



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

Marco Aurélio Ferreira da Silva

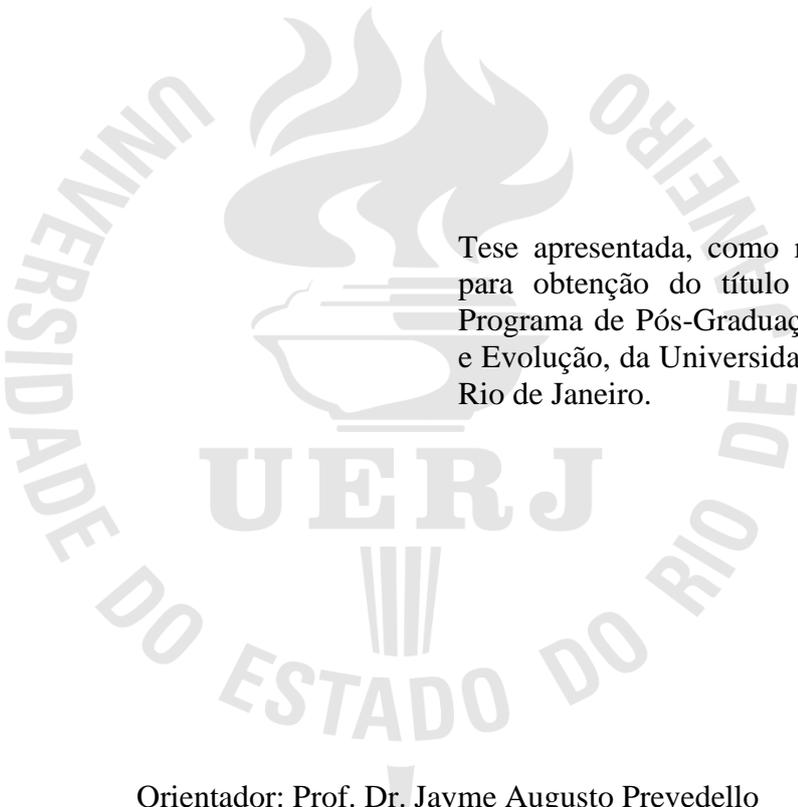
**Modelos nulos, efeitos estocásticos e padrões de distribuição e
abundância de espécies em paisagens fragmentadas**

Rio de Janeiro

2021

Marco Aurélio Ferreira da Silva

Modelos nulos, efeitos estocásticos e padrões de distribuição e abundância de espécies em paisagens fragmentadas



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

2021

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

S586

Silva, Marco Aurélio Ferreira da.

Modelos nulos, efeitos estocásticos e padrões de distribuição e abundância de espécies em paisagens fragmentadas / Marco Aurélio Ferreira da Silva. - 2021.
127 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. Ecologia - Métodos estatísticos - Teses. 2. Biogeografia - Teses. 3. Pequenos mamíferos - Teses. I. Prevedello, Jayme Augusto. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 574:519.23

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

25 / 03 / 2022

Data

Marco Aurélio Ferreira da Silva

**Modelos nulos, efeitos estocásticos e padrões de distribuição e abundância de espécies
em paisagens fragmentadas**

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 30 de agosto de 2021.

Banca Examinadora:



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



Prof.^a Dra. Helena de Godoy Bergallo
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ



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



Prof. Dr. Marcus Vinícius Vieira
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2021

DEDICATÓRIA

Dedico esse trabalho à minha família. Mãe, Pai, Irmão e **Filho**.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao importante apoio da minha família. Que também tanto me estimulou a seguir esta jornada, que hoje concretiza esta etapa - tese. Fico feliz em atender aos desejos desses imigrantes nordestinos, minha mãe e finado pai, que acreditam muito nos estudos como forma de vencer na vida. Ao meu irmão e filho, que me inspiram a inspirar-lhes. Que esta jornada desafiadora seja motivo para as suas. Ressalto ainda mais o agradecimento ao meu filho Felipe, centro de todo amor, responsabilidade, preocupação e inspiração para ser um pai, um lutador, um trabalhador, um cientista, um humano.

Agradeço ao grande parceiro de trabalho que é o Professor Dr. Jayme Prevedello, desde o aceite a orientação até a presente defesa da tese. É certamente um Professor que ensina desde os conceitos teóricos, às técnicas complicadas, ao trato e o tato com seus alunos. Certamente seu bom senso, inteligência, empatia e dedicação são ótimos aprendizados que levarei na minha carreira.

Agradeço aos amigos, amigas e colegas que encontrei no departamento de Ecologia da UERJ, alguns também do dept. de Ecologia da UFRJ. Muitos tem atenção especial por terem me apoiado e dado força em momentos difíceis ao longo dessa jornada chamada doutorado. Pelos inúmeros momentos de bem estar, seja no laboratório, sala de aula, nos jardins, bares após o expediente e passeios na natureza. Sem ordem preferêcia: Verônica Parente, Verônica Marques, Yan Gabriel, Cátia Militão, **Gabriel Santos, Clarice Mendes, Julian Willmer, Quezia Ramalho**. Peço desculpas aqueles que por acaso não tenha incluído aqui, é muita pressão nesse final de tese (risos).

Agradeço a todos do laboratório de Ecologia de Paisagens, sempre animados para discussões científicas e ajudas com ferramentas, metodologias, redações, apresentações e ensaios: Andrea Baran, Pedro R., Tiago Souto, Bernardo Papi, Luara Tourinho e os colegas já citados acima em negrito. Destaco os colegas de trabalho Clarice Mendes e Julian Willmer, que são excelentes profissionais e colaboraram de forma ímpar no andamento dessa tese.

Agradeço a Dr.^a Ana Cláudia Delciellos, que não só compartilhou os dados utilizados nos capítulos 2 e 3 desta tese, como também sua disponibilidade e atenção respondendo prontamente a todas as dúvidas e informações necessárias sempre que solicitada. Para mim, um ótimo exemplo do que é fazer/compartilhar Ciência.

Aos professores e professoras que passei (tanto da UERJ quanto da UFRJ), que são muitos e todos excelentes. Compõe um ótimo time de cientistas dessas duas instituições.

Represento o agradecimento a todos aqui, e citando pelo menos alguns dos quais passei: Jayme Prevedello, Maja Kajin, Tim Moulton, Eugenia Zandoná, Helena Bergallo, Fred Rocha, Marcos Figueiredo, Marcelo Weber, Bruno Rosado, Aliny Pires, Lena Geise e Valéria Gallo.

Agradeço também a Sonia Pereira e Verusca Machado, que na secretaria são fundamentais no atendimento e suporte aos alunos.

Agradeço também a instituição de ensino superior UERJ, que através de sua gestão, setores administrativos e demais funcionários (auxiliares de limpeza, alimentação, segurança e tantos outros), oferecem um ambiente ímpar para o ensino, trabalho acadêmico e a até um segundo lar para muitos, como eu.

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pelo incentivo financeiro disponibilizado. Sem o qual tornaria muito difícil cursar o doutorado e oferecer uma tese com mesma qualidade. Além disso, agradeço a decisão (reafirmada pela CPGEE) de prorrogação excepcional para a conclusão do doutorado diante das dificuldades enfrentadas relacionadas a pandemia do Covid-19.

Agradeço ao apoio da querida companheira Daphne Kalyva que, indo além, teve a sensibilidade e o protagonismo de perceber e buscar ajuda profissional ante a uma situação tão emotivamente difícil e agravada pela pandemia, isolamento e situação financeira. Muitos dos amigos e amigas já citados também ajudaram nesse sentido.

Faltam muitos adjetivos para descrever todas essas pessoas, inclusive as que por algum motivo não citei (desculpem-me por isso!). Mas saibam que sou muito grato e tenho muito carinho a todos vocês. Meu muito obrigado a todo o apoio recebido!

RESUMO

SILVA, M. A. F. **Modelos nulos, efeitos estocásticos e padrões de distribuição e abundância de espécies em paisagens fragmentadas**, 2021 127 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

A perda e fragmentação de habitats naturais reduzem áreas extensas e contínuas e as isola em menores manchas de habitat, gerando paisagens fragmentadas. Essa conversão no uso do solo afeta a sobrevivência das espécies e altera o padrão da distribuição e da abundância das espécies na paisagem. Algumas hipóteses baseadas em efeitos ecológicos têm sido sugeridas para compreender os processos por trás desses padrões, tais como imigração e extinção, disponibilidade de recursos, entre outros. Porém, hipóteses baseadas em simples processos ao acaso são alternativas já reconhecidas em alguns estudos. Um grande desafio para Ecologia de Paisagens é avaliar a contribuição relativa entre os processos ecológicos e probabilísticos como determinantes destes padrões de riqueza e abundância de espécies em paisagens fragmentadas. Como forma de atender essas demandas e avançar no preenchimento dessas lacunas de conhecimento, o presente estudo tem como objetivo geral quantificar a importância de efeitos ao acaso sobre os padrões de diversidade em paisagens fragmentadas. Para esse fim, este estudo foi estruturado em três capítulos onde: (1) investigou-se a contribuição e eficiência do modelo de posicionamento aleatório baseado em área (Coleman), através de uma investigação de sua aplicação prática em estudos publicados sobre a relação espécies-área; (2) realizou-se uma nova abordagem adaptando o modelo nulo abordado anteriormente e adicionando parâmetros espaciais de paisagens fragmentadas, para prever padrões de riqueza e composição de espécies usando dados empíricos de pequenos mamíferos não voadores; e, por fim, (3) esta mesma base de dados foi usada para testar uma outra abordagem já conhecida em macroecologia, porém relativamente nova na escala da paisagem, através de um modelo denominado *Landscape Model*. No primeiro capítulo foi detectado que o modelo de posicionamento aleatório de Coleman foi pouco considerado na literatura, apesar de eficiente em prever o padrão de riqueza em quase metade dos estudos de caso avaliados. Foi evidenciada uma clara relação entre o grau de explicação do modelo com táxon (favorecendo mais as plantas que os animais) e latitude. No segundo capítulo, foi possível explicar parcialmente a riqueza e a composição de espécies de pequenos mamíferos através de modelos nulos baseados em indivíduos ou parâmetros espaciais da paisagem. Esses modelos também evidenciaram como os padrões podem simplesmente refletir a configuração espacial da paisagem. No terceiro capítulo, modelos baseados na área de vida individual gerou padrões semelhantes de resposta tanto baseado numa abordagem de paisagem discreta (MPD) como contínua (MPC) que considera a qualidade do ambiente. Ambos os modelos foram capazes de explicar, parcialmente, a abundância e a riqueza de pequenos mamíferos, entretanto apenas o MPC não teve nenhum viés estatístico. Os modelos desenvolvidos nesta tese representam novos avanços teóricos e metodológicos sobre os processos causais do padrão da distribuição e da abundância das espécies na escala da paisagem, pois oferecem novos modelos que permitem explorar e estimar a relativa contribuição desses efeitos probabilísticos. A compreensão dos processos atrás desses padrões ajudará em futuras estratégias para conservação de espécies em paisagens fragmentadas.

Palavras-chave: Modelos de posicionamento aleatório. Hipótese de amostragem passiva. Relação espécies-área. Biogeografia de Ilhas. *Landscape model*. *Mid-domain effect*.

ABSTRACT

SILVA, M. A. F. **Null models, stochastic effects and patterns of species distribution and abundance in fragmented landscapes**, 2021. 127 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

The loss and fragmentation of natural habitats reduce large, continuous areas and isolate them into smaller patches of habitat, creating fragmented landscapes. This land-use conversion affects species survival and alters the pattern of species distribution and abundance in the landscape. Some hypotheses based on ecological effects have been suggested to understand the processes behind these patterns, such as immigration and extinction, resource availability, among others. However, hypotheses based on simple random processes are alternatives already recognized in some studies. A major challenge for Landscape Ecology is to assess the relative contribution of ecological and probabilistic processes as determinants of these patterns of species richness and abundance in fragmented landscapes. As a way to meet these demands and advance in filling these knowledge gaps, this study aims to quantify the importance of random effects on diversity patterns in fragmented landscapes. To this end, this study was structured in three chapters where: (1) the contribution and efficiency of the area-based (or Coleman's) random placement model was investigated, through an investigation of its practical application in published studies on the species-area relationship; (2) a new approach was taken by adapting the null model discussed above and adding spatial parameters from fragmented landscapes to predict patterns of species richness and composition using empirical data from small non-flying mammals; and, finally, (3) this same database was used to test another approach already known in macroecology, but relatively new at the landscape scale, through a model called *Landscape Model*. In the first chapter, it was detected that Coleman's random placement model was little considered in the literature, although efficient in predicting the richness pattern in almost half of the case studies evaluated. A clear relationship was evidenced between the degree of explanation of the model with taxon (favoring plants more than animals) and latitude. In the second chapter, it was possible to partially explain the richness and composition of small mammal species through null models based on individuals or spatial parameters of the landscape. These models also showed how patterns may simply reflect the spatial configuration of the landscape. In the third chapter, models based on the individual home range generated similar response patterns based on both a discrete landscape (MPD) and continuous (MPC) approach that considers habitat quality. Both models were able to partially explain small mammal abundance and richness, however only the MPC had no statistical bias. The models developed in this thesis represent new theoretical and methodological advances on the causal processes of the pattern the distribution and abundance of species at the landscape scale, as they offer new models that allow exploring and estimating the relative contribution of these probabilistic effects. Understanding the processes behind these patterns will help in future strategies of species conservation in fragmented landscapes.

Keywords: Random placement model. Passive sampling hypothesis. Species-area relationship. Biogeography of Islands. Landscape model. Mid-domain effect.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Resumo do fluxo de trabalho deste estudo desde a obtenção de dados até sua análise.....	24
Figura 2 -	Regressões lineares entre a riqueza observada e esperada pela hipótese de posicionamento aleatório (HPA).	27
Figura 3 -	Exemplos hipotéticos de relações lineares entre a riqueza de espécies observada empiricamente e a riqueza esperada pela hipótese de posicionamento aleatório (HPA).	28
Figura 4 -	Análise de correlação de Pearson entre distintos modelos que estimam de grau de suporte da hipótese de posicionamento aleatório.	36
Figura 5 -	Relação entre o grau de suporte (gs) da hipótese de posicionamento aleatório (HPA) e o táxon e a latitude.	43
Figura 6 -	Área de estudo e localidades amostradas.	52
Figure 7 -	Parâmetros espaciais baseados na escala de efeito da paisagem local.	59
Figure 8 -	Regressões lineares entre a riqueza observada e esperada de espécies de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil.	73
Figure 9 -	Regressões lineares entre a composição observada e esperada de espécies de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil.....	76
Figura 10 -	Diagrama esquemático de simulação de nascimento e expansão de indivíduos na paisagem segundo o <i>landscape model</i>	95
Figura 11 -	Resultados gerais de <i>landscape models</i> baseados em paisagens discreta e contínua para abundância e riqueza de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil.....	98

Figura 12 - Regressões lineares entre a riqueza observada e esperada de espécies de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil.	105
--	-----

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Padronização de componentes para o cálculo do grau de suporte (gs) da hipótese de posicionamento aleatório (HPA) entre estudos sobre relação espécies-área publicados entre 1983 e 2018.	30
Tabela 2 -	Modelos alternativos para estimar o grau de suporte (gs) da hipótese de posicionamento aleatório.	34
Tabela 3 -	Variáveis independentes obtidas em estudos que testaram a hipótese de posicionamento aleatório.	37
Tabela 4 -	Modelos de efeito misto para controle de potencial não independência dos estudos de caso oriundos do mesmo estudo.	40
Tabela 5 -	Fatores que afetam o grau de suporte da hipótese de posicionamento aleatório (HPA) em estudos de caso, medidos por uma nova métrica, o grau de suporte (gs).	43
Tabela 6 -	Parâmetros espaciais, abundância de indivíduos e riqueza observada de espécies de pequenos mamíferos não voadores capturados em fragmentos florestais na Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro.	54
Tabela 7 -	Pequenos mamíferos capturados na Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009.	56
Tabela 8 -	Dados observados e esperados de abundância de indivíduos e riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009.	66
Tabela 9 -	Modelos de posicionamento aleatório para explicação da riqueza de espécies de pequenos mamíferos não voadores de fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro.	71

Tabela 10-	Modelos de posicionamento aleatório para explicação da composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores de fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro.	74
Tabela 11-	Parâmetros de espécies de pequenos mamíferos não voadores.	93
Tabela 12-	Dados observados e esperados de abundância de indivíduos e riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009.	100
Tabela 13-	Correlação de Pearson entre distintos parâmetros de diversidade estimados pelo modelo de paisagem discreta e modelo de paisagem contínua.	103
Tabela 14-	Resumo dos resultados das regressões entre dados observados e esperados por <i>landscape models</i> para abundância, riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores.	103

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO GERAL.....	17
1	PRIMEIRO ESTUDO: A RELAÇÃO ESPÉCIES-ÁREA RESULTA DE UM SIMPLES PROCESSO AO ACASO? UMA META-ANÁLISE GLOBAL.....	21
1.1	Introdução.....	21
1.2	Materiais e métodos.....	24
1.2.1	<u>Compilação de dados.....</u>	25
1.2.2	<u>Uma nova métrica para avaliar o grau de suporte da HPA.....</u>	26
1.2.3	<u>Variáveis independentes.....</u>	37
1.2.4	<u>Análise de dados.....</u>	39
1.3	Resultados.....	42
1.3.1	<u>Prevalência do HPA na literatura sobre REA.....</u>	42
1.3.2	<u>Fatores que explicam a variação no grau de suporte para HPA.....</u>	42
1.4	Discussão.....	44
1.5	Conclusão do primeiro estudo.....	47
2	SEGUNDO ESTUDO: PADRÕES DE RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES SÃO PARCIALMENTE EXPLICADOS PELA ESTRUTURA ESPACIAL DA PAISAGEM: UM TESTE EMPÍRICO COM MODELOS NULOS.....	48
2.1	Introdução.....	48
2.2	Materiais e métodos.....	52
2.2.1	<u>Dados empíricos.....</u>	52
2.2.2	<u>Área de estudo.....</u>	52
2.2.3	<u>Esforço amostral.....</u>	55
2.2.4	<u>Comunidade estudada.....</u>	56
2.2.5	<u>Classificação das espécies.....</u>	57
2.2.6	<u>Parâmetros espaciais.....</u>	58
2.2.7	<u>Parâmetros da comunidade.....</u>	60
2.2.8	<u>Modelos de posicionamento aleatório.....</u>	60

2.2.9	<u>Análise de dados</u>	63
2.3	Resultados	66
2.3.1	<u>Riqueza de espécies</u>	71
2.3.2	<u>Composição de espécies</u>	74
2.3.3	<u>Modelos Log-transformados</u>	77
2.4	Discussão	79
2.4.1	<u>Riqueza de espécies</u>	79
2.4.1.1	Todas as espécies.....	79
2.4.1.2	Especialistas.....	80
2.4.1.3	Generalistas.....	82
2.4.2	<u>Composição de espécies</u>	83
2.4.2.1	Todas as espécies.....	84
2.4.2.2	Especialistas.....	85
2.4.2.3	Generalistas.....	86
2.5	Conclusão do segundo estudo	88
3	TERCEIRO ESTUDO: MODELOS PROBABILÍSTICOS BASEADOS EM ÁREA DE VIDA E QUALIDADE DO AMBIENTE SOBRE A DISTRIBUIÇÃO E ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES EM PAISAGENS FRAGMENTADAS	89
3.1	Introdução	89
3.2	Materiais e métodos	92
3.2.1	<u>Compilação de dados para parametrizar os modelos</u>	92
3.2.2	<u>Ajuste dos modelos aos dados empíricos</u>	95
3.2.3	<u>Análise de dados</u>	97
3.3	Resultados	98
3.4	Discussão	107
3.5	Conclusão do terceiro estudo	110
	CONCLUSÃO GERAL	112
	REFERÊNCIAS	114

INTRODUÇÃO GERAL

Os distúrbios antrópicos que causam perda e fragmentação de habitat transformam áreas extensas e contínuas de habitat em um conjunto de pequenos e isolados remanescentes naturais (HADDAD et al., 2015; PARDINI et al., 2005). Esse processo afeta a distribuição e a abundância das espécies na paisagem, com efeitos quase sempre deletérios para as espécies dependentes do habitat original (FAHRIG, 2003; DEBINSKI; HOLT, 2000). Através de estudos sobre estes processos de perda e fragmentação de habitats é possível detectar quatro padrões principais de variação da riqueza e abundância nas espécies, dependentes de habitats nativos, em paisagens fragmentadas (PREVEDELLO et al., 2016). Entre os padrões de riqueza e abundância de espécies, o primeiro, e mais estudado, é a relação espécies-área, em que o aumento da riqueza (e abundância) está positivamente correlacionado com o aumento da área das manchas de habitat (ARHENIUS, 1921; CONNOR; MCCOY, 1979; MATTHEWS et al., 2020). O segundo é a relação espécies-isolamento, que é a diminuição da riqueza e abundância de espécies com o aumento do isolamento das manchas de habitat (BANKS-LEITE et al., 2010; FAHRIG, 2013; MACARTHUR; WILSON, 1967). O terceiro é relacionado aos chamados efeito de borda, caracterizado pela tendência de redução da abundância e riqueza com a proximidade das fronteiras entre habitat-matriz (MURCIA, 1995; RIES et al., 2004). O quarto é o aumento da riqueza e abundância com aumento da qualidade do habitat na matriz, ou seja, quando os habitats de matriz se tornam mais permeáveis para as espécies e adequados para a movimentação entre manchas de habitat e para uso da matriz como habitat secundário (PREVEDELLO; VIEIRA, 2010; VILLARD; METZGER, 2014). A qualidade do habitat é também importante dentro dos fragmentos remanescentes, uma vez que reduzidos índices de diversidade ocorrem em habitats cada vez mais degradados (DELICIELLOS et al., 2016; MORTELLITI et al., 2010).

Para explicar esses padrões, alguns modelos baseados em processos ecológicos foram propostos (BLAKELY; DIDHAM, 2010; DIDHAM, 2011). O mais conhecido desses modelos é o modelo de equilíbrio da biogeografia de ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967), proposto para explicar os padrões de espécies-área e espécies-isolamento. Esse modelo assume que a riqueza em uma determinada ilha resulta de um equilíbrio dinâmico entre taxas de extinção e de imigração, que seriam os dois processos ecológicos subjacentes aos padrões. Um segundo modelo foi proposto para explicar e prever os efeitos de borda (RIES; SISK, 2004). Nesse caso, o processo ecológico assumido como importante para determinar padrões

de abundância e riqueza é a distribuição de recursos entre a borda e o interior da mancha de habitat. Em outras palavras, o modelo assume que a qualidade de habitat, em termos de variação de recursos ao longo do gradiente interior-borda, é o fator subjacente à variação de abundância e riqueza. Um outro modelo, baseado na hipótese de quantidade de habitat, relaciona a riqueza de espécies em manchas de habitat (inseridos numa matriz de não habitat) com o efeito da área de amostra (FAHRIG, 2013). A hipótese prevê que a riqueza de espécies nos locais de amostragem deve aumentar com a quantidade total de habitat na "paisagem local". Para essa hipótese a paisagem local é a área circular com origem no local de amostragem, se estendendo até uma distância apropriada, medida previamente (FAHRIG, 2013).

Uma explicação radicalmente diferente para os principais padrões de biodiversidade observados em paisagens fragmentadas é que eles refletem simples processos ao acaso, e não ecológicos como imigração, agregação, extinção, disponibilidade de recursos (BIDWELL et al., 2014; RIBEIRO et al., 2016; PREVEDELLO et al., 2016). Por razões simplesmente probabilísticas, relacionadas à geometria das manchas de habitat, algumas áreas da paisagem poderiam ter maior probabilidade de ser ocupadas por indivíduos, mesmo na ausência de processos ecológicos importantes (PREVEDELLO et al., 2016). Tais “efeitos geométricos” em paisagens são análogos ao “*mid-domain-effect*”, observado em estudos de Macroecologia e Biogeografia em escalas regionais e continentais (COLWELL et al., 2000; PREVEDELLO et al., 2016). De acordo com essa hipótese, grandes manchas de habitat teriam maior probabilidade de serem ocupadas por indivíduos do que pequenos fragmentos (COLEMAN, 1981); áreas no interior das manchas de habitat teriam maior probabilidade de conter mais indivíduos do que áreas próximas à borda (COLWELL, 2000); e manchas de habitat mais isoladas teriam menor probabilidade de serem ocupadas (CONNOR; MCCOY, 1979).

Um grande desafio para Ecologia é avaliar a contribuição relativa entre os fatores ecológicos e probabilísticos (estocásticos) como determinantes dos padrões de riqueza e abundância de espécies em paisagens fragmentadas (SUTHERLAND et al., 2013; VELLEND et al., 2014). Avanços nessa direção ajudam a compreender quais e como funcionam os processos por trás dos padrões de diversidade, que são a base de debates importantes (ex: SLOSS, abreviação de um importante tema discutido em Biologia da conservação: uma única área grande ou muitas pequenas) sobre conservação de espécies em áreas protegidas (DIAMOND, 1975; FAHRIG, 2020). Existem duas abordagens que permitem não só avaliar o efeito da área dos fragmentos, por si, sobre o padrão de riqueza e abundância de espécies (COLEMAN, 1981; COLEMAN et al., 1982), como também quantificar os fatores

probabilísticos sobre esses padrões (PREVEDELLO et al., 2016). A primeira dessas duas abordagens usa um modelo baseado apenas na área dos fragmentos para prever a riqueza de espécies, o modelo do posicionamento aleatório (*random placement model*; COLEMAN; 1981). Este modelo assume que a probabilidade de uma ilha (uma mancha de habitat) receber um indivíduo equivale a área relativa de cada ilha, sendo a área total o somatório da área de todas as ilhas consideradas. Baseado nessa premissa o modelo sorteia os indivíduos observados, que são tratados como pontos, posiciona-os aleatoriamente entre as ilhas (ou manchas de habitat) e estima a riqueza esperada (e desvio padrão) em cada ilha apenas baseada em área. A segunda e mais recente abordagem usa o Modelo de Paisagens (*landscape model*, PREVEDELLO et al., 2016). Nesse modelo, a paisagem estudada é convertida numa grade de células (resolução de 5,0 m X 5,0 m, por exemplo), que tem probabilidades distintas, baseadas na qualidade de habitat (ex: probabilidade = 1,0 dentro das manchas de habitat, 0,2 para matriz de pasto e 0,0 para matriz urbana), de receber um indivíduo. Assim como o modelo anterior, o *landscape model* também seleciona cada indivíduo do pool regional e posiciona-o na paisagem aleatoriamente. Entretanto, no *landscape model* cada indivíduo é representado como uma área (área de vida) e não como um simples ponto, sendo, por isso, considerado um modelo geométrico. Além de avaliar o efeito espacial da paisagem sobre a distribuição das espécies, este modelo também permite investigar efeitos ecológicos como, por exemplo, extinção e territorialismo, possibilitando entender a importância relativa entre processos ao acaso e ecológicos.

Os modelos nulos formalizam uma hipótese nula para ser testada em contraste com uma hipótese particular em ecologia. Por isso, o uso de modelos nulos como estes é a primeira etapa na investigação de processos subjacentes aos padrões investigados (GOTELLI; GRAVES, 1996). Além disso, o uso destes modelos permite avançar na discussão e preencher as lacunas de conhecimento citadas anteriormente. Apesar desse potencial, ainda são relativamente poucos os estudos que avaliam se os efeitos probabilísticos, por si só ou em combinação com fatores ecológicos. Assim, o presente estudo tem como objetivo geral avaliar a possibilidade de contribuição de alguns modelos nulos sobre o entendimento dos processos que causam os padrões de diversidade observados em paisagens fragmentadas. Estes modelos avaliam o poder de explicação causal de simples processos ao acaso sobre os padrões de diversidade de espécies em paisagens fragmentadas. Se baseiam em efeitos probabilísticos gerados por repetições estocásticas (iterações) dos dados observados (por isso foram, por vezes, citados nesta tese como fatores ou efeitos estocásticos).

Para tanto, esta tese está dividida em três partes (estudos), onde: (1) investigamos a contribuição e eficiência de um modelo nulo clássico (COLEMAN, 1981; COLEMAN et al., 1982), baseado no posicionamento aleatório de indivíduos, que testa a hipótese de posicionamento aleatório como explicação para a relação espécies-área em estudos realizados em todo o mundo; (2) adaptamos o modelo clássico de COLEMAN (1981) e adicionamos uma nova abordagem baseada em parâmetros espaciais de paisagens fragmentadas para prever padrões de riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos da Bacia do rio Macacu, Rio de Janeiro Brasil; e, por fim, (3) usamos, sobre esta mesma comunidade, uma nova abordagem já conhecida em Macroecologia porém usada aqui na escala da paisagem através de um modelo recém criado, denominado *landscape model* (PREVEDELLO et al., 2016). Através desses três estudos foi possível identificar lacunas de conhecimento relacionadas às limitações e à reduzida aplicação de modelos nulos para distribuição de espécies na paisagem entre estudos do mundo inteiro. Além disso, esses estudos trazem novos *insights* sobre a importância relativa dos processos ecológicos e probabilísticos sobre os padrões de riqueza, abundância relativa e composição de espécies na escala da paisagem. Isso representa um avanço nos campos conceitual e prático para a Ecologia, pois ajudam a compreender processos importantes da biodiversidade. Esse conhecimento é também de grande relevância para a Biologia da Conservação, que envolve diversos atores (como, por exemplo, pesquisadores e gestores de órgãos ambientais públicos) envolvidos com a tomada de decisões para a conservação da Biodiversidade.

1 PRIMEIRO ESTUDO: A RELAÇÃO ESPÉCIES-ÁREA RESULTA DE UM SIMPLES PROCESSO AO ACASO? UMA META-ANÁLISE GLOBAL

1.1 Introdução

A relação clássica entre o número de espécies e a área de uma determinada mancha de habitat é um dos padrões mais gerais em Ecologia (ARRHENIUS, 1921; GASTON; BLACKBURN, 2000). Essa relação espécie-área (REA) está no centro de muitos esforços para entender a distribuição da diversidade biológica no espaço (TJORVE; TURNER, 2009) e no tempo (ROSENWEIG, 1998). De fato, a REA tem sido usada para descrever a estrutura das comunidades biológicas (CAIN, 1938), para estimar a riqueza e a diversidade das espécies (PLOTKIN et al., 2000a), para quantificar a perda de espécies causada pela perda de habitat (BROOKS; PIMM; COLLAR, 1997; HARRISON; BRUNA, 1999; PIMM; ASKINS, 1995), e para projetar estratégias mais eficazes para a conservação da biodiversidade (PICTON, 1979; SHAFER, 1990). Embora as REA tenham sido bem documentadas para diversos táxons e regiões, as causas mais prováveis deste padrão ainda estão em debate (EWERS; DIDHAM, 2006; PREVEDELLO, GOTELLI; METZGER, 2016).

Várias hipóteses baseadas em diferentes processos ecológicos foram propostas para explicar a REA (BLAKELY; DIDHAM, 2010; DIDHAM; KAPOS; EWERS, 2011). A hipótese de diversidade de habitat (WILLIAMS, 1943), por exemplo, afirma que áreas maiores contêm uma maior variedade de habitats disponíveis e, portanto, são capazes de suportar mais espécies do que áreas menores. A hipótese de equilíbrio da teoria da biogeografia de ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967) pressupõe que ilhas maiores suportam populações maiores, que são, conseqüentemente, menos propensas à extinção. A hipótese do distúrbio intermediário é menos comumente usada para explicar a REA (MCGUINNESS, 1984a). Essa hipótese enfatiza principalmente a relação entre a diversidade e intensidade de distúrbios, onde a diversidade é maior em locais com distúrbio intermediário (CONNEL, 1978). Entretanto, essa hipótese também prevê uma REA quando a intensidade do distúrbio tem relação com a extensão da área da mancha de habitat (ex: ilha, fragmento de floresta) (GOTELLI; GRAVES, 1996). Por exemplo, quando assume que pequenas áreas são

mais vulneráveis do que grandes áreas a fenômenos como tempestades, tornados e deslizamentos de terra, que causam extinções locais e reduzem a riqueza de espécies (MCGUINNESS, 1984a).

Uma explicação notavelmente diferente para a REA é fornecida pela hipótese de posicionamento aleatório (HPA; também conhecida como "hipótese de amostragem passiva"; GOTELLI; GRAVES, 1996). Essa hipótese explica a REA como uma simples consequência apenas de fatores aleatórios ou probabilísticos, em vez de processos ecológicos (COLEMAN, 1981; COLEMAN et al., 1982). A HPA desconsidera a heterogeneidade ambiental e interações ecológicas dentro das manchas de habitat que, desse modo, funcionam apenas como "alvos" que acumulam passivamente indivíduos: manchas maiores seriam "alvos" maiores que acumulam mais indivíduos e, conseqüentemente, mais espécies do que manchas menores. Por ser uma hipótese simples baseada apenas em processos probabilísticos, a HPA tem sido sugerida como uma hipótese nula para estudos da REA (BIDWELL; GREEN; CLARK, 2014; COLEMAN et al., 1982; GOTELLI; GRAVES, 1996). Portanto, testes explícitos da HPA seriam um primeiro passo essencial para testar se os processos probabilísticos, sozinhos, são suficientes para produzir REA observado, ou se os processos ecológicos também são importantes (GOTELLI; GRAVES, 1996).

Apesar de sua potencial importância, ainda não está claro com que frequência a HPA tem sido realmente considerada e testada na literatura. Estudos individuais anteriores já destacaram a escassez de testes dessa hipótese (FATTORINI, 2007; MCGUINNESS, 1984b). Além disso, ainda não há avaliação global do suporte da HPA na explicação da REA para diferentes táxons, em diferentes tipos de manchas de habitat e em diferentes regiões em todo o mundo. Tais lacunas de conhecimento são de especial preocupação considerando que a REA é um dos padrões mais importantes da Ecologia, e que testes apropriados de hipóteses nulas são essenciais para entender os processos ecológicos subjacentes a tais padrões (GOTELLI; GRAVES, 1996).

Aqui, realizamos a primeira meta-análise da HPA, respondendo três perguntas centrais em sequência:

(1) Com que frequência a HPA foi considerada na extensa literatura sobre REA, e quantos estudos realmente a testaram? Considerando a simplicidade e a potencial relevância da HPA como uma hipótese nula (GOTELLI; GRAVES, 1996), pode-se esperar como hipótese que a HPA tenha sido amplamente citada e testada em estudos anteriores sobre a REA.

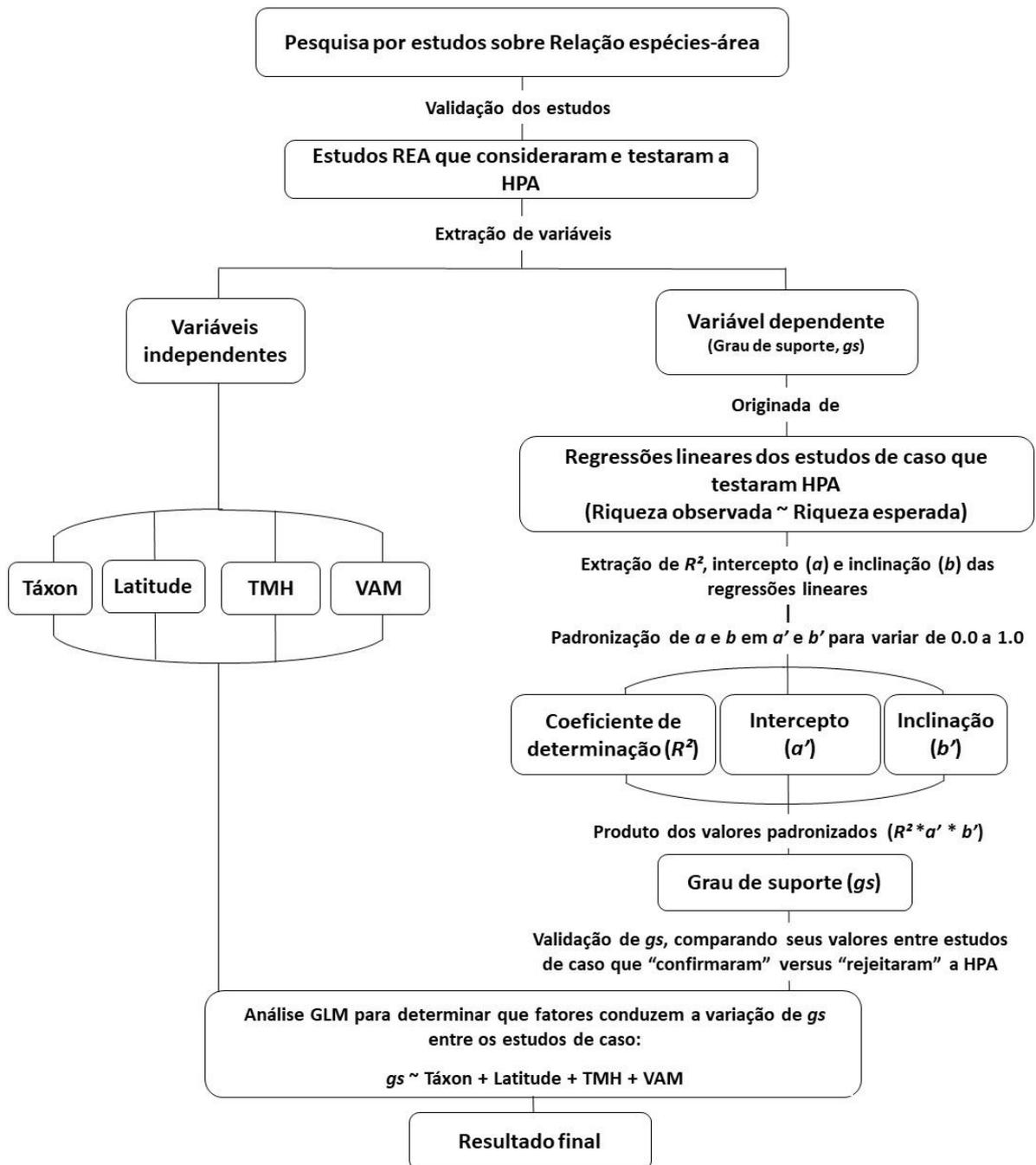
(2) Entre os estudos que testaram a HPA, com que frequência essa hipótese foi suportada? Como a HPA está focada apenas em processos probabilísticos simples, enquanto vários fatores ecológicos, geográficos e evolutivos também podem afetar a riqueza das espécies (GOTELLI; GRAVES, 1996; MATTHEW et al., 2016), pode-se esperar como hipótese que a HPA tenha sido refutada na maioria dos testes. Em outras palavras, poderíamos esperar que o posicionamento aleatório, sozinho, seria insuficiente para gerar a REA observada na natureza.

(3) O grau de suporte da HPA varia consistentemente entre os táxons e as regiões geográficas? Como hipótese, pode-se esperar que: (i) a HPA tenha maior suporte para plantas do que para animais, assumindo que os animais se dispersam ativamente e selecionam habitat, e, portanto, são mais afetados por processos determinísticos (ecológicos) do que aleatórios (probabilísticos); (ii) um menor grau de suporte à HPA em latitudes mais baixas, assumindo que a diversidade biológica e a força das interações ecológicas são mais elevadas nas regiões tropicais (por exemplo, HILLDEBRAND, 2004; ROSLIN et al., 2017). Sob essa hipótese, o maior número de espécies nas regiões tropicais acarreta em mais interações entre espécies, o que aumenta a probabilidade da distribuição espacial destas ser determinado pela ausência/presença de outras espécies, levando a menor probabilidade de seguir um padrão aleatório. O tipo de mancha de habitat também pode afetar o efeito da área, por isso (iii) espera-se que HPA seja mais suportada em paisagens insulares, uma vez que o modelo de posicionamento aleatório (COLEMAN et al., 1981) foi desenhado para sistemas insulares, considera apenas a área e desconsidera o uso da matriz. Assim, nas paisagens continentais espera-se que o modelo se ajuste pior (que nas paisagens insulares), pois a matriz pode ser mais permeável e utilizada pelas espécies para forrageamento e dispersão entre manchas (PREVEDELLO; VIEIRA, 2010), reduzindo o efeito da área da mancha sobre as espécies (DELICIELLOS et al., 2018). E, como última hipótese (iv), a variação no tamanho (área) entre manchas de habitat também deve afetar o suporte de HPA, uma vez que uma maior variação entre manchas pode tornar mais evidente o efeito da área sobre o número de indivíduos e espécies, do que em um conjunto de manchas com tamanho similar (menor variação entre manchas). Para testar essas quatro hipóteses, foi introduzida uma métrica nova, quantitativa e integrativa, que permite quantificar o grau de suporte da HPA em diferentes estudos de caso.

1.2 Materiais e métodos

O fluxo de trabalho, resumindo a metodologia deste estudo desde a obtenção de dados até sua análise, está organizado e demonstrado na Figura 1. Cada etapa está explicada nas próximas seções (seções 2.1 à 2.4).

Figura 1 – Resumo do fluxo de trabalho deste estudo desde a obtenção de dados até sua análise.



Legenda: HPA, Hipótese de posicionamento aleatório. Variáveis independentes: Táxon (Flora vs Fauna); Latitude, região geográfica (latitude absoluta, em graus); TMH, Tipo de mancha de habitat (mancha vs ilha, respectivamente manchas de habitat continentais e insulares); VAM, variação na área das manchas de habitat (razão entre a mancha com maior área e a mancha com a menor área, na paisagem considerada). GLM, abreviação do termo “modelo linear generalizado” em inglês. Veja as próximas seções para mais detalhes sobre cada etapa.

Fonte: o autor.

1.2.1 Compilação de dados

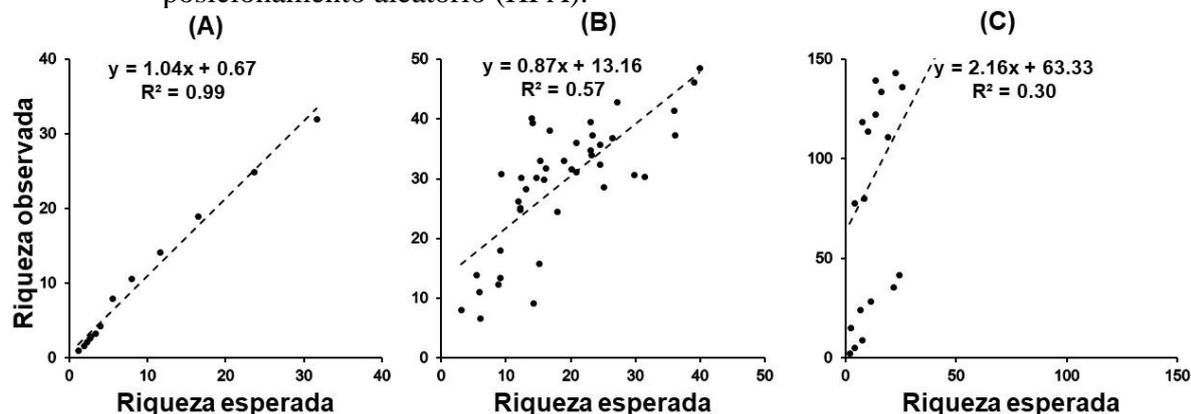
Foi realizada uma pesquisa abrangente de literatura usando a ISI Web of Science, para buscar todos os estudos de REA publicados após a primeira proposta formal e teste empírico da HPA na literatura (COLEMAN, 1981; COLEMAN et al., 1982). Foram utilizados os seguintes termos de busca: "*area effect*", "*species-area relation*" e "*species-area relationship*". Esta pesquisa foi realizada considerando os títulos, palavras-chave e resumos de artigos publicados entre 1983 e 2018. Esta busca foi filtrada apenas por periódicos relacionados à Biologia, Ecologia, Geografia, Ciências Ambientais e Oceanografia. Posteriormente, realizou-se uma segunda busca separada para obter estudos que consideraram explicitamente a HPA como uma explicação potencial para a REA, o que requer o uso de algum tipo de modelo de posicionamento aleatório que produza valores de riqueza de espécies "esperados". Para essa segunda busca, considerando que o estudo de Coleman et al. (1982) é amplamente reconhecido como o primeiro teste robusto e explícito da HPA, buscamos todos os estudos que citaram este estudo. Considerou-se que a frequência de estudos citando Coleman et al. (1982) representaria um bom proxy para a frequência de estudos que consideraram a hipótese de posicionamento aleatório.

Com base no subconjunto de estudos que consideraram a HPA, identificou-se quantos de fato testaram explicitamente a hipótese, e quantos deles que testaram a apoiaram. Para isso, analisou-se todos os estudos que utilizaram modelos de posicionamento aleatório baseado em área ou baseado em indivíduos para testar a HPA (por exemplo, BIDWELL et al., 2014; COLEMAN et al., 1982; GUADAGNIN et al., 2009). Para avaliar quantos estudos apoiaram a HPA, utilizou-se primeiramente uma classificação binária ("confirmada" versus "rejeitada") para os resultados obtidos em cada estudo. Para essa classificação, baseou-se na interpretação dos resultados feitos pelos autores de cada estudo. Para estudos que relataram dados de mais de um grupo taxonômico (por exemplo, mamíferos, répteis, plantas), assumiu-se que cada grupo representava um teste empírico separado (doravante referido como um "estudo de caso") da HPA. A possível falta de independência dos estudos de caso de um mesmo estudo (artigo) foi considerada na análise (ver "Análise de dados").

1.2.2 Uma nova métrica para avaliar o grau de suporte da HPA

Para determinar quais fatores ecológicos e geográficos podem afetar o grau de suporte da HPA, foi desenvolvida uma nova métrica quantitativa, a partir de agora referida como o “grau de suporte”, gs (Figura 1). Para calcular gs , primeiro foi extraído de cada estudo de caso, dados sobre a riqueza observada e esperada das espécies, ou seja, a riqueza esperada pelo modelo de posicionamento aleatório (que foi estimada pelos autores dos estudos para testar explicitamente a HPA; COLEMAN et al. 1982, GUADAGNIN et al., 2009). Para cada estudo de caso, realizou-se uma regressão linear entre riqueza observada e esperada, e extraiu-se os três componentes de cada regressão: (i) o coeficiente de determinação (R^2); (ii) a inclinação (b); e (iii) o intercepto (a) (por exemplo, ver Figura 2). Esses três componentes fornecem elementos para julgar e construir confiança no desempenho do modelo (PIÑEIRO et al., 2008; PREVEDELLO et al., 2016; SMITH, 1995). O R^2 indica quanto da variância nos valores observados é explicada a partir dos valores esperados, enquanto a inclinação e o intercepto descrevem, respectivamente, a consistência e o viés do modelo (PIÑEIRO et al., 2008; SMITH, 1995). Assim, um modelo consistente tem inclinação próximo ou estatisticamente igual a 1, onde cada acréscimo nos dados observados (variável Y) corresponde a um acréscimo constante nos dados esperados (variável X). Oposto a isso, numa inclinação estatisticamente diferente de 1, a variação nos dados observados é cada vez mais imprecisa (ou precisa) à medida que aumente os valores para os dados esperados. Já para avaliar o viés do modelo, também é observado o intercepto que, sendo estatisticamente igual a 0 indica ausência de viés. Por outro lado, se o intercepto for estatisticamente diferente de 0, o viés do modelo pode superestimar e ou superestimar os dados esperados (o que também depende da consistência do modelo). Portanto, essa nova métrica gs foi obtida combinando esses três componentes, conforme detalhado abaixo, para quantificar o grau de suporte da HPA em cada estudo de caso (ver mais detalhes na seção Análise de dados).

Figura 2 – Regressões lineares entre a riqueza observada e esperada pela hipótese de posicionamento aleatório (HPA).



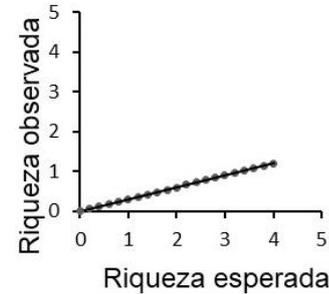
Legenda: Exemplos com dados reais para estimar coeficiente de determinação R^2 , e extrair o intercepto (a) e inclinação (b) da reta de regressão $y = bx + a$ (equação superior de cada gráfico). Depois da padronização, estes componentes são utilizados para quantificar o grau de suporte (gs) da HPA. De A a C, os três exemplos (obtidos da compilação de dados) mostram como essa relação entre a riqueza observada e esperada pode afetar cada um desses componentes e, conseqüentemente, gs . O estudo de caso A (PICARD et al., 2004) é um exemplo de melhor ajuste, considerando uma relação perfeita de 1:1 entre as variáveis; B (GUADAGNIN et al., 2009) tem um ajuste intermediário; e C (FATTORINI, 2007) tem o menor ajuste.

Fonte: o autor.

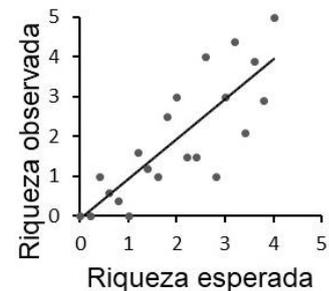
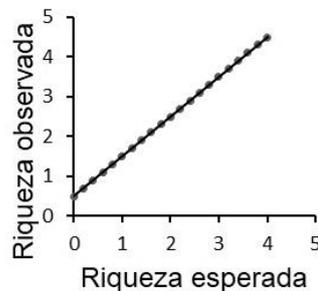
Em uma combinação perfeita entre a riqueza observada e a esperada, os dados observados são perfeitamente explicados pela HPA, o que resultaria em um $R^2 = 1$, $a = 0$ e $b = 1$ (PIÑEIRO et al., 2008; PREVEDELLO et al., 2016). No entanto, como esses três componentes variam em diferentes escalas (ou seja, R^2 variam de 0 a 1, mas a e b não) e direções (por exemplo, valores mais próximos de 0 para a e R^2 indicam bom e mal ajuste, respectivamente). Por isso, primeiro padronizou-se a e b como, respectivamente, a' e b' (conforme detalhado abaixo), de modo que todos os componentes (R^2 , a' , b') variaram de 0 a 1, com valores mais próximos de 1 indicando um ajuste melhor. Desse modo, uma simples interação entre estes três componentes padronizados pode refletir o grau de suporte da HPA em cada estudo de caso e entender como a variação em cada componente afeta a performance de gs (Figura 3).

Figura 3 – Exemplos hipotéticos de relações lineares entre a riqueza de espécies observada empiricamente e a riqueza esperada pela hipótese de posicionamento aleatório (HPA).

(a) $R^2 = 1,0$; $a' = 1,0$; $b' = 1,0$, $gs = 1,0$ (b) $R^2 = 1,0$; $a' = 1,0$; $b' = 0,3$; $gs = 0,3$



(c) $R^2 = 1,0$; $a' = 0,5$; $b' = 1,0$; $gs = 0,5$ (d) $R^2 = 0,6$; $a' = 1,0$; $b' = 1,0$; $gs = 0,6$



Legenda: Em 3a os valores para a' (intercepto, padronizado para variar de 0 a 1), b' (inclinação, também padronizada para variar de 0 a 1) e R^2 indicam uma relação causal perfeita 1:1, resultando no maior grau de suporte (gs) possível da HPA. Em (b), (c) e (d), cada um dos três componentes da regressão (em negrito em cada caso) desvia-se da relação perfeita, afetando negativamente o gs da HPA. Em 3b, a inclinação é menor do que o esperado, o que significa que a HPA superestima a riqueza das espécies especialmente para manchas de habitat com valores observados mais elevados. Em 3c, o intercepto é superior a 0, o que significa que o modelo subestima a riqueza das espécies para todas as manchas de habitat. Em 3d, o R^2 é inferior a 1, o que significa que o modelo não contabiliza toda a variância nos valores observados. O gs é calculado utilizando-se um modelo que multiplica os componentes padronizados dessa regressão linear (R^2 , a' e b').

Fonte: o autor.

Para padronizar o intercepto a , usamos a seguinte Equação (1):

$$a' = 1 - \frac{|a| - |a|_{\min}}{|a|_{\max} - |a|_{\min}} \quad (1)$$

onde a' é o valor padronizado de a , variando de 0 a 1; $|a|$ é o valor absoluto do intercepto (a), que indica o quão longe o valor absoluto difere de 0 (note que 0 é o valor de referência para o intercepto em uma relação perfeita 1:1); $|a|_{\min}$ and $|a|_{\max}$ são, respectivamente, os valores mínimos e máximos de $|a|$ em todos os estudos analisados. A divisão entre o numerador e o denominador expressa o valor relativo de $|a|$ entre todos os estudos de caso. Por fim, o complemento (1-) foi então calculado para fazer com que os valores resultantes de a' variem de 0 a 1, com valores mais próximos de 1 indicando um ajuste melhor, como foi o caso dos outros dois componentes de gs (R^2 e b').

Da mesma forma, para padronizar a inclinação b e torná-la diretamente comparável a R^2 e a' , usamos a seguinte Equação (2):

$$b' = 1 - \frac{|b - 1| - |b - 1|_{min}}{|b - 1|_{max} - |b - 1|_{min}} \quad (2)$$

onde b' é o valor padronizado da inclinação b , variando de 0 a 1; $|b - 1|$ é a diferença absoluta entre a inclinação original e 1, e calcula a distância entre a inclinação observada e o valor de referência (note que 1 é o valor de referência para a inclinação em uma relação perfeita de 1:1); $|b - 1|_{min}$ e $|b - 1|_{max}$ são, respectivamente, os valores mínimo e máximo observados para $|b - 1|$ considerando todos os estudos de caso. A divisão entre o numerador e o denominador expressa o valor relativo de $|b - 1|$ entre todos os estudos de caso. Finalmente, calculou-se o complemento (1-), de modo que os valores de b' mais próximos de 1 indicavam um melhor ajuste.

A aplicação das padronizações (Equação 1, 2) aos estudos de caso válidos, obtidos na compilação de dados (seção anterior) constam na tabela abaixo (Tabela 1):

Tabela 1 – Padronização de componentes para o cálculo do grau de suporte (gs) da hipótese de posicionamento aleatório (HPA) entre estudos sobre relação espécies-área publicados entre 1983 e 2018. (continua)

Estudo de caso	R^2	a	$ a $	$\frac{ a - a _{\min}}{ a _{\max} - a _{\min}}$	$a' = 1 - \frac{ a - a _{\min}}{ a _{\max} - a _{\min}}$	b	$b-1$	$ b-1 $	$\frac{(b-1 - b-1 _{\min})}{(b-1 _{\max} - b-1 _{\min})}$	$b' = 1 - \frac{(b-1 - b-1 _{\min})}{(b-1 _{\max} - b-1 _{\min})}$	$gs = R^2 * a' * b'$
Baldi; Kisbenedek (1999)	0,62	-2,77	2,77	0,02	0,98	1,50	0,50	0,50	0,18	0,82	0,50
Bidwell et al. (2014)*	0,71	1,64	1,64	0,01	0,99	0,65	-0,35	0,35	0,13	0,88	0,61
Bolger et al. (1991)*	0,63	6,74	6,74	0,05	0,95	0,20	-0,80	0,80	0,29	0,71	0,42
Calmé; Desrochers (1999)	0,56	3,47	3,47	0,03	0,97	0,78	-0,22	0,22	0,08	0,92	0,50
Douglas; Lake (1994)	0,73	10,79	10,79	0,08	0,92	0,73	-0,27	0,27	0,10	0,90	0,61
Elmberg et al. (1994)	0,47	1,64	1,64	0,01	0,99	0,43	-0,57	0,57	0,21	0,79	0,37
Fattorini (2007)	0,30	63,24	63,24	0,47	0,53	2,16	1,16	1,16	0,42	0,58	0,09
Feeley; Terborgh (2006)	0,34	1,68	1,68	0,01	0,99	0,70	-0,30	0,30	0,11	0,89	0,30
González-Oreja et al. (2012)	0,40	1,51	1,51	0,01	0,99	0,92	-0,08	0,08	0,03	0,97	0,39
Guadagnin et al. (2009)	0,57	13,16	13,16	0,10	0,90	0,87	-0,13	0,13	0,04	0,96	0,49
Haila (1983)	0,74	7,62	7,62	0,06	0,94	0,67	-0,33	0,33	0,12	0,88	0,62
He et al. (1996)	0,93	134,86	134,86	1,00	0,00	0,88	-0,12	0,12	0,04	0,96	0,00
Huang et al. (2015)	0,52	10,41	10,41	0,08	0,92	0,69	-0,31	0,31	0,11	0,89	0,43
Kadoya et al. (2004)	0,82	0,60	0,60	0,00	1,00	0,37	-0,63	0,63	0,23	0,77	0,63
Kadoya et al. (2004)*	0,52	0,70	0,70	0,01	0,99	0,30	-0,70	0,70	0,25	0,75	0,39
Moller (1987)	0,56	0,95	0,95	0,01	0,99	0,56	-0,44	0,44	0,16	0,84	0,47

Tabela 1 – Padronização de componentes para o cálculo do grau de suporte (*gs*) da hipótese de posicionamento aleatório (HPA) entre estudos sobre relação espécies-área publicados entre 1983 e 2018. (continuação)

Murgui (2007)	0,61	0,74	0,74	0,01	0,99	0,83	-0,17	0,17	0,06	0,94	0,57
Murgui (2007)	0,62	2,17	2,17	0,02	0,98	0,83	-0,17	0,17	0,06	0,94	0,57
Picard et al. (2004)*	0,99	0,67	0,67	0,00	1,00	1,04	0,04	0,04	0,01	0,99	0,97
Plotkin et al. (2000)	1,00	2,71	2,71	0,02	0,98	1,06	0,06	0,06	0,02	0,98	0,96
Plotkin et al. (2000)	0,99	7,60	7,60	0,06	0,94	1,03	0,03	0,03	0,01	0,99	0,93
Plotkin et al. (2000)	0,98	44,81	44,81	0,33	0,67	1,05	0,05	0,05	0,01	0,99	0,64
Prevedello et al. (2016)	0,05	2,06	2,06	0,02	0,98	0,07	-0,93	0,93	0,34	0,66	0,03
Prevedello et al. (2016)	0,21	3,13	3,13	0,02	0,98	0,35	-0,65	0,65	0,24	0,76	0,16
Ryti (1984)*	0,70	6,40	6,40	0,05	0,95	0,59	-0,41	0,41	0,15	0,85	0,57
Taki et al. (2018)*	0,43	51,23	51,23	0,38	0,62	0,94	-0,06	0,06	0,02	0,98	0,26
Taylor (1996)	0,54	0,60	0,60	0,00	1,00	0,21	-0,79	0,79	0,29	0,71	0,38
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,99	0,08	0,08	0,00	1,00	0,95	-0,05	0,05	0,01	0,99	0,97
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,99	0,03	0,03	0,00	1,00	0,99	-0,01	0,01	0,00	1,00	0,99
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,98	0,11	0,11	0,00	1,00	0,96	-0,04	0,04	0,01	0,99	0,97
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,98	0,04	0,04	0,00	1,00	0,99	-0,01	0,01	0,00	1,00	0,98
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,98	0,03	0,03	0,00	1,00	0,99	-0,01	0,01	0,00	1,00	0,98
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,98	0,10	0,10	0,00	1,00	0,95	-0,05	0,05	0,01	0,99	0,96
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,94	0,31	0,31	0,00	1,00	0,89	-0,11	0,11	0,04	0,96	0,90
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,98	0,05	0,05	0,00	1,00	0,93	-0,07	0,07	0,02	0,98	0,96

Tabela 1 – Padronização de componentes para o cálculo do grau de suporte (*gs*) da hipótese de posicionamento aleatório (HPA) entre estudos sobre relação espécies-área publicados entre 1983 e 2018. (conclusão)

Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,98	0,02	0,02	0,00	1,00	1,01	0,01	0,01	0,00	1,00	0,98
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	1,00	0,04	0,04	0,00	1,00	0,98	-0,02	0,02	0,00	1,00	1,00
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,99	0,09	0,09	0,00	1,00	0,95	-0,05	0,05	0,01	0,99	0,97
Tjorve et al. (2008) ^{a*}	0,98	0,07	0,07	0,00	1,00	1,07	0,07	0,07	0,02	0,98	0,96
Tjorve et al. (2008) ^{b*}	0,98	0,09	0,09	0,00	1,00	0,98	-0,02	0,02	0,00	1,00	0,98
Tjorve et al. (2008) ^{b*}	0,97	0,21	0,21	0,00	1,00	0,94	-0,06	0,06	0,02	0,98	0,95
Tjorve et al. (2008) ^{b*}	0,98	0,01	0,01	0,00	1,00	1,01	0,01	0,01	0,00	1,00	0,98
Wang et al. (2010)	0,40	61,64	61,64	0,46	0,54	0,25	-0,75	0,75	0,27	0,73	0,16
Wang et al. (2010)	0,78	2,54	2,54	0,02	0,98	0,39	-0,61	0,61	0,22	0,78	0,60
Wang et al. (2010)	0,32	7,29	7,29	0,05	0,95	0,21	-0,79	0,79	0,29	0,71	0,22
Wang et al. (2011)	0,45	61,48	61,48	0,46	0,54	0,28	-0,72	0,72	0,26	0,74	0,18
Wang et al. (2012)	0,72	-2,81	2,81	0,02	0,98	3,73	2,73	2,73	1,00	0,00	0,00
Wang et al. (2013)	0,71	30,58	30,58	0,23	0,77	0,12	-0,88	0,88	0,32	0,68	0,37
Wang et al. (2013)	0,62	13,46	13,46	0,10	0,90	0,20	-0,80	0,80	0,29	0,71	0,40
Worthen et al. (1996)	0,18	3,79	3,79	0,03	0,97	0,28	-0,72	0,72	0,26	0,74	0,13
Worthen et al. (1998)	0,33	3,26	3,26	0,02	0,98	0,75	-0,25	0,25	0,09	0,91	0,29
Yamura et al. (2016)*	0,84	0,54	0,54	0,00	1,00	0,85	-0,15	0,15	0,05	0,95	0,79
Valores mínimos	$ a _{\min} = 0,01$				$ b-1 _{\min} = 0,01$						
Valores máximos	$ a _{\max} = 134,86$				$ b-1 _{\max} = 2,73$						

Legenda: Estudos de caso, contém a citação dos autores de cada estudo válido, obtido na compilação de dados (ver seção 2.1); a citação foi repetida quando no mesmo estudo conduziu-se mais de um estudo de caso independente para diferentes táxons (por exemplo, plantas e animais, ou mamíferos e aves); citação com "*" indica que a HPA foi "confirmada", conforme inferido a partir de uma interpretação binária ("confirmada" versus "rejeitada"; mais detalhes na seção 2.1). R^2 , coeficiente de determinação; a , intercepto; b , inclinação (R^2 , a e b foram extraídos da regressão linear entre riqueza de espécies observada e esperada pela HPA; mais detalhes nas

Figuras 1 e 2); a' e b' , respectivamente, intercepto e inclinação padronizados; $|a|_{min}$ e $|a|_{max}$ são, respectivamente, os valores mínimos e máximos de $|a|$ em todos os estudos de caso; da mesma forma $|b-1|_{min}$ e $|b-1|_{max}$ são os valores mínimo e máximo observados para $|b-1|$ considerando todos os estudos de caso. Da esquerda para a direita, são mostrados os sucessivos passos para padronizar o intercepto (a) e a inclinação (b) em, respectivamente, a' e b' para que ambos variem de 0 a 1. Após essa padronização, o grau de suporte (gs) da HPA é calculado para cada estudo de caso. Destaques em cinza apenas para facilitar a visualização dos dados.

Nota: Os estudos de caso analisados em Tjorve et al. (2008) estão separados como Tjorve et al. (2008)^a onde os dados brutos originais foram obtidos de Preston et al. (2002), e em Tjorve et al. (2008)^b onde os dados originais foram obtidos de Hopkins (1955).

Fonte: o autor

Essas padronizações (Equação 1 e 2) permitiram uma avaliação direta e intuitiva dos gs , através da interação (multiplicação) desses três componentes, todos com a mesma variação em escala e direção. Portanto, calculou-se os gs como na Equação (3) (Tabela 1):

$$gs = R^2 * a' * b', \quad (3)$$

onde R^2 é simplesmente o coeficiente de determinação da regressão linear entre a riqueza observada e esperada das espécies, e a' e b' são os valores padronizados do intercepto e da inclinação, como explicado anteriormente.

Nesta equação assumiu-se que os três componentes têm a mesma importância na determinação do ajuste do modelo (ou seja, mesmo peso). Multiplicando os três componentes, a equação reconhece a complementaridade dos três componentes já que um bom ajuste depende de altos valores de R^2 e a' e b' (Figura 3). Para analisar a sensibilidade dos resultados a esses pressupostos, também foi calculado outras 14 versões alternativas de gs , dando diferentes pesos aos diferentes componentes, além da soma e da média deles (Tabela 2). Em seguida, os resultados de todos estes modelos foram avaliados quanto ao seu grau de correlação. Uma alta correlação entre todos as versões da medida (Figura 4) indicou baixa sensibilidade do modelo de gs proposto à alterações nos pesos dos componentes e na operação adotada em cada modelo. Por isso, continuamos com a versão mais simples que multiplica os valores com o mesmo peso.

Tabela 2 - Modelos alternativos para estimar o grau de suporte (gs) da hipótese de posicionamento aleatório. (continua)

ESTUDO DE CASO	gs1	gs2	gs3	gs4	gs5	gs6	gs7	gs8	gs9	gs10	gs11	gs12	gs13	gs14	gs15
Baldi; Kisbenedek (1999)	0,50	2,42	0,81	0,76	0,85	0,81	0,80	0,77	0,84	0,84	0,87	0,78	0,83	0,75	0,77
Bidwell et al. (2014)	0,61	2,57	0,86	0,82	0,89	0,86	0,85	0,83	0,89	0,88	0,90	0,84	0,88	0,81	0,83
Bolger et al. (1991)	0,42	2,29	0,76	0,73	0,81	0,75	0,77	0,73	0,79	0,78	0,82	0,72	0,80	0,71	0,75
Calmé; Desrochers (1999)	0,50	2,46	0,82	0,75	0,86	0,84	0,80	0,79	0,87	0,88	0,89	0,81	0,83	0,75	0,76
Douglas; Lake (1994)	0,61	2,55	0,85	0,82	0,87	0,86	0,84	0,84	0,88	0,88	0,88	0,85	0,85	0,82	0,82
Elmberg et al. (1994)	0,37	2,25	0,75	0,68	0,81	0,76	0,74	0,70	0,81	0,80	0,84	0,72	0,78	0,66	0,70
Fattorini (2007)	0,09	1,41	0,47	0,43	0,48	0,50	0,45	0,46	0,50	0,52	0,51	0,48	0,46	0,43	0,42
Feeley; Terborgh (2006)	0,30	2,22	0,74	0,64	0,80	0,78	0,71	0,69	0,82	0,83	0,85	0,72	0,76	0,63	0,65
González-Oreja et al. (2012)	0,39	2,36	0,79	0,69	0,84	0,83	0,75	0,75	0,87	0,88	0,89	0,79	0,79	0,69	0,69
Guadagnin et al. (2009)	0,49	2,43	0,81	0,75	0,83	0,85	0,78	0,79	0,86	0,87	0,86	0,82	0,80	0,75	0,75
Haila (1983)	0,62	2,57	0,86	0,83	0,88	0,86	0,85	0,84	0,88	0,88	0,89	0,85	0,87	0,82	0,83
He et al. (1996)	0,00	1,89	0,63	0,70	0,47	0,71	0,56	0,76	0,57	0,63	0,47	0,79	0,47	0,78	0,62
Huang et al. (2015)	0,43	2,33	0,78	0,71	0,81	0,81	0,76	0,75	0,83	0,84	0,84	0,77	0,78	0,71	0,72
Kadoya et al. (2004)	0,63	2,59	0,86	0,85	0,90	0,84	0,88	0,84	0,87	0,85	0,89	0,83	0,90	0,83	0,87
Kadoya et al. (2004)	0,39	2,26	0,75	0,70	0,81	0,75	0,76	0,71	0,80	0,79	0,83	0,71	0,80	0,67	0,72
Moller (1987)	0,47	2,39	0,80	0,74	0,85	0,81	0,79	0,76	0,85	0,85	0,87	0,77	0,82	0,73	0,75
Murgui (2007)	0,57	2,55	0,85	0,79	0,89	0,87	0,83	0,82	0,90	0,90	0,91	0,84	0,86	0,78	0,79

Tabela 2 - Modelos alternativos para estimar o grau de suporte (*gs*) da hipótese de posicionamento aleatório. (conclusão)

	<i>gs1</i>	<i>gs2</i>	<i>gs3</i>	<i>gs4</i>	<i>gs5</i>	<i>gs6</i>	<i>gs7</i>	<i>gs8</i>	<i>gs9</i>	<i>gs10</i>	<i>gs11</i>	<i>gs12</i>	<i>gs13</i>	<i>gs14</i>	<i>gs15</i>
Murgui (2007)	0,57	2,55	0,85	0,79	0,88	0,87	0,83	0,82	0,89	0,90	0,91	0,84	0,86	0,79	0,79
Picard et al. (2004)	0,97	2,97	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Plotkin et al. (2000)	0,96	2,96	0,99	0,99	0,98	0,98	0,99	0,99	0,98	0,98	0,98	0,99	0,99	0,99	0,99
Plotkin et al. (2000)	0,93	2,93	0,98	0,98	0,97	0,98	0,97	0,98	0,97	0,98	0,97	0,98	0,97	0,98	0,98
Plotkin et al. (2000)	0,64	2,63	0,88	0,90	0,83	0,90	0,86	0,92	0,86	0,88	0,83	0,93	0,82	0,93	0,88
Prevedello et al. (2016)	0,03	1,70	0,57	0,44	0,67	0,59	0,55	0,48	0,67	0,67	0,72	0,51	0,62	0,41	0,46
Prevedello et al. (2016)	0,16	1,95	0,65	0,54	0,73	0,68	0,63	0,59	0,74	0,74	0,78	0,62	0,69	0,52	0,56
Ryti (1984)	0,57	2,51	0,84	0,80	0,86	0,84	0,83	0,81	0,86	0,86	0,88	0,82	0,85	0,79	0,81
Taki et al. (2018)	0,26	2,03	0,68	0,62	0,66	0,75	0,62	0,69	0,73	0,77	0,71	0,74	0,62	0,65	0,59
Taylor (1996)	0,38	2,25	0,75	0,70	0,81	0,74	0,76	0,70	0,79	0,78	0,83	0,70	0,80	0,67	0,72
Tjorve et al. (2008)a	0,96	2,95	0,98	0,98	0,99	0,99	0,98	0,98	0,99	0,99	0,99	0,98	0,99	0,98	0,98
Tjorve et al. (2008)a	0,99	2,99	1,00	0,99	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,99	0,99
Tjorve et al. (2008)a	0,97	2,97	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Tjorve et al. (2008)a	0,98	2,98	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99
Tjorve et al. (2008)a	0,98	2,98	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99
Tjorve et al. (2008)a	0,96	2,96	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,98	0,99
Tjorve et al. (2008)a	0,90	2,90	0,97	0,96	0,97	0,97	0,97	0,96	0,97	0,97	0,98	0,96	0,97	0,96	0,96
Tjorve et al. (2008)a	0,96	2,96	0,99	0,98	0,99	0,98	0,99	0,98	0,99	0,99	0,99	0,98	0,99	0,98	0,99
Tjorve et al. (2008)a	0,98	2,98	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99
Tjorve et al. (2008)a	1,00	3,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Tjorve et al. (2008)a	0,97	2,97	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Tjorve et al. (2008)a	0,96	2,96	0,99	0,98	0,99	0,98	0,99	0,98	0,99	0,99	0,99	0,98	0,99	0,98	0,99
Tjorve et al. (2008)b	0,98	2,98	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99
Tjorve et al. (2008)b	0,95	2,95	0,98	0,98	0,99	0,98	0,98	0,98	0,99	0,99	0,99	0,98	0,99	0,98	0,98
Tjorve et al. (2008)b	0,98	2,98	0,99	0,99	1,00	1,00	0,99	0,99	1,00	1,00	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99
Wang et al. (2010)	0,16	1,67	0,56	0,52	0,55	0,60	0,52	0,56	0,59	0,61	0,58	0,59	0,53	0,53	0,50
Wang et al. (2010)	0,60	2,54	0,85	0,83	0,88	0,83	0,86	0,82	0,86	0,85	0,88	0,81	0,88	0,81	0,85
Wang et al. (2010)	0,22	1,98	0,66	0,57	0,73	0,67	0,65	0,60	0,73	0,73	0,76	0,62	0,70	0,56	0,59
Wang et al. (2011)	0,18	1,73	0,58	0,55	0,57	0,62	0,55	0,58	0,60	0,63	0,59	0,61	0,55	0,56	0,53
Wang et al. (2012)	0,00	1,70	0,57	0,60	0,67	0,42	0,68	0,48	0,54	0,45	0,61	0,40	0,73	0,52	0,69
Wang et al. (2013)	0,37	2,16	0,72	0,72	0,73	0,71	0,73	0,71	0,72	0,72	0,73	0,71	0,74	0,71	0,73
Wang et al. (2013)	0,40	2,23	0,74	0,71	0,78	0,73	0,75	0,71	0,77	0,76	0,79	0,71	0,78	0,70	0,73
Worthen et al. (1996)	0,13	1,89	0,63	0,52	0,72	0,66	0,61	0,56	0,72	0,72	0,76	0,59	0,67	0,50	0,54
Worthen et al. (1998)	0,29	2,22	0,74	0,64	0,80	0,78	0,70	0,69	0,82	0,84	0,85	0,73	0,75	0,63	0,64
Yamaura et al. (2016)	0,79	2,78	0,93	0,91	0,95	0,93	0,92	0,91	0,95	0,95	0,95	0,92	0,94	0,90	0,91

Legenda: Descrição para Estudos de caso é a mesma da apresentada na Tabela 1. Da esquerda para a direita 15 modelos alternativos estimam a métrica grau de suporte (*gs*) da hipótese de posicionamento aleatório (HPA; COLEMAN et al., 1982) para cada estudo de caso. Essa métrica varia de 0 a 1, e pode indicar desde uma ausência de suporte para a HPA ($gs = 0$) até um total de suporte ($gs = 1,00$). Os modelos alternativos alteram os pressupostos do modelo principal *gs1*, que estima a métrica pela simples multiplicação dos seus componentes (R^2 , a' , b' ; conforme descritos na Tabela 1), cada um com igual importância (mesmo peso; = 1). Modelos:

multiplicação simples (modelo principal): $gs1 = R^2 * a' * b'$;

soma: $gs2 = R^2 + a' + b'$;

média simples: $gs3 = (R^2 + a' + b') / 3$;

média com peso diferente para um componente: $gs4 = (2*R^2 + a' + b')/4$; $gs5 = (R^2 + 2*a' + b')/4$;

$gs6 = (R^2 + a' + 2*b')/4$;

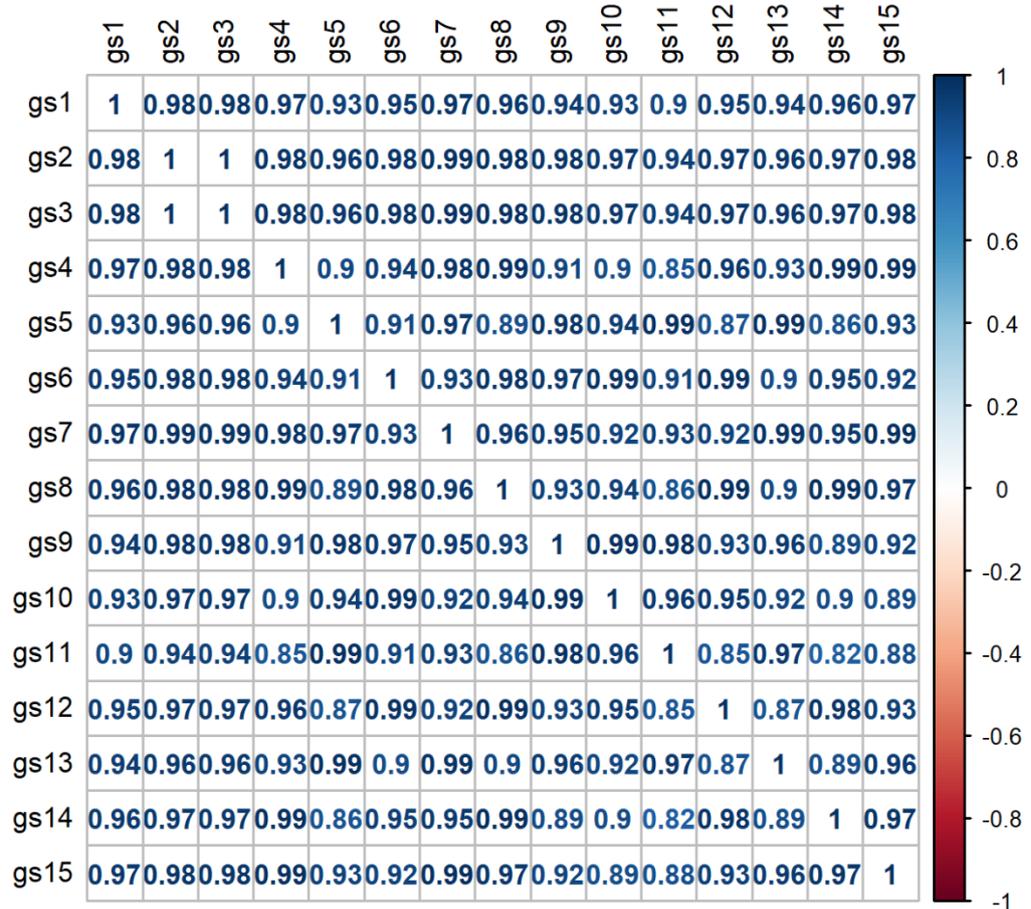
média com peso diferente para dois componentes: $gs7 = (2*R^2 + 2*a' + b')/5$; $gs8 = (2*R^2 + a' + 2*b')/5$; $gs9 = (R^2 + 2*a' + 2*b')/5$;

média com peso diferente para três componentes: $gs10 = (R^2 + 2*a' + 3*b')/6$; $gs11 = (R^2 + 3*a' + 2*b')/6$; $gs12 = (2*R^2 + a' + 3*b')/6$; $gs13 = (2*R^2 + 3*a' + b')/6$; $gs14 = (3*R^2 + a' + 2*b')/6$;

$gs15 = (3*R^2 + 2*a' + b')/6$.

Fonte: o autor.

Figura 4 - Análise de correlação de Pearson entre distintos modelos que estimam de grau de suporte da hipótese de posicionamento aleatório.



Legenda: De *gs1* a *gs15*, 15 diferentes modelos para estimar a métrica grau de suporte para a hipótese de posicionamento aleatório (HPA; COLEMAN et al., 1982). HPA. A figura mostra o valor absoluto dos coeficientes de correlação correspondentes a cada avaliação. Cores escuras indicam uma correlação maior, com as positivas em azul e negativas em vermelho. Para mais detalhes sobre os modelos ver tabela 2.

Fonte: o autor.

Utilizando esses procedimentos, a métrica *gs* (Equação 3) pode ser interpretada como o grau relativo de suporte da HPA na explicação de uma determinado REA observada, variando de uma completa falta de suporte ($gs = 0$) a um suporte completo ($gs = 1$; ver Figura 3 como exemplo). Ao testar a hipótese de que a média *gs* de estudos que rejeitam ($n = 30$, $\overline{gs} = 0,39$, $dp = 0,24$) o HPA deve ser significativamente menor do que a média *gs* com dos estudos que corroboram ($n = 22$, $\overline{gs} = 0,85$, $dp = 0,21$) o HPA, a métrica separou com sucesso os estudos e comprovou sua validade (*teste-t*, $F = 13,04$, $gl = 51$, $p < 0,001$; ver mais detalhes na seção "Análise de dados"). Além disso, o *gs* abrange todas as informações sobre a relação entre riqueza observada e prevista pela HPA (Equação 3): causalidade (através de R^2), viés (*a*) e consistência (*b*) (PIÑEIRO et al., 2008; SMITH, 1995). Assim, calculou-se *gs* (*gs1*) para

todos os estudos de caso da HPA, e utilizou-se essa métrica como variável dependente em análises estatísticas subsequentes.

1.2.3 Variáveis independentes

Para avaliar quais variáveis determinam a variação dos *gs* entre os estudos de caso, foram extraídas quatro variáveis explicativas de cada uma delas: táxon principal, região geográfica, tipo de mancha de habitat (TMH) e variação na área das manchas de habitat (VAM) estudadas (Tabela 3). Essas quatro variáveis estão diretamente relacionadas a pelo menos um dos dois eixos do REA (riqueza e área de espécies) e, portanto, podem impactar em *gs*. O táxon principal (doravante táxon) era simplesmente "flora" ou "fauna", já que classificações taxonômicas mais refinadas resultariam em tamanhos amostrais relativamente pequenos para alguns grupos. Essa classificação menos refinada permite diferenciar, prioritariamente, organismos que se dispersam passivamente daqueles que possuem uma contribuição ativa para dispersão e seleção de habitat (ADUSE-POKU et al., 2018; BROWN; LOMOLINO, 1998). A região geográfica foi avaliada utilizando-se a latitude absoluta (em graus) onde cada estudo de caso foi realizado.

Tabela 3 – Variáveis independentes obtidas em estudos que testaram a hipótese de posicionamento aleatório. (continua)

Estudos	Táxon (N)	TMH	VAM	Latitude
Baldi; Kisbenedek (1999)	Fauna	Mancha	2222,22	47
Bidwell et al. (2014)	Fauna	Mancha	82,00	52
Bolger et al. (1991)	Fauna	Mancha	272,00	33
Calmé; Desrochers (1999)	Fauna	Mancha	113,92	53
Douglas; Lake (1994)	Fauna	Ilha	25,00	-37
Elmberg et al. (1994)	Fauna	Mancha	24,00	64
Fattorini (2007)	Fauna	Ilha	2173,68	38
Feeley; Terborgh (2006)	Fauna	Ilha	107,00	8
González-Oreja et al. (2012)	Fauna	Mancha	203,69	19

Tabela 3 – Variáveis independentes obtidas em estudos que testaram a hipótese de posicionamento aleatório. (continua)

Guadagnin et al. (2009)	Fauna	Mancha	725,00	-30
Haila (1983)	Fauna	Ilha	1164,00	60
He et al. (1996)	Flora	Mancha	2500,00	2
Huang et al. (2015)	Fauna	Mancha	15,16	39
Kadoya et al. (2004)	Fauna (2)	Mancha	4,97	36
Moller (1987)	Fauna	Mancha	51,57	57
Murgui (2007)	Fauna (2)	Mancha	620,00	39
Picard et al. (2004)	Flora	Mancha	2049,18	12
Plotkin et al. (2000)	Flora (3)	Mancha	500000,00	3
Prevedello et al. (2016)	Fauna (2)	Mancha	187,00	-23
Ryti (1984)	Flora	Mancha	10000,00	29
Taki et al. (2018)	Fauna	Mancha	7,69	42
Taylor (1996)	Fauna	Mancha	8,69	35
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	50
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	54
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	51
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	53
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	56
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	56
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	52
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	52
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	52
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	52
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	54
Tjorve et al. (2008) ^a	Flora	Mancha	400,00	52
Tjorve et al. (2008) ^b	Flora	Mancha	400,00	50
Tjorve et al. (2008) ^b	Flora	Mancha	400,00	53
Tjorve et al. (2008) ^b	Flora	Mancha	400,00	55

Tabela 3 – Variáveis independentes obtidas em estudos que testaram a hipótese de posicionamento aleatório. (conclusão)

Wang et al. (2010)	Fauna	Ilha	4297,43	29
Wang et al. (2011)	Fauna	Ilha	4297,43	29
Wang et al. (2012)	Fauna	Ilha	1611,54	29
Wang et al. (2013)	Fauna (2)	Mancha	177,23	30
Worthen et al. (1996)	Fauna	Mancha	6,88	34
Worthen et al. (1998)	Fauna	Mancha	4,00	34
Yamaura et al. (2016)	Fauna	Mancha	7,69	42

Legenda: Táxon (Flora vs Fauna) e o número (N) de estudos de caso quando um mesmo estudo demonstrava avaliações independentes para mais de um táxon; Latitude, mostrada em graus (positivo = hemisfério norte; negativo = hemisfério sul); TMH, tipo de mancha de habitat (ilha vs mancha), VAM (variação na área da mancha; razão entre o tamanho da maior e da menor mancha de habitat). Os dados originais analisados por Tjorve et al. (2008) foram obtidos em duas bases de dados: os obtidos de Preston et al. (2002) estão indicados por ^a; já os obtidos de Hopkins (1955) estão indicados por ^b. Para mais informações dos estudos veja seção 2.1 e Tabela 1. Hipótese do posicionamento aleatório de Coleman et al. (1982)

Fonte: o autor.

O tipo de mancha de habitat (TMH) estudada foi classificado como "ilha", quando as manchas de habitat eram cercadas por água, como oceanos, rios ou lagos, ou como "mancha", quando estavam embutidas dentro de habitats terrestres continentais (por exemplo, fragmentos florestais). A última variável, variação na área das manchas de habitat (VAM), é uma medida de variação no tamanho das manchas de habitat (ou "ilhas" ou "manchas") das paisagens em cada estudo de caso. Foi calculada como a razão entre o tamanho da maior e a menor mancha de habitat de cada estudo de caso.

1.2.4 Análise de dados

Para responder o quanto a HPA foi considerada entre os estudos sobre REA foi calculado o percentual de estudos de REA publicados a partir de 1982 e que consideraram explicitamente a HPA (ou seja, que citou Coleman et al., 1982). Dentre estes, foi avaliado o percentual de estudos que aplicaram um teste de posicionamento aleatório para testar a HPA. Ao final desse cálculo foi estimado o percentual em que a HPA foi suportada e rejeitada.

Para validar a nova métrica (gs), primeiro foi comparado seus valores entre estudos de caso que "confirmaram" versus "rejeitaram" a HPA, com base na classificação binária. Para isso, foi elaborado um modelo linear generalizado, utilizando gs como variável dependente, e o desfecho binário do estudo de caso (confirmado versus rejeitado) como variável independente. Utilizou-se uma distribuição de erro quasi-binomial e uma função de ligação (logit), pois os valores gs variaram continuamente de 0 a 1 e tinham subdispersão (*underdispersion*; CRAWLEY, 2013). Um modelo de efeito misto, incluindo interceptos aleatórios para cada estudo de caso, para controlar a potencial não independência dos testes de um mesmo estudo, retornou resultados semelhantes aos obtidos com o modelo linear generalizado (ver Tabela 4a).

Tabela 4 – Modelos de efeito misto para controle de potencial não independência dos estudos de caso oriundos do mesmo estudo.

	χ^2	gl	P
a)			
Resultado binário	33,79	1	< 0,001
b)			
Táxon	31,15	1	< 0,001
Latitude	17,67	1	< 0,001
TMH	0,65	1	0,42
VAM	0,15	1	0,70

Legenda: Estudos que testaram a hipótese de posicionamento aleatório (HPA; COLEMAN et al., 1982) para distintos táxons (ex: plantas e aves) foram separados em estudos de caso independentes por táxon (mais detalhes na seção 2.1). Em (a), o fator fixo independente foi o desfecho binário de cada estudo de caso: confirmou versus rejeitou a HPA. Em (b), os fatores fixos independentes foram Táxon (fauna ou flora), Latitude (graus absolutos), TMH, tipo de mancha de habitat (ilha ou mancha) e VAM (variação na área da mancha de habitat; log-transformado). Variáveis estatisticamente significativas ($P < 0,05$), com base em um teste Wald χ^2 , estão em negrito. A variável dependente em ambos os modelos foi o grau de suporte (gs) da HPA. O ID do estudo de caso foi incluído como fator aleatório. Uma distribuição de erro quasi-binomial e uma função de ligação (logit) foram usadas em todos os modelos. gl , grau de liberdade.

Fonte: o autor.

Para determinar quais fatores impulsionam a variação em gs entre os estudos de caso, foi elaborado um segundo modelo linear generalizado, utilizando gs como variável dependente, e táxon, região geográfica, tipo de mancha de habitat e variação na área da mancha de habitat (transformado em log) como variáveis independentes, novamente com uma distribuição de erro quasi-binomial e uma função de ligação (logit). Um modelo análogo de

efeito misto, incluindo interceptos aleatórios para cada estudo de caso para controlar a não independência, retornou resultados semelhantes (Tabela 4b). Todas as análises foram realizadas no ambiente R de programação, versão R 4.0.0 (R Core Team, 2020), utilizando funções base e o pacote *visreg* para plotagem de resultados (BREHENY; BURCHETT, 2017).

1.3 Resultados

1.3.1 Prevalência do HPA na literatura sobre REA

Encontramos 798 artigos publicados sobre o REA. Destes, 252 citaram o estudo seminal da HPA de COLEMAN et al. (1982). Dois desses artigos não foram acessíveis (JOHNSON, 1986; PASZKOWSKI; TONN, 2000) e foram excluídos das análises. Assim, segundo os critérios previamente estabelecidos, a HPA foi considerada em 31% dos estudos que avaliaram o REA.

Apenas 14% (35 dos 250 estudos) que citaram COLEMAN et al. (1982) aplicaram algum modelo para realmente testar a HPA explicitamente. Desses 35 estudos, 30 relataram os dados necessários para comparar a riqueza observada versus a riqueza esperada de espécies, resultando em um total de 53 estudos de caso. Um estudo de caso *outlier* (YAMAURA et al., 2016; com plantas) foi excluído da análise porque seu modelo incluiu uma detecção imperfeita para a riqueza esperada de espécies vegetais, resultando em uma superestimação de 400 vezes quando comparada com a riqueza observada. O estudo de caso desses autores com animais, por sua vez, não teve essa correção ou superestimativa, por isso foi mantido na análise. Com isso, considerou-se apenas 52 estudos de caso (Tabela 1). Cerca de 42% desses estudos de caso confirmaram a HPA considerando a classificação binária, enquanto 58% a refutaram.

1.3.2 Fatores que explicam a variação no grau de suporte para HPA

O gs da HPA foi significativamente afetado pelo táxon estudado e pela latitude onde o estudo de caso foi realizado (Tabela 5). O tipo de mancha de habitat e a variação na área das manchas de habitat não tiveram efeitos significativos em gs (Tabela 5). Juntas, essas quatro variáveis explicaram 66,53% da variação em gs entre estudos de caso. O gs foi cerca de 2 vezes maior para as plantas do que os animais e aumentou consistentemente com a latitude (Figura 5).

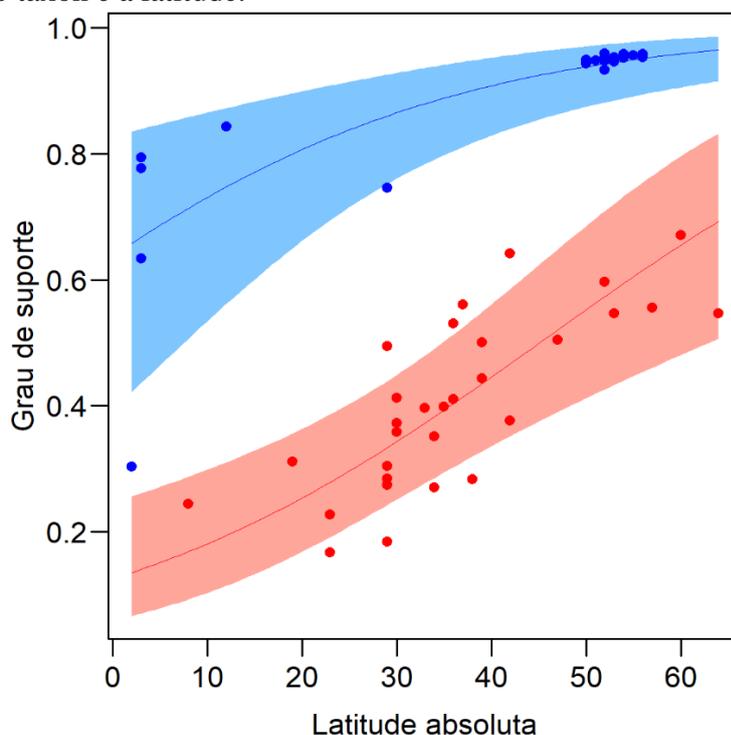
Tabela 5 – Fatores que afetam o grau de suporte da hipótese de posicionamento aleatório (HPA) em estudos de caso, medidos por uma nova métrica, o grau de suporte (gs).

	gl	Desvio	gl residual	Desvio residual	F	P
Táxon	1	14,23	50	12,82	79,72	< 0,001*
Latitude	1	3,66	49	9,16	20,51	< 0,001*
Tipo de mancha de habitat	1	0,08	48	9,08	0,46	0,50
VAM	1	0,02	47	9,05	0,14	0,71

Legenda: O gs foi a variável dependente. Foram consideradas quatro variáveis independentes: Táxon (Flora vs Fauna), região geográfica (latitude absoluta, em graus), Tipo de mancha de habitat (mancha vs ilha) e VAM, variação na área das manchas de habitat (razão entre o tamanho da maior e da menor mancha de habitat), utilizando um modelo linear generalizado. O modelo utilizou uma distribuição de erro quasi-binomial e uma função de ligação (logit). Dados de 52 estudos de caso obtidos em 30 estudos publicados entre 1983-2018 e que testaram a HPA (mais detalhes na seção 2.1). Variáveis estatisticamente significativas ($P < 0,05$) estão sinalizadas com*. gl = grau de liberdade.

Fonte: o autor.

Figura 5 – Relação entre o grau de suporte (gs) da hipótese de posicionamento aleatório (HPA) e o táxon e a latitude.



Legenda: Animais em vermelho, plantas em azul. Os valores gs representam valores esperados, estimados para cada táxon e latitude, mantendo constantes as outras variáveis explicativas (tipo de mancha de habitat e variação na área das manchas). Dados de 52 estudos de caso da HPA obtidos em 30 estudos sobre a relação espécies-área publicados entre 1983 e 2018.

Fonte: O autor.

1.4 Discussão

Os resultados do presente estudo mostram que, apesar de sua característica de funcionar como modelo nulo e assim seu potencial de fornecer informações sobre as contribuições relativas de diferentes processos, a HPA ainda é pouco considerada na literatura sobre o REA, refutando a primeira hipótese. A maioria dos estudos sobre o REA não tentou determinar a contribuição relativa de processo subjacentes do padrão observado, assim não considerou explicitamente a possibilidade (através de um modelo de posicionamento aleatório) que a relação pode refletir processos probabilísticos (COLEMAN et al, 1982; PREVEDELLO et al., 2016). A baixa consideração explícita da HPA pode parcialmente ser resultado da dificuldade em obter um censo completo de indivíduos em uma comunidade estudada (CONNOR; MCCOY, 1979; GOTELLI; GRAVES, 1996), um requisito importante para testar a HPA de acordo com o modelo clássico de Coleman (1981). No entanto, as versões modificadas deste modelo também permitem testar a HPA mesmo com censos incompletos (por exemplo, BIDWELL et al., 2014; GUADAGNIN et al., 2009), oferecendo um grande potencial para a aplicação da HPA em estudos. Porém, uma explicação mais provável para o número relativamente pequeno de estudos que consideram a HPA é uma tendência geral na literatura REA para enfatizar mais a detecção e descrição desse padrão do que seus processos subjacentes (EWERS; DIDHAM, 2006; PREVEDELLO et al., 2016).

Entre os estudos que consideraram a HPA, a maioria não a testou explicitamente. Isso provavelmente porque o objetivo de muitos desses artigos não era testar a REA ou entender seus processos subjacentes. De fato, muitos estudos usaram o modelo de Coleman (1981) apenas para estimar a riqueza das espécies locais (por exemplo, GOTELLI; COLWELL, 2001; SORENSEN, 2004), ou para avaliar padrões aninhados na distribuição de espécies (por exemplo, PRESLEY, 2007; XU et al., 2017), em vez de identificar os mecanismos que explicam a REA. De fato, a curva de rarefação de Coleman é útil para estimar a riqueza de espécies locais, bem como para comparar a riqueza de espécies entre comunidades amostradas com diferentes esforços (BREWER; WILLIAMSON, 1994; MAGURRAN, 2004). Em outras palavras, os resultados indicam que o modelo de Coleman (1981) tem recebido maior atenção como uma literatura básica para discussão e para o cálculo da riqueza das espécies, do que como um modelo nulo particularmente útil para entender as causas subjacentes da REA.

Apesar da baixa proporção de estudos que realmente e explicitamente testaram a HPA como uma hipótese nula para a REA, quase metade dos estudos de caso analisados

confirmaram-na refutando a segunda hipótese, que a HPA em geral não serve para explicar REA. Essa taxa relativamente alta de confirmação da HPA é surpreendente, considerando a simplicidade da hipótese e o grande número de fatores ecológicos que potencialmente afetam a riqueza de espécies nas comunidades (EWERS; DIDHAM, 2006). Os ecólogos devem reconhecer que em muitas situações a influência de processo estocásticos em representa uma explicação viável para o padrão observado, e as REA detectados não necessariamente resultam em sua totalidade dos processos ecológicos/determinísticos (BIDWELL et al., 2014; GOTELLI; GRAVES, 1996; PREVEDELLO et al., 2016; VELLEND et al., 2014). Por outro lado, a grande quantidade dos estudos de caso que refutaram a HPA indicam que a influência de processos estocásticos na determinação da riqueza varia dependendo da influência relativa de fatores ecológicos, como interações intra e interespecíficas (BALDI; KISBENEDEK, 1999; ELMBERG et al., 1994), diversidade de habitat (DOUGLAS; LAKE, 1994; GUADAGNIN et al., 2009), diferenciação de nicho (WANG et al., 2008), dispersão e imigração (KADOYA et al., 2004; MURGUI, 2007; PLOTKIN et al., 2000b), distúrbios (MCGUINNESS, 1984b), reprodução e recrutamento (PEAKE; QUINN, 1993), e condições históricas (FATTORINI, 2007). Portanto, estudos futuros devem tentar compreender a importância relativa dos processos estocásticos e determinísticos sobre a estrutura e a composição das comunidades, para uma melhor compreensão das causas da REA em cada situação (ADUSE-POKU et al., 2018; SUTHERLAND et al., 2013).

Em relação à terceira pergunta, estudos com plantas apresentaram maior grau de suporte da HPA do que estudos com animais, confirmando a hipótese proposta para esta relação. Este resultado sugere que os processos estocásticos são mais importantes para a distribuição de espécies de plantas do que de animais. Os animais em geral selecionam habitats e se dispersam ativamente, enquanto as plantas dependem de uma síndrome de dispersão (ex: anemocoria, zoocoria) e, assim, não escolhem ativamente onde recrutar e se estabelecer (ADUSE-POKU et al., 2018; BROWN; LOMOLINO, 1998). Vários pesquisadores compararam a importância relativa dos processos ecológicos (ex: nicho) e ao acaso (ex: neutros) na estruturação de comunidades animais e vegetais (ELLWOOD et al., 2009; STEGEN et al., 2013; TILMAN, 2004). De fato, muitas evidências sustentam que processos ao acaso são especialmente importantes para organismos ssesseis (CONDIT et al., 2002; HUBBELL, 2001; LATIMER et al., 2005). Em estudos com comunidades animais não-sesseis, processos ao acaso pareciam ser especialmente importantes apenas quando os pesquisadores analisaram separadamente os microhabitats pertencentes a extremos de um gradiente ambiental (ADUSE-POKU et al., 2018; ELLWOOD et al., 2009). Isso reduziu a

variação ambiental e os efeitos da dispersão ativa entre os microhabitats e assim como a seleção de habitats. Os resultados do presente estudo reforçam, assim, a importância do modo de dispersão (ativo ou passivo) na estruturação de comunidades biológicas em todas as manchas de habitat.

Independentemente do táxon investigado, o grau de suporte da HPA aumentou consistentemente com a latitude, sugerindo que os efeitos probabilísticos são especialmente importantes na explicação das REA em latitudes mais altas. Esse padrão pode refletir a influência dos gradientes latitudinais de energia e diversidade nos processos ecológicos e aleatórios que estruturam as comunidades (CHASE, 2010; STEGEN et al., 2013). A redução da riqueza de espécies em relação aos polos está bem documentada, levando a um número menor de espécies e níveis tróficos em latitudes mais altas (GASTON; BLACKBURN, 2000; WALLACE, 1878), potencialmente reduzindo a magnitude das interações ecológicas e processos determinísticos em comparação com os ambientes tropicais (ROSLIN et al., 2017; SCHEMSKE et al., 2009). Além disso, devido a uma baixa exposição histórica a distúrbios em comparação com espécies de alta latitude, as espécies de baixas latitudes podem ser mais sensíveis à extinção por processos determinísticos como perda de habitat e fragmentação, (BETTS et al., 2019), reduzindo a importância relativa de processos ao acaso nas regiões tropicais. Complementarmente, a diversidade de habitats como fator determinístico pode ser menos importante que fatores ao acaso na formação da REA em latitudes mais altas se, nestas regiões, a menor diversidade acarretar em habitats mais homogêneos em comparação com regiões tropicais, por exemplo.

1.5 Conclusão do primeiro estudo

Apesar de desconsiderar a miríade de fatores ecológicos que podem afetar a riqueza das espécies em comunidades locais, a HPA explica as REAs em uma grande fração dos estudos que a testaram. A HPA provou de ter poder de explicar a distribuição espacial especialmente para plantas, e em latitudes mais altas. Apesar de sua simplicidade e potencial utilidade, no entanto, essa hipótese ainda raramente é considerada explicitamente na literatura sobre a REA. Isso é preocupante, pois grande parte da literatura não reconhece explicitamente que processos estocásticos podem explicar, pelo menos em parte, um dos padrões mais gerais da Ecologia, a REA. A consideração explícita e o teste da HPA em estudos futuros podem avançar substancialmente na compreensão dos processos que afetam a estrutura das comunidades em diferentes áreas.

2 SEGUNDO ESTUDO: PADRÕES DE RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES SÃO PARCIALMENTE EXPLICADOS PELA ESTRUTURA ESPACIAL DA PAISAGEM: UM TESTE EMPÍRICO COM MODELOS NULOS

2.1 Introdução

A variação espacial da diversidade de espécies tem recebido atenção de pesquisadores por mais de um século e é um assunto central de pesquisa na biogeografia, macroecologia, ecologia de comunidades e ecologia de paisagens (DARWIN, 1859; ARRHENIUS, 1921; GASTON; BLACKBURN, 2000; LOMOLINO et al. 2006; STORCH et al. 2008; SOUTHERLAND et al., 2013). Alguns padrões desta variação, repetitivamente observados, foram reconhecidos como resultado de influências específicas, como a relação entre espécies e a área, o isolamento, a quantidade de habitat, e o efeito de borda e a qualidade da matriz (regiões de não habitat ao redor das manchas de habitat). Entretanto, esses e outros processos subjacentes dos padrões observados ainda são investigados e debatidos (BANKS-LEITE et al., 2010; FAHRIG, 2013; MACARTHUR; WILSON, 1967; MATTHEWS et al., 2020; PREVEDELLO; VIEIRA, 2010). Um passo inicial para explicar o padrão é compreender se ele pode decorrer de simples processos ao acaso (HARVEY et al., 1983). Com isso, o uso de modelos nulos tornou-se fundamental para avaliar se os padrões observados podem ser reproduzidos por simples modelos probabilísticos (nulos) (GOTELLI; GRAVES, 1996). Nesse sentido, os modelos nulos representam uma ferramenta eficiente para testar hipóteses nulas pois fornecem especificidade e flexibilidade na análise de dados, o que muitas vezes não é possível com testes estatísticos convencionais (GOTELLI, 2001).

Um modelo nulo clássico para explicar a distribuição espacial de diversidade, o modelo de posicionamento aleatório (MPA; COLEMAN, 1981), surgiu em função da discussão sobre os processos subjacentes ao tão debatido padrão da relação espécie-área (REA; DE CANDOLLE, 1855; ARRHENIUS, 1921; GLEASON, 1922; JACCARD, 1908; MACARTHUR; WILSON, 1967; CONNOR; MCCOY, 1979; TJORVE, 2003; MATTHEWS et al. 2016). Ao reexaminar o modelo probabilístico de Arrhenius (1921), Coleman (1981) mostrou que este já era uma formulação matemática para uma hipótese nula (MCGUINNESS, 1984). Com isso, Coleman formalizou o primeiro modelo nulo para esse padrão, o MPA, que

testa a hipótese de que os indivíduos são posicionados aleatoriamente nas manchas de habitat (ex: ilha, fragmento florestal, poça), em que a posição dos indivíduos em cada uma destas independe de fatores ecológicos como a presença de outros indivíduos e espécies. A hipótese implica homogeneidade estatística para a distribuição dos indivíduos e pressupõe homogeneidade estatística para a distribuição das influências ambientais requeridas pelas espécies (COLEMAN, 1981). O MPA é capaz de gerar estimativas não só da riqueza de espécies esperada por mancha de habitat como também do desvio padrão ao redor dessa estimativa. Através desse modelo, Coleman et al. (1982) identificaram que a comunidade de aves em ilhas de reservatórios era estruturada principalmente pela área das ilhas, assim mostrando a congruência da observação com o resultado, assumindo distribuição randômica das espécies. Desde então esse clássico modelo proposto por Coleman tornou-se um importante método para testar uma hipótese nula para a REA (GOTELLI; MCGILL, 2006), representado pela hipótese do posicionamento aleatório.

Entretanto, uma limitação do MPA é a dificuldade de se obter censo completo do grupo taxonômico estudado, principalmente em manchas de habitat de grandes áreas (BIDWELL et al., 2014). Este pré-requisito desse modelo (COLEMAN, 1981) é a provável razão por ter sido relativamente pouco aplicado, em sua forma original (Capítulo 1). Além disso, o modelo baseado apenas em área pode superestimar a riqueza de espécies em grandes manchas de habitat e subestimar nas menores, como observados para aves aquáticas em áreas alagadas (GUADAGNIN et al., 2009), acarretando em ajustes fracos de suas previsões aos dados observados. As adaptações ao modelo baseado exclusivamente em área, desenvolvidas e aplicadas por Guadagnin et al. (2009) e Bidwell et al. (2014), são uma alternativa para estudos em que o censo completo não seja possível, ou quando um baixo ajuste do modelo aos dados é suspeito de ser consequência de suas limitações em extrapolar para grandes áreas (e assim possui ajuste fraco com a realidade). Partindo do pressuposto que algumas manchas de habitat têm mais espécies do que outras simplesmente porque têm mais indivíduos, estes autores desenvolveram um modelo que assume que o número de indivíduos a ser posicionado em cada mancha é o mesmo número que foi observado empiricamente e, portanto, a abundância total em cada mancha é restrita ao seu valor observado. Embora este modelo nulo, chamado de modelo baseado em indivíduos, tenha falhado em prever a riqueza de espécies de aves aquáticas em áreas alagadas (GUADAGNIN et al. 2009), foi adequado para prever a riqueza de espécies de patos em lagoas (BIDWELL et al. 2014), ou de abelhas e aves em plantações (TAKI et al., 2018; YAMAURA et al., 2016), plantas em ilhas (TJORVE et al., 2008), entre outros (BOLGER et al., 1991; HANEY, 1999; KADOYA et al., 2004;

MCGUINNESS, 1984; PICARD et al. 2014) corroborando que a REA pode ser causada por uma combinação de processos baseados em nicho e aleatórios.

Os modelos de posicionamento aleatório são uma maneira poderosa de distinguir entre mecanismos que geram REA (GOTELLI; MCGILL, 2006), entretanto, apesar das adaptações, os modelos descritos permitem avaliar apenas a influência de um único parâmetro espacial, a área (tamanho) da mancha de habitat. Outros aspectos associados a configuração espacial da paisagem também afetam a abundância e distribuição das espécies, como o isolamento da mancha, a quantidade de borda e a quantidade de habitat (FAHRIG, 2013; PREVEDELLO et al. 2016). Tais parâmetros podem afetar a probabilidade dos indivíduos ocorrerem em uma dada mancha de habitat, causando assim gradientes previsíveis de riqueza. Porém, com exceção do efeito de borda (PREVEDELLO et al. 2013, RIBEIRO et al., 2016), esses parâmetros espaciais não possuem modelos nulos apropriados para testar a contribuição relativa de cada um destes parâmetros sobre padrões de diversidade. Diante do crescente impacto antrópico sobre os ecossistemas, que causam a perda e a fragmentação dos habitats devido mudanças no uso do solo (MAY et al., 2019), a possibilidade de avaliar o efeito relativo dos fatores determinísticos via a comparação do padrão observado com modelos nulos, representa uma ferramenta útil para a previsão das respostas das espécies.

Outra limitação importante no uso dos modelos nulos supracitados é o foco apenas na riqueza das espécies (COLEMAN, 1981; MACARTHUR; WILSON, 1967), ignorando a composição das comunidades. Entretanto, a riqueza de espécies por si, não é uma métrica suficiente para avaliar comunidades em paisagens fragmentadas, pois não detecta a distinção entre espécies especialistas em ambientes perturbados e espécies dependentes de floresta, que respondem diferentemente aos processos de perda de habitat e extinção (BANKS-LEITE et al., 2012; EWERS; DIDIHAN, 2006). Por exemplo, apesar de Hatfield et al. (2019) não detectarem diferenças nas riquezas de espécies entre borda de manchas de habitat e matriz ao redor destas manchas, a composição das comunidades presentes nestes ambientes era significativamente diferente. Uma alternativa para análises de composição foi apresentada por Chase et al. (2011) que avaliaram a dissimilaridade em comunidades através de um modelo nulo que torna as diversidades alfa e beta independentes entre si. Entretanto, este modelo só incorpora dados de riqueza perdendo informações importantes da comunidade associadas a distribuição da abundância relativa das espécies, como efeitos estocásticos associados ao pool de espécies (CHASE, 2010) ou determinísticos associados à agregação espacial intra ou interespecífica, ou dominância e equitabilidade entre as espécies (CRAMER; WILLIG, 2005; HE; LEGENDRE, 2002). Por isso, um modelo nulo que apenas explique a riqueza, mas não a

composição, terá aplicação limitada para compreender os processos que estruturam as comunidades.

A fim de avançar no uso de modelos nulos aplicados a Ecologia de Paisagens, o MPA clássico foi adaptado para incorporar diferentes parâmetros da paisagem. Através desta nova abordagem foi possível investigar como a riqueza e a composição das comunidades, são afetadas por efeitos da configuração espacial da paisagem pressupondo que não havia interações entre espécies, denominados aqui como efeitos probabilísticos da paisagem por si. As características da paisagem incorporadas nesses modelos são: área, isolamento, área e isolamento combinados, e quantidade de habitat. O modelo baseado em indivíduos (GUADAGNIN et al., 2009) também foi usado para comparar ambos os MPAs sobre duas importantes métricas de diversidade para conservação, a riqueza e composição de espécies (BANKS-LEITE et al., 2014; CHASE et al., 2019). Para a construção dos modelos baseados em métricas da paisagem foi adotada a mesma lógica de Coleman (1981; ARRHENIUS, 1921) para estimar a probabilidade de um fragmento receber indivíduos, porém não só baseado em sua área ou número de indivíduos amostrados (GUADAGNIN et al., 2009), mas também em seu isolamento, quantidade de habitat, e sua área e isolamento combinados.

Assim, o objetivo deste estudo é avaliar o potencial desses diferentes modelos nulos, que são baseados apenas em processos probabilísticos, em explicar os padrões observados de riqueza e composição de espécies em paisagens fragmentadas. Isso permite avançar na compreensão de como a configuração espacial das manchas de habitat na paisagem afeta a riqueza e composição de espécies. Se validado a eficiência destes modelos na explicação destes padrões de diversidade (riqueza e composição de espécies), o uso destes modelos serão ponto de partida na investigação desses processos, a serem usados antes de abordagens mais complexas, se necessárias.

2.2 Materiais e métodos

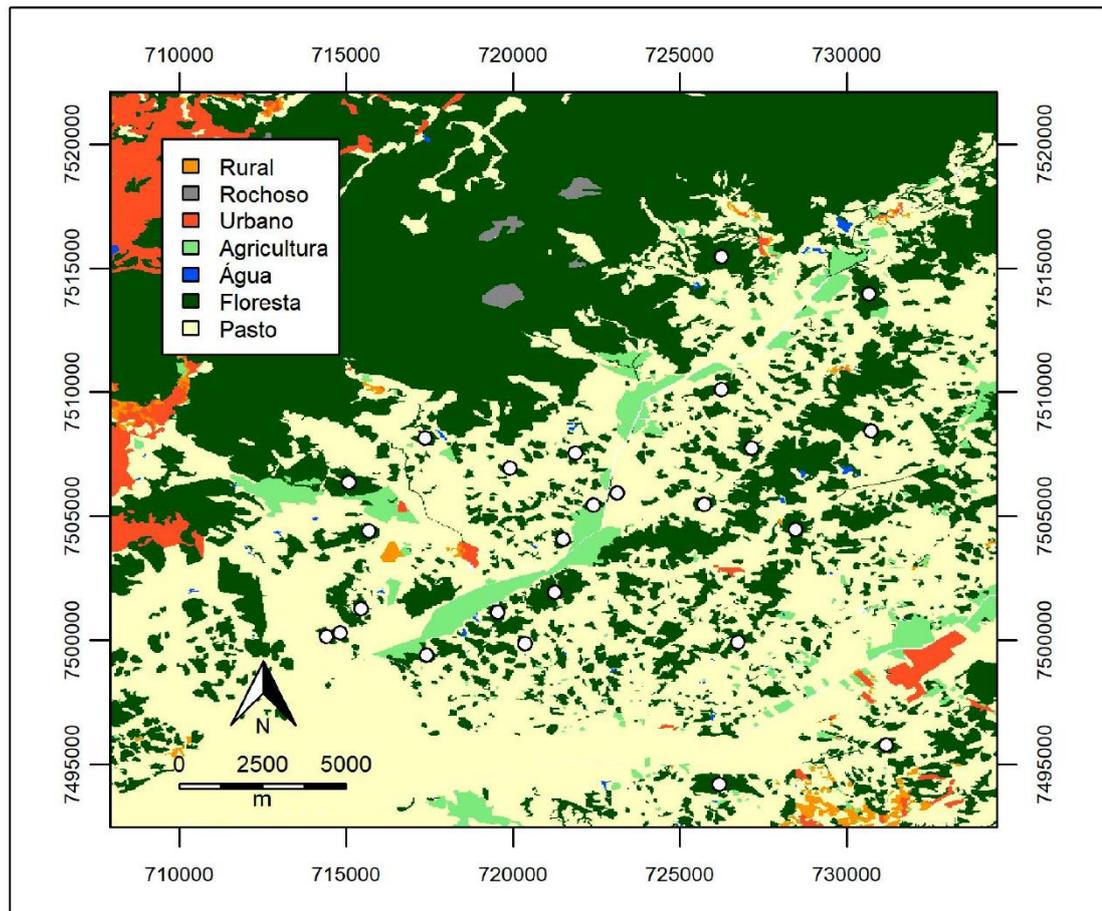
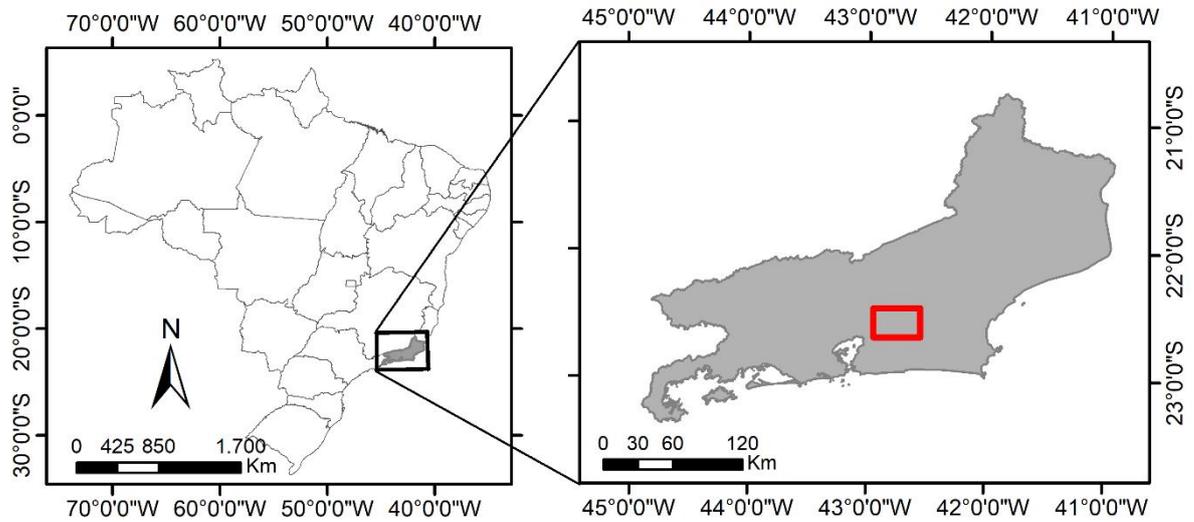
2.2.1 Dados empíricos

Os dados de campo deste estudo vieram de um estudo prévio, que avaliou os efeitos da fragmentação de habitat sobre a comunidade de pequenos mamíferos não voadores numa paisagem florestal fragmentada na Bacia do Rio Macacu, RJ (DELICIELLOS, 2011). As coletas em campo foram realizadas entre 1999 e 2009. Uma breve descrição da paisagem estudada, do desenho e esforço amostral para captura dos indivíduos e das espécies de mamíferos é feita a seguir. Para informações mais detalhadas consultar Delciellos (2011).

2.2.2 Área de estudo

A paisagem florestal fragmentada da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro (Figura 6) está contida na Serra dos Órgãos, que é parte da Serra do Mar, um dos maiores remanescentes de Mata Atlântica (RIBEIRO et al., 2009). Apesar de ser considerada uma região que ainda mantém grande parte da sua cobertura florestal, a Bacia do Rio Macacu apresenta uma paisagem heterogênea, com fragmentos de Mata Atlântica de diversos tamanhos, geralmente restritos aos cumes dos morros, circundados por matriz agrícola e de pasto, para criações intensivas e extensivas de gado, além de estradas e matriz urbana (DELICIELLOS et al., 2016; VIEIRA et al., 2018).

Figura 6 – Área de estudo e localidades amostradas.



Legenda: O mapa superior à esquerda mostra o Brasil com destaque (retângulo preto) para o Estado do Rio de Janeiro. O mapa superior à direita mostra o Estado do Rio de Janeiro com destaque (retângulo vermelho) para a Bacia do Rio Macacu. O mapa inferior mostra a região da Bacia do Rio Macacu, com destaque para diferentes tipos de cobertura do solo (legenda no mapa) e para as 28 localidades amostradas (círculos brancos). Os mapas superiores apresentam-se sob o Sistema de Coordenadas Geográficas, Datum Sirgas 2000. O mapa inferior apresenta-se sob Projeção Universal Transversa de Mercator – UTM, Datum Sirgas 2000 zona 23S. Fonte de dados: IBGE (2020).

Fonte: o autor.

As localidades amostradas (doravante chamada apenas localidades) são 25 fragmentos florestais variando de 12,02 à 194,28 ha (F3 a F27; Tabela 6), além de três locais de floresta contínua: Sítio Rosimery (áreas C1 e C2) e Reserva Biológica de Guapiaçu (C3). As localidades estão distribuídas entre os municípios de Guapimirim (22° 20' S, 42° 59' O), Cachoeiras de Macacu (22° 28' S, 42° 39' O) e Itaboraí (22° 44' S, 42° 51' O), no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. A altitude dos fragmentos variou entre 100 e 250 m, já para os locais de floresta contínua 250 e 900 m. A classificação climática para essa região é definida como clima Mesotérmico Brando Úmido (NIMER, 1989). Apresenta temperatura média anual de 21,9° C, com a média mensal mais quente em janeiro (25,3°C) e mais fria em julho (17,9°C). A precipitação anual total é de 2050 mm, com médias mensais variando entre 59,3mm (julho) e 337,8mm (fevereiro) (Kurtz & Araújo 2000). Os meses mais frios (maio a outubro) também são os de menor pluviosidade. Conforme as descrições para a vegetação feitas em Delciellos (2011), Finotti et al. (2012) e Kurtz e Araújo (2000) a formação vegetal característica é do tipo Floresta Ombrófila Densa com formações Submontana e Montana (IBGE, 2012). No interior dos fragmentos a floresta é secundária em diferentes estágios de regeneração, apresentando dossel não contínuo de altura entre 20 m e 30 m, mas com alguns indivíduos mais altos que 40 m. No sub-bosque tem graus variados de desenvolvimento com trechos abertos e outros muito fechados onde é difícil a locomoção (KURTZ; ARAÚJO, 2000). Nos fragmentos há presença mais abundante de palmeiras (e.g. *Astrocaryum aculeatissimum*), embaúbas (*Cecropia* sp.), cipós e lianas do que nos locais de florestas contínuas (DELICIELLOS et al., 2016). A vegetação dos locais de floresta contínua é menos perturbada do que a vegetação dos fragmentos de floresta (FREITAS et al., 2004).

Tabela 6 – Parâmetros espaciais, abundância de indivíduos e riqueza observada de espécies de pequenos mamíferos não voadores capturados em fragmentos florestais na Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro. (continua)

ID	Área (ha)	Quantidade de habitat (%)	Isolamento (m)	Abundância de indivíduos	Riqueza de espécies
F17	12,02	14,72	873	10	1
F10	12,78	19,41	995	32	4
F11	13,09	11,78	1146	46	5
F14	14,88	10,82	1080	24	7
F18	15,73	15,17	1222	24	4
F9	17,59	12,02	720	48	8
F25	18,28	17,86	1198	69	5
F27	20,68	15,23	1074	38	5
F15	21,45	9,71	1156	20	5
F20	22,06	7,38	757	31	5
F3	23,18	21,10	1125	27	6
F6	24,69	18,55	1161	20	3
F5	29,12	32,92	896	19	6

Tabela 6 – Parâmetros espaciais, abundância de indivíduos e riqueza observada de espécies de pequenos mamíferos não voadores capturados em fragmentos florestais na Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro. (conclusão)

F7	35,09	33,58	940	42	9
F23	43,98	9,91	1376	11	2
F8	54,50	26,81	1286	38	7
F26	54,58	6,99	949	20	3
F22	68,20	14,16	1273	28	5
F13	71,81	23,85	1261	31	5
F4	77,90	12,16	1428	39	8
F21	84,78	28,90	1178	25	5
F19	99,51	19,35	1280	18	3
F16	119,51	18,94	1407	41	5
F12	157,26	18,77	1228	38	5
F24	194,28	24,17	1569	9	5
C1	400,00	76,37	0	50	8
C2	400,00	76,85	0	28	7
C3	400,00	76,70	0	13	5

Legenda: ID, identificação da localidade amostral (o mesmo usado no estudo original) sendo F3 a F27 os fragmentos florestais, C1 a C3 locais de floresta contínua. Quantidade de habitat mede a quantidade percentual da área de habitat (floresta) dentro da paisagem local. Isolamento representa isolamento ajustado, onde a distância média de cada fragmento à todos dentro paisagem local é corrigida pela escala de efeito, para manter uma relação positiva com a riqueza. A área da paisagem local e a escala de efeito foi estimada previamente em Vieira et al. (2018). A tabela está organizada considerando a ordem crescente da área das localidades amostradas.

Fonte: DELCIELLOS, 2011; VIEIRA et al. 2018.

2.2.3 Esforço amostral

Os dados desta comunidade foram amostrados entre 1999 e 2009. O método de detecção para as espécies de pequenos mamíferos não-voadores nesta paisagem foi de captura com armadilhas de captura viva. O esforço foi de 800 armadilhas-noite, por cinco noites em cada campanha, em cada localidade amostrada. Cerca de 75% das armadilhas foram dispostas em linha do interior para a borda dos fragmentos e as demais armadilhas continuando da borda para a matriz. Para os locais de floresta contínua toda a amostragem foi realizada de modo similar, mas apenas da borda para o interior (sem amostragem na matriz). Detalhes mais específicos sobre o desenho amostral e o esforço em campo estão em Delciellos (2011).

2.2.4 Comunidade estudada

As comunidades de pequenos mamíferos não-voadores capturadas na Bacia do Rio Macacu (Tabela 7) possuem abundâncias totais e riquezas de espécies altamente variáveis entre as localidades (Tabela 7). A riqueza total (18 espécies) foi similar a encontrada em outras regiões de Mata Atlântica (e.g., FONSECA & ROBINSON, 1990; PARDINI, 2004; PARDINI et al., 2005). A Ordem Rodentia foi representada por uma maior riqueza de espécies e por uma menor abundância total de indivíduos que a Ordem Didelphimorphia (DELICIELLOS et al., 2016). Todas as espécies detectadas são onívoras em algum grau, com algumas variações de preferência alimentar sobre frutos, grãos, invertebrados ou vertebrados. É também variado o hábito locomotor destas espécies, sendo, 40% são arborícolas, 35% terrestres (se deslocam principalmente sobre o solo da floresta), 15% semiterrestres, 5% semifossoriais e 5% semiaquáticos (DELICIELLOS, 2011).

Tabela 7 – Pequenos mamíferos capturados na Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009. (continua)

ORDEM	NI	NLA	Uso do habitat	Referência para uso do habitat
DIDELPHIMORPHIA				
<i>Caluromys philander</i> (Linnaeus, 1758)	3	3	Especialista	JULIEN-LAFERRIERE, 2007; PIRES et al., 2002
<i>Didelphis aurita</i> (Wied-Neuwied, 1826)	245	27	Generalista	
<i>Gracilinanus microtarsus</i> (Wagner, 1842)	1	1	Especialista	PIRES et al., 2002
<i>Marmosops incanus</i> (Lund, 1840)	23	7	Especialista	PÜTTKER et al., 2008; PARDINI 2004
<i>Metachirus nudicaudatus</i> (É. Geoffroy, 1803)	31	13	Especialista	PIRES et al., 2002
<i>Marmosa paraguayana</i> (Tate, 1931)	59	22	Especialista	
<i>Monodelphis americana</i> (Muller, 1776)	1	1	Especialista	GENTILLE et al., 2018; ROSSI, 2011; PARDINI, 2004
<i>Philander frenatus</i> (Olfers, 1818)	266	23	Generalista	
RODENTIA				
<i>Akodon cursor</i> (Winge, 1887)	146	21	Generalista	
<i>Euryoryzomys russatus</i> (Wagner, 1848)	22	6	Especialista	PÜTTKER et al., 2019
<i>Nectomys squamipes</i> (Brants, 1827)	19	8	Generalista	BONVICINO et al., 2002; PIRES et al., 2002
<i>Oecomys catherinae</i> (Thomas, 1909)	2	2	Especialista	ROSSI, 2011

Tabela 7 – Pequenos mamíferos capturados na Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009. (conclusão)

<i>Oligoryzomys nigripes</i> (Olfers, 1818)	6	4	Generalista	D'ANDREA et al., 1999; PÜTTKER et al., 2019; UMETSU; PARDINI, 2007; PIRES et al., 2002
<i>Oxymycterus dasytrichus</i> (Schinz, 1821)	6	3	Especialista	ROSSI, 2011
<i>Phyllomys nigrispinus</i> (Wagner, 1842)	3	2	Especialista	EMMONS et al., 2002; ROSSI, 2011
<i>Phyllomys pattoni</i> (Emmons, Leite, Kock e Costa 2002)	1	1	Especialista	CALDARA JR; LEITE, 2007; ROSSI, 2001
<i>Rhipidomys itoan</i> (Costa, Geise, Pereira, Costa, 2011)	1	1	Especialista	COSTA et al., 2011; FIALHO et al., 2019
<i>Trinomys dimidiatus</i> (Gunther, 1876)	4	2	Especialista	PATTON et al., 2015
Total de indivíduos	839			

Legenda: NI, número total de indivíduos coletados por espécie; NLA, número de localidades amostradas onde as espécies foram detectadas; Uso do habitat “Especialista” indica que a espécie foi capturada apenas dentro das localidades; “Generalista”, indica que a espécie foi capturada também ou predominantemente fora das localidades (matriz). Para espécies com menos abundantes uma literatura adicional, especializada na captura e uso do habitat por estas espécies, foi consultada para validar a classificação.

Fonte: modificado de DELCIELLOS (2011).

2.2.5 Classificação das espécies

Em manchas de habitat, a capacidade ou incapacidade de uma espécie de utilizar a matriz (áreas de não habitat ao redor das manchas de habitat) pode, respectivamente, beneficiar ou prejudicar suas populações diante de efeitos de degradação ou fragmentação do habitat (EWERS; DIDHAN, 2006). Esses distintos modos de uso do habitat permitem distinguir as espécies em generalistas e especialistas de habitat florestal. Espécies generalistas, que usam também a matriz ao redor das manchas, geralmente mantém populações maiores em paisagens fragmentadas do que espécies especialistas de habitat florestal, que dependem das condições, de recursos e estruturas de vegetação disponíveis apenas no interior das manchas de habitat florestal (ANDRÉN, 1997; BANKS-LEITE et al., 2012). Diante disso, o poder de explicação da riqueza e composição das comunidades através dos modelos de posicionamento aleatório, considerando inclusive o uso das manchas e matriz pelas espécies, foi avaliado entre três grupos de espécies: (i) todas as espécies combinadas, (ii) apenas espécies especialistas de habitat florestal (doravante denominada apenas “especialistas”) e (iii) apenas espécies generalistas de habitat (doravante denominada apenas “generalistas”). Para classificar as espécies foram utilizados dados empíricos de Delciellos (2011) da captura das espécies de pequenos mamíferos dentro dos fragmentos e na matriz adjacente (por exemplo em ambientes

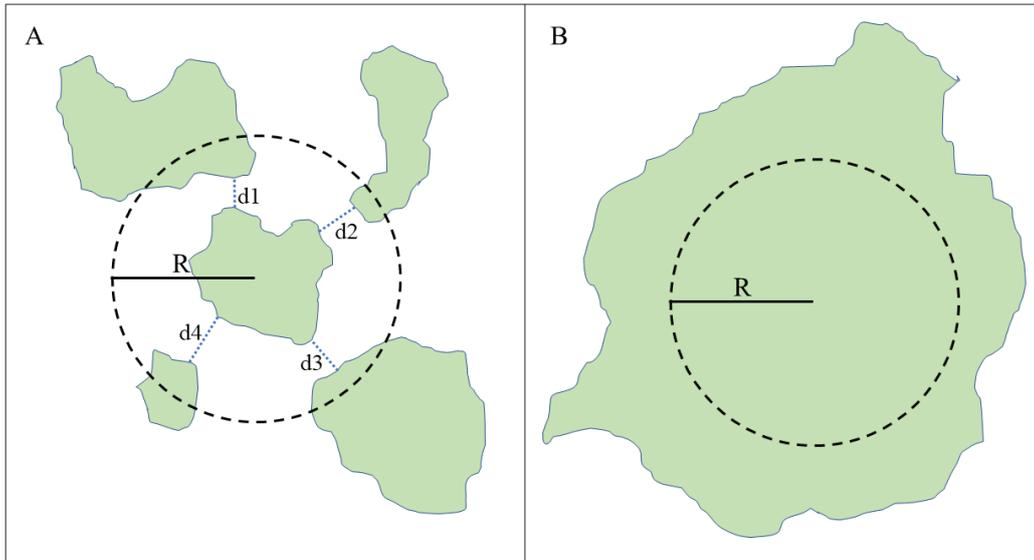
mais abertos como pasto). Assim, apenas as espécies que não foram capturadas (ou raramente capturadas) na matriz foram classificadas como “Especialistas”, já as espécies comumente capturadas nas manchas e matriz (ou predominantemente na matriz) foram classificadas como “Generalistas”. Para espécies menos abundantes ($N < 30$ indivíduos), uma literatura com dados de captura de pequenos mamíferos em mata Atlântica foi adicionalmente consultada para auxiliar e ou validar classificação (Tabela 7).

2.2.6 Parâmetros espaciais

Todos os valores dos parâmetros espaciais, utilizados nos modelos de posicionamento aleatório (descritos na próxima seção), foram retirados de estudos anteriores realizados com a mesma comunidade e área de estudo. O tamanho das localidades amostradas foi obtido em Delciellos (2011), variando de 12,02 ha a 194,28 ha para os fragmentos florestais, ou considerado como 400 ha para os locais de floresta contínua (Tabela 7). Esses locais de floresta contínua são maiores que 1000 ha, mas receberam o mesmo esforço amostral em comparação com os fragmentos. Por isso, assim como em Delciellos (2011), Delciellos et al. (2016) e Vieira et al. (2018) foi considerado apenas um valor cerca de duas vezes o tamanho do maior fragmento (194 ha).

A quantidade de habitat florestal (Tabela 7) foi obtida em Vieira et al. (2018). Essa métrica foi medida na paisagem local para cada localidade (Figura 7). A paisagem local é uma área circular ao redor de cada localidade. A extensão dessa paisagem local foi definida pela escala de efeito para quantidade de habitat, que é a mesma para todas as localidades (2000 m; Vieira et al. 2018). Assim, a quantidade de habitat foi medida pela divisão da área de cobertura florestal dentro da paisagem local pela área total da paisagem local. A quantidade de habitat variou entre 6,99% a 76,85% entre os fragmentos estudados (Figura 7A) e 100% para os locais de florestas contínuas (Figura 7B).

Figura 7 – Parâmetros espaciais baseados na escala de efeito da paisagem local.



Legenda: As imagens A e B ilustram dois casos hipotéticos diferentes de arranjo espacial obtidos em paisagens locais, sob uma mesma escala. Devido o fragmento amostrado (central) em A ser menor que a paisagem local, sua quantidade de habitat será menor que em B, onde a área do fragmento é superior a paisagem local. Pelo mesmo motivo o isolamento em A é maior que em B, onde o isolamento equivale a 0. Em verde as manchas de habitat (aqui, fragmentos florestais), em branco a matriz (regiões de não habitat). O raio R do círculo equivale a escala de efeito e determina a extensão da paisagem local (círculo), que tem origem no centro do fragmento amostrado. As escalas de efeito da quantidade de habitat e do isolamento, respectivamente 2000 m e 1800 m, foram previamente estimadas em Vieira et al. (2018). A quantidade de habitat é medida pela razão entre a área total de habitat (soma das áreas verdes) dentro da paisagem local pela área total da paisagem local. O isolamento é medido pela média das distâncias do fragmento amostrado (central na paisagem local) para todos os fragmentos incluídos na escala local (d1 a d4).

Fonte: o autor.

Os valores de isolamento foram obtidos em Vieira et al. (2018). Assim como a quantidade de habitat o isolamento foi medido na paisagem local, entretanto sob uma escala de efeito para o isolamento geral (1700 m). A métrica de isolamento geral (I) representa a distância média a partir de uma dada localidade à todas as demais dentro da paisagem local considerada (Figura 7). É esperada uma relação negativa entre o isolamento geral e riqueza de espécies pois quanto maior o isolamento menor a probabilidade de um indivíduo ocorrer (MACARTHUR; WILSON, 1967). Por isso, para fins metodológicos, antes da inclusão da medida de isolamento nos modelos de posicionamento aleatório, foi preciso inverter essa medida, no sentido que um aumento no seu valor significa redução do isolamento entre os fragmentos (e não o contrário). Assim, para inverter a medida de isolamento, o valor do isolamento geral foi corrigido pelo tamanho da escala de efeito. Com isso, foi estimado o valor de isolamento ajustado (I_a), medido através da subtração entre o maior valor de

isolamento possível (1700 m, escala de efeito) e o valor do isolamento geral para cada localidade:

$$I_a = 1700 - I \quad (1)$$

Os valores do isolamento ajustado variaram de 0,00 m a 1569,00 m (Tabela 7) e correlacionam-se positivamente com a riqueza de espécies.

2.2.7 Parâmetros da comunidade

Devido ao esforço homogêneo na captura dos indivíduos em todas as localidades amostradas, a riqueza de espécies observadas em campo foi definida simplesmente como o número total de espécies detectadas por localidade, conforme Delciellos (2011). Já para a composição observada de espécies, foi calculado o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis para cada par de áreas amostradas, que varia de uma total similaridade (0,00) para uma total dissimilaridade (1,00). Posteriormente, a dissimilaridade média de cada localidade foi usada como medida da composição das comunidades. Posteriormente, a riqueza e a dissimilaridade de espécies observadas em cada localidade foram comparadas com a riqueza e dissimilaridade média de espécies esperadas através dos modelos de posicionamento aleatório (descritos na seção “Análise de dados”).

2.2.8 Modelos de posicionamento aleatório

Para investigar o poder de previsão da riqueza e composição de espécies baseado em parâmetros espaciais da paisagem e da abundância de indivíduos, utilizamos cinco modelos de posicionamento aleatório baseados nas suposições e nos princípios do clássico modelo de posicionamento aleatório de Coleman (1981). A hipótese de Coleman assume: (i) ausência de relação entre as espécies e as manchas de habitat (ex: ilhas, fragmentos florestais) na paisagem, (ii) distribuição aleatória para os indivíduos entre as manchas de habitat, e (iii) manchas de habitat pouco heterogêneas, i.e os recursos requeridos pelas espécies são

distribuídos uniformemente. A partir dessas suposições, construiu-se um modelo capaz de deduzir a probabilidade de que uma espécie particular seja representada em uma dada mancha de habitat (neste estudo, uma localidade amostrada ou apenas localidade), o modelo baseado em área (COLEMAN et al., 1982). Para isso, o modelo sorteia aleatoriamente cada indivíduo do pool regional de indivíduos e espécies (ou seja, o conjunto de todos os indivíduos de todas as espécies capturadas), e posiciona-o em uma das localidades, independente da presença de outros indivíduos. A probabilidade de cada localidade receber um indivíduo é equivalente à sua área relativa, estimada pela razão entre a área da localidade observada e a soma da área de todas as localidades amostradas na paisagem. Com isso o modelo gera uma riqueza esperada de espécies em cada localidade, mantendo a densidade constante de indivíduos e baseado apenas na área da localidade como a única explicação da riqueza de espécies na paisagem.

Assim como o primeiro modelo descrito acima (baseado em área), os demais modelos, baseados isolamento, área*isolamento e quantidade de habitat, também estimam a quantidade de indivíduos a ser posicionada aleatoriamente em cada mancha de habitat (neste estudo, fragmentos florestais), através do pool regional de indivíduos e do valor relativo de cada métrica para cada fragmento, ou seja:

$$N_i = N * R_i \quad (2)$$

Onde N_i é o número de indivíduos a ser posicionado em um dado fragmento i , N é o número total de indivíduos da paisagem (pool regional = 839 indivíduos, no caso das simulações com todas as espécies juntas; 150, no caso das espécies especialistas; e 689, no caso das espécies generalistas), R_i é o valor relativo para cada métrica usada em cada modelo no mesmo fragmento considerado (i). O valor relativo para cada fragmento (R_i) equivale à probabilidade do fragmento receber um dado indivíduo ao acaso, variando, portanto, de 0 a 1, e é calculado de forma diferente em cada modelo, como segue:

- a) Modelo baseado em área (equivalente ao modelo clássico de Coleman):

$$R_i = A_i / A, \quad (3)$$

sendo A_i a área de uma dada localidade i (ex: fragmento florestal ou local de floresta contínua), e A a soma da área de todas as A_i (localidades) consideradas na paisagem. Por exemplo, se apenas duas localidades tivessem sido amostradas (fragmentos 1 e 2), com áreas de 80 e 20 ha, teríamos $A = 80 + 20 = 100$ ha; $R_1 = 80 / 100 = 0,8$; e $R_2 = 20 / 100 = 0,2$. Portanto, o maior

fragmento teria 80% de probabilidade de receber um dado indivíduo do pool regional, enquanto o menor fragmento teria apenas 20% de probabilidade. Se o pool regional (N) fosse de 500 indivíduos, teríamos $N_1 = 500 * 0,8 = 400$ e $N_2 = 500 * 0,2 = 100$. Portanto, a cada iteração desse modelo baseado em área, seriam alocados 400 indivíduos no maior fragmento, e 100 indivíduos no menor fragmento, sorteados aleatoriamente do pool regional. A mesma lógica se aplica aos quatro outros modelos, abaixo.

b) Modelo baseado em isolamento:

$$R_i = Ia_i / Ia, \quad (4)$$

sendo Ia_i o isolamento ajustado de uma dada localidade i , e Ia a soma de todos os (Ia_i) isolamentos ajustados, medidos para todas as localidades consideradas na paisagem total.

c) Modelo baseado em quantidade de habitat:

$$R_i = Q_i / Q, \quad (5)$$

sendo Q_i a quantidade de habitat de uma dada localidade i , e Q a soma de todas (Q_i) as quantidades de habitat medidas para todas as localidades consideradas na paisagem total.

d) Modelo baseado em área*isolamento:

$$R_i = A Ia_i / A Ia, \quad (6)$$

sendo $A Ia_i$ o produto entre área e o isolamento ajustado de uma dada localidade i , e $A Ia$ a soma de todos (Aa_i) os produtos obtidos para cada localidade considerada na paisagem.

e) O quinto modelo, baseado em indivíduos, sorteia e posiciona aleatoriamente o mesmo número de indivíduos observado em cada localidade (segundo GUADAGNIN et al., 2009).

Uma versão alternativa dos modelos baseado em área e área*isolamento foram testadas para avaliar se o modelo pode ser melhorado com ajustes simples. Em ambos os modelos foi aplicado uma transformação de log (na base 10) às áreas das manchas, para melhor corresponder à suposição de que o número de indivíduos aumenta linearmente com a área (COLEMAN, 1981). Neste modelo baseado em log (área) e log (área)*isolamento, o

número total de indivíduos em cada fragmento (N_i) foi proporcional à sua área transformada em log. Com isso, nesses modelos alternativos, A_i foi substituído por $\text{Log}(A_i)$ da seguinte forma:

$$R_i = \text{Log}(A_i) / \text{Log}(A) \quad (7)$$

$$R_i = \text{Log}(A_i) * I_{a_i} / \text{Log}(A) * I_a \quad (8)$$

Onde $\text{Log}(A_i)$ é a área relativa do local i calculada após aplicada uma transformação logarítmica, $\text{Log}(A)$ é a soma de todas as $\text{Log}(A_i)$. Isso corresponde à probabilidade de receber um determinado indivíduo do pool regional baseado nessa métrica.

Posteriormente, para cada modelo, os indivíduos são sorteados aleatoriamente, sem reposição, e incluídos em cada fragmento, respeitando a quantidade máxima de indivíduos estimada como descrita acima. Ao final desse procedimento, a riqueza e a composição de espécies esperada pelos modelos são registradas. Para cada modelo repetimos esses posicionamentos aleatórios 1000 vezes, e para cada uma destas iterações, calculamos a riqueza e a composição esperada para cada localidade. Depois fizemos a média das 1000 iterações para cada localidade, obtendo assim a riqueza e a composição média esperada para cada localidade, para cada modelo.

2.2.9 Análise de dados

A análise neste estudo foi diferente da proposta por Coleman, que usou um método parcialmente subjetivo (2/3 dos pontos observados devem estar dentro do desvio padrão estimado pelo modelo) para confirmar um efeito nulo na riqueza de espécies. Neste estudo a análise dos resultados foi realizada através de uma regressão linear simples entre dados observados e esperados. Os dados observados no eixo das ordenadas (Y) e a média dos dados esperados para cada fragmento no eixo das abscissas (X) (PIÑEIRO et al., 2008). Foi esperado que, quando significativo ($p < 0,05$), o resultado de R^2 dessas regressões determina qual poder de explicação de cada modelo probabilístico (ver itens a à e na seção anterior). Assim, o primeiro passo para avaliar o poder de explicação (representado pelo coeficiente de determinação R^2) dos modelos probabilísticos sobre os padrões observados de riqueza e composição de espécies foi através de regressões lineares.

O segundo passo foi avaliar os parâmetros intercepto (a) e inclinação (b) de cada modelo avaliado na regressão linear da etapa anterior. Espera-se que caso não haja nenhum efeito ecológico, além dos incluídos no modelo, estruturando as comunidades, uma perfeita relação entre dados observados e esperados será formada e resultará num intercepto estatisticamente igual a 0, uma inclinação estatisticamente igual a 1, que levaria a um alto poder de explicação (R^2 ; PIÑEIRO et al., 2008; PREVEDELLO et al. 2016). Para testar esses parâmetros foi realizado um teste- t , que avaliou se a e b diferem estatisticamente da hipótese nula em que $a = 0$ e $b = 1$. Se este teste apresentar diferenças significativas ($p < 0,05$), o intercepto e/ou a inclinação são considerados diferentes de 0 e 1, respectivamente. O intercepto e a inclinação da reta de regressão descrevem, respectivamente, o viés e a consistência dos modelos (SMITH, 1995; PIÑEIRO et al., 2008). Assim, se a inclinação não difere estatisticamente de 1, mas o intercepto difere de 0, significa que há um viés constante, ou seja, o modelo superestima ou subestima a previsão da riqueza e ou composição de espécies por um valor relativamente constante (consistente). Se a inclinação for diferente de 1 e o intercepto diferente de 0, então as previsões do modelo não têm consistência com os valores observados, ou seja, o modelo subestima os valores do padrão (riqueza ou composição) em algumas localidades, mas superestima em outras. Se a inclinação difere de 1 e o intercepto é (estatisticamente) 0, o modelo deve estimar correto o padrão em localidades com menores valores para o padrão e subestimar ou superestimar do modo crescente em maiores valores. Por fim, se a inclinação não difere de 1 e o intercepto não difere de 0, as previsões do modelo são imparciais (sem viés estatístico), significando que os valores observados coincidem com os valores esperados.

O último passo foi analisar visualmente o gráfico das regressões. Essa etapa complementar foi realizada apenas nos modelos com resultados indicando que os valores observados variaram significativamente dos valores esperados. Isso incluiu observar a relação entre a dispersão dos dados observados e esperados a fim de detectar subestimação ou superestimação nessas relações em comparação com cada MPA analisado. Essas tendências podem ser interpretadas de ser resultados de efeitos não estocásticos (como os ecológicos) não incluídos no modelo, que desviam as previsões dos modelos nulos (PREVEDELLO et al. 2016).

Com a análise completa destas três etapas (avaliação dos ajustes dos modelos, dos parâmetros da regressão, e dos gráficos) foi possível detectar se efeitos estocásticos subjacentes podem criar os padrões de riqueza e composição de espécies, e qual seriam seus poderes de explicação. Assim, quando um modelo apresentou (i) resultado significativo para

seu ajuste, (ii) intercepto e inclinação corroborando suas hipóteses nulas, e (iii) ausência de significativa sub ou superestimação nos dados esperados, o (iv) poder de explicação dos processos estocásticos presentes nestes modelos probabilísticos foi medido pelo coeficiente de determinação (R^2). Devido a provável influência de efeitos ecológicos sobre as comunidades os resultados dessa análise, ainda que significativos, podem apresentar diferentes graus de viés no intercepto e ou na inclinação, consequentemente afetando o poder de explicação.

Todas as estimativas de diversidade, dos modelos e a análise de dados foram conduzidas no ambiente R, versão 4.0.0 (R CORE TEAM, 2020). O pacote “vegan” foi utilizado para executar a função `vegdist` no cálculo de composição de espécies (OKSANEN et al., 2018).

2.3 Resultados

A riqueza e a composição esperada pelos MPA para as espécies dos diferentes grupos (todas as espécies, especialistas, generalistas) variaram de acordo com as distintas estimativas de abundância para cada fragmento gerada por cada modelo (Tabela 8). O pool regional de 839 indivíduos (18 espécies) foi separado em 150 indivíduos (11 espécies) para o grupo classificado como especialista e em 689 indivíduos (sete espécies) para o grupo classificado como generalista, sendo o primeiro grupo o mais rico em espécies e o segundo mais abundante em indivíduos. O número de localidades amostradas diminuiu para 25 no grupo especialista pois nenhuma destas espécies ocupou os fragmentos F17, F19 e F23.

Tabela 8 – Dados observados e esperados de abundância de indivíduos e riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009. (continua)

A) TODAS AS ESPÉCIES

ID	Observado			Área			Log (Área)			Isolamento			Área*isolamento			Log (Área)* isolamento			Quantidade de habitat			Indivíduos		
	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C
F3	27	6	0,62	8	5	0,57	24	7	0,30	25	7	0,35	4	3	0,62	19	6	0,38	26	7	0,37	27	7	0,33
F4	39	8	0,51	26	7	0,53	34	8	0,29	12	6	0,48	7	5	0,56	13	6	0,44	15	6	0,42	39	8	0,34
F5	19	6	0,55	10	5	0,55	26	7	0,29	35	8	0,35	8	5	0,56	29	7	0,38	41	8	0,42	19	6	0,38
F6	20	3	0,56	8	5	0,57	25	7	0,30	24	7	0,35	4	4	0,62	19	6	0,38	23	7	0,37	20	6	0,37
F7	42	9	0,52	12	6	0,53	28	7	0,28	34	8	0,35	9	5	0,55	29	7	0,38	42	8	0,42	42	8	0,35
F8	38	7	0,52	18	6	0,52	31	8	0,28	18	6	0,39	7	5	0,56	18	6	0,38	33	8	0,39	38	8	0,34
F9	48	8	0,61	6	4	0,61	22	7	0,32	43	9	0,38	6	4	0,57	30	8	0,38	15	6	0,42	48	9	0,38
F10	32	4	0,73	4	4	0,68	20	7	0,34	31	8	0,35	3	3	0,66	19	6	0,38	24	7	0,37	32	8	0,33
F11	46	5	0,70	4	4	0,68	20	7	0,34	24	7	0,35	2	2	0,73	15	6	0,41	15	6	0,42	46	9	0,37
F12	38	5	0,61	53	9	0,61	39	8	0,30	21	7	0,36	24	7	0,66	26	7	0,37	23	7	0,37	38	8	0,34
F13	31	5	0,49	24	7	0,53	33	8	0,28	19	6	0,38	10	5	0,55	20	6	0,37	30	8	0,38	31	8	0,33
F14	24	7	0,70	5	4	0,64	21	7	0,33	27	7	0,35	3	3	0,66	18	6	0,38	13	6	0,45	24	7	0,34
F15	20	5	0,60	7	4	0,59	24	7	0,30	24	7	0,35	4	3	0,61	18	6	0,38	12	5	0,47	20	7	0,37
F16	41	5	0,55	40	9	0,57	37	8	0,29	13	6	0,46	11	5	0,56	15	6	0,41	24	7	0,37	41	8	0,35
F17	10	1	0,64	4	4	0,68	19	6	0,35	36	8	0,36	3	3	0,66	22	7	0,37	18	6	0,39	10	5	0,54
F18	24	4	0,75	5	4	0,64	21	7	0,33	21	7	0,36	2	2	0,72	14	6	0,42	19	6	0,39	24	7	0,35
F19	18	3	0,54	33	8	0,55	36	8	0,29	19	6	0,38	13	6	0,57	21	7	0,37	24	7	0,37	18	6	0,39
F20	31	5	0,55	7	5	0,59	24	7	0,30	42	8	0,38	7	4	0,56	31	8	0,38	9	5	0,54	31	8	0,33
F21	25	5	0,52	28	8	0,54	34	8	0,28	23	7	0,35	14	6	0,58	25	7	0,37	36	8	0,40	25	7	0,34
F22	28	5	0,52	23	7	0,53	33	8	0,28	19	6	0,38	9	5	0,56	19	6	0,38	18	6	0,39	28	7	0,33
F23	11	2	0,49	15	6	0,52	29	7	0,28	14	6	0,45	5	4	0,59	13	6	0,44	12	6	0,47	11	5	0,52
F24	9	5	0,65	65	10	0,64	41	8	0,31	6	4	0,67	8	5	0,56	7	5	0,60	30	8	0,38	9	5	0,57
F25	69	5	0,55	6	4	0,61	23	7	0,31	22	7	0,36	3	3	0,66	16	6	0,40	22	7	0,37	69	10	0,47
F26	20	3	0,52	18	6	0,52	31	8	0,28	33	8	0,35	13	6	0,57	32	8	0,39	9	5	0,54	20	7	0,37

Tabela 8 – Dados observados e esperados de abundância de indivíduos e riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009. (continuação)

F27	38	5	0,58	7	5	0,59	24	7	0,30	28	7	0,34	4	4	0,62	20	7	0,37	19	6	0,39	38	8	0,34
C1	50	8	0,74	134	12	0,74	47	9	0,33	75	10	0,52	218	14	0,88	110	11	0,66	95	11	0,61	50	9	0,38
C2	28	7	0,74	134	12	0,74	47	9	0,33	75	10	0,52	218	14	0,88	110	12	0,66	96	11	0,61	28	7	0,33
C3	13	5	0,75	134	12	0,74	47	9	0,33	75	10	0,52	218	14	0,88	110	12	0,66	95	11	0,61	13	6	0,47

B) ESPECIALISTAS

ID	Observado			Área			Log (Área)			Isolamento			Área*isolamento			Log (Área)* isolamento			Quantidade de habitat			Indivíduos		
	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C
F3	9	3	0,57	1	2	0,79	5	4	0,49	5	4	0,52	1	2	0,78	4	3	0,56	5	4	0,53	9	5	0,53
F4	12	3	0,69	5	4	0,66	7	4	0,46	2	2	0,67	1	2	0,77	2	2	0,66	3	3	0,60	12	5	0,55
F5	4	3	0,63	2	2	0,71	5	4	0,48	7	4	0,50	1	2	0,77	6	4	0,54	8	5	0,53	4	3	0,58
F6	4	1	0,62	2	3	0,71	5	4	0,48	5	4	0,51	1	2	0,78	4	3	0,56	4	3	0,56	4	3	0,58
F7	10	4	0,67	2	2	0,72	5	4	0,48	7	4	0,50	2	2	0,73	6	4	0,54	8	5	0,53	10	5	0,53
F8	4	3	0,82	3	3	0,68	6	4	0,47	4	3	0,55	1	2	0,78	3	3	0,60	6	4	0,52	4	3	0,58
F9	11	4	0,77	1	2	0,78	4	3	0,52	8	5	0,50	1	2	0,78	6	4	0,54	3	3	0,59	11	5	0,54
F10	10	2	0,61	1	2	0,78	4	3	0,52	6	4	0,50	1	2	0,78	4	3	0,56	5	4	0,53	10	5	0,54
F11	7	2	0,58	1	2	0,79	4	3	0,51	5	4	0,51	1	2	0,78	3	3	0,60	3	3	0,59	7	4	0,53
F12	1	1	0,65	10	5	0,68	8	5	0,46	4	3	0,55	4	4	0,73	5	4	0,54	4	3	0,55	1	2	0,80
F13	5	2	0,55	5	4	0,66	7	4	0,46	4	3	0,54	2	2	0,74	4	3	0,57	6	4	0,53	5	4	0,55
F14	11	3	0,68	1	2	0,79	4	3	0,52	5	4	0,52	1	2	0,79	3	3	0,60	3	3	0,59	11	5	0,54
F15	8	2	0,72	1	2	0,79	5	4	0,48	5	4	0,52	1	2	0,78	3	3	0,59	2	2	0,66	8	5	0,53
F16	3	2	0,56	8	5	0,67	7	4	0,46	3	3	0,59	2	3	0,73	3	3	0,60	5	4	0,53	3	3	0,62
F18	1	1	0,65	1	2	0,79	4	3	0,52	4	3	0,55	1	2	0,78	3	3	0,60	4	3	0,56	1	2	0,80
F20	6	2	0,66	1	2	0,79	5	4	0,48	8	5	0,50	1	2	0,78	6	4	0,54	2	2	0,66	6	4	0,54
F21	3	2	0,59	5	4	0,66	7	4	0,46	4	3	0,54	3	3	0,72	5	4	0,55	7	4	0,53	3	3	0,62

Tabela 8 – Dados observados e esperados de abundância de indivíduos e riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009. (continuação)

F22	1	1	0,65	4	4	0,67	7	4	0,46	4	3	0,54	2	2	0,74	4	3	0,56	3	3	0,60	1	2	0,80
F24	2	2	0,68	12	5	0,69	8	5	0,46	1	2	0,79	1	2	0,79	1	2	0,78	6	4	0,52	2	2	0,69
F25	4	3	0,65	1	2	0,78	4	3	0,51	4	3	0,55	1	2	0,77	3	3	0,60	4	3	0,56	4	3	0,58
F26	6	1	0,65	3	3	0,68	6	4	0,47	6	4	0,50	2	2	0,73	6	4	0,54	2	2	0,66	6	4	0,54
F27	1	1	0,65	1	2	0,79	5	4	0,48	5	4	0,52	1	2	0,77	4	3	0,56	4	3	0,56	1	2	0,80
C1	11	5	0,78	26	7	0,77	9	5	0,47	15	6	0,58	40	8	0,87	21	7	0,68	18	6	0,63	11	5	0,54
C2	9	3	0,84	26	7	0,77	9	5	0,46	15	6	0,58	40	8	0,87	21	6	0,68	18	6	0,63	9	5	0,53
C3	7	3	0,81	26	7	0,77	10	5	0,47	15	6	0,56	40	8	0,87	21	6	0,67	18	6	0,62	7	4	0,53

C) GENERALISTAS

ID	Observado			Área			Log (Área)			Isolamento			Área*isolamento			Log (Área)* isolamento			Quantidade de habitat			Indivíduos		
	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C	N	S	C
F3	18	3	0,47	6	3	0,53	20	4	0,24	21	4	0,29	4	3	0,53	16	4	0,31	22	4	0,32	18	4	0,32
F4	27	5	0,56	21	4	0,49	28	4	0,23	10	4	0,44	6	3	0,49	10	4	0,40	12	4	0,38	27	4	0,30
F5	15	3	0,47	8	4	0,49	21	4	0,23	29	4	0,31	6	3	0,49	24	4	0,33	34	5	0,39	15	4	0,35
F6	16	2	0,70	7	4	0,51	20	4	0,24	20	4	0,29	4	3	0,53	15	4	0,32	19	4	0,32	16	4	0,34
F7	32	5	0,57	10	4	0,48	23	4	0,23	28	4	0,30	7	4	0,49	24	4	0,33	34	5	0,38	32	4	0,31
F8	34	4	0,79	15	4	0,47	25	4	0,22	15	4	0,33	6	3	0,50	15	4	0,32	27	4	0,34	34	4	0,32
F9	37	4	0,50	5	3	0,55	18	4	0,26	35	5	0,34	5	3	0,51	25	4	0,33	12	4	0,38	37	5	0,34
F10	22	2	0,58	4	3	0,59	16	4	0,29	26	4	0,30	2	2	0,65	16	4	0,31	20	4	0,32	22	4	0,30
F11	39	3	0,60	4	3	0,59	16	4	0,29	20	4	0,29	2	2	0,64	13	4	0,34	12	4	0,37	39	5	0,35
F12	37	4	0,56	43	5	0,59	32	4	0,25	17	4	0,31	20	4	0,63	21	4	0,31	19	4	0,32	37	5	0,34
F13	26	3	0,44	20	4	0,49	27	4	0,22	16	4	0,32	8	4	0,50	17	4	0,31	24	4	0,33	26	4	0,30
F14	13	4	0,56	4	3	0,60	17	4	0,28	22	4	0,29	2	2	0,65	15	4	0,32	11	4	0,39	13	4	0,38
F15	12	3	0,56	6	3	0,53	20	4	0,24	20	4	0,29	3	3	0,57	15	4	0,32	10	4	0,42	12	4	0,40

Tabela 8 – Dados observados e esperados de abundância de indivíduos e riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009. (conclusão)

F16	38	3	0,50	33	5	0,55	30	4	0,24	11	4	0,41	9	4	0,50	12	4	0,36	19	4	0,32	38	5	0,34
F17	10	1	0,65	3	3	0,65	16	4	0,29	30	4	0,31	3	3	0,57	18	4	0,31	15	4	0,34	10	4	0,45
F18	23	3	0,60	4	3	0,59	18	4	0,26	17	4	0,31	2	2	0,64	12	4	0,35	16	4	0,33	23	4	0,30
F19	18	3	0,43	27	5	0,52	29	4	0,23	15	4	0,33	11	4	0,52	17	4	0,31	20	4	0,32	18	4	0,32
F20	25	3	0,48	6	3	0,53	20	4	0,24	34	5	0,34	5	3	0,51	26	4	0,34	8	4	0,48	25	4	0,29
F21	22	3	0,45	23	4	0,50	28	4	0,23	19	4	0,30	12	4	0,54	20	4	0,31	30	4	0,36	22	4	0,30
F22	27	4	0,50	19	4	0,48	27	4	0,23	15	4	0,33	8	4	0,50	16	4	0,31	14	4	0,35	27	4	0,30
F23	11	2	0,60	12	4	0,47	24	4	0,22	12	4	0,38	4	3	0,53	11	4	0,37	10	4	0,42	11	4	0,42
F24	7	3	0,65	53	5	0,62	34	4	0,26	5	3	0,64	7	4	0,49	6	3	0,55	25	4	0,33	7	4	0,55
F25	65	2	0,65	5	3	0,55	19	4	0,25	18	4	0,30	2	2	0,64	13	4	0,34	18	4	0,32	65	5	0,51
F26	14	2	0,48	15	4	0,47	26	4	0,22	27	4	0,30	11	4	0,52	27	4	0,35	7	4	0,51	14	4	0,36
F27	37	4	0,50	6	3	0,53	19	4	0,25	23	4	0,29	3	3	0,57	17	4	0,31	16	4	0,33	37	5	0,34
C1	39	3	0,62	110	6	0,74	38	5	0,29	62	5	0,50	179	7	0,87	90	6	0,65	78	6	0,60	39	5	0,35
C2	19	4	0,60	110	6	0,74	38	5	0,29	62	5	0,50	179	7	0,87	90	6	0,65	79	6	0,60	19	4	0,31
C3	6	2	0,66	110	6	0,74	38	5	0,30	62	5	0,50	179	7	0,87	90	6	0,65	78	6	0,60	6	3	0,59

Legenda: Dados esperados para o conjunto de todas as espécies (A), especialistas de habitat (B) e generalistas de habitat (C) através de modelos de posicionamento aleatório baseados em: Área (área relativa dos fragmentos), Log (Área), Isolamento ajustado (distância média de cada fragmento à todos dentro paisagem local, corrigida pela escala de efeito, para manter uma relação positiva com a riqueza), Área*Isolamento (interação entre efeitos de área e isolamento), Log (Área)*Isolamento, Quantidade de habitat (percentual da área de cobertura florestal dentro da paisagem local), e Indivíduos. ID, identificação de cada área amostral, sendo 25 fragmentos (F3 a F27) e três locais de florestas contínuas (C1 a C3), conforme Delciellos (2011); N, abundância de indivíduos; S, riqueza de espécies; C, composição de espécies, medido pelo índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. N, S, e C são valores médios, estimados a partir das 1000 iterações em cada modelo (única exceção para N do modelo de indivíduos onde N esperado é igual ao N observado em campo). A área da paisagem local e a escala de efeito foi estimada previamente em Vieira et al. (2018).

Fonte: o autor.

2.3.1 Riqueza de espécies

Considerando os três grupos de espécies analisados (todas as espécies, apenas as especialistas, ou apenas as generalistas) o poder de explicação (R^2) para a riqueza, entre os modelos, variou de 0 a 50% (Tabela 9), com uma média de 11%. Esta média subiu para 33% (mín-máx, 21% – 50%) entre os modelos com resultados significativos ($p < 0.05$). O modelo baseado em indivíduos foi o que gerou previsões significativas da riqueza para dois dos grupos de espécies, sendo o valor de R^2 mais alto para a previsão de riqueza para o grupo de todas as espécies e das especialistas. Outros dois modelos, baseados em quantidade de habitat ou em isolamento, também geraram previsões significativas para a riqueza de especialistas. Nenhum modelo foi capaz de explicar adequadamente a riqueza de generalistas. Dentre estes quatro modelos com R^2 significativos (Figura 8) apenas no modelo baseado em indivíduos confirmou-se a hipótese nula para $a = 0$ e $b = 1$. Os demais (três) modelos refutaram a hipótese nula para b apenas.

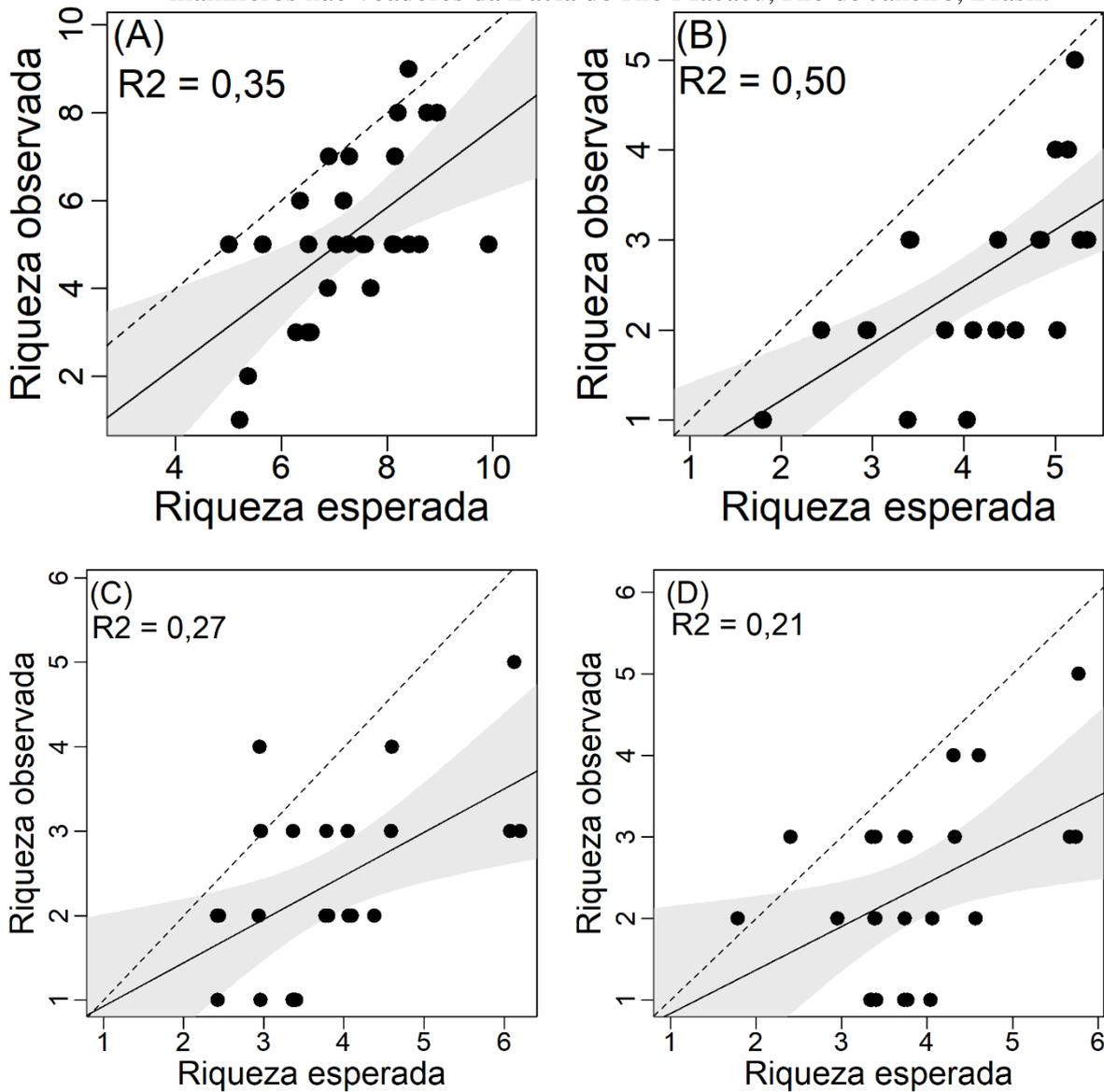
Tabela 9 – Modelos de posicionamento aleatório para explicação da riqueza de espécies de pequenos mamíferos não voadores de fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro.

GRUPOS		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>F</i>	<i>P_F</i>	<i>R</i> ²	t-value (<i>a</i> = 0)	<i>P_t</i> (<i>H</i> ₀ : <i>a</i> = 0)	t-value (<i>b</i> = 1)	<i>P_t</i> (<i>H</i> ₀ : <i>b</i> = 1)
A) TODAS AS ESPÉCIES										
MODELOS	Área	4,15	0,16	1,53	0,23	0,06	-4,49	< 0,01	6,31	< 0,01
	Log (Área)	0,51	0,64	1,63	0,21	0,06	-0,20	0,85	0,79	0,44
	Indivíduos	-1,47	0,91	14,19	0,00	0,35	0,81	0,42	0,35	0,73
	Quantidade de habitat	2,27	0,41	4,12	0,05	0,14	-1,54	0,13	2,91	0,01
	Isolamento	2,91	0,32	1,58	0,22	0,06	-1,53	0,14	2,67	0,01
	Área*Isolamento	4,32	0,17	2,36	0,14	0,08	-6,39	< 0,01	7,64	< 0,01
	Log (Área)*Isolamento	3,00	0,32	2,44	0,13	0,09	-2,03	0,05	3,37	< 0,01
B) ESPECIALISTAS										
MODELOS	Área	1,90	0,14	1,29	0,27	0,05	-4,19	< 0,01	7,15	< 0,01
	Log (Área)	1,67	0,17	0,15	0,70	0,01	-0,91	0,37	1,84	0,08
	Indivíduos	-0,04	0,63	23,10	<0,01	0,50	0,10	0,93	2,75	0,01
	Quantidade de habitat	0,42	0,51	8,46	<0,01	0,27	-0,54	0,59	2,68	0,01
	Isolamento	0,33	0,53	6,34	0,02	0,21	-0,42	0,68	2,25	0,03
	Área*Isolamento	1,78	0,21	4,17	0,05	0,15	-5,11	< 0,01	7,80	< 0,01
	Log (Área)*Isolamento	0,92	0,39	5,14	0,03	0,18	-1,36	0,19	3,55	< 0,01
C) GENERALISTAS										
MODELOS	Área	2,51	0,15	0,60	0,45	0,02	-3,10	< 0,01	4,41	< 0,01
	Log (Área)	0,49	0,62	0,52	0,48	0,02	-0,15	0,88	0,45	0,66
	Indivíduos	0,09	0,72	2,76	0,11	0,10	-0,09	0,93	0,68	0,50
	Quantidade de habitat	2,80	0,07	0,05	0,82	0,00	-2,05	0,05	2,88	0,01
	Isolamento	3,94	-0,20	0,23	0,64	0,01	-2,26	0,03	2,91	0,01
	Área*Isolamento	2,87	0,07	0,21	0,65	0,01	-5,16	< 0,01	6,36	< 0,01
	Log (Área)*Isolamento	3,18	-0,01	0,00	0,96	0,00	-2,57	0,02	3,45	< 0,01

Legenda: Resumo dos resultados obtidos com a regressão linear entre dados observados (variável dependente) e esperados pelos modelos (variável independente). (A) Todas as espécies combinadas, (B) espécies especialistas de habitat florestal e (C) espécies generalistas de habitat. Dados esperados através de modelos de posicionamento aleatório baseados em: Área, Log (Área), Isolamento ajustado (distância média de cada fragmento à todos dentro da mesma paisagem local), Área*Isolamento (interação entre efeitos de área e isolamento), Log (Área)*Isolamento, Quantidade de habitat (percentual da área de cobertura florestal dentro da paisagem local), e Indivíduos. Modelos com resultados significativos ($P_F < 0,05$) estão em negrito. Para o intercepto (*a*) e inclinação (*b*) um teste T avaliou se as seguintes hipóteses nulas: $a = 0$ e $b = 1$, são verdadeiras ($P_t > 0,05$). Quando verdadeiros os resultados deste teste foram realçados de cinza.

Fonte: o autor.

Figura 8 – Regressões lineares entre a riqueza observada e esperada de espécies de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil.



Legenda: O coeficiente de determinação (R^2) indica o poder de explicação de modelos nulos de posicionamento aleatório para o padrão observado de riqueza de espécies. (A) Todas as espécies, modelo baseado em indivíduos; (B), (C) e (D) ambos para o grupo de espécies especialistas de habitat florestal, modelos baseados em, respectivamente, indivíduos, quantidade de habitat e isolamento. Linha tracejada indica uma perfeita relação entre dados esperados e observados, linha contínua é a linha de tendência da relação analisada. Só apresentado as regressões com R^2 significativos ($p < 0,05$; para mais detalhes ver Tabela 9).

Fonte: o autor.

2.3.2 Composição de espécies

Considerando os três grupos de espécies (todas as espécies, apenas as especialistas, ou apenas as generalistas) o poder de explicação (R^2) para composição variou entre 0,01 e 0,49 (Tabela 10), com uma média de 0,14. Esta média subiu para 0,24 (min-máx., 0,18 – 0,49) entre os modelos com resultados significativos. Para o grupo de todas as espécies os melhores modelos foram os baseados em área, em indivíduos e em área*isolamento (respectivamente, Figuras 9A-9C), entretanto o modelo similar com transformação logarítmica da área teve um ajuste pouco maior (Tabela 10). Todos estes modelos refutaram as hipóteses nulas para $a = 0$ e $b = 1$. Para espécies especialistas os modelos com poder de explicação significativos foram o baseados em quantidade de habitat e em área*isolamento (respectivamente, Figuras 9D e 9E). Ambos os modelos confirmaram a hipótese nula para $a = 0$ e $b = 1$. Para as espécies generalistas apenas o modelo baseado em indivíduos gerou uma previsão razoavelmente robusta e significativa da composição de espécies (Figura 9F). Entretanto, os parâmetros estimados refutaram a hipótese nula para $a = 0$ e $b = 1$.

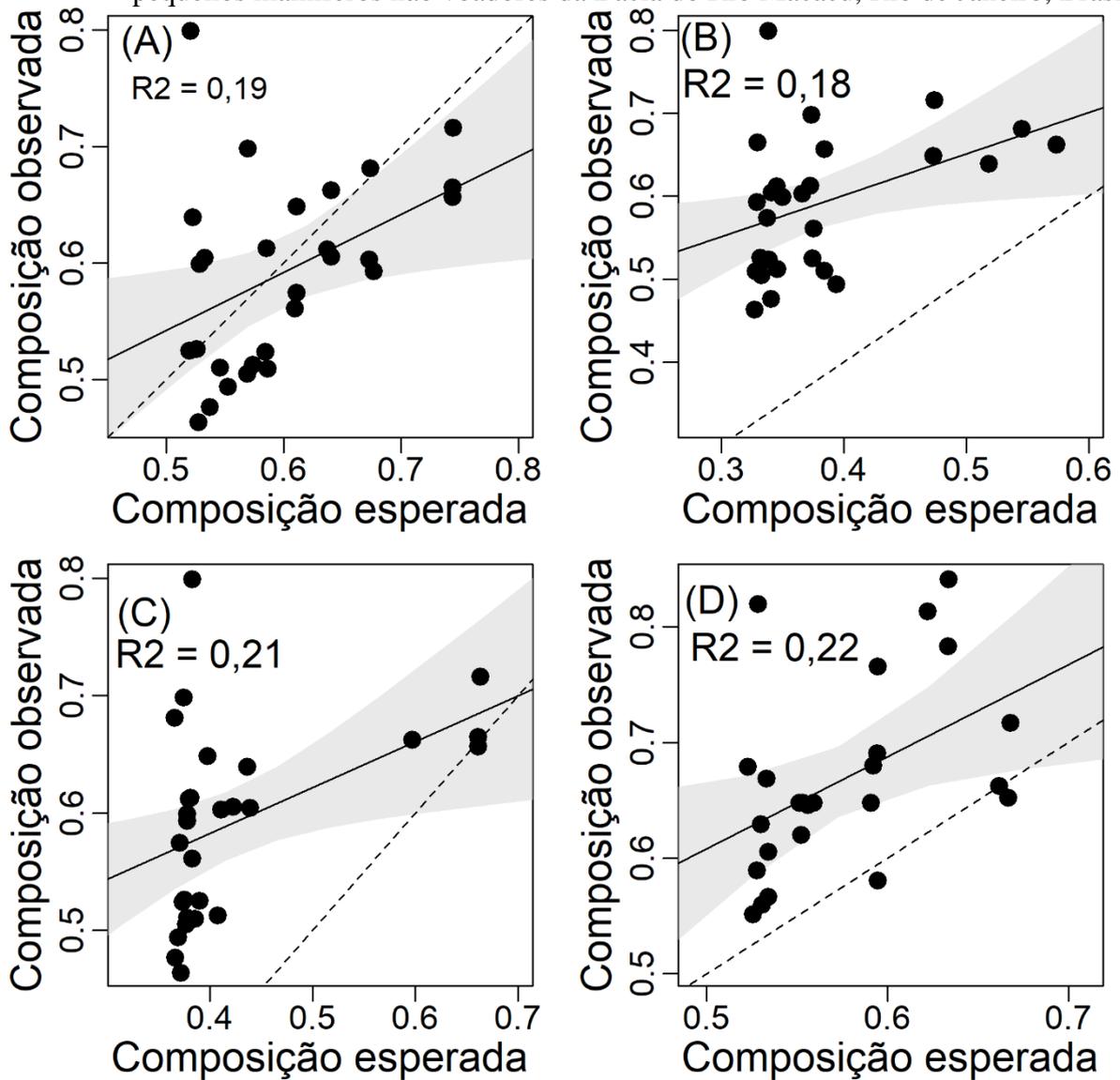
Tabela 10 – Modelos de posicionamento aleatório para explicação da composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores de fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro.

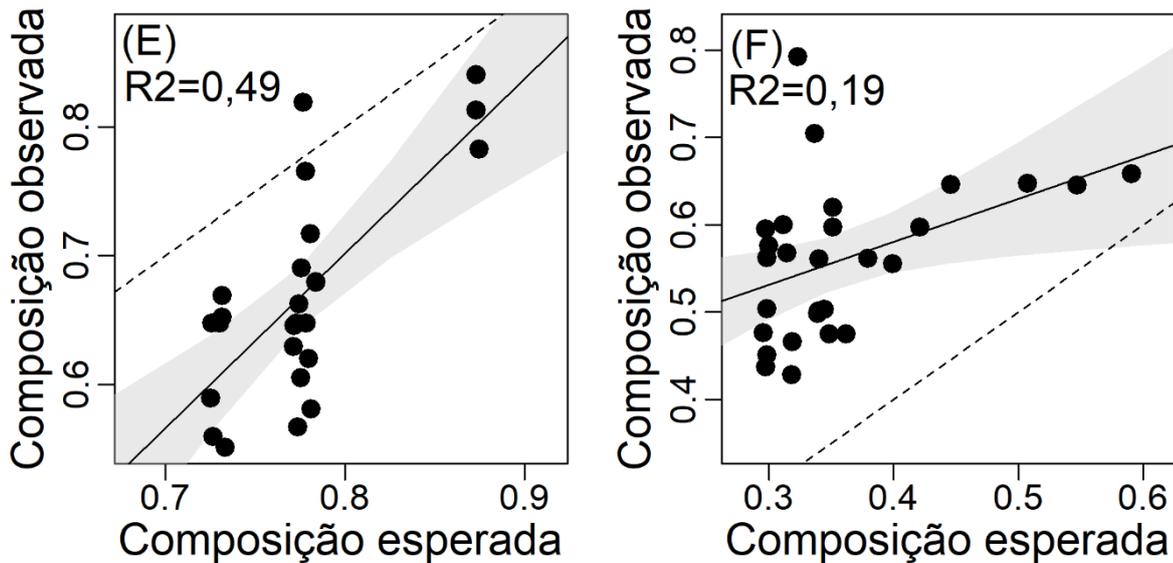
Grupos		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>F</i>	<i>P_F</i>	<i>R</i> ²	T-value (<i>a</i> = 0)	<i>P_t</i> (<i>H</i> ₀ : <i>a</i> = 0)	T-value (<i>b</i> = 1)	<i>P_t</i> (<i>H</i> ₀ : <i>b</i> = 1)
A) TODAS AS ESPÉCIES										
MODELOS	Área	0,29	0,50	5,92	0,02	0,19	-2,39	0,02	2,47	0,02
	Log (Área)	0,19	1,33	3,92	0,06	0,13	-0,87	0,39	-0,52	0,61
	Indivíduos	0,40	0,50	5,71	0,02	0,18	-4,89	< 0,01	2,35	0,03
	Quantidade de habitat	0,48	0,25	1,58	0,22	0,06	-5,53	< 0,01	3,77	< 0,01
	Isolamento	0,45	0,36	3,60	0,07	0,12	-5,68	< 0,01	3,28	< 0,01
	Área*Isolamento	0,36	0,36	6,28	0,02	0,19	-3,83	< 0,01	4,34	< 0,01
	Log (Área)*Isolamento	0,43	0,39	6,80	0,01	0,21	-6,55	< 0,01	4,05	< 0,01
B) ESPECIALISTAS										
MODELOS	Área	0,44	0,31	1,02	0,32	0,04	-1,83	0,08	2,12	0,04
	Log (Área)	0,80	-0,27	0,14	0,72	0,01	-2,45	0,02	1,92	0,07
	Indivíduos	0,76	-0,16	0,83	0,37	0,03	-7,27	< 0,01	6,69	< 0,01
	Quantidade de habitat	0,21	0,79	6,30	0,02	0,22	-1,15	0,26	0,64	0,53
	Isolamento	0,56	0,20	0,57	0,46	0,02	-3,69	< 0,01	2,90	< 0,01
	Área*Isolamento	-0,38	1,36	22,54	<0,01	0,49	1,54	0,14	-1,05	0,31
	Log (Área)*Isolamento	0,29	0,64	6,37	0,02	0,21	-1,98	0,06	1,48	0,15
C) GENERALISTAS										
MODELOS	Área	0,35	0,38	3,60	0,07	0,12	-3,08	< 0,01	3,08	< 0,01
	Log (Área)	0,25	1,25	4,09	0,05	0,14	-1,60	0,12	-0,39	0,70
	Indivíduos	0,38	0,49	6,10	0,02	0,19	-5,27	< 0,01	2,57	0,02
	Quantidade de habitat	0,52	0,10	0,30	0,59	0,01	-6,89	< 0,01	4,71	< 0,01
	Isolamento	0,46	0,29	2,37	0,14	0,08	-6,69	< 0,01	3,73	< 0,01
	Área*Isolamento	0,41	0,25	3,25	0,08	0,11	-5,03	< 0,01	5,40	< 0,01
	Log (Área)*Isolamento	0,46	0,27	3,40	0,08	0,12	-8,01	< 0,01	4,89	< 0,01

Legenda: Resumo dos resultados obtidos com a regressão linear entre dados observados (variável dependente) e esperados pelos modelos (variável independente). Composição avaliada através do índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. (A) Todas as espécies combinadas, (B) espécies especialistas de habitat florestal e (C) espécies generalistas de habitat. Dados esperados através de modelos de posicionamento aleatório baseados em: Área, Log (Área), Isolamento ajustado (distância média de cada fragmento à todos dentro da mesma paisagem local), Área*Isolamento (interação entre efeitos de área e isolamento), Log (Área)*Isolamento, Quantidade de habitat (percentual da área de cobertura florestal dentro da paisagem local), e Indivíduos. Modelos com resultados significativos ($P_F < 0,05$) estão em negrito. Para o intercepto (*a*) e inclinação (*b*) um teste T avaliou se as seguintes hipóteses nulas: $a = 0$ e $b = 1$, são verdadeiras ($P_t > 0,05$). Quando verdadeiros os resultados deste teste foram realçados de cinza.

Fonte: o autor.

Figura 9 – Regressões lineares entre a composição observada e esperada de espécies de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil.





Legenda: O coeficiente de determinação (R^2) indica o poder de previsão da composição de espécies através de modelos nulos de posicionamento aleatório baseados em abundância de indivíduos e em parâmetros espaciais da paisagem. Composição medida pelo índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. De (A) à (C) modelos baseados, respectivamente, em (A) área, (B) indivíduos e (C) $\text{Log}(\text{área}) \cdot \text{isolamento}$, para todas as espécies; em (D) e (E) modelos baseados, respectivamente, em (D) quantidade de habitat e (E) $\text{área} \cdot \text{isolamento}$, para espécies especialistas de habitat florestal; e em (F) modelo baseado em indivíduos para espécies generalistas de habitat. Linha tracejada indica uma perfeita relação entre dados esperados e observados, linha contínua é a linha de tendência desta relação. Só apresentado as regressões com R^2 significativos ($p < 0,05$; para mais detalhes ver Tabela 9).

Fonte: o autor.

2.3.3 Modelos Log-transformados

A transformação logarítmica para área das localidades amostradas afetou as estimativas de abundância, riqueza e composição de espécies nos dois modelos baseados em área (Tabela 8). Nos modelos log transformados, para todas as espécies (Tabela 8A): (i) houve superestimativas de abundância para os fragmentos e subestimativas para os locais de florestas contínuas (maiores áreas), (ii) esses mesmos efeitos se refletiram sobre a riqueza, porém de forma menos acentuada, (iii) já para a composição, todas foram subestimadas em comparação aos modelos não logaritmizados. Todos esses efeitos se repetem para espécies especialistas (Tabela 8B), porém com diferenças sutis. Já para as espécies generalistas (Tabela 8C), apesar dos efeitos sobre abundância e composição serem semelhantes ao obtido em todas as espécies, a riqueza permaneceu constante entre todos os fragmentos, com um leve aumento para os locais de floresta contínua.

Durante as análises os modelos com os dados de área log-transformados, em geral, apresentaram resultados semelhantes aos modelos com o valor original para área dos fragmentos. Uma única diferença significativa para o modelo Log(área) foi detectada para a previsão da composição de todas as espécies, com significativa redução do poder de explicação (R^2), e mudança para a confirmação das hipóteses nulas dos parâmetros a e b (Tabela 10). Em todos os outros modelos baseados em Log(área) não ocorreram alterações significativas para R^2 , nem para os testes estatísticos de a e b (Tabelas 9 e 10).

Algumas alterações, nem sempre relevantes, ocorreram para o modelo baseado em Log(área)*isolamento. Para previsão de riqueza do grupo de espécies especialistas a transformação gerou aumento (irrelevante) de R^2 (Tabela 9). Já para a composição, as alterações ocorreram para o grupo de todas as espécies (aumento significativo de R^2) e para as especialistas (redução de 50% no poder de explicação, o maior efeito sobre R^2 ; Tabela 10). A transformação para o modelo Log(área)*isolamento não gerou nenhuma alteração significativa para o padrão dos resultados nos testes estatísticos de a e b tanto na análise de riqueza quanto de composição de espécies.

2.4 Discussão

2.4.1 Riqueza de espécies

Ao todo quatro modelos geraram previsões significativas para riqueza de espécies entre os três grupos analisados de pequenos mamíferos não voadores (Tabela 9). Os valores dos coeficientes de determinação nestes modelos, apesar de baixos na maioria dos casos, foram considerados relevantes (quando significativos) devido a se basearem em simples processos ao acaso, que devem estar atuando em conjunto com demais efeitos ecológicos (VELLEND et al., 2014). Entretanto, apenas um destes modelos, o modelo baseado em indivíduos, não apresentou viés significativo (hipótese nula do teste para o intercepto confirmada, $a = 0$) e foi consistente (hipótese nula do teste para a inclinação confirmada, $b = 1$) para a previsão da riqueza de espécies. Assim, o padrão de riqueza de espécies é afetado, ao menos em parte, por processos estocásticos (ALMEIDA-GOMES et al., 2022; PREVEDELLO et al., 2016; GOTELLI; GRAVES, 1996; VELLEND et al., 2014). Em estudos prévios para as comunidades de pequenos mamíferos desta paisagem, usando outras abordagens, a riqueza de espécies foi explicada principalmente pelo isolamento dos fragmentos, pelo tipo de uso da matriz (VIEIRA et al., 2009), pela qualidade estrutural dos habitats (DELICIELLOS et al., 2016) e pela quantidade de habitat (VIEIRA et al., 2018). Alguns destes resultados coincidem com os identificados no presente estudo através de um simples posicionamento aleatório dos indivíduos (consequentemente, espécies). Além disso, as análises do presente estudo permitiram estimar seu poder de explicação (R^2) baseado em indivíduos e em diferentes parâmetros espaciais como de quantidade de habitat e isolamento. Os modelos com resultados significativos são discutidos a seguir para cada grupo de espécies.

2.4.1.1 Todas as espécies

Os modelos de posicionamento aleatório foram eficientes para explicar, ao menos parcialmente, a riqueza para o grupo de todas as espécies combinadas. O melhor modelo foi baseado em indivíduos (Figura 8A), que fez previsões consistentes e sem viés significativo

(respectivamente, $b = 1$ e $a = 0$). Indica que, de uma forma geral, considerando todas as espécies, 35% do aumento da riqueza em fragmentos seria esperado de acontecer apenas por aumento de indivíduos nos fragmentos, i.e. sem influência de outros fatores. Em estudos prévios os modelos de posicionamento aleatório explicaram a riqueza de diferentes táxons, incluindo por exemplo artrópodes (TAKI et al., 2018), pássaros (COLEMAN et al. 1982; BIDWELL et al., 2014), anuros (ALMEIDA-GOMES et al., 2022) e plantas (YAMAURA et al., 2016). Entretanto, devido a ausência de efeitos ecológicos nesses modelos, existe uma limitada aplicabilidade para prever os padrões de diversidade em paisagens fragmentadas (ALMEIDA-GOMES et al., 2022).

2.4.1.2 Especialistas

Para as espécies especialistas apenas os modelos baseados em aumento de indivíduos, quantidade de habitat, isolamento (respectivamente, Figuras 8B, 8C e 8D) apresentaram resultados significativos. Entretanto, devido ao viés identificado na inclinação das relações entre dados observados em função dos esperados, uma crescente superestimação da riqueza esperada foi detectada em todas estas relações. Com isso, os padrões de riqueza observados aumentaram menos do que o esperado ao acaso. Em outros estudos os modelos de posicionamento aleatório subestimaram a riqueza em pequenos fragmentos e superestimaram em grandes fragmentos, ou apenas subestimaram ou superestimaram (BIDWELL et al., 2014; TAKI et al., 2018; ALMEIDA-GOMES et al., 2022). Essas variações nos resultados são esperadas, principalmente devido a possível existência de efeitos determinísticos, não incluídos nestes modelos, que podem afetar os padrões da distribuição de indivíduos, distinguindo-os de um padrão de distribuição esperado ao acaso (GOTELLI; GRAVES, 1996; COWELL et al., 2012).

Para o modelo baseado em indivíduos (Figura 8B) essa inconsistência crescente na inclinação da reta, deve-se ao fato que o modelo não considera fatores ecológicos que também afetam (negativamente, neste caso) a riqueza esperada, como a distribuição irregular dos indivíduos entre as espécies e no espaço (comunidades) (BIDWELL et al., 2014). A distribuição irregular das abundâncias entre as espécies pode resultar de diversas causas determinísticas que acarretem em agregação intraespecífica, como por exemplo, existência de filtros ambientais que favoreçam poucas espécies mais adaptadas a estes (competidoras

superiores), que aumentam em abundância, enquanto outras tornam-se menos abundantes devido a inferioridade competitiva, ou devido à outras causas como presença de predadores ou patógenos em determinados fragmentos, entre outras causas. Isso leva a formação de poucas espécies dominantes e acarreta na redução da riqueza nas comunidades (COWELL et al., 2012; HE; LEGENDRE, 2002; SCHEINER et al., 2011; MCGLINN et al., 2021). Entretanto, estão entre os pressupostos dos modelos de posicionamento aleatório a ausência de correlação dos indivíduos com sua localização (ausência de filtros ambientais) e com a presença de quaisquer outros indivíduos independente da espécie (interações ecológicas) (COLEMAN et al., 1982). A ponderação entre esses fatores determinísticos e estocásticos pode explicar os resultados encontrados entre os MPA deste estudo.

O modelo baseado em quantidade de habitat (Figura 8C) só explicou bem a riqueza após a exclusão de espécies generalistas, provavelmente porque estas usam ambos os ambientes (habitat e matriz), e, portanto, não respondem bem apenas à área de habitat como as especialistas (PREVEDELLO; VIEIRA, 2010). Apesar deste modelo assemelhar-se ao baseado em área, a inclusão de toda a quantidade de habitat presente na paisagem local, e não apenas o fragmento focal, aumentou o poder de explicação do modelo para o padrão de riqueza observado. Isso mostra a influência não apenas pelo tamanho do fragmento focal (amostrado), mas também pelas áreas de outros fragmentos adjacentes que caem dentro da paisagem local, determinada de acordo com o tamanho do efeito da área de habitat sobre a riqueza de espécies (FAHRIG 2013; VIEIRA et al., 2018). O efeito da quantidade de habitat já fora identificado para a comunidade de pequenos mamíferos desta paisagem numa outra abordagem (VIEIRA et al., 2018). Entretanto, a superestimativa da riqueza esperada, identificada neste modelo baseado simplesmente no aumento na quantidade de habitat, deve-se ao MPA não considerar efeitos ecológicos que podem reduzir a riqueza. Para este estudo deve-se considerar efeitos de interações ecológicas interespecíficas desarmônicas (ex: predação, competição), ou de filtros ambientais associados com heterogeneidade ambiental (COLEMAN et al., 1982; COWELL et al., 2012) ou uma possível limitação de dispersão destas espécies (especialistas). De fato, a estrutura da vegetação dentro dos fragmentos afeta a riqueza destas espécies e um efeito de limitação de dispersão pode ocorrer sazonalmente (DELICIELLOS et al., 2016).

O modelo baseado em isolamento apresentou resultado semelhante aos demais para a previsão de riqueza de espécies especialistas (Figura 8D). Apesar da relação positiva o modelo usa a métrica isolamento ajustado, que inverte a correlação negativa entre isolamento e riqueza, mas mantêm a redução de espécies com o aumento do isolamento. Esse padrão é

previsto na teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967). O isolamento é um importante fator estruturador desta comunidade (VIEIRA et al., 2009; 2018), entretanto, o modelo nulo baseado em isolamento superestimou as espécies considerando apenas o aumento da distância geral de isolamento. Logo, existe um outro efeito aditivo reduzindo ainda mais a riqueza de especialistas do que esperado ao acaso baseado neste parâmetro. Considerando que especialistas pouco toleram a matriz (limitação de dispersão), outras explicações possíveis que podem ser sugeridas são baseadas em processos que reduzam a riqueza de espécies como competição e predação (ROSENZWEIG, 1991; ROSLIN et al., 2017); ou esse efeito é devido ao retardo nas respostas à fragmentação ou degradação dos ambientes como débito de extinção (MATRICARDI et al., 2020; SEMPER-PASCUAL et al., 2021). Vieira et al. (2018) detecta o efeito da quantidade de habitat e do isolamento parcialmente estruturando as comunidades nesta paisagem. Entretanto Delciellos et al. (2018) identificou um sazonal uso da matriz por estas espécies (sem distinção entre especialistas e generalistas) em estações super-húmidas, coincidindo com momentos em que a matriz de uso agrícola diminui contraste estrutural com os fragmentos pois são épocas de cultivo, reduzindo a exposição no ambiente e aumentando os recursos alimentares. Porém, as comunidades na paisagem se estruturaram de forma randômica quando a matriz era sazonalmente mais inóspita (estação de húmida e colheita na matriz). Isso mostra que a alteração nos processos determinísticos e estocásticos na escala temporal, e afetou o padrão observado de espécies.

2.4.1.3 Generalistas

Nenhum modelo foi capaz de explicar adequadamente a riqueza de espécies generalistas. Com exceção do modelo baseado em indivíduos, os MPAs são baseados na estrutura espacial dos fragmentos florestais (área, isolamento e quantidade de cobertura florestal dos fragmentos) na paisagem. Entretanto, as espécies generalistas também ocupam um outro elemento da paisagem – a matriz – que não é incluído nestes modelos. Essas espécies têm maior amplitude de nicho, o que significa que são menos específicas no uso de recursos florestais ou na intolerância de distintas condições ambientais, que as especialistas (PANDIT et al., 2009). O uso da matriz deve contribuir para reduzir o poder de explicação destes modelos, já que a ocupação da matriz não foi incluída nos mesmos.

Por outro lado, esse ajuste ruim dos modelos às espécies generalistas também pode ser uma consequência do tamanho da amostra (sete espécies) e da alta probabilidade de sortear espécies altamente dispersas nesta paisagem. Apesar do grande número de indivíduos generalistas ($N = 689$), estes representam apenas sete espécies (Tabela 7). Além disso, a maior parte destes indivíduos ($N = 657$) pertence a apenas três espécies altamente dispersas na paisagem: *Didelphis aurita* (presente em 96% dos fragmentos da paisagem), *Philander frenatus* (82%) e *Akodon cursor* (75%). As demais quatro espécies somaram somente 32 indivíduos e ocuparam apenas 1, 3, 4 e 8 fragmentos. Com isso a chance de cada modelo sortear ao acaso um desses indivíduos altamente dispersos era de 95%, diminuindo ainda mais o poder de explicação do aumento da riqueza com o acúmulo de indivíduos. Além disso, o aumento sazonal da permeabilidade da matriz (DELICIELLOS et al., 2018) pode reduzir o efeito de área e isolamento sobre as espécies devido ao aumento da capacidade de dispersão, principalmente pelas espécies generalistas, como discutido anteriormente.

2.4.2 Composição de espécies

Ao todo quatro modelos geraram previsões significativas para composição de espécies entre os três grupos analisados de pequenos mamíferos não voadores (Tabela 10). Os valores dos coeficientes de determinação nestes modelos, apesar de baixos na maioria dos casos, foram considerados relevantes (quando significativos) devido a se basearem apenas em simples processos ao acaso. Entretanto, apenas dois destes modelos não apresentaram viés e foram consistentes para a previsão da composição de espécies. Efeitos estocásticos afetam, ao menos em parte, a estrutura de comunidades (composição de espécies), como já observado em estudos prévios (CHASE et al., 2011; CHASE, 2003; GOORIAH et al. 2021; SHOEMAKER et al., 2020; STEGEN et al., 2013; VELLEND et al., 2014), entretanto apenas um único estudo utilizou modelo de posicionamento aleatório (baseado em indivíduos) para prever a composição de espécies (ALMEIDA-GOMES et al., 2022), também nesta paisagem. Delciellos et al. (2018), através do método analítico de estrutura de metacomunidades (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010), identificaram alteração sazonal em efeitos que afetam a composição de pequenos mamíferos da Bacia do Rio Macacu. Na estação húmida gradientes ambientais de área e de estrutura da vegetação dos fragmentos afetam a composição das espécies formando metacomunidades de estrutura clementsiana

(maior dissimilaridade). Já na estação super húmida o efeito desses gradientes desaparece devido ao aumento da qualidade e da permeabilidade da matriz agrícola, gerando uma estrutura aleatória (menor dissimilaridade) no agrupamento das espécies na paisagem (Delciellos et al. 2018). Este efeito ao acaso na estrutura da comunidade também foi detectado no presente estudo com os modelos de posicionamento aleatório, que também permitiram estimar seu poder de explicação (R^2) baseado em diferentes parâmetros espaciais como de quantidade de habitat e área*isolamento aos quais as espécies estão submetidas.

2.4.2.1 Todas as espécies

Para o grupo de todas as espécies os modelos baseados em área, em indivíduos e em área*isolamento (assim como seu correspondente ajustado $\log(\text{área}) \cdot \text{isolamento}$) apresentaram positivo e significativo poder de explicação para a previsão de composição de espécies, porém todos estes apresentaram viés e variada inconsistência. Isso indica que há relação entre dados esperados e observados, logo, há um efeito desses parâmetros espaciais da paisagem sobre a composição. Entretanto, esses resultados apresentam viés devido ao efeito de processos determinísticos (ex: ecológicos) sobre essa variável, que serão discutidos a seguir.

O modelo baseado em área em média pouco subestimou a dissimilaridade em pequenos fragmentos e superestimou a dissimilaridade em grandes fragmentos (Figura 9A). Isso pode ser influência de um pequeno fragmento com a mais alta dissimilaridade observada (0,8) e uma das mais baixas esperadas. Delciellos et al. (2018) encontra efeito da área estruturando as comunidades de pequenos mamíferos nas estações menos húmidas, período que possivelmente reduz a dispersão entre fragmentos devido a maior exposição na matriz (agrícola). Apesar de uma influência sazonal sobre a composição de pequenos mamíferos nessa paisagem, o arranjo das espécies a cada estação entre os fragmentos pode ser ainda influenciado por filtros ambientais associados a área como distúrbios antrópicos (PÜTTKER et al., 2015; VIEIRA et al., 2009). Tanto a perda de habitat quanto o efeito de borda e da matriz podem afetar as espécies quanto a área, pois reduzem a qualidade dos ambientes florestais e a quantidade de nicho requerido pelas espécies, levando a extinção seletiva de espécies dependentes de habitats florestais e prevalência de generalistas de habitat (PÜTTKER et al., 2015, HATFIELD et al., 2019; KARP et al., 2012). Além dessas hipóteses

sugeridas, nosso estudo confirma um efeito de 19% da composição ser explicada simplesmente pelo tamanho da área dos fragmentos.

O modelo baseado em indivíduos subestimou a dissimilaridade acumulando toda a variação entre baixos valores esperados (Figura 9B). Os modelos baseados em indivíduos geram comunidades com a mesma quantidade de indivíduos que a observada em cada fragmento. Assim, a diferença entre a dissimilaridade observada e esperada pode estar atrelada a distribuição dos indivíduos entre as espécies e ou o espaço. Como o modelo é nulo, desconsidera efeitos determinísticos que causem dissimilaridade entre as comunidades, tanto associados as espécies como a exclusão competitiva (CRAMER; WILLIG, 2005), quanto associados ao espaço como filtros ambientais (STEGEN et al., 2013). Ao nível do indivíduo, distúrbios antrópicos atuam como filtros ambientais que afetam a composição devido a redução da abundância total de indivíduos e espécies. Isso pode acarretar em homogeneização das comunidades através da distribuição regular e abundante de espécies generalistas (PÜTTKER et al., 2015). Assim, um simples efeito ao acaso no sorteio de indivíduos de um grande pool regional de espécies pode estruturar as comunidades (MCGLINN et al., 2021).

O modelo baseado na interação entre área e isolamento (Figura 9C) e o ajustado ($\log(\text{area})$) apresentaram resultados muito semelhantes. Observou-se efeito muito mais evidente de acúmulo de toda a variação observada em baixos valores esperados, baseados na interação destas duas métricas da paisagem. Esse modelo foi o que mais afetou a distribuição dos indivíduos, alocando 654 indivíduos nos locais de floresta contínua e distribuindo baixo número de indivíduos entre os fragmentos (Tabela 8A). Isso era previsto devido ao efeito da área nos ambientes contínuos, porém foi intensificado devido a estes ambientes apresentarem os maiores valores de isolamento ajustado (1700 m; que, na realidade, significa ausência de isolamento na escala local utilizada). Assim o produto destas duas métricas gerou grande acúmulo de indivíduos. De qualquer modo, o isolamento foi o segundo maior fator (depois da área; já discutida anteriormente) estruturador dessa comunidade de mamíferos (VIEIRA et al., 2009). De fato, a composição das espécies pode mudar com o isolamento do fragmento porque as espécies diferem em suas habilidades de cruzar a matriz entre os fragmentos (por exemplo, PIRES et al., 2002; FORERO-MEDINA; VIEIRA, 2009), sendo essa uma possível explicação sobre o viés encontrado em modelos de posicionamento aleatório baseados em isolamento (e $\text{área} \times \text{isolamento}$). Entretanto, para esta paisagem o efeito acumulado da métrica relativa (R_i) usada para prever o número de indivíduos por fragmento não pode ser desconsiderado. Além disso, esse efeito pode ter sido mediado pelo efeito desta métrica ($\text{área} \times \text{isolamento}$) sobre as especialistas (discutido mais abaixo).

2.4.2.2 Especialistas

Para as espécies especialistas, dois modelos (baseado em quantidade de habitat e baseado em área*isolamento) tiveram os mais altos poderes de explicação (respectivamente, 0,22 e 0,49) para previsão da dissimilaridade das comunidades. Além disso, não apresentaram viés (intercepto não difere de 0) e foram consistentes (inclinação não difere de 1), tornando-os os melhores modelos para prever dissimilaridade de espécies especialistas desta paisagem. O modelo baseado em quantidade de habitat (Figura 9D) subestimou a dissimilaridade para a maioria das localidades, mostrando que a dissimilaridade observada é maior do que a esperada ao acaso. Isso é intuitivo porque explica a estrutura de comunidades de espécies especialistas de habitat florestal com o aumento da quantidade de cobertura florestal, como explicado pela hipótese de quantidade de habitat (FAHRIG, 2013). Esse efeito só foi identificado com a exclusão das espécies generalistas de habitat, que também era esperado devido ao hábito de uso da matriz por estas espécies. Entretanto, um simples arranjo aleatório dos indivíduos e espécies entre os fragmentos gerou um padrão relativamente similar ao observado. Isso pode estar associado as características do pool regional de especialistas (Tabela 8B; CHASE 2003; STEGEN et al., 2013), com poucas espécies por fragmento e uma distribuição das abundâncias entre as espécies menos heterogêneas após a retirada das generalistas. Isso aumentou possivelmente a chance de ao acaso as composições observadas e esperadas serem semelhantes.

O modelo baseado em área*isolamento para especialistas (Figura 9E) gerou os melhores resultados para composição (Tabela 10), entretanto apresentou resultados controversos para os dados esperados médios de abundância e riqueza (Tabela 8B), a partir dos quais a composição esperada foi estimada. Este modelo também superestimou a dissimilaridade em todos os fragmentos, mas ainda assim a variação nos dados esperados foi capaz de explicar significativamente 49% da variação observada, estatisticamente sem viés e com consistência. Efeitos conjuntos da área e isolamento são a base da Teoria da biogeografia de ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967), e ambos os parâmetros foram identificados por Vieira et al. (2009) como estruturadores desta comunidade de pequenos mamíferos. Seus efeitos já foram discutidos no parágrafo anterior para todas as espécies.

2.4.2.3 Generalistas

Para as espécies generalistas apenas o modelo baseado em indivíduos (Figura 9F) obteve previsão significativa, porém com viés e inconsistente, e deve ser o motivo do resultado semelhante para todas as espécies. A dissimilaridade esperada foi subestimada pelo modelo mostrando que o resultado observado foi superior que o obtido ao acaso. No entanto, a dissimilaridade foi baixa para a maioria dos fragmentos. Possivelmente o efeito da distribuição dos indivíduos generalistas no pool regional deva exercer influência semelhante a já destacada nos resultados do modelo baseado em indivíduos sobre a riqueza (discutido na seção anterior). Devido a espécies generalistas tolerarem uma gama mais ampla de condições ambientais tendem a ocupar mais localidades, serem mais abundantes (BROWN, 1984), e menos propensas a responder a variáveis ambientais que as especialistas (PANDIT et al., 2009), como observado neste estudo.

2.5 Conclusão do segundo estudo

Os padrões de riqueza e composição de espécies foram parcialmente explicados por simples fatores probabilísticos, baseados no número de indivíduos amostrados e em parâmetros espaciais da paisagem. Dois modelos merecem destaque: o modelo baseado em indivíduos, por apresentar significância para um maior número de grupos de espécies em ambos os padrões; e o modelo baseado na quantidade de habitat, por explicar de forma consistente a riqueza e a composição de espécies especialistas. Com isso, para essa paisagem e comunidade, o modelo baseado em indivíduos se mostrou o melhor modelo para todas as espécies, corroborando estudos anteriores (BIDWEEL et al., 2014; GUADAGNIN et al., 2009), enquanto que o baseado em quantidade de habitat o melhor para as especialistas. Estes modelos detectaram em quais parâmetros a estocasticidade é mais importante na estruturação destas comunidades.

Os resultados destes modelos refletem as características das paisagens e comunidades e, portanto, podem ser diferentes em outras localidades. Essa variação corrobora sua forma robusta de avaliar o poder de explicação, consistência e viés desses parâmetros sobre características intrínsecas de cada estudo de caso. Essas características reforçam a importância desses modelos em novos estudos que queiram (pois precisam) compreender inicialmente o quanto simples efeitos ao acaso afetam os padrões de riqueza e composição de espécies em paisagens. Além disso, o uso desses modelos com dados simulados ajudará a compreender o padrão dos resultados entre distintos gradientes de agregação de indivíduos, de espécies e de distribuição das abundâncias entre as espécies. Por isso, esses modelos avançam em entender como padrões de diversidade podem variar na escala da paisagem através da influência ao acaso no nível dos indivíduos.

3 TERCEIRO ESTUDO: MODELOS PROBABILÍSTICOS BASEADOS EM ÁREA DE VIDA E QUALIDADE DO AMBIENTE SOBRE A DISTRIBUIÇÃO E ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES EM PAISAGENS FRAGMENTADAS

3.1 Introdução

Os padrões de variação na abundância e distribuição de espécies entre os ambientes naturais ao redor do planeta podem ser explicados por diferentes hipóteses baseadas em processos determinísticos (como processos populacionais, ecológicos ou evolutivos) (BROWN; LOMOLINO, 1998). Entretanto, dada a vasta gama de hipóteses e sua relativa complexidade, é necessário compreender primeiro se os padrões observados não representam simples eventos ao acaso (GOTELLI; GRAVES, 1996). Com isso, a partir do século passado, tornou-se crescente o uso de modelos simples que desconsideram esses processos complexos (ARRHENIUS, 1921) e investigam se a variabilidade nos padrões de diversidade (ex.: riqueza de espécies) pode ser explicada por simples processos probabilísticos (ao acaso) (GOTELLI; GRAVES, 1996). A implementação dos modelos nulos foi um avanço nas investigações de processos ecológicos, que inicialmente consideravam hipóteses nulas apenas como ideias conceituais (CONNOR; MCCOY, 1979) ou em testes estatísticos dependentes de premissas complexas (GOTELLI; MCGILL, 2006). Os modelos nulos são equações matemáticas simples não paramétricas para simular padrões, através de dados empíricos, esperados na ausência um fator ecológico de interesse.

O modelo de Coleman (1981) é um modelo nulo pioneiro, que permitiu testar se a riqueza esperada de espécies é explicada pela apenas pela variação da área das manchas de habitat (ex.: ilhas). Esse modelo desconsidera fatores determinísticos (ex.: seleção de habitat) e simula riqueza na paisagem através de um simples processo de posicionamento aleatório dos indivíduos entre manchas de habitat na paisagem. Assim, por permitir avaliar a relação entre espécies e área independente de fatores ecológicos, o modelo de Coleman é considerado um modelo nulo para a relação espécie-área (PREVEDELLO et al., 2016), um dos mais importantes padrões da ecologia. Entretanto, investigações com o uso deste modelo obtiveram resultados controversos, por exemplo, apesar do modelo explicar a riqueza de artrópodes (TAKI et al., 2018), aves (COLEMAN et al. 1982; BIDWELL et al., 2014), anuros

(ALMEIDA-GOMES et al., 2022) e plantas (YAMAURA et al., 2016), não foi capaz de explicar para aves aquáticas (GUADAGNIN et al., 2009) ou mamíferos (PREVEDELLO et al., 2016). O modelo de Coleman tem aplicação limitada em paisagens terrestres, por dois motivos. Primeiro, ele desconsidera que os indivíduos possam ocupar a matriz (um local de não-habitat) ao redor das manchas de habitat. Além disso, ele assume que cada indivíduo ocupa apenas um ponto da paisagem, e não uma área (PREVEDELLO et al., 2016). Com isso, novos modelos nulos foram desenvolvidos, superando limitações anteriores e avançando na simulação de comunidades esperadas, para tentar explicar, por exemplo, a distribuição dos indivíduos (GUADAGNIN et al., 2009), a composição de espécies (CHASE et al., 2019) ou efeitos das restrições geométricas (PREVEDELLO et al., 2016; RIBEIRO et al., 2016).

O *landscape model* é um modelo geométrico baseado na área de vida individual ao nível da paisagem (PREVEDELLO et al., 2016), não considera os indivíduos como pontos, e sim como áreas. O tamanho da área de vida individual indica o requerimento espacial necessário para o indivíduo sobreviver e se reproduzir (BURT, 1943), implicando em consequências fundamentais para os processos ecológicos (ex: interações ecológicas) (BÖRGER et al. 2008). Ao nível da paisagem, a distribuição das áreas de vida individuais refletem espacialmente os mecanismos que estruturam as comunidades animais (BUCHMANN et al. 2011). Assim, os modelos baseados na área de vida –como o *landscape model* – possibilitam distribuir os indivíduos na paisagem e avaliar o efeito do espaço sobre o padrão de distribuição das abundâncias e das espécies (PREVEDELLO et al., 2016). Esse modelo é análogo a um modelo já amplamente conhecido em Biogeografia e Macroecologia – o *mid-domain effect model* (MDE) – usado para explicar gradientes latitudinais de riqueza de espécies a partir da sobreposição de suas áreas de distribuição em domínios geográficos (COWELL; LEES, 2000). Entretanto, o *landscape model* é utilizado na escala da paisagem, para tentar explicar a distribuição dos indivíduos com base na área de vida dos indivíduos (ao invés da área de distribuição das espécies no MDE) e na área e formato das manchas de habitat. Além disso, o *landscape model* permite que espécies ocupem a matriz entre os fragmentos baseado na sua adequabilidade (uma medida de qualidade ambiental), o que permite extrapolar a distribuição das espécies para toda a paisagem (PREVEDELLO et al., 2016).

Apesar da capacidade de extrapolação para a paisagem e da confiabilidade do modelo, apenas um teste empírico foi realizado até o momento (PREVEDELLO et al., 2016). Além disso, esse teste teve duas limitações. Primeiro, apenas a riqueza e a abundância total das comunidades foram avaliadas, mas não a composição das espécies. A composição de

espécies é uma importante medida de diversidade para conservação de espécies e pode avançar na compreensão da perda de diversidade ainda que a riqueza permaneça semelhante (BANKS-LEITE et al., 2012). Em segundo lugar, o *landscape model* foi aplicado assumindo uma paisagem discreta (mancha-matriz), entretanto, a visão binária da paisagem como "habitat" e "matriz" pode não descrever perfeitamente a complexa variação da natureza nas paisagens (MCINTYRE; HOBBS, 1999), já que alguns organismos podem responder à paisagem como um habitat contínuo (ENOKSSON et al. 1995). Assim, incorporar uma variável que possa refletir esse contínuo ambiental no espaço pode melhor refletir a variação no ambiente percebida pelas espécies (MANNING et al., 2004). Por isso, incorporar uma medida contínua de estrutura de habitat (ex.: qualidade de habitat) ao *landscape model* permitirá quantificar a importância desse componente determinando a distribuição das espécies numa paisagem contínua.

Assim, para avançar na utilização e no desenvolvimento do *landscape model* torna-se necessário aplicar esse modelo em dados empíricos adicionais e avaliar seu desempenho em simular a distribuição das áreas de vida, não só a partir de medidas discretas (*landscape model* original; PREVEDELLO et al., 2016), como também contínuas da paisagem. Isso permitirá avaliar o desempenho deste modelo na distribuição das áreas de vida sob estas duas condições (paisagem discreta e contínua) e medir o poder de explicação de simples processos probabilísticos sobre padrões de abundância, riqueza e composição em comunidades. Assim, o objetivo desse estudo foi: (i) avaliar o desempenho do *landscape model* sob duas condições, uma considerando paisagem discreta (*landscape model* original; doravante denominado “modelo de paisagem discreta”) e outra baseada numa medida contínua para qualidade do habitat na paisagem (doravante denominado “modelo de paisagem contínua”), e (ii) comparar o poder de explicação para ambos os modelos entre os padrões observados e simulados de distribuição dos indivíduos, da riqueza de espécies e a composição das comunidades, esperados através de um simples processo probabilístico. Esses resultados avançam no conhecimento sobre *landscape model*, explicando como o simples posicionamento das áreas de vida pode afetar distribuição das abundâncias das espécies em diferentes contextos de qualidade do ambiente em paisagens fragmentadas.

3.2 Materiais e métodos

Para testar os *landscape models* foi usada a mesma base de dados empíricos do capítulo anterior, a comunidade de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil (DELICIELLOS, 2011). Portanto, deve-se consultar seção 2 do capítulo 2 para informações sobre a área de estudo, as espécies estudadas, a distribuição de suas abundâncias entre os 25 fragmentos florestais (as áreas contínuas não foram utilizadas neste terceiro capítulo), a classificação dos grupos de espécies (todas as espécies, especialistas, generalistas) e as estimativas de diversidade (abundância de indivíduos, riqueza e composição de espécies) para os dados observados.

O mapa da área de estudo (Figura 6 do Capítulo 2) foi convertido inicialmente num arquivo raster de 5,0 m de resolução, representada como uma grade a partir de imagens com 1,0 m de resolução do ano de 2005. Cada quadrícula (célula) corresponde a uma região da paisagem, classificada manualmente para definir o tipo de cobertura do solo. A partir desse raster original, foi feito um procedimento de downscale, que gerou um raster final com 30m de resolução (como em Prevedello et al. 2016). O downscale foi necessário para viabilizar a modelagem computacional (descrita a seguir), dada a alta demanda de memória e poder de processamento computacional do raster original (com 5m). Também por isso, foi realizado um buffer de 5,0 km do centro de cada fragmento amostrado.

3.2.1 Compilação de dados para parametrizar os modelos

O modelo de paisagem discreta (MPD) e o modelo de paisagem contínua (MPC) são ambos baseados no “*landscape model*” (PREVEDELLO et al., 2016), que simula a origem estocástica e a disseminação de áreas de vida individuais em uma paisagem representada numa grade quadriculada. Portanto, para ajustar os modelos aos dados empíricos, primeiro, foi compilado da literatura estimativas do tamanho da área de vida individual para cada espécie estudada, assumindo que todos os indivíduos de uma dada espécie possuem o mesmo tamanho de área de vida. A área de vida foi obtida a partir de estudos empíricos ou estimada a partir da massa corporal (KELT; VAN VUREN, 2001) (Tabela 11).

Tabela 11 – Parâmetros de espécies de pequenos mamíferos não voadores.

<i>Espécies</i>	Área de vida (ha)	Probabilidade de ocupação da matriz
<i>Caluromys philander</i>	3,00	0,00
<i>Didelphis aurita</i>	3,80	0,10
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	0,20	0,00
<i>Marmosops incanus</i>	0,40	0,00
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	4,50	0,00
<i>Marmosa paraguayana</i>	0,90	0,00
<i>Monodelphis americana</i>	0,04	0,00
<i>Philander frenatus</i>	1,70	0,15
<i>Akodon cursor</i>	0,20	0,82
<i>Euryoryzomys russatus</i>	0,80	0,00
<i>Nectomys squamipes</i>	0,60	4,84
<i>Oecomys catherinae</i>	0,80	0,00
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	0,20	2,00
<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	0,80	4,00
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	1,60	0,00
<i>Phyllomys pattoni</i>	0,80	0,00
<i>Rhipidomys itoan</i>	0,80	0,00
<i>Trinomys dimidiatus</i>	1,91	0,00

Legenda: Para o cálculo da probabilidade de ocupação na matriz ver equação 1. Área de vida obtida em Prevedello et al. (2016), Reis et al. (2011) e Ribeiro et al. (2016), com exceção de *P. nigrispinus* (massa corpórea = 174,50 g) e *T. dimidiatus* (204,54 g) que tiveram sua área de vida estimada através da equação: $\log(\text{área de vida}) = -2,33 + 1,13 * \log(\text{massa corpórea})$ (KELT; VAN VUREN, 2001).

Fonte: o autor.

Ambos os modelos atribuem uma probabilidade de ocupação para cada célula (quadrícula dentro da paisagem quadriculada). Essa probabilidade representa a chance de cada indivíduo de uma dada espécie ocorrer em cada célula (mais detalhes na seção seguinte), variando desde uma probabilidade de ocupação zero (nesse caso, não ocorrência) até uma máxima probabilidade de ocupação.

No MPD a probabilidade de ocupação foi avaliada em separado para as células dos fragmentos florestais e para as células da matriz. Em ambos os ambientes essa probabilidade foi obtida dos dados empíricos de captura das espécies, e por isso são espécie-específicos. Como todas as espécies foram capturadas dentro dos fragmentos florestais foi atribuído uma probabilidade de ocupação = 1. Já para a matriz ao redor destes fragmentos essa probabilidade variou entre: 0, quando a espécie não foi capturada na matriz; 1, quando a espécie tinha o mesmo número de capturas dentro e fora dos fragmentos (matriz); e > 1, quando a espécie foi capturada mais na matriz do que nos fragmentos (Tabela 11). O cálculo para a probabilidade de ocorrência na matriz (POM), baseado em dados empíricos do sucesso de captura para cada espécie nesta paisagem, foi estimado como:

$$POM = \frac{(CM / AM)}{(CF / AF)} \quad \text{Equação (1)}$$

onde CM é o número de indivíduos de cada espécie capturados na matriz, AM é o número de armadilhas na matriz ao redor de cada fragmento (=4 armadilhas para cada fragmento amostrado), CF é o número de indivíduos de cada espécie capturados em cada fragmento, AF é o número de armadilhas utilizadas dentro de cada fragmento (=16 armadilhas para cada fragmento amostrado). Quatro espécies apresentaram um único registro de captura, todos no interior dos fragmentos (Tabela 7 do capítulo 2). Três espécies (*Gracilinanus microtarsus*, *Phyllomys pattoni*, *Rhipidomys itoan*) são especialistas de habitat florestal e, por isso, mantido o POM = 0. Para a única espécie generalista nesta mesma condição (*Monodelphis americana*) foi assumido o menor valor para a POM dentre as espécies generalistas capturadas (Tabela 12).

Uma descrição contínua da paisagem pode ser obtida por informações detectadas por sensores remotos, como o índice de vegetação melhorado (EVI; uma abreviação do termo em inglês *Enhanced vegetation index*). Este índice é um proxy de produtividade e de qualidade de habitat, e foi escolhido para o MPC pois tem o sinal da vegetação otimizado, mais sensível em regiões com alta densidade de biomassa (regiões com maiores valores de EVI) devido a redução da influência da atmosfera e da dissociação do sinal de fundo do dossel da vegetação (HUETE et al., 2002). Com isso, no MPC, o valor de EVI foi utilizado como equivalente à probabilidade de ocupação de qualquer espécie estudada (especialista ou generalista) em cada célula da paisagem. Portanto, quanto maior o EVI, maior a qualidade do habitat e maior a probabilidade de ocupação na célula assumidas. O EVI reflete melhor a estrutura vegetal e também a produtividade do que métricas frequentemente utilizadas como NDVI (HUETE et al., 2002), possuindo a vantagem em relação à outras métricas por não saturar em áreas de floresta tropicais como a utilizada neste estudo (OLIVEIRA et al., 2019). O EVI é obtido pela fórmula

$$EVI = G * \frac{(NIR - R)}{(NIR + C1 * R - C2 * B + L)} \quad \text{Equação (1)}$$

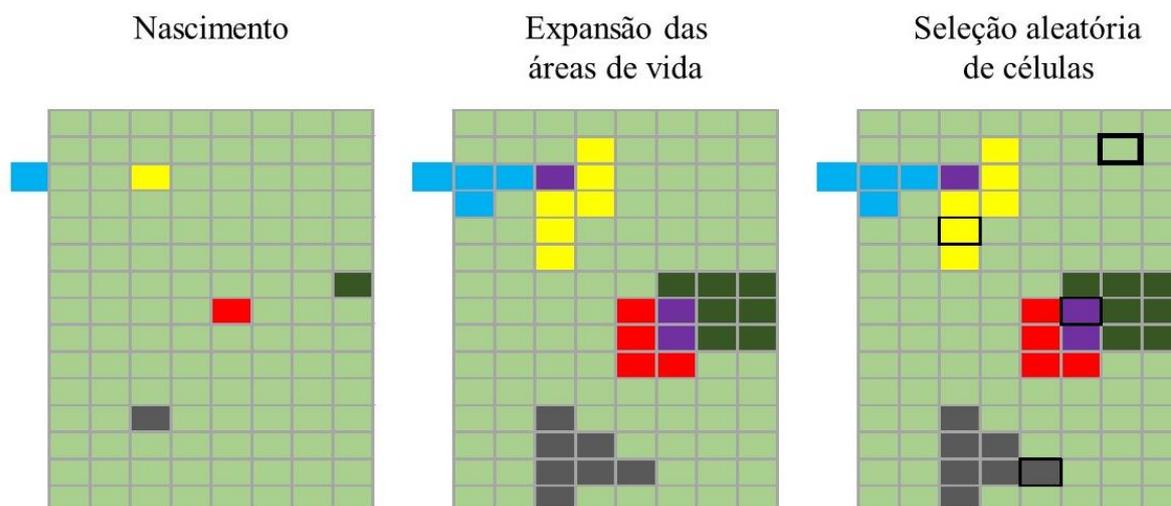
onde G é o fator de ganho, C1 e C2 são correções atmosféricas e L representa um fator de correção do dossel. R denota a banda vermelho, NIR denota a banda vermelho próximo e B a banda azul.

Para obter o EVI foram utilizadas imagens *Landsat 5* com resolução de 30 metros durante o período de amostragem (1999 e 2009). Foram selecionadas imagens com cobertura de nuvens menor que 80%. Isso resultou em 116 imagens da área de estudo. Para superar vieses de EVI derivados das diferenças na iluminação entre diferentes áreas, foi aplicada a correção C, que busca corrigir erros de refletância a partir de informações do ângulo solar e também do relevo (HANTSON; CHUVIECO, 2011; OLIVEIRA et al., 2019). Neste trabalho, foram utilizadas informações do *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM, NASA, 2021) com resolução de 30 metros para incorporar a informação do relevo. Após corrigir todas as imagens, extraiu-se a mediana das bandas de cada pixel considerando as 116 imagens corrigidas. A partir dos valores medianos, calculamos o EVI para cada pixel. As imagens foram obtidas e processadas na plataforma *Google Earth Engine* (GORELICK et al., 2017). Por fim, convertimos valores de EVI para probabilidades dividindo o valor de cada pixel, pelo valor máximo observado na paisagem. Assim a probabilidade de ocupação baseada no EVI variou de uma probabilidade mínima 0 até uma probabilidade máxima 1.

3.2.2 Ajuste dos modelos aos dados empíricos

Para ajustar os modelos aos dados empíricos foi simulada a origem (nascimento) e expansão das áreas de vida de cada indivíduo na paisagem (em grade, Figura 10). Para cada indivíduo, uma célula foi escolhida aleatoriamente para representar o seu nascimento, e foi ocupada de acordo com a probabilidade de ocupação de cada modelo. Após esse “nascimento”, foi simulada a expansão da área de vida de cada indivíduo, ocupando células adjacentes (contíguas), até que o tamanho final da área de vida foi atingido (PREVEDELLO et al., 2016). A cada expansão da área de vida (inserção de nova célula até corresponder o tamanho final da área de vida), o modelo selecionou aleatoriamente uma nova célula dentre as oito adjacentes à anterior e acrescentou a ocupação da área de vida de acordo com a probabilidade de ocupação em cada modelo.

Figura 10 – Diagrama esquemático da simulação de nascimento, expansão da área de vida individual e seleção de células pelo *landscape model*.



Legenda: Exemplo hipotético para a ordem de três etapas metodológicas do *landscape model*, representadas da esquerda para a direita considerando apenas uma mancha de habitat (verde claro) em cada etapa (“Nascimento”, “Expansão das áreas de vida”, “Seleção aleatória das células”), representada numa paisagem quadriculada (em grade). Na imagem a esquerda uma demonstração do “nascimento” de cinco indivíduos de cinco espécies diferentes (um indivíduo cada) representadas em diferentes cores (azul, amarelo, cinza, verde escuro e vermelho). Na imagem central uma simulação da expansão das áreas de vida individuais, de acordo com seu tamanho para cada espécie, que neste esquema são: azul = 5 células, amarelo = 7, cinza = 7, verde escuro = 9, vermelho = 6. A expansão ocorre em células adjacentes e células em roxo indicam a sobreposição da área de vida de dois indivíduos. O posicionamento da célula de nascimento e as de expansão dependem de uma probabilidade de ocupação, maior no interior dos fragmentos e menor na matriz (para mais detalhes ver a descrição na seção 2.1). A imagem à direita ilustra a seleção aleatória de quatro células (com bordas pretas) realizada a cada iteração. Cada célula representa um ponto amostral e é utilizada para contabilizar a abundância e riqueza por célula ao final de cada iteração. As cores, tamanhos de áreas de vida, número de espécies e de indivíduos são apenas para fins didáticos na ilustração.

Fonte: o autor.

Para o MPC todo o processo de seleção de células que correspondem ao nascimento de cada indivíduo e a expansão de sua área de vida na paisagem é semelhante ao MPD. Entretanto, a probabilidade de qualquer célula selecionada ser ocupada, independente da espécie, corresponde ao valor de EVI (convertido em 0 e 1 conforme explicado na seção anterior) obtido para cada célula na paisagem, seja fragmento florestal ou matriz.

Baseado nos pressupostos de cada modelo, foi realizada a distribuição aleatória da área de vida dos indivíduos na paisagem por 30 vezes (iterações) (como em Prevedello et al. 2016). Isso tornou a modelagem computacional mais viável, devido a alta demanda de memória e poder de processamento computacional para um número maior de iterações. Para cada iteração, em cada fragmento, foram selecionadas 64 células aleatoriamente. Foi assumido que essas células correspondem ao esforço amostral em área para as 64 armadilhas dispostas em cada fragmento. A seleção aleatória se deu devido à ausência de coordenadas geográficas para cada ponto de amostragem (armadilha de captura viva). Após cada iteração de um determinado modelo, foi calculado o valor esperado para a abundância de indivíduos e

a riqueza e composição de espécies em cada fragmento florestal. Ao final das iterações foram estimados os valores médios para abundância, riqueza e composição em cada fragmento, para cada grupo de espécies (todas as espécies, especialistas e generalistas).

3.2.3 Análise de dados

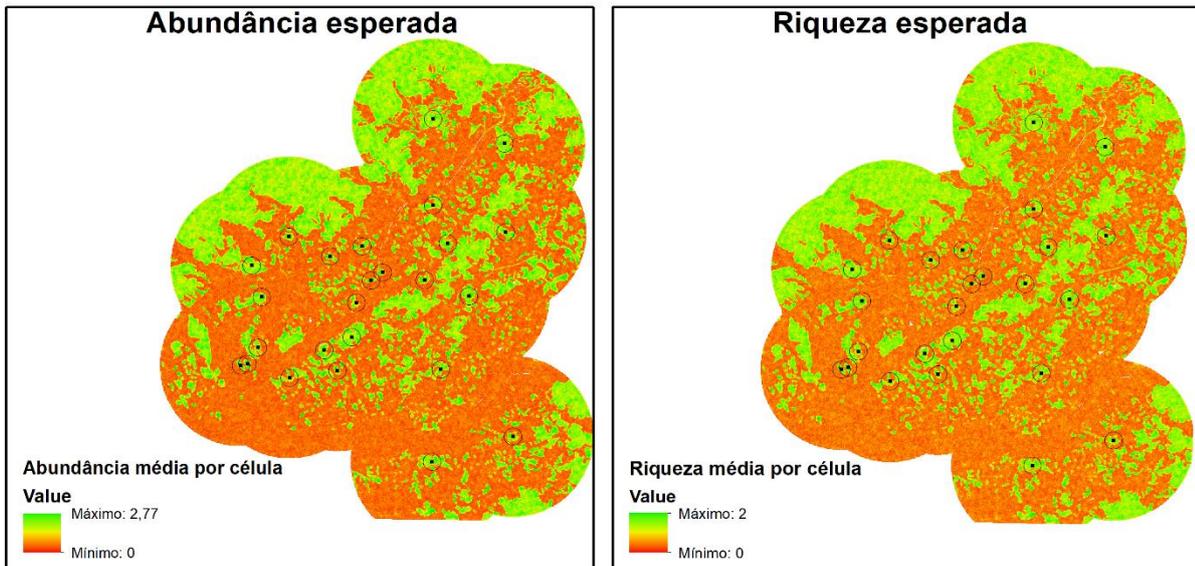
Para analisar a relação causal entre as duas variáveis (abundância, riqueza e composição observadas e esperadas ao acaso) foi utilizada uma regressão linear, considerando os dados observados como variável resposta (dependente) e dados esperados como variável preditora (independente). Esse, é o mesmo método empregado no estudo anterior. Por isso, para mais detalhes sobre a análise de dados ver seção 2.9 no capítulo 2.

3.3 Resultados

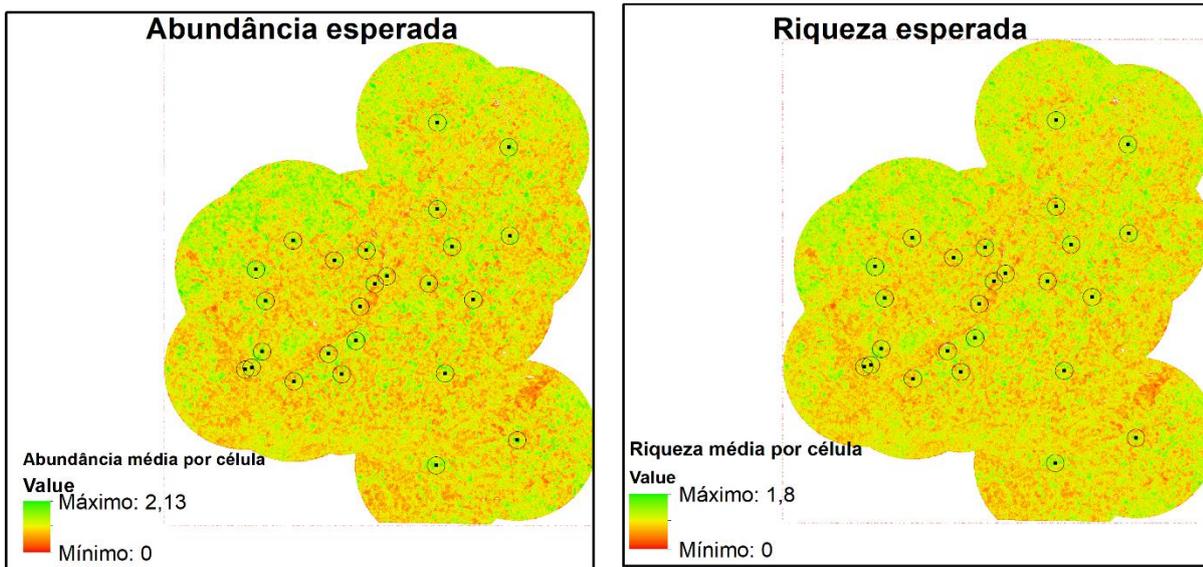
Ambos os *landscape models* permitiram extrapolar a abundância e a riqueza por célula para a paisagem inteira (Figura 11) e, conseqüentemente, por cada fragmento (Tabela 12). O MPD gerou uma distribuição mais restrita aos fragmentos que o MPC, que distribuiu indivíduos também na matriz. O MPC teve maior média por célula para abundância e riqueza que o MPD (Figura 11).

Figura 11 - Resultados gerais de *landscape models* baseados em paisagens discreta e contínua para abundância e riqueza de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil.

MODELO DE PAISAGEM DISCRETA



MODELO DE PAISAGEM CONTÍNUA



Legenda: Abundância e riqueza esperada representada como o valor médio das 30 iterações. Valor mínimos e máximos por célula representados nas cores vermelho e verde, respectivamente. Os círculos pretos (⊙) indicam os locais de amostragem.

Tabela 12 - Dados observados e esperados de abundância de indivíduos e riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009.
(continua)

A) Dados observados									
ID	Nt	St	βt	Nesp	Sesp	βsp	Ngen	Sgen	βgen
F3	27	6	0,50	9	3	0,54	18	3	0,47
F4	39	8	0,61	12	3	0,68	27	5	0,58
F5	19	6	0,49	4	3	0,61	15	3	0,45
F6	20	3	0,70	4	1	0,55	16	2	0,72
F7	42	9	0,60	10	4	0,65	32	5	0,57
F8	38	7	0,80	4	3	0,65	34	4	0,80
F9	48	8	0,55	11	4	0,75	37	4	0,49
F10	32	4	0,60	10	2	0,58	22	2	0,60
F11	46	5	0,61	7	2	0,55	39	3	0,61
F12	38	5	0,55	1	1	0,59	37	4	0,54
F13	31	5	0,45	5	2	0,52	26	3	0,43
F14	24	7	0,62	11	3	0,65	13	4	0,58
F15	20	5	0,62	8	2	0,74	12	3	0,55
F16	41	5	0,49	3	2	0,52	38	3	0,48
F17	10	1	0,64	0	0	-	10	1	0,61
F18	24	4	0,57	1	1	0,59	23	3	0,56
F19	18	3	0,47	0	0	-	18	3	0,41
F20	31	5	0,48	6	2	0,60	25	3	0,45
F21	25	5	0,45	3	2	0,56	22	3	0,43
F22	28	5	0,50	1	1	0,59	27	4	0,48
F23	11	2	0,60	0	0	-	11	2	0,56
F24	9	5	0,64	2	2	0,65	7	3	0,62
F25	69	5	0,63	4	3	0,62	65	2	0,63
F26	20	3	0,50	6	1	0,59	14	2	0,46
F27	38	5	0,52	1	1	0,59	37	4	0,50

Tabela 12 - Dados observados e esperados de abundância de indivíduos e riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009. (continuação)

B) Modelo de paisagem discreta									
ID	Nt	St	βt	Nesp	Sesp	βesp	Ngen	Sgen	βgen
F3	22,90	6,83	0,38	19,23	6,83	0,55	3,67	1,83	0,34
F4	52,53	8,70	0,39	46,53	8,70	0,53	6,00	2,63	0,36
F5	26,10	6,87	0,37	22,70	6,87	0,57	3,40	1,73	0,33
F6	23,03	6,53	0,39	19,83	6,53	0,59	3,20	1,97	0,34
F7	31,07	7,13	0,36	27,27	7,13	0,56	3,80	2,07	0,31
F8	37,83	7,97	0,35	33,10	7,97	0,54	4,73	2,17	0,32
F9	18,90	5,80	0,42	16,77	5,80	0,59	2,13	1,37	0,35
F10	17,47	5,80	0,44	15,37	5,80	0,64	2,10	1,37	0,40
F11	17,17	5,80	0,44	14,93	5,80	0,65	2,23	1,40	0,40
F12	61,30	8,27	0,43	55,57	8,27	0,54	5,73	2,47	0,41
F13	48,73	8,43	0,39	43,63	8,43	0,55	5,10	2,63	0,35
F14	18,57	5,83	0,42	16,57	5,83	0,63	2,00	1,27	0,38
F15	22,37	6,50	0,39	19,47	6,50	0,67	2,90	1,77	0,38
F16	56,20	8,53	0,41	50,93	8,53	0,55	5,27	2,63	0,37
F17	15,77	5,53	0,46	13,60	5,53	0,68	2,17	1,33	0,41
F18	19,53	6,67	0,41	16,97	6,67	0,61	2,57	1,83	0,37
F19	52,93	8,17	0,40	47,83	8,17	0,54	5,10	2,07	0,39
F20	23,67	7,00	0,39	20,17	7,00	0,59	3,50	1,97	0,34
F21	50,80	8,37	0,38	46,30	8,37	0,53	4,50	2,37	0,36
F22	41,57	7,90	0,36	36,40	7,90	0,51	5,17	2,33	0,33
F23	31,27	7,37	0,35	26,47	7,37	0,54	4,80	2,40	0,31
F24	65,17	9,07	0,44	59,00	9,07	0,55	6,17	2,87	0,42
F25	22,40	6,73	0,38	19,23	6,73	0,60	3,17	1,90	0,35
F26	39,20	7,97	0,35	34,37	7,97	0,52	4,83	2,47	0,31
F27	22,53	6,57	0,38	19,77	6,57	0,59	2,77	1,70	0,35

Tabela 12 - Dados observados e esperados de abundância de indivíduos e riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores em fragmentos florestais da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro, entre 1999 e 2009. (conclusão)

C) Modelo de paisagem contínua									
ID	Nt	St	βt	Nesp	Sesp	βesp	Ngen	Sgen	βgen
F3	28,93	6,73	0,34	23,83	3,93	0,59	5,10	2,80	0,29
F4	47,63	8,57	0,34	38,97	4,37	0,51	8,67	4,20	0,30
F5	28,37	6,90	0,35	22,73	3,83	0,58	5,63	3,07	0,30
F6	26,87	6,77	0,35	21,87	3,93	0,57	5,00	2,83	0,31
F7	30,97	7,23	0,32	25,40	4,00	0,57	5,57	3,23	0,27
F8	37,80	7,80	0,33	30,83	4,23	0,55	6,97	3,57	0,29
F9	24,30	6,50	0,38	20,77	4,13	0,58	3,53	2,37	0,31
F10	22,17	6,17	0,39	18,47	3,83	0,62	3,70	2,33	0,35
F11	22,00	6,37	0,39	18,37	3,97	0,62	3,63	2,40	0,34
F12	52,23	8,47	0,36	42,07	4,03	0,55	10,17	4,43	0,32
F13	42,00	7,57	0,33	35,70	4,07	0,58	6,30	3,50	0,29
F14	21,90	6,03	0,39	18,17	3,70	0,65	3,73	2,33	0,34
F15	26,57	7,07	0,35	22,07	3,83	0,61	4,50	3,23	0,35
F16	46,20	8,10	0,33	37,80	4,17	0,55	8,40	3,93	0,31
F17	20,77	5,73	0,40	17,23	3,53	0,62	3,53	2,20	0,36
F18	24,20	6,43	0,37	19,73	3,60	0,59	4,47	2,83	0,32
F19	47,60	7,73	0,35	39,70	4,07	0,51	7,90	3,67	0,29
F20	28,53	7,00	0,34	22,90	3,90	0,59	5,63	3,10	0,29
F21	44,17	7,83	0,33	36,33	4,00	0,52	7,83	3,83	0,29
F22	40,77	8,13	0,32	33,00	4,30	0,53	7,77	3,83	0,28
F23	32,97	7,40	0,32	27,07	3,97	0,55	5,90	3,43	0,27
F24	49,33	8,20	0,36	40,30	3,97	0,53	9,03	4,23	0,32
F25	27,90	6,63	0,34	22,90	3,80	0,57	5,00	2,83	0,31
F26	38,37	7,70	0,33	31,90	4,03	0,56	6,47	3,67	0,28
F27	27,50	6,80	0,36	21,53	3,70	0,59	5,97	3,10	0,50

Legenda: A, dados observados; B, dados esperados através do modelo de paisagem discreta (MPD); C, dados esperados através do modelo de paisagem contínua (MPC). Parâmetros de diversidade: N, abundância de indivíduos; S, riqueza de espécies; β composição de espécies (índice de dissimilaridade de Bray-Curtis); para todas as espécies (t), espécies especialistas de habitat florestal (esp) e generalistas (gen). Fragmentos F17, F19 e F23 não tiveram espécies especialistas capturadas.

Fonte: o autor.

Devido a semelhança nos padrões esperados pelos dois modelos, foi realizado a posteriori uma análise de correlação de Pearson entre os dados esperados por cada modelo (MPD, MPC). Os dois modelos considerando paisagens discretas e contínuas apresentaram alta correlação entre si em todos os parâmetros de diversidade avaliados e grupos de espécies (Tabela 13).

Tabela 13 – Correlação de Pearson entre distintos parâmetros de diversidade estimados pelo modelo de paisagem discreta e modelo de paisagem contínua.

Grupos de espécies	N	S	β
Todas	0,99	0,94	0,85
Especialistas	0,94	0,95	0,82
Generalistas	0,95	0,61	0,81

Legenda: N, abundância de indivíduos; S, riqueza de espécies; β, composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, Estado do Rio de Janeiro. Composição avaliada através do índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. O grupo de todas as espécies (Todas) foi separado entre espécies dependentes de habitat florestal (especialistas) e espécies generalistas de habitat florestal (generalistas).

Fonte: o autor.

Os resultados das regressões lineares obtidos para o MPD foram semelhantes aos obtidos para o MPC, tanto para os parâmetros de abundância de indivíduos como da riqueza e composição de espécies (Tabela 14). Em geral resultaram num relevante poder de explicação (R^2), entre 0,31 a 0,35 para abundância de indivíduos e entre 0,23 a 0,27 para riqueza de espécies. Para o grupo com todas as espécies ambos os modelos apresentaram resultados significativos quando usados para explicar a riqueza. Para as espécies especialistas ambos os modelos apresentaram resultados significativos tanto a abundância de indivíduos quanto para a riqueza de espécies. Conforme esperado a maioria destas relações também retornou com o intercepto não diferente de zero e a inclinação não diferente de um; com exceção para o MPD no grupo de especialistas em que a inclinação foi significativamente diferente de 1. A distribuição das espécies generalistas não foi explicada através de nenhum modelo para nenhum parâmetro de diversidade analisado. Os modelos não foram capazes de explicar a composição de espécies.

Tabela 14 – Resumo dos resultados das regressões entre dados observados e esperados por *landscape models* para abundância, riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos não voadores.

GRUPOS	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>F</i>	<i>P_F</i>	<i>R²</i>	<i>T-value</i> (<i>a</i> = 0)	<i>Pt</i> (<i>H0</i> : <i>a</i> = 0)	<i>T-value</i> (<i>b</i> = 1)	<i>Pt</i> (<i>H0</i> : <i>b</i> = 1)	
A) TODAS AS ESPÉCIES										
MODELOS	MPD (N)	24,82	0,15	0,72	0,41	0,03	-3,74	< 0,01	4,71	< 0,001
	MPC (N)	21,79	0,24	0,74	0,40	0,03	-2,21	0,04	2,70	0,01
	MPD (S)	-1,00	0,84	6,74	0,02	0,23	0,43	0,67	0,50	0,62
	MPC (S)	-3,03	1,12	6,78	0,02	0,23	0,97	0,34	-0,28	0,78
	MPD (β)	0,63	-0,16	0,09	0,77	0,00	-2,83	0,01	2,07	0,05
	MPC (β)	0,65	-0,22	0,09	0,76	0,00	-2,57	0,02	1,70	0,10
B) ESPECIALISTAS										
MODELOS	MPD (N)	0,20	0,16	12,32	< 0,01	0,35	-0,14	0,89	18,58	< 0,001
	MPC (N)	-1,95	1,14	10,50	< 0,01	0,31	0,88	0,39	-0,41	0,69
	MPD (S)	-2,19	0,57	8,63	0,01	0,27	1,55	0,14	2,22	0,04
	MPC (S)	-0,86	0,86	6,94	0,01	0,23	0,80	0,43	0,44	0,67
	MPD (β)	0,41	0,33	1,14	0,30	0,05	-0,42	0,03	0,67	0,04
	MPC (β)	0,57	0,06	0,02	0,88	0,00	-0,57	0,02	0,94	0,03
C) GENERALISTAS										
MODELOS	MPD (N)	23,68	0,34	0,03	0,86	0,00	-2,88	0,01	0,33	0,75
	MPC (N)	23,65	0,05	0,02	0,88	0,00	-2,50	0,02	2,89	0,01
	MPD (S)	1,91	0,60	2,08	0,16	0,08	-2,22	0,04	0,97	0,34
	MPC (S)	-0,47	0,91	0,86	0,36	0,03	0,12	0,91	0,10	0,93
	MPD (β)	0,47	0,21	0,13	0,72	0,00	-0,47	0,03	0,79	0,19
	MPC (β)	0,19	1,16	2,50	0,12	0,10	-0,19	0,41	-0,16	0,83

Legenda: Resumo dos resultados obtidos com a regressão linear entre dados observados (variável dependente) e esperados pelos *landscape models* (variável independente). (A) Todas as espécies combinadas, (B) espécies especialistas de habitat florestal e (C) espécies generalistas de habitat. Dois *landscape models* são considerados: modelo de paisagem discreta (MPD) e modelo de paisagem contínua (MPC) para abundância de indivíduos (N), riqueza (S) e composição (β) de espécies. Composição estimada através de índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Modelos com resultados significativos ($P_F < 0,05$) estão em negrito. Para o intercepto (*a*) e inclinação (*b*) um teste T avaliou se as seguintes hipóteses nulas: $a = 0$ e $b = 1$, são verdadeiras ($P > 0,05$), se sim os valores foram realçados de cinza.

Fonte: o autor

Com observação dos gráficos (Figura 12) pode ser observado alguns padrões de inconsistência nas regressões (i.e. alterações na inclinação da reta, onde $b \neq 1$) levando à subestimação ou à superestimação das comunidades geradas ao acaso. Para todas as espécies os modelos foram consistentes ($b = 1$, Tabela 14A) e superestimaram constantemente a riqueza de espécies tanto no MPD quanto no MPC (Figura 11), embora seu intercepto não tenha um viés significativo ($a = 0$, Tabela 14A).

Figura 12 – Regressões lineares entre a riqueza observada e esperada de espécies de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil. (continua)

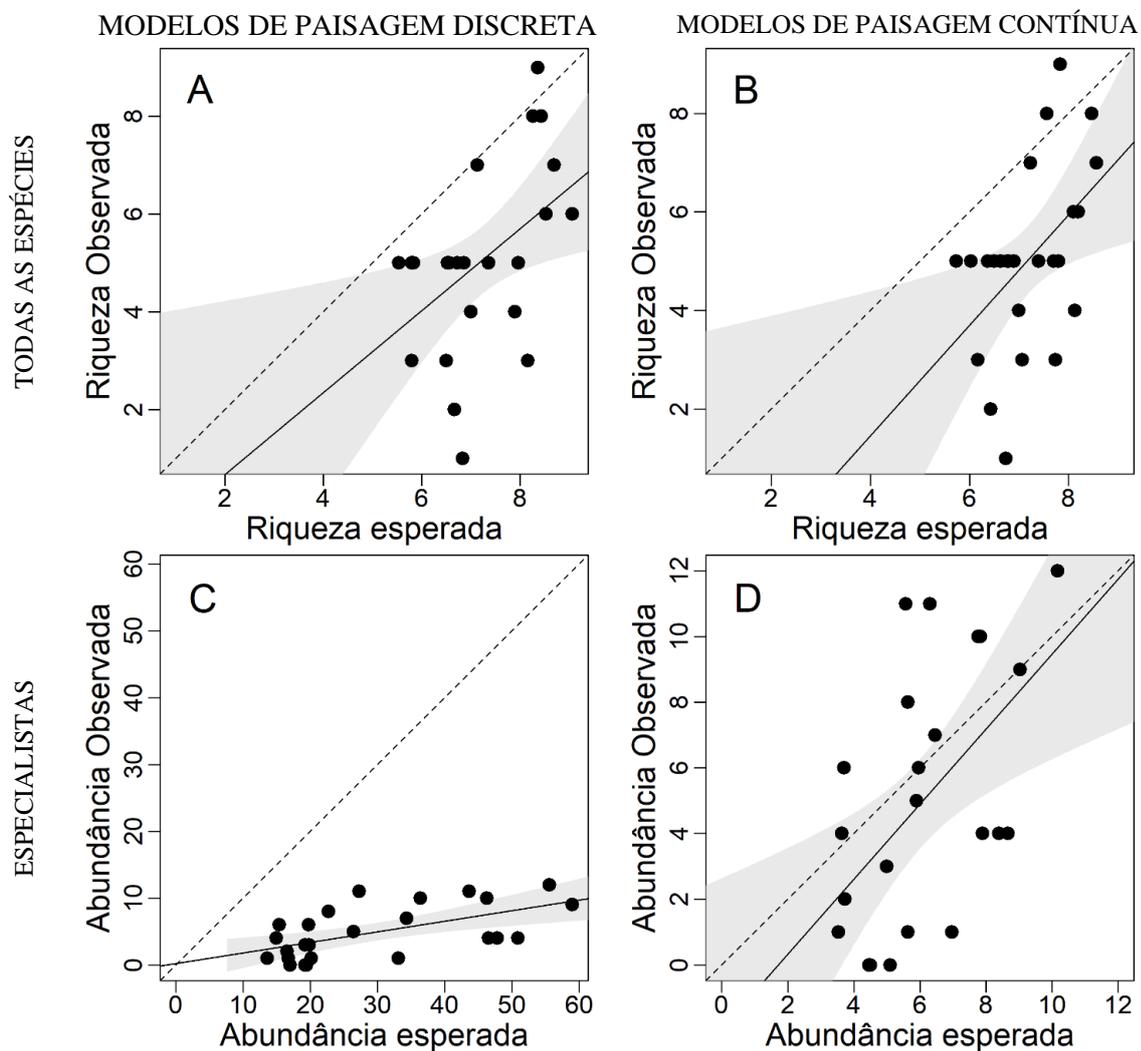
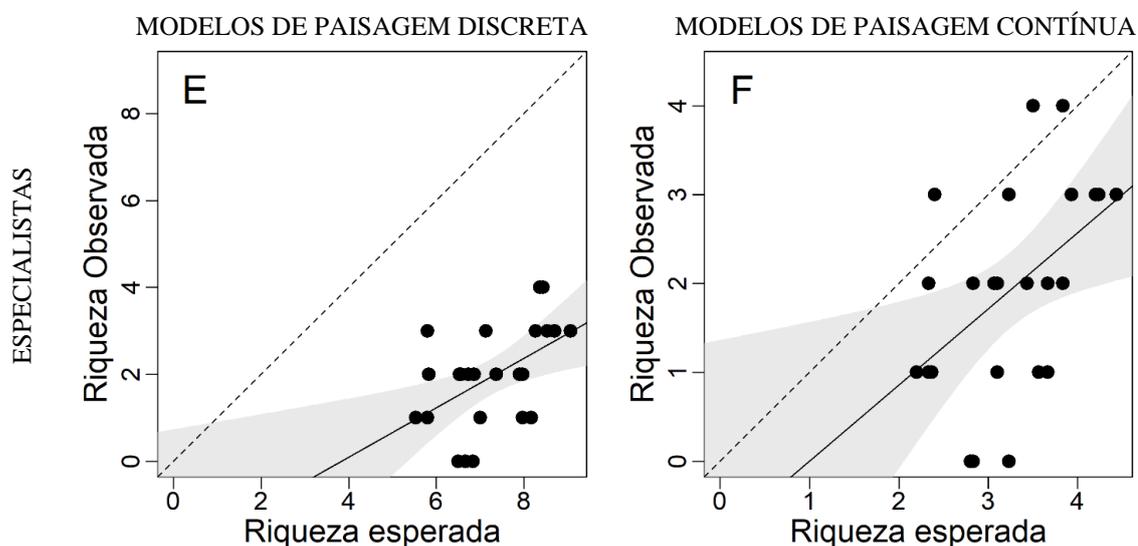


Figura 12 – Regressões lineares entre a riqueza observada e esperada de espécies de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, Rio de Janeiro, Brasil. (conclusão)



Legenda: Figuras A, C e E com dados observados e esperados por modelos de paisagem discreta; figuras B, D e F com dados observados e esperados por modelo de paisagem contínua. Análise realizada com o grupo de todas as espécies (Todas as espécies) e com o grupo de espécies especialistas para habitat florestal (Especialistas). Apenas os modelos com resultado significativo (Tabela 14) foram exibidos graficamente.

Fonte: o autor.

No grupo de especialistas o MPD apresentou inconsistência (inclinação diferente de um), com isso superestimou a abundância de indivíduos e a riqueza de espécies em maiores fragmentos (respectivamente, Figuras 12C e 12E). Oposto do observado para o modelo de paisagem contínua que resultou em comunidades esperadas mais consistentes e sem viés tanto para abundância de indivíduos (Figura 12D) quanto para riqueza de espécies (Figura 12F).

3.4 Discussão

Os MPD e MPC apresentaram resultados muito similares (R^2 e P), porém mais robustos (menorviés em a e b) para o segundo modelo. Isso indica a importância de se analisar o padrão de distribuição das espécies também utilizando uma métrica que considere uma paisagem contínua. Além disso, a correlação entre os valores gerados por os dois modelos para cada padrão esperado de abundância, riqueza e composição mostra que os dados esperados baseados num índice contínuo de vegetação (nulo para a identidade das espécies) tem tanta capacidade de explicação quanto um modelo espécie-específico que usa dados empíricos de captura. Apesar da correlação entre os modelos, a distribuição dos indivíduos para toda a paisagem (Figura 11) revela características importantes de cada modelo. Enquanto o MPD concentrou a maior parte da distribuição de indivíduos dentro dos fragmentos florestais (com médias maiores abundâncias e riqueza por célula) o MPC distribuiu indivíduos tanto para fragmentos e quanto para matriz (com menores médias de abundâncias e riqueza por célula). Isso ocorre porque o MPD é um modelo discreto, que só considera o posicionamento de indivíduos na matriz caso sejam generalistas de habitat, sendo, portanto, um modelo que conserva a característica espécie-específica para o uso do habitat. Por outro lado, o MPC considera que todas as espécies têm o mesmo uso de habitat (mesma probabilidade de ocupação de células), o que leva a distribuir tanto generalistas quanto especialistas para a matriz de acordo com a qualidade do ambiente (medida neste estudo a partir do EVI).

Baseado no posicionamento aleatório das áreas de vida individuais, os resultados indicam que a variação nos dados de abundância (23% – especialistas) e de riqueza (25% - valor médio entre os grupos) pode ser explicado exclusivamente pelo aumento na qualidade do ambiente, mas não para composição de espécies. Apesar de baixo, esse valor de explicação é razoável considerando que também existem outros processos ecológicos atuando. Como já mencionado no capítulo anterior, existem efeitos determinísticos atuando sobre a diversidade dessas comunidades. A riqueza de espécies foi explicada por processos ecológicos associados ao isolamento entre os fragmentos, tipo de uso do solo na matriz (VIEIRA et al., 2009), qualidade estrutural dos habitats (DELICIELLOS et al., 2016) e quantidade de habitat (VIEIRA et al., 2018). Considerando esse histórico de pesquisa nestas comunidades, os resultados desse estudo permitem compreender a importância relativa aos efeitos estocásticos sobre os mesmos padrões observados.

A distribuição das abundâncias entre as espécies nas comunidades foi explicada por ambos os modelos, porém apenas para o grupo de espécies especialistas. O poder de explicação dos modelos para abundância variou entre 35% e 31% e, apesar de ser maior para o MPD, o MPC foi o único sem viés estatístico (inclinação não diferente de 1 e intercepto não diferente de 0). Isso porque apenas o MPD superestimou as abundâncias (Figuras 12C, 12D). Isso indica que o acúmulo de indivíduos de pequenos mamíferos especialistas segue uma relação positiva com a qualidade do habitat parcialmente de acordo com o esperado pelo modelo nulo utilizado. A relação positiva de riqueza e produtividade pode ser atribuída ao acaso devido ao tamanho do pool regional de espécies em áreas mais produtivas (CHASE 2003; STEGEN et al., 2013), entretanto é mostrado aqui essa relação também ocorrer ao nível de indivíduos. Por outro lado, nenhum modelo foi capaz de explicar a distribuição de abundâncias de generalistas. Essas espécies apresentam uma distribuição desigual das abundâncias, com grande dominância de poucas espécies (*Didelphis aurita*, *Philander frenatus* e *Akodon cursor*). Essas espécies são generalistas no uso de habitats e de recursos, e podem manter essas grandes populações devido a uma alta capacidade de atravessar a matriz e se dispersar entre os fragmentos para obtenção de alimento ou abrigo, longe de predadores e ou competidores mais eficientes (SOULÉ et al., 1988). Possivelmente, essa distribuição desproporcional de indivíduos também afeta o poder de explicação do modelo para as abundâncias das espécies quando avaliadas em conjunto (todas as espécies).

O MPD e o MPC explicaram parcialmente a riqueza de todas as espécies e das especialistas, mas não das generalistas. O poder de explicação (R^2) para a riqueza (todas as espécies e especialistas) variou entre 23% e 27% entre os modelos e, embora o MPD tenha maior poder de explicação para riqueza de especialistas, o MPC novamente resultou num poder de explicação similar ao MPD mas sem viés estatístico (Tabela 14). Isso porque apenas os MPD superestimaram a riqueza de espécies, um efeito mais pronunciado para as especialistas (Figura 12E) que para todas as espécies (Figura 12A). Isso indica que esses modelos podem estar falhando em capturar efeitos que estejam reduzindo o número de espécies, por exemplo a extinção devido a co-ocorrência com espécies competidoras superiores e mais abundantes, como as generalistas (PÜTTKER et al., 2014; 2019). Em geral, os modelos demonstram que existe alguma estocasticidade no processo de distribuição dessas espécies especialistas entre os fragmentos, embora uma maior importância (equivalente a parte da variação não explicada pelos *landscape models*) decorra via processos ecológicos como, por exemplo, dispersão, seleção de habitat ou particionamento de nicho (DELICIELLOS et al., 2016; PÜTTKER et al., 2019; VIEIRA et al., 2018). Os modelos foram

incapazes de explicar a riqueza de espécies generalistas. Assim como discutido no capítulo 2 desta tese, as generalistas têm maior capacidade de dispersão entre os fragmentos da matriz (DELICIELLOS et al., 2018), podendo homogeneizar a distribuição de suas espécies ao longo do tempo já que ocorrem nos fragmentos e na matriz. Isso dificulta o poder de explicação destes modelos já que atribui distintas probabilidades de ocupação entre fragmentos e matriz.

A composição não foi explicada por nenhum dos dois modelos em nenhum dos grupos de espécies (todas as espécies, especialistas, generalistas). No capítulo 2 desta tese, a composição das comunidades de especialistas foi parcialmente explicada ao acaso considerando a quantidade de habitat ou um modelo com área e isolamento. Entretanto, os modelos de posicionamento aleatório (MPA; Capítulo 2) não simulam a ocupação da matriz como os *landscape models* (MPD e MPC) e só explicaram os padrões para espécies que não usam a matriz (especialistas). O uso de modelos nulos para explicar a composição das comunidades vem sendo discutido e investigado através de diferentes métodos (ALMEIDA-GOMES, submetido; CHASE 2003; GOORIAH et al., 2021; STEGEN et al., 2013), mas, apesar de detectarem alguma estocasticidade na composição eles também desconsideram a ocupação da matriz e a área de vida individual. Os *landscape models* (MPD, MPC) avançam no estudo de efeitos ao acaso sobre a composição de comunidades pois permitem simular de forma mais realística a distribuição dos indivíduos na paisagem, porém sem um poder de explicação significativo neste estudo. Isso pode indicar que efeitos puramente determinísticos estejam estruturando essas comunidades levando a comunidades com dissimilaridades muito menores que o esperado ao acaso; ou que a variação no tamanho da área de vida não tenha uma relação significativa com a identidade destas espécies. De fato, nesta paisagem já foi detectado que o tamanho e o isolamento dos fragmentos são fortes estruturadores determinísticos dessas comunidades, com efeitos adicionais relacionados ao tipo de uso da matriz (VIEIRA et al., 2009). Uma estruturação randômica para essas comunidades só foi detectada numa escala temporal, sazonalmente (DELICIELLOS et al., 2018), não considerada neste estudo.

3.5 Conclusão do terceiro estudo

Em geral, o MPD e o MPC foram capazes de explicar os padrões de abundância total de indivíduos e riqueza de espécies, mas não de composição para essas comunidades. Ambos os modelos geraram resultados muito semelhantes (ao nível de R^2), levando a um similar poder de explicação para os padrões de abundância de indivíduos (MPD $R^2 = 0,35$; MPC $R^2 = 0,31$) e riqueza de espécies (MPD $R^2 = 0,25$; MPC $R^2 = 0,23$). Isso mostra que uma medida de vegetação baseada em qualidade ambiental, obtida de sensores remotos, tem o mesmo poder de explicação que um modelo mais complexo baseado em dados empíricos de captura, e que ambos os *landscape models* são melhores que o tradicional modelo baseado em área (Capítulo 2).

Os efeitos estocásticos sobre os padrões foram mais pronunciados nas espécies especialistas. A abundância foi o padrão que recebeu o maior poder de explicação com o efeito ao acaso detectado apenas para especialistas, e sem viés apenas no MPC. Para a distribuição da riqueza de espécies, o efeito estocástico encontrado para todas as espécies, atuou principalmente nas especialistas. Para a composição, o padrão de dissimilaridade observado não teve relação com o padrão esperado ao acaso de nenhum dos modelos. A superestimação dos padrões simulados de abundância e riqueza era esperada já que os modelos não contabilizam efeitos determinísticos que podem reduzir esses padrões. Por exemplo, enquanto que a abundância de indivíduos pode ser afetada por agregações intraespecíficas (acarretando em poucas espécies abundantes e muitas raras, reduzindo a diversidade de espécies) e relações com o espaço (seleção de habitat), a riqueza de espécies pode ser afetada por diversos processos que envolvem interações interespecíficas (competição, predação), dispersão e extinção. Entretanto, os dois modelos foram capazes de estimar a importância relativa aos efeitos ao acaso sobre a distribuição de indivíduos e espécies nessas comunidades.

A importância relativa aos efeitos estocásticos, presentes nos padrões de abundância e distribuição de espécies na paisagem, pode ser estimada através do posicionamento aleatório das áreas de vida individuais, com uma similar relevância independente da abordagem discreta ou contínua para paisagens. Sempre que possível, ambas as abordagens devem ser usadas pois trazem distintas vantagens ou insights para a simulação da distribuição dos indivíduos na paisagem. O MPC pode ser uma abordagem mais viável quando dados de uso da matriz forem difíceis de obter ou ausentes, já que o EVI é um índice amplamente

disponibilizado e de fácil acesso. Por outro lado, o MPD pode ser importante em paisagens com diferentes graus de uso do solo ao redor das manchas de habitat, já que esse modelo incorpora informações espécie-específicas relacionadas ao uso da matriz.

CONCLUSÃO GERAL

Baseado em nossa análise do 1º capítulo, o modelo nulo tradicional baseado em área foi pouco considerado e testado entre os estudos sobre relação espécies-área publicados a partir de 1982. Entretanto, quando aplicado, apresentou um razoável poder de explicação para a riqueza observada de espécies em cerca de metade dos estudos de caso analisados. Por outro lado, isso também significa que metade destes estudos desconsideraram avaliar, via modelos nulos, se o padrão observado para relação espécie-área decorria de um simples evento ao acaso. Ao realizar uma avaliação global foi identificado que o táxon e o gradiente latitudinal são as variáveis que mais afetam a plausibilidade da hipótese de posicionamento aleatório. Isso mostra que essa hipótese tem maior chance de confirmar-se entre estudos com plantas e em altas latitudes, o que pode estar relacionado: (i) a estocasticidade presente nos eventos de dispersão passiva das plantas, oposto ao que ocorre com animais que selecionam ativamente habitats que atendam aos seus requerimentos; e (ii) aos gradientes de produtividade que diminuem em direção aos polos, que causam efeitos de redução de níveis tróficos e de diversidade nessas regiões, reduzindo a força dos processos ecológicos.

As adaptações aplicadas ao modelo de posicionamento aleatório no capítulo 2, usando parâmetros espaciais das manchas de habitat na paisagem, geraram modelos mais plausíveis que o tradicional modelo de Coleman baseado em área. O modelo baseado em indivíduos explicou parcialmente os padrões de riqueza e composição na maioria dos grupos de espécies avaliados. Além disso, os modelos baseados em quantidade de habitat e baseados em área e isolamento apresentaram maior poder de explicação e nenhum viés estatístico para riqueza e composição de espécies. Esses modelos detectam quais parâmetros espaciais da paisagem mais afetam os processos de estruturação das comunidades através de simples processos ao acaso. Além disso, fornecem insights sobre quais efeitos ecológicos investigar baseados nas análises e resultados obtidos a priori pelos modelos nulos baseados no efeito da paisagem por si.

O capítulo 3 mostrou que os *landscape models*, usando abordagens diferentes para a representação das paisagens (discreta e contínua), também representam um importante avanço no uso de modelos nulos em Ecologia de Paisagens. Os modelos baseados em paisagens discretas (MPD) e contínuas (MPC) apresentaram resultados altamente correlacionados sobre a importância de efeitos ao acaso sobre padrões de abundância de indivíduos e riqueza de

espécies. Os dois modelos permitem extrapolar a distribuição de indivíduos para toda a paisagem, o que não é possível no tradicional modelo de posicionamento aleatório de Coleman. Apesar das semelhanças observadas entre os modelos, a abordagem com MPC apresentou maiores valores para R^2 , sem nenhum viés estatístico para o intercepto e a inclinação da reta de regressão. Na ausência de dados de captura de espécies o MPC é a melhor opção devido a fácil obtenção do EVI. Entretanto, em paisagens com distintos graus de uso da matriz, o MPD deve ser considerado pois incorpora uma probabilidade de ocupação da matriz espécie-específica.

Em conjunto, os estudos desenvolvidos nesta tese fazem uma recapitulação sobre os modelos nulos desenvolvidos para explicar a distribuição das abundâncias e espécies em paisagens, além de oferecer novos e robustos modelos e apontar limitações dos mesmos. A maioria dos modelos teve sucesso em explicar, parcialmente, os padrões de diversidade observados. Em geral o poder de explicação é relativamente baixo, o que era esperado diante de inúmeros fatores ecológicos que também estão atuando sobre as comunidades e não detectados por esses modelos. Dentre todos, o modelo baseado em indivíduos (Capítulo 2) tem maior poder de explicação (R^2) para riqueza, é mais preciso para a comunidade observada provavelmente porque este modelo é baseado no N observado, o que por outro lado tira seu poder de extrapolação para toda a paisagem onde não há dados de captura. Para as espécies especialistas os modelos baseados em quantidade de habitat (capítulo 2) e em paisagens discretas e contínuas (capítulo 3) tem o mesmo poder de explicação. Entretanto, apenas os MPD e MPC permitem entender a importância relativa os efeitos ao acaso sobre o padrão de diversidade de espécies para uma paisagem inteira, e não apenas para as manchas amostradas.

REFERÊNCIAS

- ADUSE-POKU, K. et al. Relative contribution of neutral and deterministic processes in shaping fruit-feeding butterfly assemblages in Afrotropical forests. *Ecology and Evolution*, v. 8, p. 296-308, 2018. DOI:10.1002/ece3.3618
- 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. 00, p. 1-12, 2022. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13660>
- ANDRÉN, H. Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. *Oikos*, n. 80, p. 193–196, 1997.
- ARHENIUS, O. Species and area. *Journal of Ecology*, n. 1, p. 95-99, 1921. DOI:10.2307/2255763
- BALDI, A.; KISBENEDEK, T. Orthopterans in small steppe patches: an investigation for the best-fit model of the species-area curve and evidences for their non-random distribution in the patches. *Acta oecologica*, v. 2, p. 125-132, 1999. DOI: 10.1016/S1146-609X(99)80025-3
- BANKS-LEITE, C.; EWERS, R. M.; METZGER, J. P. Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos*, n. 119, p. 918–926, 2010.
- BANKS-LEITE, C.; EWERS, R. M.; METZGER, J. P. Unraveling the drivers of community dissimilarity and species extinction in fragmented landscapes. *Ecology*, v. 93, n. 12, p. 2560-2569, 2012.
- BANKS-LEITE, C. et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science*, v. 345, n. 6200, p. 1041-1045, 2014.
- BETTS, M. G. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature*, v. 547, p. 441–444, 2017. DOI: 10.1038/nature23285
- BIDWELL, M. T.; GREEN, A. J.; CLARK, R. G. Random placement models predict species – area relationships in duck communities despite species aggregation. *Oikos*, n. 123, p. 1499-1508, 2014. DOI:10.1111/oik.00821
- BLAKELY, T. J.; DIDHAM, R. K. Disentangling the mechanistic drivers of ecosystem-size effects on species diversity. *Journal of Animal Ecology*, v. 79, p. 1204–1214, 2010. DOI:10.1111/j.1365-2656.2010.01729.x
- BOLGER, D. T.; ALBERTS, A. C.; SOULLE, M. E. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets. *The American Naturalist*, v. 2, p. 155-166, 1991. DOI:10.1086/285151

BONVICINO, C. R.; OLIVEIRA, J. A.; D'ANDREA, P. S. *Guia dos roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos*. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS, 120p. 2008.

BÖRGER, L.; DALZIEL, B. D.; FRYXELL, J. M. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, v. 11, p. 637–650, 2008.

BREHENY, P.; BURCHETT, W. Visualization of regression models using visreg. *The R Journal*, v. 9, p. 56-71, 2017. DOI:10.32614/RJ-2017-046

BREWER, A.; WILLSIANSON, M. A new relationship for rarefaction. *Biodiversity and Conservation*, v. 3, p. 373-379, 1994. DOI:10.1007/BF00056509

BROOKS, T. M.; PIMM, S. L.; COLLAR, N. J. Deforestation predicts the number of threatened birds in insular south Asia. *Conservation Biology*, v. 2, p. 382-394, 1997. DOI:10.1046/j.1523-1739.1997.95493.x

BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. *Biogeography*. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates, 1998.

BUCHMANN, C. et al. An allometric model of home range formation explains the structuring of animal communities exploiting heterogeneous resources. *Oikos*, v. 120, p.106–118, 2011.

BURT, W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, v. 24, p. 346–352, 1943.

CAIN, S. A. The species-area curve. *American Midland Naturalist*, v. 19, p. 573-581. 1938. DOI:10.2307/2420468

CALMÉ, S.; DESROCHERS, A. Nested bird and micro-habitat assemblages in a peatland archipelago. *Oecologia*, v. 118, p. 361-370, 1999. DOI:10.1007/s004420050737

CHASE, J. M. Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, v. 136, p. 489-498, 2003. DOI: 10.1007/s00442-003-1311-7

CHASE, J. M. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, v. 328, p. 1388-1391, 2010. DOI: 10.1126/science.1187820

CHASE, J. M. et al. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere*, v. 2, n. 2, n. 1-11, 2011. DOI: 10.1890/ES10-00117.1

CHASE, J. M.; GOORIAH, L.; MAY, F. A framework for disentangling ecological mechanisms underlying the island species–area relationship. *Frontiers of Biogeography*, v. 11, n. 1, p. 1-17, 2019. DOI:10.21425/F5FBG40844

COLEMAN, B. D. On random placement and species-area relations. *Mathematical Biosciences*, n. 54, p. 191-215, 1981. DOI:10.1016/0025-5564(81)90086-9

- COLEMAN, B. D. et al. Randomness, area, and species richness. *Ecology*, n. 4, p. 1121-1133, 1982. DOI:10.2307/1937249
- COLWELL, R. K.; LEES, D. C. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, n. 15, p. 70–76, 2000.
- CONDIT, R. et al. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, v. 295, p. 666–669, 2002. DOI:10.1126/science.1066854
- CONNEL, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, v. 199, p. 1302-1310, 1978.
- CONNOR, E. F.; MCCOY, E. D. The statistics and biology of the species–area relationship. *American Naturalist*, n. 113, p. 791–833, 1979. DOI:10.1086/283438
- COSTA, B. M. A.; GEISE, L.; PEREIRA, L. G.; COSTA, L. P. Phylogeography of *Rhipidomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) and description of two new species from southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, v. 92, n. 5, p. 000–000, 2011.
- COWELL, R. K. et al. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, v. 5, n. 1, p. 3-21, 2012. DOI:10.1093/jpe/rtr044
- CRAMER, M. J.; WILLIG, M. R. Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos*, v. 108, p. 209-218, 2005.
- CRAWLEY, M. J. *The R book*. Chichester, West Sussex, England: Wiley, 2013.
- D'ANDREA, P. S. et al. Ecology of small mammals in a Brazilian rural area. *Revista brasileira de Zoologia*, v. 16, n. 3, p. 611-620, 1999.
- DARWIN, C. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray, 1859.
- DEBINSKI, D. M.; HOLT, R. D. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* n. 14, p. 342–355, 2000.
- DE CANDOLLE, A. *Geographie botanique raisonnee; ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. Paris, France: Librairie De Victor Masson, 1855.
- DELICIELLOS, A. C. *Efeitos da fragmentação de habitat sobre a comunidade de pequenos mamíferos não voadores da Bacia do Rio Macacu, RJ, Brasil: de indivíduos a comunidades*. 2011. 260 f. Tese (doutorado em Ciências Biológicas) – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 2011.
- DELICIELLOS, A. C. et al. Habitat quality versus spatial variables as determinants of small mammal assemblages in Atlantic Forest fragments. *Journal of Mammalogy*, v. 97, n. 1, p. 253-265, 2016. DOI:10.1093/jmammal/gyv175

- DELICIELLOS, A. C. et al. Seasonality in metacommunity structure: an empirical test in the Atlantic Forest. *Landscape Ecology*, v. 33, p. 1769-1783, 2018. DOI: 10.1007/s10980-018-0701-5
- DIAMOND, J. M. The Island Dilemma: Lessons of Modern Biogeographic Studies for the Design of Natural Reserves. *Biological Conservation*, v. 7, n. 2, p. 129–146, 1975.
- DIDHAM, R. K.; KAPOS, V.; EWERS, R. M. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, v. 121, p. 161-170, 2011. DOI:10.1111/j.1600-0706.2011.20273.x
- DOUGLAS, M.; LAKE, P. S. Species richness of stream stones: an investigation of the mechanisms generating the species-area relationship. *Oikos*, v. 3, p. 387-396, 1994. DOI:10.2307/3545851
- ELLWOOD, M. D. F., MANICA, A.; FOSTER, W. A. Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. *Ecology Letters*, v. 12, p. 277–284, 2009. DOI:10.1111/j.1461-0248.2009.01284.x
- ELMBERG, J. et al. Relationships between species number, lake size and resource diversity in assemblages of breeding waterfowl. *Journal of Biogeography*, v. 1, p. 75-84, 1994. DOI:10.2307/2845605
- EMMONS, L. H.; LEITE, Y. R.; KOCK, D.; COSTA, L. A Review of the Named Forms of *Phyllomys* (Rodentia: Echimyidae) with the Description of a New Species from Coastal Brazil. *American Museum Novitates*, n. 3380, Pp. 1-40, 2002. [http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082\(2002\)380<0001:AROTNF>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082(2002)380<0001:AROTNF>2.0.CO;2)
- ENOKSSON, B.; ANGELSTAM, P.; LARSSON, K. Deciduous Forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. *Landscape Ecology*, v. 10, p. 267-275, 1995.
- EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, v. 81, p. 117–142, 2006. DOI:10.1017/S1464793105006949
- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, n. 34, p. 487–515, 2003.
- FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, n. 40, p. 1649–1663, 2013.
- FAHRIG, L. et al. Resolving the SLOSS dilemma for biodiversity conservation: a research agenda. *Authorea*, December 17, 2020. Submetido. DOI: 10.22541/au.160821552.23263247/v1
- GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. *Null models in ecology*. Washinton DC, USA: Smithsonian Institution Press, 1996.

FATTORINI, S. Non-randomness in the species-area relationship: testing the underlying mechanisms. *Oikos*, v. 116, p. 678-689, 2007. DOI:10.1111/j.0030-1299.2007.15643.x

FEELEY, K. J.; TERBORGH, J. W. Habitat fragmentation and effects of herbivory (howler-monkey) abundances on birds species richness. *Ecology*, v. 87, p. 144-150, 2006. DOI:10.1890/05-0652

FIALHO, M. Y. G.; CERBOCINIA, R. A. S.; PASSAMANI, M. Linear forest patches and the conservation of small mammals in human-altered landscapes. *Mammalian Biology*, v. 96, p: 87–92, 2019.

FINOTTI, R. et al. Variação na estrutura diamétrica, composição florística e características sucessionais de fragmentos florestais da bacia do rio Guapiaçu (Guapimirim/Cachoeiras de Macacu, RJ, Brasil). *Acta Botanica Brasilica*, v. 26, n. 2, 201. DOI: 10.1590/S0102-33062012000200022

FONSECA, G. A. B.; ROBINSON, J. G. Forest size and structure: competitive and predatory effects on small mammal communities. *Biological Conservation*, v. 53, p. 265-294, 1990.

FORERO-MEDINA, G.; VIEIRA, M. V. Perception of a fragmented landscape by Neotropical marsupials: effects of body mass and environmental variables. *Journal of Tropical Ecology*, v. 25, p. 53-62, 2009.

FREITAS, S. R. *Modelagem de dados espectrais na análise de padrões de fragmentação florestal na bacia do Rio Guapiaçu (RJ)*. 2004. 393 f. Tese (Doutorado em Geografia) – Instituto de Goeciências, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 2004.

GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. *Pattern and process in macroecology*. Oxford, England: Blackwell Publishing, 2000.

GENTILE, R.; CARDOSO, T.; COSTA-NETO, S. F.; TEIXEIRA, B.; D'ANDREA, P. S. Community structure and population dynamics of small mammals in an urban-sylvatic interface area in Rio de Janeiro, Brazil. *ZOOLOGIA*, v. 35, p. e13465, 2018. DOI: 10.3897/zoologia.35.e13465

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

GOORIAH, L. et al. Synthesis reveals that island species–area relationships emerge from processes beyond passive sampling. *Global Ecology and Biogeography*, v. 0, p. 1-13, 2021. DOI:10.1111/geb.13361

GONZÁLEZ-OREJA, J. A. et al. Can human disturbance promote nestedness? Songbirds and noise in urban parks as a case study. *Landscape and Urban Planning*, v. 104, p. 9-18, 2012. DOI:10.1016/j.landurbplan.2011.09.001

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

- GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, v. 4, p. 379-391, 2001. DOI:10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x
- GOTELLI, N. J.; MCGILL, B. J. Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, v. 29, p. 793 – 800, 2006.
- GORELICK, N. E et al. Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote Sensing of Environment*, v. 202, p. 18-27, 2017.
- GUADAGNIN, D. L.; MALTCHIK, L.; FONSECA, C. R. Species–area relationship of Neotropical waterbird assemblages in remnant wetlands: looking at the mechanisms. *Diversity and Distributions*, v. 15, p. 319–327, 2009. DOI:10.1111/j.1472-4642.2008.00533.x
- HAILA, Y. Land birds on northern islands: a sampling metaphor for insular colonization. *Oikos*, v. 3, p. 334-351, 1983. DOI:10.2307/3544092
- HANTSON, S.; CHUVIECO, E. Evaluation of different topographic correction methods for landsat imagery. *International journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, v.13, n.5, p.691–700, 2011. DOI:10.1016/j.jag.2011.05.001
- HARRISON, S.; BRUNA, E. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography*, v. 22, p. 225-232, 1999. DOI:10.1111/j.1600-0587.1999.tb00496.x
- HARVEY, P. H. et al. Null models in ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v.14, p. 189-211, 1983.
- HATFIELD, J. H. et al. Mediation of area and edge effects in forest fragments by adjacent land use. *Conservation Biology*, v. 0, n. 0, p. 1-10, 2019. DOI:10.1111/cobi.13390
- HE, F.; LEGENDRE, P. Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology*, v. 83, n. 5, p. 1185–1198, 2002.
- HE, F.; LEGENDRE, P.; LA FRANKIE, J. V. Spatial pattern of diversity in a tropical rain forest in Malaysia. *Journal of Biogeography*, v. 1, p. 57-74, 1996. DOI:10.1046/j.1365-2699.1996.00976.x
- HILLDEBRAND, H. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist*, v. 163, p. 192–211, 2004. DOI:10.1086/381004
- HOPKINS, B. The species-area relations of plant communities. *Journal of Ecology*, v. 43, p. 409–426, 1955. DOI:10.2307/2257004
- HUANG, Y. et al. The Effects of habitat area, vegetation structure and insect richness on breeding bird populations in Beijing urban parks. *Urban Forestry & Urban Greening*, v. 14, p. 1027-1039, 2015. DOI:10.1016/j.ufug.2015.09.010
- HUETE, A. et al. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, v. 83, p.195–213, 2002.

HUBBELL, S. P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press, 2001.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira. *Manuais técnicos em geociências*, n. 1, 2012.

JACCARD, P. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, v. 44, p. 223-270, 1908.

JOHNSON, D.W. Desert buttes: natural experiments for testing theories of island biogeography. *National Geographic Research*, v. 2, p. 152-166, 1986.

JULIEN-LAFERRIÈRE, D. Use of space by the wooly opossum *Caluromys philander* (Marsupialia, Didelphidae) in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*, v. 73, p. 1280-1289, 1995.

KADOYA, T.; SUDA, S.; WASHITANI, I. Dragonfly species richness on man-made ponds: effects of pond size and pond age on newly established assemblages. *Ecological Research*, v. 19, p. 461-467, 2004. DOI:10.1111/j.1440-1703.2004.00659.x

KARP, D. S. et al. Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecology letters*, v. 15, n. 9, p. 963-970, 2012. DOI:10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x

KELT, D. A.; VAN VUREN, D. H. The ecology and macroecology of mammalian home range area. *American Naturalist*, v. 157, p. 637-645, 2001.

KURTZ, B.C.; ARAÚJO, D. S. D. Composição florística e estrutura do componente arbóreo de um trecho de Mata Atlântica na Estação Ecológica Estadual do Paraíso, Cachoeiras de Macacu, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, v. 51, n. 78, p. 69-111, 2000.

LATIMER, A. M.; SILANDER, J. A.; COWLING, R. M. Neutral ecological theory reveals isolation and rapid speciation in a biodiversity hot spot. *Science*, v. 309, p. 1722-1725, 2005. DOI:10.1126/science.1115576

LEIBOLD, M. A.; MIKKELSON, G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: Elements of meta-community structure. *Oikos*, v. 97, n. 2, p. 237-250, 2002. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x

LOMOLINO, M. V. et al. The island rule and a research agenda for studying ecogeographical patterns. *Journal of Biogeography*, v. 33, n. 9, p. 1503-1510, 2006.

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

MAGURRAN, A. E. *Measuring biological diversity*. Oxford, England: Blackwell Science Ltd. 2004.

MANNING, A. D.; LINDENMAYER, D. B.; NIX, H. A. Continua and Umwelt: Novel Perspectives on Viewing Landscapes. *Oikos*, v. 104, n. 3, p. 621-628, 2004.

- MATTHEWS, T. J.; TRIANTIS, K. A.; WHITTAKER, R. J. *The species-area relationship: theory and application*. United Kingdom: Cambridge University Press, 2020.
- 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. DOI:10.1111/geb.1226
- MCINTYRE, S.; HOBBS, R. J. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology*, v. 13, p. 1282-1292, 1999.
- MCGLINN, D. J. et al. A multiscale framework for disentangling the roles of evenness, density, and aggregation on diversity. *Ecology*, v. 102, n. 2, p. 1-9, 2021. DOI:10.1002/ecy.3233
- MCGUINNESS, K. A. Equations and explanations in the study of species-area curves. *Biological Reviews*, v. 59, p. 423-440, 1984a. DOI:10.1111/j.1469-185X.1984.tb00711.x
- MCGUINNESS, K. A. Species-area relations of communities on intertidal boulders: testing the null hypothesis. *Journal of Biogeography*, v. 5, p. 439-456, 1984b. DOI:10.2307/2844807
- MOLLER, A. P. Breeding birds in habitat patches: random distribution of species and individuals? *Journal of Biogeography*, v. 4, p. 225-236, 1987. DOI:10.2307/2844893
- MORTELLITI, A.; AMORI, G.; BOITANI, L. The role of habitat quality in fragmented landscapes: a conceptual overview and prospectus for future. *Oecologia*, v. 163, p. 535-547, 2010. DOI: 10.1007/s00442-010-1623-3
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 10, n. 2, p. 58–62, 1995.
- MURGUI, E. Effects of seasonality on the species–area relationship: a case study with birds in urban parks. *Global Ecology and Biogeography*, v. 16, p. 319–329, 2007. DOI:10.1111/j.1466-8238.2006.00304.x
- NASA Shuttle Radar Topography Mission (SRTM). *Shuttle Radar Topography Mission Global*. Distributed by Open Topography. 2013. Disponível em <<https://doi.org/10.5069/G9445JDF>> Acesso em 21 de jun. 2021.
- NIMER, E. *Climatologia do Brasil*. 2. ed. Rio de Janeiro: Fundação instituto brasileiro de geografia e estatística, 1989.
- OKSANEN, J. et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. 2019. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>. Acesso em 12 nov. 2020.
- OLIVEIRA, L. M.; GALVÃO, L. S.; PONZONI, F. J. Topographic effects on the determination of hyperspectral vegetation indices: a case study in southeastern Brazil. *Geocarto*, p.1–18, 2019. Disponível em <<https://doi.org/10.1080/10106049.2019.1690055>> Acesso em 23 de jun. 2021.

PAGLIA, A. P. et al. *Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil*, 2. Ed, Occasional Papers in Conservation Biology, n. 6. Arlington, VA: Conservation International, 2012.

PANDIT, S. N.; KOLASA, J.; COTTENIE, K. Contrasts between habitat generalists and specialists: empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology*, v. 90, n. 8, p. 2253–2262, 2009.

PARDINI, R. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape, *Biodiversity & Conservation*, v. 13, n. 13, p. 2567-2586, 2004.

PARDINI, R. et al. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological conservation*, v. 124, n. 2, p. 253-266, 2005. DOI: 10.1016/j.biocon.2005.01.033

PATTON, J. L.; PARDIÑAS, U. F. J.; D'ELIA, G. *Mammals of South America: Rodents*, v.2, 1363p. The Chicago university press: Chicago and London. 2015.

PASKOWSSKI C. A.; TONN, W. M. Effects of lake size, environment, and fish assemblage on species richness of aquatic birds. *SIL Proceedings*, v. 27, p. 178-182, 2000. DOI:10.1080/03680770.1998.11901222

PEAKE, A. J.; QUINN, G. P. Temporal variation in species-area curves for invertebrates in clumps of an intertidal mussel. *Ecography*, v. 16, p. 269-277, 1993. DOI:10.1111/j.1600-0587.1993.tb00216.x

PICARD, N.; KAREMBÉ, M.; BIRNBAUM, P. Species-area curve and spatial pattern. *Ecoscience*, v. 1, p. 45-54, 2004. DOI:10.1080/11956860.2004.11682808

PICTON, H. D. The application of insular biogeographic theory to the conservation of large mammals in the northern Rocky Mountains. *Biological Conservation*, v. 15, p. 73-79, 1979. DOI:10.1016/0006-3207(79)90016-8

PIMM, S. L.; ASKINS, R. A. Forest losses predict bird extinctions in eastern North-America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 92, p. 9343-9347, 1995. DOI:10.1073/pnas.92.20.9343

PIÑEIRO, G. et al. How to evaluate models: Observed vs. predicted or predicted vs. observed? *Ecological Modelling*, V. 216, P. 316-322, 2008. DOI:10.1016/j.ecolmodel.2008.05.006

PIRES, A. S. et al. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation*, v. 108, p. 229–237, 2002.

PLOTKIN, J. B. et al. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology*, v. 207, p. 81-99, 2000a. DOI:10.1006/jtbi.2000.2158

PLOTKIN, J. B. et al. Predicting species diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 97, p. 10850–10854, 2000b. DOI:10.1073/pnas.97.20.10850

- PRESLEY, S. J. Streblid bat fly assemblage structure on paraguayan *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae): nestedness and species co-occurrence. *Journal of Tropical Ecology*, v. 23, p. 409-417, 2007. DOI:10.1017/S0266467407004245
- PRESTON, C. D.; PEARMAN, D. A.; DINES, T. D. *New atlas of the British & Irish flora: an atlas of the vascular plants of Britain, Ireland, the Isle of Man and the Channel Islands*. Oxford, England: Oxford University Press, 2002.
- PREVEDELLO, J. A.; VIEIRA, M. V. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, n. 19, p. 1205–1223, 2010. DOI:10.1007/s10531-009-9750-z
- PREVEDELLO, J. A.; GOTELLI, N. J.; METZGER, J. P. A stochastic model for landscape patterns of biodiversity. *Ecological Monographs*, v. 86, n. 4, p. 1–18, 2016. DOI:10.1002/ecm.1223
- PÜTTKER, T.; PARDINI, R.; MEYER-LUCHT, Y.; SOMMER, S. Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. *BMC Ecology*, v. 8, n.9, 2008. doi:10.1186/1472-6785-8-9
- PÜTTKER, T. et al. Ecological filtering or random extinction? Importance of niche-based and neutral processes to community assembly following habitat loss. *Oikos*, v. 124, p. 206-215, 2015.
- PÜTTKER, T.; BARROS, C. S.; PINOTTI, B. T.; BUENO, A. A.; PARDINI, R. Co-occurrence patterns of rodents at multiple spatial scales: competitive release of generalists following habitat loss? *Journal of Mammalogy*, v. 100, n. 4, p. 1229–1242, 2019. DOI:10.1093/jmammal/gyz083
- R CORE TEAM. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2020. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em 10 fev. 2019.
- RIBEIRO, S. E. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, v. 142, p. 1141–1153, 2009. DOI:10.1016/j.biocon.2009.02.021
- RIBEIRO, S. E. et al. Edge effects and geometric constraints: a landscape-level empirical test. *Journal of Animal Ecology*, n. 85, p. 97-105, 2016. DOI: 10.1111/1365-2656.12430
- RIES, L. et al. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, n. 35, p. 491–522, 2004.
- RIES, L.; SISK, T.D. A predictive model of edge effects. *Ecology*, v. 85, n. 11, p. 2917-2926, 2004.
- ROSENZWEIG, M. L. Prestons ergodic conjecture: accumulation of species in space and time. In: MCKINNEY, M. L.; DRAKE, J. A. (Org.). *Biodiversity dynamics: turnover of*

populations, taxa and communities. New York, NY: Columbia University Press, 1998. p. 311-348.

ROSLIN, T. Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science*, v. 356, p. 742–744, 2017. DOI:10.1126/science.aaj1631

ROSSI, N. F. Pequenos mamíferos não-voadores do planalto atlântico de São Paulo: identificação, história natural e ameaças. 400p. Dissertação (Mestrado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 2011.

RYTI, R. T. Perennials on rock islands: testing for patterns of colonization and competition. *Oecologia*, v. 64, p. 184-190, 1984. DOI:10.1007/BF00376869

SCHEMSKE, D. W. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 40, p. 245-269, 2009. DOI:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173430

SCHEINER, S. M. et al. The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs*, v. 81, n. 2, p. 195–213, 2011.

SEMPER-PASCUAL, A. et al. How do habitat amount and habitat fragmentation drive time-delayed responses of biodiversity to land-use change? *Proceedings Royal Society B*, v. 288, p. 1-10, 2021. DOI:10.1098/rspb.2020.2466

SHAFER, M. L. Population viability analysis. *Conservation Biology*, v. 4, p. 39-40, 1990. DOI:10.1111/j.1523-1739.1990.tb00265.x

SHOEMAKER, L. G. et al. Integrating the underlying structure of stochasticity into community ecology. *Ecology*, v. 101, n. 2, p. 1-17, 2020.

SMITH, E. P.; ROSE, K. A. Model goodness-of-fit analysis using regression and related techniques. *Ecological Modelling*, v. 77, p. 49–64. 1995.

SORENSEN, L. L. Composition and diversity of the spider fauna in the canopy of a montane forest in Tanzania. *Biodiversity and Conservation*, v. 13, p. 437–452, 2004. DOI:10.1023/B:BIOC.0000006510.49496.1e

SOULÉ, M. E. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology*, v. 2, n. 1, p. 75-92, 1988.

SOUTHERLAND, W. J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, v. 101, n. 1, p. 58-67, 2013. DOI:10.1111/1365-2745.12025

STEGEN, J. C. Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in breeding bird communities. *Global Ecology and Biogeography*, v. 22, p. 202–212, 2013. DOI:10.1111/j.1466-8238.2012.00780.x

STORCH, D. et al. The quest for a null model for macroecological patterns: geometry of species distributions at multiple spatial scales. *Ecology Letters*, v. 11, p. 771-784, 2008. DOI:10.1111/j.1461-0248.2008.01206

SUTHERLAND, W. J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, v. 101, n. 1, p. 58-67, 2013. DOI:10.1111/1365-2745.12025

TAKI, H. et al. The species richness / abundance – area relationship of bees in an early successional tree plantation. *Basic and Applied Ecology*, v. 26, p. 64–70, 2018. DOI:10.1016/j.baae.2017.09.002

TAYLOR, C. M. Abundance and distribution within a guild of benthic stream fishes: local processes and regional patterns. *Freshwater Biology*, v. 36, p. 385–396, 1996. DOI:10.1046/j.1365-2427.1996.00104.x

TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 101, p. 10854–10861, 2004. DOI:10.1073/pnas.0403458101

TJORVE, E. Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*, v. 30, p. 827-835, 2003.

TJORVE, E. et al. Species–area relationship: separating the effects of species abundance and spatial distribution. *Journal of Ecology*, v. 96, p. 1141–1151, 2008. DOI:10.1111/j.1365-2745.2008.01433.x

TJORVE, W. R.; TURNER, E. Scale-dependence in species–area relationships. *Ecography*, v. 28, p. 721-730, 2009. DOI:10.1111/j.2005.0906-7590.04273.x

UMETSU, F.; PARDINI, R. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats—evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology*, v. 22, p. 517–530, 2007. DOI 10.1007/s10980-006-9041-y

VELLEND, M. et al. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *OIKOS*, v. 123, n. 12, p. 1420-1430, 2014.

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. DOI:10.1016/j.biocon.2009.02.006

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. 264-270, 2018. DOI:10.1016/j.biocon.2018.08.008

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

WALLACE, A. R. *Tropical Nature and Other Essays*. London, England: MacMillan and CO, 1878.

WANG, X. et al. Spatial pattern of diversity in an old-growth temperate forest in northeastern China. *Acta Oecologica*, v. 33, p. 345–354, 2008. DOI:10.1016/j.actao.2008.01.005

WANG, Y. et al. Nestedness for different reasons: the distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, v. 16, p. 862-873, 2010. DOI:10.1111/j.1472-4642.2010.00682.x

WANG, Y., SHUIHUA, C.; DING, P. Testing multiple assembly rule models in avian communities on islands of an inundated lake, Zhejiang Province, China. *Journal of Biogeography*, v. 38, p. 1330–1344, 2011. DOI:10.1111/j.1365-2699.2011.02502.x

WANG, Y., WANG, X.; DING, P. Nestedness of snake assemblages on islands of an inundated lake. *Current Zoology*, v. 58, p. 828–836, 2012. DOI:10.1093/czoolo/58.6.828

WANG, Y. et al. Nestedness of bird assemblages on urban woodlots: implications for conservation. *Landscape and Urban Planning*, v. 111, p. 59– 67, 2013. DOI:10.1016/j.landurbplan.2012.11.008

WILLIAMS, C.B. Area and the number of species. *Nature*, v. 152, p. 264-267, 1943. DOI:10.1038/152264a0

WORTHEN, W. D.; CARSWELL, M. L.; KELLY, K. A. Nested subset structure of larval mycophagous fly assemblages: nestedness in a non-island system. *Oecologia*, v. 107, p. 257-264, 1996. DOI:10.1007/BF00327910

WORTHEN, W. D., JONES, M. T.; JETTON, R. M. Community structure and environmental stress: desiccation promotes nestedness in mycophagous fly communities. *Oikos*, v. 81, p. 45-54, 1998. DOI:10.2307/3546466

XU, A. et al. Nestedness of butterfly assemblages in the Zhoushan Archipelago, China: area effects, life-history traits and conservation implications. *Biodiversity and Conservation*, v. 26, p. 1375–1392, 2017. DOI:10.1007/s10531-017-1305-0

YAMAURA, Y. et al. Estimating species – area relationships by modeling abundance and frequency subject to incomplete sampling. *Ecology and Evolution*, v. 6, p. 4836–4848, 2016. DOI:10.1002/ece3.2244