

# CONSERVAÇÃO DA **BIODIVERSIDADE** EM PAISAGENS ANTROPIZADAS DO BRASIL



Carlos A. Peres, Jos Barlow, Toby A. Gardner  
e Ima Célia Guimarães Vieira (Orgs.)

© Carlos Peres, Jos Barlow, Toby Gardner e Ima Célia Guimarães Vieira (Orgs.)

**CONSERVAÇÃO DA  
BIODIVERSIDADE**  
EM PAISAGENS ANTROPIZADAS DO BRASIL

**Coordenação editorial**

Daniele Soares Carneiro

**Revisão**

Maria Cristina Périgo

**Projeto gráfico, capa e editoração eletrônica**

Rachel Cristina Pavim

Série Pesquisa, n. 220

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ - SISTEMA DE BIBLIOTECAS  
BIBLIOTECA CENTRAL – COORDENAÇÃO DE PROCESSOS TÉCNICOS

---

ISBN 978-85-65888-21-9

Ref. 697

**Direitos desta edição reservados à**

**Editora UFPR**

Rua João Negrão, 280 - Centro  
Caixa Postal 17309

Tel.: (41) 3360-7489 / Fax: (41) 3360-7486

80010-200 - Curitiba - Paraná - Brasil

[www.editora.ufpr.br](http://www.editora.ufpr.br)

[editora@ufpr.br](mailto:editora@ufpr.br)

**2013**

# Capítulo 23

## Sobre o uso do termo ‘fragmentação’

---

**Gonçalo Ferraz.** Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. Smithsonian Tropical Research Institute / Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Av. André Araújo, 1753 – Petrópolis, Manaus AM 69011-970, Brasil. FAX: 55 (92) 3642-2050  
ferrazg@si.edu, gferraz29@gmail.com

### Introdução

A disciplina científica de ecologia comparte o seu nome e alguns objetivos com um movimento de cidadãos preocupados com a proteção do ambiente. Para que esta partilha seja frutífera é importante cultivar uma comunicação eficaz – com terminologia clara – entre cientistas, cidadãos, e tomadores de decisão. Alguns termos científicos, no entanto, por serem mal definidos ou por se popularizarem muito nas esferas do ativismo e divulgação ganham uma aparência de objetividade que nem sempre é verdadeira (Slobodkin, 2001). Quer se pense que esses termos são uma causa de confusão indesejável ou uma saudável base para debate, é apropriado dedicar atenção analítica às palavras populares que têm muitos significados. A utilização destas palavras reflete decisões importantes sobre os procedimentos de pesquisa. Mesmo reconhecendo que a clarificação terminológica absoluta é uma meta inalcançável, é útil analisar regularmente o uso de termos populares, de forma a evitar confusões semânticas e a identificar as questões mais relevantes entre os muitos aspetos que são tocados pela mesma palavra.

A palavra ‘fragmentação’ representa não só um termo popular, mas também um processo de alteração da paisagem. Esse processo é reconhecido como um dos problemas aplicados mais urgentes em ecologia. A atividade humana impacta pelo menos um quarto da superfície terrestre não gelada da terra (Jenkins e Pimm, 2003). Nos lugares mais impactados há áreas urbanas densas ou campos de cultivo intensivo que substituem completamente a cobertura pré-existente, mas na maioria das vezes as alterações são menos completas, resultando em paisagens humanizadas salpicadas por fragmentos do que foi no passado uma cobertura natural contínua – este processo de alteração incompleta é geralmente conhecido por ‘fragmentação’. O processo é frequente (Wade *et al.*, 2003), e afeta algumas das áreas biologicamente mais ricas do mundo (Gascon *et al.*, 2000). O termo ‘fragmentação’ é no mínimo tão frequente como o processo que ele descreve, no entanto, a palavra está longe de ter um significado único e amplamente aceito – diferentes pesquisadores entendem e medem fragmentação de diferentes maneiras.

Possivelmente, a primeira utilização do termo ‘fragmentação’ na literatura ecológica data de 1982 (como ‘fragmentation’) em um artigo sobre desenho de reservas escrito por Simberloff e Abele (1982). Desde então, o termo ganhou enorme popularidade e se estabeleceu firmemente no jargão ecológico. A base de dados do ISI apresenta 10 entradas para o tópico ‘habitat fragmentation’ em 1991 e 302 em 2005 – um aumento de 15 vezes no número de artigos por ano durante os anos 90, seguido de uma duplicação entre 2000 e 2005. Agências governamentais em diferentes partes do mundo reconhecem o termo e investem no estudo do processo. A *National Science Foundation* dos Estados Unidos alocou quase 27 milhões de dólares para projetos relacionados com fragmentação entre 2001 e 2005 (NSF, 2006). No Brasil, o Ministério do Meio Ambiente lançou uma chamada de propostas sobre ‘fragmentação de ecossistemas’ com um investimento de aproximadamente cinco milhões de dólares entre 1997 e 2003 (Rambaldi e de Oliveira, 2003). Até os media estão aderindo ao uso do termo, como atestado por mais de 50 entradas de ‘habitat fragmentation’ na base de dados de notícias do Lexis Nexis.

Este capítulo examina o uso do termo ‘fragmentação’ na literatura ecológica, tentando esclarecer os seus múltiplos significados e extraíndo, dentre os significados, alguns problemas de pesquisa que podem se revelar particularmente frutíferos. Para estruturar o texto, enfocarei três estádios de um processo analítico: 1) a definição e medição da fragmentação; 2) a investigação das suas consequências sobre populações de organismos vivos; e 3) a generalização de resultados obtidos por diferentes estudos. Este capítulo apresenta observações gerais sobre as normas de procedimento em cada estádio, baseadas na revisão de uma seleção de artigos. Estas observações enfatizam lacunas de conhecimento e algumas questões não respondidas. Finalmente, após reconhecer as normas de procedimento, discutem-se algumas abordagens menos convencionais, isto é, estudos inovadores que desafiam as formas mais estabelecidas de estudar fragmentação. Juntas, as normas, as lacunas de conhecimento, e as inovações apresentam um referencial que ajuda a identificar um pequeno conjunto de questões tratáveis dentro da ampla problemática da fragmentação.

## Revisão da literatura

Utilizei a base de dados do ISI (1965-2003) para procurar a palavra ‘fragmentation’ em títulos, palavras-chave e resumos de doze revistas: *The American Naturalist*, *Conservation Biology*, *Ecology*, *Evolution*, *Journal of Animal Ecology*, *Journal of Theoretical Biology*, *Nature*, *Oikos*, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *Proceedings of the Royal Society of London B*, *Science*, and *Trends in Ecology & Evolution*. A escolha das revistas visou atingir um grande número de artigos de alto impacto. O *Journal of Theoretical Biology* foi incluído para compensar a relativa escassez de estudos teóricos na amostra. O fator de impacto médio das revistas selecionadas é 5.32 – uma média das medias temporais dos fatores de impacto de cada revista (Popescu, 2003). Dez das doze revistas estão acima do percentil 80 em um ranking de 8011 revistas científicas por fator de impacto.

A primeira busca resultou em mais de 1.000 artigos, na sua maioria sobre astrofísica e biologia celular. Retendo apenas os artigos sobre ‘fragmentação’ como alteração da paisagem, resultaram 254 entradas. O artigo mais antigo foi de 1982 mas a maioria das entradas (~88%) apareceram em 1995-2003. O resultado final da busca inclui artigos sobre consequências da alteração da paisagem em populações de organismos, mais alguns artigos que apenas descrevem a alteração da paisagem sem medir suas consequências. Escolhi enfatizar consequências ao nível da população porque a fragmentação afeta sempre um hábitat e o hábitat é definido em função da população de uma espécie, não da comunidade. Uma quantidade considerável de artigos apresenta consequências ao nível da comunidade e estes artigos foram incluídos sempre que usavam métricas do estado da comunidade que refletem a presença ou ausência de populações de espécies. No entanto, existem métricas relevantes da comunidade – como o aninhamento e medidas da taxa de substituição temporal de espécies – que não são aqui consideradas.

Os artigos foram catalogados de acordo com a medida de fragmentação utilizada (causa) e com a variável-resposta examinada (consequência hipotética). Alguns artigos examinam cadeias de variáveis resposta interligadas, e alguns usam mais do que uma medida de fragmentação. Para compreender estas variantes, defini uma unidade de análise mais fina que o artigo: o estudo. Cada artigo pode conter vários estudos, cada um com uma medida de fragmentação e uma ou mais variáveis resposta associadas. Um artigo que usa duas medidas de fragmentação diferentes terá necessariamente dois estudos. Um artigo que examina o efeito de uma só medida de fragmentação sobre duas variáveis resposta dissociadas, também terá dois estudos. Os 254 artigos catalogados contêm 373 estudos. Estes estudos estão listados em uma base de dados eletrônica que pode ser obtida junto do autor.

## **Fragmentação: definições e medidas**

Quando uma paisagem é fragmentada, ela sempre sofre uma perda na área de hábitat e uma alteração na configuração do hábitat remanescente. Neste sentido, as definições de fragmentação podem se agrupar em dois tipos: as que reconhecem esta dualidade do processo e as que não a reconhecem. As medidas qualitativas de fragmentação, que categorizam paisagens em fragmentadas e não fragmentadas, costumam assentar em definições que não distinguem área e configuração. As medidas quantitativas normalmente reconhecem a distinção. Entre os tratamentos ‘duais’ de fragmentação, existe um subgrupo que define a ‘fragmentação’ *sómente* como alteração da configuração do hábitat, excluindo a perda de hábitat estatisticamente da medida de alteração da paisagem. Esta definição de fragmentação é apresentada como ‘fragmentação *per se*’ (Fahrig, 2003).

Porquê enfatizar a separação entre dois aspetos – área e configuração – que estão tão inevitavelmente interligados? A resposta está na aplicabilidade. A possibilidade de mitigar impactos da perda de área através do manejo da configuração espacial do hábitat remanescente é possivelmente um das perspectivas mais atrativas para a aplicação do estudo da fragmentação (Kareiva e Wennergren 1995). Em algumas situações de manejo, pode não ser possível evitar a perda de x% do hábitat, mas será

possível decidir onde esse hábitat será perdido. Neste contexto, o objetivo aplicado do biólogo será identificar a configuração ótima para o hábitat remanescente, se é que existe uma. O estudo da fragmentação só pode ajudar a atingir este objetivo se a definição de fragmentação levar em consideração a diferença entre configuração e área. Os trabalhos teóricos medem configuração como o grau de agregação entre células de hábitat em uma representação quadriculada da paisagem. Começamos com uma paisagem abstrata, inteiramente coberta pelo hábitat que nos interessa. À medida que destruímos gradualmente o hábitat em células (ou quadrículas) escolhidas ao acaso, nos aproximamos de um limiar de destruição onde o hábitat remanescente deixa de cobrir a paisagem de um lado ao outro. Neste ponto, se imaginarmos verter um líquido sobre a área destruída, o líquido poderia fluir (ou 'percolar') através da paisagem. A teoria da 'percolação' prevê este limiar de área (Gardner *et al.*, 1987). Os resultados de modelagem de Bascompte e Solé (1996) sugerem que uma população sujeita a uma perda de hábitat que passa por um limiar de percolação, também deveria apresentar um limiar de extinção. Inicialmente, com grande disponibilidade de hábitat, a população deveria diminuir na proporção do hábitat perdido, mas em certo ponto a população deveria diminuir abruptamente e se extinguir. Os limiares de extinção e de percolação não teriam de ser exatamente iguais, mas ambos deveriam se relacionar com a distribuição espacial da destruição do hábitat. É neste ponto que se revela a utilidade das medidas de configuração. Poderíamos identificar um limite tolerável para a remoção de hábitat e possivelmente diminuir esse limite através da destruição não randômica de hábitat, isto é, fazendo ajustes na configuração. Desta forma, teríamos a possibilidade de prescindir de um pouco mais de hábitat, mantendo a população acima do limiar de extinção. Esta possibilidade, no entanto, não parece alcançável. Por um lado, as evidências empíricas sobre limiares de extinção (Carlson, 2000, Lennartsson, 2002, Ovaskainen e Hanski, 2003) não tratam da possibilidade de ajustar o limiar através de alterações na configuração do hábitat. Por outro, tem sido extremamente difícil encontrar evidências empíricas de limiares 'ajustáveis' (Trzcinski *et al.*, 1999) e os esforços teóricos também inspiram cautela. Uma revisão de diferentes tipos de modelos de alteração da paisagem conclui que, embora vários modelos prevejam limiares de extinção, o benefício potencial de ajustar a configuração é normalmente tão pequeno que não tem relevância para o manejo (Fahrig, 2002). O potencial para aplicação, no entanto, é suficientemente real para motivar uma distinção quantitativa clara entre a perda de área e a alteração na configuração.

A dicotomia área-configuração é útil e reconhecível ao nível mais amplo da *definição* de fragmentação. Se olharmos ao nível mais detalhado da *medição* da fragmentação, somos obrigados a reconhecer outras opções de perspectiva. A representação simplificada da fragmentação como uma alteração combinada da área e da configuração apareceu em contraste com uma visão mais complexa da paisagem que raramente separava esses dois componentes. Em 1975, E. O. Wilson e E. O. Willis formularam um conjunto de regras de desenho de reservas enfatizando a vantagem de uma reserva grande sobre várias pequenas, pouca borda sobre muita borda, agregação sobre dispersão, e conexão por

corredores sobre descontinuidade (Wilson e Willis, 1975). Estas regras tiveram uma influência profunda sobre a biologia da conservação (Hanski e Simberloff, 1997), a tal ponto que várias medidas de fragmentação parecem orientadas para o teste das regras. Note-se a recorrência de estudos sobre tamanho de fragmentos (Bender *et al.*, 1998, Connor *et al.*, 2000), borda (Fagan *et al.*, 1999, Murcia 1995, Paton 1994), isolamento (Tischendorf e Fahrig, 2000b), e corredores (Beier e Noss, 1998) na literatura de fragmentação. Só no meio dos anos 90, com a popularização dos estudos de paisagem e metapopulação, é que os trabalhos sobre fragmentação começaram a olhar além do desenho de reservas e fizeram as primeiras tentativas de separar explicitamente o tratamento da área e da configuração (Andrén, 1994, Bascompte e Sole, 1996, With e Crist, 1995). A variedade de perspectivas levou a uma multiplicidade de medidas de fragmentação que reflete não só a atração intelectual pela dicotomia entre área e configuração (Villard, 2002), mas também um interesse em substanciar as regras de desenho de reservas, uma necessidade de escolher entre medidas ao nível da mancha, da metapopulação e da paisagem, e, em um nível mais geral, uma escolha entre medidas qualitativas e quantitativas.

A Tabela 1 mostra dezesseis classes de medidas qualitativas e quantitativas de fragmentação encontradas nesta revisão. Na realidade existem ainda mais medidas porque as classes *Outras qualitativas* e *Outras quantitativas* compreendem várias medidas cada. Algumas destas medidas escondidas nas classes *Outras* são raras mas relevantes, como a dimensão fractal e outras medidas quantitativas e relativamente sofisticadas do estado da paisagem. O conceito de ‘conectividade’ que foi submetido a revisão detalhada (Tischendorf e Fahrig, 2000b), aparece associado a medidas de fragmentação em cinco classes diferentes: *Outras quantitativas*, *Corredores*, *Permeabilidade ao movimento*, *Isolamento binário*, e *Remoção de manchas*. Alguns estudos não apresentam uma medida de fragmentação explícita. Nestes casos, eu identifiquei o critério implícito *x* que distingue entre diferentes níveis de fragmentação e declarei *x* como a medida.

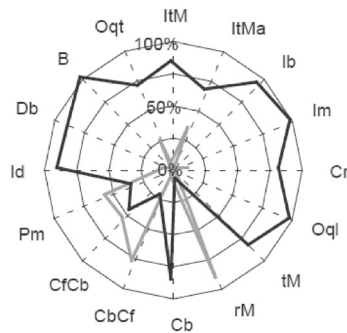
Um terço dos estudos analisados usam medidas qualitativas, incluindo qualificações tão gerais como ‘contínuo’ versus ‘fragmentado’, ‘isolado’ versus ‘não isolado’, e ‘com’ versus ‘sem corredores’. Aproximadamente 20% dos estudos quantificam o tamanho de manchas, 10% medem a distancia a uma borda, e outros 10% medem distancia entre manchas. Talvez mais interessante que a variedade de medidas é a diferença entre as medidas mais escolhidas nos estudos teóricos e nos estudos empíricos. As quatro medidas mais usadas nos estudos teóricos – *cobertura com configuração fixa*, *configuração com cobertura fixa*, *remoção de manchas*, e *permeabilidade ao movimento* – são, ao mesmo tempo, as quatro medidas menos usadas nos estudos empíricos (Figura 1). As duas primeiras medidas são particularmente importantes na distinção entre cobertura e configuração, uma distinção que costuma ser mais ignorada pelos estudos empíricos que pelos teóricos. As quatro medidas mais utilizadas nos estudos empíricos são *tamanho de mancha*, *mistura de isolamento e tamanho de mancha*, *distância à borda*, e *isolamento por distancia*. Três destas medidas são predominantemente utilizadas em análises de

fragmentação ao nível da mancha, por oposição às quatro medidas mais usadas nos estudos teóricos, que requerem uma análise ao nível da paisagem ou da metapopulação. É muito importante compreender esta diversidade de tratamentos, porque diferentes medidas podem levar a diferentes decisões de manejo, e porque a ausência de critério na escolha de medida pode levar ao desperdício de recursos limitados. Presentemente, os estudos teóricos e os estudos empíricos não estão apenas medindo a fragmentação de formas diferentes, eles também estão tomando perspectivas fundamentalmente diferentes do problema.

**TABELA 1** - Medidas de fragmentação, sua descrição, e número de estudos que as empregam dentro da literatura revisada.

Medidas	Descrição	Estudos
<b>Qualitativas</b>		
<i>Mistura de isolamento e tamanho de mancha</i>	A fragmentação aumenta à medida que as manchas diminuem e ficam mais isoladas, mas não há uma consideração separada da diminuição da mancha e do isolamento.	53
<i>Mistura de isolamento e tamanho de mancha com área fixa</i>	Semelhante à anterior, mas com área total equivalente entre os vários níveis de fragmentação.	12
<i>Isolamento binário</i>	Compara manchas isoladas e não isoladas independentemente da área.	17
<i>Isolamento pela matriz</i>	Níveis de fragmentação correspondem a níveis de isolamento impostos por diferentes tipos de matriz que variam na sua permeabilidade ao movimento de organismos.	7
<i>Corredores</i>	A fragmentação distingue conjuntos de manchas conectadas por corredores de conjuntos desprovidos de corredores.	24
Outras qualitativas		15
<b>Quantitativas</b>		
<i>Tamanho da mancha</i>	Tamanho (ou tamanho médio) de manchas sem consideração do isolamento.	77
<i>Remoção das manchas</i>	Mede a diminuição do número de manchas ou do número de manchas disponíveis para colonização.	12
<i>Cobertura</i>	Proporção ou área de cobertura da paisagem por um determinado tipo de hábitat.	30
<i>Cobertura com configuração fixa</i>	Mede alteração na cobertura mantendo a configuração constante, usando uma variedade de medidas de configuração.	9
<i>Configuração com cobertura fixa</i>	Complementa a medida anterior medindo alterações na configuração enquanto a cobertura é fixa ou estatisticamente controlada.	13
<i>Permeabilidade ao movimento</i>	Versão quantitativa do isolamento pela matriz, acima. Inclui conectividade.	9
<i>Isolamento por distância</i>	Qualquer variante de distância ao vizinho mais próximo entre manchas ou entre manchas e uma área não fragmentada.	35
<i>Distância à borda</i>	Variabilidade de medidas de distância a uma borda. Inclui estudos que se limitam a distinguir borda de interior.	38
<i>Quantidade de borda</i>	Cobertura proporcional ou extensão linear de um ambiente classificado como borda.	11
Outras quantitativas		13





**Figura 1** - Percentagem de estudos empíricos (negro) e teóricos (cinza) que usam cada uma das medidas de fragmentação. Foram analisados 297 estudos empíricos e 52 teóricos. Medidas qualitativas: *mistura de isolamento e tamanho de mancha* (ItM), *mistura de isolamento e tamanho de mancha com área fixa* (ItMa), *isolamento binário* (Ib), *isolamento pela matriz* (Im), *corredores* (Cr), *outras medidas qualitativas* (Oql). Medidas quantitativas: *tamanho de mancha* (tM), *remoção de manchas* (rM), *cobertura* (Cb), *cobertura com configuração fixa* (CbCf), *configuração com cobertura fixa* (CfCb), *permeabilidade ao movimento* (Pm), *isolamento por distância* (Id), *distância à borda* (Db), *quantidade de borda* (B), *outras medidas quantitativas* (Oqt).

## A escolha de variáveis resposta

Tendo uma medida de fragmentação, o próximo passo é a escolha de uma variável resposta. A revisão da literatura revelou 21 variáveis que indicam potenciais consequências da fragmentação (Figura 2; Tabela 2). Os artigos revisados examinam 717 ‘elos’, isto é, 717 instâncias de possível efeito da fragmentação sobre uma das 21 variáveis resposta, ou de uma variável sobre outra (em consequência da fragmentação). Há muito mais ‘elos’ do que ‘estudos’ porque alguns estudos examinam simultaneamente os efeitos da fragmentação sobre um conjunto de variáveis encadeadas. A análise de um elo não significa necessariamente a comprovação de um efeito. Assim, a revisão dos elos não pretende descobrir quais efeitos são mais recorrentes, mas sim identificar preferências e lacunas na escolha de possíveis consequências da fragmentação. Este enfoque nas decisões de estudo por oposição às consequências do processo não é só uma escolha, ele também é uma necessidade. Como poderíamos esperar um conjunto recorrente de respostas biologicamente interpretáveis face a tantas medidas diferentes de fragmentação?

Centrando a atenção em consequências ao nível da população, agrupei as 21 variáveis resposta em quatro grupos (I-IV, Figura 2) que correspondem a quatro níveis de resposta de uma população ou metapopulação à fragmentação. A alteração da paisagem tem um conjunto de efeitos imediatos (I), associados a mudanças no meio físico da população, seus predadores, presas, competidores, e até ao comportamento dos indivíduos da população. Estes efeitos imediatos, por sua vez, podem levar a alterações de parâmetros demográficos (II) como taxas de reprodução, sobrevivência, e migração; a alteração destas taxas influencia variáveis populacionais (III) como o tamanho da população, a variação temporal desse tamanho, e a taxa de crescimento da população. Em última instância, a alteração da pai-

sagem condiciona a presença ou ausência da população (IV). Não se pretende sugerir que todas as consequências de fragmentação deveriam ser consideradas dentro do esquema apresentado, ou que as variáveis resposta pertencem rigidamente ao grupo onde foram colocadas, ou até que os efeitos só podem fluir na direção indicada. Este agrupamento é apenas uma solução de organização esquemática das diferentes respostas.

Uma lacuna interessante na escolha de respostas é a ausência quase total de considerações dinâmicas. A fragmentação – um processo dinâmico – é muito frequentemente vista como uma sequência de episódios estáticos. Variáveis que descrevem mudança ao longo do tempo raramente são examinadas. Por exemplo, a *variação populacional*, *crescimento populacional*, e *fluxo gênico* apresentam apenas onze, treze, e nove elos, respectivamente. Para corrigir esta lacuna é necessário, no mínimo, ter uma dimensão temporal na variável resposta. Isto pode ser feito indiretamente, levando em conta a idade dos fragmentos (Crooks *et al.*, 2001); ou diretamente, observando as mudanças em tempo real (Ferraz *et al.*, 2003, Gonzalez e Chaneton, 2002).

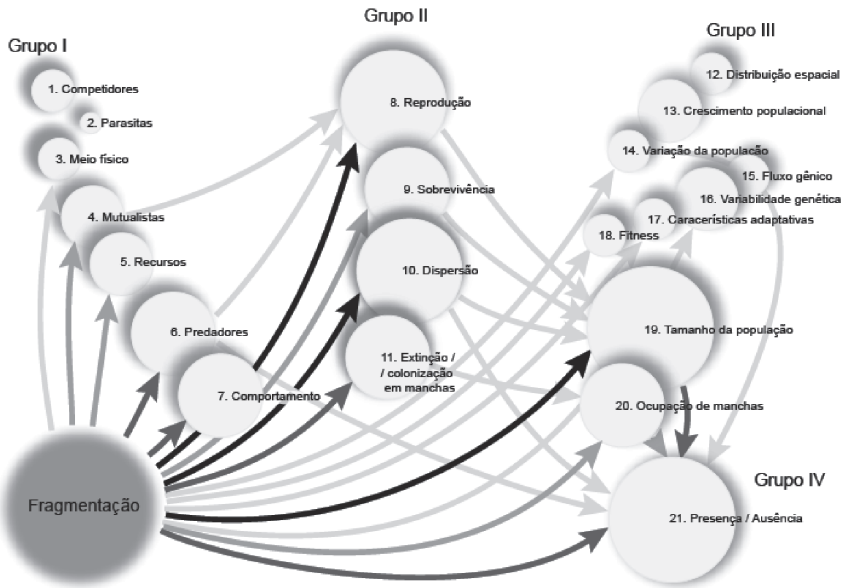
A maioria dos estudos (66% do total, 84% dos estudos empíricos) relacionam a fragmentação com apenas uma variável; uma minoria examina ‘cadeias’ com dois ou mais elos. Em parte, estes números refletem limitações metodológicas, mas eles também sugerem falta de atenção a mecanismos. O tamanho da população e a presença/ausência de espécies – alvos frequentes de decisões de conservação – recebem um grande número de elos (37% do total, Figura 2), mas os fatores que regulam essas respostas são menos estudados. Há muito poucos estudos sobre o papel intermediador de competidores, parasitas, e meio físico. Apenas 16 elos examinam o efeito da fragmentação sobre a disponibilidade de recursos. As *características adaptativas* e os indicadores indiretos de *fitness* apresentam apenas dez e oito elos, respectivamente. Um desvio particularmente informativo é a predominância da *reprodução* sobre *sobrevivência* – onde a reprodução apresenta três vezes mais elos. Este resultado é atribuível à popularidade de duas técnicas de campo que medem impactos sobre o sucesso reprodutivo: a manipulação da polinização (Cunningham, 2000), e a predação de ninhos artificiais (Chalfoun *et al.*, 2002). Juntas, estas duas técnicas aparecem em metade dos 81 elos de reprodução. É útil reconhecer estes desvios metodológicos: embora haja boas razões para explorar técnicas que funcionam bem, os objetivos aplicados deveriam motivar os pesquisadores a concentrar atenção nas consequências mais plausíveis, procurando as técnicas mais viáveis que permitem investigar essas consequências.

Quais são as consequências mais plausíveis da fragmentação? Organismos restritos a uma pequena mancha de hábitat podem facilmente sofrer escassez de recursos. No entanto, muito poucos estudos analisam a disponibilidade de recursos (Burke and Nol 1998, Sekercioglu *et al.*, 2002, Zanette *et al.*, 2000). Indivíduos subnutridos e isolados podem ter uma probabilidade de sobrevivência mais baixa. Se não estiverem completamente isolados, podem perecer em movimento para outras manchas. A sobrevivência é um aspecto claramente importante da resposta à fragmentação (Haila, 1999, Tischendorf e Fahrig, 2000a), mas é o parâmetro demográfico menos estudado. Devemos considerar a disponibilidade de recursos e a sobrevivência como fatores-chave na mediação

da resposta à fragmentação? Quando é que eles são mais relevantes e como atuam? Estas são perguntas que ainda não têm resposta e cuja resposta dependerá da natureza do processo de alteração da paisagem e das características do organismo em estudo.

**Tabela 2 -** Variáveis resposta e número de vezes que foram examinadas.

Variável resposta	Descrição	Elos
<b>I. Efeitos imediatos</b>		
1. <i>Competidores</i>	Densidade populacional de uma espécie competidora ou alguma medida da interação competitiva.	7
2. <i>Parasitas</i>	Várias medidas de infestação por parasitas e prevalência de doenças.	6
3. <i>Recursos</i>	Alimento, água, ou disponibilidade de nutrientes, mas também refúgios e locais de reprodução.	16
4. <i>Mutualistas</i>	Abundância de, ou medida de interação com mutualistas, como polinizadores e dispersores de sementes.	18
5. <i>Meio físico</i>	Variáveis do meio físico como vento, radiação, e temperatura; sem conexão explícita com a disponibilidade de recursos.	12
6. <i>Predadores</i>	Densidade populacional de predadores, ou alguma medida da pressão de predação; inclui parasitas de nidificação em aves.	44
7. <i>Comportamento</i>	Comportamentos influenciados pela paisagem, como a deslocação e consequentes medidas da área de vida, mas também comportamentos de forrageamento e defesa contra predadores.	28
<b>II. Parâmetros demográficos</b>		
8. <i>Reprodução</i>	Medidas de desempenho reprodutivo como fertilidade, produção de sementes, produção de frutos, sucesso de nidificação, germinação e várias medidas da sobrevivência de descendentes.	81
9. <i>Sobrevivência</i>	Medidas de sobrevivência de adultos.	30
10. <i>Dispersão</i>	Medidas de deslocação de indivíduos entre locais.	61
11. <i>Extinção / colonização em manchas</i>	Medidas de taxas de colonização e de extinção local.	30
<b>III. Variáveis da população e metapopulação</b>		
12. <i>Distribuição espacial</i>	Distribuição geográfica ou distribuição à escala da paisagem.	7
13. <i>Crescimento populacional</i>	Qualquer medida discreta ou contínua da taxa de crescimento populacional.	13
14. <i>Variação da população</i>	Inclui medidas da variação temporal do tamanho da população e alterações de ciclos populacionais.	11
15. <i>Fluxo gênico</i>	Medidas de fluxo gênico e de diferenciação genética entre populações.	9
16. <i>Variabilidade genética</i>	Medidas de variabilidade genética dentro da população.	18
17. <i>Características adaptativas</i>	Características (principalmente morfológicas) consideradas passíveis de sofrer ação da seleção natural face à alteração da paisagem.	10
18. <i>Fitness</i>	Características que presumivelmente refletem o fitness do indivíduo, independentemente das alterações da paisagem. Inclui uma variedade de medidas da condição física de organismos.	8
19. <i>Tamanho da população</i>	Estimativas do tamanho ou da densidade de uma população.	125
20. <i>Ocupação de manchas</i>	Medidas da proporção de manchas de habitat ocupadas na paisagem.	42
<b>IV. Presença/Ausência</b>		
21. <i>Presença / Ausência</i>	Presença ou ausência de uma ou mais espécies em uma área de amostragem.	143



**Figura 2** - Diagrama de variáveis resposta em estudos de fragmentação. A correspondência entre os quatro grupos e as variáveis listadas na Tabela 2 é: Grupo I, 1-17; Grupo II, 8-11; Grupo III, 12-20; e Grupo IV, 21. O tamanho dos círculos indica o número de elos ligando a cada variável em seis classes de tamanho: [1-6], [7-12], [13-24], [25-48], [49-96], e [96+]. As setas mostram a frequência dos elos comuns em quatro classes de cor, da mais clara para a mais escura: [7-12], [13-24], [25-48], [49-96]. Elos que apareceram menos de sete vezes não estão representados na figura.

## Generalizando os resultados

Quais efeitos da fragmentação se aplicam a uma vasta gama de situações? Muitos estudos concluem que quase tudo depende da espécie (Robinson *et al.*, 1992). As revisões sobre respostas de diferentes espécies a corredores (Beier e Noss, 1998) e a bordas (Murcia, 1995) ilustram bem este ponto. Será possível obter uma resposta mais geral do que ‘depende’? Por exemplo, será que existe alguma característica comum às espécies que são mais sensíveis às alterações de configuração (por oposição às que são mais sensíveis à área). Existem características que determinam a vulnerabilidade de uma espécie à fragmentação?

Há duas formas de abordar esta questão. A primeira é redefinir fragmentação através da incorporação de características das espécies na medida do estado da paisagem. A premissa é que uma paisagem que é fragmentada para uma espécie pode não o ser para outra. Por exemplo, a construção de uma estrada através de uma mancha de floresta pode subdividir a população de uma ave do sub-bosque, mas talvez não faça diferença nenhuma para uma árvore que dispersa pólen e sementes a longas distâncias. Os índices de estado da paisagem baseados em espécies podem mudar de

acordo com a distância de dispersão e requerimentos de área da espécie focal (Vos *et al.*, 2001). De uma forma semelhante, as medidas funcionais de conectividade da paisagem (Tischendorf e Fahrig, 2000a) também são índices da paisagem baseados em espécies, porque refletem não só a fragmentação como os seus efeitos no movimento de organismos através da paisagem.

A segunda abordagem usa uma medida convencional de alteração da paisagem (uma medida independente da espécie) e pergunta que tipo de espécie é mais vulnerável à alteração. Medindo não só as características das espécies mas também suas respostas, esta abordagem permite identificar características que se associam com a resposta à fragmentação (Henle *et al.*, 2004). Um procedimento apropriado é o de observar espécies com diferentes capacidades de dispersão e exigências de hábitat, modelando a sua distribuição espacial em paisagens com diferentes níveis de fragmentação. Tanto a modelagem como a experimentação com animais vivos sugerem que espécies com maior especialização de hábitat e com capacidade de dispersar a maiores distâncias passam de uma distribuição espacial randômica para uma distribuição espacial agregada a níveis de perda de hábitat mais baixos do que as espécies relativamente generalistas e com pior capacidade de dispersão (With e Crist, 1995). Existem estudos experimentais muito elaborados do movimento e dispersão face à fragmentação (Berggren *et al.*, 2001, With *et al.*, 1999), mas relativamente poucas comparações deste tipo de estudo entre espécies. Em outra frente de trabalho, a literatura sobre características correlacionadas com a extinção (McKinney, 1997) estabelece muitas comparações entre espécies, no entanto estas comparações raramente se referem a uma ameaça ambiental comum (Owens e Bennett, 2000), muito menos a uma medida única de fragmentação.

Existem três fatores importantes para a resposta de uma espécie à fragmentação: *o que* ela precisa (especialização de hábitat); *quanto* ela precisa (requerimentos de área); e *quão longe* ela pode ir buscá-lo (capacidade de dispersão). Dezesesseis por cento dos estudos analisados incidem sobre dispersão (ou outras medidas de movimento), no entanto, pude encontrar apenas um estudo que analisa simultaneamente os três fatores em uma previsão da vulnerabilidade à fragmentação (Dale *et al.*, 1994). Normalmente, os fatores aparecem isolados ou em pares. Há estudos que analisam especialização de hábitat (Andrén *et al.*, 1997), a combinação do requerimento de área com capacidade de dispersão (Vos *et al.*, 2001), ou a combinação da dispersão com a especialização de hábitat (With e Crist, 1995). A evidência de interação entre pares de fatores (With e Crist, 1995) levanta a questão de como se dará a interação entre os três fatores. Os resultados empíricos disponíveis motivam a busca de uma síntese teórica sobre a vulnerabilidade à fragmentação baseada na especialização de hábitat, nos requerimentos de área e na dispersão.

## Estudos inovadores

A seções anteriores identificaram tendências predominantes no estudo da fragmentação de hábitat. Nesta seção, vou tomar um caminho diferente e chamar a atenção para algumas exceções provocativas. Há um conjunto de regras informais e implícitas

de procedimento que são reconhecíveis nas abordagens e métodos de quase todos os estudos. Ocasionalmente os pesquisadores decidem quebrar essas regras e, por vezes, o resultado é uma originalidade que revela questões até então insuspeitas e novas soluções para velhos problemas.

Na maior parte das vezes, as paisagens fragmentadas são representadas como manchas de hábitat rodeadas por uma matriz de não-hábitat inóspito. Mesmo estudos que descrevem diferentes tipos de matriz tendem a seguir a dicotomia fundamental entre hábitat e não hábitat. With e Crist (1995) quebraram esta regra definindo três tipos de cobertura da paisagem com qualidades mensuráveis. A abordagem destes autores elimina a necessidade de definir um tipo de cobertura como ótima ou sub-ótima. A representação dicotômica da paisagem se associa a uma suposição de que as manchas interagem com outras manchas mas raramente com a matriz. Cada mancha tem uma fronteira (ou uma borda de largura variável) que a divide da matriz. Na realidade, no entanto, existem muitas interações através da borda (Janzen, 1986). Por exemplo, os predadores da matriz podem intermediar a definição do tamanho de mancha necessário para permitir a persistência de uma população de presas (Cantrell *et al.*, 2001). Note-se a diferença entre esta intermediação e um efeito de borda: não se trata de uma situação em que a largura da borda reduz o tamanho efetivo da mancha; trata-se de um processo mais sutil, em que as interações através da borda determinam o destino do que está efetivamente dentro da mancha. Pode-se imaginar um cenário semelhante para a propagação de doenças após a fragmentação (McCallum e Dobson, 2002). Será que um reservatório de patógenos da matriz pode mediar os efeitos da doença sobre uma população da mancha? No extremo, o maior desafio à representação convencional da paisagem fragmentada consiste em eliminar completamente a ideia de manchas. Os sistemas fluviais fragmentados podem ser modelados como redes de segmentos de reta. Quando sujeitos a alterações no tamanho e isolamento dos rios (ou segmentos de reta) estes modelos se comportam de uma forma diferente dos modelos convencionais de mancha e matriz (Fagan, 2002).

Uma segunda regra, é que as paisagens submetidas a fragmentação mudam de uma forma estática para outra, através da perda de hábitat. Em cima, eu sugeri que uma abordagem dinâmica da fragmentação exige no mínimo uma dimensão temporal para a variável dependente. Agora, coloco a possibilidade de também acrescentar detalhe temporal na variável independente. A ideia de uma paisagem estática é uma enorme simplificação. Quando a distribuição dos recursos é dinâmica, uma paisagem pode manter uma certa quantidade de hábitat que vai mudando de lugar ao longo do tempo. Nessas condições, a persistência de uma metapopulação modelo depende não só da quantidade de hábitat, mas também da taxa de alteração na localização do hábitat (Keymer *et al.*, 2000). Se quisermos ainda mais uma inovação dinâmica, podemos perguntar o que acontece quando uma paisagem ganha hábitat, em vez de perder. Hale *et al.* (2001) encontraram intercâmbio genético substancial entre populações de esquilos Ingleses e Escoceses após o crescimento de plantações de pinheiros sobre

uma área aberta que, no passado, separava manchas de hábitat. Até onde será possível encontrar uma simetria nas respostas à fragmentação e à ‘desfragmentação’?

Finalmente, de acordo com a abordagem convencional, as espécies devem responder à alteração da paisagem dentro dos limites das suas características – e essas características são supostamente fixas. Alguns estudos quebram esta regra das ‘espécies estáticas’ reconhecendo a possibilidade da variação intraespecífica, mortalidade seletiva, e adaptação à nova paisagem (Van Dyck e Matthysen, 1999). A premissa subjacente às espécies estáticas é de que as mudanças evolutivas acontecem mais lentamente que as demográficas (Haila, 1999). A fragmentação, no entanto, deve impor pressões seletivas sobre as características relacionadas com o movimento (Fahrig, 2007). Por exemplo, uma dispersão espacial maior dos recursos deve favorecer os indivíduos que conseguem se mover melhor para os encontrar. Por outro lado, os indivíduos retidos em uma mancha isolada não devem beneficiar de uma dispersão arriscada. Na natureza, algumas populações de borboletas e libélulas apresentam variação entre paisagens com diferentes níveis de fragmentação em caracteres morfológicos com base genética associados ao voo (Van Dyck e Matthysen, 1999). Também é possível acompanhar mudanças de características das espécies em contexto não evolutivo: por exemplo, os requerimentos de área podem mudar em função da abundância e distribuição espacial de recursos (Haskell *et al.*, 2002). Todas estas mudanças são plausíveis e podem afetar a resposta de uma espécie à fragmentação.

## Conclusão

A literatura revisada não revela uma definição de ‘fragmentação’ clara e amplamente usada, não existindo sequer uma medida predominante desta forma de alteração da paisagem. Embora esta falta de consenso possa ser uma característica inevitável de qualquer termo muito popular, parece útil parar para pensar nas várias faces do termo. Destrinchando as múltiplas abordagens ao assunto da fragmentação, encontra-se um conjunto de problemas relevantes e relativamente bem definidos que sobrevivem à imprecisão geral da terminologia.

A revisão das medidas, variáveis resposta e generalizações sobre fragmentação permite identificar três desafios, ou problemas não resolvidos: 1) O desafio mais importante é entender quando é que os efeitos da fragmentação vão mais além dos efeitos de perda de área. Só então podemos entender se a configuração do hábitat tem alguma relevância para o destino das espécies sujeitas à perda de hábitat. A resposta a esta pergunta tem consequências óbvias para o manejo: se a configuração importa, as regulamentações de uso da paisagem deveriam introduzir incentivos para produzir a configuração desejável; se a configuração não importa, o manejo deveria ser simplesmente focado na área. 2) Os desafios do manejo da paisagem exigem uma medida de fragmentação da paisagem clara e que possa ser aplicada tanto em estudos teóricos como empíricos. Para além disto, os estudos de fragmentação precisam fazer uma escolha informada das variáveis resposta. Em particular, é importante comparar taxas

de sobrevivência e disponibilidade de recursos em diferentes níveis de fragmentação. Estas duas variáveis estão insuficientemente exploradas e no entanto, elas descrevem consequências altamente plausíveis da alteração da paisagem. 3) As espécies diferem entre si em muitas características que influenciam a resposta à fragmentação. A única forma de ultrapassar a conclusão desanimadora de que 'tudo depende da espécie' é agrupar espécies de acordo com a resposta e identificar características que fazem a intermediação dessa resposta. Entre essas características, os requerimentos de área, a especialização de hábitat, e a capacidade de dispersão parecem particularmente importantes. Precisamos de uma síntese teórica que preveja como estas três características interagem para determinar a vulnerabilidade à fragmentação.

Em uma apreciação mais ampla da literatura, os estudos inovadores revelam opções metodológicas promissoras e questionamentos que podem alterar nossa compreensão da alteração da paisagem. Mesmo que não sejam urgentes do ponto de vista do manejo, as inovações destes estudos melhoram alguns aspectos da pesquisa em fragmentação que podem estar sobre-simplificados. Primeiro, existe espaço para representações espaciais mais ricas da disponibilidade de hábitat. A usual dicotomia hábitat/não-hábitat pode dar lugar a uma representação com dois ou mais tipos de cobertura de qualidade variável. Em segundo lugar, as descrições dinâmicas da fragmentação podem trazer nova luz a uma abordagem que é excessivamente baseada na comparação de poucas imagens estáticas. Finalmente, a paisagem está em permanente transformação, assim como as espécies que a habitam. No longo prazo, muitas consequências da fragmentação dependerão de como evoluírem as espécies sujeitas à alteração da paisagem.

## Agradecimentos

Agradeço à família Bechtoldt pelo carinho e hospitalidade durante a fase mais crítica da redação deste texto. Catherine Bechtoldt, André Levy, Stuart Pimm, Lenore Fahrig, e Jordi Bascompte comentaram versões do manuscrito em diversas fases de preparação. O meu agradecimento a estes colegas não implica sua total concordância com o conteúdo exposto.

## Referências

- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat – a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Andrén, H., A. Delin & A. Seiler. 1997. Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. *Oikos* 80: 193-196.
- Bascompte, J. & R. V. Sole. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* 65: 465-473.
- Beier, P. & R. F. Noss. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12: 1241-1252.



- Bender, D. J., T. A. Contreras & L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79: 517-533.
- Berggren, A., A. Carlson & O. Kindvall. 2001. The effect of landscape composition on colonization success, growth rate and dispersal in introduced bush-crickets *Metrioptera roeseli*. *Journal of Animal Ecology* 70: 663-670.
- Burke, D. M. & E. Nol. 1998. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *Auk* 115: 96-104.
- Cantrell, R. S., C. Cosner & W. F. Fagan. 2001. How predator incursions affect critical patch size: the role of the functional response. *American Naturalist* 158: 368-375.
- Carlson, A. 2000. The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species: the White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*). *Forest Ecology and Management* 131: 215-221.
- Chalfoun, A. D., F. R. Thompson & M. J. Ratnaswamy. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16: 306-318.
- Connor, E. F., A. C. Courtney & J. M. Yoder. 2000. Individuals-area relationships: the relationship between animal population density and area. *Ecology* 81: 734-748.
- Crooks, K. R., A. V. Suarez, D. T. Bolger & M. E. Soule. 2001. Extinction and colonization of birds on habitat islands. *Conservation Biology* 15: 159-172.
- Cunningham, S. A. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in mallee woodland. *Conservation Biology* 14: 758-768.
- Dale, V. H., S. M. Pearson, H. L. Offerman & R. V. Oneill. 1994. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in the central amazon. *Conservation Biology* 8: 1027-1036.
- Fagan, W. E., R. S. Cantrell & C. Cosner. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153: 165-182.
- Fagan, W. F. 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* 83: 3243-3249.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* 12: 346-353.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* 21: 1003-1015.
- Ferraz, G., G. J. Russel, P. C. Stouffer, J. Bierregaard, R. O., S. L. Pimm & T. E. Lovejoy. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 14069-14073.
- Gardner, R. H., B. T. Milne, M. G. Turner & R. V. O'Neill. 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. *Landscape Ecology* 1: 19-28.
- Gascon, C., G. B. Williamson & G. A. B. da Fonseca. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.

- Gonzalez, A. & E. J. Chanton. 2002. Heterotroph species extinction, abundance and biomass dynamics in an experimentally fragmented microecosystem. *Journal of Animal Ecology* 71: 594-602.
- Haila, Y. 1999. Islands and fragments. p. 234-264. In: M. L. Hunter (ed.) *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hale, M. L., P. W. W. Lurz, M. D. F. Shirley, S. Rushton, R. M. Fuller & K. Wolff. 2001. Impact of landscape management on the genetic structure of red squirrel populations. *Science* 293: 2246-2248.
- Hanski, I. & D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. p. 5-26. In: Hanski, I. & M. E. Gilpin (eds.) *Metapopulation Biology – ecology, genetics, and evolution*. San Diego (CA): Academic Press.
- Haskell, J. P., M. E. Ritchie & H. Olf. 2002. Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature* 418: 527-530.
- Henle, K., K. F. Davies, M. Kleyer, C. Margules & J. Settele. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13: 207-251.
- Janzen, D. H. 1986. The eternal external threat. p. 286-303. In: M. E. Soule (ed.) *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland (MA): Sinauer.
- Jenkins, C. N. & S. L. Pimm. 2003. How big is the global weed patch? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90: 172-178.
- Kareiva, P. & U. Wennergren. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* 373.
- Keymer, J. E., P. A. Marquet, J. X. Velasco-Hernandez & S. A. Levin. 2000. Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. *American Naturalist* 156: 478-494.
- Lennartsson, T. 2002. Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology* 83: 3060-3072.
- McCallum, H. & A. Dobson. 2002. Disease, habitat fragmentation and conservation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269: 2041-2049.
- McKinney, M. L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 495-516.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests – implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 58-62.
- NSF. 2006. *Award search on-line*. (31 March 2006; Disponível em: <<http://www.nsf.gov/awardsearch/>>).
- Ovaskainen, O. & I. Hanski. 2003. Extinction threshold in metapopulation models. *Annales Zoologici Fennici* 40: 81-97.
- Owens, I. P. F. & P. M. Bennett. 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 12144-12148.
- Paton, P. W. C. 1994. The effect of edge on avian nest success – how strong is the evidence. *Conservation Biology* 8: 17-26.

- Popescu, I.-I. 2003. *Science Journal Ranking by Average Impact Factors*. (31 March 2006; Disponível em: <[http://alpha2.infim.ro/~ltpd/Jo\\_rankingb.htm](http://alpha2.infim.ro/~ltpd/Jo_rankingb.htm)>).
- Rambaldi, D. M. & D. A. S. de Oliveira (eds.) 2003. Fragmentação de Ecossistemas – Causas, Efeitos sobre a Biodiversidade e Recomendações de Políticas Públicas. Brasília (DF): Ministério do Meio Ambiente. *Biodiversidade* 6.
- Robinson, G. R., R. D. Holt, M. S. Gaines, S. P. Hamburg, M. L. Johnson, H. S. Fitch & E. A. Martinko. 1992. Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science* 257: 524-526.
- Sekercioglu, C. H., P. R. Ehrlich, G. C. Daily, D. Aygen, D. Goehring & R. F. Sandi. 2002. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 263-267.
- Simberloff, D. & L. G. Abele. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *The American Naturalist* 120: 41-50.
- Slobodkin, L. B. 2001. The good, the bad and the reified. *Evolutionary Ecology Research* 3: 1-13.
- Tischendorf, L. & L. Fahrig. 2000a. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* 15: 633-641.
- Tischendorf, L. & L. Fahrig. 2000b. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90: 7-19.
- Trzcinski, M. K., L. Fahrig & G. Merriam. 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications* 9: 586-593.
- Van Dyck, H. & E. Matthysen. 1999. Habitat fragmentation and insect flight: a changing 'design' in a changing landscape? *Trends in Ecology & Evolution* 14: 172-174.
- Villard, M. A. 2002. Habitat fragmentation: major conservation issue or intellectual attractor. *Ecological Applications* 12: 319-320.
- Vos, C. C., J. Verboom, P. F. M. Opdam & C. J. F. Ter Braak. 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *American Naturalist* 157: 24-41.
- Wade, T. G., K. H. Riitters, J. D. Wickham & K. B. Jones. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology* 7.
- Wilson, E. O. & E. O. Willis. 1975. Applied Biogeography. p. 522-536. In: Cody, M. L. & J. M. Diamond (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge (MA): Belknap Press of Harvard University.
- With, K. A., S. J. Cadaret & C. Davis. 1999. Movement responses to patch structure in experimental fractal landscapes. *Ecology* 80: 1340-1353.
- With, K. A. & T. O. Crist. 1995. Critical thresholds in species responses to landscape structure. *Ecology* 76: 2446-2459.
- Zanette, L., P. Doyle & S. M. Tremont. 2000. Food shortage in small fragments: Evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology* 81: 1654-1666.