

A IMPORTÂNCIA DA DINÂMICA ESPAÇO-TEMPORAL NA ANÁLISE DE PAISAGENS FRAGMENTADAS

Alexandre Camargo Martensen

3.4.1 INTRODUÇÃO

Em 1994, Peter Kareiva editorou um importante número especial da revista *Ecology*, cuja alusão presente no título “Space: the final frontier for ecological theory”, reflete claramente a importância que as questões espaciais haviam ganho dentro da Ecologia. Especialmente para a conservação biológica, já era evidente que um dos fatores que mais influenciam as elevadas taxas de extinções de espécies era a fragmentação dos habitats naturais (WILCOX; MURPHY, 1985; HADDAD *et al.*, 2015). Nesse contexto, multiplicaram-se os estudos buscando entender os efeitos dessa fragmentação na biodiversidade (ANDRÉN, 1994; HADDAD *et al.*, 2015), particularmente focando na conectividade das paisagens (EWERS; DIDHAM, 2006), i.e., na capacidade dessas paisagens em facilitar ou impedir a movimentação de organismos (TAYLOR *et al.*, 1993). Foram, então, desenvolvidos um grande número de métodos para se avaliar a conectividade destas paisagens (RAYFIELD *et al.*, 2011), contudo, todos esses métodos avaliam a conectividade de paisagens espacialmente estáticas, i.e., que não se alteram ao longo do tempo (MOILANEN; HANSKI, 2001; KINDLMANN; BUREL, 2008).

Com o desenvolvimento das tecnologias para a aquisição de informações espaciais remotas (Sensoriamento Remoto) e com o acúmulo dessas informações nas últimas décadas (TURNER *et al.*, 2003), abriu-se a possibilidade para que os ecólogos avaliassem os efeitos da dinâmica espacial nos processos ecológicos, i.e., a influência das mudanças espaciais ao longo do tempo. Naturalmente, as paisagens são dinâmicas, por exemplo, ao variarem sazonalmente, em períodos de cheia e seca, quando corpos d’água podem se conectar e se isolar (GÓMEZ-RODRÍGUEZ *et al.*, 2009), ou mesmo devido a perturbações naturais, em que eventos como queimadas podem ditar a dinâmica da distribuição espacial de florestas e campos, como no caso das vegetações do sul do Brasil (BEHLING, 1997) e nas vegetações mediterrâneas (KUTIEL, 1994).

Contudo as ações antrópicas vêm alterando os regimes de perturbações naturais, com graves consequências para os ecossistemas e sistemas socioecológicos associados (TURNER, 2010). Em muitos casos esse dinamismo vem sendo intensificado, uma vez que as paisagens naturais têm sido transformadas em mosaicos antrópicos, com remanescentes de vegetação nativa em diferentes estádios sucessionais, imersos em matrizes mais ou menos dinâmicas (IPCC, 2001; HANSKI, 2011). Paisagens tropicais em particular são apontadas como hiperdinâmicas (LAURANCE, 2002; PIOTTO *et al.*, 2009), com intensa conversão e regeneração de hábitat nativo (HANSEN *et al.*, 2013). Estimativas apontam que metade da área originalmente coberta por florestas tropicais já foi convertida em diferentes formas de uso antrópico, especialmente após a década de 50 (WRIGHT, 2005). Por outro lado, atualmente, aproximadamente 60% das florestas tropicais existentes são secundárias ou primárias degradadas (ITTO, 2002), ressaltando a rápida regeneração das florestas nessa região (AIDE *et al.*, 2000; CHAZDON, 2014). Na Amazônia brasileira, por exemplo, próximo de um quarto da área que sofreu corte raso, hoje encontra-se coberta por vegetação secundária, e essa proporção continua crescendo (ALMEIDA *et al.*, 2016). Por outro lado, a recente intensificação do uso do solo nas regiões tropicais, apesar de ter sido apontada como uma das melhores formas de atender à crescente demanda por alimentos, biocombustíveis e fibras, ao mesmo tempo que evitando novas conversões de florestas (GREEN *et al.*, 2005; PHALAN *et al.*, 2011; 2016; FOLEY *et al.*, 2011), tem reduzido a heterogeneidade espacial e o dinamismo temporal (FAHRIG *et al.*, 2011), com efeitos diretos na biodiversidade (SODHI *et al.*, 2004) e nos serviços ecossistêmicos (TSCHARNTKE *et al.*, 2012).

O dinamismo espacial e as atuais mudanças desse dinamismo tornam de fundamental importância a incorporação da escala temporal para se entender os processos ecológicos (HASTINGS, 2010), especialmente nos estudos de ecologia de paisagens, particularmente no tocante a conectividade em paisagens fragmentadas. O atual panorama de mudanças globais, tanto no que se refere às alterações climáticas, quanto em relação ao uso do solo irão diretamente influenciar na dinâmica espacial de paisagens, com grande impacto na conservação de espécies e dos serviços ecossistêmicos.

Neste capítulo exploro os aspectos espaciais relacionados a dinâmica de paisagens fragmentadas e alternativas de abordagem para se avaliar a influência deste dinamismo na conectividade de paisagens fragmentadas.

3.4.2 INTERAÇÕES ESPAÇO-TEMPORAIS COM POTENCIAL INFLUÊNCIA EM PROCESSOS ECOLÓGICOS

Os efeitos da perda de habitats naturais são amplamente descritos e estudados, tanto em paisagens reais (*e.g.*, TRZCINSKI *et al.*, 1999; VILLARD *et al.*, 1999), quanto por meio de simulações (WITH; KING, 1999). A perda de habitat é quase sempre associada a fragmentação do habitat remanescente, o que leva a redução do tamanho médio dos remanescentes, assim como do tamanho do maior remanescente, e um aumento da distância do vizinho mais próximo, *i.e.*, uma redução na conectividade das paisagens (FAHRIG, 2003). Por outro lado, os resultados espaciais da regeneração de habitats são bem menos estudados, e dependem de múltiplos fatores bióticos (ex. distância de fontes de sementes e propágulos), abióticos (*e.g.*, tipos de solo) e antropogênicos (ex. tempo desde a última perturbação, uso do solo). Contudo, é sugerido que apresentem efeito inverso ao da perda de habitat, aumentando o tamanho médio dos remanescentes e reconectando fragmentos anteriormente isolados. Além disso, tanto a perda quanto a regeneração de habitats nativos acontecem concomitantemente nas paisagens e seus efeitos conjuntos podem ser divididos em dois tipos: legado espaço-temporal e “caminho” espaço-temporal (MARTENSEN *et al.*, 2017). Esses dois efeitos são detalhados a seguir.

3.4.2.1 Legado espaço-temporal

3.4.2.1.1 Débito de extinção e crédito de imigração

Uma parcela das espécies, em geral as mais sensíveis, pode responder imediatamente as alterações espaciais da paisagem (STOUFFER; BIERREGAARD, 1995; FERRAZ *et al.*, 2007), contudo, é mais comum que a maior parte delas demorem algum tempo para se ajustar à nova configuração do habitat (BROOKS *et al.*, 1999; FERRAZ *et al.*, 2003, Figura 1). A diferença entre o número atual de espécies e o esperado devido às alterações espaciais é chamada de *débito de extinção*, nos casos onde houve uma redução de habitat, com conseqüente redução do tamanho dos fragmentos e/ou decréscimo de conectividade (TILMAN *et al.*, 1994), ou *crédito de imigração*, nos casos em que houve uma modificação positiva na paisagem, como por exemplo, o aumento do tamanho dos fragmentos ou o incremento de conectividade (JACKSON; SAX, 2010). Além disso, esse tempo de ajuste foi denominado de tempo de relaxamento (DIAMOND, 1972), e é considerada uma grande janela de ação, especialmente nos casos onde as espécies ainda não desapareceram da paisagem e podem ser manejadas para se evitar que

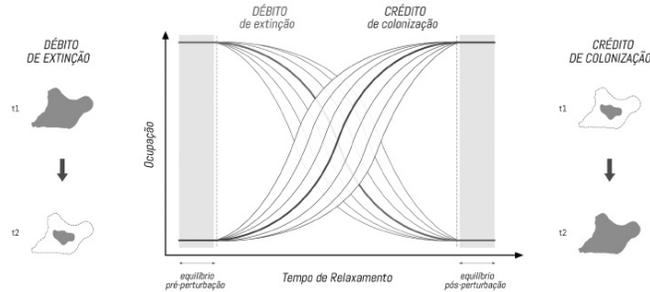
isso ocorra (WEARN *et al.*, 2012). Devido à importância dessas questões, grandes esforços têm sido dedicados para melhor compreender o tamanho do débito de extinção em paisagens fragmentadas, assim como melhor entender o período de relaxamento e os fatores que podem influenciar a sua extensão, tanto no tocante a perda de espécies, quanto no tocante aos créditos de imigração (*e.g.*, SILVA; TABARELLI, 2000 [para árvores]; METZGER *et al.*, 2009 [para árvores, pequenos mamíferos, aves, répteis e anfíbios], BUDIANSKY, 1994; PIMM; ASKINS, 1995 [para os trópicos]; BROOKS *et al.*, 2002 [para os “hotspots”]; SCHNELL *et al.*, 2013; UEZU; METZGER, 2016 [para aves]; entre outros).

Contudo a ausência de monitoramentos biológicos de longo prazo dificulta a observação desses efeitos diretamente em campo (ver FERRAZ *et al.*, 2003; STOUFFER *et al.*, 2009). Apesar disso, abordagens alternativas têm sido utilizadas, como por exemplo, a comparação de dados biológicos atuais, com a estrutura da paisagem atual e pretérita, sendo o débito de extinção ou crédito de imigração suportados, quando os dados biológicos refletem de maneira mais precisa a estrutura pretérita da paisagem (*e.g.*, METZGER *et al.*, 2009; KRAUSS *et al.*, 2010, entre outros). Outra dificuldade advinda da carência de dados biológicos temporalmente distribuídos é a dificuldade de se precisar a trajetória do tempo de relaxamento (Figura 1). Diferentes aspectos atuam alterando essa trajetória, como a conectividade da paisagem pode prolongar o tempo de relaxamento nos casos onde se observa o débito de extinção (MALANSON, 2002; JAMES *et al.*, 2007; JACKSON; SAX, 2010). Para os créditos de imigração a trajetória é ainda mais complexa, uma vez que é influenciada pela ocorrência das potenciais espécies recolonizadoras no pool regional e pela presença de estruturas espaciais que facultem a recolonização, para que de fato os créditos de espécies sejam em algum momento obtidos.

Além dessa carência de dados, outra dificuldade desses estudos é a premissa de que as mudanças espaciais ocorrem em uma única direção, ou seja, ou se considera que houve redução de hábitat nativo, o que resultaria num débito de extinção, ou que houve acréscimo de hábitat nativo, o que potencialmente levaria a um crédito de imigração. Contudo, ambas alterações ocorrem concomitantemente em paisagens fragmentadas (HANSEN *et al.*, 2010), sendo que a quantidade de hábitat pode permanecer estável em dois períodos diferentes, mesmo tendo havido perda e regeneração de hábitat, o que gera significativas alterações na estrutura das paisagens, tornando o cenário bastante mais complexo (ver MARTENSEN *et al.*, 2017). Por fim, alguns modelos assumem que durante o período de relaxamento não

existem mais mudanças espaciais, ou seja, após as alterações espaciais iniciais, a paisagem fica estática durante o período de relaxamento. Novamente essa é uma premissa dificilmente alcançada, uma vez que as paisagens reais apresentam alto dinamismo, com perdas e ganhos de habitats acontecendo com grande rapidez.

Figura 1 – Representação esquemática das dinâmicas da perda (débito de extinção) e do ganho (crédito de colonização) de espécies em função de alterações espaciais (respectivamente perda e ganho de habitat) em paisagens fragmentadas



Fonte: o autor

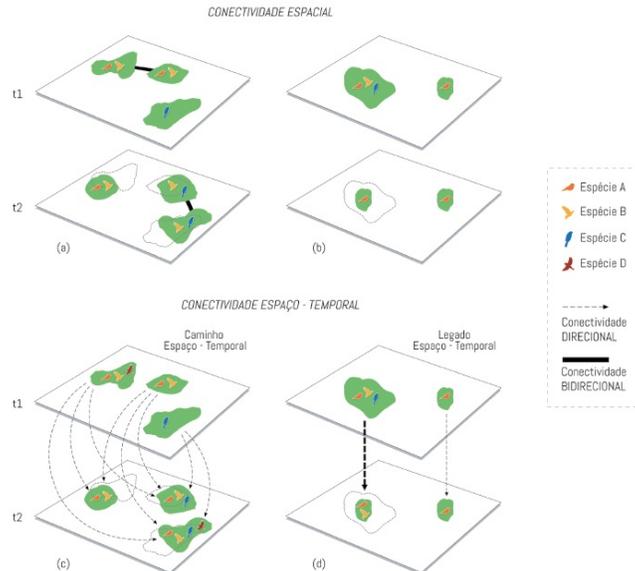
Com alterações espaciais ocorrendo em ambas as direções em paisagens fragmentadas, e com as perturbações que causam estas alterações sofrendo grandes mudanças em função de alterações nos processos e nas forças que regem estas perturbações, é de fundamental importância, tanto do ponto de vista teórico, quanto do ponto de vista prático, para o manejo voltado à conservação biológica, que possamos melhor compreender os efeitos do débito de extinção e dos créditos de imigração, bem como os períodos de relaxamento e as forças que influenciam nesse período (Figuras 1 e 2).

3.4.2.2 Caminho espaço-temporal

O caminho espaço-temporal é definido como a possibilidade de um indivíduo se mover de um determinado local com habitat em um tempo 1 (t_1) para um local com habitat em um tempo 2 (t_2) (MARTENSEN *et al.*, 2017). Nesse contexto, dois habitats podem estar espaço-temporalmente conectados de duas maneiras distintas: i. indiretamente, *i.e.*, por um caminho formado por diferentes fragmentos de habitat que possam servir como “*stepping-stones*” entre o habitat original e o destino; e ii. Diretamente, quando a espécie consegue ir da origem para o destino sem utilizar nenhum outro habitat, o que pode incluir, permanecer no mesmo local, desde que esse local tenha habitat de t_1 até t_2 . Do ponto de vista biológico, dois importantes aspectos podem ser considerados com base nestes conceitos. O primeiro, é que o caminho espaço-temporal pode ser usado para calcular a probabilidade de um indivíduo sobreviver entre o t_1 e o t_2 em paisagens dinâmicas, especialmente nos

casos onde o fragmento de origem do indivíduo desaparece entre o t1 e o t2. O segundo é que o caminho espaço-temporal pode ser usado para calcular a probabilidade de um determinado indivíduo alcançar um ponto em t2 estando em um outro em t1, ou seja, possibilitando o fluxo gênico, garantindo a conectividade entre populações (Figura 2, MARTENSEN *et al.*, 2017).

Figura 2 – Avaliação da conectividade espaço-temporal da paisagem



Fonte: adaptado de Martensen *et al.* (2017)

Os painéis (a) e (b) avaliam puramente espacialmente a conectividade da paisagem, desconsiderando a dinâmica espaço-temporal. Em (a), os fragmentos da parte superior em t1 encontram-se dentro da capacidade de dispersão das espécies hipotéticas focais, sendo assim, encontram-se conectados, o que é representado pelo traço ligando o fragmento da esquerda e o do centro. Por outro lado, o fragmento da parte inferior direita está mais distante do que a capacidade de dispersão da espécie, e desta maneira, isolado dos demais fragmentos. Por outro lado, em t2 o fragmento mais à esquerda está isolado, e os demais fragmentos estão mais próximos e conectados. Tanto em t1, quanto em t2 os fragmentos quando conectados apresentam as mesmas espécies. No painel (b), o maior fragmento em t1 apresenta um maior número de espécies do que o fragmento de tamanho menor, contudo, em t2, ambos os fragmentos apresentam tamanho reduzido, e dentro de um contexto espacial, ambos apresentam um número reduzido de espécies, associados ao tamanho pequeno em t2. Os painéis (c) e (d) consideram uma avaliação da conectividade espaço-temporal, em (c) caminho espaço-temporal e, em (d), legado espaço-temporal. Em (c), a espécie D presente no fragmento da extrema esquerda em t1 representa um indivíduo/pool gênico presente neste fragmento em t1, que pode em t2 estar no fragmento da extrema direita, o que não é possível dentro de um contexto puramente espacial. Porém, se este mesmo indivíduo estivesse no fragmento da extrema direita em t1, não poderia alcançar o fragmento da extrema esquerda em t2, conferindo uma ligação direcional, uma vez que apenas

ocorre de t1 para t2, como a espécie C (azul). Por fim, no painel (d) observa-se a consideração do legado espaço-temporal, onde um fragmento pequeno em t2 que é oriundo da redução de tamanho de um fragmento grande em t1 apresenta um maior número de espécies, do que um fragmento que já é reduzido em t1, efeito também representado pelas diferentes larguras das setas pontilhadas. A conectividade bidirecional para os links espaciais é representada pelas linhas na figura, enquanto a conectividade direcional (de t1 para t2) das ligações temporais são representadas por setas. Além disso, os conjuntos de espécies similares representam as composições de espécies ou pools gênicos que foram direcionalmente/temporalmente misturados de t1 para t2.

Diferentemente do legado espaço-temporal, a interação temporal entre diferentes atributos da paisagem, e as taxas das mudanças espaciais ao longo do tempo são muito pouco estudadas. Em geral, os impactos das mudanças na conectividade espacial tem sido avaliados comparando períodos diferentes de uma mesma paisagem (*e.g.*, METZGER *et al.*, 2009; SAURA *et al.*, 2011; BOMMARCO *et al.*, 2014), e não consideram os efeitos das interações temporais entre, por exemplo, diferentes fragmentos de hábitat e as taxas de mudanças espaciais (Figura 2), ou seja, o caminho espaço-temporal não é considerado. A influência do caminho espaço-temporal é relacionada com o dinamismo das paisagens, e, por exemplo, para áreas da Mata Atlântica do nordeste brasileiro, é sugerido que possa apresentar um acréscimo médio de 30% na conectividade de paisagens (MARTENSEN, 2017). Na Amazônia brasileira também foi observado que a regeneração florestal com aproximadamente 25 anos já é eficiente para restabelecer conexões entre áreas anteriormente isoladas para praticamente todas as espécies de aves de sub-bosque (STOUFFER *et al.*, 2011). Dessa maneira, é importante que se considere a influência tanto do legado espaço-temporal, quanto do caminho espaço-temporal nas interações espaço-temporais e, portanto, nos processos e nos padrões ecológicos.

3.4.3 FORMAS DE ABORDAGEM

A dispersão de indivíduos em paisagens fragmentadas é fundamental para a manutenção de populações viáveis de espécies nesse tipo de ambiente insular (FISCHER; LINDENMAYER, 2007). Essa importância fomentou o desenvolvimento de um grande número de métodos para se avaliar a conectividade em paisagens fragmentadas (RAYFIELD *et al.*, 2011), sendo que dois deles têm se destacado nos últimos anos: os baseados na teoria dos grafos (URBAN *et al.*, 2009; DALE; FORTIN, 2010; BLONDER *et al.*, 2012) e os baseados na teoria de circuitos (MCRAE *et al.*, 2008). Contudo a influência da conectividade das paisagens é

geralmente analisada utilizando paisagens estáticas (MOILANEN; HANSKI, 2001; KINDLMANN; BUREL, 2008; CLAUDINO *et al.*, 2015) que é ineficiente em capturar a interação temporal entre elementos da paisagem (MARTENSEN *et al.*, 2017).

Nesta seção eu apresentarei sucintamente aspectos relacionados à avaliação da conectividade baseada na teoria dos grafos. A teoria dos grafos tem se apresentado como um promissor método integrativo para se avaliar a conectividade de paisagens fragmentadas (URBAN *et al.*, 2009; DALE; FORTIN, 2010; BLONDER *et al.*, 2012). Em um modelo de redes os fragmentos são representados como nós, e suas potenciais conexões diretas (*i.e.*, diretamente entre dois fragmentos) como links (URBAN; KEITT, 2001), que podem ser parametrizados baseados na capacidade de dispersão das espécies focais.

Recentemente foi desenvolvido um modelo de redes que considera a dinâmica de paisagens, e com base nesse modelo foram formuladas métricas para o cálculo da conectividade espaço-temporal (MARTENSEN, 2017; MARTENSEN *et al.*, 2017), que são diretamente comparáveis com as métricas utilizadas para as avaliações puramente espaciais. O modelo será apresentado resumidamente a seguir.

Para análises espaço-temporais baseadas em duas diferentes datas (t_1 e t_2) todos os remanescentes devem ser classificados em 3 tipos de habitats:

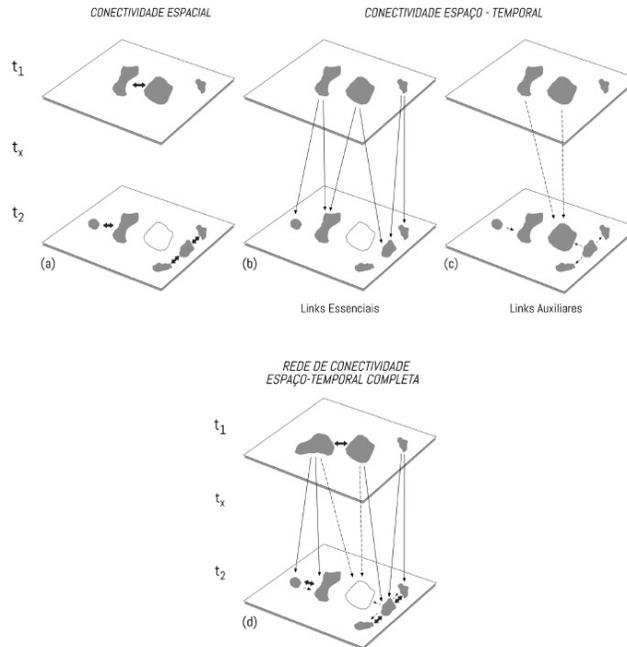
- estável: habitat em t_1 e em t_2 ;
- perdido: habitat em t_1 mas não em t_2 ;
- ganho: não é habitat em t_1 mas é habitat em t_2 .

Uma das premissas importantes é de que não existam duas mudanças de classe de uma mancha num mesmo período analisado, por exemplo, o habitat foi perdido e ganho novamente dentro de um mesmo período de estudo. Ou seja, é importante que os atributos espaciais sejam medidos frequentemente para não se observar duas mudanças em um mesmo local, porém suficientemente espaçadas para poder se observar mudanças. Baseado nesta caracterização dos fragmentos (nós) é então criado um modelo de redes. O link entre dois nós é considerado possível numa perspectiva temporal quando os dois fragmentos ocorrem simultaneamente na paisagem em algum momento (t). Essa premissa é particularmente importante quando se analisa a ligação entre os fragmentos perdidos e os fragmentos ganhos, ou vice-versa, que podem ou não ser possível em função da coocorrência desses

fragmentos no tempo, *i.e.*, de quando esses fragmentos foram perdidos ou ganhos no período analisado.

Além disso, os links podem ser de dois tipos (Figura 3): i. links essenciais, que é um link que sozinho consegue prover a conectividade entre um determinado hábitat em t_1 (perdido ou estável) até outro hábitat em t_2 (ganho ou estável).

Figura 3 – a) Conectividade espacial, como normalmente calculada; b) Conectividade espaço-temporal, links essenciais; c) Conectividade espaço-temporal links auxiliares e d) rede de conectividade espaço-temporal completa. Em cinza os fragmentos existentes e em branco os fragmentos que foram perdidos do tempo t_1 para o tempo t_2



Fonte: o autor

Ou seja, esse link é suficiente para garantir a potencial sobrevivência de um indivíduo que está em um hábitat que será suprimido. O segundo tipo são os links auxiliares, que sozinhos são incapazes de prover conectividade entre um local com hábitat em t_1 até outro com hábitat em t_2 . Contudo, os links auxiliares podem fazer parte de um caminho com outros links, incluindo outros links auxiliares, e desta maneira, um indivíduo pode usar um ou mais “*stepping-stones*” para se mover pela paisagem. Esses links auxiliares possibilitam dessa maneira, um grande incremento da conectividade em paisagens fragmentadas, facultando os indivíduos chegarem em locais bem mais distantes e diversos do que apenas com os links essenciais. Existem dois tipos de links auxiliares. No primeiro, o indivíduo faz um primeiro movimento para um fragmento que será perdido no intervalo de tempo da análise, que, contudo, ainda não foi suprimido. Nesses casos, os indivíduos necessitam obrigatoriamente fazer um novo movimento antes de t_2 para continuar sobrevivendo. No segundo tipo de link auxiliar, o indivíduo faz um movimento antes de t_2 de um fragmento ganho, ou seja, necessariamente o indivíduo precisaria estar em um outro fragmento em t_1 , uma vez que o fragmento ganho não existia.

Os caminhos que de fato promovem a conectividade precisam ter ao menos um

Os caminhos que se têm proposto para a conectividade precisam ter ao menos um link essencial, contudo, eles podem ter diversos links essenciais e auxiliares (Figura 3). Unindo dentro de um contexto da teoria dos grafos, os nós e os links conforme apresentados acima, é possível se criar um modelo de grafos onde todas as possibilidades de conectividade espaço-temporais entre fragmentos são consideradas de maneira direta ou indireta (por meio de “stepping-stones”), ao mesmo tempo que considerando que nem sempre essas conexões podem ser bem sucedidas, mesmo incluindo links essenciais, como por exemplo, qualquer caminho que termine em um nó perdido.

Além dos limitantes temporais apresentados acima, existem os limitantes espaciais. Por exemplo, mesmo que dois nós coocorram no tempo, eles podem estar muito longe do ponto de vista espacial, considerando a capacidade de dispersão de uma determinada espécie de interesse, ou estar separados por um tipo de hábitat hostil, ou que apresente barreiras, como áreas urbanas ou estradas, e nestes casos não estariam espaço temporalmente conectados (nem espacialmente conectados). Dessa maneira, a somatória dos limitantes espaciais e temporais é que define a probabilidade de conectividade espaço-temporal entre qualquer par de hábitat (a origem em t_1 e o destino em t_2) dentro do modelo (Figura 3).

3.4.4 DESENVOLVIMENTOS FUTUROS

A escala temporal tem sido negligenciada em estudos ecológicos e particularmente em estudos de paisagem (BISSONETTE; STORCH, 2007). Contudo este cenário tem mudado recentemente, e alguns pesquisadores têm apontado que a escala temporal é particularmente influente, inclusive por modular as respostas aos aspectos espaciais (STOUFFER *et al.*, 2011). Muitas dúvidas ainda restam, e eu menciono aqui três que me parecem fundamentais. Primeiro, é necessário um melhor conhecimento das trajetórias de como são “pagos” os débitos de extinção e “recebidos” os créditos de imigração, bem como das forças que influenciam nestas trajetórias. Particularmente no tocante ao débito de extinção, o período de relaxamento tem sido apontado como uma importante janela de oportunidade para a conservação de espécies e paisagens (FERRAZ *et al.*, 2003; WEARN *et al.*, 2012). Uma melhor compreensão de como manejar paisagens para prolongar o tempo de relaxamento, pode manter esta janela de oportunidade aberta por mais tempo. O mesmo se aplica para os créditos de colonização, onde em teoria, áreas propícias para a conservação de espécies estão sendo subutilizadas, uma vez que as espécies ainda não conseguiram alcançá-las. Um segundo ponto é o desenvolvimento de pesquisas de campo, onde se avalie em estudos de longo prazo, os efeitos do legado espaço-temporal e do caminho espaço-temporal de maneira

conjunta. Novas ferramentas como as técnicas genômicas de próxima geração podem auxiliar no entendimento destes efeitos, e a genética de paisagem deve ser empregada para auxiliar na compreensão destes fatores. O terceiro ponto é a realização de análises multitemporais, *i.e.*, com mais de um par de datas, e particularmente, avaliar para espécies de ciclo de vida mais longo, como os efeitos da conectividade multitemporal podem influenciar os padrões atuais de ocorrência da espécie.

Além disso, o estudo da dinâmica de paisagens, especialmente das alterações destas dinâmicas é urgente em um mundo de mudanças globais (AUFFRET *et al.*, 2015). As mudanças climáticas estão alterando o dinamismo da regeneração dos habitats nativos (WHITMORE, 1998), além de alterando os padrões de perturbações (DALE *et al.*, 2001). A crescente intensificação da agricultura, particularmente nas regiões tropicais, tem levado à redução da heterogeneidade espacial e do dinamismo temporal (FAHRIG *et al.*, 2011). De maneira geral, os tipos, taxas e intensidades dos processos de perturbação estão mudando, o que termina por afetar diretamente o dinamismo de paisagens em todo o planeta (TURNER, 2010). É imperativo que dediquemos esforços para entender os efeitos do dinamismo espacial, e particularmente das modificações deste dinamismo nos padrões e processos ecológicos, de forma a apoiar as decisões de manejo de paisagens voltadas à conservação de espécies e à manutenção dos serviços ecossistêmicos. Mudanças no dinamismo espacial podem reduzir os tempos de relaxamento, acelerando o pagamento dos débitos de extinção, uma vez que reduzem o dinamismo das paisagens e desta maneira a conectividade espaço-temporal (MARTENSEN *et al.*, 2017). Essas são questões urgentes e de impacto direto na conservação de espécies em todo o planeta e particularmente nas regiões tropicais.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a C. R. Braga, por inúmeras contribuições ao longo de todo o processo de elaboração destas ideias e deste capítulo, e a Uezu, pela crítica revisão feita no capítulo e pelas inúmeras discussões ao longo dos anos, e a J. Baltieri, pelas ilustrações.

REFERÊNCIAS

AIDE, T. M.; ZIMMERMAN, J. K.; PASCARELLA, J. B.; RIVERA, L.; MARCANO-VEGA, H. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, v. 8, p. 328-338, 2000.

- ALMEIDA, C.; COUTINHO, A.; ESQUERDO, J.; ADAMI, M.; VENTURIERI, A.; DINIZ, C.; DESSAY, N.; DURIEUX, L.; GOMES, A. High spatial resolution land use and land cover mapping of the Brazilian Legal Amazon in 2008 using Landsat-5/TM and MODIS data. *Acta Amazonica*, v. 46, n. 9, p. 291-302, 2016.
- ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - a review. *Oikos*, v. 71, p. 355-366, 1994.
- AUFFRET, A. G.; PLUE, J.; COUSINS, S. A. O. The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. *Ambio*, v. 44, p. 51-59, 2015.
- BEHLING, H. Late quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Parana State (South Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 97, p. 109-121, 1997.
- BISSONETTE, J. A.; STORCH, I. *Temporal dimensions of landscape ecology: wildlife responses to variable resources*. Boston: Springer, 2007.
- BLONDER, B.; WEY, T. W.; DORNHAUS, A.; JAMES, R.; SIH, A. Temporal dynamics and network analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 3, p. 958-972, 2012.
- BOMMARCO, R.; LINDBORG, R.; MARINI, L.; ÖCKINGER, E. Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and Distributions*, v. 20, p. 591-599, 2014.
- BROOKS, T. M.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; RYLANDS, A. B.; KONSTANT, W. R.; FLICK, P.; PILGRIM, J.; OLDFIELD, S.; MAGIN, G.; HILTON-TAYLOR, C. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, v. 16, p. 909-923, 2002.
- BROOKS, T. M.; PIMM, S. L.; OYUGI, J. O. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology*, v. 13, p. 1140-1150, 1999.
- BUDIANSKY, S. Reply to Heywood *et al.* 1994. *Nature*, v. 370, p. 105, 1994.
- CHAZDON, R. L. *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago: University of Chicago Press, 2014
- CLAUDINO, E. S.; GOMES, M. A. F.; CAMPOS, P.R.A. Extinction debt and the role of static and dynamical fragmentation on biodiversity. *Ecological Complexity*, v. 21, p. 150-155, 2015
- DALE, M. R. T.; FORTIN, M.J. From graphs to spatial graphs. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 41, p. 21-38, 2010.
- DALE, V. H.; JOYCE, L. A.; MCNULTY, S.; NEILSON, R. P.; AYRES, M. P.; FLANNIGAN, M. D.; HANSON, P. J.; IRLAND, L. C.; LUGO, A. E.; PETERSON, C. J.; SIMBERLOFF, D.; SWANSON, F. J.; STOCKS, B. J.; WOTTON, B. M. Climate change and forest disturbances: climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *Bioscience*, v. 51, n. 9, 723-734, 2001.
- DIAMOND, J. M. Biogeographic kinetics: Estimation of relaxation times for avifaunas of Southwest Pacific Islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 69, p. 3199-3203, 1972.
- 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.
- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 34, p. 487-515, 2003.
- FAHRIG, L.; BAUDRY, J.; BROTONS, L.; BUREL, F. G.; CRIST, T. O.; FULLER, R. J.; SIRAMI, C.; SIRIWARDENA, G. M.; MARTIN, J. L. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, v. 14, p. 101-112, 2011b.

- FERRAZ, G.; NICHOLS, J. D.; HINES, J. E.; STOUFFER, P. C.; BIERREGAARD, R. O.; LOVEJOY, T. E. A large-scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science*, v. 315, p. 238-241, 2007.
- FERRAZ, G.; RUSSELL, G.; STOUFFER, P.; BIERREGAARD, R. O.; PIMM, S. L.; LOVEJOY, T. E. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 100, p. 14069-73, 2003.
- FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, v. 16, n. 3, p. 265-280, 2007.
- FOLEY, J. A.; RAMANKUTTY, N.; BRAUMAN, K. A.; CASSIDY, E. S.; GERBER, J. S.; JOHNSTON, M.; MUELLER, N. D.; O'CONNELL, C.; RAY, D. K.; WEST, P. C.; BALZER, C.; BENNETT, E. M.; CARPENTER, S. R.; HILL, J.; MONFREDA, C.; POLASKY, S.; ROCKSTRÖM, J.; SHEEHAN, J.; SIEBERT, S.; TILMAN, G. D.; ZAKS, D. P. M. Solutions for a cultivated planet. *Nature*, v. 478, p. 337-342, 2011.
- GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C.; DÍAZ-PANIAGUA, C.; SERRANO, L.; FLORENCIO, M.; PORTHEAULT, A. Mediterranean temporary ponds as amphibian breeding habitats: the importance of preserving pond networks. *Aquatic Ecology*, v. 43, p. 1179-1191, 2009.
- GREEN, R. E.; CORNELL, S. J.; SCHARLEMANN, J. P. W.; BALMFORD, A. Farming and the fate of wild nature. *Science*, v. 307, p. 550-5, 2005.
- HADDAD, N. M.; BRUDVIG, L. A.; CLOBERT, J.; DAVIES, K.F.; GONZALEZ, A.; HOLT, R. D.; LOVEJOY, T. E.; SEXTON, J. O.; AUSTIN, M. P.; COLLINS, C. D.; COOK, W. M.; DAMSCHEN, E. I.; EWERS, R. M.; FOSTER, B. L.; JENKINS, C. N.; KING, A. J.; LAURANCE, W. F.; LEVEY, D. J.; MARGULES, C. R.; MELBOURNE, B. A.; NICHOLLS, A. O.; ORROCK, J. L.; SONG, D. S.; TOWNSHEND, J. R. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, v. 1, p. e1500052, 2015.
- HANSEN, M. C.; POTAPOV, P. V.; MOORE, R.; HANCHER, M.; TURUBANOVA, S. A.; TYUKAVINA, A.; THAU, D.; STEHMAN, S. V.; GOETZ, S. J.; LOVELAND, T. R.; KOMMAREDDY, A.; EGOROV, A.; CHINI, L.; JUSTICE, C. O.; TOWNSHEND, J. R. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, v. 342, p. 850-853, 2013.
- HANSEN, M. C.; STEHMAN, S. V.; POTAPOV, P. V. Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 107, p. 8650-8655, 2010.
- HANSKI, I. Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation. *Ambio*, v. 40, p. 248-255, 2011.
- HASTINGS, A. Timescales, dynamics, and ecological understanding. *Ecology*, v. 91, p. 3471-3480, 2010.
- IPCC. *Climate change 2001: mitigation*. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- ITTO. *ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests*, Gland: IUCN, 2002.
- JACKSON, S. T.; SAX, D. F. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 25, p. 153-160, 2010.
- JAMES, P. M. A.; FORTIN, M. J.; FALL, A.; KNEESHAW, D.; MESSIER, C. The effects of spatial legacies following shifting management practices and fire on boreal forest age structure. *Ecosystems*, v. 10, p. 1261-1277, 2007.
- KINDLMANN, P.; BUREL, F. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*, v. 23, p. 879-890, 2008.
- KRAUSS, I.; BOMMARCO, R.; GUARDIOIA, M.; HEIKKINEN, R. K.; HEIM, A.; KUJUSSAARI, M.:

LINDBORG, R.; ÖCKINGER, E.; PÄRTEL, M.; PINO, J.; PÖYRY, J.; RAATIKAINEN, K. M.; SANG, A.; STEFANESCU, C.; TEDER, T.; ZOBEL, M.; STEFFAN-DEWENTER, I. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, v. 13, p. 597-605, 2010.

KUTIEL, K. Fire and ecosystem heterogeneity: a Mediterranean case study. *Earth Surface Processes and Landforms*, v. 19, p. 187-194, 1994.

LAURANCE, W. F. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science*, v. 13, p. 595-602, 2002.

MALANSON, G. P. Extinction-debt trajectories and spatial patterns of habitat destruction. *Annals of the Association of American Geographers*, v. 92, p. 177-188, 2002.

MARTENSEN, A. C. *Spatio-temporal connectivity in dynamic tropical fragmented landscapes*. PhD Thesis, University of Toronto, 2017.

MARTENSEN, A. C.; SAURA, S.; FORTIN, M.-J. Spatio-temporal connectivity: assessing the amount of reachable habitat in dynamic landscapes. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 8, p. 1253-1264, 2017.

MCRAE, B. H.; DICKSON, B. G.; KEITT, T. H., SHAH, V.B. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution and conservation. *Ecology*, v. 89, p. 2712-2724, 2008.

METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; DIXO, M.; BERNACCI, L. C.; RIBEIRO, M. C.; TEIXEIRA, A. M. G.; PARDINI, R. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. *Biological Conservation*, v. 142, p. 1166-1177, 2009.

MOILANEN, A.; HANSKI, I. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos*, v. 95, p. 147-151, 2001.

PHALAN, B.; GREEN, R. E.; DICKS, L. V.; DOTTA, G.; FENIUK, C.; LAMB, A.; STRASSBURG, B. B.; WILLIAMS, D. R.; ZU ERMGASSEN, E. K.; BALMFORD, A. How can higher-yield farming help to spare nature? *Science*, v. 351, p. 450-451, 2016.

PHALAN, B.; ONIAL, M.; BALMFORD, A.; GREEN, R. E. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science*, v. 333, p. 1289-1291, 2011.

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.

PIOTTO, D.; MONTAGNINI, F.; THOMAS, W.; ASHTON, M.; OLIVER, C. Forest recovery after swidden cultivation across a 40-year chronosequence in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. *Plant Ecology*, v. 205, p. 261-272, 2009.

RAYFIELD, B.; FORTIN, M.-J.; FALL, A. Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology*, v. 92, p. 847-858, 2011.

SAURA, S.; ESTREGUIL, C.; MOUTON, C.; RODRÍGUEZ-FREIRE, M. Network analysis to assess landscape connectivity trends: application to European forests (1990-2000). *Ecological Indicators*, v. 11, p. 407-416, 2011.

SCHNELL, J. K.; HARRIS, G. M.; PIMM, S. L.; RUSSELL, G. J. Quantitative analysis of forest fragmentation in the Atlantic forest reveals more threatened bird species than the current red list. *PLoS ONE*, v. 8, n. 5, p. e65357, 2013.

SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Nature*, v. 404, p. 72-74, 2000.

SODHI, N. S.; KOH, L. P.; BROOK, B. W.; NG, P. K. L. Southeast Asian biodiversity: An impending disaster. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 19, p. 654-660, 2004.

STOUFFER, B.; PEDERGAARD, B. Effects of forest fragmentation on understory plant diversity in

STOUFFER, P.; BIERREGAARD, K. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, v. 9, n. 5, p. 1085-1094, 1995.

STOUFFER, P. C.; JOHNSON, E. I.; BIERREGAARD, R. O.; LOVEJOY, T. E. Understory bird communities in Amazonian rainforest fragments: species turnover through 25 years post-isolation in recovering landscapes. *PLoS ONE*, v. 6, n. 6, p. e20543, 2011

STOUFFER, P. C.; STRONG, C.; NAKA, L. N. Twenty years of understory bird extinctions from Amazonian rain forest fragments: Consistent trends and landscape-mediated dynamics. *Diversity and Distributions*, v. 15, p. 88-97, 2009.

TAYLOR, P.; FAHRIG, L.; HENEIN, K.; MERRIAM, G. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, v. 68, p. 571-573, 1993.

TILMAN, D.; MAY, R. M.; LEHMAN, C. L.; NOWAK, M. A. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, v. 371, p. 65-66, 1994.

TRZCINSKI, M. K.; FAHRIG, L.; MERRIAM, G. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications*, v. 9, p. 586-593, 1999.

TSCHARNTKE, T.; CLOUGH, Y.; WANGER, T. C.; JACKSON, L.; MOTZKE, I.; PERFECTO, I.; VANDERMEER, J.; WHITBREAD, A. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation*, v. 151, p. 53-59, 2012.

TURNER, M. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, v. 91, p. 2833-2849, 2010.

TURNER, W.; SPECTOR, S.; GARDINER, N.; FLADELAND, M.; STERLING, E.; STEININGER, M. Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 18, p. 306-314, 2003.

UEZU, A.; METZGER, J. P. Time-lag in responses of birds to Atlantic forest fragmentation: restoration opportunity and urgency. *PLoS ONE*, v. 11, n. 1, p. e0147909, 2016.

URBAN, D.; KEITT, T. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, v. 82, p. 1205-1218, 2001.

URBAN, D. L.; MINOR, E. S.; TREML, E. A.; SCHICK, R.S. Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters*, v. 12, p. 260-273, 2009.

VILLARD, M.; TRZCINSKI, M. K.; MERRIAM, G. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation Biology*, v. 13, p. 774-783, 1999.

WEARN, O. R.; REUMAN, D. C.; EWERS, R. M. Extinction debt and windows of conservation opportunity in the Brazilian Amazon. *Science*, v. 337, p. 228-232, 2012.

WHITMORE, T. C. Potential impact of climatic change on tropical rain forest seedlings and forest regeneration. *Climatic Change*, v. 39, p. 429-438, 1998.

WILCOX, B. A.; MURPHY, D.D. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist*, v. 125, p. 879-887, 1985.

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

WRIGHT, S. J. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 20, p. 553-560, 2005.