posicionamento aleatório de Coleman (1981), um conhecido modelo estático, era capaz de descrever a distribuição de espécies da comunidade nos fragmentos da paisagem (ALMEIDA-GOMES et al., 2022). Por último, trata-se de um sistema representativo de muitas paisagens terrestres, nas quais fragmentos de habitat remanescentes (no presente caso, fragmentos florestais) estão inseridos em uma matriz muitas vezes inóspita, gerada pela ação humana (ANDRÉN, 1994; DRISCOLL et al., 2013; HANSKI, 1998; FAHRIG, 2003, 2013; VALIENTE-BANUET et al., 2015) e que altera significativamente as taxas de dispersão de indivíduos entre fragmentos (BENDER; TISCHENDORF; FAHRIG, 2003; DOOLEY; BOWERS, 1998; FAHRIG, 2020; FAHRIG et al., 2022).

A paisagem do estudo empírico está localizada no estado do Rio de Janeiro, Brasil, no município de Cachoeiras de Macacu (22°24'S, 42°44'O), em um dos

Figura 10 – Criação da paisagem simulada a partir de dados de um estudo empírico



Legenda: em (a), é possível observar a localização do município de Cachoeiras de Macacu no estado do Rio de Janeiro (RJ), mapa desenvolvido com o ArcGIS Pro 3.0.1 (ESRI, 2022). Os fragmentos da paisagem do estudo empírico (ALMEIDA-GOMES et al., 2022) estão enumerados de 1 a 21, tendo seus correspondentes ilustrados no *raster* da paisagem simulada (b), de dimensões de 303 x 303 células. Manteve-se, também, a proporcionalidade dos tamanhos dos fragmentos originais na paisagem simulada. Os formatos e isolamento dos fragmentos não foram preservados por serem irrelevantes para as simulações, já que elas se originaram do modelo tradicional baseado em área de Coleman (1981). Cada célula em (b) representando os fragmentos florestais recebeu o valor 1 (em verde), e as células que representavam as áreas não-florestais (matriz) receberam o valor 0 (em branco).

Fonte: A autora, 2023

domínios do *hotspot* de biodiversidade da Mata Atlântica brasileira (Figura 10a). A vegetação é classificada como ombrófila densa, e o clima como mesotérmico úmido (VIEIRA et al., 2009). Possuindo 7600ha de extensão, a paisagem contém áreas de floresta contínua, bem como 21 fragmentos de tamanhos variados (1.9 – 619ha) (APÊNDICE E, Tabela 18), com distintos graus de isolamento e regeneração, inseridos em uma matriz predominantemente de pasto. A amostragem de espécies de anuros se deu de Julho de 2007 a Março de 2014, durante o período noturno (19-24h), por meio de encontro visual (CRUMP; SCOTT, 1994). Alguns estudos sugerem que esta metodologia é particularmente adequada para a amostragem de anuros na Mata Atlântica, uma vez que detecta espécies não usualmente encontradas com outros métodos de amostragem (e.g. *pitfalls*, *plots*) (ALMEIDA-GOMES et al., 2010; ALMEIDA-GOMES; ROCHA; VIEIRA, 2016; ROCHA et al., 2007). Cada fragmento foi visitado pelo menos 4 vezes (4-14 visitas), sendo o esforço proporcional à área do fragmento amostrado (21-118h), como sugerido para estudos SLOSS (FAHRIG, 2020; FAHRIG et al., 2022) (APÊNDICE E, Tabela 18). Na paisagem do estudo empírico escolhido, observou-se que fragmentos maiores possuíam maior quantidade de sítios de reprodução de anuros (i.e., corpos d'água) que fragmentos pequenos (ALMEIDA-GOMES; ROCHA, 2015). Ao total, 2361 indivíduos de 37 espécies distintas foram coletados (ver detalhes no APÊNDICE E, Tabelas 18 e 19).

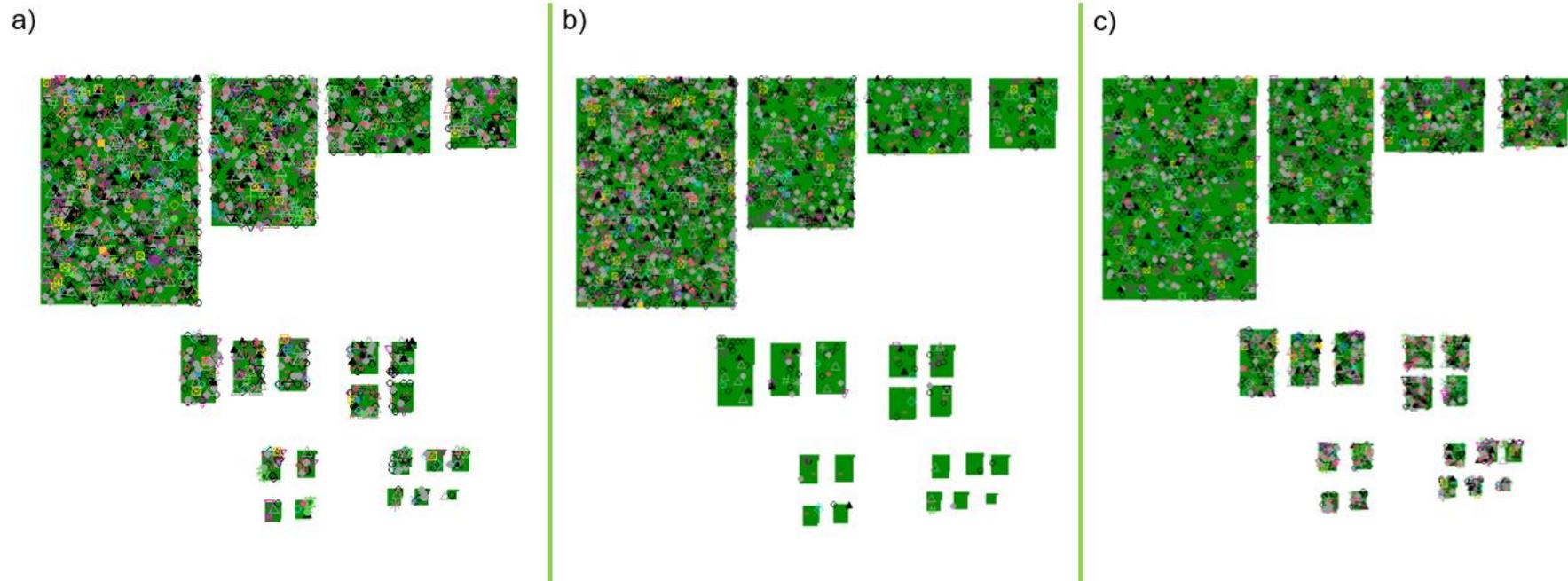
Três comunidades simuladas foram criadas a partir de um *raster* de mapa da paisagem simulada de 303 x 303 células, com cada lado da célula possuindo 0.0033 unidades de medida (Figura 10b). Essas dimensões foram assim calibradas para corresponder à extensão e resolução originais da paisagem do estudo empírico, fazendo com que o tamanho dos fragmentos variasse de 37 a 12.380 células (Figura 10; APÊNDICE E, Tabela 20). Cada célula representando os fragmentos florestais recebeu o valor 1, e as células que representavam as áreas não-florestais (matriz) receberam o valor 0: assim, a paisagem simulada teria fragmentos de habitat homogêneo e uma matriz totalmente inóspita a todas as espécies, com os indivíduos sendo alocados apenas em células de fragmentos florestais (valor: 1) (Figura 10b). Do estudo empírico, também foram retiradas as informações de abundância relativa de cada espécie em cada fragmento da paisagem original (APÊNDICE E, Tabela 19 e Figura 21). Assim como no modelo estático de Prevedello, Gotelli e Metzger (2016), assumiu-se a ausência de territorialidade e de capacidade de dispersão dos

indivíduos entre fragmentos, de modo que estes foram alocados de forma independente na paisagem - uma mesma célula poderia, inclusive, ser ocupada por mais de um indivíduo ou espécie.

Cada uma das comunidades simuladas foi construída para representar um cenário distinto de gradientes de distribuição de indivíduos em cada fragmento da paisagem simulada. Para testar a hipótese 1, criou-se uma comunidade na qual a densidade de indivíduos (número de indivíduos/área do fragmento) foi constante em todos fragmentos, independentemente do seu tamanho: os fragmentos funcionaram como “alvos” que acumulavam indivíduos passivamente, em que grandes fragmentos possuíam mais indivíduos por uma questão puramente probabilística e, conseqüentemente, mais espécies do que pequenos fragmentos (COLEMAN, 1981; COLEMAN et al., 1982; PREVEDELLO; GOTELLI; METZGER, 2016) (Figura 11a; APÊNDICE F, Figura 22). Como o número de indivíduos alocados foi perfeitamente proporcional ao tamanho relativo do fragmento (i.e., tamanho do fragmento/soma dos tamanhos de todos os 21 fragmentos), a densidade acabou sendo igual entre os diferentes fragmentos. Por exemplo, a área relativa do fragmento 19 foi de 47% (619 ha/1316 ha) (Figura 10; APÊNDICE E, Tabela 18); portanto, esse fragmento recebeu 47% dos 2361 indivíduos (=1110 indivíduos). Já a área relativa do fragmento 1 foi de apenas 2% (26 ha/1316 ha) (Figura 10; APÊNDICE E, Tabela 18); portanto, esse fragmento recebeu apenas 2% dos 2361 indivíduos (=47 indivíduos). Assim, o maior fragmento recebeu mais indivíduos em função de sua maior área; porém, a densidade foi exatamente a mesma (1.79 ind./ha; maior fragmento: 1110 ind./619 ha = 1.79; menor fragmento: 47 ind./26 ha = 1.79). No algoritmo baseado neste modelo estático de posicionamento aleatório, cada célula dos fragmentos florestais da paisagem simulada possuía a mesma probabilidade de ser ocupada por um indivíduo de determinada espécie (valor = 1).

Nas demais comunidades, modificou-se o algoritmo de posicionamento aleatório para que a densidade de indivíduos aumentasse (Figura 11b; APÊNDICE F, Figura 22) ou diminuísse (Figura 11c; APÊNDICE F, Figura 22) com o tamanho do fragmento. A densidade de indivíduos poderia ser maior em grandes fragmentos por estes possuírem maior disponibilidade de recursos, o que sustenta populações locais mais abundantes e diminui as probabilidades de extinção (CONNOR; COURTNEY; YODER, 2000; MATTHEWS; COTTEE-JONES; WHITTAKER, 2015).

Figura 11 – Três comunidades de anfíbios geradas por distintos gradientes de distribuição de indivíduos nos fragmentos da paisagem simulada



Legenda: tais comunidades foram geradas a partir da paisagem simulada ilustrada na Figura 10b. Na comunidade simulada baseada no algoritmo do modelo tradicional de posicionamento aleatório (COLEMAN, 1981), cada célula dos fragmentos florestais (em verde) possuía a mesma probabilidade de ser ocupada por qualquer indivíduo de quaisquer espécies, de modo que a densidade de indivíduos (número de indivíduos/área do fragmento) fosse a mesma nos diferentes fragmentos, como postulado por Coleman (1981). Para as comunidades (b) e (c), esse algoritmo foi modificado, de modo que células em grandes fragmentos possuíssem maior ou menor probabilidade de alocar qualquer indivíduo, respectivamente. Conseqüentemente, observa-se que os pequenos fragmentos na comunidade (b) possuem menor densidade de indivíduos, estando praticamente não ocupados, em contraste com a comunidade (c). Cada símbolo de cor distinta (e.g. triângulos, círculos, losangos, cerquilhas) nas três comunidades (a-c) corresponde a um indivíduo de uma das 37 espécies amostradas no estudo empírico original (ALMEIDA-GOMES et al., 2022).

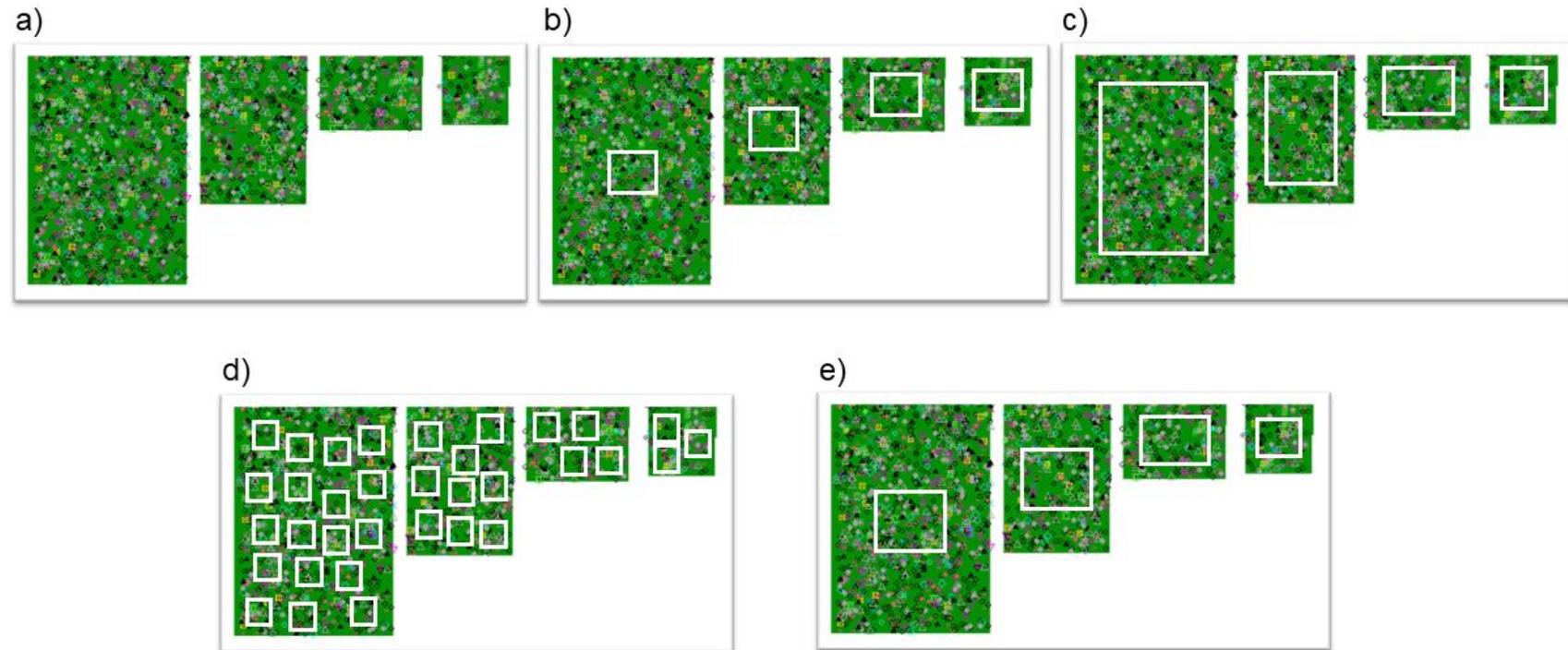
Fonte: A autora, 2023

Em contrapartida, fragmentos menores também podem possuir maior densidade de indivíduos devido a uma maior heterogeneidade ambiental e conectividade espacial, que favorecem a partição de nicho e a diluição da probabilidade de extinção por meio de efeitos resgate (FAHRIG, 2013; HANSKI; OVASKAINEN, 2000; LIU et al., 2018; OVASKAINEN, 2002). Para simular o primeiro caso (densidade aumentando com o tamanho do fragmento), a probabilidade de uma célula ser ocupada por um indivíduo foi assumida como igual ao tamanho relativo do fragmento elevado a 1,5. Para simular o cenário oposto (densidade diminuindo com o tamanho do fragmento), a probabilidade de uma célula ser ocupada por um indivíduo foi assumida como igual ao tamanho do fragmento elevado a 0,67. Esses valores de probabilidade foram escolhidos para que todos os fragmentos estivessem ocupados por pelo menos um indivíduo na maioria das iterações. Essas modificações foram realizadas para o teste das hipóteses 2 e 3, respectivamente.

Para facilitar a compreensão, considere, por exemplo, o cenário no qual a densidade de indivíduos aumentou com o tamanho do fragmento: apesar da área relativa do fragmento 19 (Figura 10) ter sido de 47% (619 ha/1316 ha), esse fragmento recebeu 68% dos 2361 indivíduos (=1575 indivíduos; densidade de 2.54 ind./ha), ou seja, proporcionalmente mais indivíduos que o esperado pelo posicionamento aleatório. Já o fragmento 1 (Figura 10), mesmo tendo uma área relativa de 2% (26 ha/1316 ha), recebeu apenas 0,08% dos 2361 indivíduos (=2 indivíduos; densidade de 0.08 ind./ha), menos que o esperado pelo modelo de Coleman (1981). Por outro lado, no cenário em que a densidade de indivíduos diminuía com o tamanho do fragmento, o fragmento 19 recebeu 28,8% dos indivíduos (=677 indivíduos; densidade de 1.09 ind./ha) e o fragmento 1 recebeu 2,37% dos indivíduos (=56 indivíduos; densidade de 2.15 ind./ha). Em ambos os casos, é possível observar que a densidade de indivíduos se modificava de acordo com o tamanho do fragmento (Figura 11; APÊNDICE F, Figura 22).

Cinquenta iterações foram executadas para cada uma das distintas comunidades, e para cada célula ocupada, foi registrada a identidade e a abundância de cada espécie presente, em uma situação de censo completo (esquema amostral 1, Figura 12a). Todos os procedimentos adotados na criação da paisagem simulada e de suas respectivas comunidades foram realizados no ambiente R (R CORE TEAM, 2023), utilizando os pacotes “*raster*” (HIJMANS et al.,

Figura 12 – Cinco esquemas de desenho amostral utilizados para a construção das curvas SLOSS



Legenda: a curva SLOSS resultante do esquema de censo completo (a) serviu como parâmetro de comparação das curvas geradas pelos demais esquemas amostrais, enviesados (b e e) e não-enviesados (c-d). Em (a), todos os indivíduos de todas as espécies presentes em cada fragmento são amostrados e, portanto, utilizados para a construção da curva. Nos demais esquemas (b-e), por outro lado, apenas os indivíduos das espécies dentro e em contato com os *plots* (quadrados ou retângulos brancos) são amostrados. Cada símbolo de cor distinta (e.g. triângulos, círculos, losangos, cerquilhas) corresponde a um indivíduo de uma das 37 espécies de anfíbios amostradas no estudo empírico original (ALMEIDA-GOMES et al., 2022). Representou-se apenas os quatro maiores fragmentos da paisagem simulada por razões meramente ilustrativas; cada esquema amostral foi aplicado a todos os fragmentos de cada uma das três comunidades simuladas (ilustradas na Figura 11).

Fonte: A autora, 2023

2023), *igraph* (CSARDI; NEPUSZ, 2006) e *landscapemetrics* (HESSELBARTH et al., 2019).

### 3.2.2 Esquemas amostrais e construção das curvas SLOSS

Para atender o Objetivo 2 do trabalho, foram criados cinco esquemas de desenhos amostrais: 1) censo completo (Figura 12a), já detalhado na seção anterior; 2) amostragem padronizada (Figura 12b); 3) amostragem com um único *plot* de área perfeitamente proporcional à área do fragmento amostrado (Figura 12c); 4) amostragem com vários *plots*, cuja soma das áreas fosse perfeitamente proporcional à área do fragmento amostrado (Figura 12d); 5) amostragem com um único *plot* de área não perfeitamente proporcional à área do fragmento amostrado (Figura 12e). A aplicação do censo completo às três comunidades simuladas serviu como parâmetro de comparação aos outros esquemas amostrais, enviesados (esquemas 2 e 5, Figuras 12b e 12e) e não-enviesados (esquemas 3 e 4, Figuras 12c-d).

Cada um destes esquemas foi aplicado a cada uma das três comunidades simuladas, de modo que todos os indivíduos de todas as espécies que estivessem dentro ou em contato com a área amostrada (*plots* de contorno branco na Figura 12) fossem utilizados para a construção das curvas SLOSS. Em todos os esquemas amostrais, exceto os esquemas 1 e 4 (Figuras 12a e 12d), extraiu-se as coordenadas centrais de cada fragmento da paisagem simulada, as quais serviram como ponto de referência para a construção dos *plots*: no esquema padronizado (esquema 2, Figura 12b), os *plots* mantiveram a mesma dimensão (0.0099 x 0.0099 ou 3 x 3 células), independentemente do tamanho do fragmento amostrado. Esta dimensão de *plot* foi selecionada para o esquema padronizado por ser a maior área possível a ser amostrada no menor fragmento da paisagem e, ao mesmo tempo, ser replicada quando vários *plots* não sobrepostos eram aplicados a um mesmo fragmento no esquema 4 (Figura 12d). Dessa forma, evitou-se fatores de confusão quando os resultados dos dois esquemas fossem comparados pelas curvas SLOSS. Finalmente, no esquema 3 de amostragem (Figura 12c), a dimensão do *plot* aumentou de modo a amostrar uma área perfeitamente proporcional à área do

fragmento (correlação de Pearson:  $gl = 19$ ,  $p\text{-valor} = 2.2e-16$ ;  $r^2 = 0.99$ ) (APÊNDICE G, Figura 23a), enquanto que no esquema 5 esta área não era perfeitamente proporcional, com grandes fragmentos contendo *plots* proporcionalmente menores que pequenos fragmentos (correlação de Pearson:  $gl = 19$ ,  $p\text{-valor} = 1.049e-05$ ;  $r^2 = 0.80$ ) (APÊNDICE G, Figura 23b). Todos os procedimentos anteriores foram realizados por meio dos pacotes “*sf*” (PEBESMA et al., 2023) e “*buffer*” (TILMAN, 2022) do ambiente R.

No esquema 4 (Figura 12d), adaptou-se os algoritmos de amostragem de comunidades simuladas do pacote “*mobsim*” (MAY et al., 2018) para a criação de vários *plots* de dimensões de 3 x 3 células em cada fragmento. Para que a soma das áreas dos *plots* fosse perfeitamente proporcional à área do fragmento amostrado, utilizou-se como referência as áreas amostradas do esquema 3 (Figura 12c): essas áreas foram divididas pelas dimensões dos *plots*, de modo que com este quociente fosse possível determinar qual o número de *plots* seria empregado em cada fragmento (APÊNDICE G, variável independente da Figura 23a). O posicionamento dos *plots* em cada fragmento se deu de forma aleatória, a partir de pontos criados com uma distância mínima de separação (distância igual à raiz quadrada do dobro da área de cada *plot*, em semelhança a MAY et al., 2018), como descrito pelo algoritmo de criação de pontos do processo *hard core* do pacote “*spatstat.random*” (BADDELEY et al., 2023) do ambiente R. Dessa forma, foi possível estabelecer não apenas que os *plots* não fossem sobrepostos uns aos outros, mas também para que não amostrassem nenhuma célula em áreas de matriz (células de valor 0).

Para as comparações SLOSS, foram construídas curvas de acumulação de espécies, na qual as áreas dos fragmentos foram acumuladas do menor para o maior fragmento de habitat (curva STL, linha vermelha na Figura 9), e também do maior para o menor fragmento (curva LTS, linha azul na Figura 9) (QUINN, HARRISON, 1988). A riqueza acumulada de espécies também foi compilada das duas formas, utilizando todos os indivíduos de todas as espécies amostrados em toda a área do fragmento, no caso do censo completo (esquema 1, Figura 12a), ou nos *plots* de cada fragmento, no caso dos demais esquemas (esquemas 2-5, Figura 12b-e). Indivíduos de espécies que já tivessem ocorrido em quaisquer fragmentos anteriores não foram adicionados para a construção das curvas de acumulação, garantindo que a variação da composição de espécies entre fragmentos fosse

quantificada. Os dados de riqueza acumulada *versus* área acumulada foram plotados em um mesmo gráfico, e 15 curvas SLOSS finais (3 comunidades simuladas x 5 esquemas de desenho amostral), e seus respectivos intervalos de confiança (95%), foram gerados a partir das 50 iterações aplicadas a cada uma das três comunidades simuladas. Todos os procedimentos para a criação das curvas SLOSS foram realizados no ambiente R, com o pacote “*ggplot*” (WICKHAM, 2016).

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Comparação das curvas SLOSS apenas sob censo completo

Sob censo completo, os resultados das curvas SLOSS para as diferentes comunidades simuladas realmente mostraram os padrões corretos e esperados (coluna em verde da Figura 13; APÊNDICE H, primeira coluna das Figuras 24, 25 e 26). Quando a densidade de indivíduos foi constante em todos os fragmentos (Figura 11a; APÊNDICE F, Figura 22a), as curvas STL e LTS se sobrepuseram, indicando, corretamente, uma riqueza igual entre muitas manchas pequenas *versus* poucas grandes. Quando a densidade de indivíduos aumentou com o tamanho do fragmento amostrado (Figura 11b; APÊNDICE F, Figura 22f), a curva LTS ficou acima da curva STL, indicando, corretamente, uma maior riqueza em poucas manchas grandes. Por fim, na comunidade em que a densidade de indivíduos diminuiu com o tamanho do fragmento amostrado (Figura 11c; APÊNDICE F, Figura 22k), a curva STL ficou acima da curva LTS, indicando, corretamente, maior riqueza em várias manchas pequenas.

#### 3.3.2 Comparação das curvas SLOSS sob diferentes esquemas de amostragem

Para as diferentes comunidades simuladas, os esquemas amostrais não-enviesados foram capazes de gerar curvas SLOSS e distribuições de densidade de espécies em cada fragmento corretos, ou seja, semelhantes aos padrões encontrados quando o censo completo foi aplicado (Figura 13; APÊNDICE F, Figura 22; APÊNDICE H, Figuras 24, 25 e 26).

Nos esquemas viesados, por sua vez, houve uma clara contraposição às curvas geradas por censo completo. Quando, sob amostragem completa, as duas curvas se sobrepunham ou a curva LTS se sobrepunha à STL, os esquemas viesados sempre favoreceram a curva STL sobre a curva LTS (Figura 13;

Figura 13 – Resultados das comparações de curvas SLOSS de cada comunidade simulada sob diferentes esquemas amostrais (continua)

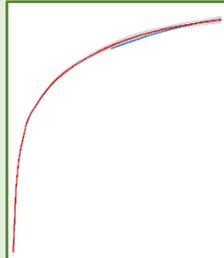
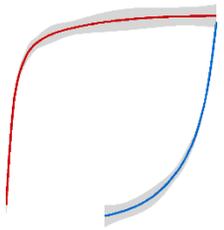
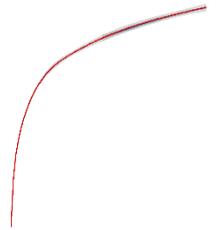
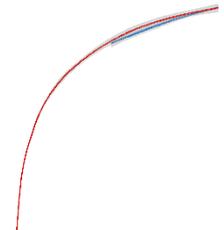
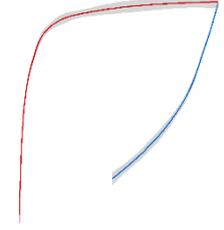
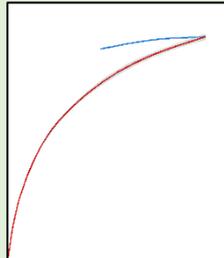
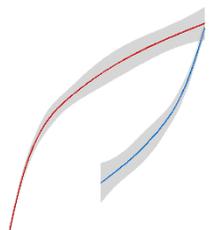
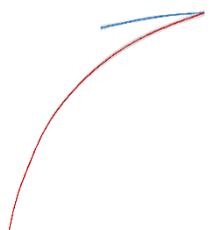
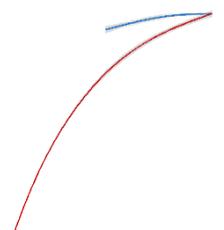
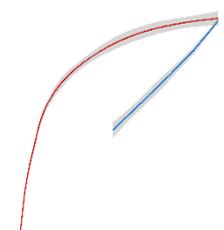
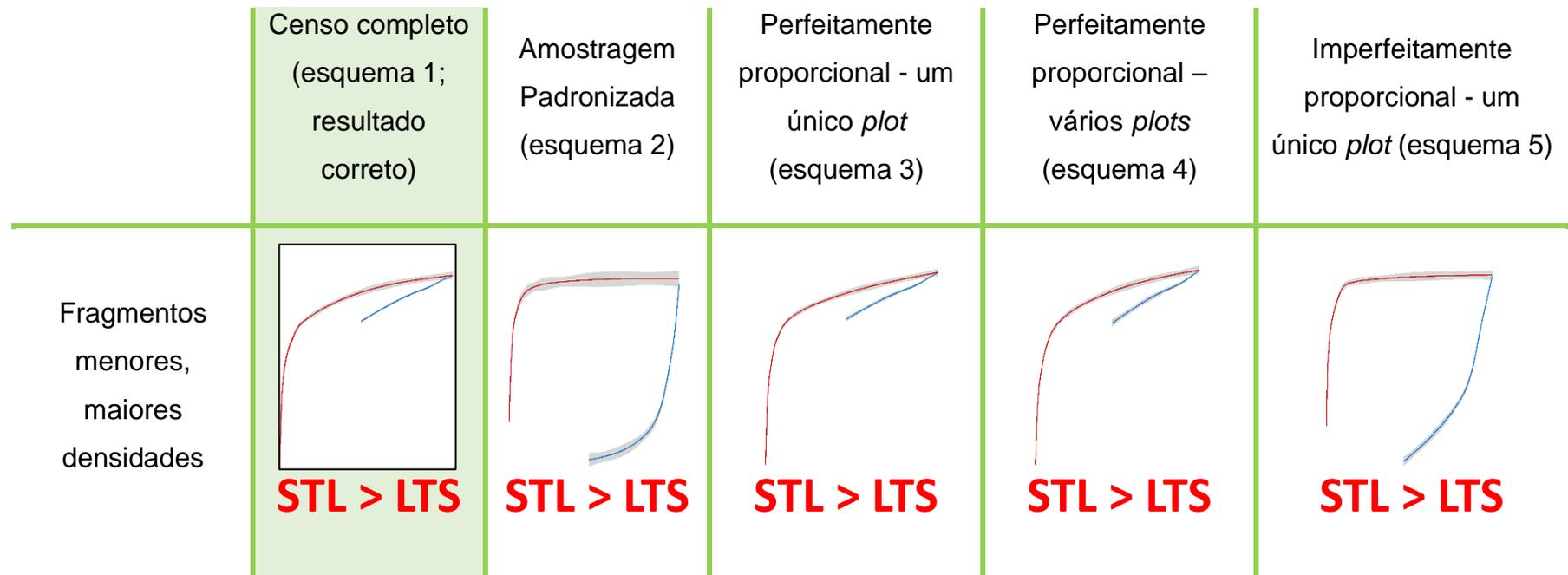
	Censo completo (esquema 1; resultado correto)	Amostragem Padronizada (esquema 2)	Perfeitamente proporcional - um único <i>plot</i> (esquema 3)	Perfeitamente proporcional – vários <i>plots</i> (esquema 4)	Imperfeitamente proporcional - um único <i>plot</i> (esquema 5)
Densidades iguais	 <b>LTS = STL</b>	 <b>STL &gt; LTS</b>	 <b>LTS = STL</b>	 <b>LTS = STL</b>	 <b>STL &gt; LTS</b>
Fragmentos maiores, maiores densidades	 <b>LTS &gt; STL</b>	 <b>STL &gt; LTS</b>	 <b>LTS &gt; STL</b>	 <b>LTS &gt; STL</b>	 <b>STL &gt; LTS</b>

Figura 13 – Resultados das comparações de curvas SLOSS de cada comunidade simulada sob diferentes esquemas amostrais (conclusão)



Legenda: 15 resultados finais de curvas SLOSS são representados por cada uma das células acima, geradas por uma combinação específica de um esquema amostral (colunas) aplicado a uma das três comunidades simuladas (linhas). Comunidades nas quais grandes fragmentos possuem mesma importância para a conservação de espécies que vários pequenos são ilustradas por  $LTS = STL$  (em preto). Já em comunidades representadas por  $LTS > STL$  (em azul), grandes fragmentos detêm maior quantidade de espécies, enquanto que aquelas representadas por  $STL > LTS$  (em vermelho) apresentam vários pequenos fragmentos detentores de maior biodiversidade. Cada uma das curvas SLOSS finais foi gerada a partir de 50 iterações. A coluna destacada em verde mostra o resultado correto para os dados simulados.

Fonte: A autora, 2023

APÊNDICE H, Figuras 24 e 25). Adicionalmente, os esquemas enviesados sempre geraram distribuições de densidade de indivíduos nos fragmentos distintas do padrão encontrado pelo censo completo (APÊNDICE F, Figura 22). Apenas quando a curva STL se sobrepunha à LTS sob amostragem completa que os padrões foram semelhantes aos encontrados pelos esquemas enviesados, tanto no caso das curvas SLOSS quanto no da distribuição de densidade de indivíduos nos fragmentos (Figura 13; APÊNDICE F, Figura 22; APÊNDICE H, Figura 26).

### 3.4 Discussão

De forma geral, foi possível detectar mudanças nos resultados da comparação de curvas SLOSS, a depender tanto da distribuição de indivíduos em cada fragmento, quanto do esquema amostral utilizado (Figura 13). De fato, diversos estudos corroboram a ideia de que não apenas as características das comunidades e paisagens analisadas (ETIENNE; HEESTERBEEK, 2000; OVASKAINEN, 2002; QUINN; HASTINGS, 1987; SOULÉ; SIMBERLOFF, 1986; TJORVE, 2010), mas também questões relativas ao próprio desenho amostral utilizado (GAVISH; ZIV; ROSENZWEIG, 2011; FAHRIG, 2020, FAHRIG et al., 2022; FATTORINI, 2010; ROBISON; QUINN, 1982), influenciam significativamente comparações de curvas SLOSS. É importante destacar que, mesmo sem incluir variáveis de modelos dinâmicos baseados na TBI e em meta-comunidades (e.g. imigração, emigração e extinção) comumente utilizadas no debate SLOSS (BURKEY, 1989; ETIENNE; HEESTERBEEK, 2000; OVASKAINEN, 2002; QUINN; HASTINGS, 1987; RSZANGOLIES; ROHWÄDER; JELTSCH, 2022; RYNICKI; ABREGO; OVASKAINEN, 2020), todas as nossas hipóteses anteriormente propostas foram corroboradas. Isso ressalta como variáveis puramente probabilísticas ou que desconsideram fatores ecológicos, como as geométricas, podem afetar a construção de curvas SLOSS, fato já salientado (e.g. DEANE, 2022; DEANE et al., 2020; LIU et al., 2022; OVASKAINEN, 2002; TJORVE, 2010), mas também contestado (e.g. FAHRIG, 2020, FAHRIG et al., 2022), por estudos anteriores.

#### 3.4.1 Quais fatores influenciam resultados de comparações de curvas SLOSS?

#### 3.4.2 Influência das características das comunidades

Sob censo completo, que sempre gera um resultado correto, observou-se que a maneira como os indivíduos de uma comunidade está distribuída nos fragmentos

de uma paisagem teve importância fundamental sobre os resultados de comparações de curvas SLOSS (coluna destacada em verde da Figura 13; APÊNDICE H, primeira coluna das Figuras 24, 25 e 26). Na comunidade na qual a densidade de indivíduos foi constante em todos os fragmentos (Figura 11a; APÊNDICE F, Figura 22a),  $LTS = STL$ , corroborando o pressuposto central levantado por Quinn e Harrison (1988, p.133): “Sob a hipótese nula de que a estrutura espacial do habitat não afeta a biodiversidade, as duas curvas deveriam ser idênticas”. Esse resultado ratifica os princípios do modelo estático de posicionamento aleatório de Coleman (1981), mas vai de encontro à ideia de que, caso os maiores fragmentos possuam a maior parte da quantidade de habitat total disponível na paisagem, como no presente estudo (Figura 10; APÊNDICE E, Tabela 20), a acumulação de indivíduos será maior em grandes fragmentos, favorecendo um padrão  $LTS > STL$ . Por essas razões, é possível que resultados  $LTS = STL$  possam ser mais comuns quando comunidades de plantas (MILLER; WIEGERT, 1989; SILVA; MENDES; PREVEDELLO, 2023; SIMBERLOFF; GOTELLI, 1984), aves (COLEMAN et al., 1982) ou organismos sésseis (MCGUINNESS, 1984), assim como comunidades biológicas de altas latitudes (SILVA; MENDES; PREVEDELLO, 2023), sejam investigadas, já que, nesses casos, o modelo de Coleman (1981) frequentemente explica padrões de riqueza em paisagens fragmentadas.

Com a modificação do algoritmo de posicionamento aleatório, observamos divergências em relação à curva  $LTS = STL$  gerada pela comunidade anterior (Figura 11a). Menores taxas de extinção local em grandes fragmentos ou a presença de espécies raras e ausentes em fragmentos pequenos, por exemplo, poderiam explicar padrões  $LTS > STL$ , como o encontrado na comunidade com a densidade proporcional ao tamanho do fragmento (Figura 11b; APÊNDICE F, Figura 22f) (CONNOR; MCCOY, 1979; DIAMOND, 1975; MACARTHUR; WILSON, 1963, 1967; PARDINI et al., 2010; RÖSCH et al., 2015; TJORVE, 2010). Por outro lado, na comunidade com a densidade de indivíduos inversamente proporcional ao tamanho do fragmento (Figura 11c; APÊNDICE F, Figura 22k), o padrão  $STL > LTS$  foi encontrado. Este padrão poderia ser explicado, por exemplo, por uma maior heterogeneidade ambiental ou maior conectividade entre pequenos fragmentos (FAHRIG, 2013; LIU et al., 2018; MAY et al., 2019; RSZANGOLIES; ROHWÄDER; JELTSCH, 2022; SIMBERLOFF; GOTELLI, 1984; SAURA; BODIN; FORTIN, 2014).

Embora fatores ecológicos não tenham sido incorporados no nosso modelo, alguns estudos apontam como modelos estáticos são capazes de gerar gradientes realistas de distribuições de espécies em paisagens (ALMEIDA-GOMES et al., 2022; BIDWELL; GREEN; CLARK, 2014; GOTELLI; GRAVES, 1996; GOTELLI et al., 2009; PREVEDELLO; GOTELLI; METZGER, 2016; PREVEDELLO et al., 2013). Embora a influência de fatores probabilísticos ainda seja pouco investigada em estudos recentes, o papel dos fatores geométricos tem sido elucidado não apenas pela abordagem de curvas SLOSS, mas também pela combinação da inclinação da reta de REA e estimadores de beta diversidade (DEANE, 2022; LIU et al., 2022).

Independentemente das causas subjacentes aos padrões e a despeito da sua importância, nenhum estudo havia, até então, analisado os efeitos diretos dos diferentes gradientes de distribuição de densidade de indivíduos em fragmentos sobre a comparação de curvas SLOSS. Em sua primeira revisão sobre o tema, Fahrig (2020) postulou que, após processos de perda de habitat, vários pequenos fragmentos interseccionariam uma maior diversidade de habitats, uma das hipóteses levantadas para explicar o padrão  $STL > LTS$  encontrado na comunidade com maiores densidades em pequenos fragmentos do nosso modelo (Figura 11c). Entretanto, em nenhum momento a autora fez uso deste gradiente de densidade de indivíduos em sua busca na literatura, desconsiderando uma importante variável explicativa de curvas SLOSS. Um esforço, porém, foi feito para elucidar o papel deste gradiente: comparando diferentes modelos baseados em REA, Tjorve (2010) chegou à conclusão de que uma maior agregação de indivíduos, que pode aqui ser entendida como um *proxy* para maior densidade de indivíduos, favorece cenários  $LTS > STL$ . Porém, esses resultados se basearam em comparações par a par de fragmentos, diferentemente do adotado em comparações de curvas SLOSS, tendo, portanto, uma aplicabilidade limitada quando se analisa paisagens com vários fragmentos. Dessa forma, é fundamental que a densidade de indivíduos por fragmento seja considerada em estudos SLOSS futuros que utilizem a comparação de curvas de acumulação.

### 3.4.3 Influência dos esquemas amostrais

A dificuldade em obter o censo completo de indivíduos de todos os fragmentos de uma paisagem é algo documentado na literatura e que está no cerne de inúmeros impasses na Ecologia, incluindo o debate do SLOSS (CONNOR; MCCOY, 1979; FAHRIG et al., 2022; GOTELLI, GRAVES, 1996). Pela facilidade de termos à disposição um ambiente simulado e controlado, decidimos utilizar este esquema amostral (esquema 1, Figura 12a) como um “grupo controle” no presente estudo: as curvas SLOSS geradas pelo censo completo não foram afetadas, dessa forma, por qualquer viés amostral, servindo como base de comparação às curvas geradas pelos demais esquemas (esquemas 2 a 5, Figura 12b-e). Observou-se que os diferentes esquemas amostrais também tiveram importância fundamental sobre divergências nas comparações de curvas SLOSS (Figura 13; APÊNDICE H, Figuras 24, 25 e 26). Este resultado era esperado, uma vez que a presença de inconsistências metodológicas e suas possíveis consequências para estudos SLOSS são fonte de discussões tanto em trabalhos pioneiros quanto em trabalhos recentes (DEANE, 2022; FAHRIG, 2020, FAHRIG et al., 2022; FATTORINI, 2010; GAVISH; ZIV; ROSENZWEIG, 2011; ROBISON; QUINN, 1982).

Embora divulgada primeiramente por Gavish, Ziv e Rosenzweig (2011), a problemática das amostragens enviesadas (esquemas 2 e 5, Figura 12b e 12e), em especial a padronizada, tornou-se mais evidente a partir das revisões publicadas por Fahrig (2020) e Fahrig et al. (2022): desde então, os estudos têm tentado controlar, com maior ou menor sucesso, o viés de favorecimento de um conjunto de pequenos fragmentos em detrimento de grandes fragmentos de área equivalente (e.g. DEANE, 2022; LIU et al., 2022; RIVA; FAHRIG, 2022). Em sua primeira revisão, Fahrig (2020) tentou controlar este problema através da comparação dos resultados SLOSS de estudos com amostragens enviesadas e não-enviesadas, separadamente (ver Figura 2 de FAHRIG, 2020): em ambos os casos, as comparações SLOSS favoreceram padrões  $STL > LTS$ , sendo este padrão mais frequente nos estudos com amostragens enviesadas. Nossos resultados corroboram essa conclusão, uma vez que os esquemas enviesados sempre geraram curvas  $STL > LTS$ , mesmo quando a amostragem por censo completo indicava que outro resultado era o correto (Figura 13). Um questionamento que poderíamos levantar, entretanto, seria: caso pudessemos corrigir o viés amostral nos estudos empíricos enviesados

levantados por Fahrig (2020), o padrão de predominância de  $STL > LTS$  seria mantido? Essa é uma lacuna que a autora deixou em seu trabalho e que merece ser investigada.

Algumas das grandes críticas aos trabalhos que tentaram controlar os esquemas enviesados são o de não considerar ou minimizar os efeitos das amostragens não perfeitamente proporcionais (esquema 5, Figura 12e). Em seu estudo, Deane (2022) não fornece exemplos de estudos SLOSS utilizados para cada tipo de amostragem enviesada e não-enviesada. Riva e Fahrig (2022) selecionam para sua análise apenas estudos SLOSS que tivessem amostragem proporcional: porém, os autores parecem não ter se atentado ao fato de que, em alguns casos, a amostragem era considerada semi-proporcional (CHASE et al., 2019), equivalente ao esquema 5 do nosso estudo. Como é possível observar na Figura 13, amostragens não perfeitamente proporcionais sempre geraram padrões  $STL > LTS$ , não condizentes com a realidade das curvas SLOSS geradas por censo completo nas comunidades em que a densidade de indivíduos foi constante em todos os fragmentos, e também na qual a densidade de indivíduos aumentou com o tamanho do fragmento amostrado. Finalmente, Liu et al. (2022) consideram como não enviesado um *dataset* que apresentasse coeficiente de ajuste linear de 80% ( $r^2 = 0.80$ ) em uma curva de comparação de esforço amostral e tamanho de fragmento. Como pudemos observar em nossos resultados, apenas uma pequena mudança neste ajuste, de 99% para 80%, foi o suficiente para diferenciar uma amostragem perfeitamente proporcional de uma não perfeitamente proporcional (ver “Materiais e Métodos” e APÊNDICE G). É de se questionar, inclusive, se os estudos que Fahrig (2020) considera como não enviesados são, de fato, perfeitamente proporcionais.

Nossos resultados apontam que apenas a aplicação de uma amostragem perfeitamente proporcional, independentemente da utilização de apenas um (esquema 3, Figura 12c) ou vários *plots* (esquema 4, Figura 12d), seria capaz de resolver o problema de viés amostral relacionado às comparações SLOSS (Figura 13), fato que nunca havia sido investigado em detalhes anteriormente. O problema das amostragens enviesadas é tão significativo que afeta até a distribuição de densidades de indivíduos em fragmentos (APÊNDICE F), o que ressalta, mais uma vez, a importância da investigação deste gradiente de distribuição para o debate do SLOSS. A questão é que a amostragem perfeitamente proporcional se mostra

frequentemente desafiante, principalmente no caso de paisagens com fragmentos de grandes dimensões (FAHRIG et al., 2022), característica presente em diversas bases de dados de biodiversidade (e.g. CHASE et al., 2019; HUDSON et al., 2017). Avanços recentes nas tecnologias de sensoriamento remoto podem auxiliar a superar esses problemas, principalmente no caso de organismos sésseis, embora soluções para táxons como vertebrados ainda estejam em desenvolvimento (PENISI, 2021; SKIDMORE et al., 2021). Por essas razões, recomenda-se que, no mínimo, estudos empíricos futuros de comparações SLOSS procurem adotar esquemas amostrais perfeitamente proporcionais quando logisticamente possível; ou que estejam atentos ao fato de que apenas altos coeficientes de ajuste linear aos seus dados representam que amostragem adotada poderia ser considerada não-enviesada.

#### 3.4.4 Há realmente maior diversidade de espécies em paisagens fragmentadas?

Em revisões recentes, Fahrig (2017, 2020) chegou à controversa conclusão de que padrões  $STL > LTS$  seriam mais frequentes na natureza, corroborando sua ideia de que paisagens fragmentadas possuiriam maior biodiversidade (FAHRIG, 2017, 2020; FAHRIG et al., 2022). Partindo do pressuposto de que este padrão seria o mais preponderante em estudos empíricos, Fahrig et al. (2022) propõe que o debate do SLOSS seja analisado à luz da “Hipótese do Cubo SLOSS” (HCS). Segundo essa hipótese, apenas quatro variáveis seriam suficientes para conseguir enquadrar estudos SLOSS em algum dos padrões  $LTS = STL$ ,  $LTS > STL$  ou  $STL > LTS$ , como em um espaço tridimensional (ver Figura 3 de FAHRIG et al., 2022): (i) a frequência de movimentos entre fragmentos; (ii) o grau no qual a diminuição de risco de extinção é preponderante para a persistência das populações na paisagem analisada; (iii) a heterogeneidade ambiental em diferentes fragmentos; (iv) a diversidade gama das paisagens analisadas. Na HCS, padrões  $LTS > STL$  seriam dificilmente encontrados, por exigirem que três condições raras ocorressem ao mesmo tempo, geralmente presentes em modelos estáticos: a baixa frequência de movimento entre fragmentos, baixa heterogeneidade e baixa diminuição de risco de

extinção. Por essa razão, a estratégia  $LTS > STL$  poderia ser ignorada para o planejamento em conservação, corroborando, novamente, a ideia de um efeito positivo da fragmentação *per se*. Não obstante, para contabilizar a influência da diversidade gama e evitar os problemas relacionados à metodologia tradicional de curvas SLOSS, sugere-se que o método de Quinn e Harrison (1988) seja ignorado e que, em seu lugar, pares de paisagens com a mesma quantidade de habitat sejam comparados, em que uma paisagem possuiria vários pequenos fragmentos e a outra poucos fragmentos grandes (ver Figura 4 de FAHRIG et al., 2022).

Primeiramente, salientamos novamente que a inclusão da análise do gradiente de distribuição da densidade de indivíduos em fragmentos é fundamental, uma vez que é uma variável capaz de alterar resultados SLOSS. De fato, Fahrig et al. (2022) defendem que a análise da heterogeneidade ambiental poderia servir como um *proxy* para o grau de agregação das espécies. Porém, a disponibilidade de recursos (CONNOR; COURTNEY; YODER, 2000; ROOT, 1973) ou aspectos comportamentais das espécies (RSZANGOLIES; ROHWÄDER; JELTSCH, 2022) também podem afetar a agregação. Investigar o gradiente de distribuição *per se* torna-se, portanto, uma alternativa para esse impasse. Além disso, mesmo utilizando um modelo estático, nossos resultados indicaram que padrões  $LTS = STL$ ,  $LTS > STL$  ou  $STL > LTS$  foram igualmente plausíveis sob censo completo, indo de encontro à ideia de que a estratégia de conservar grandes fragmentos em detrimento de vários pequenos deveria ser descartada. Finalmente, utilizar comparações par a par de paisagens como as sugeridas pela Figura 4 de Fahrig et al. (2022) pode gerar limitações, uma vez que desconsidera os efeitos que grandes fragmentos possuem na estruturação de comunidades em paisagens com fragmentos de diversas dimensões (DEANE et al., 2020; DEANE, 2022; LIU et al., 2022; MATTHEWS; COTTEE-JONES; WHITTAKER, 2015; OVASKAINEN, 2002). Mesmo que essas comparações fossem direcionadas para evitar problemas de amostragem, nossos resultados indicam a aplicação da amostragem perfeitamente proporcional como uma solução para futuros estudos empíricos SLOSS. Entretanto, propomos uma solução alternativa para a correção de estudos já executados, solucionando de uma vez por todas o debate SLOSS: a rarefação.

### 3.4.5 A rarefação como uma alternativa à solução do debate do SLOSS

Uma das formas de se contornar o problema amostral associado à metodologia tradicional de curvas SLOSS em estudos já executados seria adotar uma amostragem de rarefação baseada em indivíduos ou em amostras. A rarefação é um método comumente utilizado para comparar a riqueza de espécies de fragmentos que diferem em esforço amostral ou no número de indivíduos coletados (CHAO et al., 2014; GOTELLI; COLLWELL, 2001, 2010), como é o caso da maioria dos estudos SLOSS (FAHRIG, 2020; FAHRIG et al., 2022). Como sabemos de antemão que há um viés favorecendo pequenos fragmentos em estudos SLOSS, na rarefação por indivíduos amostraríamos um número de indivíduos destes pequenos fragmentos que fosse proporcional à densidade de indivíduos obtida no maior fragmento de uma paisagem. Por exemplo, se 30 indivíduos foram amostrados no maior fragmento de 5ha (6 indivíduos/ha), logo seriam coletados em vários pequenos fragmentos que somam 2ha um total de 12 indivíduos. A partir desta amostragem, o número de espécies seria contabilizado para a construção das curvas de acumulação. Na rarefação por amostras, por outro lado, podemos simplesmente utilizar a mesma proporção de área amostrada no fragmento maior para amostrar vários pequenos fragmentos. Por exemplo, se 24% da área do maior fragmento de 5ha foi amostrada, seria possível adaptarmos o número de *plots* de vários pequenos fragmentos de área somada de 2ha para que essa proporcionalidade fosse mantida.

Ambas as estratégias são particularmente úteis quando as comunidades de fragmentos menores se encontram aninhadas às de fragmentos maiores, mas é necessário considerar que a rarefação por indivíduos e por amostras possuem premissas diferentes (GOTELLI; COLLWELL, 2001). Como a rarefação por indivíduos assume uma completa distribuição aleatória de indivíduos pelos fragmentos, em semelhança ao modelo de posicionamento aleatório de Coleman (1981), aplicá-la a comunidades mais fortemente estruturadas por efeitos probabilísticos não seria um problema, já que o padrão LTS = STL se manteria (Figura 14). Porém, a tendência é que este método uniformizasse a distribuição de

Figura 14 – Possíveis resultados das comparações de curvas SLOSS de cada comunidade simulada para métodos de rarefação

	Censo completo (esquema 1; resultado correto)	Rarefação por indivíduos	Rarefação por amostra
Densidades iguais	<b>LTS = STL</b>	<b>LTS = STL</b>	<b>LTS = STL</b>
Fragmentos maiores, maiores densidades	<b>LTS &gt; STL</b>	<b>LTS = STL</b>	<b>LTS &gt; STL</b>
Fragmentos menores, maiores densidades	<b>STL &gt; LTS</b>	<b>LTS = STL</b>	<b>STL &gt; LTS</b>

Legenda: cenários hipotéticos de 9 resultados finais de curvas SLOSS são representados por cada uma das células acima, geradas por uma combinação específica de um esquema amostral ou método de rarefação (colunas) aplicado a uma das três comunidades simuladas (linhas). Comunidades nas quais grandes fragmentos possuem mesma importância para a conservação de espécies que vários pequenos são ilustradas por  $LTS = STL$  (em preto). Já em comunidades representadas por  $LTS > STL$  (em azul), grandes fragmentos detêm maior quantidade de espécies, enquanto que aquelas representadas por  $STL > LTS$  (em vermelho) apresentam vários pequenos fragmentos detentores de maior biodiversidade. A coluna destacada em verde mostra o resultado correto para os dados simulados.

Fonte: A autora, 2023

indivíduos em paisagens nas quais as espécies são espacial e originalmente agregadas, o que refletiria em curvas SLOSS distintas das originadas por censo completo (Figura 14). Em casos extremos nos quais grandes fragmentos possuem a maior fração da quantidade de habitat total disponível em uma paisagem, é possível que o número máximo de espécies acumulado para as curvas SLOSS não fosse idêntico, já que a proporção de indivíduos a ser amostrada seria tão pequena em

pequenos fragmentos que tenderia a zero, inviabilizando a comparação. Além de não sofrer dos problemas mencionados e de preservar as características de agregação de indivíduos em cada fragmento, a rarefação por amostras permite que uma amostragem perfeitamente proporcional seja executada, condição fundamental para que padrões próximos à realidade de um censo completo sejam obtidos (última coluna da Figura 14). Por essas razões, recomendamos que a rarefação por amostras seja, daqui em diante, o procedimento padrão aplicado para a correção de estudos SLOSS já executados.

### 3.5 Conclusão

Responder se de fato paisagens fragmentadas possuem maior diversidade biológica ainda é um desafio não apenas metodológico, mas também conceitual. O debate do SLOSS, adaptado a essa discussão, traz respostas antagônicas e muitas vezes ainda não isentas de viés amostral, uma falha notável já que foi primeiramente detectada há mais de uma década. Nosso estudo, assim como outros que aplicaram modelos analíticos, indica que a melhor estratégia para maximizar a biodiversidade não é definitiva – no presente caso, a depender da distribuição de indivíduos em cada fragmento. Naturalmente, nosso modelo estático pode gerar resultados influenciados pelas idiosincrasias do estudo empírico que usamos como referência. Por essa razão, alguns pontos merecem ser investigados no futuro, como simular paisagens com diferentes configurações espaciais, ou mesmo comunidades com distintas abundâncias relativas de espécies.

Mesmo com todas as limitações associadas a modelagens estáticas de estruturação de comunidades, nosso estudo contribui de forma significativa ao trazer uma solução para o debate do SLOSS. Essa solução reside tanto no passado, com a aplicação da rarefação por amostras a estudos SLOSS existentes, quanto no futuro, com a aplicação da amostragem perfeitamente proporcional em estudos empíricos vindouros para comparações SLOSS. Além disso, é uma solução intrinsecamente baseada em área, variável que, apesar de ter tido sua importância destacada em trabalhos anteriores, não foi profundamente investigada na perspectiva das curvas SLOSS. Aplicar a rarefação por amostra a grandes *datasets* globais de biodiversidade será, portanto, um passo significativo para a solução definitiva deste debate. Dentro da perspectiva da conservação, essa solução determinará finalmente se as estratégias baseadas na escolha de grandes fragmentos, frequentemente adotadas até então, estão de fato preservando o maior número de espécies, ou se mudanças de paradigmas serão necessárias para o desenho de APs futuras.

## Referências

- ALMEIDA-GOMES, M. et al. Anurofauna of an Atlantic Rainforest fragment and its surroundings in Northern Rio de Janeiro State, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 70, p. 871–877, 2010.
- ALMEIDA-GOMES, M. et al. Patch size matters for amphibians in tropical fragmented landscapes. *Biological Conservation*, v. 195, p. 89–96, 2016.
- ALMEIDA-GOMES, M. et al. Habitat amount drives the functional diversity and nestedness of anuran communities in an Atlantic Forest fragmented landscape. *Biotropica*, v. 51, p. 874–884, 2019.
- ALMEIDA-GOMES, M. et al. Random placement models explain species richness and dissimilarity of frog assemblages within Atlantic Forest fragments. *Journal of Animal Ecology*, v. 91, p. 618–629, 2022.
- ALMEIDA-GOMES, M.; ROCHA, C.F.D. Landscape connectivity may explain anuran species distribution in an Atlantic forest fragmented area. *Landscape Ecology*, v. 29, p. 29-40, 2014.
- ALMEIDA-GOMES, M.; ROCHA, C.F.D. Habitat loss reduces the diversity of frog reproductive modes in an Atlantic Forest fragmented landscape. *Biotropica*, v. 47, p. 113-118, 2015.
- ALMEIDA-GOMES, M.; ROCHA, C.F.D.; VIEIRA, M. V. Local and landscape factors driving the structure of tropical anuran communities: do ephemeral ponds have a nested pattern? *Biotropica*, v. 48, p. 365–372, 2016.
- ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, v. 71, p. 355–366, 1994.
- BADDELEY, A. et al. *spatstat.random*: Random Generation Functionality for the 'spatstat' Family. R package version 3.1-4. 2023. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/spatstat.random/spatstat.random.pdf>. Acesso em: 31 mar. 2023.
- BENDER, D.J.; TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L. Evaluation of patch isolation metrics for predicting animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology*, v. 18, p. 17–39, 2003.
- BIDWELL, M.T.; GREEN, A.J.; CLARK, R.G. Random placement models predict species – area relationships in duck communities despite species aggregation. *Oikos*, v. 123, p. 1499-1508, 2014.
- BLAKE, J.G. Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots. *Conservation Biology*, v. 5, p. 58–66, 1991.

BOECKLEN, W.J. Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. *Oecologia*, v. 112, p. 123–142, 1997.

BOLGER, D.T.; ALBERTS, C.; SOULÉ, M.E. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets. *American Naturalist*, v. 137, p. 155–166, 1991.

BROWN, J.H.; KODRIC-BROWN, A. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration and extinction. *Ecology*, v. 58, p. 445–449, 1997.

BURKEY, T.V. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos*, v. 55, p. 75–81, 1989.

BURKEY, T.V. Extinction rates in archipelagos: implications for populations in fragmented habitats. *Conservation Biology*, v. 9, p. 527–541, 1995.

CHAO, A. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, v. 84, p. 45–67, 2014.

CHASE, J. et al. FragSAD: a database of diversity and species abundance distributions from habitat fragments. *Ecology*, v. 100, e02861, 2019.

CHASE, J. et al. Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. *Nature*, v. 584, p. 238–243, 2020.

COLEMAN, B.D. On Random Placement and Species-Area Relations. *Mathematical Biosciences*, v. 54, p. 191–215, 1981.

COLEMAN, B.D. et al. Randomness, area, and species richness. *Ecology*, v. 63, p. 1121–1133, 1982.

CONNOR, E.F.; MCCOY, E.D. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, v. 113, p. 791–833, 1979.

CONNOR, E.F.; COURTNEY, A.C.; YODER, J.M. Individuals-area relationship: the relationship between animal population density and area. *Ecology*, v. 81, p. 734–748, 2000.

COLWELL, R.K.; LEES, D.C. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 15, p. 70–76, 2000.

CRUMP, M.L.; SCOTT, N.J. *Visual encounter surveys*. In Heyer RW, Donnelly MA, McDiarmid MA, Heyek LC & Foster MC (Eds.): *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, p. 84–92, 1994.

CSARDI, G.; NEPUSZ, T. The Igraph Software Package for Complex Network Research. *InterJournal*, v. 1695, p. 1-9, 2006.

DEANE, D.C. Species accumulation in small–large vs large–small order: more species but not all species? *Oecologia*, v. 200, p. 273–284, 2022.

DEANE, D.C. et al. Quantifying factors for understanding why several small patches host more species than a single large patch. *Biological Conservation*, v. 249, e108711, 2020.

DESHAYE, J.; MORRISET, P. Species–area relationships and the SLOSS effect in a subarctic archipelago. *Biological Conservation*, v. 48, p. 265–276, 1989.

DIAMOND, J.M. The island dilemma: lessons of modern biogeography studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, v. 7, p. 129-146, 1975.

DOOLEY, J.L.; BOWERS, M.A. Demographic responses to habitat fragmentation: experimental tests at the landscape and patch scale. *Ecology*, v. 79, p. 969–980, 1998.

DRISCOLL, D.A. et al. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 28, p. 605-613, 2013.

DUNNING, J.B.; DANIELSON, B.J.; PULLIAM, H.R. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, v. 65, p. 169-175, 1992.

ESRI Inc. ArcGIS Pro. Version 3.0.1. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute, 2022. Disponível em <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/overview>. Acesso em: 20 mai. 2023

ETIENNE, R.S.; HEESTERBEEK, J.A.P. On optimal size and number of natural reserves for metapopulation persistence. *Journal of Theoretical Biology*, v. 203, p. 33–50, 2000.

FAHRIG, L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 34, p. 487-515, 2003.

FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, v. 40, p. 1649-1663, 2013.

FAHRIG, L. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 48, p. 1-23, 2017.

FAHRIG, L. Why do several small patches hold more species than few large patches? *Global Ecology and Biogeography*, v. 29, p. 615-628, 2020.

FAHRIG, L. et al. Resolving the SLOSS dilemma for biodiversity conservation: a research agenda. *Biological Reviews*, v. 97, p. 99-114, 2022.

FATTORINI, S. The use of cumulative area curves in biological conservation: A cautionary note. *Acta Oecologia*, v. 36, p. 255-258, 2010.

FISCHER, J.; LINDENMAYER, D.B. Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, v. 106, p. 129-136, 2002.

FLETCHER, R.J. et al. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, v. 226, p. 9–15, 2018.

FUKAMASHI, K.; IIDA, S.; NAKASHIZUKA, T. Landscape patterns and plant species diversity of forest reserves in the Kanto region, Japan. *Vegetatio*, v. 124, p. 107–114, 1996.

GASCON, C.T.E. et al. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, v. 91, p. 223-229, 1999.

GAVISH, Y; ZIV, Y; ROSENZWEIG, M.L. Decoupling fragmentation from habitat loss for spiders in patchy agricultural landscapes. *Conservation Biology*, v. 26, p. 150-159, 2011.

GILPIN, M.E.; DIAMOND, J.M. Subdivision of nature reserves and the maintenance of species diversity. *Nature*, v. 285, p. 567–568, 1980.

GOTELLI, N.J.; COLLWELL, R.K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, v. 4, p. 379-391, 2001.

GOTELLI, N.J.; COLLWELL, R.K. *Estimating species richness*. In Magurran AE & McGill BJ (Eds.): *Frontiers in measuring biodiversity*. New York: Oxford University Press, p. 39-54, 2010.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. *Null models in ecology*. Washinton DC, USA: Smithsonian Institution Press, 1996.

GOTELLI, N.J. et al. Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters*, v. 12, p. 873-886, 2009.

HADDAD, N.M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, v. 1, e1500052, 2015.

HANSKI, I. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, v. 63, p. 151–162, 1994.

HANSKI, I. Metapopulation dynamics. *Nature*, v. 396, p. 41–49, 1998.

HANSKI, I.; OVASKAINEN, O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, v. 404, p. 755–758, 2000.

HESSELBARTH, M.H.K. et al. landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography*, v.42, p. 1648-1657, 2019.

HIGGS, A.J.; USHER, M.B. Should nature reserves be large or small? *Nature*, v. 285, p. 568-569, 1980.

HIJMANS, R.J. et al. *raster*: Geographic Data Analysis and Modelling. R package version 3.6-20. 2023. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/raster/raster.pdf>. Acesso em: 24 mar. 2023.

HUDSON, L.N. et al. The database of the PREDICTS (Projecting Responses of Ecological Diversity in Changing Terrestrial Ecosystems) project. *Ecology and Evolution*, v. 7, p. 145-188, 2017.

HUFFAKER, C.B. Experimental Studies on Predation Dispersion Factors and Predator-Prey Oscillations. *Hilgardia*, v. 27, p. 343-383, 1958.

IUCN. *World conservation strategy: living resource conservation for sustainable development*. Gland, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 1980.

LASKY, J.R.; KEITT, T.H. Reserve size and fragmentation alter community assembly, diversity, and dynamics. *The American Naturalist*, v. 182, p.142– 160, 2013.

LIU, J. et al. High beta diversity among small islands is due to environmental heterogeneity rather than ecological drift. *Journal of Biogeography*, v. 45, p. 2252–2261, 2018.

LIU, J. et al. SLOSS-based inferences in a fragmented landscape depend on fragment area and species–area slope. *Journal of Biogeography*, v. 49, p. 1075–1085, 2022.

LOMOLINO, M.V. An evaluation of alternative strategies for building networks of nature reserves. *Biological Conservation*, v. 69, p. 243–249, 1994.

LOMOLINO, M.V. Ecology's most general, yet protean pattern: the species–area relationship. *Journal of Biogeography*, v. 27, p. 17–26, 2000.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, v. 17, p. 373–387, 1963.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. *The theory of island biogeography*. Monographs in population biology. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press, 1967.

MACNALLY, R; LAKE, P.S. On the generation of diversity in archipelagos: a re-evaluation of the Quinn-Harrison 'saturation index'. *Journal of Biogeography*, v. 26, p. 285–295, 1999.

MAY, F. et al. mobsim: An R package for the simulation and measurement of biodiversity across spatial scales. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 9, p. 1401–1408, 2018.

MAY, F. et al. The geometry of habitat fragmentation: Effects of species distribution patterns on extinction risk due to habitat conversion. *Ecology and Evolution*, v. 9, p. 2775–2790, 2019.

MAY, R.M. Island biogeography and the design of wildlife preserves. *Nature*, v. 254, p. 177–178, 1975.

MATTHEWS, T.J.; COTTEE-JONES, H.E.W.; WHITAKKER, R.J. Quantifying and interpreting nestedness in habitat islands: A synthetic analysis of multiple datasets. *Diversity and Distributions*, v. 21, p. 392–404, 2015.

MCGUINNESS, K.A. Species-area relations of communities on intertidal boulders: Testing the null hypothesis. *Journal of Biogeography*, v. 11, p. 439–456, 1984.

MILLER, R.I.; WIEGERT, R.G. Documenting completeness, species-area relations, and the species-abundance distribution of a regional flora. *Ecology*, v. 70, p. 16–22, 1989.

MORRISON, G.; BARBOSA, P. Spatial heterogeneity, population “regulation” and local extinction in simulated host-parasitoid interactions. *Oecologia*, v. 73, p. 609–614, 1987.

OVASKAINEN, O. Long-term persistence of species and the SLOSS problem. *Journal of Theoretical Biology*, v. 218, p. 419–433, 2002.

PARDINI, R. et al. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One*, v. 5, e13666, 2010.

PEBESMA, E. et al. *sf*: Simple Features for R. R package version 1.0-12. 2023. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/sf/sf.pdf>. Acesso em: 27 mar. 2023.

PENISI, E. Getting the big picture of biodiversity. *Science*, v. 374, p. 926-931, 2021.

PREVEDELLO, J.A. et al. Rethinking edge effects: the unaccounted role of geometric constraints. *Ecography*, v. 36, p. 287-299, 2013.

PREVEDELLO, J.A.; GOTELLI, N.J.; METZGER, J.P. A stochastic model for landscape patterns of biodiversity. *Ecological Monographs*, v. 86, p. 462-479, 2016.

PÜTTKER, T. et al. Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: a cross-taxa analysis of forest-dependent species. *Biological Conservation*, v. 241, e108368, 2020.

QUINN, J.F.; HARRISON, S.P. Effects of Habitat Fragmentation and Isolation on Species Richness: Evidence from Biogeographic Patterns. *Oecologia*, v. 75, p. 132-140, 1988.

QUINN, J.F.; HASTINGS, A. Extinction in subdivided habitats. *Conservation Biology*, v. 1, p. 98–208, 1987.

R Development Core Team. A language and environment for statistical computing. Version 4.2.3 Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2023. Disponível em: <https://www.r-project.org/>. Acesso em: 24 mar. 2023.

RIVA, F.; FAHRIG, L. The disproportionately high value of small patches for biodiversity conservation. *Conservation Letters*, v. 15, e12881, 2022.

ROBISON, G.R.; QUINN, J.F. *Habitat fragmentation, species diversity, extinction, and design of nature reserves*. In: Jain SK & Botsford LW (Eds.): Applied Population Biology. London, UK: Kluwer Academic Publishers, p. 147-159, 1982.

ROCHA, C.F.D. et al. A survey of the leaf-litter frog assembly from an Atlantic forest area (Reserva Ecológica de Guapiaçu) in Rio de Janeiro State, Brazil, with an estimate of frog densities. *Tropical Zoology*, v. 20, p. 99–108, 2007.

ROOT, R.B. Organization of plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards. *Ecological Monographs*, v. 45, p. 95-120, 1973.

RÖSCH, V. et al. Biodiversity conservation across taxa and landscapes requires many small as well as single large habitat fragments. *Oecologia*, v. 179, p. 209-222, 2019.

ROSENZWEIG, M.L. *Species diversity in space and time*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995.

RSZANGOLIES, L.; ROHWÄDER, M.; JELTSCH, F. Single Large AND Several Small habitat patches: A community perspective on their importance for biodiversity. *Basic and Applied Ecology*, v. 65, p. 16-27, 2022.

RYNICKI, J.; ABREGO, N.; OVASKAINEN, O. Habitat fragmentation and species diversity in competitive communities. *Ecology Letters*, v. 23, p. 506-517, 2020.

SAURA, S.; BODIN, Ö.; FORTIN, M.J. Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology*, v. 51, p. 171-182, 2014.

SCHULER, M.S.; CHASE, J.M., KNIGHT, T.M. Habitat patch size alters the importance of dispersal for species diversity in an experimental freshwater community. *Ecology and Evolution*, v. 7, p. 5774-5783, 2017.

SILVA, M.A.F.; MENDES, C.B.; PREVEDELLO, J.A. How much do simple random processes explain species-area relationships? A global synthesis and a new metric.

PrePrint (Version 1) available at Research Square: doi.org/10.21203/rs.3.rs-2544347/v1, 2023.

SIMBERLOFF, D.S.; ABELE, L.G. Island biogeography and conservation practice. *Science*, v. 191, p. 285–286, 1976.

SIMBERLOFF, D.S.; ABELE, L.G. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *American Naturalist*, v. 120, p. 41–50, 1982.

SIMBERLOFF, D.S.; GOTELLI, N.J. Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone. *Biological Conservation*, v. 29, p. 27–46, 1984.

SIMBERLOFF, D.; MARTIN, J.L. Nestedness of insular avifaunas: simple summary statistics masking complex species patterns. *Ornis Fennica*, v. 68, p. 178–192, 1991.

SIMBERLOFF, D.S.; WILSON, E.O. Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization. *Ecology*, v. 51, p. 934–937, 1970.

SKIDMORE, A.K. et al. Priority list of biodiversity metrics to observe from space. *Nature Ecology & Evolution*, v. 5, p. 896–906, 2021.

SOULÉ, M.E.; SIMBERLOFF, D.S. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biological Conservation*, v. 5, p. 759–778, 1986.

TILMAN, L. *bufFeRs*: Buffer Generation for Spatial Models. R package version 0-31. 2022. Disponível em: <https://github.com/tlhenvironment/bufFeRs>. Acesso em: 27 mar. 2023.

TJORVE, E. How to resolve the SLOSS debate: lessons from species-diversity models. *Journal of Theoretical Biology*, v. 264, p. 604–612, 2010.

TURNER, M.G. Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 20, p. 171–197, 1989.

TURNER, W.R.; TJORVE, E. Scale-dependence in species–area relationships. *Ecography*, v. 28, p. 721–730, 2005.

VALIENTE-BANUET, A. et al. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, v. 29, p. 299–307, 2015.

VIEIRA, M.V. et al. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. *Biological Conservation*, v. 142, p. 1191–1200, 2009.

WICKHAM, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York, US: Springer-Verlag, 2016.

WILSON, E.O.; WILLIS, E.O. *Applied biogeography*. In Cody ML & Diamond JM (Eds.): *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University, p. 523–534, 1975.

WINTLE, B.A. et al. Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity. *PNAS*, v. 116, p. 909-914, 2019.

## CONCLUSÃO GERAL

Os três eixos estruturadores deste trabalho foram encontrar padrões gerais, mecanismos e modelos aplicados à conservação no contexto da perda e fragmentação de habitat. Chegamos à conclusão de que os modelos matemáticos que descrevem a perda de habitat podem ser muito distintos de acordo com a escala espacial analisada e que, possivelmente, limiares na quantidade de habitat para populações anteriormente estáveis de comunidades biológicas podem não ser tão comuns quanto se supunha inicialmente (padrões gerais do Capítulo 1). Aplicamos esses modelos derivados dos padrões gerais do Capítulo 1 a Áreas de Proteção (APs) que sofreram mudanças legais nas últimas décadas. Juntamente com análises adicionais, evidenciamos a vulnerabilidade das comunidades biológicas em regiões tropicais, que apresentam grande número de *hotspots* de biodiversidade (modelo aplicados à conservação do Capítulo 2). Por fim, mostramos que efeitos geométricos, de viés amostral e a própria distribuição espacial da riqueza de espécies em uma paisagem possuem influência determinante na maximização da biodiversidade dentro do contexto do SLOSS (*“single large or several small”*), e que a rarefação por amostras e uma amostragem perfeitamente proporcional seriam soluções potenciais para o debate (mecanismos do Capítulo 3).

Muitos resultados deste trabalho mostram, direta ou indiretamente, dois problemas fundamentais que precisam ser solucionados com urgência na Ecologia: os de escala e de amostragem. Alguns trabalhos atuais, por exemplo, assumem investigar os efeitos perda e ganho de habitat à riqueza de espécies na escala da paisagem, quando na verdade o estão fazendo na escala da mancha, ou na escala regional (e.g., SAURA, 2020; WITH; PAYNE, 2021). Outros, inclusive, defendem abolir o uso da escala da mancha no debate do SLOSS (FAHRIG et al., 2022). Temos resultados consistentes que demonstram não apenas que a resposta das comunidades biológicas à variação da quantidade de habitat é diferente de acordo com as escalas analisadas, mas também que potencialmente são explicadas por mecanismos muito distintos. Também indicamos que alguns estudos assumem erroneamente que estão utilizando uma amostragem perfeitamente proporcional no

debate SLOSS, e chegando a conclusões seriamente enviesadas sobre os efeitos da fragmentação sobre a biodiversidade.

Uma estratégia para corrigir erros de amostragem já foi detalhada no Capítulo 3. Em relação à escala, propomos, primeiramente, que ecólogos conheçam em mais profundidade a natureza dos fatores espaciais que podem afetar seus objetos de estudo, e, além disso, reconheçam que fenômenos em distintas escalas devem ser analisados interativamente, de modo complementar. Encontramos no Capítulo 1, por exemplo, que a quantidade de habitat na escala da paisagem possui um efeito positivo médio sobre a riqueza de espécies. Esse padrão poderia levar à decisão de manejo de paisagem de aumento da cobertura de habitat, independentemente da localização no espaço dos esforços de regeneração de habitat. Entretanto, como também pudemos observar no Capítulo 3, a distribuição da densidade de espécies, detectada na escala da mancha, é fundamental para compreendermos se, na paisagem, destinarmos esforços para a regeneração de habitat é mais estratégica em locais próximos a vários pequenos fragmentos ou a um único fragmento grande de área equivalente.

Mesmo com esses problemas, diretrizes e posicionamentos continuam a ser sugeridos para a conservação das espécies nas paisagens (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2020, 2021; FAHRIG, 2017, 2020; FAHRIG et al., 2022). Como uma forma de contribuir a esse debate, nossos resultados gerais apontam que: i) há sim um efeito geral positivo da quantidade de habitat sobre a riqueza de comunidades globalmente, mas há muita variabilidade nesse efeito entre comunidades e paisagens; ii) trabalhar com um limiar de 30% na quantidade de habitat, embora com aplicabilidade restritiva, é um bom primeiro passo para a conservação das espécies, apesar de uma análise da saúde das populações em cada fragmento remanescente ser necessária para um manejo mais preciso; iii) nem sempre várias pequenas manchas e maior quantidade de habitat resultam na maximização da riqueza de espécies. Por trás destes três apontamentos aqui mencionados, um padrão geral subjacente é utilizado para analisar e discutir todos os resultados gerais anteriormente obtidos: a relação espécies-área (REA).

Análoga e indiretamente, a REA também foi utilizada no Capítulo 2 para trazer resultados com grandes implicações à conservação. A perda potencial de espécies quantificada em cada AP que sofreu *downsizing* pode servir tanto para termos

conhecimento da biodiversidade extinguida em APs que de fato perderam habitat equivalente ao promulgado legalmente; quanto também para estimarmos as espécies que iremos perder caso a implementação do *downsizing* com supressão total vegetal ou de habitat ainda não tenha ocorrido ou sido completamente cumprida. Nesse sentido, nosso trabalho serve como um alerta: para um esforço institucional aplicado na proteção da biodiversidade, há também o desmantelamento desta estrutura política, tornando comunidades ricas em espécies mais vulneráveis frente as essas atividades humanas. Esperamos que, ao divulgar essa coincidência trágica, a sociedade possa se mobilizar para a reversão legal desses eventos PADDD, inserindo países tropicais biodiversos, como o Brasil, na vanguarda do desenvolvimento sustentável e colocando-os novamente em seu lugar de protagonismo na proteção de espécies.

Como última reflexão, em outra coincidência é possível traçar um paralelo entre o desenvolvimento histórico da REA e das atividades econômicas humanas. Em 1778, século da Revolução Industrial, o naturalista Johann Reinhold Foster já fazia observações de como ilhas sustentariam mais espécies se fossem mais extensas (TJORVE; MATTHEWS; WHITTAKER). Incrivelmente, mais de dois séculos após as observações de Foster, ainda tentamos entender o porquê de áreas maiores abrigarem mais espécies e aplicar seus mecanismos explicativos à conservação. Ao mesmo tempo, a Revolução Industrial muda profundamente as relações humanas com o meio ambiente (STEINBERG, 1986), acarretando na atual transformação de paisagens terrestres para atender a uma crescente população humana (FOLEY et al., 2011; WWF, 2022) e sua vertiginosa perda de biodiversidade global (WWF, 2022). Neste contexto, precisamos de uma ciência mais rápida, consistente, e também mais corajosa (WATSON et al., 2016), para apoiarmos metas globais de aumento de área de habitat, como o compromisso 30x30. Intencionamos que esse trabalho tenha cumprido este papel social nesta discussão, e também seu papel na ciência para avanços teóricos e soluções para debates ainda não resolvidos na Ecologia, como os papéis relativos da perda e fragmentação de habitat sobre a perda de biodiversidade global. Com os resultados aqui expostos, esperamos apoiar tomadores de decisão a não cometerem erros passados, como nos Objetivos de Aichi e no desenho de APs, e a tomar ações efetivas frente às pressões antropogênicas nos últimos refúgios da biodiversidade.

## REFERÊNCIAS

- ADAMS, W.M. *Against extinction: the history of Conservation*. London: Earthscan, 2004.
- ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, v. 71, p. 355–366, 1994.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecology Letters*, v. 23, p. 1404-1420, 2020.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Preserving 40% forest cover is a valuable and well-supported conservation guideline: reply to Banks-Leite et al. *Ecology Letters*, v. 24, p. 1114-1116, 2021.
- ATMAR, W.; PATTERSON, B. D. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, v. 96, p. 373– 382, 1993.
- BASCOMPTE, J.; SOLÉ, R. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology*, v. 65, p. 465–473, 1996.
- BENDER, D.J.; TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L. Evaluation of patch isolation metrics for predicting animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology*, v. 18, p. 17–39, 2003.
- BOECKLEN, W.J. Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. *Oecologia*, v. 112, p. 123–142, 1997.
- BOESING, A.L.; NICHOLS, E.; METZGER, J.P. Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography*, v. 41, p. 1520–1533, 2018.
- BUTCHART, S.H.M. et al. 2015 Shortfalls and solutions for meeting national and global conservation area targets. *Conservation Letters*, v. 8, p. 329-337, 2015.
- CARDOSO, F.C.G. et al. Landscape conservation as a strategy for recovering biodiversity: Lessons from a long-term program of pasture restoration in the southern Atlantic Forest. *Journal of Applied Ecology*, v. 59, p. 2309-2321, 2022.
- CBD. *Strategic Plan for Biodiversity 2011- 2020*. Montreal: QC, 2010.
- CBD. *Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework*. Montreal: QC, 2022.
- DIAMOND, J.M. The island dilemma: lessons of modern biogeography studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, v. 7, p. 129-146, 1975.

- DOOLEY, J.L.; BOWERS, M.A. Demographic responses to habitat fragmentation: experimental tests at the landscape and patch scale. *Ecology*, v. 79, p. 969–980, 1998.
- ELLIS, E.C. Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, v. 369, p. 1010-035, 2011.
- ESTAVILLO, C.; PARDINI, R.; ROCHA, P.L.B. Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS One*, v. 8, p. 1–10, 2013.
- FAHRIG, L. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *Journal of Wildlife Management*, v. 61, p. 603-610, 1997.
- FAHRIG, L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 34, p. 487-515, 2003.
- FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, v. 40, p. 1649-1663, 2013.
- FAHRIG, L. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 48, p. 1-23, 2017.
- FAHRIG L. et al. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, v. 230, p. 179-186, 2019.
- FAHRIG, L. et al. Resolving the SLOSS dilemma for biodiversity conservation: a research agenda. *Biological Reviews*, v. 97, p. 99-114, 2022.
- FATTORINI, S. The use of cumulative area curves in biological conservation: A cautionary note. *Acta Oecologia*, v. 36, p. 255-258, 2010.
- FINDLAY, C.S. COP 15: Crunch time for the world's biodiversity. *FACETS*, v. 8, p. 1-4, 2023.
- FLETCHER, R. et al. A critical evaluation of ecological responses to habitat fragmentation. *Journal of Applied Ecology*, v. 226, p. 9-15, 2018.
- FOLEY, J.A. et al. Solutions for a cultivated planet. *Nature*, v. 478, p. 337–342, 2011.
- GALÁN-ACEDO, C. et al. A global assessment of primate responses to landscape structure. *Biological Reviews*, v. 94, p. 1605-1618, 2019.
- GAVISH, Y; ZIV, Y; ROSENZWEIG, M.L. Decoupling fragmentation from habitat loss for spiders in patchy agricultural landscapes. *Conservation Biology*, v. 26, p. 150-159, 2011.
- GELDMANN, J. et al. A global-level assessment of the effectiveness of protected areas at resisting anthropogenic pressures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 116, p. 23209–23215, 2019.

HADDAD, N.M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, v. 1, e1500052, 2015.

HADDAD, N.M. et al. Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. *Ecography*, v. 40, p. 48-55, 2017.

HANSKI, I. Metapopulation dynamics. *Nature*, v. 396, p. 41–49, 1998.

HANSKI, I. Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography*, V. 42, p. 989–993, 2015.

HIGGS, A.J.; USHER, M.B. Should nature reserves be large or small? *Nature*, v. 285, p. 568– 569, 1980.

IBANEZ I. et al. Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: the challenge of multiprocess-multiresponse dynamics. *Journal of Ecology*, v. 102, p. 882–895, 2014.

IUCN. *World conservation strategy: living resource conservation for sustainable development*. Gland, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 1980.

JORDAN, W.R.; PETERS, R.L.; ALLEN, E.B. Ecological restoration as a strategy for conserving biological diversity. *Environmental Management*, v. 12, p. 55–72, 1988.

KAREIVA, P. Habitat fragmentation and the stability of predator–prey interactions. *Nature*, v. 326, p. 388–390, 1987.

KING R.S.; BAKER, M.E. An alternative view of ecological community threshold and appropriate analyses for their detection: comment. *Ecological Applications*, v. 21, p. 2833–2839, 2011.

KRONER, R.E.G. et al. The uncertain future of protected lands and waters. *Science*, v. 364, p. 881-886, 2019.

LINDENMAYER, D.B.; FRANKLIN, J.F. *Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach*. Washington, DC: Island Press, 2002.

LOMOLINO, M.V. Ecology's most general, yet protean pattern: the species–area relationship. *Journal of Biogeography*, v. 27, p. 17–26, 2000.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, v. 17, p. 373–387, 1963.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. *The theory of island biogeography*. Monographs in population biology. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press, 1967.

MARCO, M.D. et al. Synergies and trade-offs in achieving global biodiversity targets. *Conservation Biology*, v. 10, p. 189-195, 2015.

- MARTIN, A.E.; FAHRIG, L. Reconciling contradictory relationships between mobility and extinction risk in human-altered landscapes. *Functional Ecology*, v. 30, p. 1558–1567, 2016.
- MATTHEWS, T.J. et al. Thresholds and the species-area relationship: a synthetic analysis of habitat islands datasets. *Journal of Biogeography*, v. 41, p. 1018-1028, 2014.
- MAY, R.M. Island biogeography and the design of wildlife preserves. *Nature*, v. 254, p. 177–178, 1975.
- MIRANDA, A. et al. Native forest loss in the Chilean biodiversity hotspot: revealing the evidence. *Regional Environmental Change*, v. 17, p. 285–297, 2017.
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests - implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 10, p. 58–62, 1995.
- PARDINI, R. et al. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: A multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation*, v. 142, p. 1178–1190, 2009.
- PFEIFER, M. et al. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature*, v. 551, p. 187–191, 2017.
- PÜTTKER, T. et al. Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa analysis of forest-dependent species. *Biological Conservation*, v. 241, e108368, 2020.
- RANDS, M.R. et al. Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. *Science*, v. 329, p. 1298–1303, 2010.
- RHODES, J.R. et al. Regional variation in habitat-occupancy thresholds: a warning for conservation planning. *Journal of Applied Ecology*, v. 45, p. 549–557, 2008.
- ROBISON, G.R.; QUINN, J.F. *Habitat fragmentation, species diversity, extinction, and design of nature reserves*. In: Jain SK & Botsford LW (Eds.): Applied Population Biology. London, UK: Kluwer Academic Publishers, p. 147-159, 1982.
- QUINN, J.F.; HARRISON, S.P. Effects of Habitat Fragmentation and Isolation on Species Richness: Evidence from Biogeographic Patterns. *Oecologia*, v. 75, p. 132-140, 1988.
- SALDHANA-BUENO, A.; PERES, C.A. Patch-scale biodiversity retention in fragmented landscapes: reconciling the habitat amount hypothesis with the island biogeography theory. *Journal of Biogeography*, v. 46, p. 621-632, 2019.
- SÁNCHEZ-DE-JESÚS, H. A. et al. Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology*, v. 31, p. 843–854, 2016.

- SAURA, S. The Habitat Amount Hypothesis implies negative effects of habitat fragmentation on species richness. *Journal of Biogeography*, v. 48, p. 11-22, 2020.
- SAURA, S. The habitat amount hypothesis predicts that fragmentation poses a threat to biodiversity: A reply to Fahrig. *Journal of Biogeography*, v. 48, p. 1536-1540, 2021.
- SETO, K.C.; GÜNERALP, B.; HUTYRA, L.R. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *PNAS*, v.109, p. 16083–16088, 2012.
- SHENNAN-FARPÓN, Y.; VISCONTI, P.; NORRIS, K. Detecting ecological thresholds for biodiversity in tropical forests: Knowledge gaps and future directions. *Biotropica*, v. 53, p. 1276–1289, 2021.
- SIMBERLOFF, D.S.; ABELE, L.G. Island biogeography and conservation practice. *Science*, v. 191, p. 285–286, 1976.
- SPIESMAN, B.J.; INOUYE, B.D. Habitat loss alters the architecture of plant–pollinator interaction networks. *Ecology*, v. 94, p. 2688-2696, 2013.
- STAUDE, I.R. et al. Local biodiversity erosion in south Brazilian grasslands under moderate levels of landscape habitat loss. *Journal of Applied Ecology*, v. 55, p. 1241–1251, 2017.
- STEINBERG, T.L. An Ecological Perspective on the Origins of Industrialization. *Environmental Review*, v. 10, p. 261-276, 1986.
- SWIFT, T.L.; HANNON, S.J. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biological Reviews*, v. 85, p. 35–53, 2010.
- TERBORGH, J. Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species. *Bioscience*, v. 24, p. 715–722, 1974.
- TEWS, J. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, v. 31, p. 79-92, 2004.
- TILMAN, D. et al. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *PNAS*, v. 108, p. 20260–20264, 2011.
- TJORVE, E.; MATTHEWS, T.J.; WHITTAKER, R.J. The History of the species-area relationship. In: TJORVE, E.; MATTHEWS, T.J.; WHITTAKER, R.J. (Eds.) *The Species-Area Relationship: Theory and Application*. Cambridge: Cambridge University Press, 2021, p 21-48.
- TOMS, J.D.; LESPERANCE, M.L. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, v. 84, p. 2034–2041, 2003.

UNEP; IUCN; NGS. *Protected planet report 2018*. UNEP-WCMC, Cambridge, United Kingdom, IUCN Gland, Switzerland, and NGS, Washington, D.C. 2018.

VIEIRA, M.V. et al. Fair tests of the habitat amount hypothesis require appropriate metrics of patch isolation: An example with small mammals in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*, v. 226, p. 264-276, 2018.

VILLARD, M.A.; METZGER, J.P. Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, v. 51, p. 309–318, 2014.

VIROLAINEN, K.M. et al. Conservation of vascular plants in single large and several small mires: species richness, rarity and taxonomic diversity. *Journal of Applied Ecology*, 35, p. 700–707, 1998.

WATLING, J.I. et al. Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of species density studies. *Ecology Letters*, v. 23, p. 674-681, 2020.

WATSON, J.E.M et al. Bolder science needed now for protected areas. *Conservation Biology*, v. 30, p. 243-248, 2016.

WILLIAMS, J.C.; REVELLE, C.S.; LEVIN, S.A. Spatial attributes and reserve design models: A review. *Environmental Modeling and Assessment*, v. 10, p. 163–181, 2005.

WILLMER; J.N.G.; PÜTTKER, T.; PREVEDELLO, J.A. Global impacts of edge effects on species richness. *Biological Conservation*, v. 272, e109654, 2022.

WILSON, E.O.; WILLIS, E.O. *Applied biogeography*. In Cody ML & Diamond JM (Eds.): *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Belknap Press, p. 522–534, 1975.

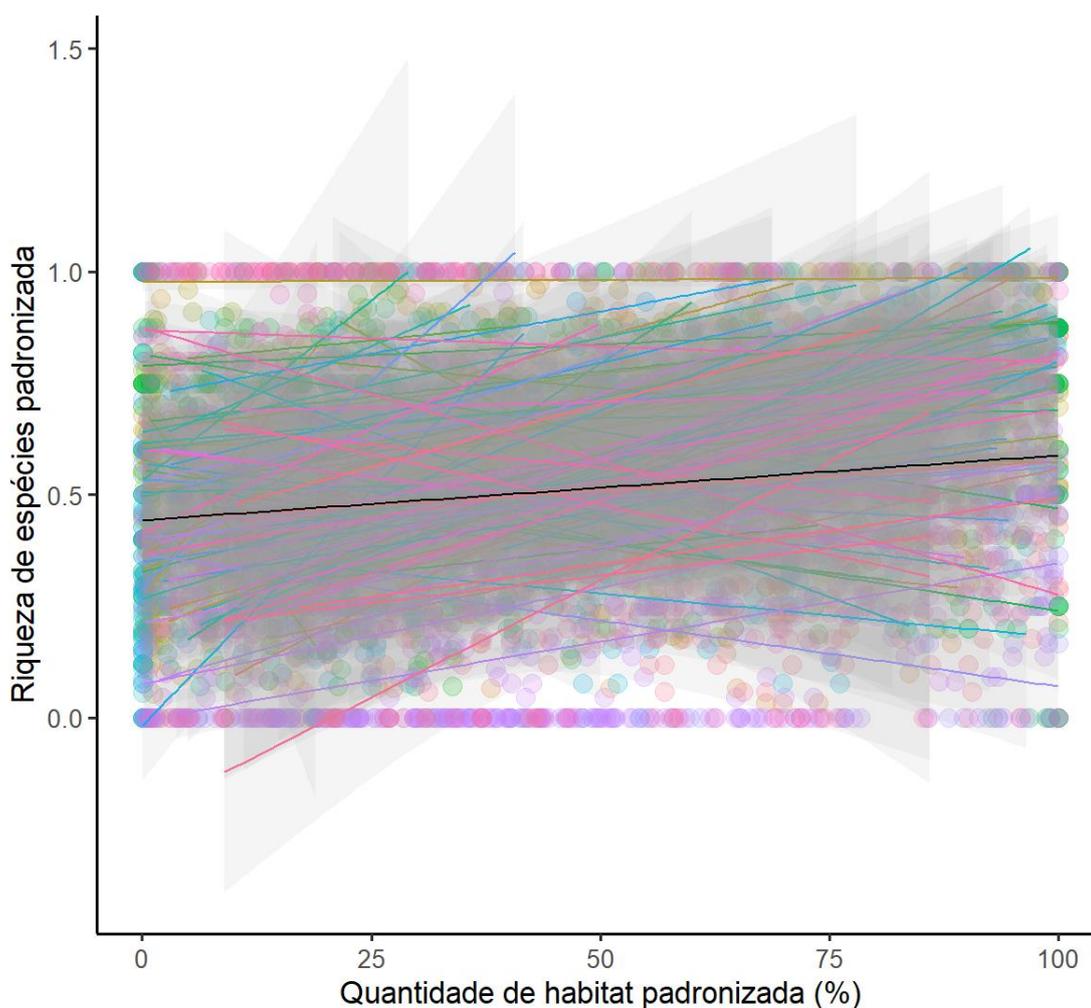
WITH, K.; KING, A. Analysis of landscape sources and sinks: the effect of spatial pattern on avian demography. *Biological Conservation*, v. 100, p. 75–88, 2001.

WITH, K.A.; PAYNE, A.R. An experimental test of the habitat amount hypothesis reveals little effect of habitat area but transient or indirect effects of fragmentation on local species richness. *Landscape Ecology*, v. 36, p. 1-13, 2021.

WWF. *Living Planet Report 2022 – Building a nature-positive society*. Almond REA, Grooten M, Juffe Bignoli D & Petersen T (Eds). WWF, Gland, Switzerland, 2022.

## APÊNDICE A – Detalhamento dos procedimentos metodológicos do Capítulo 1

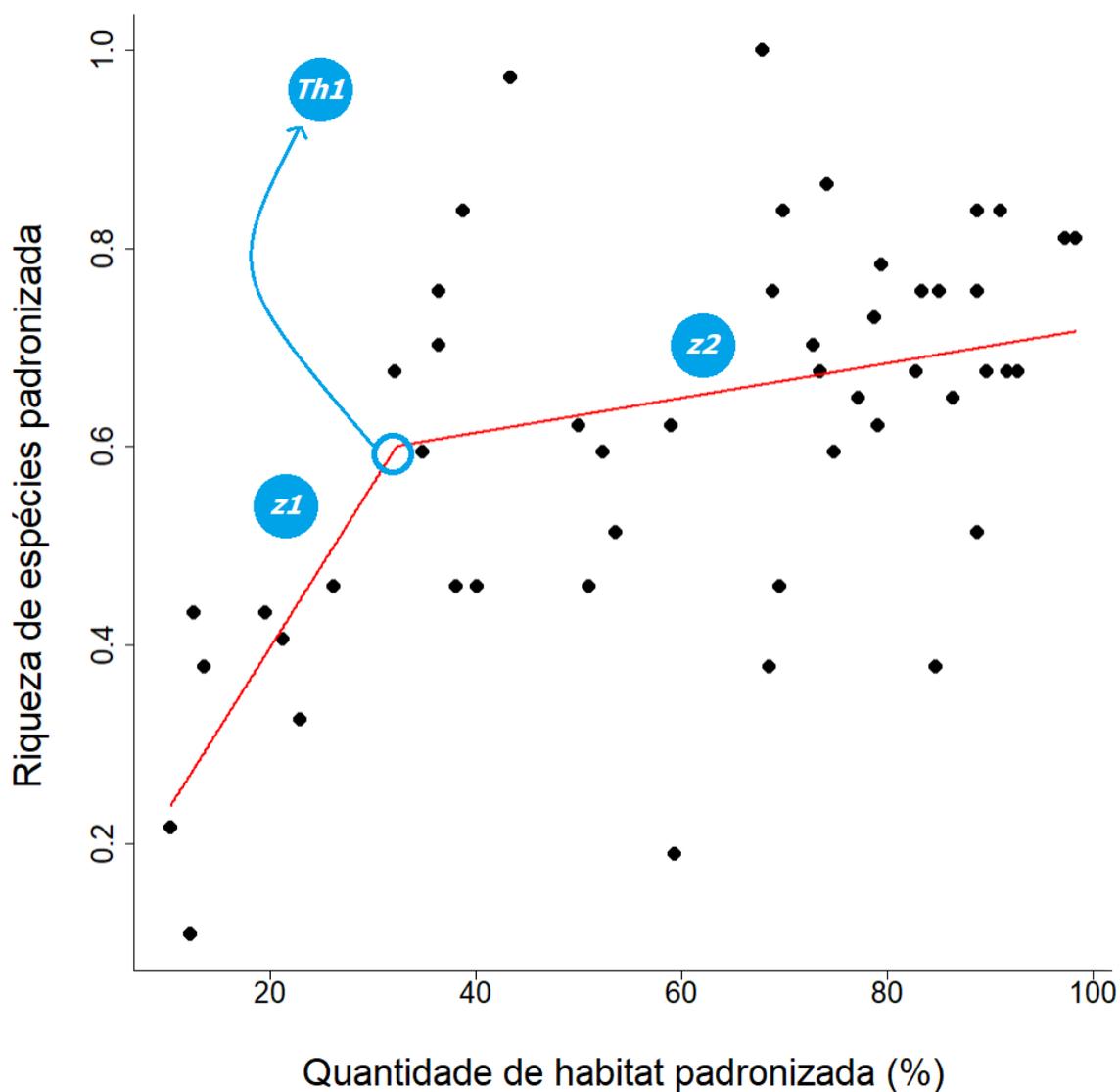
Figura 15 – Análise alternativa dos efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies



Legenda: cada um dos pontos no gráfico acima corresponde a uma paisagem analisada dos 108 *datasets* originais. Ao total, encontram-se plotadas 4165 paisagens, representadas por diferentes cores correspondentes aos distintos *datasets* dos quais foram extraídas. A riqueza de espécies padronizada, originalmente variando de 0 a 1, foi reescalada de 0.0001 a 0.9999 para o ajuste do modelo linear generalizado misto (GLMM) com distribuição de erro beta. Interceptos aleatórios para cada estudo foram incluídos no modelo (1|ID\_Estudo) para a extração do valor da inclinação  $z$  desta relação. As linhas de tendências em preto e coloridas, assim como seus intervalos de confiança de 95%, são derivadas do GLMM ajustado a todos os dados simultaneamente e a cada um dos *datasets* individuais, respectivamente. A relação foi significativa e positiva (média do valor de  $z = 0.30$ ; SE = 0.07; p-valor < 0.001).

Fonte: A autora, 2023

Figura 16 – Ajuste do modelo de um limiar contínuo a um dos *datasets* selecionados para análises



Legenda: cada um dos pontos no gráfico acima corresponde a uma paisagem analisada de um dos *datasets* originais do estudo de Alofs et al. (2014), que atendeu aos nossos critérios de seleção para análises que utilizavam limiares (ver Figura 1 na seção “Materiais e Métodos”). A riqueza de espécies padronizada variou de 0 a 1, e a quantidade de habitat padronizada de 0 a 100%. Os diferentes elementos utilizados para calcular os efeitos gerais da quantidade de habitat sobre a riqueza de espécies com os modelos de um limiar contínuo estão assinalados acima pelos círculos em azul: o valor do limiar médio ( $Th1$ ) e, da esquerda para a direita, as inclinações do segmento de reta antes ( $z1$ ) e depois ( $z2$ ) do ponto de limiar.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 5 – Resultados do ajuste dos modelos linear e de um limiar contínuo a todos os *datasets* e seus respectivos valores de  $\Delta AICc$  (continua)

ID_Estudo	$\Delta AICc$ Linear	$\Delta AICc$ Um limiar contínuo	Modelo de melhor ajuste
Ahuatzin et al 2019	1.43	4.52	Linear
Almeida-Gomes et al 2019	0.38	2.22	Linear
Almeida-Gomes et al 2019	0	3.63	Linear
Alofs et al 2014	0.12	0.04	Um limiar contínuo
Alofs et al 2014	5.13	1.55	Um limiar contínuo
Alofs et al 2014	8.15	0	Um limiar contínuo
Alvarado-Montero et al. 2021	0	2.69	Linear
Anunciacao et al 2021	0.27	3.38	Linear
Beca et al 2017	0	2.05	Linear
Boesing et al 2018	7.15	1.92	Um limiar contínuo
Boesing et al 2018	2.64	2.64	Linear
Branoff & Campos-Cerqueira 2021	0	1.70	Linear
Branoff & Campos-Cerqueira 2021	2.28	3.54	Linear
Brito et al 2021	0.27	0	Um limiar contínuo
Chong et al 2019	9.41	1.32	Um limiar contínuo
Cook et al 2020	1.64	2.85	Linear
Cook et al 2020	1.49	3.82	Linear
Corro et al 2019	8.28	0	Um limiar contínuo
Corro et al 2019	3.51	0	Um limiar contínuo
Dahal et al 2015	4.59	0	Um limiar contínuo
Dahal et al 2015	0.43	1.87	Linear
Deak et al 2021	14.11	15.22	Linear
Deak et al 2021	1.98	5.54	Linear
Echeverri et al 2019	0.10	0	Um limiar contínuo
Farneda et al. 2019	0	1.85	Linear
Farneda et al. 2019	2.62	2.27	Um limiar contínuo
Ferreira et al 2020 1	3.66	0	Um limiar contínuo
Ferreira et al 2020 1	4.04	0	Um limiar contínuo
Ferreira et al 2020 1	0.08	1.87	Linear
Ferreira et al 2020 1	5.38	2.20	Um limiar contínuo
Ferreira et al 2020 2	1.40	3.32	Linear
Ferreira et al 2020 2	1.10	2.26	Linear
Ferreira et al 2020 2	4.83	0	Um limiar contínuo
Garcia et al 2018	1.86	1.34	Um limiar contínuo
Gutierrez-Chacon et al 2018	0.35	2.36	Linear
Koivula et al 2018	3.53	1.26	Um limiar contínuo
Koivula et al 2018	0	2.14	Linear
Koivula et al 2018	0	1.76	Linear
Koivula et al 2018	0.65	1.52	Linear
Landaverde-Gonzalez et al 2017	0	1.19	Linear
Lima et al 2020	0.95	1.33	Linear

Tabela 5 – Resultados do ajuste dos modelos linear e de um limiar contínuo a todos os *datasets* e seus respectivos valores de  $\Delta AICc$  (continuação)

Lima Mariano-Neto 2014	2.65	4.69	Linear
Lockhart Koper 2018	1.17	1.34	Linear
Lockhart Koper 2018	0.27	1.22	Linear
Martin et al 2020	1.99	4.18	Linear
Martin et al 2020	0.87	0	Um limiar contínuo
Martin et al 2020	1.30	1.95	Linear
Martin et al 2020	0.00	4.00	Linear
Martin et al 2020	1.99	5.44	Linear
Martin et al 2020	0	3.56	Linear
Martin et al 2020	1.67	4.99	Linear
Melo et al 2021	0.25	1.32	Linear
Merckx et al 2019	0.40	0	Um limiar contínuo
Morante-Filho et al 2015	8.77	0	Um limiar contínuo
Morante-Filho et al 2015	2.54	0	Um limiar contínuo
Morante-Filho et al 2015	3.39	0.05	Um limiar contínuo
Moura et al 2013	0	3.51	Linear
Moura et al 2013	0.51	3.20	Linear
Muylaert et al 2016	0.56	0	Um limiar contínuo
Nanni Grau 2017	0	0.43	Linear
Nanni Grau 2017	9.59	0	Um limiar contínuo
Nery et al 2018	1.36	4.45	Linear
Ocampo-Ariza et al 2019	0.09	0.68	Linear
Ocampo-Ariza et al 2019	8.99	5.93	Um limiar contínuo
Ocampo-Ariza et al 2019	0.29	3.24	Linear
Ochoa-Quintero et al 2015	8.62	2.23	Um limiar contínuo
Ortis et al 2021	3.09	3.54	Linear
Pena et al 2020	0.94	2.14	Linear
Pena et al 2020	0.87	2.24	Linear
Pessoa et al 2016	0	1.28	Linear
Rakotomalala et al 2021	0	3.09	Linear
Rakotomalala et al 2021	1.30	4.75	Linear
Rassati et al 2017	0	3.76	Linear
Regolin et al 2017	0	3.01	Linear
Regolin et al 2020	10.28	1.98	Um limiar contínuo
Reid et al 2016	1.48	4.35	Linear
Rodrigues et al 2019	5.01	3.70	Um limiar contínuo
Rodrigues et al 2019	1.30	1.81	Linear
Samnegard et al 2015	0.88	0.63	Um limiar contínuo
Saturni et al 2016	0	3.21	Linear
Semper-Pascual et al 2018	5.22	0	Um limiar contínuo
Semper-Pascual et al 2018	1.20	2.20	Linear
Smith Mayfield 2015	4.07	0	Um limiar contínuo
Sober et al 2020	0.82	0	Um limiar contínuo
Soga et al 2015	8.42	0.99	Um limiar contínuo

Tabela 5 – Resultados do ajuste dos modelos linear e de um limiar contínuo a todos os *datasets* e seus respectivos valores de  $\Delta AICc$  (conclusão)

Soga et al 2015	0.50	1.28	Linear
Souza et al 2020	4.18	1.23	Um limiar contínuo
Spiesman Inouye 2013	0	1.90	Linear
Spiesman Inouye 2013	1.44	3.13	Linear
Spiesman Inouye 2013	4.86	0	Um limiar contínuo
Spiesman Inouye 2013	0.72	2.88	Linear
Spiesman Inouye 2013	0.49	1.94	Linear
Spiesman Inouye 2013	5.97	2.13	Um limiar contínuo
Spiesman Inouye 2013	1.89	2.11	Linear
Staude et al 2017	0.11	0.84	Linear
Toledo et al 2020	1.73	0	Um limiar contínuo
Toledo et al 2020	2.59	0.03	Um limiar contínuo
Tomasevic Marzluff 2017	4.07	2.62	Um limiar contínuo
Tomasevic Marzluff 2017	15.54	0.78	Um limiar contínuo
Tomasevic Marzluff 2017	0	1.74	Linear
Vega-Agavo et al 2021	0.71	3.58	Linear
Vega-Agavo et al 2021	1.87	1.52	Um limiar contínuo
Vega-Agavo et al 2021	0.30	2.16	Linear
Vega-Agavo et al 2021	0	3.56	Linear
Vega-Agavo et al 2021	1.72	5.04	Linear
Viljur et al 2020	1.39	1.60	Linear
With 2016	0	2.95	Linear
Zhang et al 2021	0	1.85	Linear

Legenda: para cada um dos 108 *datasets* selecionados (ID\_Estudo), ajustou-se os modelos linear e de um limiar contínuo, obtendo em sequência os valores de  $\Delta AICc$  de cada um desses modelos (i.e., segunda e terceira colunas, respectivamente). A partir da comparação dos valores de  $\Delta AICc$ , foi possível estabelecer qual modelo possuía o melhor ajuste final (i.e., quarta e última coluna), definido como o menor valor de  $\Delta AICc$  de acordo com os critérios de informação de Akaike (BURNHAM; ANDERSON, 2002; SYMONDS; MOUSSALLI, 2011). Ao final, selecionamos apenas os modelos com delta-AICc menor que dois ( $\Delta AICc < 2$ ) (96 *datasets*; ver Figura 1).

Fonte: A autora, 2023

**APÊNDICE B** – Detalhamento dos dados e resultados das comparações de modelos baseados em REA e em um limiar contínuo

Tabela 6 – *Datasets* selecionados e suas respectivas caracterizações de espécies e paisagens (continua)

ID_Estudo	Táxon	Grau de Especialização	Tipo de Habitat	Área da paisagem (km <sup>2</sup> ) / N° de paisagens analisadas	Distúrbio Histórico	Módulo da Latitude	Amplitude da cobertura de habitat (%)
Ahuatzin et al 2019	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.78 / 16	SIM	18.333333	99.99
Almeida-Gomes et al 2019	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.13 / 21	NÃO	22.45	85.08
Almeida-Gomes et al 2019	Vertebrado	Especialista	Floresta	6.15 / 21	NÃO	22.45	84.74
Alofs et al 2014	Planta	Especialista	Não florestal	0.003 / 24	NÃO	30	82.39
Alofs et al 2014	Planta	Especialista	Não florestal	0.003 / 50	SIM	29	88.08
Alofs et al 2014	Planta	Especialista	Não florestal	0.003 / 30	NÃO	30	65
Alvarado-Montero et al. 2021	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.13 / 72	SIM	21.8	81.4
Anunciacao et al 2021	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 15	NÃO	23.1925	56.06
Beca et al 2017	Vertebrado	Especialista	Floresta	12.56 / 22	NÃO	22	92.89
Boesing et al 2018	Vertebrado	Especialista	Floresta	12.56 / 40	SIM	21.66667	65.38
Boesing et al 2018	Vertebrado	Especialista	Floresta	12.56 / 52	SIM	22.91667	71.7
Branoff & Campos-Cerqueira 2021	Vertebrado	Todas as espécies	Não florestal	78 / 20	SIM	17	18.52
Branoff & Campos-Cerqueira 2021	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.78 / 20	SIM	17	23.15
Brito et al 2021	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 15	NÃO	6.432778	59.25
Chong et al 2019	Vertebrado	Todas as espécies	Não florestal	0.05 / 105	NÃO	1.25	99
Cook et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 22	NÃO	0.477222	37.3
Cook et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.78 / 22	NÃO	0.477222	53.07
Corro et al 2019	Planta	Todas as espécies	Não florestal	0.78 / 16	SIM	18.48333	99.99
Corro et al 2019	Invertebrado	Todas as espécies	Não florestal	0.78 / 16	SIM	18.48333	99.99
Dahal et al 2015	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	19.63 / 49	SIM	26.35	90.27

Tabela 6 – *Datasets* selecionados e suas respectivas caracterizações de espécies e paisagens (continuação)

Dahal et al 2015	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	19.63 / 45	SIM	26.35	83.34
Deak et al 2021	Planta	Todas as espécies	Não florestal	0.78 / 60	SIM	47	80.22
Deak et al 2021	Planta	Especialista	Não florestal	0.78 / 60	SIM	47	79.76
Echeverri et al 2019	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	1.17 / 150	NÃO	10.83333333	97.37
Farneda et al. 2019	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.78 / 14	NÃO	2.416666667	93.74
Farneda et al. 2019	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.78 / 17	SIM	9.183333333	93.97
Ferreira et al 2020 1	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 15	NÃO	14.83333333	42.2
Ferreira et al 2020 1	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 15	NÃO	14.83333333	18.2
Ferreira et al 2020 1	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 15	NÃO	14.83333333	60.13
Ferreira et al 2020 1	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 10	NÃO	14.83333333	18.28
Ferreira et al 2020 2	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 22	NÃO	12.45	54.08
Ferreira et al 2020 2	Invertebrado	Todas as espécies	Não florestal	3.14 / 10	NÃO	13.7	45.41
Ferreira et al 2020 2	Invertebrado	Todas as espécies	Não florestal	3.14 / 10	NÃO	13.46666667	46.08
Garcia et al 2018	Vertebrado	Todas as espécies	Não florestal	3.14 / 24	NÃO	43.39416667	36.49
Gutierrez-Chacon et al 2018	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 79	SIM	4	59.66
Koivula et al 2018	Vertebrado	Especialista	Floresta	1 / 91	SIM	46.71666667	99.99
Koivula et al 2018	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	1 / 91	SIM	46.71666667	99.1
Koivula et al 2018	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	1 / 91	SIM	46.71666667	99.1
Koivula et al 2018	Vertebrado	Especialista	Floresta	1 / 91	SIM	46.71666667	99.55
Landaverde- Gonzalez et al 2017	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.28 / 37	SIM	20.4	98.89
Lima et al 2020	Planta	Especialista	Floresta	36 / 11	NÃO	14.73333333	73.82
Lima Mariano-Neto 2014	Planta	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 25	SIM	23.01667	55.03
Lockhart Koper 2018	Vertebrado	Especialista	Não florestal	18.1 / 47	SIM	50	41.94
Lockhart Koper 2018	Vertebrado	Todas as espécies	Não florestal	18.1 / 47	SIM	50	42.46
Martin et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.19 / 10	SIM	14.41667	52

Tabela 6 – *Datasets* selecionados e suas respectivas caracterizações de espécies e paisagens (continuação)

Martin et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.19 / 10	SIM	14.41667	93.99
Martin et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.19 / 10	SIM	14.41667	85.99
Martin et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.19 / 10	SIM	14.41667	28.99
Martin et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.19 / 10	SIM	14.41667	49.99
Martin et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.19 / 10	SIM	14.41667	77.99
Martin et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.19 / 20	SIM	14.41667	41.99
Melo et al 2021	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	15.89 / 14	NÃO	12.83333	32.94
Merckx et al 2019	Invertebrado	Especialista	Floresta	0.08 / 84	NÃO	42.33333	99.77
Morante-Filho et al 2015	Vertebrado	Especialista	Floresta	12.56 / 40	NÃO	15.46667	79
Morante-Filho et al 2015	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 40	NÃO	15.46667	77.24
Morante-Filho et al 2015	Vertebrado	Especialista	Floresta	12.56 / 40	NÃO	15.46667	79.81
Moura et al 2013	Vertebrado	Especialista	Floresta	314 / 18	NÃO	2.85	64.62
Moura et al 2013	Vertebrado	Especialista	Floresta	314 / 18	NÃO	2.583333	45.99
Muylaert et al 2016	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 45	NÃO	21.55	73.06
Nanni Grau 2017	Vertebrado	Especialista	Floresta	9 / 24	NÃO	26	59.61
Nanni Grau 2017	Vertebrado	Especialista	Floresta	9 / 20	NÃO	26	91.94
Nery et al 2018	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	1.77 / 30	NÃO	23.1	80.28
Ocampo-Ariza et al 2019	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	1 / 16	NÃO	5	35.51
Ocampo-Ariza et al 2019	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	1 / 16	NÃO	5	41.61
Ocampo-Ariza et al 2019	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	1 / 16	NÃO	5	47.91
Ochoa-Quintero et al 2015	Vertebrado	Especialista	Não florestal	100 / 31	NÃO	11	77.37
Ortis et al 2021	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.78 / 67	SIM	45.36667	77.59
Pena et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.022 / 14	SIM	43.25	65.63
Pena et al 2020	Planta	Todas as espécies	Floresta	0.022 / 14	SIM	43.25	65.63
Pessoa et al 2016	Planta	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 100	NÃO	15.5	91.02

Tabela 6 – *Datasets* selecionados e suas respectivas caracterizações de espécies e paisagens (continuação)

Rakotomalala et al 2021	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.19 / 50	SIM	14.41667	94.4
Rakotomalala et al 2021	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.19 / 50	SIM	14.41667	94.6
Rassati et al 2017	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	314 / 12	NÃO	40.83333	40.73
Regolin et al 2017	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 22	NÃO	27.1	79.26
Regolin et al 2020	Vertebrado	Todas as espécies	Não florestal	201 / 20	NÃO	21	48.37
Reid et al 2016	Planta	Todas as espécies	Floresta	0.03 / 13	NÃO	8.783333	87.89
Rodrigues et al 2019	Invertebrado	Todas as espécies	Não florestal	0.2 / 116	NÃO	21	99.46
Rodrigues et al 2019	Invertebrado	Todas as espécies	Não florestal	0.2 / 116	NÃO	21	99.46
Samnegard et al 2015	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	1.54 / 27	NÃO	7.766667	35.44
Saturni et al 2016	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.28 / 84	SIM	21.8	84.27
Semper-Pascual et al 2018	Vertebrado	Especialista	Floresta	12.56 / 225	NÃO	19.15	96.22
Semper-Pascual et al 2018	Vertebrado	Especialista	Floresta	28.26 / 227	NÃO	19.15	99.75
Smith Mayfield 2015	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	0.03 / 35	NÃO	17.25	99.04
Sober et al 2020	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 40	SIM	58.36667	53.35
Soga et al 2015	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	12.56 / 48	SIM	43.93333	81.56
Soga et al 2015	Invertebrado	Especialista	Floresta	12.56 / 48	SIM	43.93333	87.59
Souza et al 2020	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 16	NÃO	15.46667	97.17
Spiesman Inouye 2013	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	1.13 / 15	SIM	30.23333	81.79
Spiesman Inouye 2013	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	1.13 / 15	SIM	30.23333	82.39
Spiesman Inouye 2013	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	1.13 / 15	SIM	30.23333	82.84
Spiesman Inouye 2013	Invertebrado	Todas as espécies	Floresta	1.13 / 15	SIM	30.23333	81.42
Spiesman Inouye 2013	Planta	Todas as espécies	Floresta	1.13 / 15	SIM	30.23333	81.68
Spiesman Inouye 2013	Planta	Todas as espécies	Floresta	1.13 / 15	SIM	30.23333	81.25

Tabela 6 – *Datasets* selecionados e suas respectivas caracterizações de espécies e paisagens (conclusão)

Spiesman Inouye 2013	Planta	Todas as espécies	Floresta	1.13 / 15	SIM	30.23333	81.99
Staude et al 2017	Planta	Todas as espécies	Não florestal	4 / 24	NÃO	30	44.44
Toledo et al 2020	Planta	Todas as espécies	Floresta	0.13 / 70	NÃO	23.38583	40.82
Toledo et al 2020	Planta	Todas as espécies	Floresta	0.13 / 38	NÃO	23.38583	49.85
Tomasevic Marzluff 2017	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 135	SIM	47.6	98.6
Tomasevic Marzluff 2017	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 135	SIM	47.6	99.01
Tomasevic Marzluff 2017	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 135	SIM	47.6	99.65
Vega-Agavo et al 2021	Vertebrado	Especialista	Floresta	3.14 / 12	NÃO	19.41667	77
Vega-Agavo et al 2021	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 12	NÃO	19.41667	77
Vega-Agavo et al 2021	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 12	NÃO	19.41667	77
Vega-Agavo et al 2021	Vertebrado	Especialista	Floresta	3.14 / 12	NÃO	19.41667	77
Vega-Agavo et al 2021	Vertebrado	Todas as espécies	Floresta	3.14 / 13	NÃO	19.41667	77
Viljur et al 2020	Invertebrado	Especialista	Floresta	12.56 / 402	SIM	58.36667	82.79
With 2016	Invertebrado	Todas as espécies	Não florestal	8.00E-04 / 36	SIM	41.36667	70.46
Zhang et al 2021	Planta	Especialista	Não florestal	0.08 / 82	NÃO	41.33333	93.19

Legenda: ao total, 108 *datasets* (ID\_Estudo) foram extraídos de 59 estudos distintos, obtidos após os critérios de seleção utilizados durante as fases de compilação e curadoria de dados. *Datasets* marcados em laranja representam aqueles que foram utilizados para o cálculo do valor médio de limiar ( $n = 17$ ). Observe que mais de um *dataset* pode pertencer ao mesmo estudo, por isso a necessidade de controlar a sua não-independência por meio de interceptos aleatórios na fase analítica do trabalho. Os *datasets* podem ser classificados em diferentes regiões climáticas de acordo com os valores do módulo de latitude: 0-20 (Trópicos), 20-50 (Região Temperada) e >50 (Região Boreal). Para mais detalhes sobre a extração e classificação de cada uma das variáveis independentes (segunda à sétima coluna), conferir a seção “Materiais e Métodos”.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 7 – Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos *datasets* utilizando seleção por *log-likelihood*

<b>Modelo</b>	<b>N° de <i>datasets</i></b>	<b>Porcentagem</b>
Um limiar contínuo	103	95.36
Função persistente 2	2	1.85
Logarítmico	1	0.93
Weibull-3	1	0.93
Logístico	1	0.93
Total	108	100

Legenda: Todos os modelos acima apresentaram melhor ajuste a pelo menos um dos 108 *datasets*, de acordo com o critério de seleção por *log-likelihood*, que não penaliza modelos tão complexos como aqueles com limiares. Os modelos que apresentaram maior generalidade foram o de um limiar contínuo, a função persistente 2 e o logarítmico.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 8 – Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos *datasets* com a riqueza bruta e a quantidade de habitat padronizada

<b>Modelo</b>	<b>N° de <i>datasets</i></b>	<b>Porcentagem</b>
Linear	22	20.37
Um limiar contínuo	19	17.59
Nulo	15	13.89
Exponencial negativo	13	12.04
Logarítmico	8	7.41
Potencial	6	5.56
Monod	5	4.63
Função persistente 2	5	4.63
Logístico	3	2.78
Kobayashi	3	2.78
Gompertz	2	1.85
Função persistente 1	2	1.85
Weibull-3	1	1.85
Assintótico	1	0.93
Potencial Rosenzweig	1	0.93
Racional	1	0.93
Total	108	100

Legenda: Todos os modelos acima apresentaram melhor ajuste a pelo menos um dos 108 *datasets*, de acordo com o critério de informação de Akaike. Os modelos que apresentaram maior generalidade foram o linear, de um limiar contínuo e o nulo.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 9 – Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos *datasets* com a riqueza bruta e a quantidade de habitat padronizada, utilizando seleção por *log-likelihood*

<b>Modelo</b>	<b>N° de <i>datasets</i></b>	<b>Porcentagem</b>
Um limiar contínuo	104	96.29
Função persistente 2	2	1.85
Weibull-3	1	0.93
Logístico	1	0.93
<b>Total</b>	<b>108</b>	<b>100</b>

Legenda: Todos os modelos acima apresentaram melhor ajuste a pelo menos um dos 108 *datasets*, de acordo com o critério de seleção por *log-likelihood*, que não penaliza modelos tão complexos como aqueles com limiares. Os modelos que apresentaram maior generalidade foram o de um limiar contínuo, a função persistente 2 e o Weibull-3.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 10 – Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos *datasets* com a riqueza e a quantidade de habitat brutas

<b>Modelo</b>	<b>N° de <i>datasets</i></b>	<b>Porcentagem</b>
Linear	23	21.30
Um limiar contínuo	16	14.81
Nulo	14	12.96
Exponencial negativo	13	12.04
Logarítmico	8	7.41
Potencial	7	6.48
Função persistente 2	6	5.56
Monod	5	4.63
Logístico	3	2.78
Kobayashi	3	2.78
Assintótico	2	1.85
Gompertz	2	1.85
Função persistente 1	2	1.85
Weibull-3	2	1.85
Potencial estendida 2	1	0.93
Racional	1	0.93
<b>Total</b>	<b>108</b>	<b>100</b>

Legenda: Todos os modelos acima apresentaram melhor ajuste a pelo menos um dos 108 *datasets*, de acordo com o critério de informação de Akaike. Os modelos que apresentaram maior generalidade foram o linear, de um limiar contínuo e o nulo.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 11 – Porcentagem de ajuste dos diferentes modelos de REA e de um limiar contínuo aos *datasets* com a riqueza e quantidade de habitat brutas, utilizando seleção por *log-likelihood*

<b>Modelo</b>	<b>N° de <i>datasets</i></b>	<b>Porcentagem</b>
Um limiar contínuo	103	95.36
Função persistente 2	2	1.85
Exponencial negativo	1	0.93
Weibull-3	1	0.93
Logístico	1	0.93
<b>Total</b>	<b>108</b>	<b>100</b>

Legenda: Todos os modelos acima apresentaram melhor ajuste a pelo menos um dos 108 *datasets*, de acordo com o critério de seleção por *log-likelihood*, que não penaliza modelos tão complexos como aqueles com limiares. Os modelos que apresentaram maior generalidade foram o de um limiar contínuo, a função persistente 2 e o exponencial negativo.

Fonte: A autora, 2023

**APÊNDICE C** – Performance das estruturas de autocorrelação aplicadas aos dados de PADDs

Tabela 12 - Performance das estruturas de autocorrelação para os cinco modelos com diferentes variáveis dependentes (continua)

<b>Todos os Vertebrados</b>					<b>Mamíferos</b>					<b>Anfíbios</b>				
<b>Tipo de Evento + Causa</b>					<b>Tipo de Evento + Causa</b>					<b>Tipo de Evento + Causa</b>				
<b>Estrutura</b>	<b>df</b>	<b>AICc</b>	<b>ΔAICc</b>	<b>wi</b>	<b>Estrutura</b>	<b>df</b>	<b>AICc</b>	<b>ΔAICc</b>	<b>wi</b>	<b>Estrutura</b>	<b>df</b>	<b>AICc</b>	<b>ΔAICc</b>	<b>wi</b>
corExp	6	11760.8	0.00	1	corExp	6	8185.6	0.00	1	corExp	6	7297.4	0.00	1
corRatio	6	11979.4	218.55	0	corRatio	6	8813.5	627.94	0	corRatio	6	7954.5	657.02	0
Nenhuma	5	12008.9	248.04	0	corGaus	6	8868.7	683.15	0	corGaus	6	8019.8	722.34	0
corGaus	6	12009.5	248.62	0	Nenhuma	5	8878.3	692.78	0	Nenhuma	5	8026.4	728.97	0
corLin	6	12010.9	250.05	0	corLin	6	8880.3	694.72	0	corLin	6	8028.4	730.94	0
corSpher	6	12010.9	250.06	0	corSpher	6	8880.4	694.80	0	corSpher	6	8028.4	730.99	0
<b>Répteis</b>					<b>Aves</b>									
<b>Tipo de Evento + Causa</b>					<b>Tipo de Evento + Causa</b>									
<b>Estrutura</b>	<b>df</b>	<b>AICc</b>	<b>ΔAICc</b>	<b>wi</b>	<b>Estrutura</b>	<b>df</b>	<b>AICc</b>	<b>ΔAICc</b>	<b>wi</b>					
corExp	6	7845.3	0.00	1	corExp	6	10987.3	0.00	1					
corRatio	6	8541.6	696.25	0	corRatio	6	11063.6	76.31	0					
corGaus	6	8614.5	769.21	0	Nenhuma	5	11080.5	93.20	0					
Nenhuma	5	8617.3	772.00	0	corLin	6	11082.5	95.21	0					
corLin	6	8619.3	773.99	0	corSpher	6	11082.5	95.22	0					
corSpher	6	8619.3	774.02	0	corGaus	6	11082.5	95.22	0					

Legenda: para cada modelo com uma variável dependente distinta (i.e., “Todos os Vertebrados”, “Mamíferos”, “Anfíbios”, “Répteis”, “Aves”), há seis versões alternativas de estruturas de autocorrelação que contém as mesmas variáveis independentes (“Tipo de Evento” e “Causa”). As versões de estruturas são a esférica (corSpher), linear (corLin), quadrática racional (corRatio), gaussiana (corGaus), ou exponencial (corExp). O modelo sem estrutura de autocorrelação

Tabela 12 - Performance das estruturas de autocorrelação para os cinco modelos com diferentes variáveis dependentes (conclusão)

é o modelo nulo (Nenhuma). O ajuste dos modelos com diferentes estruturas de autocorrelação foram comparados através da seleção de modelos baseada no AICc. df, graus de liberdade; AICc, Critério de Informação de Akaike corrigido;  $\Delta$ AICc, máximo AICc - mínimo AICc;  $w_i$ , peso do Critério de Akaike.

Fonte: A autora, 2023

**APÊNDICE D – Resultados complementares obtidos com as análises sobre os dados de PADDs**

Figura 17 – Padrão de distribuição por regiões globais da riqueza de cada táxon em APs que sofreram eventos PADD (continua)

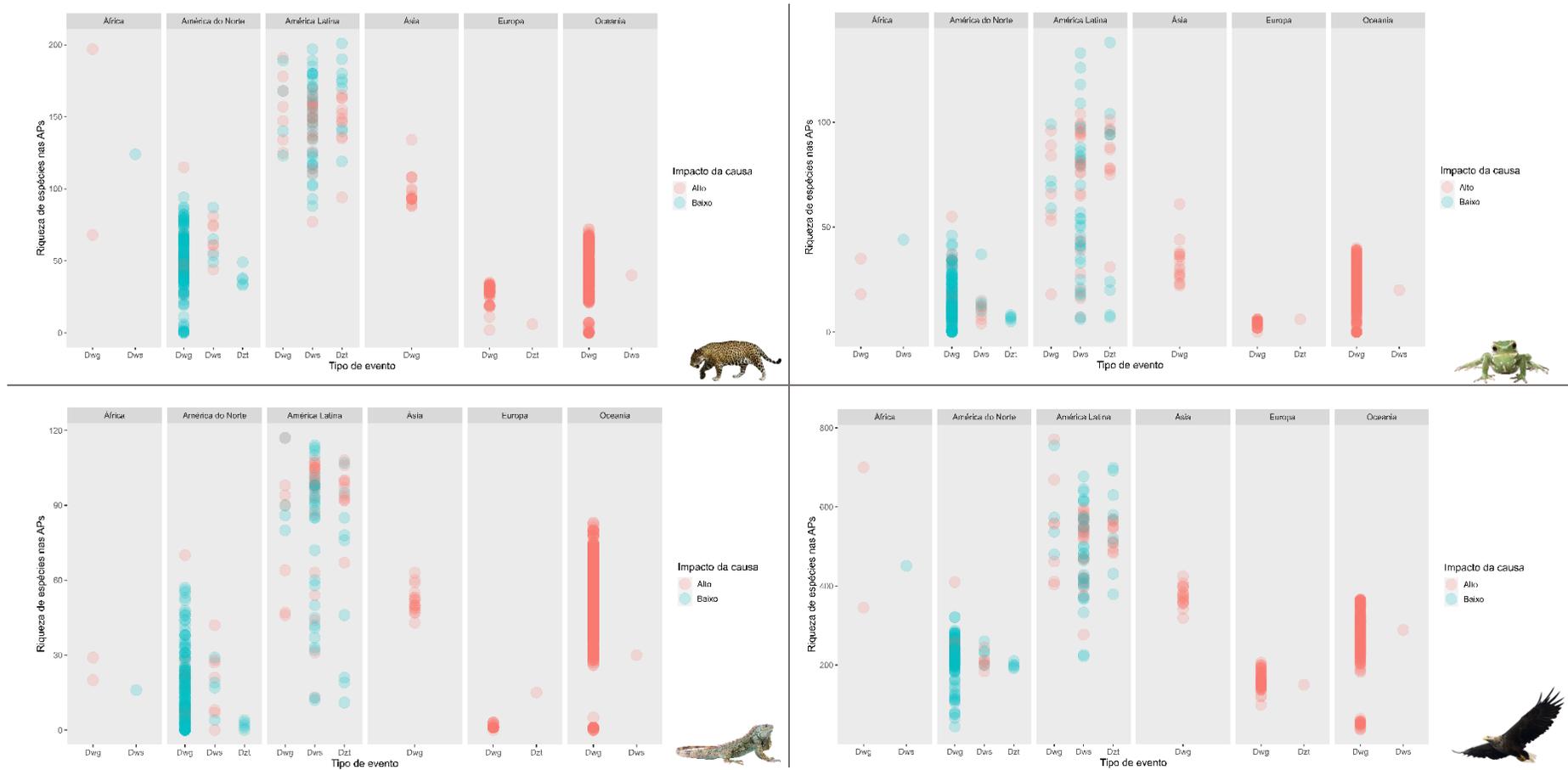
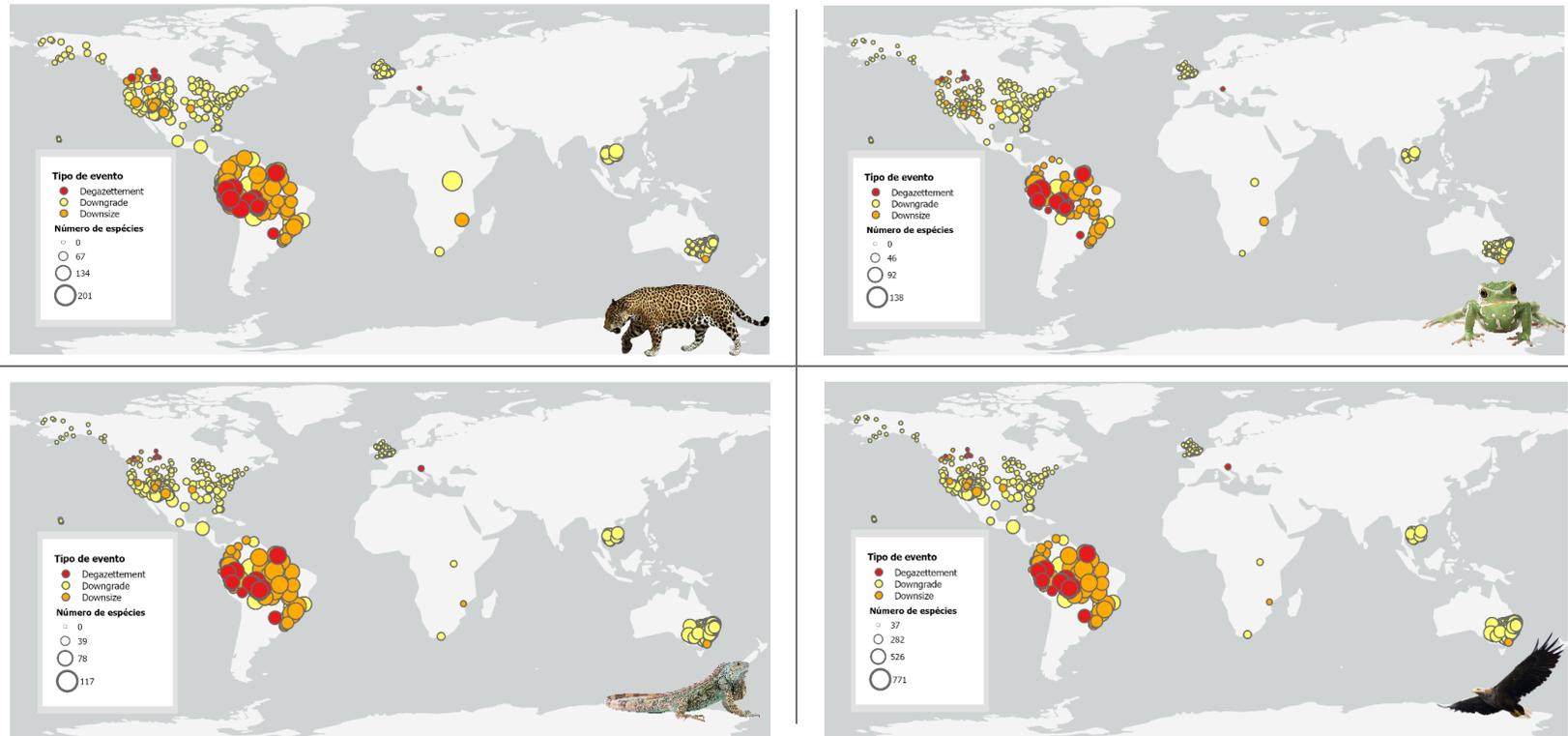


Figura 17 – Padrão de distribuição por regiões globais da riqueza de cada táxon em APs que sofreram eventos PADDD (conclusão)

Legenda: cada círculo representa uma AP que sofreu algum evento PADDD. É possível observar que a América Latina concentra APs com maior riqueza de espécies (padrão menos proeminente para anfíbios e répteis), enquanto a América do Norte concentra eventos com impacto baixo de causas de promulgação. A Ásia, Europa e Oceania, por sua vez, concentram eventos com impacto alto. Resultados para mamíferos, anfíbios, répteis e aves. Dwg: *downgrading*; Dws: *downsizing*; Dzt: *degazettement*.

Fonte: A autora, 2023

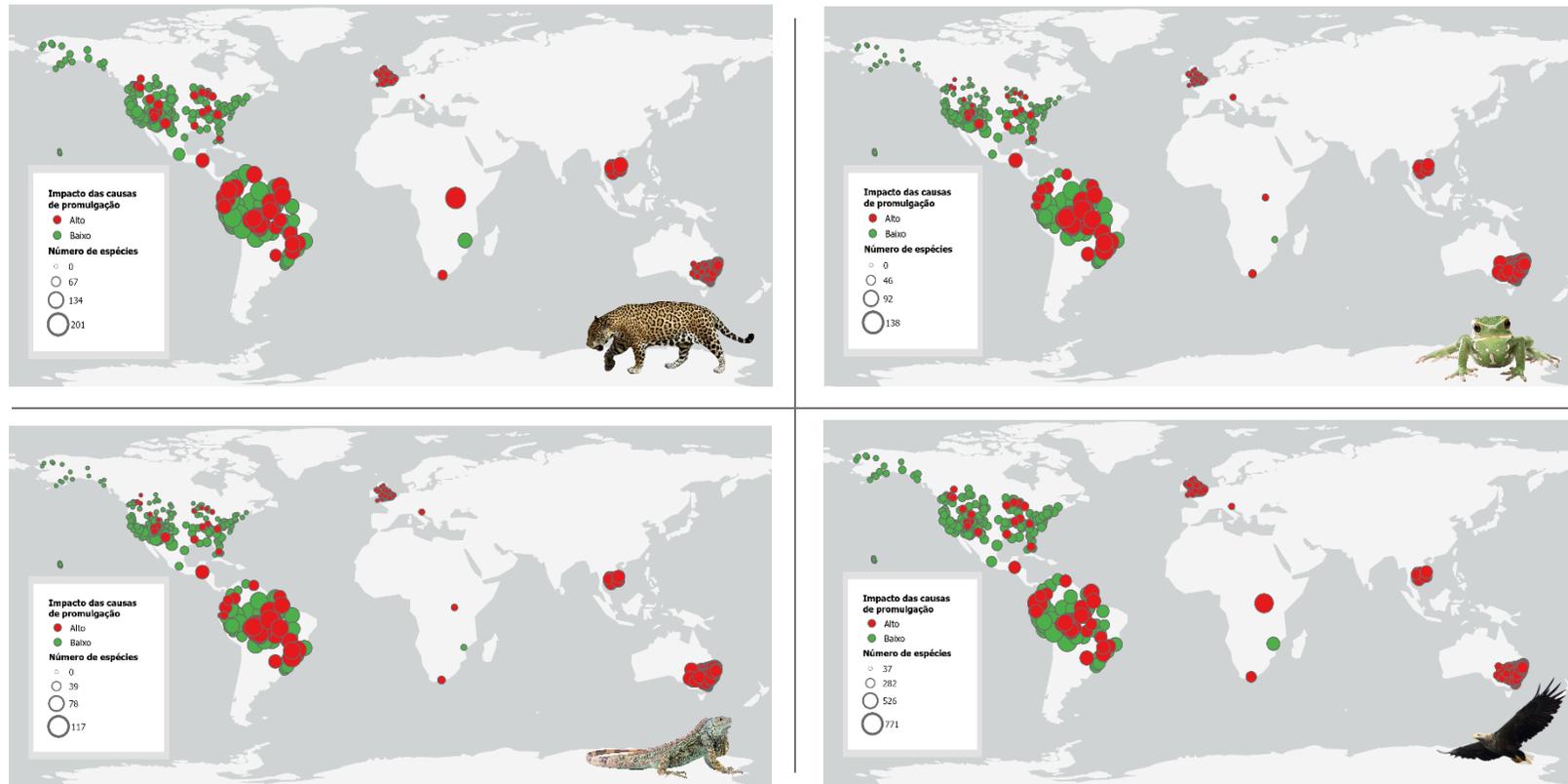
Figura 18 – Padrão de distribuição global da riqueza de cada táxon em APs que sofreram diferentes tipos de eventos PADDD



Legenda: cada círculo representa uma AP que sofreu algum evento PADDD. Quanto maior o número de espécies registrado em uma AP, maior será o raio do círculo: é possível observar, por exemplo, que APs em áreas tropicais apresentaram maior riqueza de espécies que APs nas demais regiões geográficas. Na região tropical, também é possível observar maior quantidade de APs que sofreram *downsizing* (círculos laranjas) ou *degazettement* (círculos vermelhos), enquanto que nas demais regiões os eventos *downgrading* (círculos amarelos) são mais comuns. Resultados para mamíferos, anfíbios, répteis e aves.

Fonte: A autora, 2023

Figura 19 – Padrão de distribuição global da riqueza de cada táxon de acordo com o impacto das causas de promulgação em APs



Legenda: cada círculo representa uma AP que sofreu algum evento PADDD. Quanto maior o número de espécies registrado em uma AP, maior será o raio do círculo: é possível observar, por exemplo, que APs em áreas tropicais apresentaram maior riqueza de espécies que APs nas demais regiões geográficas. Na região temperada, também é possível observar maior quantidade de APs cujo impacto das causas de promulgação do evento de PADDD seja alto (círculos vermelhos), em especial na Austrália e na Grã-Bretanha. Resultados para mamíferos, anfíbios, répteis e aves.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 13 – APs que sofreram *downsizing* e foram selecionadas para estimativa da perda potencial de espécies e de efeitos potenciais de limiares (continua)

<b>Nome da Área de Proteção</b>	<b>Região</b>	<b>País</b>	<b>Impacto da causa</b>	<b>Área afetada (km<sup>2</sup>)</b>	<b>Área original (km<sup>2</sup>)</b>	<b>Área afetada (%)</b>	<b>Espécies perdidas (%)</b>	<b>Espécies perdidas (n)</b>
Abattis and Mountain Cottica Classified Site	América Latina	Guiana Francesa	Baixo	160	320	50	72	614
Amazônia National Park	América Latina	Brasil	Alto	437.59	11145	4	46	426
Bears Ears National Monument	América do Norte	EUA	Alto	4657.37	5474	85	–	–
Campos Amazônicos National Park	América Latina	Brasil	Alto	21.9	8736	0	44	412
Chapada dos Veadeiros National Park	América Latina	Brasil	Baixo	6343.6	6480	98	–	–
Chorro el Indio National Park	América Latina	Venezuela	Baixo	56.86	166	34	63	439
Corumbiara State Park	América Latina	Brasil	Baixo	2019.8	5861	34	63	574
Croajingolong National Park	Oceania	Austrália	Alto	0.71	885	0	44	166
Cuenca Alta del Río Cali Forest Reserve Protectress National	América Latina	Colômbia	Baixo	8.586	69	12	51	328
El Zarza Wildlife Refuge	América Latina	Equador	Alto	2.871	36	8	48	316
Grand Staircase-Escalante National Monument	América do Norte	EUA	Alto	3488.29	7551	46	70	233
Guajará-Mirim State Park	América Latina	Brasil	Baixo	516.6	2588	20	55	486
Jamanxim National Park	América Latina	Brasil	Alto	8.6	8597	0	44	371

Tabela 13 – APs que sofreram *downsizing* e foram selecionadas para estimativa da perda potencial de espécies e de efeitos potenciais de limiares (conclusão)

Mapinguari National Park	América Latina	Brasil	Alto	84.7	15724	1	44	427
Margem Esquerda do Rio Negro Environmental Protection Area	América Latina	Brasil	Baixo	322.1	6432	5	47	437
Mont Grand Matoury National Nature Reserve	América Latina	Guiana Francesa	Alto	1.44	23	6	47	423
Quebrada Honda y Caños Parrado y Buque Forest Reserve Protectress National	América Latina	Colômbia	Alto	0.005	12	0	44	289
Rio Gregório Extractive Reserve	América Latina	Brasil	Baixo	400	3089	13	51	478
Río Meléndez Forest Reserve Protectress National	América Latina	Colômbia	Alto	2.01	18	11	50	298
Río Nare Forest Reserve Protectress National	América Latina	Colômbia	Baixo	0.807	88	1	44	257
Serra de Santa Bárbara State Park	América Latina	Brasil	Baixo	370.6	1572	24	57	426
Serra dos Três Irmãos State Ecological Station	América Latina	Brasil	Alto	99.7	998	10	49	465
Tapajós National Forest	América Latina	Brasil	Baixo	178.5	6000	3	46	422
Xingu State Park	América Latina	Brasil	Alto	39.4	134	29	60	393

Legenda: ao total, 22 APs foram incluídas nas análises de estimativa de perda potencial de espécies devido ao *downsizing* e observou-se que 2 APs tiveram mais de 70% de perda potencial de seu habitat original, de modo que foram incluídas na detecção de APs que tivessem ultrapassado o limiar de quantidade de habitat de 30% (assinaladas em laranja).

Fonte: A autora, 2023

Tabela 14 – Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Mamíferos”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial

<b>Modelo</b>	<b>Int</b>	<b>Variáveis independentes</b>	<b>df</b>	<b>logLik</b>	<b>AICc</b>	<b>delta</b>	<b>Wi</b>
<b>1</b>	76.23	Causa	4	-4067.3	8142.7	0.00	0.841
<b>Nulo</b>	74.15	—	3	-4069.9	8146.0	3.34	0.159
<b>3</b>	-20.35	Tipo de evento + Causa	6	-4086.7	8185.6	42.91	0.000
<b>2</b>	-21.49	Tipo de evento	5	-4090.6	8191.3	48.61	0.000

Legenda: os resultados são referentes aos três modelos de melhor ajuste e ao modelo nulo (que não possui variáveis independentes). O ajuste dos modelos com diferentes combinações de variáveis independentes foi comparado através da seleção de modelos baseada no AICc. As variáveis independentes analisadas explicaram pouco da variação da riqueza de espécies de mamíferos em APs que sofreram algum evento PADDD no GLS global (Pseudo-R<sup>2</sup> McFadden < 0.001; Pseudo-R<sup>2</sup> Cox and Snell < 0.001; Pseudo-R<sup>2</sup> Nagelkerke < 0.001). Int, valor do intercepto; df, graus de liberdade; logLik, logLikelihood (verossimilhança) do modelo; AICc, Critério de Informação de Akaike corrigido; delta, máximo AICc - mínimo AICc; wi, peso do Critério de Akaike.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 15 – Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Anfíbios”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial

<b>Modelo</b>	<b>Int</b>	<b>Variáveis independentes</b>	<b>df</b>	<b>logLik</b>	<b>AICc</b>	<b>delta</b>	<b>Wi</b>
<b>1</b>	25.31	Causa	4	-3609.7	7227.5	0.00	0.713
<b>Nulo</b>	25.59	—	3	-3611.6	7229.3	1.82	0.287
<b>2</b>	-8.20	Tipo de evento	5	-3635.2	7280.5	52.97	0.000
<b>3</b>	-9.96	Tipo de evento + Causa	6	-3642.7	7297.4	69.94	0.000

Legenda: os resultados são referentes aos três modelos de melhor ajuste e ao modelo nulo (que não possui variáveis independentes). O ajuste dos modelos com diferentes combinações de variáveis independentes foi comparado através da seleção de modelos baseada no AICc. As variáveis independentes analisadas explicaram pouco da variação da riqueza de espécies de anfíbios em APs que sofreram algum evento PADDD no GLS global (Pseudo-R<sup>2</sup> McFadden < 0.001; Pseudo-R<sup>2</sup> Cox and Snell < 0.001; Pseudo-R<sup>2</sup> Nagelkerke < 0.001). Int, valor do intercepto; df, graus de liberdade; logLik, logLikelihood (verossimilhança) do modelo; AICc, Critério de Informação de Akaike corrigido; delta, máximo AICc - mínimo AICc; wi, peso do Critério de Akaike.

Fonte: A autora, 2023

Tabela 16 – Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Répteis”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial

Modelo	Int	Variáveis independentes	df	logLik	AICc	delta	Wi
2	42.91	Tipo de evento	5	-3874.5	7759.0	0.00	1
3	-42.68	Tipo de evento + Causa	6	-3916.6	7845.3	86.32	0
1	-41.54	Causa	4	-3922.0	7852.1	93.10	0
Nulo	-42.93	—	3	-3924.5	7855.1	96.08	0

Legenda: os resultados são referentes aos três modelos de melhor ajuste e ao modelo nulo (que não possui variáveis independentes). O ajuste dos modelos com diferentes combinações de variáveis independentes foi comparado através da seleção de modelos baseada no AICc. As variáveis independentes analisadas explicaram de 1% a 10,8% da riqueza de espécies de répteis em APs que sofreram algum evento PADDD no GLS global (Pseudo-R<sup>2</sup> McFadden = 0.013; Pseudo-R<sup>2</sup> Cox and Snell = 0.107; Pseudo-R<sup>2</sup> Nagelkerke = 0.108). Int, valor do intercepto; df, graus de liberdade; logLik, logLikelihood (verossimilhança) do modelo; AICc, Critério de Informação de Akaike corrigido; delta, máximo AICc - mínimo AICc; wi, peso do Critério de Akaike.

Fonte: A autora, 2023

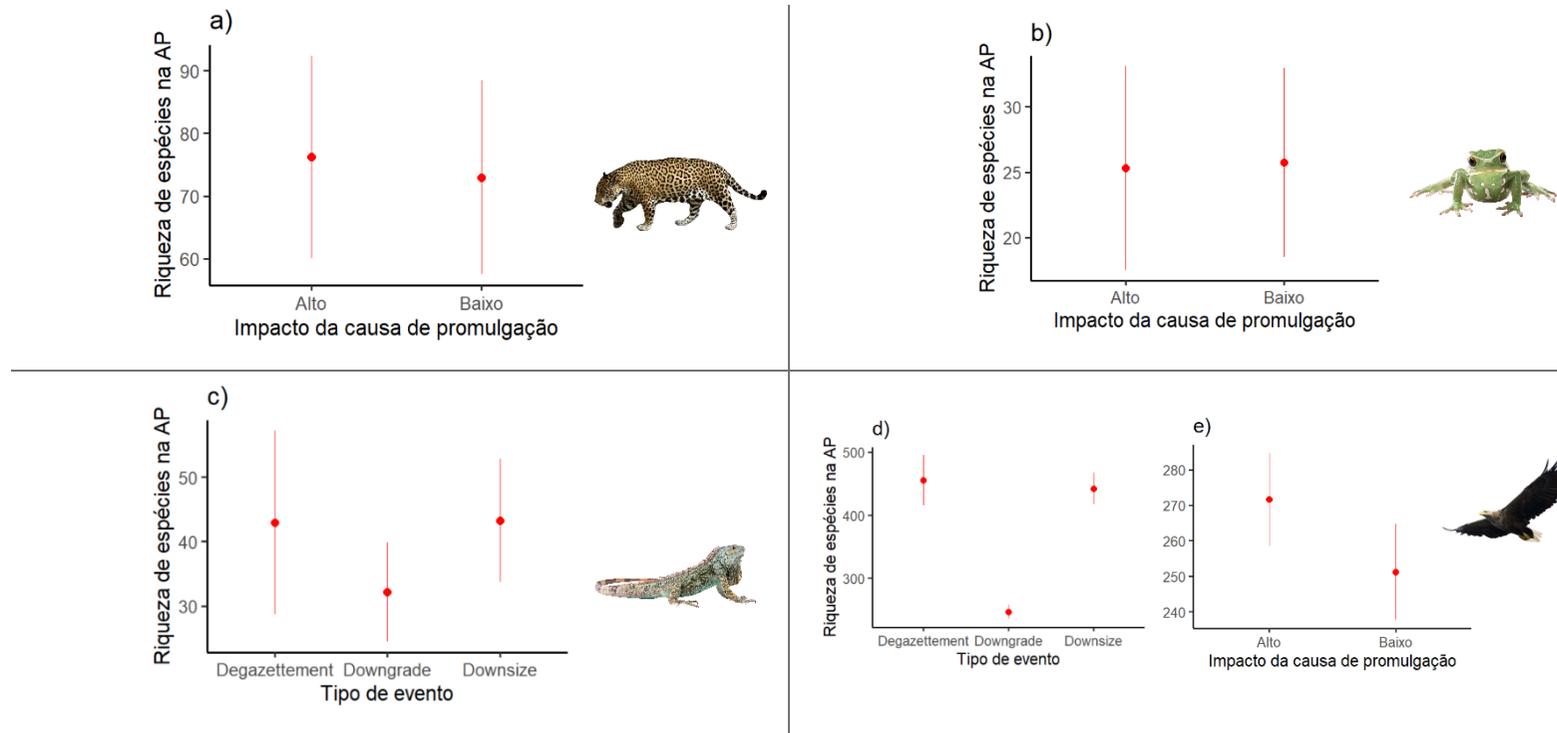
Tabela 17 – Resultado da seleção de modelos para a variável dependente “Aves”, utilizando um GLS com estrutura de autocorrelação exponencial

Modelo	Int	Variáveis independentes	df	logLik	AICc	delta	Wi
3	460.5	Tipo de evento + Causa	6	-5487.6	10987.3	0.00	0.988
2	447.7	Tipo de evento	5	-5493.0	10996.1	8.80	0.012
1	310.0	Causa	4	-5560.5	11129.1	141.80	0.000
Nulo	297.3	—	3	-5565.0	11136.0	148.66	0.000

Legenda: os resultados são referentes aos três modelos de melhor ajuste e ao modelo nulo (que não possui variáveis independentes). O ajuste dos modelos com diferentes combinações de variáveis independentes foi comparado através da seleção de modelos baseada no AICc. As variáveis independentes analisadas explicaram de 1% a 13,3% da riqueza de espécies de aves em APs que sofreram algum evento PADDD no GLS global (Pseudo-R<sup>2</sup> McFadden = 0.012; Pseudo-R<sup>2</sup> Cox and Snell = 0.132; Pseudo-R<sup>2</sup> Nagelkerke = 0.132). Int, valor do intercepto; df, graus de liberdade; logLik, logLikelihood (verossimilhança) do modelo; AICc, Critério de Informação de Akaike corrigido; delta, máximo AICc - mínimo AICc; wi, peso do Critério de Akaike.

Fonte: A autora, 2023

Figura 20 – Resposta da riqueza de espécies de cada táxon ao tipo de evento PADDD e ao impacto de suas causas de promulgação



Legenda: (a)-(b)-(e) diferença na riqueza de espécies de vertebrados entre APs com distintos graus de impacto das causas de promulgação; (c)-(d) diferença na riqueza de espécies de vertebrados entre APs que sofreram diferentes tipos de eventos PADDD. Gráficos gerado a partir das análises GLS, representando os erros padrão associados às diferentes médias dos grupos. Para mamíferos e anfíbios, apenas o grau de impacto das causas de promulgação foi incluído como variável independente no modelo de melhor ajuste, enquanto que para répteis, o tipo de evento. Somente as aves apresentaram padrão semelhante ao detectado globalmente (Figura 8).

Fonte: A autora, 2023

**APÊNDICE E** – Dados extraídos do estudo empírico para construção das comunidades simuladas

Tabela 18 – Dados da paisagem do estudo empírico de anfíbios (Anura) realizado no município de Cachoeira de Macacu, estado do Rio de Janeiro, Brasil

<b>Fragmentos</b>	<b>Área (ha)</b>	<b>Abundância</b>	<b>Riqueza</b>	<b>Esforço amostral (h)</b>
<b>F1</b>	26.42	198	17	60
<b>F2</b>	11.65	222	16	42
<b>F3</b>	132.65	307	19	96
<b>F4</b>	6.67	148	13	36
<b>F5</b>	4.67	77	10	36
<b>F6</b>	26.74	109	18	60
<b>F7</b>	271.95	126	13	114
<b>F8</b>	7.49	60	12	30
<b>F9</b>	5.88	32	7	30
<b>F10</b>	15.17	59	7	42
<b>F11</b>	8.92	59	7	42
<b>F12</b>	80.89	99	8	66
<b>F13</b>	6.11	62	5	28
<b>F14</b>	9.54	26	5	28
<b>F15</b>	5.1	113	6	21
<b>F16</b>	4.09	15	5	28
<b>F17</b>	13.51	65	7	30
<b>F18</b>	42.79	83	7	41
<b>F19</b>	619.02	425	23	118
<b>F20</b>	1.87	17	3	22
<b>F21</b>	15.37	59	5	30

Legenda: área em hectares (ha), abundância e riqueza total de espécies de anuros, bem como o esforço amostral empreendido em horas (h), para cada um dos 21 fragmentos amostrados na paisagem do estudo empírico. O esforço amostral em horas foi obtido por meio da aplicação do método de pesquisa de encontro visual, desenvolvido por Crump e Scott (1994).

Fonte: Almeida e Rocha (2014); Almeida et al. (2022)

Tabela 19 – Espécies de anuros registradas pelo método de pesquisa de encontro visual na paisagem do estudo empírico (continua)

Espécies	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	F14	F15	F16	F17	F18	F19	F20	F21
<i>Adenomera marmorata</i>	1	40	49	76	32	14	15	5	11	30	12	75	56	17	0	9	27	60	143	15	36
<i>Aplastodiscus eugenioi</i>	0	3	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Boana albomarginata</i>	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0
<i>Boana faber</i>	1	0	5	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	1	0
<i>Boana semilineata</i>	4	0	2	0	1	6	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	51	0	1
<i>Chiasmocleis lacrimae</i>	118	7	4	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Dendropsophus anceps</i>	2	0	16	8	2	4	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus berthaltutiae</i>	0	0	22	0	0	4	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus bipunctatus</i>	0	1	0	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Dendropsophus decipiens</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Dendropsophus elegans</i>	2	3	1	2	0	7	5	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Dendropsophus giesleri</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus meridianus</i>	0	0	1	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus minutus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0
<i>Dendropsophus seniculus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euparkerella brasiliensis</i>	1	9	89	34	8	6	17	1	9	0	0	1	0	1	0	0	20	16	27	1	0
<i>Haddadus binotatus</i>	0	4	13	1	1	0	40	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	3	57	0	14
<i>Ischnocnema guentheri</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45	0	0

Tabela 19 – Espécies de anuros registradas pelo método de pesquisa de encontro visual na paisagem do estudo empírico (continuação)

<i>Ischnocnema octavioi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	4	0	0
<i>Itapotihyla langsdorffii</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Leptodactylus latrans</i>	1	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus spixi</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ololygon argyreornata</i>	8	85	14	12	4	8	0	1	0	0	4	0	2	0	78	0	0	0	0	0	0
<i>Ololygon humilis</i>	0	1	31	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phithecopus rohdei</i>	0	0	12	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5	0	0
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
<i>Physalaemus signifer</i>	14	41	16	3	4	2	10	5	1	1	0	0	0	0	23	0	13	0	5	0	7
<i>Rhinella hoogmoedi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Rhinella ornata</i>	5	7	2	0	0	4	3	1	1	2	7	10	1	3	1	1	0	1	13	0	1
<i>Scinax alter</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Scinax cuspidatus</i>	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax similis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax aff. x-signatus</i>	20	15	26	6	23	41	11	39	8	21	31	8	2	4	8	3	0	1	7	0	0
<i>Stereocyclops parkeri</i>	15	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Trachycephalus mesophaeus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Trachycephalus nigromaculatus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Abundância total</b>	<b>198</b>	<b>222</b>	<b>307</b>	<b>148</b>	<b>77</b>	<b>109</b>	<b>126</b>	<b>60</b>	<b>32</b>	<b>59</b>	<b>59</b>	<b>99</b>	<b>62</b>	<b>26</b>	<b>113</b>	<b>15</b>	<b>65</b>	<b>83</b>	<b>425</b>	<b>17</b>	<b>59</b>

Tabela 19 – Espécies de anuros registradas pelo método de pesquisa de encontro visual na paisagem do estudo empírico (conclusão)

<b>Riqueza total</b>	17	16	19	13	10	18	13	12	7	7	7	8	5	5	6	5	7	7	23	3	5
----------------------	----	----	----	----	----	----	----	----	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	---	---

Legenda: a abundância relativa de cada espécie de anuro foi dada para cada um dos 21 fragmentos da paisagem do estudo empírico. O método de pesquisa de encontro visual, desenvolvido por Crump e Scott (1994), foi aplicado para amostragem dos anuros. No maior fragmento (F19), 425 indivíduos de 23 espécies foram coletados, enquanto no menor (F 20) 17 indivíduos de 3 espécies.

Fonte: Almeida e Rocha (2014); Almeida et al. (2022)

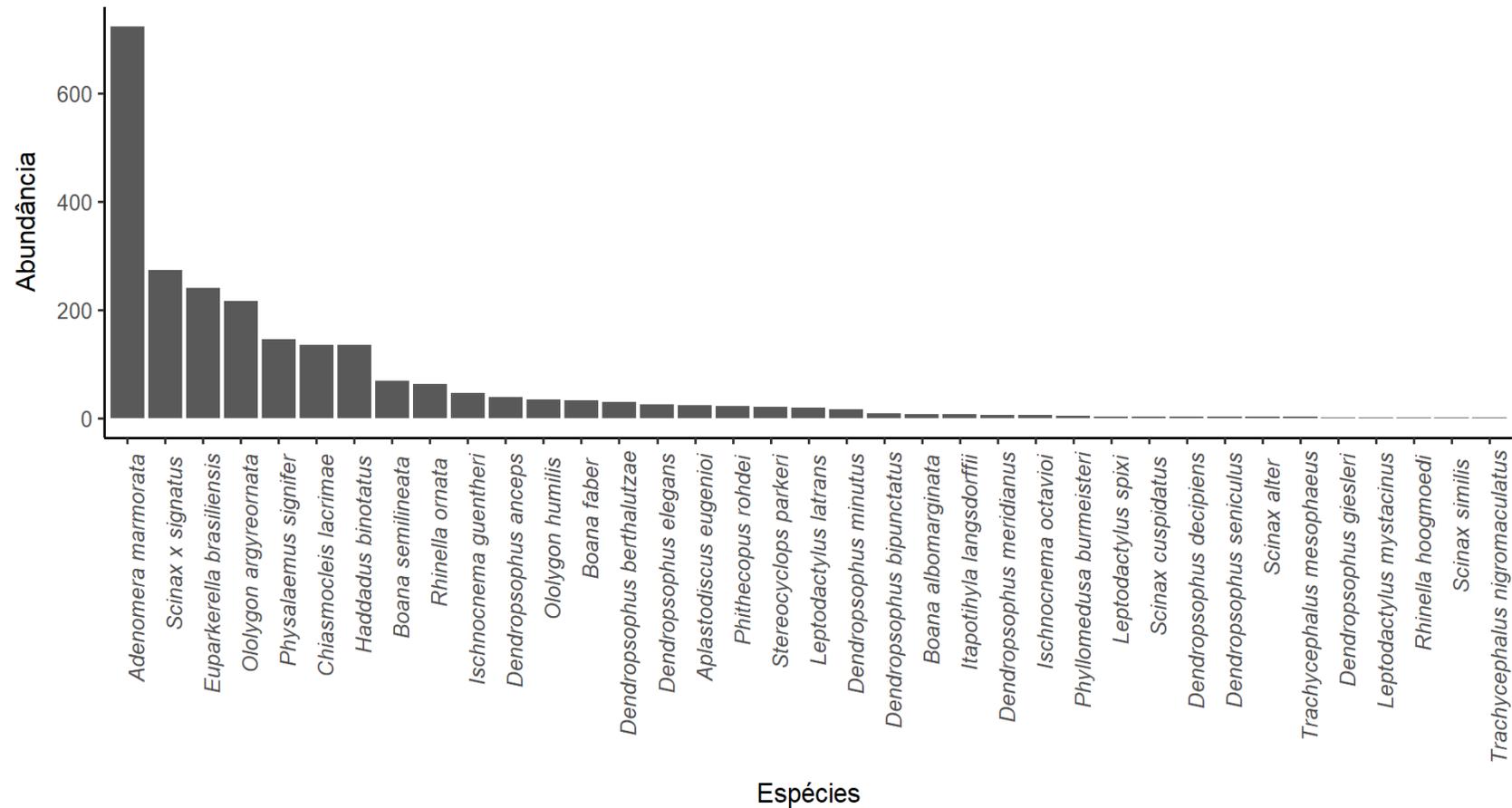
Tabela 20 – Correspondência entre os tamanhos dos fragmentos na paisagem do estudo empírico e na paisagem simulada

<b>Fragmentos</b>	<b>Área original (ha)</b>	<b>Área na paisagem simulada (nº de células)</b>
<b>F1</b>	26.42	178
<b>F2</b>	11.65	270
<b>F3</b>	132.65	2653
<b>F4</b>	6.67	233
<b>F5</b>	4.67	191
<b>F6</b>	26.74	535
<b>F7</b>	271.95	5439
<b>F8</b>	7.49	122
<b>F9</b>	5.88	307
<b>F10</b>	15.17	102
<b>F11</b>	8.92	528
<b>F12</b>	80.89	1612
<b>F13</b>	6.11	93
<b>F14</b>	9.54	133
<b>F15</b>	5.1	37
<b>F16</b>	4.09	82
<b>F17</b>	13.51	150
<b>F18</b>	42.79	856
<b>F19</b>	619.02	12380
<b>F20</b>	1.87	303
<b>F21</b>	15.37	118

Legenda: os tamanhos de fragmentos na paisagem simulada foram calculados levando-se em conta a resolução das células (0.0033 unidades de medida), por meio da função "lsm\_p\_area" do pacote "*landscapemetrics*" (Hesselbarth et al., 2019) do ambiente R. Dessa forma, foi possível manter a proporcionalidade das dimensões dos fragmentos originais do estudo empírico.

Fonte: A autora, 2023

Figura 21 – Histograma com a distribuição da abundância relativa das espécies de anuros coletados no município de Cachoeira de Macacu, estado do Rio de Janeiro, Brasil



Legenda: a abundância relativa de cada espécie foi disponibilizada pelos estudos de Almeida e Rocha (2014) e Almeida et al. (2022). O método de pesquisa de encontro visual, desenvolvido por Crump e Scott (1994), foi aplicado para amostragem dos anuros. A espécie com o maior número de indivíduos foi *Adenomera marmorata* (n = 723), enquanto a com menor número foi *Trachycephalus nigromaculatus* (n = 1).

Fonte: A autora, 2023

**APÊNDICE F – Gradientes de distribuição de indivíduos nos fragmentos das distintas comunidades simuladas**

Figura 22 – Densidade de indivíduos em cada fragmento das distintas comunidades simuladas, sob diferentes esquemas amostrais (continua)

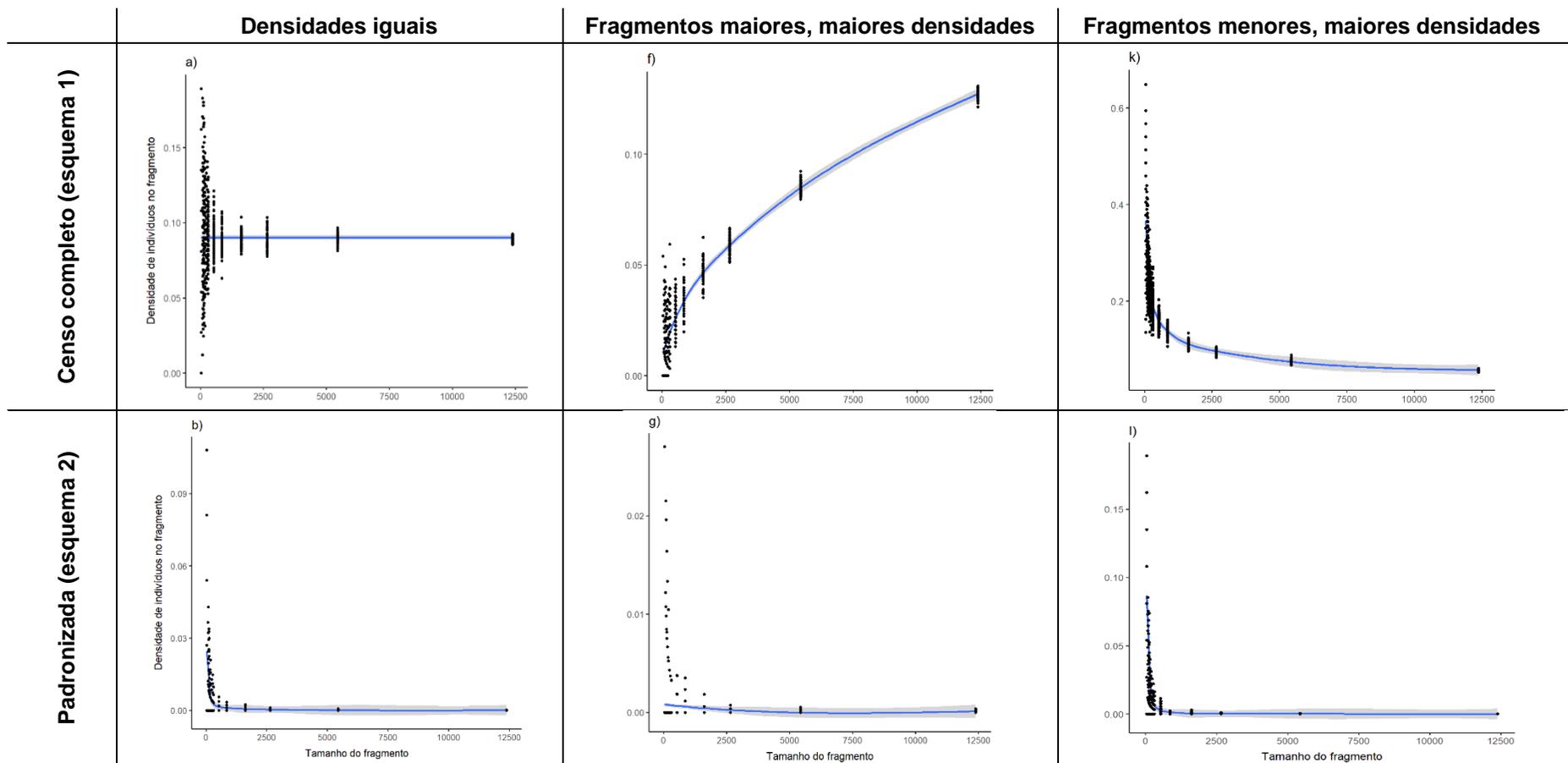


Figura 22 – Densidade de indivíduos em cada fragmento das distintas comunidades simuladas, sob diferentes esquemas amostrais (continuação)

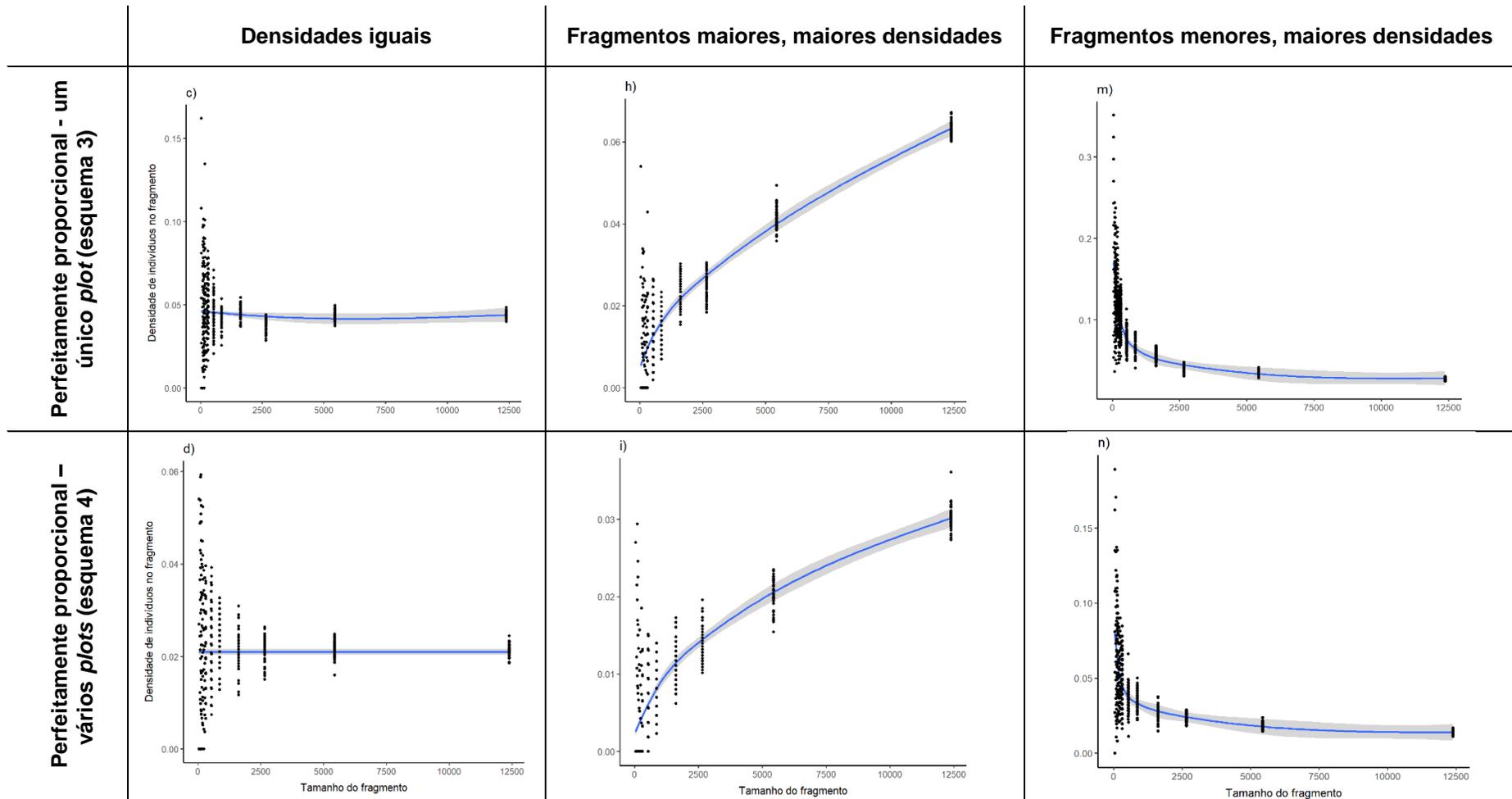
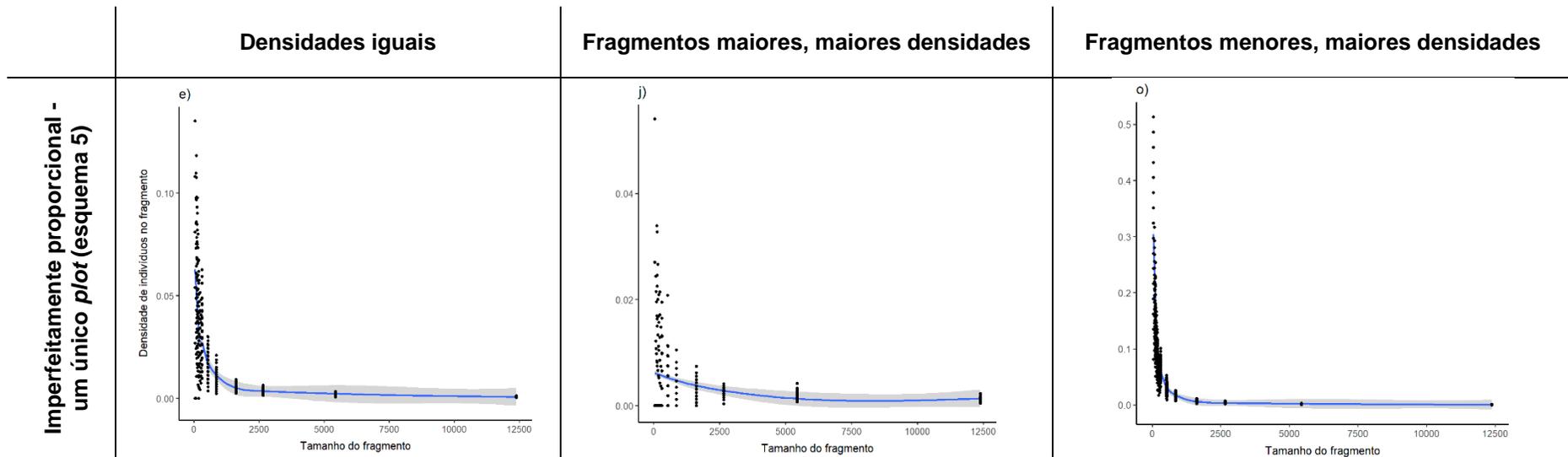


Figura 22 – Densidade de indivíduos em cada fragmento das distintas comunidades simuladas, sob diferentes esquemas amostrais (conclusão)

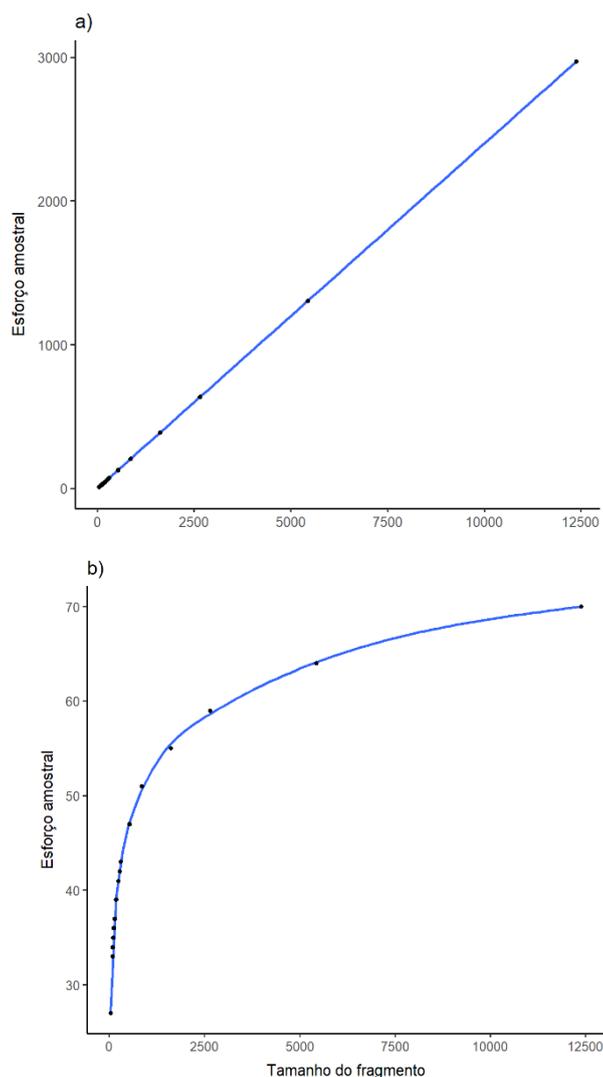


Legenda: 15 densidades de indivíduos em cada fragmento da paisagem simulada são representadas por cada uma das células acima, geradas por uma combinação específica de um esquema amostral (linhas) aplicado a uma das três comunidades simuladas (colunas). Os 21 fragmentos foram organizados de forma crescente em tamanho (i.e., número de células) como variável independente, de modo que houve um valor de densidade (variável dependente) obtido para cada respectivo fragmento. Os valores de densidade foram obtidos por meio do quociente entre 1) a soma de todos os indivíduos de todas as espécies amostrados em todos os *plots* presentes em cada fragmento (ou na totalidade da área do fragmento, no caso do censo completo); e 2) o tamanho de cada fragmento. Observa-se que apenas esquemas não-enviesados produziram gráficos de densidade semelhantes àqueles produzidos pelo censo completo (a, f e k). As linhas de tendência estão representadas para cada gráfico, bem como seus respectivos intervalos de confiança (95%). Cada ponto dos gráficos representa um valor de densidade obtido em cada uma das 50 iterações. Observe que houve maior variabilidade no eixo y para fragmentos pequenos, causada pela sensibilidade que os valores de densidade nestes fragmentos apresentam à adição ou remoção de poucos indivíduos, que ocorre devido à estocasticidade do modelo.

Fonte: A autora, 2023

## APÊNDICE G – Diferenças no esforço aplicado em esquemas de amostragem enviesados e não-enviesados

Figura 23 – Esforço amostral aplicado em esquemas de amostragem enviesados e não-enviesados

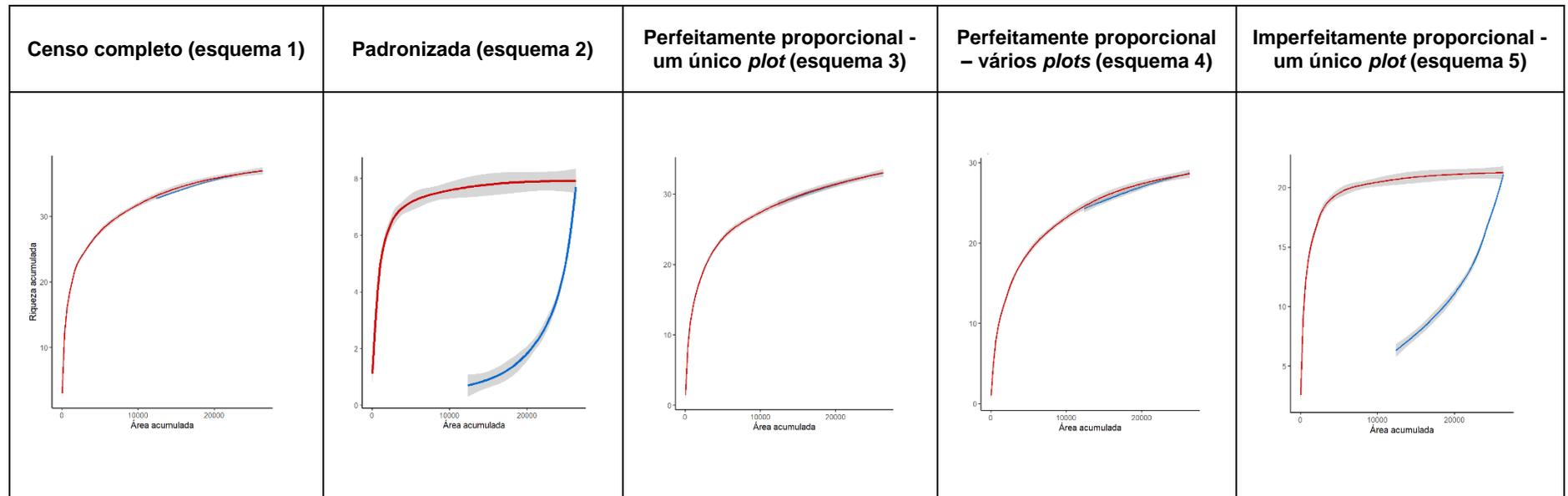


Legenda: o esforço amostral perfeitamente proporcional (a) foi aplicado aos esquemas não-enviesados 3 e 4. O esforço em (b) não foi perfeitamente proporcional, tendo sido aplicado ao esquema enviesado 5. A variável independente foi organizada na ordem crescente de tamanho dos 21 fragmentos (tamanho = número de células), enquanto que a variável dependente corresponde ao número de células dentro ou em contato com os *plots* utilizados nos diferentes esquemas amostrais.

Fonte: A autora, 2023

## APÊNDICE H – Curvas SLOSS obtidas a partir da aplicação dos diferentes esquemas amostrais nas comunidades simuladas

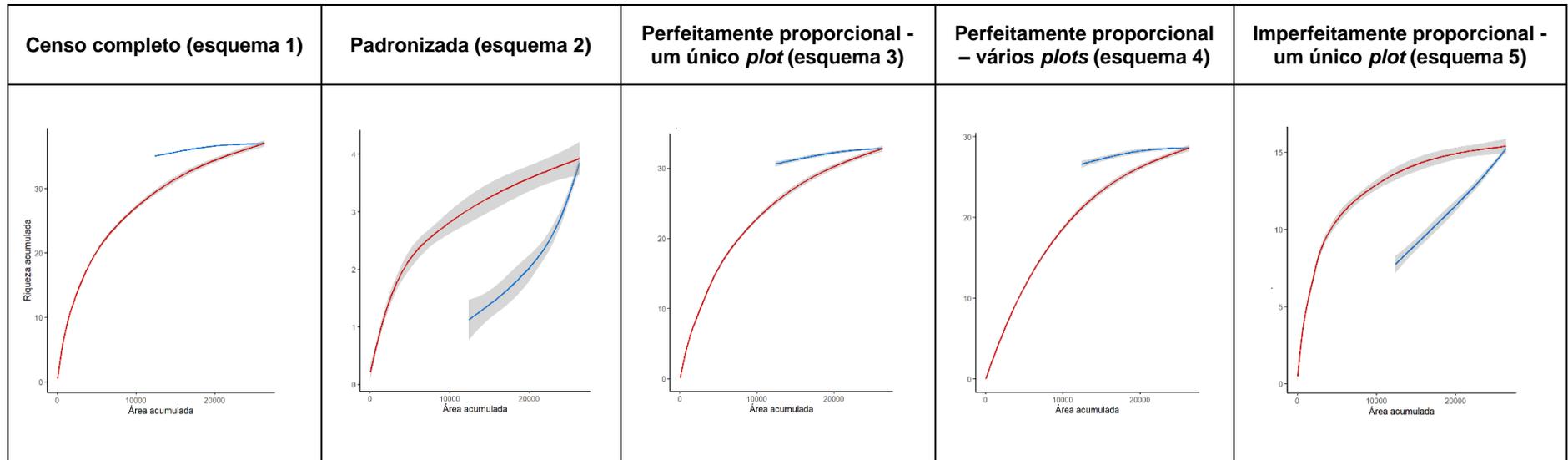
Figura 24 – Curvas SLOSS resultantes dos diferentes esquemas amostrais aplicados à comunidade simulada com densidades de indivíduos iguais em todos os fragmentos



Legenda: sob censo completo e na comunidade gerada pelo algoritmo de modelo estático de posicionamento aleatório, LTS = STL, padrão também detectado quando esquemas não-enviesados foram utilizados (3 e 4). Esquemas enviesados (2 e 5), por sua vez, geraram resultados STL > LTS. Linhas vermelhas correspondem a STL e linhas azuis correspondem a LTS, às quais estão associados seus respectivos intervalos de confiança de 95% (área hachurada em cinza), gerados a partir de 50 iterações.

Fonte: A autora, 2023

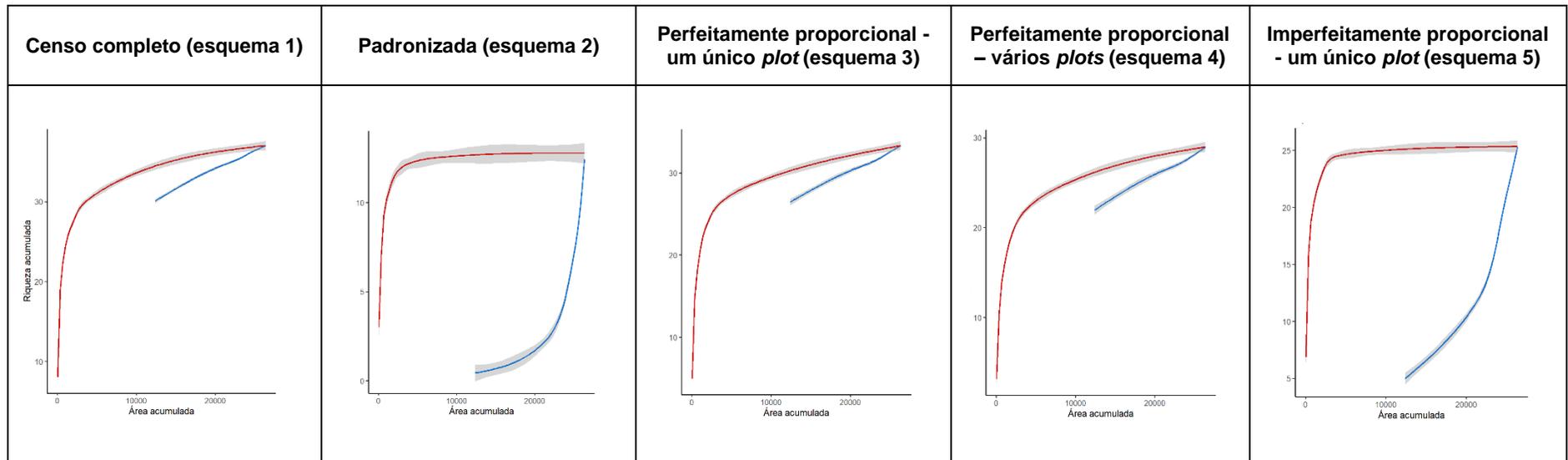
Figura 25 – Curvas SLOSS resultantes dos diferentes esquemas amostrais aplicados à comunidade simulada com maiores densidades de indivíduos em fragmentos maiores



Legenda: sob censo completo e na comunidade com o algoritmo de posicionamento aleatório modificado para maior alocação de indivíduos em fragmentos maiores (ver detalhes na seção “Materiais e Métodos”),  $LTS > STL$ , padrão também detectado quando esquemas não-enviesados foram utilizados (3 e 4). Esquemas enviesados (2 e 5), por sua vez, geraram resultados  $STL > LTS$ . Linhas vermelhas correspondem a STL e linhas azuis correspondem a LTS, às quais estão associados seus respectivos intervalos de confiança de 95% (área hachurada em cinza), gerados a partir de 50 iterações.

Fonte: A autora, 2023

Figura 26 – Curvas SLOSS resultantes dos diferentes esquemas amostrais aplicados à comunidade simulada com maiores densidades de indivíduos em fragmentos menores



Legenda: sob censo completo e na comunidade com o algoritmo de posicionamento aleatório modificado para maior alocação de indivíduos em fragmentos menores (ver detalhes na seção “Materiais e Métodos”),  $STL > LTS$ , padrão também detectado tanto em esquemas não-enviesados (3 e 4) quanto enviesados (2 e 5). Linhas vermelhas correspondem a STL e linhas azuis correspondem a LTS, às quais estão associados seus respectivos intervalos de confiança de 95% (área hachurada em cinza), gerados a partir de 50 iterações.

Fonte: A autora, 2023