



UNIVERSIDADE TÉCNICA DE LISBOA  
INSTITUTO SUPERIOR TÉCNICO

Estudos sobre os efeitos da fragmentação da  
paisagem na dimensão de uma população

Catarina Maria Queirós Monteiro Ventura Gavinhos  
(Mestre)

Dissertação para a obtenção do Grau de Doutor em  
Engenharia do Ambiente

Orientador: Doutor Henrique Miguel Leite de Freitas Pereira

**Júri**

Presidente: Reitor da Universidade Técnica De Lisboa

Vogais: Doutora Maria do Rosário Sintra de Almeida Partidário

Doutor Luís António de Matos Vicente

Doutor João José Pradinho Honrado

Doutor Tiago Morais Delgado Domingos

Doutor Henrique Miguel Leite de Freitas Pereira

Novembro de 2008

Estudos sobre os efeitos da fragmentação da  
paisagem na dimensão de uma população

Catarina Gavinhos

24 de Novembro de 2008

*Para o Rui, a Margarida e a Maria João*

## Resumo

Neste trabalho propusemos-nos responder às seguintes questões. Qual o papel que a capacidade de dispersão de uma espécie tem para a sua persistência numa paisagem atravessada por estradas? É possível encontrar um modelo de aproximação à média do modelo de Skellam em paisagens fragmentadas fonte-sumidouro? Usando o modelo de Skellam, o que é mais determinante para a persistência de uma espécie em paisagens fragmentadas fonte sumidouro, a perda de habitat ou a fragmentação? Qual o papel que a capacidade de dispersão de uma espécie tem na persistência de uma espécie em paisagens fragmentadas fonte sumidouro quando há perturbações estocásticas. Concluimos que quanto maior for a taxa de dispersão de uma espécie, mais esta é vulnerável à existência de estradas. Desenvolvemos um modelo de aproximação à média do modelo de Skellam em paisagens fragmentadas. Concluimos que a proporção de habitat fonte necessária para a persistência de uma espécie é maior para paisagens sem autocorrelação espacial. Demonstramos que existe uma capacidade de dispersão intermédia que é óptima para a persistência da população. Nas paisagens continente-ilha há uma capacidade de dispersão intermédia que é muito negativa para a probabilidade de persistência da espécie nas ilhas e quanto maior for a capacidade de dispersão, maior é a probabilidade de persistência da espécie nas ilhas.

**Palavras chave:** Fragmentação, estradas, aproximação à média, limiar de extinção, dispersão.

# ABSTRACT

In this work we would like to answer to the following questions: which is the role of a species dispersion ability in the persistence in a landscape crossed by roads? Is it possible to find a mean field model of the Skellam model in fragmented source-sink landscapes ? Using the Skellam model, what is more determinant for the persistence of a species in fragmented source-sink landscapes, the loss of habitat or the fragmentation? What is the role of dispersion ability of a species in the persistence of a species in fragmented source-sink landscapes when stochastic phenomena are added. We conclude that in landscapes crossed by roads, the highest is dispersion rate, more vulnerable is the species to the existence of roads. We develop a mean field model of the Skellam model in fragmented source-sink landscapes. We conclude that the proportion of source habitat necessary to the persistence of a species is higher for landscapes without spatial autocorrelation. We demonstrate the existence of an intermediate dispersion ability that is excellent for the persistence of the population, above that the species tends to extinguish itself. The extinction can also be prevented, increasing the dimension of the fragments or diminishing in the distance between fragments. In the mainland-island landscapes the intermediate dispersion rate is very negative for the probability of persistence of the species in the islands and the bigger the dispersion rate, the higher is the probability of persistence of the species in the islands.

**Key Words:** Fragmentation, roads, extinction threshold, mean-field model dispersion.

## Agradecimentos

Os meus mais sinceros agradecimentos ao Professor Henrique Miguel Pereira por toda a sua disponibilidade, apoio científico, e não só, concedidos para a elaboração desta dissertação. Agradeço também ao Professor Tiago Domingos todo o apoio prestado.

Os meus agradecimentos à Escola Superior Agrária do Instituto Politécnico de Castelo Branco, ao PRODEP-III por me ter concedido uma bolsa no âmbito da medida 5.3 e ao projecto EcoForSite financiado pela Fundação para a Ciência e Tecnologia.

Agradeço também à Inês Gomes, à Vânia Proença e à Cibele Queirós, por todo o apoio científico e pessoal que me deram para a elaboração deste trabalho.

Finalmente um grande bem haja á minha família, sobretudo aos seis avós das minhas filhas que foram incansáveis, e também um grande bem haja aos meus amigos. Sem o apoio de todos não teria sido possível a concretização deste projecto.

# Conteúdo

<b>1</b>	<b>Introdução</b>	<b>1</b>
1.1	Biodiversidade e alterações no habitat . . . . .	1
1.2	Aplicações dos estudos sobre fragmentação . . . . .	7
1.3	Modelos espaciais de dinâmica de populações . . . . .	9
1.3.1	Modelos baseados no indivíduo . . . . .	12
1.3.2	Modelos de metapopulações . . . . .	20
1.3.3	Modelo da difusão em paisagens fonte-sumidouro . . . . .	26
1.4	Organização da tese . . . . .	30
<b>2</b>	<b>Estradas e dispersão</b>	<b>34</b>
2.1	Introdução . . . . .	34
2.2	O modelo . . . . .	41
2.3	Resultados . . . . .	42
2.4	Discussão . . . . .	51
<b>3</b>	<b>Perda de habitat versus fragmentação de habitat em paisagens fonte-sumidouro</b>	<b>53</b>
3.1	Introdução . . . . .	53
3.2	As paisagens . . . . .	54

3.3	O Modelo . . . . .	58
3.4	Resultados . . . . .	69
3.5	Discussão . . . . .	70
<b>4</b>	<b>Capacidade de dispersão em paisagens fonte-sumidouro</b>	<b>74</b>
4.1	Introdução . . . . .	74
4.2	O modelo . . . . .	79
4.3	Resultados . . . . .	81
4.4	Discussão . . . . .	84
<b>5</b>	<b>Conclusões e trabalho futuro</b>	<b>86</b>



# Capítulo 1

## Introdução

### 1.1 Biodiversidade e alterações no habitat

A biodiversidade é um conceito muito genérico que consiste resumidamente na diversidade de todos os organismos vivos, sejam eles terrestres, aquáticos ou pertencentes a qualquer outro complexo ecológico. Este conceito inclui a diversidade intra-espécie, entre espécies e entre ecossistemas. A biodiversidade tem diminuído drasticamente ao longo dos últimos anos, em todos os níveis em que é possível mensurá-la.

Durante muito tempo, a perda de biodiversidade foi considerada uma consequência menor do progresso e bem-estar da humanidade. As evidências científicas da relação directa entre a biodiversidade e os serviços dos ecossistemas, ou seja, os benefícios que as pessoas podem retirar dos ecossistemas, e entre estes e o bem-estar da humanidade (figura 1.1), vieram despertar a sociedade desta letargia em que se encontrava. O Millennium Ecosystem Assessment (2005), uma avaliação do estado da biosfera, que contou com a colaboração de mais de 1000 cientistas

de todo o mundo, confirmou o declínio global da biodiversidade.

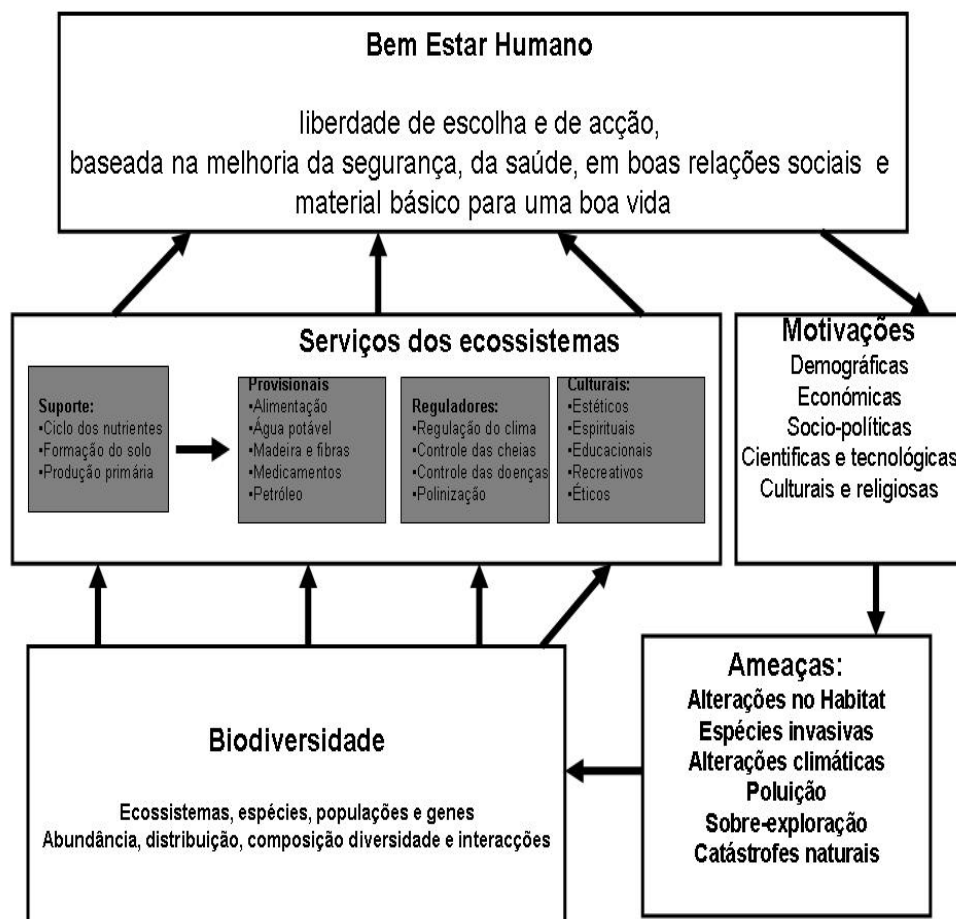


Figura 1.1: Visão conceptual das relações entre biodiversidade, funcionamento dos ecossistemas e o bem estar. Modificado a partir do Millennium Ecosystem Assessment (2005)

O papel e o valor da biodiversidade e os serviços de ecossistemas na redução da pobreza e na promoção de um desenvolvimento sustentável foi realçado pelo relatório Millennium Development Goals, que apela aos governos para revert-

erem a perda de recursos ambientais. A Convenção da diversidade biológica (CBD), assinada por 180 governos, reconhece a importância da biodiversidade no desenvolvimento, nomeadamente através do denominado Objectivo 2010, que preconiza uma redução significativa da taxa actual de perda de biodiversidade como um contributo para o combate à pobreza e para benefício de toda a vida na Terra.

O Millennium Ecosystem Assessment constrói vários cenários que permitem aos decisores ter uma ideia do que podem fazer para travar a perda de biodiversidade (figura 1.2).

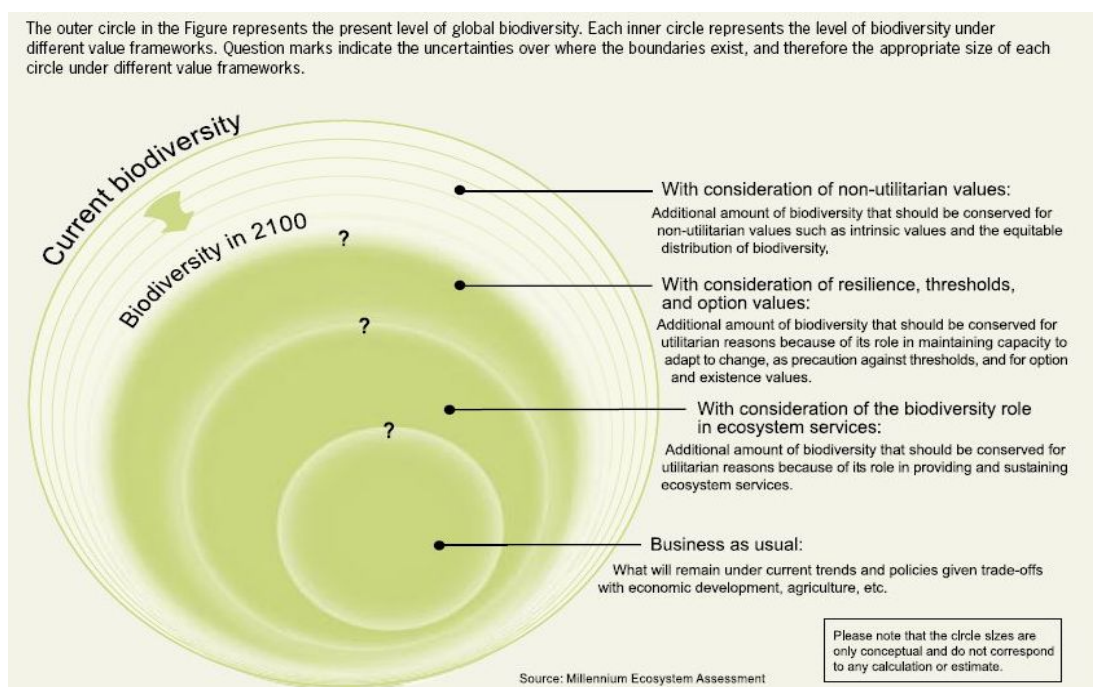


Figura 1.2: Conservação da biodiversidade assumindo vários cenários. Qualquer um deles prevê uma diminuição da biodiversidade no futuro, mas, depende das opções tomadas agora, a dimensão da perda. Retirado do Millennium Ecosystem Assessment (2005).

Neste trabalho estudamos em particular os efeitos da perda e fragmentação de habitat na biodiversidade, uma das suas maiores ameaças. Por exemplo, as taxas de extinção das espécies endémicas nas muitas ilhas em vários pontos do mundo têm aumentado substancialmente, sobretudo naquelas em que houve maiores perdas de vegetação nativa (Whittaker, 1998; Goombridge and Jenkins, 2002; Brook et al, 2003).

No sudeste asiático, nomeadamente em Singapura, vários estudos científicos alertam para uma catástrofe em termos de biodiversidade. Na figura 1.3 podemos observar os níveis de extinção já registados e os previstos tanto em Singapura como em todo o Sudeste Asiático.

Apesar de haver vários motivos para esta perda de biodiversidade o maior e mais significativo é a perda de habitat natural que se verificou e verifica no Sudeste Asiático. A deflorestação é dramática em todo o Sudeste Asiático, onde entre 1880 e 1980 a média anual de perda de floresta foi de 0.3% (Flint, 1994). Singapura sofreu uma deflorestação maciça (> 95%) inicialmente para a transformação em terrenos agrícolas e posteriormente para urbanização e industrialização (Corlett, 1992). O estudo de Brook et al (2003) constatou taxas substanciais de extinções observadas, documentadas, e inferidas, comparando com o que ocorria em Singapura antes da perda de Habitat. Extrapolações baseadas no modelo espécie-área, calibrado para a perda de biodiversidade em Singapura, indicam que a taxa actual de destruição de habitat no Sudeste Asiático irá resultar na perda de 13 – 42% de populações regionais de todas as espécies em 2100, e pelo menos metade dessas extinções são extinções globais (Brook et al, 2003).

Algo semelhante aconteceu em diversas ilhas. Alguns autores acreditam que a diversidade de aves poderia ser 20% superior ao que é se os humanos não tivessem

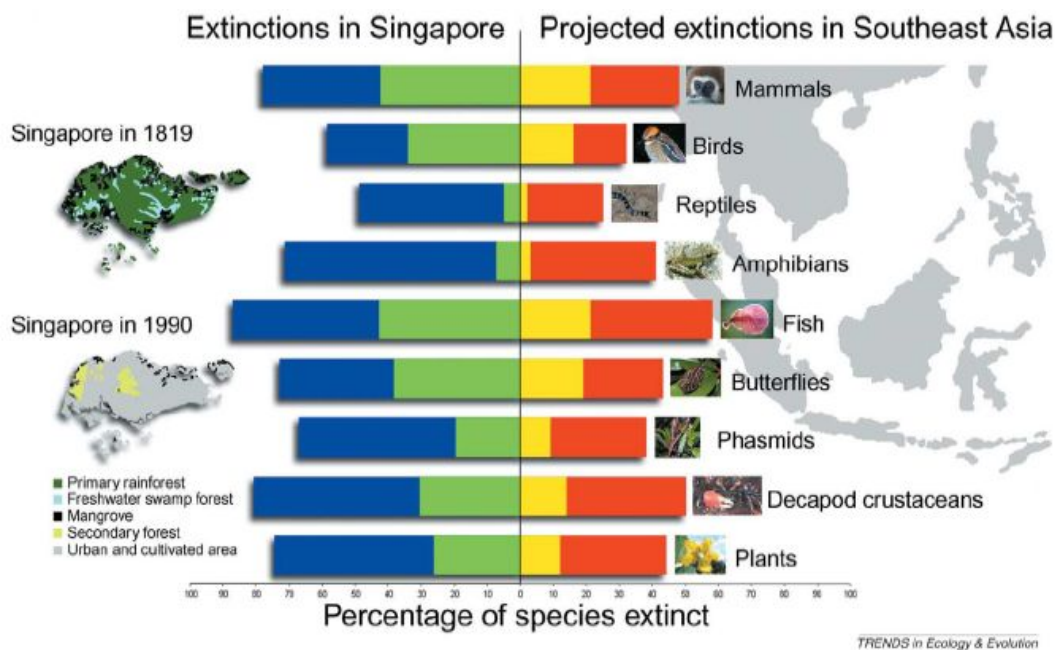


Figura 1.3: Extinção de populações em Singapura e no Sudeste Asiático. As barras verdes e azuis representam as extinções registadas e previstas para Singapura respectivamente. As barras amarelas e vermelhas representam as projecções máximas e mínimas do número de extinções no Sudeste Asiático, respectivamente. Retirado do artigo de N. Sodhi et al. (2000)

colonizado as ilhas do Pacífico (Whittaker, 1998).

Os efeitos da perda e fragmentação de habitat na biodiversidade são os principais objectos de estudo desta dissertação. Existe uma primeira dificuldade que consiste em definir os conceitos de perda de habitat e fragmentação de habitat. Perda de habitat não é o mesmo que fragmentação de habitat, apesar de normalmente co-ocorrerem na mesma paisagem. É uma das questões que podemos formular em relação à alteração de habitat é desde logo esclarecer o que importa mais, a perda ou a fragmentação do habitat? L. Fharig (2002), entre

outros, afirma que a perda de habitat é por si só mais importante para a perda de biodiversidade. Então uma segunda questão que podemos pôr é saber até que ponto, havendo perda de habitat, uma maior ou menor fragmentação do habitat remanescente é importante para a preservação da biodiversidade. A resposta a estas questões é um dos objectivos do nosso trabalho.

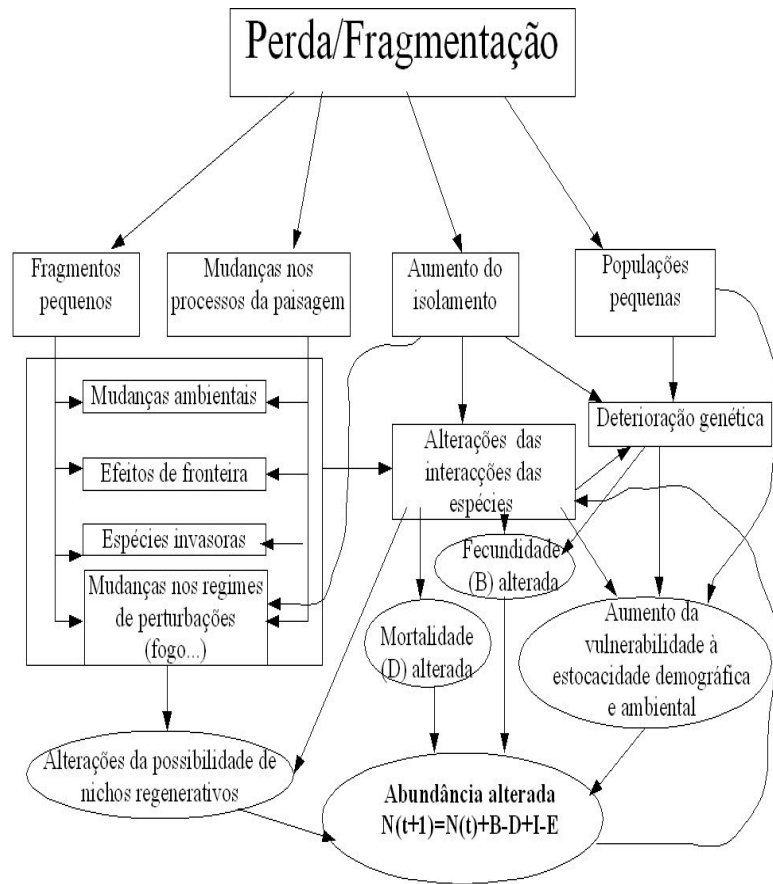


Figura 1.4: Adaptação do modelo conceptual proposto por Hobbs e Yates (2003)

Se analisarmos o modelo conceptual da figura 1.4, proposto por Hobbs e Yates (2003), para os efeitos da mudança da paisagem sobre as plantas, podemos constatar que são muitos os factores ligados à fragmentação de habitat que podemos

estudar, da mudança de ciclos do fogo à diminuição da variabilidade genética. Convém por isso definirmos objectivos bem mais modestos de estudo. Assim preocupamo-nos com a análise dos efeitos espaciais da perda e fragmentação de habitat na dinâmica de uma população. Em particular estamos interessados nos aspectos da dispersão que podem contribuir para o risco de extinção de uma espécie e também os aspectos da dispersão quando é acrescentada a capacidade demográfica ou ambiental.

## 1.2 Aplicações dos estudos sobre fragmentação

Os estudos sobre fragmentação e perda de habitat têm inúmeras possibilidades de aplicação. Lindenmayer, D.B. e Fischer, J. no seu recente livro “Habitat Fragmentation and Landscape Change-An Ecological and Conservation Synthesis” (2006), resumem as acções conservacionistas a dois tipos de acções:

- Estratégias de gestão baseadas na configuração das paisagens;
- Estratégias de gestão baseadas nas espécies e nos seus processos.

Em relação às primeiras identificaram cinco tipos de acções possíveis:

- Manutenção ou restauração de grandes fragmentos de vegetação nativa estruturalmente complexos;
- Manutenção ou restauração de matrizes estruturalmente semelhantes à vegetação nativa;
- Manutenção ou restauração de abrigos, “buffers”, em redor de áreas sensíveis;
- Manutenção ou restauração de corredores e passagens;

- Manutenção ou restauração da heterogeneidade das paisagens e a manutenção dos gradientes ambientais.

E também cinco medidas em relação à segunda estratégia:

- A manutenção de espécies chave, interações entre espécies e diversidade funcional;
- A manutenção ou a aplicação dos regimes de perturbação apropriados;
- A manutenção de espécies com maior probabilidade de extinção;
- Controlar as espécies invasoras que forem mais agressivas e abundantes;
- Minimizar os processos de ameaça específicas de cada ecossistema.

Como exemplo da aplicação de algumas destas medidas, podemos referir o parque de Iguazu no Brasil ,criado em 1939, considerado pela UNESCO Património Natural da Humanidade.

O Parque Nacional do Iguazu localiza-se no extremo Oeste do Paraná, na fronteira entre o Brasil e a Argentina. Este parque e o vizinho parque argentino do Iguazú compõem um complexo de 250 mil hectares de floresta protegida, com uma grande biodiversidade, concentrada na remanescente Mata Atlântica, um grande banco genético, bem como magníficos cenários naturais.

O Parque criou uma escola onde são dados cursos, palestras e conferências na tentativa da sensibilização da sociedade civil para a conservação da natureza e desenvolvimento sustentável. As viagens dentro do parque são feitas em autocarros não poluentes. O parque oferece um grande conjunto de actividades desportivas e de lazer (passeios, canoagem, rapel, passeios de bicicleta...). As parcerias empresariais permitiram ter recursos suficientes para pagar aos antigos caçadores,



pescadores e madeireiros, que agora utilizam os seus conhecimentos na defesa do desenvolvimento sustentável. Além de todas estas actividades ecoturísticas, a agricultura circundante é planeada em conjunto pelo parque e pelos agricultores de forma a assegurar a conservação do meio ambiente.

Uma das medidas mais recentes relativas ao Parque foi a construção, em 2003, do Corredor de Biodiversidade de Santa Maria, com 70 km de comprimento (figura 1.5). Este corredor, que junta unidades de conservação não só do Brasil, mas também do Paraguai e da Argentina, tem como principal objectivo a dispersão dos genes entre as áreas naturais remanescentes para assim contribuir para a preservação das espécies. Mas serve também para que vários projectos de investigação monitorizem a biodiversidade desta área.

É de extrema importância monitorizar o que acontece sempre que alguma alteração é feita no sentido da preservação. A existência de uma rede global de monitorização da biodiversidade como defendem H. Pereira e D. Cooper (2006), poderia ajudar à recolha de dados para vários indicadores adoptados pela CBD e ir de encontro ao Objectivo 2010 (figura 1.6). Pode também, a mais longo prazo, permitir a compreensão das mudanças na biodiversidade e, conseqüentemente, estarmos mais bem preparados para dar as melhores respostas no combate às causas da perda de biodiversidade.

### **1.3 Modelos espaciais de dinâmica de populações**

Depois de uma breve introdução sobre a importância do estudo da fragmentação e perda de habitat, vamos expor três dos tipos de modelos mais usados para modelar a dinâmica de uma população em paisagens fragmentadas que também



Figura 1.5: Corredor de Biodiversidade de Santa Maria

são largamente usados para estudar a influencia da capacidade de dispersão de uma espécie na sua manutenção.

A modelação de dinâmica de populações é à partida extremamente complicada, pois tal como J. Rougharden (1998) afirmou, a Ecologia é diferente da física porque há uma ausência de factos e leis universais. No entanto, como afirma P. Turchin (1998, 2003), existem semelhanças entre os fundamentos lógicos da dinâmica de populações e a mecânica clássica. Peter Turchin fez mesmo uma analogia entre os princípios da mecânica de Newton e três princípios que ele considera fundamentais para a dinâmica de populações

1. Uma população cresce ou decresce exponencialmente desde que as condições

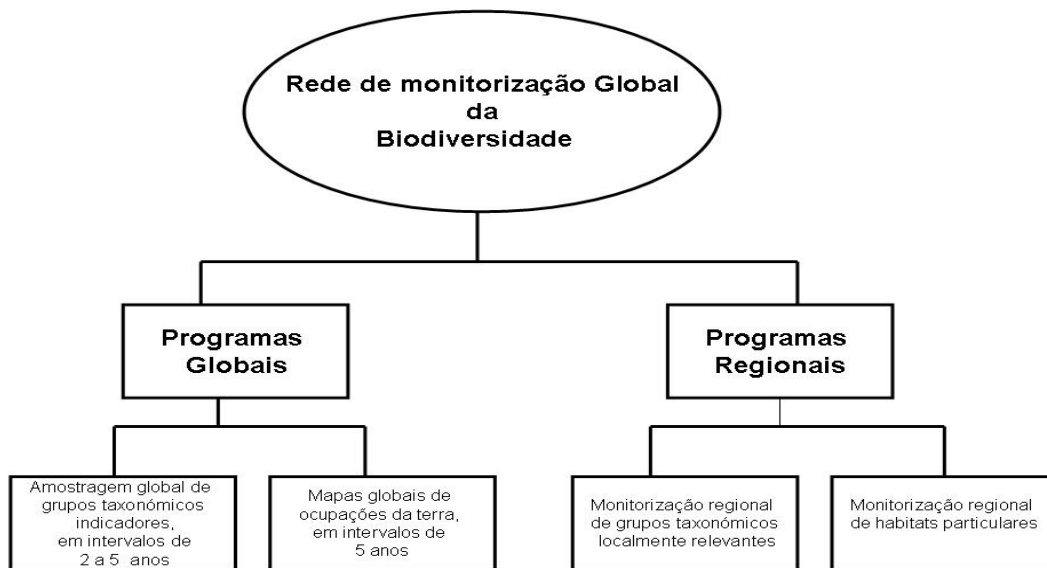


Figura 1.6: Organização hierárquica da rede global de monitorização da biodiversidade. A rede integra programas globais e regionais e ambos os tipos de programas monitorizarão duas componentes da biodiversidade: espécies e ecossistemas.

ambientais se mantenham constantes;

2. Uma população não pode crescer para sempre;
3. Um sistema “puro” de bem-consumidor (um sistema no qual as taxas de mudança per capita de ambas as populações não depende das suas próprias densidades) exhibe inevitavelmente oscilações instáveis (sem pontos de equilíbrio).

E os dois primeiros princípios estão consagrados nos modelos que vamos expor.

### 1.3.1 Modelos baseados no indivíduo

A busca de regras ou leis na Ecologia levou e leva muitos ecológicos a procurarem formalizar o estudo dos fenômenos ecológicos através de modelos que tenham uma solução analítica, de uma forma geral simples e muito robusta (Maynard Smith, 1974). No entanto esta procura louvável emperra muitas vezes na diversidade de fenômenos ecológicos existentes na natureza. Um modelo matemático, pode não ter uma solução simples, ou mesmo não ter uma solução analítica. Por exemplo modelos não lineares, mesmo os mais simples, são de difícil resolução analítica e podem mesmo dar origem a dinâmicas caóticas que são imprevisíveis (May, 1989; Hastings et al., 1993). E a não linearidade em sistemas ecológicos é mais comum que a linearidade (May, 1986). O que acontece nestes casos, e mesmo em outros mais simples, é que estes modelos são resolvidos numericamente, recorrendo a simulações, o que na prática os põe em pé de igualdade com os IBM's no que toca a dificuldades computacionais. É de realçar que várias concepções importantes sobre a estrutura e a evolução de comunidades por meio de interações bióticas e estocacidade ambiental têm sido construídas sobre uma mesma base matemática, encerrada dentro de uma família de poucas equações (MacArthur Levins, 1967; Levin, 1970; Levins, 1979; Tilman, 1982; Holt, 1984; Holt et al., 1994; Abrams, 1999; Abrams, 2000). Mas o progresso da Ecologia teórica deve contar com os IBM's uma vez que estes são mais flexíveis (figura 1.7).

A característica fundamental de um Modelo Baseado no Indivíduo, IBM (do inglês Individual Based Model), é que utiliza o indivíduo como unidade básica. Ou seja uma população, ou melhor, a densidade populacional, não é a variável, como nos modelos tradicionais, mas sim o conjunto das entidades discretas que a compõe. Por exemplo no modelo de crescimento exponencial de uma população

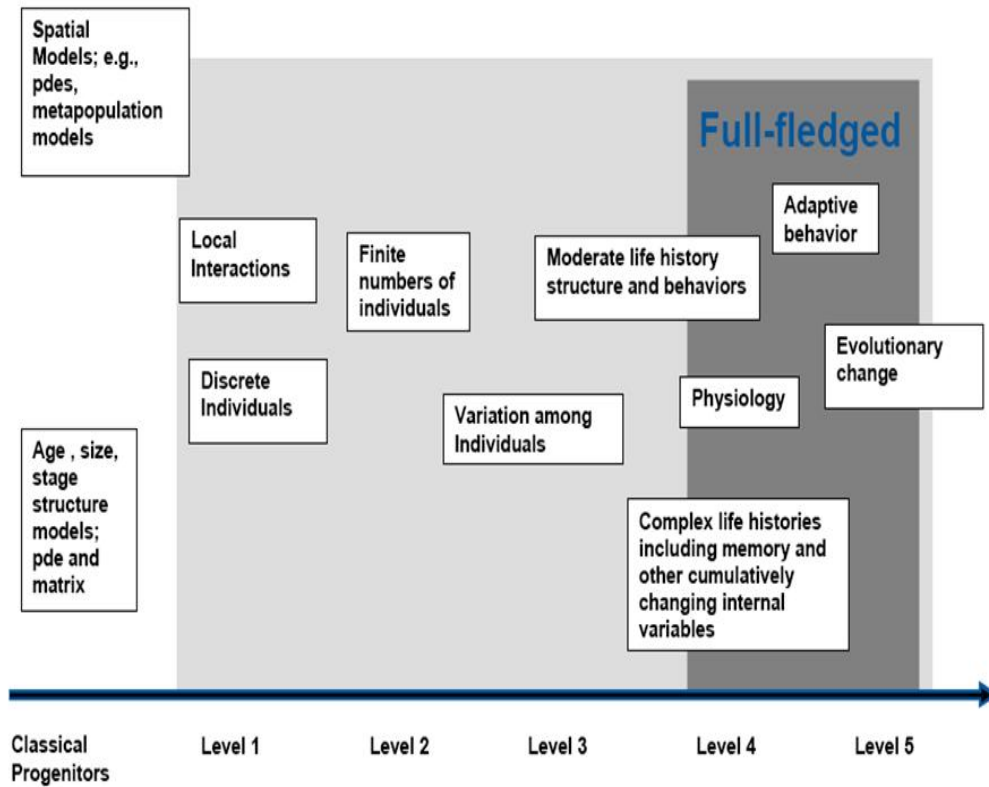


Figura 1.7: Estado da arte da modelação ecológica resumido por DeAgelis e Mooij (2005).

a variável é a densidade populacional que aumenta ou diminui conforme a regra definida pela equação diferencial:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

onde  $N$  é a densidade populacional da espécie e  $r$  é a sua taxa de crescimento. A variável  $N$  pode ter um qualquer valor real num determinado instante e a

existência de indivíduos é apenas implícita. Além disso a taxa de crescimento  $r$  não se refere à taxa de crescimento do número de indivíduos, mas sim a por exemplo à média da população. Se quisermos atender a mais parâmetros para o estudo desta população teórica podemos fazê-lo, tentando incluí-los no nosso problema. Por exemplo se existe uma capacidade de carga,  $K$ , do habitat da espécie, o modelo usado passa a ser o modelo de crescimento logístico:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

Sendo estes exemplos os mais simples, servem para perceber que nos modelos tradicionais de crescimento de populações tentam aglomerar-se as características de uma determinada população. Ao invés, nos IBM's, sendo a variável o indivíduo podem associar-se determinado tipo de características individualmente, como por exemplo o género, a idade mínima de maturação, a longevidade ou até outras que variam com o tempo, como a idade, o peso e a fecundidade. No entanto o objectivo dos IBM's continua a ser o do conhecimento da população e não de cada um dos indivíduos (figura 1.8).

Volker Grimm (1999) sugere algumas "regras" para a modelação baseada no indivíduo:

1. A modelação baseada no indivíduo é apenas mais uma forma de modelar. O seu objectivo é representar uma abstracção desenhada para explorar potenciais respostas a uma questão.
2. Manter os IBM's o mais simples possível (como em qualquer outro tipo de modelo).
3. O objectivo dos IBM's é perceber (como em qualquer outro tipo de modelo).

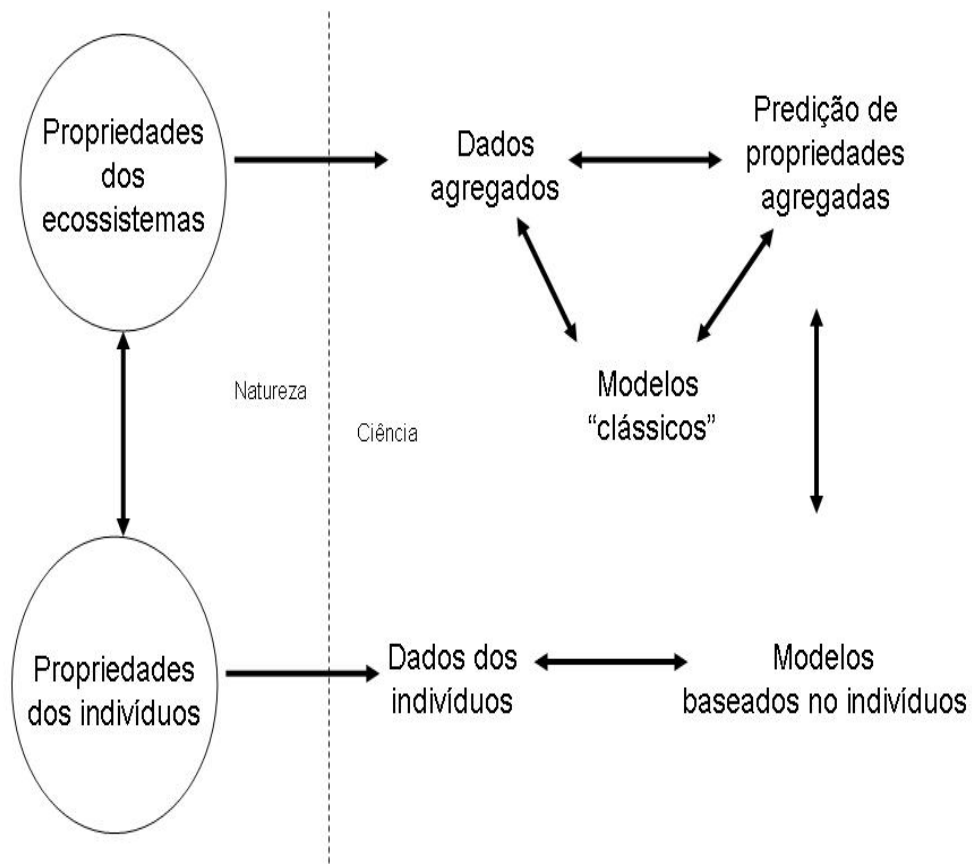


Figura 1.8: Ligações entre a natureza, dados, modelos clássicos e IBM's

4. As experiências são uma boa forma de perceber os IBM's. Normalmente são demasiado complicados para se perceberem apenas com lápis e papel. É importante o uso dos computadores.
5. Os IBM's são mais úteis quando a questão começa com um padrão observado na Natureza.
6. Os IBM's devem fazer uma ponte com as variáveis de estado e a teoria ecológica clássica.

7. Os modeladores devem procurar oportunidades para analisar IBM's e modelos clássicos usando os mesmos dados.
8. A definição de indivíduo é flexível e deve ser adaptada à questão.
9. Fazer experiências com IBM's, desenvolvendo-os para diferentes níveis de agregação. O poder dos IBM's é perceber fenómenos que atravessem níveis de agregação.

É também Volker Grimm que em conjunto com outros autores (2006), tentam protocolar o que é um modelo baseado no indivíduo. Mas é inevitável e até salutar alguma sobreposição deste conceito com outras formas de modelação.

Populações com um pequeno número de indivíduos correm maiores riscos de extinção tanto por mecanismos internos, estocacidade demográfica, como externos, estocacidade ambiental (Pimm et al., 1988; Pimm, 1991; Lande, 1993). A natalidade numa população pequena pode ser afectada negativamente, por exemplo, pela diminuição da hipótese dos indivíduos encontrarem parceiros para acasalamento (quando a reprodução em questão é sexuada) (Hackney e McGraw, 2001). A probabilidade que eventos catastróficos de mortalidade dizimem por completo, ou quase, uma população com poucos indivíduos é maior e cresce ainda mais se os indivíduos estiverem localizados de forma agregada no espaço. Além disso, eventos genéticos importantes como a endogamia são também potencializados em populações pequenas (Futuyma, 1992). De uma forma geral os modelos clássicos falham em reproduzir processos que ocorrem em populações pequenas, pois, nelas, cada indivíduo assume uma grande importância. Por isso, a modelação de um pequeno número de indivíduos, sendo estes entidades discretas, não pode ser feita adequadamente por meio de valores médios, ou mesmo por dis-



tribuições contínuas, que não representam explicitamente os indivíduos de uma população (Caswell e John, 1992). Essa limitação apresenta consequências importantes, que se agravam com uma maior variabilidade individual (De Angelis e Rose, 1992).

Quando falamos de modelos não espaciais, estamos a assumir implicitamente que estamos a trabalhar num espaço homogéneo, dentro do qual os indivíduos estão todos submetidos às mesmas condições. Ora isto só acontece quando estamos a estudar uma espécie com uma capacidade de dispersão óptima e quando os intervalos de tempo simulados são muito grandes. Assim, tal como se inclui o espaço para estudar a dinâmica de uma população com crescimento logístico ou qualquer outro modelo clássico, também se inclui nos IBM's a variável espaço. Os IBM's espacialmente explícitos são muitas vezes confundidos com autómatos celulares, e existe realmente uma sobreposição entre estes dois tipos de modelos. Os autómatos celulares são muito semelhantes aos IBM's espacialmente explícitos baseados em grelhas e que não modelem o movimento. No entanto nos autómatos celulares as células são idênticas enquanto que nos IBM's a ocupação das grelhas pode ser parcial e permite a existência de tipos distintos de indivíduos na mesma grelha.

Para dar um exemplo de um IBM que nós poderíamos ter utilizado neste trabalho sobre dinâmica de populações em paisagens fragmentadas, vamos expor o IBM desenhado por Pereira e Daily (2006). Trata-se de um IBM espacialmente explícito que começa por criar duas entidades: uma paisagem e uma população de fêmeas. A paisagem é uma grelha com dois ou mais tipos de células. O número inicial de fêmeas,  $\xi$ , na paisagem é escolhido aleatoriamente. Em cada unidade de tempo o modelo segue as seguintes regras:

1. Os indivíduos com idade superior à da maturação,  $\beta$ , reproduzem-se.
2. A mortalidade adulta depende da probabilidade de sobrevivência,  $s$ .
3. Os juvenis dispersam-se.
4. Os juvenis estabelecem um domínio vital.
5. Dá-se a mortalidade dos juvenis que não estabeleceram um domínio vital.

Chegadas à idade de maturação as fêmeas reproduzem-se tendo um número de crias que seguem uma distribuição de Poisson, com média igual à da fecundidade das fêmeas:

$$b = b_0 \sum_{i=0}^T H(x_i) \omega(x_i),$$

onde  $b_0$  é a fecundidade máxima,  $x_i = (x, y)$  é a célula  $i$  do domínio vital,  $H(x)$  é uma função que fornece os valores da afinidade de cada indivíduo a cada habiata (entre 0 e 1) e  $\omega(x)$  é uma função peso que valoriza as células mais próximas do centro do domínio vital de cada indivíduo, favorecendo formas arredondadas para os domínios vitais. Assim consegue-se que a fecundidade de um indivíduo esteja ligada à qualidade da célula no seu domínio vital. Esta assumpção é suportada pela teoria da busca de alimentos óptima (Krebs, 1986; Pereira e Daily, 2007). Não há ratio de sexo uma vez que todos os indivíduos são fêmeas. Após a reprodução as fêmeas morrem com uma probabilidade  $1 - s$ . Assim que isso acontece as células do seu domínio vital passam a estar livres para outros indivíduos. Depois de dispersar os juvenis têm de estabelecer um domínio vital. O modelo analisa as células que o circundam de forma a estabelecer o território de acordo com a desocupação das células e a forma do território final, tudo isto maximizando a fecundidade  $b$ . Se mais do que uma célula obedece a este critério,

então a célula é escolhida ao acaso entre estas. A dimensão do domínio vital é o mesmo para todos os indivíduos e é dado pelo valor  $T$ , que é a dimensão de um vector que contém o número de células do domínio vital. Em cada célula estabelece-se a ligação de afinidade que cada uma tem com indivíduo. O ninho é estabelecido no centro do domínio vital. No caso de  $T = 1$  os indivíduos apenas dispersam. Os juvenis que não conseguem estabelecer um domínio vital depois de um determinado tempo são removidos da população como vítimas da dependência da densidade (figura 1.9).

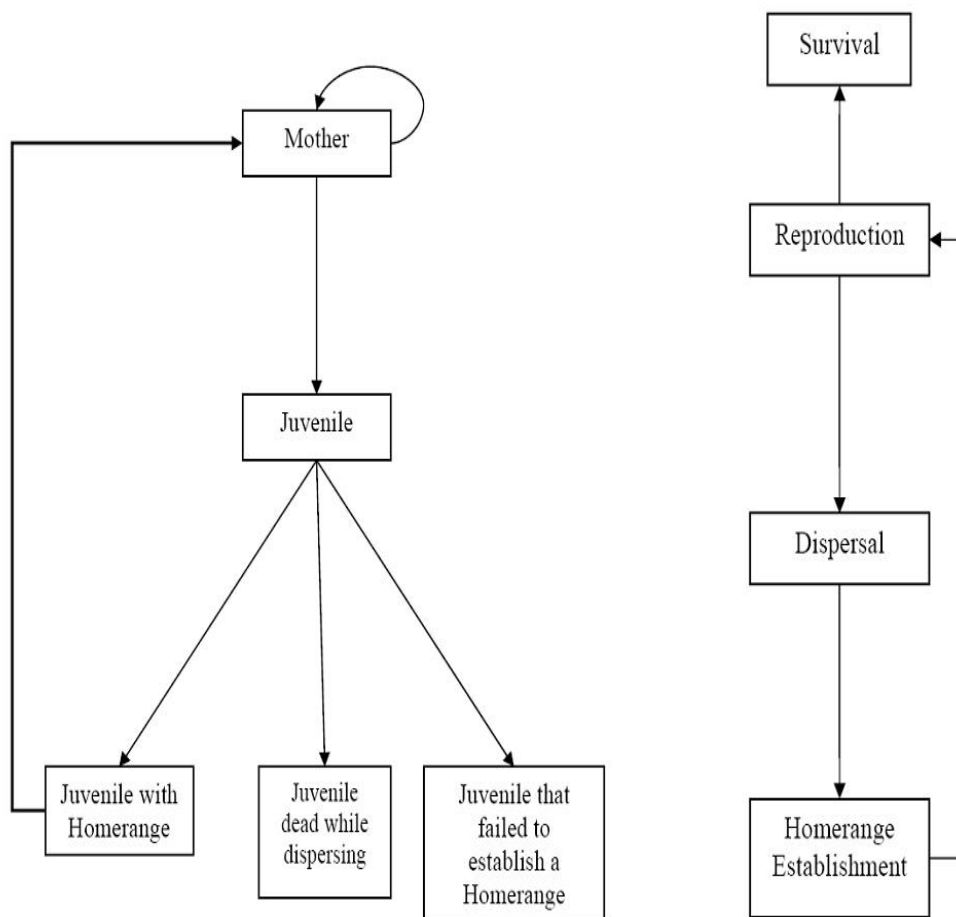


Figura 1.9: Esquema do IBM descrito

Em todo o nosso trabalho poderíamos ter optado por um modelo parecido com este para responder às nossas questões, no entanto procuramos antes um modelo com um menor número de parâmetros, o mais generalista possível, de fácil aplicabilidade e sempre que possível com solução analítica.

É relativamente consensual que modelos mais precisos, como podem ser os IBM's, não têm, por outro lado, uma grande capacidade de generalização (Levins, 1968) e portanto apesar de até estarem eventualmente mais próximos da realidade, uma vez que uma população é de facto um conjunto discreto de indivíduos, são muitas vezes preteridos pelos modelos mais clássicos para modelar os fenómenos ecológicos mais prementes, até porque a quantidade de parâmetros necessário num IBM é muitas vezes superior e de difícil tratamento matemático.

### 1.3.2 Modelos de metapopulações

O conceito de metapopulação (figura 1.10), o mais usado no estudo da dinâmica de populações em paisagens fragmentadas (Hanski, 1991), é o seguinte: considera-se a população distribuída em fragmentos; cada fragmento tem uma taxa de colonização, dependente da distância aos outros fragmentos, e uma taxa de extinção, dependente da dimensão do fragmento. Usa-se toda esta informação para modelar a dinâmica da população em causa, tendo em conta que os processos que dominam os modelos de metapopulações são:

- Extinção de populações locais (um fragmento ocupado passa a estar desocupado)
- Colonização ou o estabelecimento de uma população local (um fragmento desocupado passa a estar ocupado)

A versão de Levins (1970) assume que  $F$ , o número de fragmentos de habitat disponíveis, é constante e que todos os fragmentos têm a mesma dimensão e “qualidade”. Neste modelo os fragmentos dividem-se entre ocupados e vazios e a dinâmica local em cada fragmento é ignorada. Sendo  $O$  o número de fragmentos ocupados e  $V$  o número de fragmentos vazios, assume-se então que cada indivíduo no fragmento, produz um número  $c$  de indivíduos, por unidade de tempo, que vão colonizar os fragmentos vazios a uma taxa  $\frac{V}{F}$ . Assume-se que a taxa de extinção nos fragmentos ocupados é  $e$ . As equações que representam este sistema são então:

$$\begin{aligned}\frac{dO}{dt} &= cO\frac{V}{F} - eO \\ \frac{dV}{dt} &= -cO\frac{V}{F} - eO.\end{aligned}$$

Dividindo a primeira equação por  $F$  e definindo  $\frac{O}{F} = P$ , a fracção de fragmentos ocupados, e  $\frac{V}{F} = 1 - P$ , a fracção de fragmentos vazios, então obtém-se o modelo de metapopulação de Levins:

$$\frac{dP}{dt} = cP(1 - P) - eP,$$

onde  $P(t)$  é a fracção de fragmentos ocupados no instante  $t$ ,  $c$  é a taxa de colonização e  $e$  é a taxa de extinção. Aqui consideram-se um número infinito de fragmentos todos nas mesmas condições, mas com uma dinâmica local de cada fragmento absolutamente independente da dinâmica local dos outros fragmentos.

Com estes conceitos de colonização ligada à distância e extinção ligada à dimensão, a dinâmica do sistema segue a chamada regra de Levins (Hanski, 1986): “Uma condição suficiente para a persistência de uma metapopulação é que o número de fragmentos que restam depois de uma redução de habitat exceda o

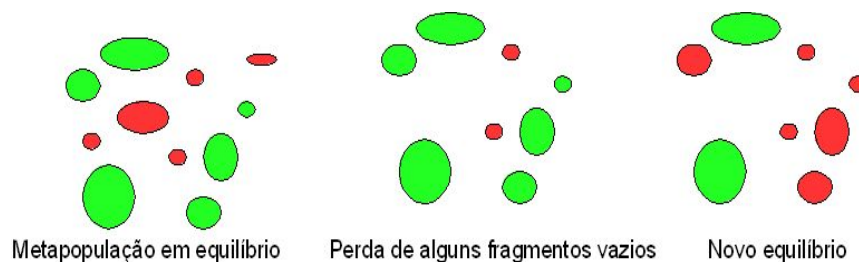


Figura 1.10: A população em equilíbrio ocupa os fragmentos a verde, os fragmentos a vermelho estão vazios. Alguns fragmentos vazios são destruídos e a metapopulação tem agora um novo equilíbrio.

número de fragmentos de habitat vazios anteriores à redução de habitat.” Ou seja se pensarmos qual a condição de equilíbrio da metapopulação podemos observar que é atingida quando a proporção de habitat’s ocupados é:

$$P = 1 - \frac{e}{c}.$$

Supondo que uma proporção  $h$  de fragmentos resta depois da destruição, o modelo passa então a ser:

$$\frac{dP}{dt} = cP(h - P) - eP,$$

onde  $P$  continua a ser a proporção de fragmentos ocupados relativamente ao número inicial de fragmentos. A proporção de fragmentos ocupados relativamente apenas aos que restam é  $P_r = \frac{P}{h}$ . A equação anterior indica-nos que, em equilíbrio,

$$P = h - \frac{e}{c}.$$

Como a espécie persiste se  $P > 0$ , obtemos então a regra de Levins:

$$h > \frac{e}{c} = 1 - P.$$

Esta regra, no entanto, subestima a proporção de habitat mínimo para que uma metapopulação persista. Também não conta com a dinâmica das migrações, em particular com o *efeito de refúgio* (Brwon e Kodric-Brwon, 1977) que preconiza ser mais provável que os indivíduos migradores colonizem um fragmento já com alguns indivíduos do que um fragmento vazio. No entanto, vários autores (Lande, 1987; Bascompte et Solé, 1996; Hanski e Ovaskainen, 2000) usaram modelos de metapopulações com alterações ao modelo clássico de Levins (1970) de forma a evitar as falhas deste, para mostrar que existe um limiar de extinção caracterizado pela dimensão da população e área dos fragmentos, que se concretiza quando as taxas de extinção são superiores às taxas de colonização. Este limiar coincide com a proporção mínima de habitat necessário à persistência da espécie.

Ilkka Hanski (1994) propôs então o seguinte modelo de metapopulações: Assumindo a existência de um conjunto de fragmentos  $Y$ , no qual ocorre a espécie  $X$  numa dinâmica, em "equilíbrio", colonização-extinção; assumindo que a dinâmica local ocorre a uma velocidade muito maior que a dinâmica da metapopulação, o que permite ignorar a dinâmica local em todo os estudos da metapopulação; assumindo também que se o fragmento  $i$  está vazio no ano  $t$ , então no ano  $t+1$  vai ser ocupado com a probabilidade constante  $C_i$  e que se estiver ocupado no ano  $t$ , vai ficar vazio no ano  $t+1$  com a probabilidade constante  $E_i$ . Então a ocupação do fragmento  $i$  é descrita por uma cadeia de Markov, linear, de primeira ordem e com dois estados. A probabilidade estacionária do fragmento  $i$  estar ocupado,  $J_i$ , a chamada função de incidência é dada pela expressão:

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i}$$

Assumindo agora que todos os fragmentos têm a mesma densidade em equilíbrio da espécie  $X$ , então a dimensão de uma população local num fragmento ocupado  $i$  é directamente proporcional à área do fragmento,  $A_i$ . Como a probabilidade de extinção tipicamente depende da dimensão da população então assume-se que a probabilidade de extinção é dado por:

$$E_i = \frac{e}{A_i^x} \quad \text{se } A_i > e^{\frac{1}{x}}$$

$$E_i = 1 \quad \text{se } A_i \leq e^{\frac{1}{x}},$$

onde  $e$  e  $x$  são duas constantes. Como  $E_i$  é igual à unidade se  $A_i$  for igual ou menor que  $e^{\frac{1}{x}}$ , ficamos a saber qual a dimensão crítica da área de  $A_i$ , chamemos-lhe  $A_0$ , a partir da qual a probabilidade de extinção da população local no fragmento num ano é 1. O parâmetro  $x$  indica uma maior ou menor dependência do risco de extinção em relação à dimensão do fragmento e portanto em relação à dimensão da população.

A probabilidade de colonização do fragmento  $i$  é função do número de imigrantes que, por ano, chegam ao fragmento  $i$ . Denotando esse número por  $M_i$  e supondo que é constante ao longo do tempo, pode-se assumir a seguinte relação entre a probabilidade de colonização e o número de imigrantes:

$$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + y^2}$$

onde o parâmetro  $y$  determina a velocidade com que a probabilidade de colonização,  $C_i$ , se aproxima da unidade.

Supondo que  $M_i = \beta S_i$ ,

$$S_i = \sum_{j \neq i} p_j e^{-\alpha d_{ij}} A_j, \quad p_j = \begin{cases} 1, & \text{se o frgmento está ocupado;} \\ 0, & \text{se o fragmento está vazio} \end{cases},$$



onde  $d_{ij}$  é a distância entre os fragmentos  $i$  e  $j$ ,  $\alpha$  é a constante que estabelece a taxa de sobrevivência dos migrantes ao longo da distância  $d_{ij}$  e  $\beta$  é uma constante que é o produto de várias componentes, incluindo a densidade dos indivíduos nos fragmentos, a taxa de emigração e a fracção de emigrantes que saem do fragmento  $j$  na direcção do fragmento  $i$ . A constante  $\beta$  é de uma forma geral desconhecida, no entanto há formas de contornar esse problema. Sabendo que  $M_i = \beta S_i$ , tem-se:

$$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + y^2} = \frac{1}{1 + (\frac{y}{S_i})^2},$$

onde  $y' = \frac{y}{\beta}$  é a combinação destes dois parâmetros que descreve, portanto, a capacidade de colonização da espécie. Assim bons colonizadores, pouco afectados pelo isolamento, têm  $y'$  pequenos. É muitas vezes possível estabelecer  $y$  a partir de algumas experiências e nesses caso é fácil, usando a equação anterior, estimar  $y'$ .

Resumindo com este modelo a probabilidade de ocupação do fragmento  $i$  é dada por:

$$J_i = \frac{1}{1 + (1 + \frac{y'}{S_i})^2 \frac{e}{A_i^x}}.$$

Assim para a aplicação deste modelo os dados necessários são as áreas dos fragmentos,  $A_i$ , a localização espacial dos fragmentos para o cálculo das distâncias entre eles,  $d_{ij}$ , dados de presença-ausência da espécie nos fragmentos num ano (podemos escolher outra unidade de tempo), e o valor do parâmetro  $\alpha$  que estabelece a distribuição das distâncias de migração e que pode ser obtido usando dados de marcação-recaptura. Depois encaixamos os dados no modelo e considerando  $p_i$  a variável dependente resolvemos o problema através de uma regressão não linear usando a estimativa de máxima verosimilhança.

Os modelos de metapopulação têm no entanto algumas limitações. Apesar de largamente usados no estudo de dinâmica de populações, a verdade é que estamos longe de poder generalizar este conceito a todas as espécies. Por exemplo, as áreas entre fragmentos de vegetação podem ser tão hostis que as populações estão confinadas a fragmentos isolados ou pode dar-se o caso em que, aparentemente, estamos perante uma paisagem altamente fragmentada, e no entanto a paisagem que rodeia os fragmentos não ser assim tão hostil para os indivíduos. Por exemplo, no estudo feito por Daily et al (2003) sobre a distribuição de mamíferos não voadores em cinco habitats no sul da Costa Rica (figura 1.11), floresta, plantações de café, pastagens, plantações de café com fragmentos de floresta e pastagens com fragmentos de floresta, das 26 espécies registadas 14 (54%) estavam em todos os habitats estudados e portanto não poderíamos descrever a sua dinâmica como sendo a de uma metapopulação.

### **1.3.3 Modelo da difusão em paisagens fonte-sumidouro**

Podemos pensar numa paisagem fonte-sumidouro como sendo simplesmente uma paisagem fragmentada em dois (ou mais) tipos de habitat: um habitat fonte e um habitat sumidouro. No habitat fonte a taxa de nascimentos é superior à taxa de mortes, enquanto que o contrário acontece no habitat sumidouro (Pulliam, 1988). Este tipo de modelos é mais apropriados para espécies que usam tanto habitats modificados pelo homem, como os seus habitats nativos, e apesar de serem mais complexos do que os modelos de metapopulações, podem ser aplicados a qualquer nível de fragmentação.

É muitas vezes difícil saber se estamos perante uma metapopulação ou uma paisagem fonte-sumidouro, sobretudo porque ambas as teorias têm em comum a

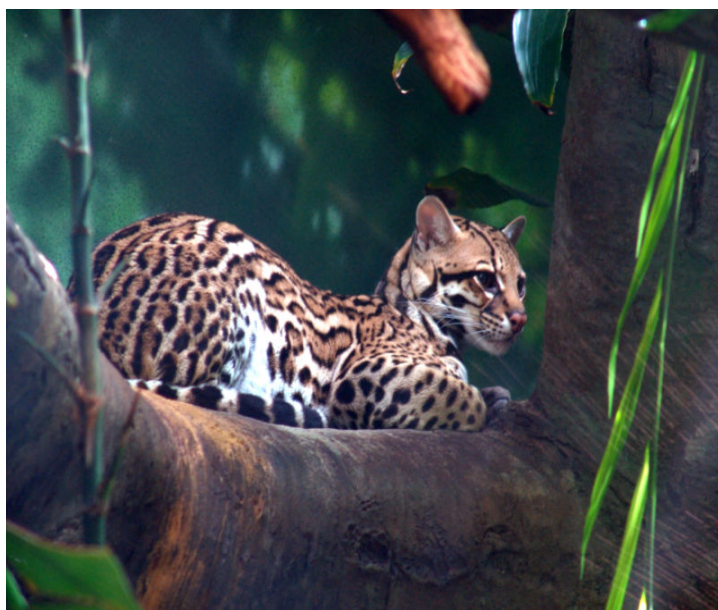


Figura 1.11: *O gato do mato (Leopardus pardalis) existe em terrenos agrícolas e na selva da Costa Rica.*

semelhança com a teoria da biogeografia das ilhas. Harrinson (1991) considerou-o um caso especial de metapopulações. Uma metapopulação continente-ilha, na qual pequenos fragmentos dependem da imigração de um ou mais fragmentos de grandes dimensões. Esta abordagem é uma adaptação a uma única espécie da versão da teoria da biogeografia das ilhas de MacArthur e Wilson (1967) e é muito semelhante à teoria fonte-sumidouro, com a exceção de que os imigrantes são gerados no fragmento grande, não porque a taxa de crescimento ou “fitness” é maior, como acontece nos sistemas fonte-sumidouro, mas porque este tem uma população maior graças à sua dimensão. A linha que separa uma e outra teoria é assim muito ténue. O que achamos é que se encontrarmos uma forma simples de analisar os modelos fonte-sumidouro, estes têm vantagens em relação aos modelos de metapopulações que não devem ser descartadas.

Para modelar a dinâmica da população de uma única espécie (teórica), em paisagens fragmentadas, tendo escolhido paisagens fonte-sumidouro, modelamos o crescimento da espécie recorrendo aos clássicos modelos exponencial e logístico. Ou seja, a dimensão da população da nossa espécie teórica,  $N$ , varia ao longo do tempo exponencialmente. Vamos portanto usar o modelo que Skellam idealizou (1951), e este modelo obedece aos dois primeiros princípios de P. Turchin.

Para modelar o crescimento da nossa espécie usamos o crescimento exponencial

$$\frac{dN}{dt} = rN,$$

ou logístico,

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

onde  $r$  é a taxa de crescimento e  $K$  é a capacidade de carga.

Para modelar o movimento da nossa espécie recorreremos ao modelo da difusão:

$$\frac{\partial N(x, y, t)}{\partial t} = D\nabla^2 N(x, y, t),$$

onde  $D$  é o coeficiente de difusão. Este modelo é um clássico usado em muitas áreas da ciência para descrever o movimento aleatório de partículas. A derivação heurística deste modelo dá-nos uma ideia clara do que pode descrever ecologicamente. Considerando apenas uma dimensão, imaginemos uma linha com pontos numerados, separados por uma medida  $\Delta x$ . Cada indivíduo pode mover-se de um ponto para um dos seus dois pontos adjacentes com uma probabilidade  $p$ . Esta probabilidade pode ser diferente se for para a esquerda ou para a direita, mas nesse caso teríamos movimento aleatório enviesado – não foi essa a nossa escolha.

Seja  $N_{i,k}$  a dimensão da população no ponto  $i$  depois de  $k$  passos. Então a população no ponto  $i$  no passo seguinte é a soma daqueles que não saíram do ponto  $i$ ,  $1 - 2p$ , com aqueles que chegaram dos pontos adjacentes,  $pN_{i+1,k} + pN_{i-1,k}$ . Assim, tem-se

$$N_{i,k+1} = pN_{i+1,k} + (1 - 2p)N_{i,k} + pN_{i-1,k}.$$

Fazendo  $x = i\Delta x$  e  $t = k\Delta t$  e assumindo que  $\Delta x$  e  $\Delta t$  são suficientemente pequenos, podemos escrever a equação anterior da seguinte forma:

$$N(x, t + \Delta t) - N(x, t) = p[N(x + \Delta x, t) - 2N(x, t) + N(x - \Delta x, t)],$$

onde  $N(x, t)$  é a densidade populacional na posição  $x$  e no instante  $t$ . Fazendo o desenvolvimento de Taylor de ambos os membros, tem-se:

$$\frac{\partial N(x, t)}{\partial t} \Delta t + O((\Delta t)^2) = p \frac{\partial^2 N(x, t)}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + O((\Delta x)^3)$$

fazendo  $\Delta x \rightarrow 0$ ,  $\Delta t \rightarrow 0$  e

$$D = \lim_{\Delta x, \Delta t \rightarrow 0} \frac{p(\Delta x)^2}{\Delta t}$$

obtemos o modelo da difusão a uma dimensão:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}.$$

A combinação do modelo de crescimento que escolhemos com o modelo da difusão não é mais do que a revisitação do modelo de Skellam (1951) aplicado a paisagens fonte-sumidouro:

$$\frac{\partial N(x, y, t)}{\partial t} = \frac{\sigma^2}{2} \nabla^2 N(x, y, t) + f(x, y),$$

com

$$f(x, y) = \begin{cases} r_1 N(x, y) & \text{se } (x, y) \in \text{Habitat Fonte} \\ r_2 N(x, y) & \text{se } (x, y) \in \text{Habitat Poço} \end{cases}$$

no segundo capítulo, ou

$$f(x, y) = \begin{cases} r_1 N(x, y) \left(1 - \frac{N(x, y)}{k}\right) & \text{se } (x, y) \in \text{Habitat Fonte} \\ r_2 N(x, y) & \text{se } (x, y) \in \text{Habitat Poço} \end{cases},$$

nos restantes capítulos.  $N$  é a dimensão da população,  $r_1 > 0$  é a taxa de crescimento no habitat fonte,  $r_2 < 0$  é a taxa de crescimento no habitat poço e  $\sigma^2$  é a variância da distribuição normal que nos dá a probabilidade que cada indivíduo disperse para o ponto  $(x, y)$  e é duas vezes o coeficiente de difusão  $D$ , notação que escolhemos para todo este trabalho.

## 1.4 Organização da tese

Caracterizados os nossos problemas e escolhidos os modelos que queremos usar para encontrar respostas para as nossas questões, dividimos o trabalho em três capítulos, que apesar de independentes entre si têm uma linha comum de investigação:

**Segundo Capítulo.** Neste capítulo estudaremos paisagens atravessadas por estradas. As estradas são uma característica comum da paisagem, existem mesmo nas áreas mais remotas, e são inteiramente antropogénicas na origem. Uma compreensão dos potenciais efeitos ecológicos das estradas ajudará no processo de avaliação do impacto de uma nova estrada na biodiversidade assim como para decidir se algumas das estradas presentes devem, ou não, encerrar. Uma das

principais questões sobre a dinâmica da população numa paisagem fragmentada por estradas é o papel que a capacidade de dispersão de uma espécie tem na sua sobrevivência. Alguns modelos sugerem que a probabilidade de uma espécie persistir numa paisagem fragmentada é mais elevada quando a dispersão é também elevada, no entanto diversos estudos empíricos e teóricos indicam o oposto. O que pretendemos é contribuir para uma possível resposta a esta questão. Usamos o modelo de Skellam (isto é, dispersão gaussiana e taxa de crescimento exponencial, ou logístico) e simulamos uma paisagem cruzada por estradas. Os nossos resultados sugerem que quanto maior for a dispersão de uma espécie menor é dimensão da população nessa paisagem.

**Terceiro Capítulo.** Neste capítulo estudamos o limiar de extinção de uma população teórica em paisagens fragmentadas e tentamos analisar o que contribui mais para a extinção, se a perda de habitat ou a fragmentação de habitat. Aplicamos o nosso modelo ao estudo do limiar de extinção em várias paisagens fragmentadas.

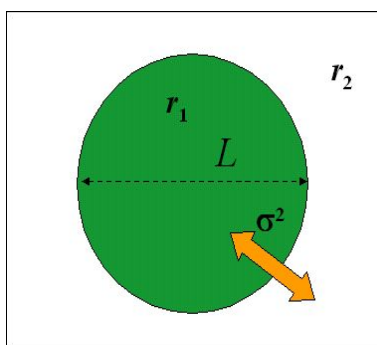


Figura 1.12: Paisagem idealizada por H. Pereira, G. Daily e J. Rougharden (2004).

H. Pereira, G. Daily e J. Rougharden (2004), aplicaram já este modelo a uma

paisagem idealizada, figura 1.12, que consiste num círculo de floresta, rodeado de mau habitat, e conseguiram resolver este problema analiticamente para condições de fronteira fechadas, tendo obtido os resultados expressos na figura 1.13, ou seja, a espécie sobrevive se se adapta relativamente bem tanto na floresta como nos terrenos agrícolas, ou se o fragmento de floresta é suficientemente grande para compensar as perdas para terras agrícolas.

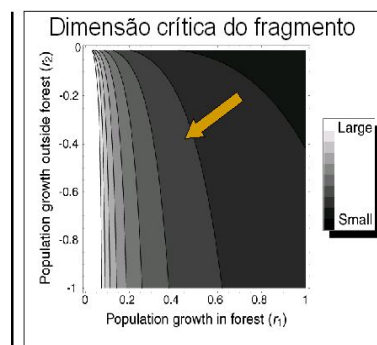


Figura 1.13: Resultados obtidos por H. Pereira, G. Daily e J. Rougharden (2004).

Também R. S. Cantrell e C. Cosner (1999), resolveram analiticamente este modelo num quadrado de bom habitat rodeado de mau habitat.

Nas nossas paisagens não foi possível resolver o modelo analiticamente, mas em alternativa criámos um modelo de aproximação à média, que resolvemos e comparámos com resultados obtidos numericamente. O modelo de aproximação à média que desenvolvemos usa características estocásticas das paisagens em estudo, que globalmente capturamos e incluímos na variação da dimensão da população em cada instante. Assim conseguimos “transformar” um problema de equações diferenciais de derivadas parciais, provavelmente sem solução, num simples problema de equações diferenciais ordinárias.



**Quarto Capítulo.** Neste capítulo vamos analisar qual é o papel que a capacidade de dispersão de uma espécie tem na sua persistência em paisagens fragmentadas. À partida, quanto maior for a capacidade de dispersão numa paisagem fragmentada maior é a probabilidade de uma espécie persistir. No entanto vários estudos teóricos (Pereira et al, 2004; Pereira e Daily, 2006; Fharig, 2001; Casagrandi e Gatto, 1999) e também empíricos (Gibbs, 1998; Baguette e Schtickzelle, 2006) indicam que, pelo contrário, o balanço entre a capacidade de dispersão e a persistência de uma população numa paisagem fragmentada é negativo. Casagrandi e Gatto (1999) dão a ideia de uma capacidade de dispersão intermédia que seria a óptima em paisagens fragmentadas. O que podemos concluir é que os modelos que defendem que a capacidade de dispersão é “boa” ignoram a mortalidade inerente à dispersão, e que os modelos que defendem que a capacidade de dispersão é “má” ignoram a estocacidade demográfica. Nós vamos analisar os resultados obtidos em diversas paisagens fragmentadas aplicando nelas o nosso modelo do segundo capítulo, com taxas de crescimento estocásticas, resolvido numericamente, e estudar os resultados obtidos na perspectiva de trazer alguma luz à importância da capacidade de dispersão de uma espécie na sua persistência.

**Quinto Capítulo.** Neste último capítulo faremos uma análise aos resultados encontrados e falaremos sobre futuros trabalhos.

# Capítulo 2

## Estradas e dispersão

### 2.1 Introdução

As estradas ocupam uma crescente percentagem da paisagem em todo o mundo chegando mesmo a ocupar um a dois por cento da paisagem na Europa e nos Estados Unidos. Com o expectável, e desejável crescimento económico do resto do mundo, é natural que estes valores sejam atingidos também noutras regiões e países. Assim o estudo dos efeitos ecológicos das estradas assume uma importância crescente. O difícil equilíbrio entre o bem-estar humano e a natureza explica o número, cada vez maior, de estudos sobre os impactos ecológicos da construção das estradas e os seus efeitos posteriores na biodiversidade. Estes estudos visam ajudar tanto a um melhor planeamento na construção de novas rodovias, como a uma melhor gestão das estradas já existentes, com o intuito da protecção da biodiversidade.

A maioria dos autores considera que existem cinco categorias de efeitos ecológicos directos ( Van der Zande et al., 1980; Bennett, 1991; Forman, 1995):

- Perda e fragmentação de habitat
- Poluição
- Efeitos de corredor
- Mortalidade
- Efeito de barreira.

Os efeitos considerados secundários dizem respeito a, por exemplo, a acessibilidade com que o Homem fica a habitats outrora isolados ou a alteração de dos movimentos das águas da chuva.

Apesar da tentativa de categorizar os efeitos directos, é sempre bom pensar neles em conjunto, até porque estão interligados, por exemplo tanto a perda e fragmentação de habitat como o efeito de barreira de uma estrada levam a um possível isolamento. De realçar ainda que os efeitos ecológicos das estradas não são todos negativos. As bermas e as margens das estradas que são hostis para muitas espécies, podem servir de habitat a outras. Se pensarmos em paisagens altamente exploradas, as bermas e as margens das estradas servem de verdadeiro refúgio e veículo de difusão para as espécies que aí conseguem sobreviver. Por exemplo Way (1977) conclui que no Reino Unido, 40 das 200 espécies de aves nativas, 20 das 50 espécies de mamíferos, todas as seis espécies de répteis, 5 das 6 espécies de anfíbios e 25 das 60 espécies de borboletas nativas ocorrem nas margens das estradas. Estas conclusões fazem pensar que as estradas, ou antes as suas margens funcionam como um verdadeiro corredor ecológico para muitas espécies. os encontradas. A investigação sobre os efeitos ecológicos das estradas é normalmente focada numa determinada espécie ou tipo de animais, ( Seabrook and Dettmann, 1996; Fahrig et al., 1995; Havlin, 1987; Kuitunen et al., 1998; Ferris, 1979; Reijnen and Foppen, 1994; Foppen and Reijnen, 1994;

Reijnen et al., 1995; Reijnen et al., 1997; Adams and Geis, 1973; Clarke et al., 1998; McLellan and Shackleton, 1988; Rost and Bailey, 1979; Thiel, 1985; Mech et al., 1988). Quando a comunidade científica despertou mais para o estudo dos efeitos ecológicos das estradas, nos anos 70 do século passado, não existiam dados sobre os efeitos das rodovias em praticamente nenhuma espécie. Assim foi e é necessário estudar em particular cada uma das espécies eventualmente mais ameaçadas com a construção de estradas. A partir dos anos 90 do século XX passou a ser obrigatório na Europa, e nos Estados Unidos, estudos de impacto ambiental para a construção de novas estradas, e portanto começaram a justificar-se, cada vez mais, modelos teóricos de fácil aplicabilidade no estudo de efeitos ecológicos das rodovias.

Só a título de exemplo podemos mencionar o modelo proposto por Jochen Jaeger e Lenore Fharig (2004) para estudar os efeitos de vedações nas estradas:

Usaram um IBM estocástico e espacialmente explícito de dinâmica de populações que inclui três subrotinas:

- Movimento;
- Reprodução;
- Mortalidade.

Estas três subrotinas foram aplicadas aleatoriamente a cada indivíduo em cada espaço de tempo. Os indivíduos movem-se numa grelha obedecendo a uma determinada probabilidade, em linha recta entre zero e um determinado máximo e num ângulo que varia entre os 0 e os 360° escolhido aleatoriamente. O número de crias foi escolhido através de uma distribuição de Poisson e a mortalidade é uma simples probabilidade. O modelo é independente da densidade com a excepção

de que existe um número máximo de indivíduos permitidos por célula. Quando esse número máximo é excedido diminuíram a dimensão da população até a esse máximo matando aleatoriamente os indivíduos necessários. O modelo não inclui estocacidade ambiental nem efeitos genéticos.

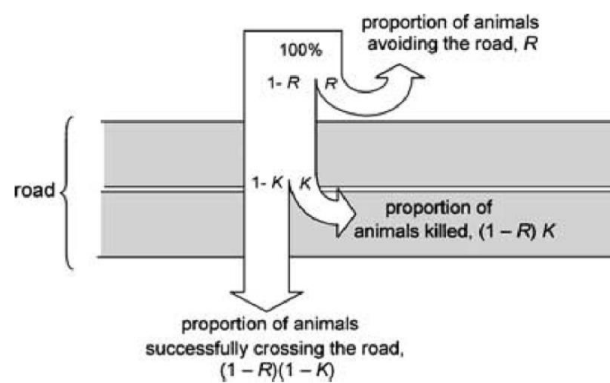


Figura 2.1: O modelo preconizado por Jochen Jaeger e Lenore Fahrig (2004).

Usaram uma variável,  $R$ , para descrever o grau de poder com que o indivíduo evita a estrada; e uma outra variável,  $K$ , para a probabilidade de um indivíduo ser morto quando tenta atravessar a estrada. Ambas as variáveis variam entre 0 e 1. A força das barreiras,  $B$ , também varia entre 0 e 1 e é uma função das duas variáveis:

$$B = 1 - \frac{1-R}{1-K}.$$

A colocação de cercas corresponde a uma capacidade de 100% ( $R = 1$ ) dos indivíduos evitarem a estrada. Quando o indivíduo chega à estrada age da como

indicado na figura 2.1.

<i>Parameter</i>	<i>Value</i>
Grid size	$4 \times 4$ (16 cells)
Starting number of individuals	40
Time steps in simulation	500
Mean number of offspring	0.5/individual/time step (Poisson distribution)
Mortality probability in breeding habitat	0.34/individual/time step
Movement probability in breeding habitat	1.0/individual/time step
Maximum cell occupancy	5 individuals
Maximum movement distance	1 cell
Movement distance distribution	uniform
Movement direction distribution	uniform
Road avoidance, $R$	varied from 0.0 to 1.0 in steps of 0.1
Traffic mortality, $K$	varied from 0.0 to 1.0 in steps of 0.1

Figura 2.2: Os parâmetros usados.

Usaram os parâmetros da figura 2.2 e, variando  $R$  e  $K$ , chegaram à conclusão que nem sempre é positiva a construção de cercas. Os seus resultados indicam de uma forma geral que quando a mortalidade devida à presença da estrada é muito elevada, a existência de vedações favorece a probabilidade de persistência da espécie, enquanto que no caso em que a mortalidade devida à presença da estrada é baixa, a existência reduz essa probabilidade. Entre estes dois extremos a vantagem ou desvantagem da presença de vedações depende da combinação dos efeitos da mortalidade e da capacidade da espécie evitar a estrada. Se a mortalidade nas estradas aumenta é mais provável que a existência de vedações seja benéfica, no entanto quando se aumenta a capacidade da espécie evitar a estrada a presença de vedações deixa de ser positiva (figura 2.3).

O nosso objectivo é contribuir para o estudo dos efeitos ecológicos das estradas, com um modelo simples e de fácil aplicabilidade, que permita prever o compor-

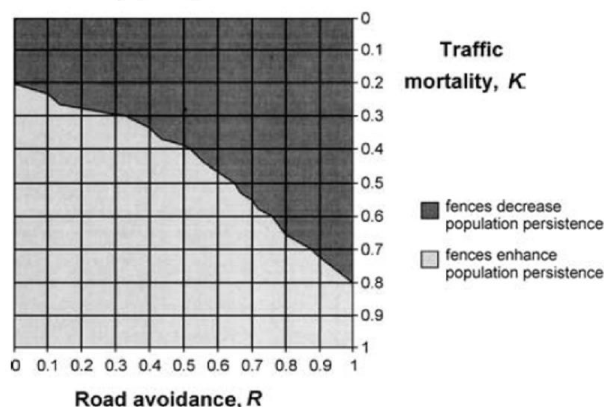


Figura 2.3: Os resultados obtidos por Jochen Jaeger e Lenore Fharig (2004).

tamento da dimensão de uma população na presença de uma estrada, ou rede de estradas em função da capacidade de dispersão da espécie em estudo.

A dispersão foi modelada de muitas formas como por exemplo o movimento aleatório, uma espiral de Arquimedes (Zollner e Lima, 1999) ou como movimento directo (Pulliam et al, 1992). Peter Turchin (1998) sugeriu que o movimento aleatório pode ser útil para modelar a dispersão de animais com pouca percepção sensorial como é o caso dos insectos. E apesar de muitos modelos preverem que o movimento aleatório leva a uma menor detecção de habitat adequado comparado com os modelos de movimentos directos (Conradt et al., 2003; Van Dyck e Baguette, 2005; Zollner e Lima, 1999; King e With (2002)), optámos por usar o modelo de Skellam:

$$\frac{\partial N(x, y, t)}{\partial t} = \frac{\sigma^2}{2} \nabla^2 N(x, y, t) + f(x, y, t),$$

com

$$f(x, y, t) = \begin{cases} r_1 N(x, y, t) & \text{se } (x, y) \in \text{fora das estradas} \\ r_2 N(x, y, t) & \text{se } (x, y) \in \text{nas estradas} \end{cases},$$

ou

$$f(x, y, t) = \begin{cases} r_1 N(x, y, t) \left(1 - \frac{N(x, y, t)}{k}\right) & \text{se } (x, y) \in \text{fora das estradas} \\ r_2 N(x, y, t) & \text{se } (x, y, t) \in \text{nas estradas} \end{cases},$$

onde  $N$  é a dimensão da população,  $r_1 > 0$  é a taxa de crescimento no habitat,  $r_2 < 0$  é a taxa de (de)crescimento na estrada  $\sigma^2$  é a variância da distribuição normal que nos indica a probabilidade que cada indivíduo disperse para o ponto  $(x, y)$  e é duas vezes o coeficiente de difusão  $D$ . Isto para um primeiro cenário no qual supusemos que a espécie não sobrevive na estrada e, numa paisagem idealizada, resolvemos analiticamente o modelo, da mesma forma que SKellam e Kolmogrov o fizeram. Construimos um segundo cenário no qual supusemos que a espécie não morre nem evita as estradas, mas não tivemos em conta a distribuição espacial das estradas. Num terceiro cenário supusemos que a espécie não morre nem evita as estradas, mas resolvemos o modelo na mesma paisagem idealizada que no primeiro cenário e corremos o modelo recorrendo á sua solução numérica. Neste terceiro cenário acrescentamos às estradas locais de passagem, pontes ou túneis, e vedações, para avaliar qual o impacto que estas medidas podem ter nos nossos resultados.

Construimos portanto um "toy-model" que permite, de forma simples, ter uma primeira percepção do comportamento da dimensão da população de uma determinada espécie, na presença de uma estrada ou rede de estradas



## 2.2 O modelo

Construímos paisagens quadradas, atravessada por 4 estradas que formam elas próprias um fragmento de habitat totalmente rodeado por estradas. Variamos a dimensão desse fragmento, ou se seja a percentagem de paisagem ocupada por estradas, figura 2.4.

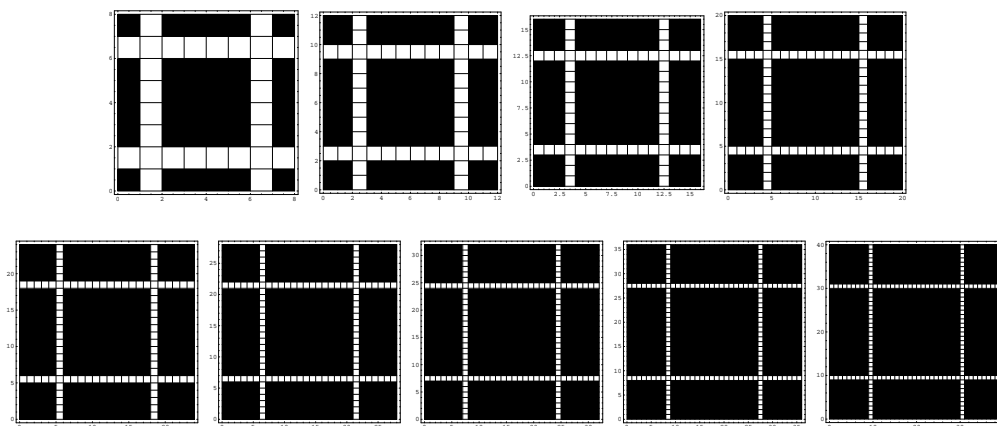


Figura 2.4: Paisagens atravessadas por 4 estradas de diferentes dimensões.

Apesar de não ser uma paisagem muito realista é suficiente para os nossos objectivos de estudo, ou seja o efeito da capacidade de dispersão de uma espécie numa paisagem atravessada por estradas.

O modelo estudado baseia-se no trabalho de Skellam (1951), que há mais de meio século publicou o seu primeiro trabalho sobre dispersão aleatória em populações teóricas, nas sequências dos trabalhos do início do século de K. Pearson (1905) e Blakeman (1906) e do trabalho dos matemáticos Fisher (1937) e Kolmogorov (1937). Este modelo foi e é largamente desenvolvido por ecologistas teóricos, nomeadamente por Cantrell e Cosner (2001), Pereira, Daily e Roughgarden (2004), entre outros.

O modelo permite-nos estudar a dinâmica de uma população de uma espécie em várias paisagens simuladas, com uma estrutura fonte-poço, diferentes proporções de habitat fonte e habitat poço. Assume-se que as duas forças que comandam a dinâmica desta população são a sua taxa de crescimento e a sua capacidade de dispersão

## 2.3 Resultados

Num primeiro cenário supomos que todos os indivíduos que chegam à estrada morrem. Esta dinâmica, é traduzida matematicamente pelo seguinte problema de fronteira de Dirichelet:

$$\begin{cases} \frac{\partial N(x,y,t)}{\partial t} = \frac{\sigma^2}{2} \nabla^2 N(x,y,t) + rbN(x,y,t) & \text{se } (x,y) \in \text{ fora das estradas;} \\ N(x,y,t) = 0, & \text{se } (x,y,t) \in \text{ estradas;} \\ N(x,y,0) = N_0. \end{cases}$$

Este modelo é exactamente o modelo resolvido por Skellam e Kolmogorov e resolve-se recorrendo a ao método da separação de variáveis, ou seja, assumindo que

$$N(t,x,y) = U(t)V(x,y)$$

então obtém-se

$$\frac{dU}{dt}(t) = (Dk + rb)U(t), \quad D = \frac{\sigma^2}{2},$$

e

$$\begin{cases} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2}(x,y) + \frac{\partial^2 V}{\partial y^2}(x,y) = kV(x,y), & \text{se } (x,y) \in \text{ fora das estradas;} \\ V(x,y) = 0, & \text{se } (x,y,t) \in \text{ nas estradas,} \end{cases}$$

onde  $k$  é uma constante. Repetimos o processo de separação de variáveis para esta última equação, ou seja fazemos

$$V(x, y) = W(x)Z(y)$$

e assim

$$\frac{W''(x)}{W(x)} = k - \frac{Z''(y)}{Z(y)},$$

mais uma vez, tanto  $\frac{W''(x)}{W(x)}$  como  $\frac{Z''(y)}{Z(y)}$  têm de ser iguais a uma constante. Tendo em conta a condição de fronteira de Dirichelet  $N(0, x, y) = 0$ , nas estradas e supondo que as nossas estradas são como na figura 2.4, e entre as estradas está um quadrado com lado de comprimento  $L$  obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{d^2W(x)}{dx^2} &= k_1W(x), & x \in [0, L] & \quad W(0) = W(L) = 0 \\ \frac{d^2Z(y)}{dy^2} &= k_2Z(y), & y \in [0, L] & \quad Z(0) = Z(L) = 0 \end{aligned}$$

$ek = k_1 + k_2$ . Estas equações são simples equações diferenciais lineares de segunda ordem e as suas soluções são:

$$\begin{aligned} W_n(x) &= \text{sen}\left(\frac{n\pi x}{L}\right), & n = 0, 1, 2, \dots, & \text{ com } k_{1n} = -\frac{n^2\pi^2}{L^2} \\ Z_m(y) &= \text{sen}\left(\frac{m\pi y}{L}\right), & m = 0, 1, 2, \dots, & \text{ com } k_{2m} = -\frac{m^2\pi^2}{L^2} \end{aligned}$$

Assim

$$V_{n,m}(x, y) = \text{sen}\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \text{sen}\left(\frac{m\pi y}{L}\right), \quad n, m = 0, 1, 2, \dots, \text{ com } k_{nm} = -\frac{n^2\pi^2 + m^2\pi^2}{L^2}$$

e a solução do problema é

$$N(x, y, t) = \sum_{n=0, m=0} c_{n,m} e^{Dk_{m,n} + rb} \text{sen}\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \text{sen}\left(\frac{m\pi y}{L}\right),$$

onde  $c_{n,m}$  é determinado pela condição inicial. Assim a dimensão da população da ilha é o integral em  $[0, L] \times [0, L]$  de  $N(x, y, t)$ . Ora este este integral, cresce se  $Dk_{m,n} + rb < 0$  é nulo, caso contrário. Fazendo  $m = n = 0$  obtemos a seguinte relação entre a distância entre as estradas, a taxa de crescimento das espécies e a capacidade de dispersão das espécie:

$$L^* = \Pi \sqrt{\frac{r}{2D}}.$$

Analisando, esta relação podemos observar qual o valor máximo para as distâncias entre as estradas em função da capacidade de dispersão da espécie e em função da sua capacidade de dispersão.

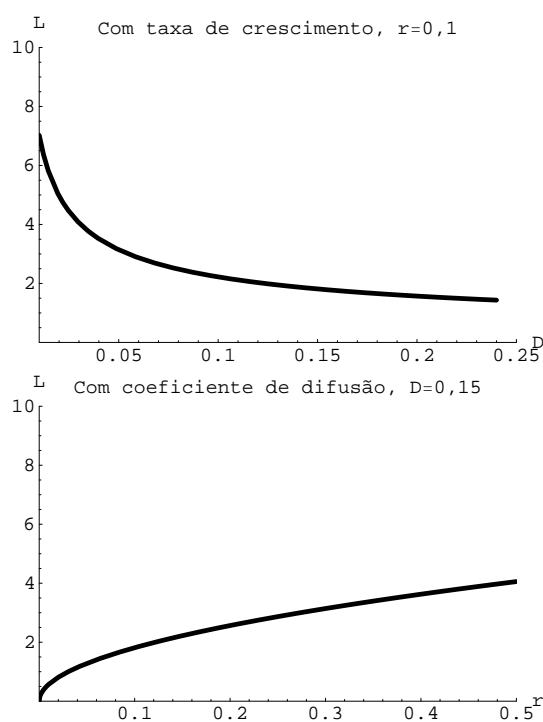


Figura 2.5: Distância mínima, entre estradas, necessária para a persistência da espécie em função da capacidade de dispersão e da taxa de crescimento

Na figura 2.5 podemos observar que a distância mínima entre as estradas, necessária para a preservação da espécie, aumenta significativamente com uma maior capacidade de dispersão e por outro lado diminui com o aumento da taxa de crescimento.

Sendo esta hipótese pouco realista, uma vez que implica a morte de qualquer indivíduo que atinja a estrada, pensamos em resolver este problema transformando a nossa paisagem numa paisagem fonte sumidouro em que a população cresce exponencialmente fora da estrada e tem uma taxa de crescimento negativa na estrada. Neste cenário vamos ignorar a disposição espacial das estradas e vamos supor que a taxa de crescimento da espécie na paisagem é simplesmente a média aritmética entre as duas taxas de crescimento, ou seja:

$$\lambda = (1 - h)rb + h \times rm,$$

onde  $h \times 100$  é a percentagem de estradas em toda a paisagem. Supondo que a paisagem é infinita este cenário, matematicamente, corresponde a resolver o modelo de Skellam:

$$\frac{\partial N(x, y, t)}{\partial t} = D\nabla^2 N(x, y, t) + \lambda N(x, y, t)(x, y) \in \mathbb{R}^2,$$

definindo uma condição inicial, ou seja o número de indivíduos que estão na paisagem no instante  $t = 0$ ,  $M$ , o que quer dizer que sendo  $N_0$  a distribuição inicial de da população,

$$\int \int_{\mathbb{R}^2} N_0 dx dy = M.$$

A solução deste problema, é muito simples e baseou-se na solução fundamental

da equação da difusão bidimensional,  $\frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 u(x, y, t)$ , ou seja  $\Phi(x, y, t) = \frac{M}{4\pi Dt} e^{-\frac{x^2+y^2}{4Dt}}$ , a função de distribuição binormal. O que se fez foi multiplicar ambos os membros da equação de Skellam por  $e^{-\lambda t}$ , e obter a equação da difusão para a função  $N(x, y, t) = u(x, y, t)e^{-\lambda t}$ , cuja solução é:

$$N(x, y, t) = \frac{M}{4\pi Dt} e^{\lambda t - \frac{x^2+y^2}{4Dt}}$$

Então a dimensão da população em  $R^2$  é o integral desta função nesse espaço, ou seja

$$\int_{R^2} N(t, x, y) = M e^{\lambda t}.$$

Como  $M$  e  $t$  são positivos esta função é crescente se  $\lambda > 0$  e decrescente se  $\lambda < 0$ . Voltando então ao nosso problema asseguramos a persistência da espécie nesta paisagem se

$$(1 - h)rb + hrm > 0$$

onde  $h \times 100$  é a percentagem de estradas em toda a paisagem. Obtivemos então os seguintes resultados (figuras 2.6 e 2.7):

Podemos assim construir uma primeira ideia da percentagem de paisagem ocupada por estradas que viabilizam a persistência de uma espécie tendo em conta apenas a sua taxa de crescimento e a mortalidade das estradas.

Como o cenário anterior não conta com a disposição geográfica das estradas nem a capacidade de dispersão da espécie tem qualquer tipo de influência no resultado é também pouco realista, apesar de poder funcionar como um indicador

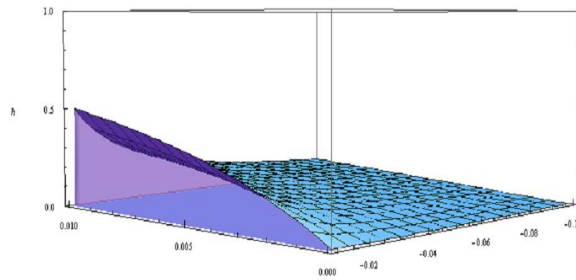


Figura 2.6: Percentagem máxima de paisagem ocupada por estradas que permite a persistência da espécie em função da taxa de crescimento ( $rb$ , positiva) fora das estradas da taxa de crescimento ( $rm$ , negativa) nas estradas.

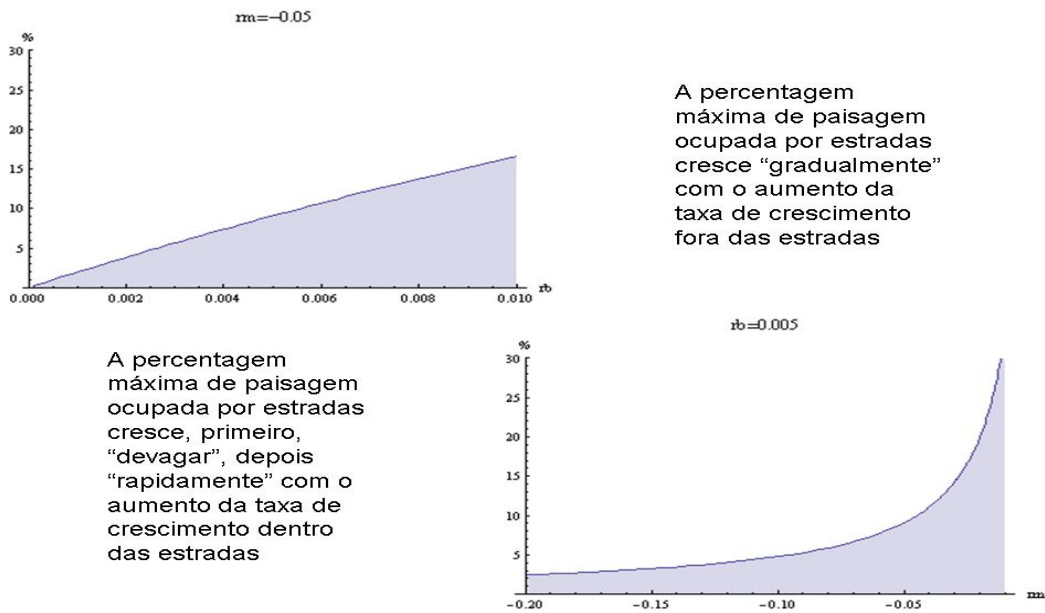


Figura 2.7: Resultados fixando

de protecção de uma determinada espécie, na presença de uma determinada percentagem de estradas no seu habitat, nem a sua capacidade de dispersão tem qualquer tipo de influência nos resultados.

Resolvemos então estudar este modelo, mas nas paisagens que idealizamos, o que nos permite estudar de a distância mínima entre estradas que preserve a

espécie. Assim:

$$\frac{\partial N(x, y, t)}{\partial t} = d\nabla^2 N(x, y, t) + f(x, y),$$

com

$$f(x, y) = \begin{cases} r_1 N(x, y) \left(1 - \frac{N(x, y)}{k}\right) & \text{se } (x, y) \in \text{fora das estradas} \\ r_2 N(x, y) & \text{se } (x, y) \in \text{nas estradas} \end{cases},$$

onde  $N$  é a dimensão da população,  $r_1 > 0$  é a taxa de crescimento no habitat,  $r_2 < 0$  é a taxa de (de)crescimento na estrada e  $d$  é o coeficiente de difusão.

Discretizamos este modelo usando o método explícito de Euler. Ou seja:

$$n_{t+1, i, j} = D(n_{t, i-1, j} + n_{t, i+1, j} + n_{t, i, j-1} + n_{t, i, j+1}) + (1 - 4D)n_{t, i, j} + r_l n_{t, i, j},$$

onde  $i, j = 1, \dots, t = 1, \dots$ ,  $n_{t, i, j}$  é a dimensão da população na célula  $(i, j)$  no instante  $t$ ,  $r_l = r_1$  se a entrada  $(i, j) = 1$ , ou seja pertence ao habitat fonte, e  $r_l = r_2$  se a entrada  $(i, j) = 0$ , ou seja pertence ao habitat poço.

Implementamos o modelo em  $C^{++}$  e no *Mathematica*, e escolhemos os parâmetros a utilizar, de forma a que o modelo convirja e seja estável. Aqui supusemos que  $r_2 = -0.01$

Mais uma vez podemos observar na figura 2.8 que a distância mínima entre as estradas que proporciona a persistência da espécie aumenta com uma maior capacidade de dispersão da espécie e diminui com o aumento da taxa de crescimento.

Decidimos então, estudar os efeitos da colocação de corredores nas estradas que permitam às espécies ultrapassar as estradas evitando-as, figura 2.9. Esta solução, juntamente com a colocação de vedações nas margens é uma das soluções



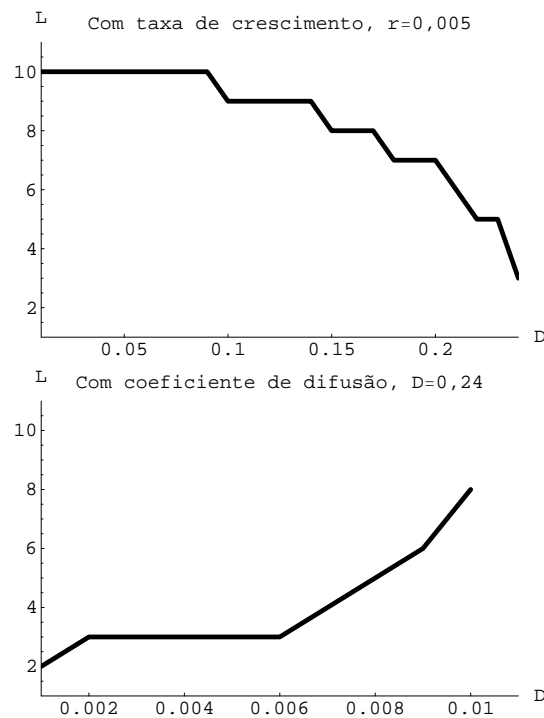


Figura 2.8: Distância mínima, entre estradas, necessária para a persistência da espécie em função da taxa de dispersão e da taxa de crescimento da espécie.

mais práticas para a preservação da biodiversidade numa paisagem atravessada por estradas.

Esta medida melhora substancialmente a capacidade de persistência de uma espécie com uma forte capacidade de dispersão, como se pode observar nos gráficos da figura 2.10.

Mas no estudo sobre a vantagem de vedações realizado por Jochen Jaeger e Lenore Fharig (2004), estas a partir de uma dada capacidade de dispersão deixam de ser positivas, mas no nosso caso a colocação de pontes tem sempre um papel positivo na persistência da espécie apesar de este diminuir com o aumento da taxa de dispersão.

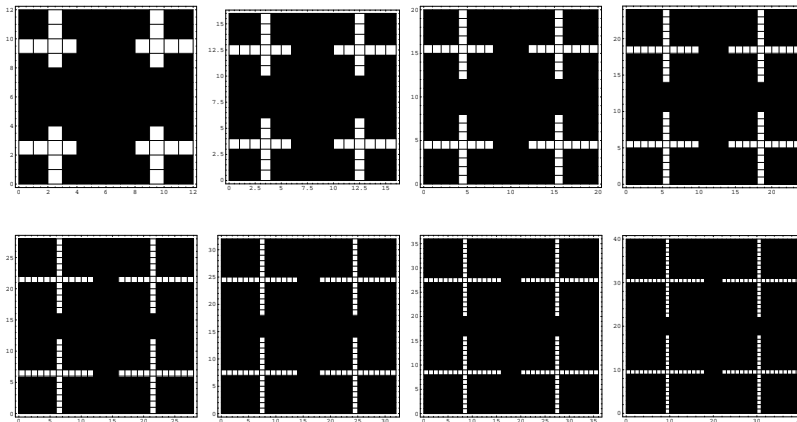


Figura 2.9: Paisagens atravessadas por 4 estradas com pontes de passagem

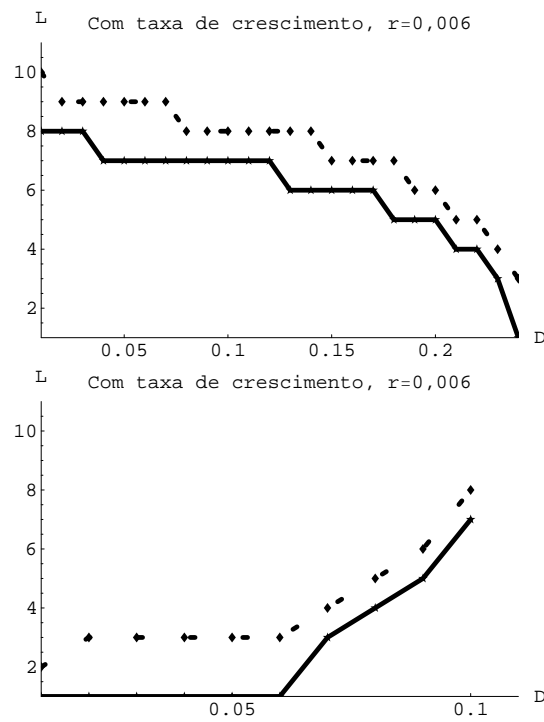


Figura 2.10: Distância mínima necessária para a persistência da espécie em função da capacidade de dispersão e da taxa de crescimento, a tracejado sem pontes.

## 2.4 Discussão

A densidade das estradas, medida normalmente em  $km/km^2$ , tem sido proposta como uma medida útil para estudar diversos efeitos ecológicos das estradas. Por exemplo uma densidade de estradas de  $0,6 km/km^2$ , qualquer coisa entre 0,6% e 3% da paisagem total parece ser o máximo para manter populações sustentáveis de grandes predadores, como por exemplo lobos e leões da montanha (*Felis concolor*, figura 2.11) (Forman, R.T.T et al, 1997; Mech, L.D., 1989; van Dyke, F. B. et al, 1986). Neste trabalho a percentagem mínima de estradas numa paisagem foi de 9,5%.



Figura 2.11: O Leão da montanha, *Felis concolor*, estudado por Van Dyke, F. B. et al, (1986)

Neste estudo ficou claro que uma grande capacidade de dispersão de uma espécie, na presença de estradas numa paisagem, não é benéfica para a persistência

de uma espécie. Este é mais um resultado que confirma o recente paradoxo que as espécies têm que enfrentar em habitats modificados (van Dyke e Baguette, 2005). Por um lado a fragmentação e perda de habitat, decorrente da construção de estradas, faz com que diminuam os recursos da paisagem, o que obriga a que a espécie se disperse para obter os mesmos recursos anteriores ao distúrbio. Por outro lado quanto maior é a capacidade de dispersão da espécie mais provável é a sua extinção numa paisagem alterada por estradas.

No nosso trabalho não foi considerada a alternativa da espécie evitar a estrada, o chamado efeito de barreira das estradas. No entanto há evidências em vários estudos que um grande número de pequenos mamíferos e besouros evitam as estradas (Mader, 1984; Richardson et al, 1997; Oxley, 1974; Mader et al, 1990). À partida é espectável que o nosso modelo, aplicado nessas circunstâncias, nos dê resultados mais positivos para a persistência da espécie. No entanto este caso pode levar ao isolamento da população em pequenos fragmentos, o que provoca o empobrecimento genético das espécies com todas as consequências nefastas (Reh e Seitz, 1990; Merriam et al, 1989; Bakowski e Kozakiewicz, 1989). Pode provocar também um rápido esgotamento dos recursos, o que faz com a capacidade de carga do fragmento de habitat isolado diminua de forma considerável.

Convém realçar deste estudo que é possível fazer estradas mais protectoras da biodiversidade, com medidas relativamente simples, como a construção de pontes.

Este modelo, apesar das suas limitações, pode dar uma primeira ideia do que acontecerá a determinada espécie, aquando da construção de uma estrada, ou mesmo ajudar a tomar decisões relativas à protecção de uma determinada população na presença de uma rede viária.

# Capítulo 3

## Perda de habitat versus fragmentação de habitat em paisagens fonte-sumidouro

### 3.1 Introdução

Uma das maiores causas da perda de biodiversidade é a perda de habitat nativo: mais de metade das espécies avaliadas pelo IUCN (The World Conservation Union) em 2006 sofrem pela perda e degradação de habitat nativo, como consequência da ação humana. Os dados não são muito claros quanto à taxa de perda do número de espécies, mas vários modelos estudados (Pereira e Daily, 2006; Tilman et al., 1997) indicam que a perda de espécies por unidade de área perdida aumenta ao longo do gradiente de perda de habitat. É, portanto, da maior importância para a conservação da biodiversidade estudar a dimensão mínima de habitat adequado, abaixo do qual uma população se extingue.

O chamado *limiar de extinção* (Lande, 1987) resulta da resposta que a dimensão da população de uma determinada espécie tem relação à perda do seu habitat natural. Esta resposta varia, não só com os comportamentos específicos de cada espécie, mas também com os recursos da paisagem e com a sua configuração. Os modelos que adicionaram efeitos espaciais ao estudo deste *limiar de extinção*, modelos espacialmente explícitos de dinâmica de populações (With e King, 1999; Hill e Caswell, 1999; Bascompte e Solé 1996; Flathers e Bevers, 2002; Fahrig, 1997, 1998, 2001), mostram que esses efeitos espaciais são importantes no cálculo da proporção mínima de habitat nativo para que uma espécie sobreviva. No entanto, estudos recentes e artigos de revisão (Fahrig 2003) reafirmam a maior importância que a perda de habitat *per se* tem. Ou seja, não há uma resposta clara em relação aos efeitos da fragmentação de habitat no *limiar de extinção*, provavelmente porque essa resposta depende de muitos parâmetros, não só relativos às diferentes espécies, mas também à própria paisagem em estudo. É assim importante tentar calcular caso a caso o *limiar de extinção* de uma espécie, mas de preferência usando um modelo o mais simples possível, que é o que este trabalho se propõe encontrar.

## 3.2 As paisagens

Para simular a complexidade espacial de uma paisagem natural (figura 3.1) geramos diversas paisagens  $50 \times 50$ . O método a que recorreremos para a geração destas paisagens foi, numa primeira abordagem, a construção de uma matriz binária, no caso de zeros e uns, utilizando uma distribuição de Bernoulli para atribuir a cada entrada da matriz um dos valores, zero ou um, com a probabilidade  $p$  de uma



Figura 3.1: Vista sul da portela de Alpedrinha (Serra da Gardunha).

entrada ser um, a variar entre 0.1 e 0.9 com acréscimos de 0.1. Assim obtivemos paisagens perfeitamente aleatórias, sem autocorrelação espacial, em que a proporção de habitat fonte varia entre 0.1 e 0.9, figura 3.2.

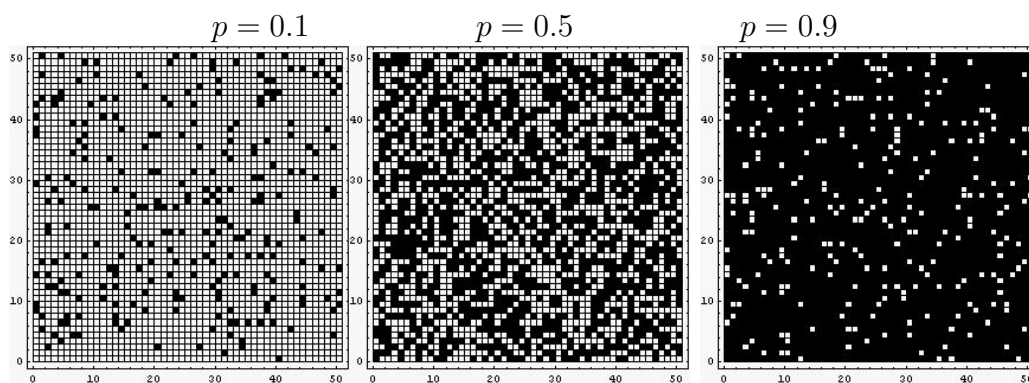


Figura 3.2: Paisagens Aleatórias sem autocorrelação espacial.

Estas paisagens, apesar de pouco reais, têm neste trabalho a função de modelo

nulo.

Na tentativa de tornar mais reais as paisagens a estudar, onde existe uma autocorrelação espacial, geramos paisagens fractais nas quais é possível controlar a agregação dos vários fragmentos. Usando o método de filtragem de Fourier (Saupe, 1988) implementado por H. Pereira (Pereira e Daily, 2006), primeiro geramos um fractal aleatório 3D de dimensão  $2N \times 2N$  e posteriormente aplicamos o método. Este consiste na geração de um espectro correspondente à seguinte função de densidade espectral:

$$S(f_x, f_y) \propto \frac{1}{(f_x^2 + f_y^2)^{4-D}},$$

onde  $f_x$  e  $f_y$  são as frequências ao longo do eixo dos  $xx$  e do eixo dos  $yy$ , respectivamente,  $D$  é a dimensão fractal que varia entre 2 (superfície planar) e 3 (fractal que preenche todo o espaço tridimensional). As fases de cada frequência são obtidas através de uma distribuição uniforme a variar entre 0 e  $2\pi$ . O fractal tridimensional é conseguido aplicando a transformada inversa de Fourier àquele espectro. Para evitar a periodicidade da transformada de Fourier, usamos apenas o quadrante esquerdo do fractal aleatório, ou seja, os pontos  $j, k = 0 \dots N - 1$ . Assim a paisagem final tem uma dimensão  $N \times N$ , no nosso caso  $N = 50$ .

O nosso objectivo é gerar uma paisagem fractal com proporções de diferentes habitats  $a_1, a_2, \dots, a_n$ , neste caso  $n = 1$ . Isto obtém-se atribuindo ao habitat  $i$ , todos os pontos do fractal aleatório com peso entre  $z_0$  e  $a_i$ , onde  $z_0$  é ponto mais baixo do fractal aleatório e  $a_i$  é o ponto correspondente ao percentil de peso  $\sum_{n=1}^i a_n$ . Repare-se que isto é equivalente à criação de um mapa topográfico de paisagem e determina que as fronteiras do habitat  $i$  são definidas pelas linhas de contorno em altitude  $z_0$  e  $a_i$ . Por exemplo, neste caso, em que temos apenas dois



habitats, querendo que o habitat 1 cubra 10% da paisagem,  $a_1$  é o peso abaixo do qual 10% da área do fractal aleatório está compreendida. Todos os pontos abaixo de  $a_1$  pertencem ao habitat 1 e todos os pontos acima de  $a_1$  pertencem ao habitat 2.

Com o método descrito geraram-se então várias paisagens  $50 \times 50$  com a proporção de habitat fonte a variar entre 0.1, e 0.9, com acréscimos de 0.1, e o coeficiente de Hurst,  $H = 3 - \text{Dimensão do fractal}$ , a valer 0.1 (paisagens muito fragmentadas), 0.5 (paisagens menos fragmentadas) e 0.9 (paisagens pouco fragmentadas), figura 3.3.

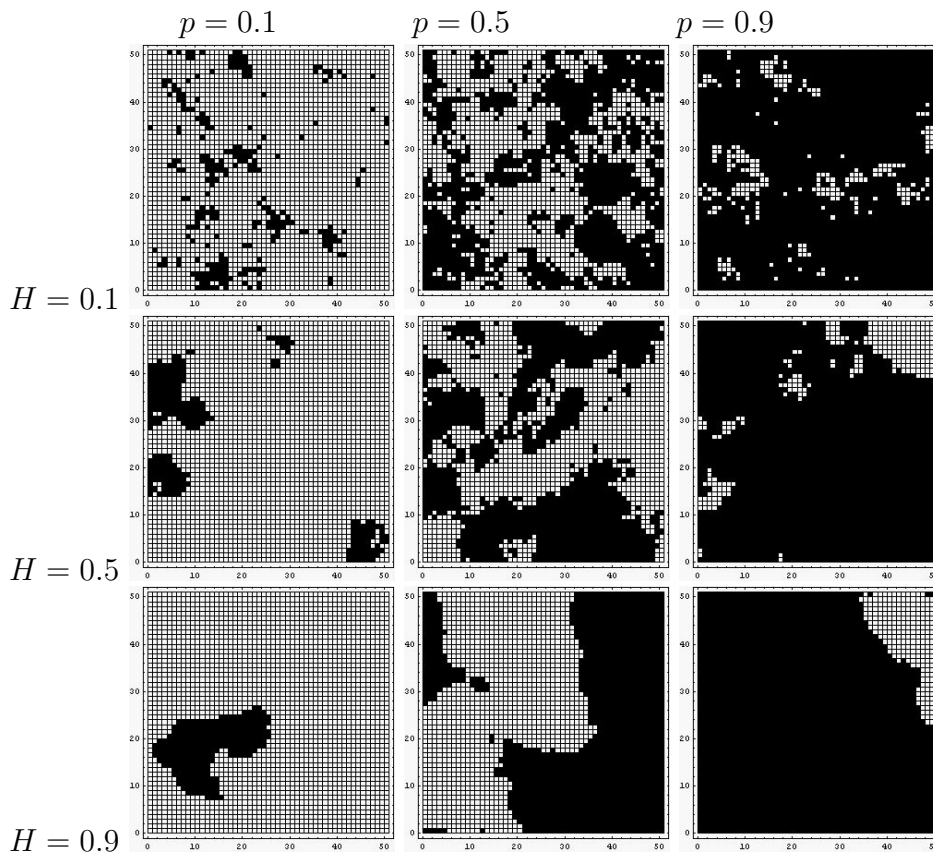


Figura 3.3: Paisagens Aleatórias com autocorrelação espacial.

### 3.3 O Modelo

Relembramos que para modelar a dinâmica de populações podíamos escolher vários tipos de modelos, divididos sobretudo em dois grandes grupos: modelos de uma única população e modelos da paisagem. Nos modelos de paisagem incluem-se os modelos de metapopulações, nos quais a população se distribui em fragmentos, em que cada fragmento tem uma taxa de colonização dependente da distância aos outros fragmentos e uma taxa de extinção dependente da dimensão do fragmento. Mas os modelos de metapopulações só podem ser usados em espécies que não sobrevivem fora do seu habitat nativo e adaptam-se melhor a paisagens extremamente fragmentadas. Assim neste trabalho optamos por usar um modelo fonte-poço, ou fonte-sumidouro, (Pulliam, 1988), onde a população usa toda a paisagem, mas com diferente *fitness* em cada habitat. No habitat fonte a taxa de nascimentos é superior à taxa de mortes, enquanto que o contrário acontece no habitat poço. Este tipo de modelos é mais apropriado para espécies que usam tanto habitats modificados pelo homem, como os seus habitats nativos, e apesar de serem mais complexos do que os modelos de metapopulações, podem ser aplicados a qualquer nível de fragmentação.

O modelo estudado baseia-se no trabalho de Skellam (1951), que há mais de meio século publicou o seu primeiro trabalho sobre dispersão aleatória em populações teóricas, na sequência dos trabalhos do início do século de K. Pearson (1905) e Blakeman (1906) e do trabalho dos matemáticos Fisher (1937) e Kolmogorov (1937). Este artigo de Skellam é dos mais influentes para a teoria das populações espacialmente estruturadas. Nele deu inúmeras contribuições para estes estudos: providenciou uma derivação heurística da equação da di-

fusão, que descreveu como sendo uma aproximação de um simples movimento aleatório (baseados nesta derivação nós vamos encontrar as soluções do nosso modelo, criando um modelo de aproximação à média); incluiu a difusão em modelos de crescimento (conceito que vamos usar) e competição; aplicou a difusão ao problema da distribuição de espécies invasoras e finalmente aplicou a difusão ao problema da dimensão crítica de um fragmento. Muitas destas ideias foram, e continuam a ser, desenvolvidas por ecologistas teóricos, nomeadamente por Cantrell e Cosner (2001), Pereira, Daily e Roughgarden (2004), entre outros.

O modelo permite-nos estudar a dinâmica de uma população de uma espécie em várias paisagens simuladas, com uma estrutura fonte-poço, diferentes proporções de habitat fonte e habitat poço e diferentes níveis de agregação (usamos a dimensão fractal para controlar a agregação). Assume-se que as duas forças que comandam a dinâmica desta população são a sua taxa de crescimento e a sua capacidade de dispersão. Assim temos o seguinte modelo:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D\left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2}\right) + f(x, y)$$

$$f(x, y) = \begin{cases} r_1 N(x, y) & \text{se } (x, y) \in \text{Habitat Fonte} \\ r_2 N(x, y) & \text{se } (x, y) \in \text{Habitat Poço} \end{cases}$$

$$\frac{\partial N}{\partial t}(0, y) = \frac{\partial N}{\partial t}(L, y) \quad \frac{\partial N}{\partial t}(x, 0) = \frac{\partial N}{\partial t}(x, L) \quad \text{para } (x, y) \in [0, L] \times [0, L]$$

onde  $N$  é a dimensão da população,  $r_1 > 0$  é a taxa de crescimento no habitat fonte,  $r_2 < 0$  é a taxa de crescimento no habitat poço e  $D$  é o coeficiente de difusão.

Cantrell e Cosner (2001) e Pereira, Daily e Roughgarden (2004) resolveram analiticamente este modelo com diferentes condições de fronteira e considerando um fragmento (quadrado e circular respectivamente) de habitat fonte rodeado de habitat poço.

Tendo nós o objectivo de resolver este modelo da forma o mais simples possível, e na falta de uma solução analítica, resolvemos aproximar este modelo a um modelo de aproximação à média. Então revisitámos a dedução heurística do modelo de Skellam e tentámos capturar a morfologia global das paisagens em estudo.

Consideramos que existem duas populações, uma no habitat fonte,  $N_1$ , e outra no habitat sumidouro,  $N_2$ . A forma como variam com o tempo está obviamente interligada e isso pode expressar-se através do seguinte sistema de equações diferenciais ordinárias:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = p_{21}N_2 - p_{12}N_1 + r_1N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = p_{12}N_1 - p_{21}N_2 + r_2N_2 \end{cases},$$

onde  $p_{12}$  é a probabilidade, por unidade de tempo, de um indivíduo deixar de fazer parte da população de  $N_1$  e passar a fazer parte da população  $N_2$ ,  $p_{21}$  é a probabilidade, por unidade de tempo, de um indivíduo deixar de fazer parte da população de  $N_2$  e passar a fazer parte da população  $N_1$  (figura 3.4).

A questão que se punha a seguir era como calcular estas probabilidades? Mas olhando para as paisagens essas probabilidades são facilmente calculadas contando os vizinhos de cada célula que pertencem a um habitat diferente.

Como o nosso objectivo é saber qual o limiar de extinção, e neste caso isso significa encontrar a proporção mínima de habitat fonte, abaixo do qual a dimensão

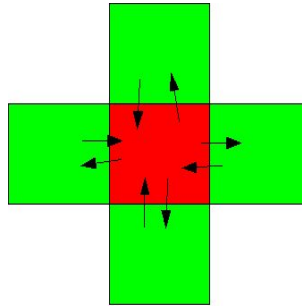


Figura 3.4: 1ª abordagem: quatro vizinhos.

da população em equilíbrio é zero, e sabendo como calcular  $p_{12}$  e  $p_{21}$ , a solução que precisamos encontrar resume-se apenas ao seguinte sistema de equações lineares:

$$\begin{cases} p_{21}N_2 - p_{12}N_1 + r_1N_1 = 0 \\ p_{12}N_1 - p_{21}N_2 + r_2N_2 = 0 \end{cases},$$

ou seja, a dimensão da população cresce quando

$$r_1 > \frac{p_{12}r_2}{r_2 - p_{21}}.$$

No caso das paisagens sem autocorrelação espacial,  $p_{12}$ , e  $p_{21}$  são facilmente calculados uma vez que a probabilidade, por unidade de tempo, de um indivíduo passar do habitat fonte para o habitat sumidouro é uma simples probabilidade condicionada: é a probabilidade de estando no bom habitat ir para o mau habitat. Como não há autocorrelação:

$$p_{12} = \frac{pD(1-p)}{p} = Dp,$$

e da mesma forma

$$p_{21} = \frac{pD(1-p)}{1-p} = D(1-p).$$

onde  $p$  é a proporção de habitat fonte,

No caso das paisagens aleatórias a proporção mínima de habitat fonte necessário abaixo do qual a dimensão da população em equilíbrio é zero é:

$$p^* = \frac{r_1 r_2 - D r_2}{r_1 - r_2}.$$

Nas paisagens com autocorrelação espacial, a solução não é tão simples. Contamos o número de vizinhos diferentes para cada uma das células. Geramos 100 paisagens para cada um dos valores de  $p$  e  $H$  em estudo, fazemos a média e obtemos uma aproximação da probabilidade de ser uma célula boa e ter vizinhos maus,  $a_{12}$ , e uma aproximação da probabilidade de uma célula ser má e ter vizinhos bons,  $a_{21}$ . Assim a dimensão da população aumenta para

$$r_1 - \frac{\frac{D a_{12}}{p} r_2}{r_2 - \frac{D a_{21}}{1-p}} > 0$$

e decresce até à extinção caso contrário.

Para podermos avaliar a robustez deste modelo de aproximação à média recorremos à análise numérica. Discretizamos o modelo inicial usando o método explícito de Euler. O nosso modelo é numericamente equivalente a:

$$n_{t+1,i,j} = D(n_{t,i-1,j} + n_{t,i+1,j} + n_{t,i,j-1} + n_{t,i,j+1}) + (1 - 4D)n_{t,i,j} + r_l n_{t,i,j},$$

onde  $i, j = 1, \dots, L = 50$ ,  $t = 1, \dots, L^2 = 2500$ ,  $n_{t,i,j}$  é a dimensão da população na célula  $(i, j)$  no instante  $t$ ,  $r_l = r_1$  se a entrada  $(i, j) = 1$ , ou seja pertence ao habitat fonte, e  $r_l = r_2$  se a entrada  $(i, j) = 0$ , ou seja pertence ao habitat poço.

Implementamos o modelo em  $C^{++}$  e no *Mathematica*, e escolhemos os parâmetros a utilizar, de forma a que o modelo convirja e seja estável. Obtivemos os resultados da figura 3.5 para as paisagens aleatórias:

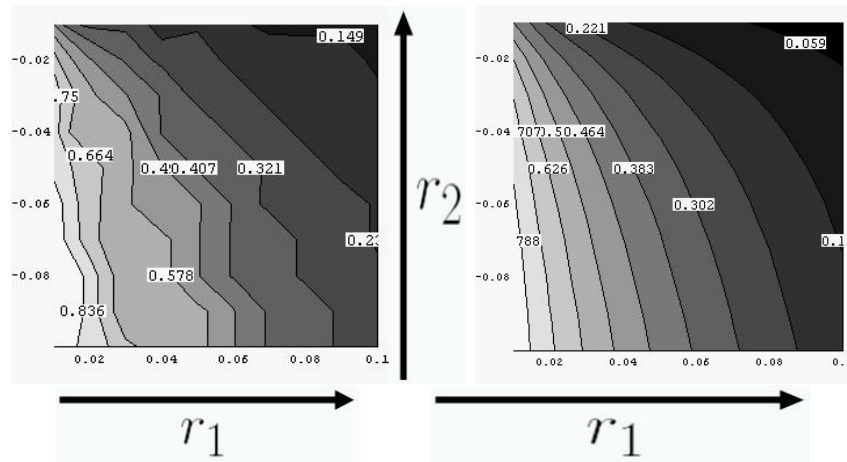


Figura 3.5: Resolução numérica e resolução do modelo de aproximação média em paisagens aleatórias sem autocorrelação espacial.

podemos dizer que neste caso o nosso modelo de aproximação à média é uma boa aproximação ao modelo numérico.

No caso das paisagens com autocorrelação espacial, os resultados que obtivemos ficaram um pouco aquém das nossas expectativas, figura 3.6.

Fizemos uma segunda abordagem olhando também para o habitat dos vizinhos dos vizinhos, figura 3.7. Dividimos a nossa população em três populações distintas: uma que habita num primeiro habitat que definimos como sendo todas as células que pertencem ao bom habitat e têm os seus quatro vizinhos a pertencerem também ao bom habitat,  $N_1$ ; uma segunda população que habita num bom habitat mas tem pelo menos um dos seus quatro vizinhos a pertencer ao mau habitat,  $N_2$ ; por último, uma terceira população que se caracteriza por se encontrar no mau habitat,  $N_3$ . A dinâmica destas populações pode ser descrita, numa aproximação à média do nosso modelo, pelo seguinte sistema de equações diferenciais ordinárias:

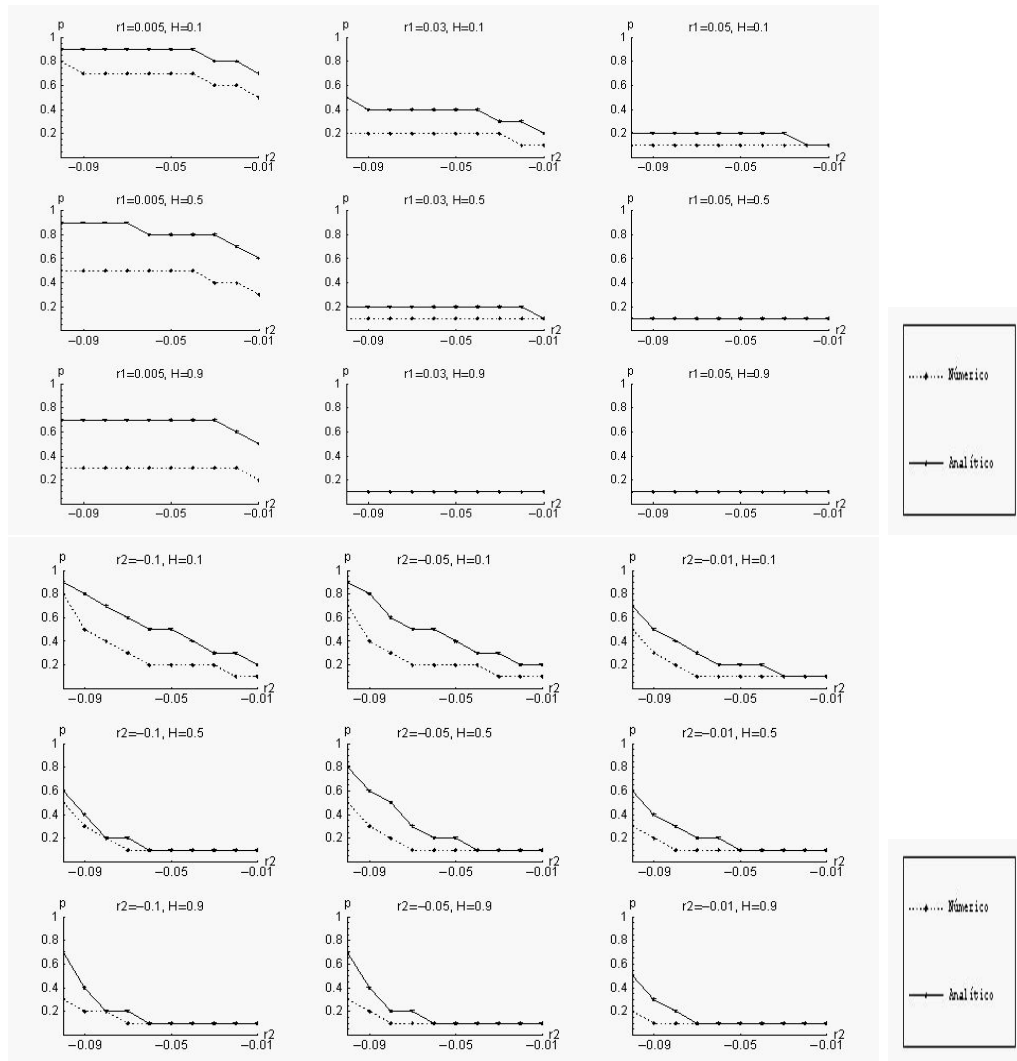


Figura 3.6: Resolução numérica e resolução da 1ª abordagem de aproximação média em paisagens com autocorrelação espacial.

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = p_{21}N_2 - p_{12}N_1 + r_1N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = p_{12}N_1 + p_{32}N_3 - p_{21}N_2 - p_{23}N_2P + r_1N_2 \\ \frac{dN_3}{dt} = p_{23}N_2 - p_{32}N_3 + r_2N_3 \end{cases}$$



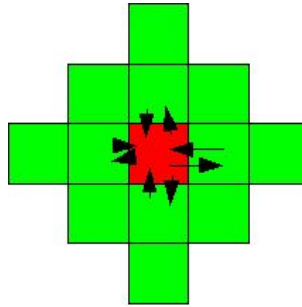


Figura 3.7: 2ª abordagem: quatro vizinhos com os seus três vizinhos.

onde  $p_{12}$  é a probabilidade, por unidade de tempo, de um indivíduo deixar de fazer parte da população de  $N_1$  e passar a fazer parte da população  $N_2$ ,  $p_{21}$  é a probabilidade, por unidade de tempo, de um indivíduo deixar de fazer parte da população de  $N_2$  e passar a fazer parte da população  $N_1$ , onde  $p_{23}$  é a probabilidade, por unidade de tempo, de um indivíduo deixar de fazer parte da população de  $N_2$  e passar a fazer parte da população  $N_3$ ,  $p_{32}$  é a probabilidade, por unidade de tempo, de um indivíduo deixar de fazer parte da população de  $N_3$  e passar a fazer parte da população  $N_2$ .

Como o nosso objectivo é, relembramos, saber qual o limiar de extinção, a solução que precisamos encontrar resume-se apenas ao seguinte sistema de equações lineares:

$$\begin{cases} p_{21}N_2 - p_{12}N_1 + r_1N_1 = 0 \\ p_{12}N_1 + p_{32}N_3 - p_{21}N_2 - p_{23}N_2P + r_1N_2 = 0 \\ p_{23}N_2 - p_{32}N_3 + r_2N_3 = 0 \end{cases}$$

Mais uma vez é relativamente simples calcular estas probabilidades, através de contagens. Foi o que fizemos, com a elaboração de um pequeno programa no

*Mathematica*, para 100 paisagens para cada um dos valores de  $p$  e  $H$  em estudo.

Resolvendo então este sistema, chegamos à conclusão que a dimensão da nossa população aumenta se:

$$r_2 - \frac{-D^2 p_{12} p_{32} r_1 - D^2 p_{21} p_{32} r_1 + D p_{32} r_1^2}{D^2 p_{21} p_{23} - D p_{12} r_1 - D p_{21} r_1 - D p_{23} r_1 + r_1^2} > 0$$

E comparamos os nossos resultados numéricos com esta resolução analítica, figura 3.8.

Apesar de haver melhorias em relação à nossa primeira tentativa os resultados ainda não são satisfatórios e então resolvemos alargar ainda mais a nossa ideia de vizinhança para os vizinhos seguintes, figura 3.9.

Desta vez dividimos a nossa população em quatro populações distintas: uma que habita num primeiro habitat que definimos como sendo todas as células que pertencem ao bom habitat, têm os seus quatro vizinhos a pertencerem também ao bom habitat e estes por sua vez também estão rodeados por quatro vizinhos no bom habitat,  $N_1$ ; uma segunda população que habita num bom habitat, cada célula tem os seus quatro vizinhos a pertencerem também ao bom habitat mas estes têm pelo menos um dos seus quatro vizinhos a pertencer ao mau habitat,  $N_2$ ; uma terceira população que habita num bom habitat, mas tem pelo menos um dos seus quatro vizinhos a pertencer ao mau habitat,  $N_3$ ; por último, uma quarta população que se caracteriza por habitar o mau habitat,  $N_4$ . A dinâmica destas populações, pode ser descrita, numa aproximação à média do nosso modelo, pelo seguinte sistema de equações diferenciais ordinárias:

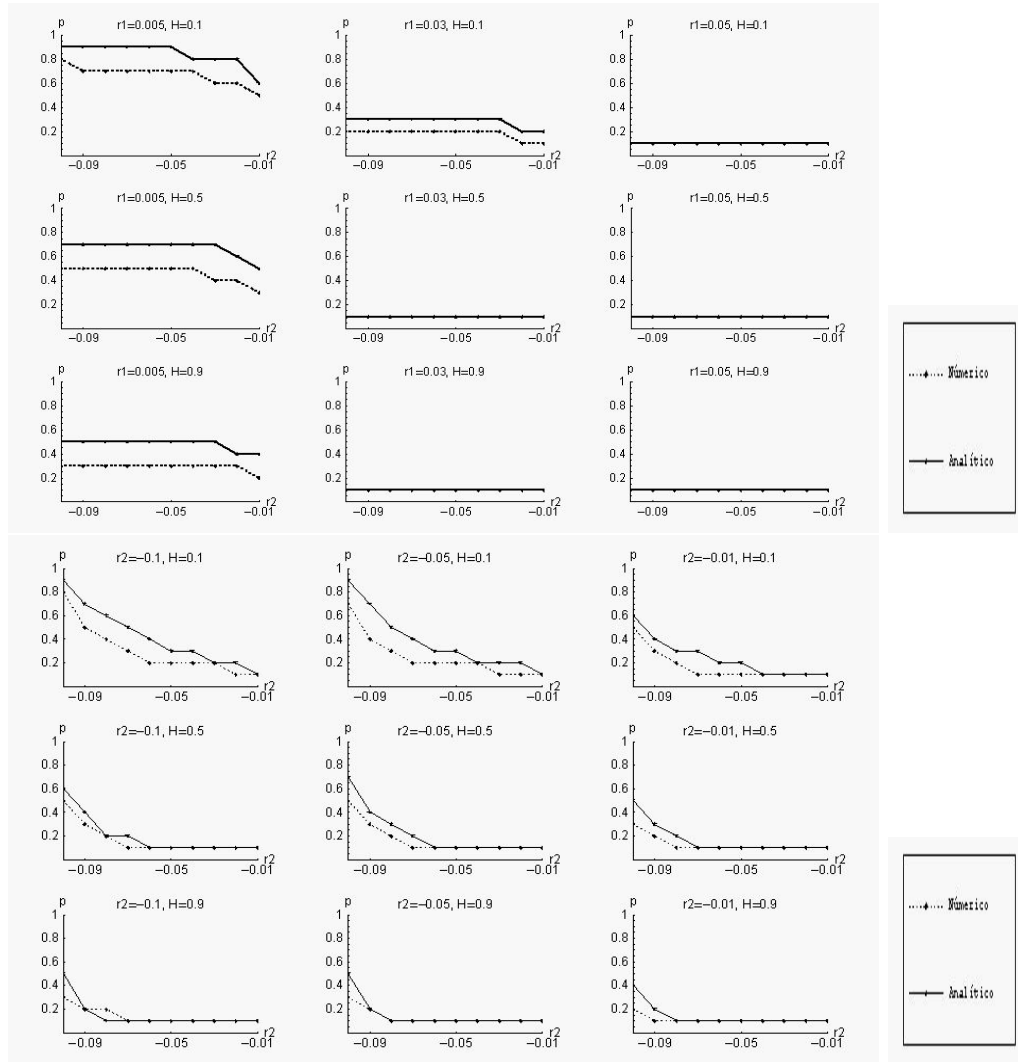


Figura 3.8: Resolução numérica e resolução da 2ª abordagem de aproximação média em paisagens com autocorrelação espacial.

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = p_{21}N_2 - p_{12}N_1 + r_1N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = p_{12}N_1 + p_{32}N_3 - p_{21}N_2 - p_{23}N_2P + r_1N_2 \\ \frac{dN_3}{dt} = p_{23}N_2 + p_{43}N_4 - p_{32}N_3 - p_{34}N_3P + r_1N_3 \\ \frac{dN_4}{dt} = p_{34}N_3 - p_{43}N_4 + r_2N_4 \end{array} \right.$$

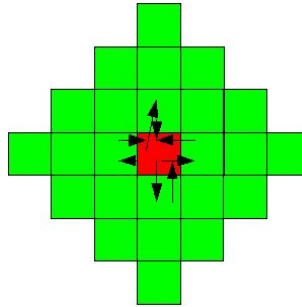


Figura 3.9: 3ª abordagem: quatro vizinhos, os seus três vizinhos, e os três vizinhos destes.

onde  $p_{i,j}$ , com  $i, j = 1, 2, 3, 4$ , é a probabilidade, por unidade de tempo, de um indivíduo deixar de fazer parte da população de  $N_i$  e passar a fazer parte da população  $N_j$ .

Como o nosso objectivo continua a ser saber qual o limiar de extinção, a solução que precisamos encontrar resume-se mais uma vez a resolver um sistema de equações lineares:

$$\left\{ \begin{array}{l} p_{21}N_2 - p_{12}N_1 + r_1N_1 = 0 \\ p_{12}N_1 + p_{32}N_3 - p_{21}N_2 - p_{23}N_2P + r_1N_2 = 0 \\ p_{23}N_2 + p_{43}N_4 - p_{32}N_3 - p_{34}N_3P + r_1N_3 = 0 \\ p_{34}N_3 - p_{43}N_4 + r_2N_4 = 0 \end{array} \right.$$

Mais uma vez é simples calcular estas probabilidades através de contagens. Foi o que voltámos a fazer com a elaboração de um pequeno programa no *Mathematica*, para 100 paisagens para cada um dos valores de  $p$  e  $H$  em estudo. Sabendo as probabilidades envolvidas e a solução do sistema, a dimensão da população cresce

se:

$$r_2 - Dp_{43} - \frac{-D^2 p_{34} p_{43}}{-D^2 p_{32} - Dp_{34} + r_1 + \frac{D^2 p_{23} p_{32} (Dp_{12} - r_1)}{D^2 p_{12} p_{23} - Dp_{12} r_1 - Dp_{21} r_1 - Dp_{23} r_1 + r_1^2}} > 0.$$

Observando os resultados desta terceira aproximação com os nossos resultados numéricos, figura 3.10.

Podemos comprovar a robustez do nosso modelo. Salientamos ainda o facto de em termos computacionais ser incomparavelmente mais rápido resolver o nosso modelo de aproximação à média do que resolver numericamente o modelo inicial, figura 3.11.

### 3.4 Resultados

Retornando à questão que motivou o nosso estudo: qual a importância da fragmentação de uma paisagem no limiar de extinção de uma população? Podemos agora, de uma forma mais ou menos elegante, mas sobretudo rápida e robusta, responder a esta questão, em que uma determinada população segue o modelo de Skellam numa paisagem fragmentada. Analisemos então os resultados obtidos, figura 3.12.

Tendo em conta o nosso modelo nulo, ou seja paisagens muito fragmentadas, podemos concluir que a fragmentação se reveste de uma importância muito significativa para o valor do limiar de extinção quando a taxa de crescimento no bom habitat é muito pequena, ou a taxa de crescimento no mau habitat é muito negativa. Pode observar-se, também, que o peso da fragmentação para o limiar de extinção diminui à medida que se aumenta qualquer uma das taxas de crescimento.

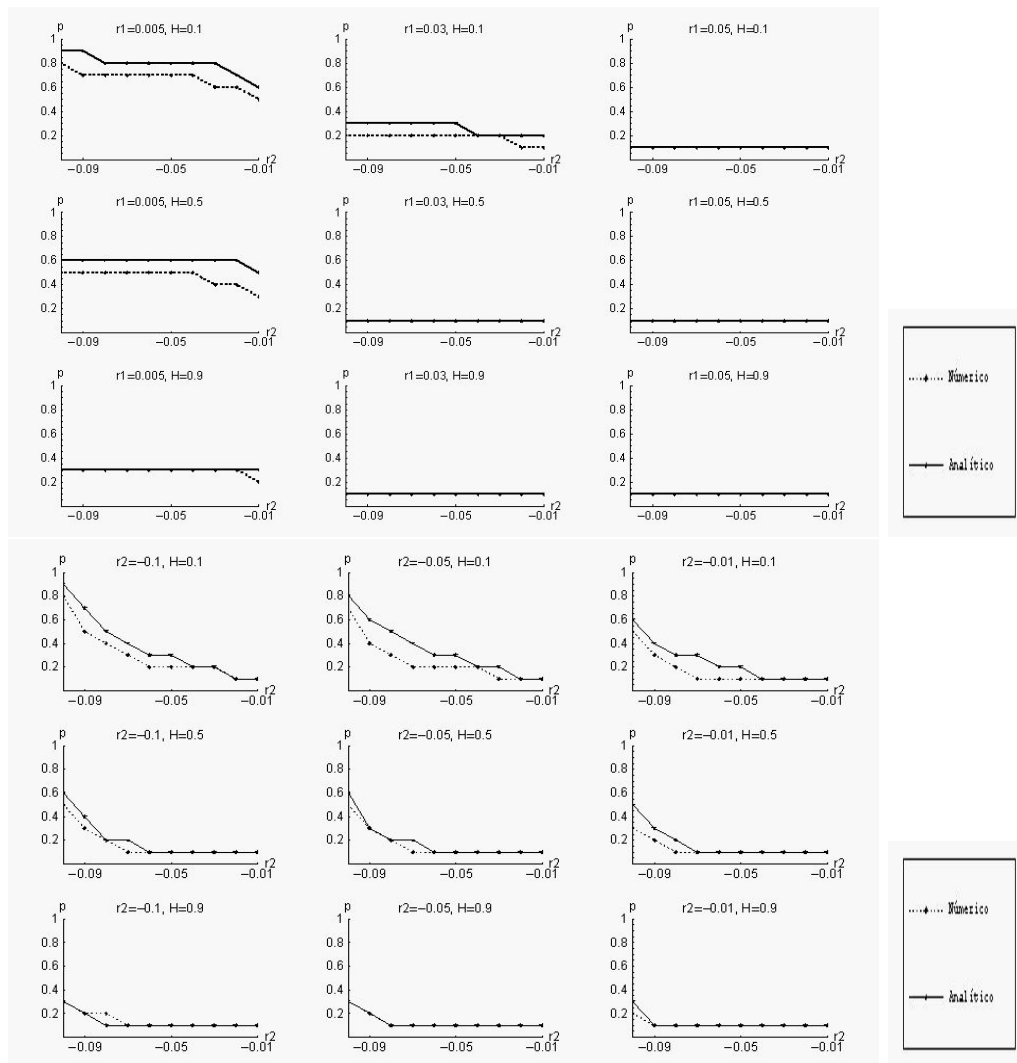


Figura 3.10: Resolução numérica/resolução da 3ª abordagem de aproximação média em paisagens com autocorrelação espacial

### 3.5 Discussão

Os nossos resultados confirmam os resultados obtidos por outros modelos, basta lembrar o artigo de revisão de L. Fharig (2002), do qual extrai o quadro da figura 3.13 com vários estudos:

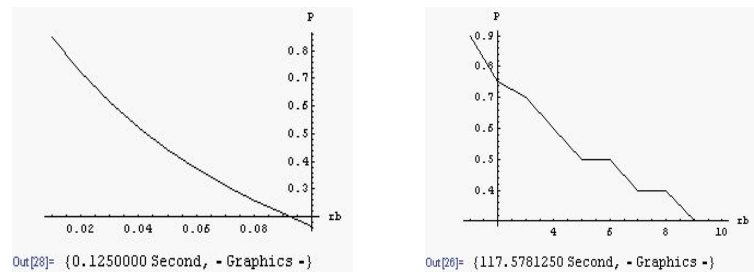


Figura 3.11: Proporção de habitat fonte necessário,  $p$ , para manter a espécie, com a variação da taxa de crescimento no habitat fonte,  $r_1$  e o valor da taxa de crescimento no habitat sumidouro,  $r_2 = -1$ . No primeiro gráfico temos o tempo que demora a nossa solução analítica e no segundo o tempo que demora a resolução numérica para apenas duas paisagem.

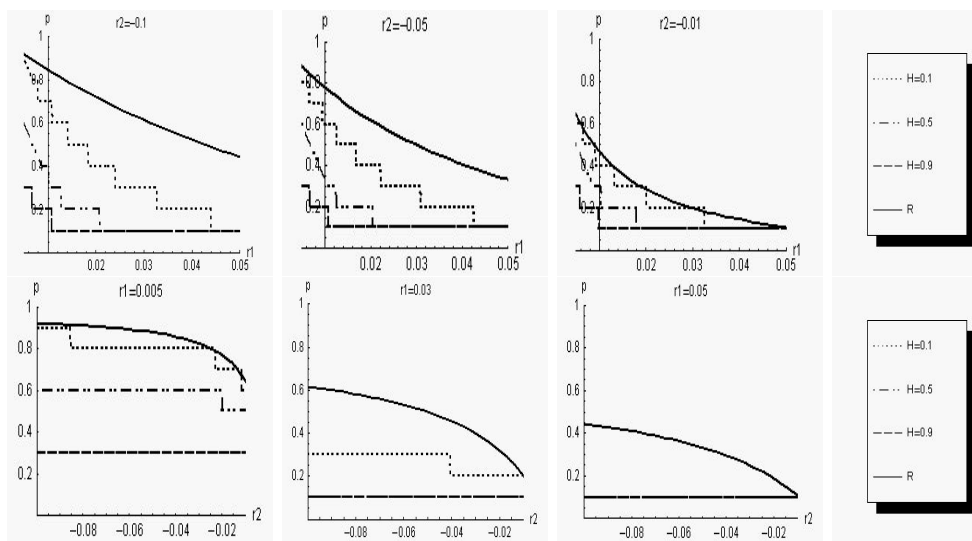


Figura 3.12: Resultados obtidos.

Tal como nestes quatro estudos, no nosso trabalho a fragmentação do habitat natural revela-se muito importante para alguns valores dos nossos parâmetros.

O que é novidade neste trabalho é o nosso método, extremamente simples de

Predictions and characteristics of models	Hill and Caswell (1999) <sup>†</sup>	With and King (1999) <sup>†</sup>	Flather and Bevers (2001) <sup>‡</sup>	Fahrig (2001) <sup>‡</sup>
A) Model predictions				
1) Extinction threshold	yes	yes	yes	yes
2) At least some effect of fragmentation on the extinction threshold	yes	yes	yes	yes
3) Fragmentation effect on population size/persistence increases with decreasing habitat	yes	yes	yes	yes
4) Maximum change in extinction threshold between highly clumped and highly fragmented landscapes	65%	82%	10%	17%
B) Model characteristics responsible for CE vs. BIDE difference in magnitude of fragmentation effect (prediction 4)				
1) Local (within-cell) population dynamics included in modeling framework	no	no	yes	yes
2) Patch emigration affects local persistence	no	no	yes	yes
3) Habitat loss causes	reduced colonization	reduced colonization	increased proportion of population in matrix, causing reduced reproduction and increased mortality	increased proportion of population in matrix, causing reduced reproduction and increased mortality

<sup>†</sup> Extinction–colonization (CE) model.  
<sup>‡</sup> Birth–immigration–death–emigration (BIDE) model.

Figura 3.13: Resultados comparativos de quatro estudos extraídos de Law, R.et al.(2003).

aplicar, de aproximar o nosso modelo de Skellam em paisagens fonte-sumidouro a um modelo de aproximação à média.

É possível argumentar que não existem realmente paisagens fonte-sumidouro. Porque será que indivíduos escolheriam imigrar para um mau habitat? Por exemplo, Fretwell e Lucas (1970), com a sua distribuição idealmente-livre (Ideal-free distribution) para descrever a dinâmica de uma população, preconizam que os indivíduos reconhecem as diferenças entre bons e maus habitats e se podem mover livremente entre uns e outros. Assim, os indivíduos deveriam escolher sempre os bons habitats, que a certa altura se transformariam, pelo esgotamento das suas capacidades, em menos bons, o que obrigaria a uma redistribuição dos indivíduos até que o número de indivíduos fosse proporcional à capacidade de cada frag-



mento. Neste cenário todos os fragmentos teriam a mesma taxa de crescimento e portanto não ocorreriam fontes e sumidouros. Mas a verdade é que existem organismos que realmente não distinguem o bom do mau habitat, e é importante modelar a sua dinâmica.

Pode-se também argumentar que este modelo é absolutamente determinístico, e por isso muito redutor, ao contrário de por exemplo os modelos de metapopulações. Mas é absolutamente possível acrescentar estocacidade ao nosso modelo. A aplicação deste modelo a dados reais é também bastante mais simples do que na maioria dos modelos teóricos, apesar da dificuldade generalizada de “medir” a dispersão de uma determinada espécie. E esse é um trabalho que gostaríamos de fazer no futuro.

# Capítulo 4

## Capacidade de dispersão em paisagens fonte-sumidouro

### 4.1 Introdução

Uma das questões que se põe no estudo das populações em paisagens alteradas, fragmentadas, é distinguir o papel que a capacidade de dispersão de uma determinada espécie tem na sua persistência. À partida, quanto maior for a capacidade de dispersão de uma espécie numa paisagem fragmentada maior é a probabilidade da espécie persistir, graças ao efeito de refúgio (Brown e Kodrick-Brown, 197; Hanski, 1999), que permite que a população se desloque de um “mau” fragmento para um “bom”. No entanto vários estudos teóricos (Pereira et al., 2004; Pereira e Daily, 2006; Fahrig, 2001; Casagrandi e Gatto, 1999) e também empíricos (Gibbs, 1998; Baguette e Schtickzelle, 2006) indicam o contrário: o gradiente entre capacidade de dispersão e persistência de uma população numa paisagem fragmentada é negativo. O que se pode concluir é que os modelos que defendem que a capacidade de

dispersão é “boa” para a persistência de uma espécie numa paisagem fragmentada, normalmente modelos de metapopulações, ignoram muitas vezes a mortalidade inerente à dispersão. Por outro lado, modelos que defendem que a capacidade de dispersão é “má” ignoram a estocacidade demográfica. Casagrandi e Gatto (1999) dão a ideia de uma capacidade de dispersão “intermédia” que seria a óptima numa paisagem fragmentada. Eles usam um modelo de metapopulações sujeito a estocacidade demográfica, catástrofes ambientais e perda de habitat, construído a partir de um IBM.

Consideram uma grelha infinita de fragmentos iguais. Definem  $p_i(t)$  como sendo a probabilidade de, no instante  $t$ , um número inteiro,  $i$ , de indivíduos estar num fragmento. Definem taxas, per capita, de nascimento,  $\nu_i$ , de mortalidade,  $\mu_i$ , e dispersão,  $D_i$ , num fragmento que contenha  $i$  indivíduos. Definem a taxa de ocorrência de catástrofes que dizimam um fragmento inteiro,  $m$ . Por causa da mortalidade inerente à dispersão e/ou a inabilidade de colonização, só uma fracção,  $a$ , do número médio de dispersores por fragmento:

$$S_p = \sum_{i=1}^{\infty} D_i i p_i(t)$$

irá acabar num fragmento. A perda de habitat pode reduzir  $a$ , que nesse caso é multiplicado por um factor  $u$ . Estipularam um número infinito de equações para  $p_i(t)$ ,  $i = 0, 1, 2, \dots$ , e testaram se os valores de  $p_i$  convergem para alguma distribuição. Fizeram dispersão constante,  $D_i = D$ , sem catástrofes ambientais,  $m = 0$ , sem perda de habitat,  $u = 1$  e com dinâmica local logística, ou seja:

$$\nu_i - \mu_i = r \left(1 - \frac{i}{k}\right).$$

E neste caso existe uma única distribuição de probabilidade estável, que corre-

sponde ou à persistência da metapopulação,  $p_0 < 1$ , ou à sua extinção,  $p_0 = 1$ .

O modelo determinístico que descreve globalmente o balanço de nascimentos, mortes e dispersão da metapopulação é:

$$\frac{dM}{dt} = rM\left(1 - \frac{M}{k}\right) - D(1 - a)M,$$

onde  $M$  é a abundância por fragmento.

Como um conjunto infinito de equações não é fácil de manejar, então eles decidiram fazer uma aproximação a este modelo usando probabilidades condicionadas. Introduziram a probabilidade condicionada:

$$\delta_i = \frac{p_i}{1 - p_0}$$

para que um fragmento esteja ocupado por  $i$  indivíduos. Assim conseguiram descrever os processos de nascimento, mortalidade, dispersão e colonização através das seguintes equações:

$$\frac{dp_0}{dt} = (-auS_\delta p_0 + (\mu_1 + D_1)\delta_1 + m)(1 - p_0)$$

e

$$\begin{aligned} \frac{d\delta_i}{dt} = & (\nu_{i-1}(i-1) + au(1-p_0)S_\delta)\delta_{i-1} - \\ & - ((\nu_i + \mu_i + D_i)i + auS_\delta - (\mu_1 + D_1)\delta_1)\delta_i + (\mu_{i+1} + D_{i+1})(i+1)\delta_{i+1}, \end{aligned}$$

onde

$$S_\delta = \frac{S_p}{1-p_0}.$$

A primeira equação descreve a dinâmica dos fragmentos vazios e incorpora o efeito de refúgio e a extinção motivada pela morte ou emigração de populações locais que consistam num único indivíduo. A segunda equação descreve a dinâmica em fragmentos ocupados e dela tiram a média e a variância da abundância local. Fazendo assumções de dependência da densidade sobre  $\nu_i$ ,  $\mu_i$  e  $D_i$ , obtêm equações para os momentos de  $\delta_i$ : a média condicional  $M_\delta = \sum_{i=1}^{\infty} i\delta_i(t)$  e a variância condicional  $\sigma_\delta^2$ . Reduzem então o modelo a duas, ou três equações, assumindo que em qualquer instante  $t$ , os valores de  $\delta_i$  se aproximam por uma distribuição teórica discreta. Quando usam distribuições caracterizadas pelo primeiro momento, apenas obtêm  $\delta_1$ , por exemplo usando a distribuição de Poisson,

$$\delta_1 = e^{-(M_\delta-1)}$$

, e a variância e o enviesamento ficam como funções de  $M_\delta$ , no caso da distribuição de Poisson

$$\sigma_\delta^2 = M_\delta.$$

E portanto duas equações especificam a dinâmica da frequência da extinção local e a abundância média em fragmentos ocupados. Quando usam distribuições caracterizadas também pelo segundo momento obtêm um modelo com três equações, onde se inclui também a dinâmica da variância da abundância. Por exemplo quando usam a distribuição binomial negativa:

$$\delta_1 = 1 + (M_\delta - \frac{1}{h})^{-h} \quad \text{e} \quad \sigma_\delta^2 = M_\delta - 1 + \frac{(M_\delta - 1)^2}{h},$$

onde  $h$  varia de acordo com a relação que liga o terceiro momento com os dois

primeiros, ou estipulam  $h = 0,7$

O modelo espacialmente explícito é um autómato celular  $6 \times 6$  com dispersão local (quatro vizinhos num torus). Para cada fragmento usaram um número de mortes, nascimentos, e dispersores aleatório. Com uma escolha de parâmetros bem definida, chegaram aos resultados observados no gráfico da figura 4.1.

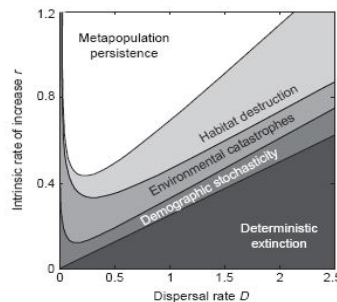


Figura 4.1: Capacidade de dispersão intermédia extraído de Casagrandi, R., and Gatto, M. (1999)

O nosso objectivo neste capítulo é observar qual a influência da capacidade de dispersão para a nossa espécie teórica, numa paisagem fragmentada.

A dispersão foi modelada de muitas formas como por exemplo o movimento aleatório, uma espiral de Arquimedes (Zollner e Lima, 1999) ou como movimento directo (Pulliam et al, 1992). Peter Turchin (1998) sugeriu que o movimento aleatório pode ser útil para modelar a dispersão de animais com pouca percepção sensorial como é o caso dos insectos. E apesar de muitos modelos preverem que o movimento aleatório leva a uma menor detecção de habitat adequado comparado com os modelos de movimentos directos (Conradt et al., 2003; Van Dyck e Baguette, 2005; Zollner e Lima, 1999; King e With, 2002), nós optámos por usar o “nosso” modelo de Skellam em paisagens fonte-sumidouro ou seja pelo

movimento aleatório. Acrescentámos estocacidade à taxa de crescimento no “bom” habitat, e, assim, este modelo vai permitir-nos comparar resultados com modelos de metapopulações, o que faremos no último capítulo.

## 4.2 O modelo

Neste capítulo usamos paisagens idealizadas. Gerámos uma paisagem quadrada, onde implementámos 9 fragmentos de igual dimensão e equidistantes, figura 4.2. Ao fazermos as fronteiras das nossas paisagens toroidais pretendemos simular um número infinito de fragmentos numa matriz infinitamente grande.

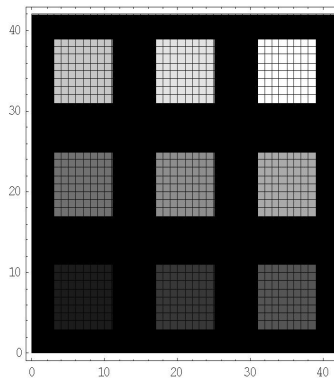


Figura 4.2: Paisagem idealizada.

Queremos também saber como se comporta a dimensão de uma população em fragmentos ilhas, com a variação da capacidade de dispersão no nosso modelo numa paisagem continente-ilhas. Para este estudo particular usamos a paisagem da figura 4.3.

Relembramos o modelo que nós escolhemos para aplicar:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D\left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2}\right) + f(x, y)$$

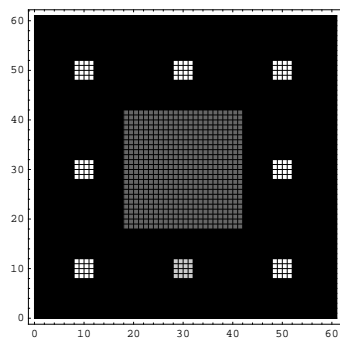


Figura 4.3: Paisagens continente-ilhas

$$f(x, y) = \begin{cases} r_{1,h}N(x, y)\left(1 - \frac{N(x, y)}{K}\right) & \text{se } (x, y) \in \text{Habitat Fonte} \\ r_2N(x, y) & \text{se } (x, y) \in \text{Habitat Poço} \end{cases}$$

$$\frac{\partial N}{\partial t}(0, y) = \frac{\partial N}{\partial t}(L, y) \quad \frac{\partial N}{\partial t}(x, 0) = \frac{\partial N}{\partial t}(x, L) \quad \text{para } (x, y) \in [0, L] \times [0, L]$$

agora com crescimento logístico, onde  $N$  é a dimensão da população,  $K$  é a capacidade carga,  $r_{1,h}$  é a taxa de crescimento no habitat fonte  $h = 1, \dots, 9$ , conforme o fragmento em causa,  $r_2 < 0$  é a taxa de crescimento no habitat poço e  $D$  é o coeficiente de difusão. Neste caso a taxa de crescimento  $r_{1,h}$  não é constantemente positiva: em 90% dos passos temporais continua a ser uma taxa positiva com um valor constante,  $r_{1,h} = a > 0$ , mas nos restantes 10% dos passos temporais  $r_{1,h}$  é negativa com valor absoluto igual a 20 vezes o seu valor,  $r_{1,h} = -20a$ . O que tentamos simular com esta alteração é a possibilidade de ocorrência de catástrofes no bom habitat (alterações meteorológicas, patologias, invasão de predadores, etc.), que nem por isso deixa de ser bom habitat. Com esta alteração o nosso modelo deixa de ser determinístico. Recorremos à análise



numérica para resolver o nosso modelo. Relembramos que podemos discretizar o modelo usando o método explícito de Euler. O nosso modelo é numericamente equivalente a:

$$n_{t+1,i,j} = D(n_{t,i-1,j} + n_{t,i+1,j} + n_{t,i,j-1} + n_{t,i,j+1}) + (1 - 4D)n_{t,i,j} + r_{l,h}n_{t,i,j}\left(1 - \frac{n_{t,i,j}}{K}\right),$$

onde  $i, j = 1, \dots, L = 42$ ,  $t = 1, \dots, L^2 = 2500$ ,  $n_{t,i,j}$  é a dimensão da população na célula  $(i, j)$  no instante  $t$ ,  $K = 20$  é a capacidade de carga no habitat fonte  $r_{l,h} = r_{1,h}$  se a entrada  $(i, j) = h$  com  $h = 1, \dots, 9$ , ou seja pertence ao habitat fonte, e  $r_l = r_2$  se a entrada  $(i, j) = 0$ , ou seja pertence ao habitat poço.

Implementamos o modelo em  $C^{++}$  e no *Mathematica*, e escolhemos os parâmetros a utilizar, de forma a que o modelo convirja e seja estável.

### 4.3 Resultados

Podemos controlar a taxa de dispersão da nossa espécie através da variação do coeficiente de difusão  $D$ . Este poderá variar entre 0 e 0,25 de forma a que o modelo convirja.

O nosso objectivo é então perceber o que acontece à dimensão da espécie quando variamos  $r_{1,h}$  e o coeficiente de difusão. Para isso fixámos  $r_2 = -0.01$ , simulámos 50 vezes o nosso modelo na paisagem da figura 4.4.

variámos  $r_{1,h}$  entre 0.0025 e 0.02, com incrementos de 0.0025 e variámos  $D$  entre 0 e 0.23 com incrementos de 0.01. Com a escolha destes parâmetros, assegurámos a convergência do modelo e obtivemos os resultados indicado na figura 4.5.

Encontrámos uma capacidade de dispersão intermédia, situada aproximadamente entre 0.1 e 0.4, que é a óptima desde que a taxa de crescimento da pop-

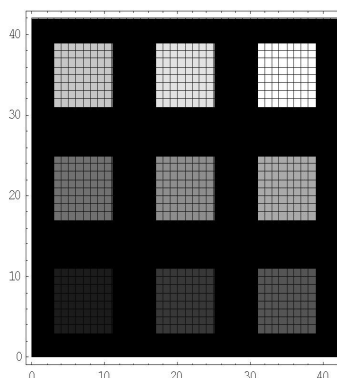


Figura 4.4: Paisagem idealizada

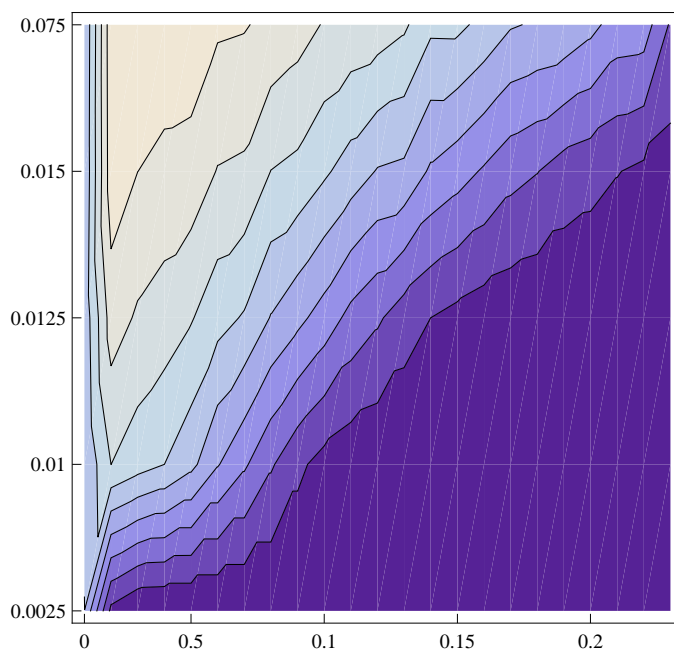


Figura 4.5: A população persiste mais facilmente para valores intermédios da taxa de difusão

ulação da espécie seja o suficientemente grande. Confirmando assim os resultados encontrados por Casagrandi e Gatto. O que estes resultados significam é que com nosso modelo é possível prever uma dispersão que é boa enquanto não é demasi-

ado grande para fazer com que a população se extinga. Fizemos um estudo dos desvios padrões das médias das populações e chegamos a resultados bastante satisfatório como se pode ver na figura 4.6. Como se pode observar a taxa de dispersão

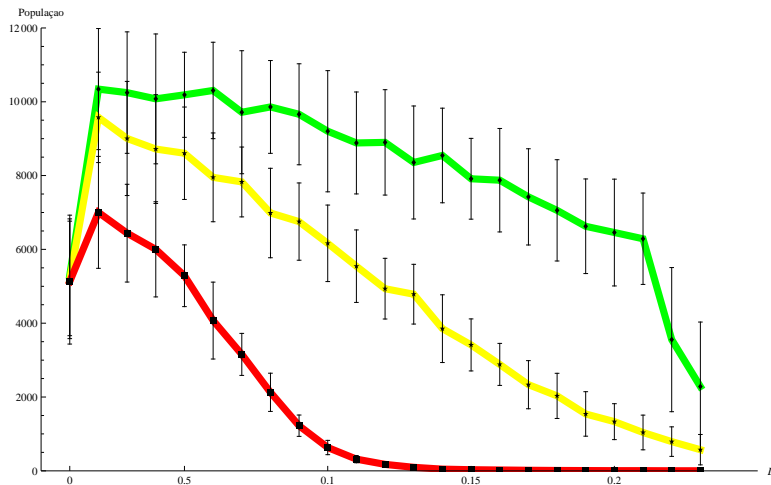


Figura 4.6: Resultados médios de 50 simulações, com as barras de erro padrão, a vermelho a taxa de crescimento é  $rb = 0,0025$ , a amarelo a taxa de crescimento é  $rb = 0,01$  e a azul é  $rb = 0,0175$

intermédia que é óptima só começa a existir para valores mais altos da taxa de crescimento.

No caso da paisagem continente-ilhas obtivemos exactamente os resultados contrários, ou seja, a dimensão da população das ilhas varia muito negativamente com uma taxa de dispersão intermédia e aumenta com aumento da capacidade de dispersão, figura 4.7.

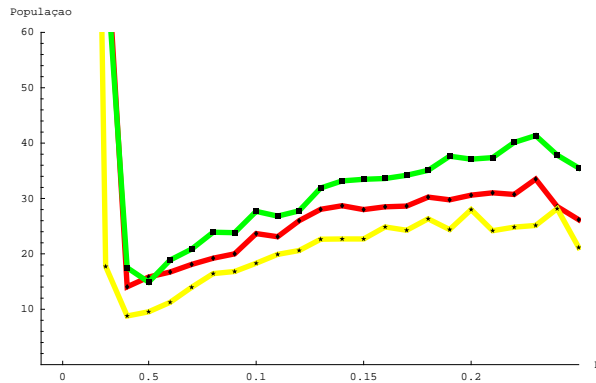


Figura 4.7: Capacidade de dispersão numa paisagem continente ilhas, a vermelho a taxa de crescimento é  $rb = 0,005$ , a amarelo a taxa de crescimento é  $rb = 0,008$  e a azul é  $rb = 0,01$ .

## 4.4 Discussão

Os nossos resultados coincidem com a ideia de que a capacidade de dispersão aumenta o risco de extinção de uma espécie em paisagens fragmentadas, pois numa paisagem muito fragmentada a dispersão aumenta a probabilidade de um indivíduo nunca encontrar um fragmento de bom habitat e assim não se dá o efeito de refúgio. Ou seja em vez de ajudar a “salvar” uma população em perigo a dispersão em paisagens fragmentadas pode levar à extinção. Fharig (2001) defende mesmo que o efeito de refúgio só é preponderante em paisagens que não sofreram alterações.

Mas, mais importante é a confirmação dos resultados de Casagrandi e Gatto (1999, 2002) que nos indicam que baixas taxas de dispersão são positivas, mesmo numa paisagem muito fragmentada. Ou seja, existe uma capacidade intermédia de dispersão que é a ideal.

Os nossos resultados na paisagem continente-ilhas, em que a persistência da espécie depende do facto de esta ter uma grande capacidade de dispersão, pode ser explicada pensando que com a ocorrência de catástrofes nas ilhas só não implica a extinção da população das ilhas se os indivíduos do continente, ou de outras ilhas, conseguirem chegar às ilhas. E para isso é necessário que eles tenham uma grande capacidade de dispersão. Por outro lado a população das ilhas não é pequena a com taxa de dispersão perto de zero, porque nesse caso a frequência das catástrofes não é suficientemente negativa para isso acontecer e como os indivíduos não dispersam para o “mau” habitat, acabam por conseguir sobreviver. Ou seja a combinação deste dois fenómenos cria a ideia de “pior” taxa de dispersão intermédia, em que os indivíduos sofrem não só a ocorrência de catástrofes como a sua capacidade de dispersão só os consegue colocar no habitat sumidouro.

# Capítulo 5

## Conclusões e trabalho futuro

O impacto dos modelos fonte sumidouro nas medidas de conservação da biodiversidade tem sido menor que o causado por modelos de metapopulações. Há no entanto, na nossa opinião, um enorme potencial dos modelos fonte sumidouro nas estratégias de gestão da paisagem com o objectivo da protecção da biodiversidade, não em oposição aos modelos de metapopulações mas em conjunto com estes.

Neste trabalho demos mais uma pequena contribuição para o uso de modelos fonte sumidouro.

Confirmámos que o modelo de Skellam é um óptimo candidato, tanto para o estudo da persistência de uma espécie em paisagens alteradas, como para o estudo da influência da capacidade de dispersão de uma espécie na probabilidade de persistência de uma população em paisagens alteradas.

No nosso estudo sobre paisagens atravessadas por estradas, encontramos uma forma muito simples que permite uma primeira abordagem sobre o efeito que a construção de uma estrada pode ter na população de uma determinada espécie.

Demonstramos também que as pontes ou túneis têm um efeito positivo na persistência da população de uma espécie numa paisagem atravessada por estradas, figura 5.1.

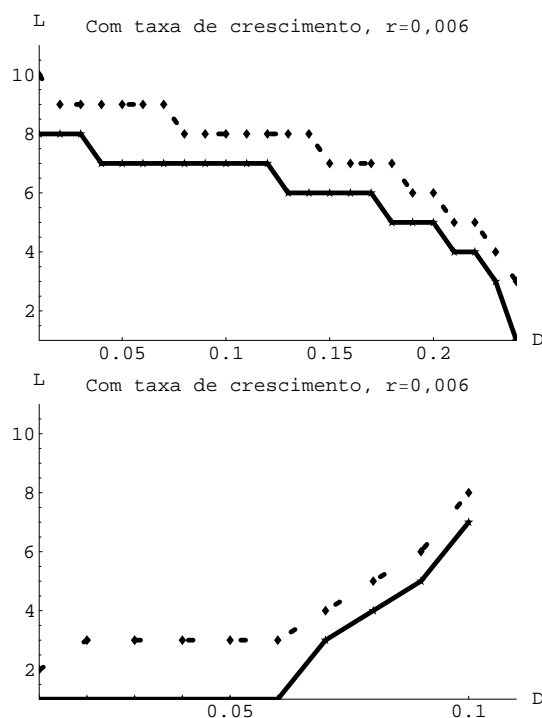


Figura 5.1: Distância mínima necessária para a persistência da espécie em função da capacidade de dispersão e da taxa de crescimento, a tracejado sem pontes.

No futuro pretendemos estudar mais medidas de protecção possíveis para as espécies na presença de estradas, como por exemplo a colocação de vedações com diferentes níveis de eficácia.

Para o modelo de Skellam em paisagens fragmentadas desenvolvemos um modelo de aproximação à média que é facilmente resolvido e que pode ajudar a tomar decisões sobre o “desenho” de uma paisagem para uma determinada espécie. Dividimos a nossa população em quatro populações distintas: uma que habita num

primeiro habitat que definimos como sendo todas as células que pertencem ao bom habitat, têm os seus quatro vizinhos a pertencerem também ao bom habitat e estes por sua vez também estão rodeados por quatro vizinhos no bom habitat,  $N_1$ ; uma segunda população que habita num bom habitat, cada célula tem os seus quatro vizinhos a pertencerem também ao bom habitat mas estes têm pelo menos um dos seus quatro vizinhos a pertencer ao mau habitat,  $N_2$ ; uma terceira população que habita num bom habitat, mas tem pelo menos um dos seus quatro vizinhos a pertencer ao mau habitat,  $N_3$ ; por último, uma quarta população que se caracteriza por habitar o mau habitat,  $N_4$ . A dinâmica destas populações, pode ser descrita, numa aproximação à média do nosso modelo, pelo seguinte sistema de equações diferenciais ordinárias:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = p_{21}N_2 - p_{12}N_1 + r_1N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = p_{12}N_1 + p_{32}N_3 - p_{21}N_2 - p_{23}N_2P + r_1N_2 \\ \frac{dN_3}{dt} = p_{23}N_2 + p_{43}N_4 - p_{32}N_3 - p_{34}N_3P + r_1N_3 \\ \frac{dN_4}{dt} = p_{34}N_3 - p_{43}N_4 + r_2N_4 \end{array} \right.$$

onde  $p_{i,j}$ , com  $i, j = 1, 2, 3, 4$ , é a probabilidade, por unidade de tempo, de um indivíduo deixar de fazer parte da população de  $N_i$  e passar a fazer parte da população  $N_j$ .

O limiar de extinção é uma solução do sistema de equações lineares:



$$\left\{ \begin{array}{l} p_{21}N_2 - p_{12}N_1 + r_1N_1 = 0 \\ p_{12}N_1 + p_{32}N_3 - p_{21}N_2 - p_{23}N_2P + r_1N_2 = 0 \\ p_{23}N_2 + p_{43}N_4 - p_{32}N_3 - p_{34}N_3P + r_1N_3 = 0 \\ p_{34}N_3 - p_{43}N_4 + r_2N_4 = 0 \end{array} \right.$$

Sabendo as probabilidades envolvidas e a solução do sistema, a dimensão da população cresce se:

$$r_2 - Dp_{43} - \frac{-D^2p_{34}p_{43}}{-D^2p_{32} - Dp_{34} + r_1 + \frac{D^2p_{23}p_{32}(Dp_{12}-r_1)}{D^2p_{12}p_{23}-Dp_{12}r_1-Dp_{21}r_1-Dp_{23}r_1+r_1^2}} > 0.$$

Os parâmetros da espécie que necessitamos para usar este modelo são a sua taxa de crescimento e coeficiente de difusão, no habitat fonte e no habitat sumidouro. Estimar o coeficiente de difusão de uma espécie não é fácil, mas recorrendo ao método da marcação-recaptura é possível estimar o coeficiente de dispersão de uma espécie. As paisagens reais, com os meios computacionais que hoje existem podem ser perfeitamente adaptadas ao modelo.

Tendo em conta o nosso modelo nulo, ou seja paisagens muito fragmentadas, podemos concluir que a fragmentação se reveste de uma importância muito significativa para o valor do limiar de extinção quando a taxa de crescimento no bom habitat é muito pequena, ou a taxa de crescimento no mau habitat é muito negativa. Confirmamos, também, que o peso da fragmentação para o limiar de extinção diminui à medida que se aumenta qualquer uma das taxas de crescimento figura 5.2.

Assim, num futuro breve, o que pretendemos é usar o nosso modelo em dados reais contribuindo para a tomada de decisões no que respeita à protecção da biodiversidade em paisagens alteradas.

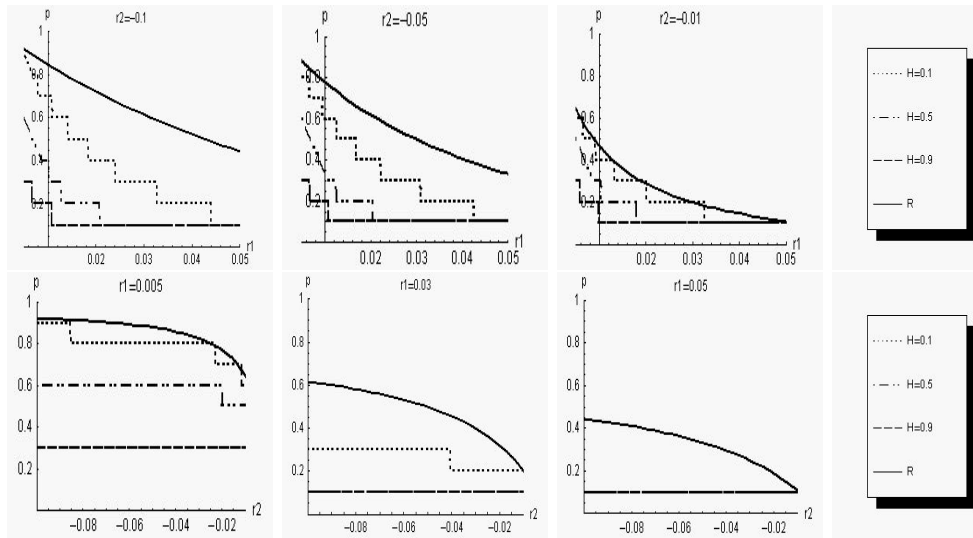


Figura 5.2: Resultados obtidos, onde  $h$  é nos indica o grau de fragmentação.

Aplicamos uma adaptação do modelo de Skellam, acrescentando a este estocasticidade, e estudamos a capacidade de dispersão de uma espécie numa paisagem infinita com fragmentos iguais e equidistantes. Casagrandi e Gatto (1999) já o tinham feito mas adaptando um modelo de metapopulações. Demonstramos que usando o nosso modelo encontramos também uma capacidade de dispersão intermédia que é a óptima, figura 5.3.

Aplicamos também este modelo a uma paisagem do tipo continente-ilhas e demonstramos a existência de uma capacidade de dispersão intermédia que é a pior para persistência da população da espécie nas ilhas, figura 5.4.

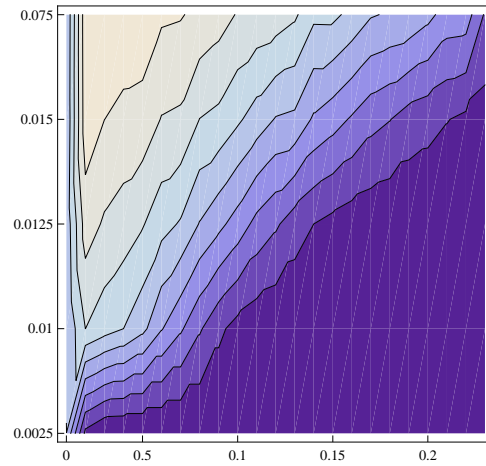


Figura 5.3: A população persiste mais facilmente para valores intermédios da taxa de difusão

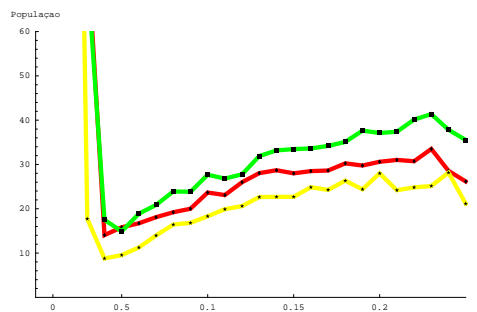


Figura 5.4: Capacidade de dispersão numa paisagem continente ilhas, a vermelho a taxa de crescimento é  $rb = 0,005$ , a amarelo a taxa de crescimento é  $rb = 0,008$  e a azul é  $rb = 0,01$ .

# Bibliografia

- Aars, J., and Ims, R. A. . *The effect of habitat corridors on rates of transfer and interbreeding between voles demes*. Ecology **80**(1999), 1648-1655.
- Abrams, P.A., *Character displacement and niche shift analysed using consumer-resource models of competition*. Theoretical Population Biology, **29**, 1986, 107-160.
- Abrams, P.A.. *Should prey overestimate the risk of predation?* The American Naturalist, **144**, 1994, 317-328.
- Abrams, P.A., *High competition with low similarity and low competition with high similarity: Exploitative and apparent competition in consumer-resource systems*. The American Naturalist, **152**, 1998, 114-128.
- Abrams, P.A., *Is predator-mediated coexistence possible in unstable systems?* Ecology, **80**, 1999, 608-621.
- Abrams, P.A.. *The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence*. Annual Review of Ecology and Systematics, **31**, 2000, 79-105.
- Adams, L. W. and Geis, A. D. . *Effects of roads on samll mammals*. J. Appl. Ecol. **20**(1973), 403-415.

- Akcakaya, H.R., *Population viability analyses with demographically and spatially structured models*, Ecol. Bull. **48** (2000), 23-38.
- Akcakaya, H.R., *Viability analyses with habitat-based metapopulation models*, Popul. Ecol. **42** (2000), 45-53.
- Amarasekare P., and Nisbet, R.M., *Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species*, Am. Nat. **158** (2001), 572-584.
- Andersson, H., and Djehiche, B., *A threshold limit theorem for the stochastic logistic epidemic*, J. Appl. Prob. **35** (1998), 662-670.
- Ando, A., Camm, J., Polasky, S., and Solow, A. , *Species distributions, land values, and efficient conservation*, Science **279** (1998), 2126-2128.
- Andreassen, H.P. and Ims, R.A. , *Dispersal in patchy vole populations: Role of patch configuration, density dependence, and demography*, Ecology **82** (2001), 2911-2926.
- Andrewartha, H.G., and Birch, L.C.. "The Distribution and Abundance of Animals." (1954), The University of Chicago Press, Chicago.
- Araújo, M.B., Densham, P.J., Lampinen, R., Hagemeyer, W.J.M., Mitchell-Jones, J.P., Gasc, J.P., and Humphries, C.J., *Would environmental diversity be a good surrogate for species diversity?* Ecography **24**(2001), 103-110.
- Araújo, M.B., and Williams, P.H., *Selecting areas for species persistence using occurrence data*, Biol. Conserv. **96** (2000), 331-345.

- Araújo, M.B., Williams, P.H., and Fuller, R.J. *Dynamics of extinction and the selection of nature reserves*. Proc. R. Soc. Lond. B **269** (2002), 1970-1980.
- Baguette, M., Petit, S., and Queva F., *Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: Consequences for conservation*, J. Appl. Ecol. **37** (2000), 100-108.
- Baguette, M., N. Schtickzelle, *Negative relationship between dispersal distance and demography in butterfly metapopulations*, Ecology **87(3)**(2006), 648-654.
- Bascompte, J., and Solé, R.V., *Spatially induced bifurcations in single-species population dynamics*, J. Anim. Ecol. **63** (1994), 256-264.
- Bascompte, J., and Solé, R., *Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models*, J. Anim. Ecol. **65** (1996), 465-473.
- Bakowski, C. and Kozakiewicz, M., *Effect of forest road on bank vole and yellow-necked mouse populations*, Acta Theriol. **33**(1988), 345-353.
- Bell, G., *The distribution of abundance in neutral communities*, Am. Nat. **155** (2000), 606-617.
- Bell, G. , *Neutral macroecology*, Science **293** (2001), 2413-2418.
- Bennett, A.F., *Roads, roadsides and wildlife conservation: a review*. In: Saunders, D.A. and Clarke, G.B., White, P.C.L. and Harris, S. (1998) *Effects of roads on badger Meles meles populations in south-west England*. Biol.Conserv. **86**(1991), 117-124.

- Bevers, M., and C. H. Flather, *Numerically exploring habitat fragmentation effects on populations using cell-based coupled map lattices*, Theoretical Population Biology, 55 (1999), 61- 76.
- Bjornstad, O.N., Ims, R.A., and Lambin, X., *Spatial population dynamics: Analyzing patterns and processes of population synchrony*, Trends Ecol. Evol. **14** (1999), 427-432.
- Bolker, B.M. and Pacala, S.W. , *Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems*, Theor. Popul. Biol. **52** (1997), 179-197.
- Bolker, B.M. and Pacala, S.W. *Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal*, Am. Nat. 153 (1999), 575-602.
- Boudjemadi, K., Lecomte, J., and Clobert, J., *Influence of connectivity on demography and dispersal in two contrasted habitats: An experimental approach*, J. Anim. Ecol. 68 (1999), 1-19.
- Boyce, M.S., *Population viability analysis*, Annu. Rev. Ecol. Syst. **23** (1992), 481-506.
- Bramson, M., Cox, J.T., and Durrett, R., *Spatial models for species area curves*, Ann. Prob. **24** (1996), 1727-1751.
- Bramson, M., Durrett, R., and Schonmann, R.H., *The contact process in a random environment*, Ann. Prob. **19** (1991), 960-983.

- Brook, B.W., Sodhi, N.S., and Ng, P.K., *Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore*, Nature, **424** (2003), 420-423.
- Brooks, T.M., Pimm, S.L., and Collar, N.J. *Deforestation predicts the number of threatened birds in insular southeast Asia*, Conserv. Biol, **11** (1997), 382-394.
- Brown, J.H., and Kodric-Brown, A., *Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction*, Ecology 58 (1977), 445-449.
- Brown, J.S., and Pavlovic, N.B., *Evolution in heterogeneous environments: Effects of migration on habitat specialization*, Evol. Ecol. **6** (1992), 360-382.
- Burkey, T.V., *Extinction rates in archipelagoes: Implications for populations in fragmented habitats*, Conserv. Biol. **9** (1995), 527-541.
- Byers, J.A., *Correlated random walk equations of animal dispersal resolved by simulation*. Ecology 82 (2001), 1680-1690 .
- Cabeza, M., and Moilanen, A., *Design of reserve networks and the persistence of biodiversity*. Trends Ecol. Evol. **16** (2001), 242-248.
- Cantrell, R. S., and C. Cosner, *Insular biogeographic theory and diffusion-models in population-dynamics*. Theor. Popul. Biol. **45** (1994), 177-202.
- Cantrell, R. S., and C. Cosner. *Diffusion models for population dynamics incorporating individual behavior at boundaries: applications to refuge design*. Theor. Popul. Biol. **55** (1999), 189-207.



- Cantrell, R. S., and C. Cosner, *Spatial heterogeneity and critical patch size: area effects via diffusion in closed environments*. Jour. of Theor. Biol., **209** (2001), 161- 171.
- Carlson, A., *The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species: The white-backed woodpecker (*Dendrocopos leucotos*)*, For. Ecol. Manage. **131** (2000), 215-221.
- Casagrandi, R., and Gatto, M., *A mesoscale approach to extinction risk in fragmented landscapes*, Nature 400 (1999), 560-562.
- Casagrandi, R., and Gatto, M., *A persistence criterion for metapopulations*, Theor. Popul. Biol. **61** (2002a), 115-125.
- Casagrandi, R., and Gatto, M., *Habitat destruction, environmental catastrophes, and metapopulation extinction*, Theor. Popul. Biol. **61** (2002b), 127-140.
- Caswell, H., *Predator-mediated coexistence: A non-equilibrium model*, Am. Nat. **112** (1978), 127-154.
- Caswell, H. (2001). "Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation." Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Caswell, H., and Cohen, J.E., *Disturbance, interspecific interaction, and diversity in metapopulations*, Biol. J. Linn. Soc. **42** (1991), 193-218.
- Caswell, H.; John, A. M.. *From individual to the population in demographic models*. Pages 36-61. In D.L. DeAngelis, L.J.C.P. Gross editors. Individual-

Based Models and approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems. Chapman Hall VL, 1992.

- Chave J., Muller-Landau, H.C., and Levin, S.A., *Comparing classical community models: Theoretical consequences for patterns of diversity*, Am. Nat. **159** (2002), 1-23.
- Clinchy, M., *Does immigration "rescue" populations from extinction? Implications regarding movement corridors and the conservation of mammals*, Oikos **80** (1997), 618-622.
- Clinchy, M., Haydon, D.T., and Smith, A.T., *Pattern does not equal process: What does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics?*, Am. Nat. **159** (2002), 351-362.
- Conradt, L., Roper, T.J., and Thomas, C.D., *Dispersal behaviour of individuals in metapopulations of two British butterflies*, Oikos **95** (2001), 416-424.
- Conradt, L., Zollner, P.A., Roper, T.J., Frank, K., and Thomas, C.D., *Foray search: An effective systematic dispersal strategy in fragmented landscapes*, Am. Nat. (2003)
- Corlett, R.T., *The naturalized flora of Hong Kong: a comparison with Singapore*. Journal of Biogeography **19**, 1992, 421-430.
- Coulson, J.C., Mace, G.M., Hudson, E., and Possingham, H., *The use and abuse of population viability analysis*, Trends Ecol. Evol. **16c** (2001), 219-221.

- Daily, G.C., G. Ceballos, J. Pacheco, G. Suzán, and A. Sánchez-Azofeifa, *Countryside biogeography of Neotropical mammals: Conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica*, *Conservation Biology* **17(6)**(2003), 1814-1826.
- De Angelis, D.L.; Rose, K.A.. *Which individual-based approach is most appropriate for a given problem?* Pages 67-87. In D.L. De Angelis, L.J. Gross editors. *Individual-based models and approaches in Ecology: populations, communities and ecosystems*. Chapman Hall, New York, 1992.
- DeAngelis, D.L., Mooij, W.M., *Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes*. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **36** (2005), 147168.
- Dias, P.C., *Sources and sinks in population biology*, *Trends Ecol. Evol.* **11** (1996), 326-330.
- Diffendorfer, J.E., *Testing models of source-sink dynamics and balanced dispersal*, *Oikos* **81** (1998), 417-433.
- Doak, D.F., *Source-sink models and the problem of habitat degradation: General models and applications to the Yellowstone grizzly*, *Conserv. Biol.* **9** (1995), 1370-1379.
- Donalson, D.D., and Nisbet, R.M., *Population dynamics and spatial scale: effects of system size on population persistence*, *Ecology* **80** (1999), 2492-2507.
- Doncaster, C.P., Clobert, J., Doligez, B., Gustaffson, L., and Danchin, E.,

*Balanced dispersal between spatially varying local populations: An alternative to the source-sink model*, Am. Nat. **150** (1997), 425-445.

- Doncaster, C.P., and Gustafsson, L., *Density dependence in resource exploitation: Empirical test of Levins' metapopulation model*, Ecol. Lett. **2** (1999), 44-51.
- Drechsler, M., and Wissel, C., *Separability of local and regional dynamics in metapopulations*, Theor. Popul. Biol. **51** (1997), 9-21.
- Dunning, J.B., Stewart, D.J., Danielson, B.J., Noon, B.R., Root, T.L., Lamberson, R.H., and Stevens, E.E., *Spatially explicit population models: Current forms and future uses*, Ecol. Appl. **5** (1995), 3-11.
- Durrett, R., *Multicolor particle systems with large threshold and range*, J. Theor. Prob. **5** (1992), 127-152.
- Durrett, R., and Levin, S., *The importance of being discrete (and spatial)*, Theor. Popul. Biol. **46** (1994), 363-394.
- Durrett, R., and Levin, S., *Spatial models for species-area curves*, J. Theor. Biol. **179** (1996), 119-127.
- Durrett, R., and Levin, S., *Lessons on pattern formation from planet water*, J. Theor. Biol. **205** (2000), 201-214.
- Durrett, R., and Neuhauser, C., *Particle systems and reaction-diffusion equations*, Ann. Prob. **22** (1994), 289-333.
- Ellner, S.P., *Pair approximation for lattice models with multiple interaction scales*, J. Theor. Biol. **210** (2001), 435-447.

- Ellner, S.P., Sasaki, A., Haraguchi, Y., and Matsuda, H., *Speed of invasion in lattice population models: Pair-edge approximation*, J. Math. Biol. **36** (1998), 469-484.
- Engen, S., Lande, R., and Saether, B.-E., *The spatial scale of population fluctuations and quasi-extinction risk*, Am. Nat. **160** (2002), 439-451.
- Engen, S., Bakke, Ø., and Islam, A., *Demographic and environmental stochasticity: Concepts and definitions*, Biometrics **54** (1998), 840-846.
- Engen, S., Lande, R., and Saether, B.E., *Migration and spatiotemporal variation in population dynamics in a heterogeneous environment*, Ecology **83** (2002), 570-579.
- Etienne, R.S., *A scrutiny of the Levins metapopulation model*, Comments Theor. Biol. **7** (2002), 257 - 281.
- Etienne, R.S., and Nagelkerke, C.J., *Non-equilibria in small metapopulations: Comparing the deterministic Levins model with its stochastic counterpart*, J. Theor. Biol. **219** (2002), 463-478.
- Ewens, W.J., *On the concept of the effective population size*, Theor. Popul. Biol. **21** (1982), 373-378.
- Fagan, W.F., Meir, E., Prendergast, J., Folarin, A., and Kareiva, P.M., *Characterizing vulnerability to extinction for 758 species*, Ecol. Lett. **4** (2001), 132-138.
- Fahrig, L., *Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment*, Theor. Popul. Biol. **41** (1992), 300-314.

- Fahrig, L., *Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction*, J. Wildl. Manage. **61** (1997), 603-610.
- Fahrig, L., *When does fragmentation of breeding habitat affect population survival?* Ecol. Model. **105** (1998), 273-292.
- Fahrig, L., *How much habitat is enough?* Biol. Conserv. **100** (2001), 65-74.
- Fahrig, L., *Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis*, Ecol. Appl. **12** (2002), 346-353.
- Fahrig, L., and Merriam, G., *Habitat patch connectivity and population survival*, Ecology **66** (1985), 1762-1768.
- Fahrig, L., Pedlar, J.H., Pope, S.E., Taylor, P.D. and Wegener, J.F., *Effect of road traffic on amphibian density*. Biol.Conserv. **73**(1995), 177-182.
- Ferris, C.R., *Effects of Interstate 95 on breeding birds in northern Maine*. J.Wildl.Manage. **43** (1979), 421-427.
- Flather, C.H., and Bevers, M., *Patchy reaction-diffusion and population abundance: The relative importance of habitat amount and arrangement*, Am. Nat. **159** (2002), 40-56.
- Fleishman, E., Ray, C., Sjogren-Gulve, P., Boggs, C.L., and Murphy, D.D., *Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics*, Conserv. Biol. **16** (2002), 706-716.
- Flint E.P., *Changes in land use in South and Southeast Asia from 1880 to 1980: a data base prepared as part of a coordinated research program on carbon fluxes in the tropics*. Chemosphere **29**(1994), 1015-1062.

- Foley, P., *Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying-capacity*, *Conserv. Biol.* **8** (1994), 124-137.
- Foppen, R. and Reijnen, R., *The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. 2. Breeding dispersal of male willow warblers (*Phylloscopus trochilus*) in relation to the proximity of a highway*. *J.Appl.Ecol.* **31** (1994), 95-101.
- Forman, R.T., *Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States*. *Conservation Biology* **14** (2000) , 31-35.
- Forman, R.T. and Alexander, L.E., *Roads and their major ecological effects*. *Annual Review Of Ecology And Systematics* **29** (1998), 207-+.
- Forman, R.T. and Deblinger, R.D., *The ecological road-effect zone of a Massachusetts (USA) suburban highway*. *Conservation Biology* **14** (2000), 36-46.
- Forman, R.T.T., *Land mosaics: The ecology of landscapes and regions*. Cambridge: Cambridge University Press (1995).
- Forman, R.T.T., *Road ecology: A solution for the giant embracing us*. *Landscape Ecology* **13** (1998), iii-v.
- Forman, R.T.T., Friedman, D.S., Fitzhenry, D., Martin, J.D., Chen, A.S. and Alexander, L.E., *Ecological effects of roads: Towards three summary indices and an overview for North America*. In: Canters, K., Piepers, A. and Hendriks-Heersma, A., (Eds.) *Proceedings of the international conference on "Habitat fragmentation, infrastructure and the role of ecologi-*

cal engineering” Maastricht DenHague 1995, pp. 40-54. Delft (1997), The Netherlands: Ministry of Transport, Public Works and Water Management, Road and Hydraulic Engineering division.

- Frank, K., and Wissel, C., *A formula for the mean lifetime of metapopulations in heterogeneous landscapes*, Am. Nat. **159** (2002), 530-552.
- Frank, K., and Wissel, C., *Spatial aspects of metapopulation survival: From model results to rules of thumb for landscape management*, Landsc. Ecol. **13** (1998), 363-379.
- Fretwell, S.D., and Lucas, H.L., *On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development*, Acta Biotheoret. **19** (1970), 16-36.
- Futuyma D.J., *Biologia Evolutiva*. 2<sup>a</sup> ed. Soc. Bras. de Genetica/CNPq, Ribeirao Preto, SP, 1992.
- Gardner, R.H., Milne, B.T., Turner, M.G., and O’Neill, R.V., *Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern*, Landsc. Ecol. **1** (1987), 19-28.
- Gibbs, J., *Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient*, Landscape Ecology, **13** (1998), 263-268.
- Gomulkiewicz, R., Holt, R.D., and Barfield, M., *The effects of density-dependence and immigration on local adaptation in a “black-hole” sink environment*, Theor. Popul. Biol. **55** (1999), 283-296.



- Gonzalez, A., Lawton, J.H., Gilbert, F.S., Blackburn, T.M., and Evans-Freke, I., *Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem*, Science **281** (1998), 2045-2047.
- Gotelli, N.J., *Metapopulation models: The propagule rain, the rescue effect, and the core-satellite hypothesis*, Am. Nat. **138** (1991), 768-776.
- Grimm, V.. *Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future?* Ecological modelling, **115**, 1999, 129-148.
- Grimm, V.; Berger, U.; Bastiansen, F.; Eliassen, S.; Ginot, V.; Giske, J.; Goss-Custard, J.; Grand, T.; Heinz, S. K.; Huse, G.; Huth, A.; Jepsen, J.U.; Jorgensen, C.; Mooij, W.M.; Müller, B.; Peer, G.; Piou, C.; Railsback, S.E.; Robbins, A.M.; Robbins, M.M.; Rossmannith, E.; Rüger, N.; Strand, E.; Souissi, S.; Stillman, R.A.; Vabo, R.; Visser, U.; DeAngelis, D.L. . *A standard protocol for describing individual-based and agent-based models*. Ecological Modelling, **198**, 2006, 115-126.
- Groombridge, B. and Jenkins, M. D., "World Atlas of Biodiversity: Earth's Living Resources in the 21st Century", 2002, UNEP-WCMC. University of California Press, Berkeley.
- Gundersen, G., Johannesen, E., Andreassen, H.P., and Ims, R.A., *Source-sink dynamics affect demography of sources* Ecol. Lett. **4** (2001), 14-21.
- Gustafson, E.J., and Gardner, R.H., *The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization*, Ecology **77** (1996), 94-107.

- Gyllenberg, M., and Hanski, I., *Single-species metapopulation dynamics: A structured model*, Theor. Popul. Biol. **42** (1992), 35-61.
- Gyllenberg, M., and Hanski, I., *Habitat deterioration, habitat destruction, and metapopulation persistence in a heterogeneous landscape*, Theor. Popul. Biol. **52** (1997), 198-215.
- Gyllenberg, M., Osipov, A.V., and Soderbacka, G., *Bifurcation analysis of a metapopulation model with sources and sinks*, J. Nonlinear Sci. **6** (1996), 329-366.
- Gyllenberg, M., Parvinen, K., and Dieckman, U., *Evolutionary suicide and evolution of dispersal in structured metapopulations*, J. Math. Biol. **45** (2002), 79-105.
- Gyllenberg, M., Söderbacka, G., and Ericsson, S., *Does migration stabilize local-population dynamics: Analysis of a discrete metapopulation model*, Math. Biosci. **118** (1993), 25-49.
- Hackney, E.E.; McGraw, J.B.. *Experimental demonstration of Alee effect in American Ginseng*. Conservation Biology, **15**, 2001, 129-136.
- Hamilton, W.D., and May, R.M., *Dispersal in stable habitats*, Nature **269** (1977), 578-581.
- Hanski, I., *Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium theory*, Biol. J. Linn. Soc. **28**, 23-36.
- Hanski, I., *Single-species metapopulation dynamics: Concepts, models and observations*, Biol. J. Linn. Soc. **42** (1991), 17-38.

- Hanski, I., *Inferences from ecological incidence functions*, Am. Nat. **139** (1992), 657-662.
- Hanski, I., *A practical model of metapopulation dynamics*, J. Anim. Ecol. **63** (1994), 151-162.
- Hanski, I., *Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes*, Trends Ecol. Evol. **9** (1994), 131-135.
- Hanski, I., *Predictive and practical metapopulation models: The incidence function approach*. In "Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions" (D. Tilman and P. Kareiva, eds.)(1997), pp. 21-25. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Hanski, I., *Connecting the parameters of local extinction and metapopulation dynamics*, Oikos **83** (1998a), 390-396.
- Hanski, I., *Metapopulation dynamics*, Nature **396** (1998b), 41-49.
- Hanski, I., *Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes*, Oikos **87** (1999a), 209-219.
- Hanski, I., "Metapopulation Ecology." (1999) Oxford Univ. Press, Oxford.
- Hanski, I., Alho, J., and Moilanen, A., *Estimating the parameters of migration and survival for individuals in metapopulations*, Ecology **81** (2000), 239-251.
- Hanski, I., and Gilpin, M.E., *Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain*, Biol. J. Linn. Soc. **42** (1991), 3-16.

- Hanski, I., Moilanen, A., and Gyllenberg, M., *Minimum viable metapopulation size*, Am. Nat. **147** (1996), 527-541.
- Hanski, I., and Ovaskainen, O., *Extinction debt at extinction threshold*, Conserv. Biol. **16** (2002), 666-673.
- Hanski, I., and Ovaskainen, O., *The metapopulation capacity of a fragmented landscape*, Nature **404** (2000), 755-758.
- Hanski, I., and Ovaskainen, O., *Metapopulation theory for heterogeneous fragmented landscapes*. Theor. Popul. Biol. (2003).
- Hanski, I., Pöyry, J., Kuussaari, M., and Pakkala, T., *Multiple equilibria in metapopulation dynamics*, Nature **377** (1995), 618-621.
- Hansson, L., *Dispersal and connectivity in metapopulations*, Biol. J. Linn. Soc. **42** (1991), 89-103.
- Harada, Y., and Iwasa, Y., *Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation*, Res. Popul. Ecol. **36** (1994), 237-249.
- Harding, K.C., and McNamara, J.M., *A unifying framework for metapopulation dynamics*, Am. Nat. **160** (2002), 173-185.
- Harrison, S., *Local extinction in a metapopulation context: An empirical evaluation*, Biol. J. Linn. Soc. **42** (1991), 73-88.
- Harrison, S., and Bruna, E., *Habitat fragmentation and large-scale conservation: What do we know for sure?* Ecography **22** (1999), 225-232.

- Harrison, S., and Hastings, A., *Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure*, Trends Ecol. Evol. **11** (1996), 180-183.
- Harrison, S., Maron, J., and Huxel, G., *Regional turnover and fluctuation in populations of five plants confined to serpentine seeps*, Conserv. Biol. **14** (2000), 769-779.
- Harrison, S., and Quinn, J.F., *Correlated environments and the persistence of metapopulations*, Oikos **56** (1989), 293-298.
- Hastings, A., *Can spatial variation alone lead to selection for dispersal?* Theor. Popul. Biol. **24** (1983), 244-251.
- Hastings, A., *Complex interactions between dispersal and dynamics: Lessons from coupled logistic equations*, Ecology **74** (1993), 1362-1372.
- Hastings, A., and Wolin, C.L., *Within-patch dynamics in a metapopulation*, Ecology **70** (1989), 1261-1266.
- Hastings, A.; Hom, C.L.; Ellner, S.; Turchin, P.; Godfray, H.C.J.. *Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor?* Annual Review of Ecology and Systematics, **24**, 1993, 1-33.
- Havlin, J., *On the importance of railway lines for the avifauna in agro-coenoses*. Folia zool. **36** (1987), 345-358.
- Hill, M.F., and Caswell, H., *Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes*, Ecol. Lett. **2** (1999), 121-127.

- Hill, M.F., Hastings, A., and Botsford, L.W., *The effects of small dispersal rates on extinction times in structured metapopulation models*, *Am. Nat.* **160** (2002), 389-402.
- Hobbs, R.J., and Yates, C. J., *Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic*, *Australian Journal of Botany*, **51** (2003), 471-488.
- Holt, R.D., *Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species*. *The American Naturalist*, **124**, 1984, 377-406.
- Holt, R.D., *Population dynamics in two-patch environments: Some anomalous consequences of an optimal habitat distribution*, *Theor. Popul. Biol.* **28** (1985), 181-208.
- Holt, R.D.; Grover, J.; Tilman, D.. *Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparente competition*. *The American Naturalist*, **144**, 1994, 741-771.
- Holt, R.D., and McPeck, M.A., *Chaotic population dynamics favors the evolution of dispersal*, *Am. Nat.* **148** (1996), 709-718.
- Hovestadt, T., Messner, S. and Poethke, H.J., *Evolution of reduced dispersal mortality and 'fat-tailed' dispersal kernels in autocorrelated landscapes*, *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **268** (2001), 385-391
- Husband, B.C., and Barrett, S.C.H., *A metapopulation perspective in plant population biology*, *J. Ecol.* **84** (1996), 461-469.

- Jaeger, J.A.G., Fahrig, L. *Effects of road fencing on population persistence.*  
- Conservation Biology **18(6)** (2004), 1651-1657.
- Jánosi, I.M., and Scheuring, I., *On the evolution of density dependent dispersal in a spatially structured population model*, J. Theor. Biol. **187** (1997), 379-408.
- Johst, K., and Brandl, R., *Evolution of dispersal: The importance of the temporal order of reproduction and dispersal*, Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. **264** (1997), 23-30.
- Kareiva, P., *Space: The final frontier for ecological theory*, Ecology **75** (1994), 1-47.
- Kawecki, T.J., and Holt, R.D., *Evolutionary consequences of asymmetric dispersal rates*, Am. Nat. **160** (2002), 333-347.
- Keitt, T.H., Urban, D.L., and Milne, B.T., *Detecting critical scales in fragmented landscapes*, Conserv. Ecol. **1** (1997), 4.
- Keymer, J.E., Marquet, P.A., Velasco-Hernández, J.X., and Levin, S.A., *Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes*, Am. Nat. **156** (2000), 478-494.
- Khaladi, M., Grosbois, V., and Lebreton, J.D., *An explicit approach to evolutionarily stable dispersal strategies with a cost of dispersal*, Nonlinear Anal. real World Appl. **1** (2000), 137-144.
- King, A., K. With, *Dispersal success on spatially structured landscapes : when do spatial pattern and dispersal behavior really matter ?* Ecological

Modelling, **147** (2002), 23-39.

- Kisdi, E., *Dispersal: Risk spreading versus local adaptation*, Am. Nat. **159** (2002), 579-596.
- Kuitunen, M., Rossi, E. and Stenroos, A., *Do highways influence density of land birds?* Environmental Management **22** (1998), 297-302.
- Lande, R., *Extinction thresholds in demographic models of territorial populations*, Am. Nat. **130** (1987), 624-635.
- Lande, R., *Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes*, Am. Nat. **142** (1993), 911-927.
- Lande, R., *Demographic stochasticity and Allee effect on a scale with isotropic noise*, Oikos **83** (1998), 353-358.
- Lande, R., Engen, S., and Saether, B.-E., *Extinction times in finite metapopulations with stochastic local dynamics*, Oikos **83** (1998), 383-389.
- Lande, R., Engen, S., and Saether, B.E., *Spatial scale of population synchrony: Environmental correlation versus dispersal and density regulation*, Am. Nat. **154** (1999), 271-281.
- Law, R., Murrell, D.J., and Dieckmann, U., *Population growth in space and time: Spatial logistic equations*, Ecology **84** (2003), 252-262.
- Lebreton, J.D., Khaladi, M., and Grosbois, V., *An explicit approach to evolutionarily stable dispersal strategies: No cost of dispersal*, Math. Biosci. **165** (2000), 163-176.



- Lehman, C.L., and Tilman, D., *Competition in spatial habitats*. In "Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions" (D. Tilman and P. Kareiva, eds.) (1997), pp. 185-203. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Levin, S.A.. *Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle*. The American Naturalist, 104, 1970,413-423.
- Levin, S.A., Cohen, D., and Hastings, A., *Dispersal strategies in patchy environments*,Theor. Popul. Biol., **26** (1984), 165-191.
- Levins R.. *Evolution in Changing Environments - some theoretical explorations*.1<sup>a</sup> ed. Princeton University Press, Princeton, 1968.
- Levins, R.A., *Extinction*, Lect. Notes in Math. and Life Sci. **2** (1970), 75-107.
- Levins, R.. *Coexistence in a variable environment*. The American Naturalist, **114**, 1979, 765-783.
- Lindenmayer, D.B., Ball, I., Possingham, H.P., McCarthy, M.A. and Pope, M.L., *A landscape-scale test of the predictive ability of a spatially explicit model for population viability analysis*, J. Appl. Ecol. **38** (2001), 36-48.
- Lindenmayer, D.B. e Fischer, J., "Habitat Fragmentation and Landscape Change-An Ecological an Conservation Synthesis", (2006), Island Press.
- Lindenmayer, D.B., and Possingham, H.P., *Modelling the inter-relationships between habitat patchiness, dispersal capability and metapopulation persis-*

*tence of the endangered species, Leadbeater's possum, in south-eastern Australia*, *Landsc, Ecol.* **11** (1996), 79-105.

- Loreau, M., and Mouquet, N., *Immigration and the maintenance of local species diversity*, *Am. Nat.* **154** (1999), 427-440.
- Ludwig, D., *Is it meaningful to estimate a probability of extinction?* *Ecology* **80** (1999), 298-310.
- MacArthur, R.H.; Levins, R. . *The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species*. *The American Naturalist*, **101**, 1967, 377-385.
- Mader, H.J., *Animal habitat isolation by roads and agricultural fields*. *Biol.Conserv.* **29** (1984), 81-96.
- Mader, H.J., Schell, C. and Kornacker, P., *Linear barriers to arthropod movements in the landscape*. *Biol.Conserv.* **54** (1990), 209-222.
- Manning, A.R., Lindenmayer, D.B., and Barry, S., *The conservation implications of bird reproduction in the agricultural "matrix": a case study of the vulnerable superb parrot (*Polytelis swainsonii*) of southeastern Australia*, *Biol. Conserv.* **120** (2004), 367-378.
- Margules, C.R., Nicholls, A.O., and Pressey, R.L., *Selecting networks of reserves to maximize biological diversity*, *Biol. Conserv.* **43** (1988), 63-76.
- May, R.M.. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press,1973.

- May, R.M. *Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos*. Science, **186** 1974: 645-647.
- May, R.M. . *The croonian lecture, 1985. When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology*. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, **228** 1986, 241-266.
- May, R.M.. *The chaotic rhythms of life*. New Scientist, 1989, 37- 41.
- May, R.M.; Oster, G.F. *Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models*. The American Naturalist, **110**, 1976, 573-599.
- Maynard Smith, J., *Models in Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1974.
- McIntyre, N.E., and Wiens, J.A., *Interactions between habitat abundance and configuration: Experimental validation of some predictions from percolation theory*, Oikos **86** (1999), 129-137.
- McLellan, B.N. and Schackleton, D.M., *Grizzly bears and resource extraction industries: effects of roads on behaviour, habitat use, and demography*. J.Appl.Ecol. **25** (1988), 451-460.
- McPeck, M.A., and Holt, R.D., *The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments*, Am. Nat. **140** (1992), 1010-1027
- Mech, L.D., Fritts, S.H., Radde, G.L. and Paul, W.J., *Wolf distribution and road density in Minnesota*. Wildlife Society Bulletin **16** (1988), 85-87.

- Merriam, G., Kozakiewicz, M., Tsuchiya, E. and Hawley, K., *Barriers as boundaries for metapopulations and demes of Peromyscus leucopus in farm landscapes*. Landscape Ecology **2** (1989), 227-235.
- Metz, J.A.J., and Gyllenberg, M., *How should we define fitness in structured metapopulation models? Including an application to the calculation of evolutionarily stable dispersal strategies*, Proc. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci. **268** (2001), 499-508.
- Middleton, D.A.J., Veitch, A.R., and Nisbet, R.M., *The effect of an upper limit to population size on persistence time*, Theor. Popul. Biol. **48** (1995), 277-305.
- Moilanen, A., and Cabeza, M., *Single-species dynamic site selection*, Ecol. Appl. **12** (2002), 913-926.
- Moilanen, A., and Hanski, I., *Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure*, Ecology **79** (1998), 2503-2515.
- Moilanen, A., and Hanski, I., *On the use of connectivity measures in spatial ecology*, Oikos **95** (2001), 147-151.
- Murray, J., "Mathematical biology". In "Biomathematics," 2nd edn., (1990) Vol. 19. Springer-Verlag, New York.
- Nathan, R., *The challenges of studying dispersal*, Trends Ecol. Evol. **16** (2001), 481-483.
- Nee, S. *How populations persist*, Nature **367** (1994), 123-124.

- Neubert, M.G., and Caswell, Demography and dispersal: Calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations, *Ecology* **81** (2000), 1613-1628.
- Okubo, A., "Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models." (1980) Springer-Verlag, Berlin.
- Ovaskainen, O., *The quasi-stationary distribution of the stochastic logistic model*, *J. Appl. Prob.* **38** (2001), 898-907.
- Ovaskainen, O., and Hanski, I., *Transient dynamics in metapopulation response to perturbation*, *Theor. Popul. Biol.* **61** (2002), 285-295.
- Ovaskainen, O., and Hanski, I., *Extinction threshold in metapopulation models*, *Annal. Zool. Fenn.* (2003).
- Ovaskainen, O., Sato, K., Bascompte, J., and Hanski, I., *Metapopulation models for extinction threshold in spatially correlated landscapes*, *J. Theor. Biol.* **215** (2002), 95-108. van Vuuren, D., Sala, O., Pereira, H.M. (2007) The Future of Vascular Plant Diversity Under Four Global Scenarios. *Ecology and Society*: 11: 25. HTML
- Oxley, D.J., Fenton, M.B. and Carmody, G.R., *The effects of roads on populations of small mammals*. *J.Appl.Ecol.* **11** (1974), 51-59.
- Pereira, H.M., Daily, G. C., *Modeling Biodiversity Dynamics in Countryside Landscapes*. *Ecology* **87**,(2006), 1877-1885.
- Pereira, H.M., Cooper, D., *Towards the global monitoring of biodiversity loss*. *Trends in Ecology and Evolution* **21**, (2006), 123-129.

- Pereira, E., Queiroz, C., Pereira, H. M. Vicente, L., *Ecosystem Services and Human Well-Being: A participatory study in a mountain community in Northern Portugal*. Ecology and Society, **10**(2005) 14.
- Pereira, H. M., Roughgarden, J. Daily, G.C., *A framework for assessing the relative vulnerability of species to land-use change*. Ecological Applications, **14** (2004), 730-742.
- Pereira, H. Roughgarden, J., *Socially Stable Territories: The negotiation of space by interacting foragers*. American Naturalist **161**, (2003), 143-152
- Pereira, H.M., Domingos, T. Vicente, L. (2004). Portugal Millennium Ecosystem Assessment: State of the Assessment Report. Millennium Ecosystem Assessment.
- Pimm, S.L.. *The Balance of Nature: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago, IL, 1991.
- Pimm, S.L.; Jones, L.; Diamond, J., *On the risk of extinction*. The American Naturalist, **132**, 1988, 757-785.
- Plotnick, R.E., Gardner, R.H., and O'Neill, R.V., *Lacunarity indices as measures of landscape texture*. Landsc, Ecol. **8** (1993), 201-211.
- Poethke, H.J., and Hovestadt, T., *Evolution of density- and patch-sizedependent dispersal rates*, Proc. R. Soc. Lond. B **269** (2002), 637-645.
- Poethke, H.J., Hovestadt, T., and Mitesser, O., *Local extinction and the evolution of dispersal rates: Causes and correlations*, Am. Nat. (2003).

- Pulliam, H.R., *Sources, sinks and population regulation*, Am. Nat. **132** (1988), 652-661.
- Pulliam, H.R., and Danielson, B.J., *Sources, sinks and habitat selection: A landscape perspective on population dynamics*, Am. Nat. **137** (1991), S50-S66.
- Pulliam, H., J.Dunning, J.Liu, *Population Dynamics in Complex Landscape : A case study Ecological Applications*, **2(2)**(1992), 165 - 177.
- Reed, J.M., Mills, L.S., Dunning, J.B., Jr., Menges, E.S., McKelvey, K.S., Frye, R., Beissinger, S.R., Anstett, M.C., and Miller, P., *Emerging issues in population viability analysis*, Conserv. Biol., **16** (2002), 7-19.
- Reh, W. and Seitz, A., *The influence of land use on the genetic structure of populations of the common frog (Rana temporaria)*. Biol.Conserv. **54** (1990) , 239-249.
- Reijnen, R. and Foppen, R., *The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. 1. Evidence of reduced habitat quality for willow warblers (Phylloscopus trochilus) breeding close to a highway*. J.Appl.Ecol. **31** (1994), 85-94.
- Reijnen, R. and Foppen, R., *The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. 4. Influence of population size on the reduction of density close to a highway*. J.Appl.Ecol. **32** (1995), 481-491.
- Reijnen, R., Foppen, R. and Veenbaas, G., *Disturbance by traffic of breeding birds: Evaluation of the effect and considerations in planning and managing*

*road corridors*. Biodiversity and Conservation **6** (1997), 567-581.

- Reijnen, R., Foppen, R., Terbraak, C.J. and Thiessen, J., *The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. 3. Reduction of density in relation to the proximity of main roads*. J.Appl.Ecol. **32** (1995) , 187-202.
- Richardson, J.H., Shore, R.F., Treweek, J.R. and Larkin, S.C., *Are major roads a barrier to small mammals?* Journal Of Zoology **243** (1997), 840-846.
- Ricketts, T., *The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes*, Am. Nat. **158** (2001), 87-99.
- Rosenzweig, M.L. "Species Diversity in Space and Time." (1995).Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Rost, G.R. and Bailey, J.A., *Distribution of mule deer and elk in relation to roads*. J.Wildl.Manage. **43** (1979) , 634-641.
- Roughgarden, J.D., *Patchiness in the spatial distribution of a population caused by stochastic fluctuations in resources*, Oikos **29** (1977), 52-59.
- Roughgarden, J., *Population dynamics in a spatially varying environment: How population size tracks spatial variation in carrying capacity*, Am. Nat. **108** (1974), 649-664.
- Roughgarden, J., "Primer of Ecological Theory", (1998) Prentice Hall, New Jersey.



- Rousset, F., and Gandon, S., *Evolution of the distribution of dispersal distance under distance-dependent cost of dispersal*, J. Evol. Biol. **15** (2002), 515-523.
- Sato, K., and Iwasa, Y., *Pair approximations for lattice-based ecological models*. In "Cambridge Studies in Adaptive Dynamics" (U. Dieckman, R. Law, and J.A.J. Metz, eds.) (2000), pp. 341-358. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Saupe, D., "Algorithms for random fractals", 1988. Pages 71–136 in H.-O. Petigen and D. Saupe, editors. The science of fractal images. Springer, New York, New York. USA.
- Seabrook, W.A. and Dettmann, E.B., *Roads as activity corridors for cane toads in Australia*. Journal of Wildlife Management **60** (1996), 363-368.
- Shigesada, N., and Kawasaki, K. "Biological Invasions: Theory and Practice" (1997). Oxford Univ. Press, New York.
- Skellam, J.G., *Random dispersal in theoretical populations*, Biometrika **38** (1951), 196-218.
- Snyder, R.E., and Chesson, P., *Local dispersal can facilitate coexistence in the presence of long-lasting spatial heterogeneity*, Ecol. Lett. **6** (2003), 1-9.
- Sodhi, N.S. Liow, L.H. *Improving conservation biology research in Southeast Asia*. Conservation Biology (2000) **14**, 1211-1212
- South, A., *Dispersal in spatially explicit population models*, Conserv. Biol. **13** (1999), 1039-1046.

- Stephens, P.A., Sutherland, W.J., and Freckleton, R.P., *What is the Allee effect?* *Oikos* **87** (1999), 185-190.
- Thiel, R.T., *Relationship between road densities and wolf habitat suitability in Wisconsin.* *Am.Midl.Nat.* **113** (1985), 404-407.
- Tilman, D.. *Resource Competition and Community Structure.* 1<sup>a</sup> ed. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1982.
- Tilman, D., *The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles,* *Ecology* **80** (1999), 1455-1474.
- Tilman, D., Lehman, C.L., and Yin, C.J., *Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities,* *Am. Nat.* **149** (1997)., 407-435.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., and Nowak, M.A., *Habitat destruction and the extinction debt,* *Nature* **371** (1994), 65-66.
- Tischendorf, L., and Fahrig, L., *How should we measure landscape connectivity?* *Landsc. Ecol.* **15** (2000a), 633-641.
- Tischendorf, L., and Fahrig, L., *On the usage and measurement of landscape connectivity,* *Oikos* **90** (2000b), 7-19.
- Travis, J.M.J., and Dytham, C., *Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal,* *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **266** (1999), 723-728.

- Turchin, P., "Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants" (1998). Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Turchin, P., "Complex Population Dynamics" (2003). Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Urban, D., and Keitt, T., *Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective*, Ecology **82** (2001), 1205-1218.
- Van der Zande, A.N., ter Keurs, W.J. and Van der Weijden, W.J., *The impact of roads on the densities of four bird species in an open field habitat - evidence of a long-distance effect*. Biol.Conserv. **18** (1980) , 299-321.
- Van Dyke, F.B., Brocke, R.H., Shaw, H.G., Ackerman, B.B., HEMKER, T.P. and Lindzey, J.S., *Reactions of mountain lions to logging and human activity*. Journal of Wildlife Management **50** (1986), 95-102.
- Van Dyck, H., M. Baguette, *Dispersal Behaviour in fragmented landscape : routine or special movement?* Basic and Applied Ecology **9(6)**(2005), 535-545.
- Vandermeer, J., and Carvajal, R., *Metapopulation dynamics and the quality of the matrix*, Am. Nat. **158** (2001), 211-220.
- Verboom, J., Lankester, K., and Metz, J.A.J., *Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models*, Biol. J. Linn. Soc. **42** (1991), 39-55.

- Wahlberg, N., Moilanen, A., and Hanski, I., *Predicting the occurrence of endangered species in fragmented landscapes*, Science **273** (1996), 1536-1538.
- Watkinson, A.R., *On the abundance of plants along an environmental gradient*, J. Ecol. **73** (1985), 569-578.
- Watkinson, A.R., and Sutherland, W.J., *Sources, sinks and pseudo-sinks*, J. Anim. Ecol. **64** (1995), 126-130.
- Way, J.M., *Roadside verges and conservation in Britain: a review*. Biol.Conserv. **12** (1977), 65-74.
- Whittaker, R.H., and Levin, S.A., *The role of mosaic phenomena in natural communities*, Theor. Popul. Biol. **12** (1977), 117-139.
- Whittaker, R.J., "Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation"',(1998), Oxford University Press, Oxford.
- Wiegand, T., Moloney, K.A., Naves, J., and Knauer, F., *Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: A spatially explicit perspective*, Am. Nat. **154** (1999), 605-627.
- Wilson, H.B., *The evolution of dispersal from source to sink populations*, Evol. Ecol. Res. **3** (2001), 27-35.
- With, K.A., *Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure*, Landsc. Ecol. **9** (1994), 25-36.
- With, K.A., *The application of neutral landscape models in conservation biology*, Conserv. Biol. **11** (1997), 1069-1080.

- With, K.A., Cadaret, S.J., and Davis, C., *Movement responses to patch structure in experimental fractal landscapes*, *Ecology* **80** (1999), 1340-1353.
- With, K.A., and Crist, T.O., *Critical thresholds in species' responses to landscape structure*, *Ecology* **76** (1995), 2446-2459.
- With, K.A., and Crist, T.O., *Translating across scales: Simulating species distributions as the aggregate response of individuals to heterogeneity*, *Ecol. Model.* **93** (1996), 125-137.
- With, K.A., Gardner, R.H., and Turner, M.G., *Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments*, *Oikos* **78** (1997), 151-169.
- With, K.A., and King, A.W., *The use and misuse of neutral landscape models in ecology*, *Oikos* **79** (1997), 219-229.
- With, K.A., and King, A.W., *Dispersal success on fractal landscapes: A consequence of lacunarity thresholds*, *Landsc. Ecol.* **14** (1999a), 73-82.
- With, K.A., and King, A.W., *Extinction thresholds for species in fractal landscapes*. *Conserv. Biol.* **13** (1999b), 314-326.
- With, K.A., and King, A.W., *Analysis of landscapes sources and sinks: The effect of spatial pattern on avian demography*, *Biol. Conserv.* **100** (2001), 75-88.
- Zollner, P., S. Lima, *Search strategies for landscape-level interpatch movements*, *Ecology* **80(3)**(1999), 1019-1030.