

Da matriz à matiz: em busca de uma abordagem funcional na Ecologia de Paisagens

Danilo Boscolo *

Patricia Alves Ferreira #

Luciano Elsinor Lopes ⁹

Resumo: A Ecologia de Paisagens tem suas bases conceituais na associação da Geografia Física e Biogeografia do início do século XX. Visa compreender as inter-relações funcionais da organização espacial dos ambientes com processos biológicos, incluindo a intervenção humana sobre esses sistemas. As paisagens têm sido definidas como mosaicos heterogêneos, compostos pela intercalação de diversos ambientes. Embora a diversidade ambiental seja um aspecto central para a Ecologia de Paisagens, sua aplicação para o entendimento e conservação de ambientes fragmentados levou a um modelo explicativo mais simples, que desconsidera a heterogeneidade presente nas áreas de uso agrícola e urbano. Esse modelo, herdado da Biogeografia de Ilhas, que passou a dominar a área a partir da década de 1980, possibilitou avanços no conhecimento sobre as consequências da fragmentação de ambientes naturais. Recentemente, um conjunto crescente de estudos tem indicado a necessidade de uma abordagem que considere em maior detalhe a diversidade ambiental nos elementos da paisagem com uso humano mais intenso. Neste artigo, propomos o uso de modelos de paisagens baseados numa abordagem mais funcional de heterogeneidade ambiental.

* Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Avenida Bandeirantes, 3900. CEP: 14040-901 - Ribeirão Preto, SP, Brasil. Email: danilo.boscolo@gmail.com

Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Avenida Bandeirantes, 3900. CEP: 14040-901 - Ribeirão Preto, SP, Brasil. Email: patybio13@yahoo.com.br

⁹ Departamento de Ciências Ambientais, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde. Universidade Federal de São Carlos. Rodovia Washington Luis, km 235. CEP: 13565-905. São Carlos, SP, Brasil. Email: lucianolopes@ufscar.br

Palavras-chave: Paisagens; Biogeografia de Ilhas; Mosaicos Heterogêneos; Modelo mancha-corredor-matriz

From matrix to hue: towards a functional approach in Landscape Ecology

Abstract: Landscape Ecology is a science conceptually based on the association between the physical geography and biogeography of the early twentieth century. Its aims are to understand the functional interrelationships of the spatial organization of environments with biological processes, including the human influence on these systems. Landscapes have been defined as heterogeneous mosaics composed by various interspersed environments. Although environmental diversity is a central aspect of Landscape Ecology, its application in the understanding and conservation of fragmented environments led to a simpler explanatory model, which do not consider the heterogeneity present within agricultural and urban areas. This approach, inherited from the Island Biogeography theory, which dominated the area from the 1980s, allowed knowledge advances on the consequences of fragmentation of natural environments. Recently, a growing number of studies have indicated the need of an approach which considers the environmental diversity of landscape elements intensively used by humans in greater details. In this paper we propose the use of landscape models based on a more functional approach to environmental heterogeneity.

Keywords: Landscapes; Island Biogeography; Heterogeneous Mosaics; Patch-corridor-matrix Model

1 INTRODUÇÃO

A Ecologia de Paisagens é uma disciplina que oferece conceitos e métodos focados na importância do espaço para a dinâmica dos processos ecológicos e dos ecossistemas (Turner & Gardner, 2015, pp. 1-7). O geobotânico Alexander von Humboldt (1769-1859) usou “paisagem” como um termo científico já no início do século XIX; contudo, a expressão “Ecologia de Paisagens” foi apresentada à comunidade científica em 1939, pelo biogeógrafo Carl Troll (1899-1975). Sua definição de paisagem incluía a noção de sistemas interdependentes, trazida da Ecologia de Ecossistemas, iniciada por Arthur George Tansley (1871-1955) (Tansley, 1939). Contudo, estava baseada também no fato de que esses sistemas estão distribuídos no espaço de forma heterogênea (Metzger, 2001, p. 2).

Com o reconhecimento dos desafios para compreender a complexidade espacial, a Ecologia de Paisagens deixou de ser uma disciplina tangencial à Geografia no início da década de 1960 e passou a ser considerada uma disciplina central nos estudos ecológicos e de conservação biológica no início da década de 1970 (Turner & Gardner, 2015, p. 13). Atualmente, uma paisagem pode ser ecologicamente definida como:

[...] um mosaico heterogêneo formado por unidades interativas, sendo esta heterogeneidade existente para pelo menos um fator, segundo um observador e numa determinada escala de observação. (Metzger, 2001, p. 4)

Esse conceito inclui a ideia de que é necessário que as abordagens da Ecologia de Paisagens sejam espacialmente explícitas e lidem com espaços heterogêneos em múltiplas escalas (Metzger, 2001, p. 7).

Entretanto, a forma como os pesquisadores da área trataram a heterogeneidade das paisagens modificou-se ao longo dos últimos 100 anos, indo de um reconhecimento total da complexidade espacial dos ambientes, a abordagens bastante simplistas. O objetivo deste texto é discutir alguns aspectos conceituais relativos à heterogeneidade espacial considerados na Ecologia de Paisagens e sua interferência nos estudos sobre a influência dos padrões espaciais em processos ecológicos.

2 DESENVOLVIMENTO CONCEITUAL

2.1 Abordagem geográfica e a gênese da Ecologia de Paisagens

Em sua origem, a Ecologia foi uma ciência com foco no estudo das interações biológicas sem a necessidade de foco sobre sua espacialização. Tradicionalmente os processos ecológicos são abordados de forma a identificar os fatores que os influenciam e a natureza de suas relações, mas pouco explicitam como seus componentes estão posicionados uns em relação aos outros e como essas posições influenciam esses processos. Por exemplo, a Ecologia de Ecossistemas (Tansley, 1939), estuda os fluxos de matéria e energia em sistemas naturais,

mas não explicita como os agentes desses fluxos estão dispostos no espaço.

A preocupação de espacializar de forma explícita os processos ecológicos teve origem na Geografia. No início do século XX, devido ao aumento da população mundial após a revolução industrial, em processo acelerado de urbanização (Antrop, 2005), cresceu o interesse por questões de planejamento territorial, gerando a necessidade de conhecimento científico capaz de lidar com as novas formas de uso da terra que surgiam. Na época, diversos autores ao redor do mundo se esforçaram de forma independente e com abordagens diferentes para resolver os problemas advindos de um uso mais intenso dos espaços ocupados pelas sociedades ocidentais. Enquanto os russos se preocupavam em compreender e descrever a geografia física de seu extenso território (Berg [1915], 2007; Solnetsev [1948], 2007), europeus e norte-americanos buscavam estabelecer um marco científico que pudesse lidar com a compreensão das causas e consequências dos padrões espaciais (Sauer, 1925; Watt, 1947; Troll, 1950).

Na primeira metade do século XX, essa tarefa residia na mão da Geografia, uma disciplina que na época ainda buscava estabelecer sua identidade científica. Em uma publicação ainda considerada central nessa discussão, Lev Semyonovich Berg (1876-1950) (1915) dissertou sobre a dificuldade de estabelecer o escopo dessa ciência. Esse autor argumentou que a Geografia seria uma ciência corológica, lidando com as causas e consequências da distribuição espacial de fenômenos e objetos orgânicos e inorgânicos (Berg [1915], 2007, p. 14). O resultado dessa distribuição foi definido por Berg ([1915], 2007) como “paisagem”. Essa visão trouxe uma ideia de complexidade composta por agentes que não se encontram isolados, mas interagem em associações espaciais heterogêneas. Uma cidade não seria apenas um conjunto de construções, assim como uma floresta não seria apenas um agrupamento de árvores. Em determinado espaço há uma miríade de elementos (objetos orgânicos e inorgânicos) que interagem e formam uma com identidade única que reconhecemos como a paisagem.

A visão de Berg foi compartilhada na década seguinte por Carl Ortwin Sauer (1889–1975) (1925, pp. 19-22). Ele estabeleceu mais formalmente as características corológicas da Geografia, com o argumento de que o estudo de paisagens se referia à compreensão dos

determinantes da área ocupada por cada ambiente e sua distribuição espacial. Este autor definiu a paisagem como uma “área constituída por uma associação distinta de formas, tanto físicas e culturais” (Sauer, 1925, p. 26).

Essas ideias encontram paralelos nos estudos de Alexander Stuart Watt (1892-1985) (1947) em que foram avaliados os processos que determinavam a estruturação espacial de comunidades vegetais dos *highlands* escoceses. Watt (1947, p. 2) argumentou que a vegetação de uma região não se apresentava de forma espacialmente uniforme, mas como um mosaico de manchas em diferentes estágios sucessionais, formando um complexo heterogêneo, de modo muito semelhante aos conceitos de paisagens apresentados por Berg ([1915], 2007) e Sauer (1925).

A ideia de que o termo “paisagem” se refere a sistemas complexos e heterogêneos é recorrente na literatura geográfica da época. De forma análoga a Watt, Solnetsev ([1948], 2007, p. 1) considerou a paisagem como o resultado das interações de processos geológicos e climáticos. Segundo ele, esses processos gerariam complexos de solos e relevos associados a fito- e zoocenoses, formando ambientes homogêneos. A esses ambientes homogêneos, que se intercalavam recorrentemente dentro de certa região da superfície terrestre, Solnetsev conferiu o termo russo “*Urotshtsbe*”. Para esses mesmos elementos Clifford Stuart Christian (1907-1996) (1958), cunhou o termo mais amplamente utilizado “unidade de paisagem” (*landscape unity*) para descrever ambientes com origem similar e que compartilhariam características internas identificáveis. O intuito de Christian era estabelecer um método para tornar comparáveis os mapeamentos de regiões de diferentes tamanhos e composições. O conceito de “unidade de paisagem” (Quadro 1) seria útil para agregar ambientes em:

[...] áreas grandes o suficiente para serem mapeadas [...], mas em quantidade pequena o suficiente para facilitar a compreensão da região e seu planejamento. (Christian, 1958, p.77)

O conceito é utilizado atualmente ao se mapear ou classificar fotos aéreas ou imagens de satélite.

Borda: Faixa marginal de contato entre duas unidades distintas da paisagem onde ambas interagem diretamente entre si, modificando-se mutuamente em diferentes graus e até certa distância em direção ao centro de cada mancha. Bordas entre diferentes unidades podem causar efeitos distintos umas nas outras e com diferentes graus de alteração, dependendo de suas propriedades intrínsecas.

Conectividade: Grau em que uma paisagem facilita ou impede o movimento de indivíduos e processos ecológicos entre suas diferentes unidades. A conectividade pode ser compreendida de duas formas distintas. A conectividade estrutural refere-se à continuidade física de certo ambiente, incluindo a existência de corredores e pontos de ligação e a distância (isolamento) entre as manchas de um mesmo tipo de unidade da paisagem. Já a conectividade funcional remete à habilidade intrínseca dos processos ecológicos ou indivíduos de cada espécie de se deslocar pelo mosaico da paisagem, sendo que essa capacidade é espécie específica e depende de padrões morfofisiológicos e de sua relação com os diferentes tipos de ambientes existentes e não apenas do isolamento ou continuidade físicas dos mesmos. Assim cada espécie pode apresentar relações funcionais de movimentação distintas de acordo com o tipo de ambiente onde se encontra. O conceito de conectividade funcional está intimamente ligado ao que se chama de Permeabilidade das Unidades da Paisagem, i.e., a dificuldade ao trânsito de indivíduos ou processos impostos por certo tipo de ambiente.

Corredor: Mancha de formato alongado, que pode ou não conectar estruturalmente dois ou mais manchas do mesmo tipo de ambiente. Em geral, pela perspectiva de certa espécie, manchas alongadas são consideradas corredores apenas se não forem utilizadas para reprodução e/ou estabelecimento de territórios.

Estrutura da paisagem: Informação resultante da interação entre configuração (a organização espacial das diferentes unidades da paisagem, incluindo sua localização, tamanho, forma, agregação, etc.) e composição (informação sobre que tipos de unidades constituem certa paisagem, incluindo medidas de diversidade de ambientes, proporção de cobertura, dominância, etc.) da paisagem e que descreve sua organização geral em função de suas características tanto espaciais, quanto funcionais ligadas às espécies e processos ecológicos dependentes do arranjo espacial do ambiente.

Fragmentação de unidades da paisagem: subdivisão de áreas contínuas de ambientes existentes na paisagem em trechos menores e fisicamente isolados entre si (Fahrig, 2003).

Fragmento ou mancha: Trecho delimitado de certa unidade da paisagem composto por um ambiente natural ou não e que se encontra estruturalmente isolado de outros trechos de da mesma unidade da paisagem.

Matriz: No modelo mancha-corredor-matriz, a matriz é a unidade estrutural ou funcionalmente predominante na paisagem. Se abordada de forma puramente estrutural, a matriz é a unidade que ocupa a maior área dentro de uma paisagem. Funcionalmente a matriz compõe o pano de fundo de “não-*habitat*”, em geral de origem antrópica, o qual é inóspito à maioria das espécies existentes em uma região. Por questões práticas, a definição funcional da matriz é mais amplamente utilizada. É comum em regiões antropizadas que a matriz não natural ocupe a maior parte de uma paisagem, mas essa relação depende do tipo de ambiente e organismos considerados e nem sempre é verdadeira.

Modelos contínuos: Nesses modelos, diferentemente das abordagens anteriores, não se delimitam manchas consideradas internamente homogêneas. As paisagens são subdivididas em quadrados (em inglês *pixel*), cujo comprimento do lado depende da resolução das imagens de satélite ou fotografias aéreas disponíveis. Cada quadrado pode assumir um valor único da variável em questão. Por exemplo em imagens advindas dos sensores do satélite *Landsat* os quadrados (*pixels*) têm 30m de lado. Essa abordagem trata a heterogeneidade sob a forma de gradientes (Forman, 1995). Caracteriza-se pela utilização de métricas de superfície e estatística espacial, não sendo necessário definir elementos discretos como manchas ou matriz (Lindenmayer & Hobbs, 2008; McGarigal, Tagil & Cushman, 2009).

Modelos em mosaico: Nesta visão, os diferentes elementos das áreas utilizadas pelo ser humano são delimitados e identificados junto com as áreas naturais.

Modelo mancha-corredor-matriz: Tendo surgido a partir da Teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson, 1967), o modelo mancha-corredor-matriz considera as manchas de *habitat*, geralmente a vegetação nativa, imersas em uma matriz inóspita de não-*habitat*. Similar à

ideia de ilhas imersas em um oceano intransponível. São delimitadas as áreas de *habitat*, ou manchas, e as áreas de não-*habitat*, ou matriz, em geral áreas urbanas, cultivos, silvicultura, pastagens, e outras áreas diferentes das áreas naturais locais.

Percepção ambiental: Distância máxima ou grau de detalhamento que certa espécie consegue perceber sobre a paisagem que existe ao seu redor.

Perda de *habitat*: Supressão ou redução da quantidade total de certo tipo de *habitat* existente em certa paisagem, geralmente decorrente da substituição sucessiva de elementos nativos ou originais da paisagem por outros com características distintas (por exemplo, florestas por pastos). A definição de *habitat*, no entanto, é espécie específica e, portanto, uma mesma paisagem pode variar em nível de perda de *habitat* a depender da percepção das espécies que a vivenciam.

Unidade de Paisagem: Tipo homogêneo de território, em geral caracterizado por certo tipo de estrutura fito-fisionômica, que pode ser delimitado e distinguido dos ambientes que o rodeiam.

Quadro 1. Definições e conceitos fundamentais em Ecologia de Paisagens.

Esses estudos iniciais auxiliaram no estabelecimento do escopo científico da Geografia com foco na formação de uma base teórica para a descrição da superfície terrestre, sem muita preocupação com os processos formadores de seus padrões espaciais. Esse aspecto se tornou preeminente no final da década de 1940, quando o alemão Carl Troll (1899-1975) (1939) cunhou o termo “Ecologia de Paisagens”¹ (*Landschaftsökologie*) para nomear os estudos das inter-relações

¹Troll, em 1950, apresentou a ideia de uma ciência que descrevesse como funcionariam as paisagens internamente, o que as geraria e quais os fluxos e interações que as manteriam e as fariam ser o que são. Apesar de ter considerado usar o termo “Fisiologia de Paisagens”, ele o descartou porque seu foco não residia apenas no funcionamento, mas nas inter-relações espaciais. Troll (1950), que teve contato com os trabalhos do ecobotânico Arthur Tansley, afirmou que a ciência das inter-relações seria a Ecologia e por isso o termo “Ecologia de Paisagens” seria naturalmente mais adequado à ciência das inter-relações espaciais que determinam as propriedades das paisagens.

funcionais recíprocas da organização espacial das unidades da paisagem com os processos biológicos, incluindo a influência humana sobre esses ambientes (Troll, 1950, p. 166).

Em textos considerados seminais para a Ecologia de Paisagens (Troll 1939; 1950), Troll apresentou sua noção de paisagem como uma entidade visual total do espaço vivido pelo ser humano, mostrando grande preocupação com a interferência antrópica sobre os padrões de ocupação territorial. O interesse no estudo das forças que moldam e modificam as paisagens naturais, transformando-as em paisagens culturalmente influenciadas e passíveis de planejamento, fundou a “escola geográfica” da Ecologia de Paisagens, que tem como foco as relações espaciais do ser humano com os ambientes que o circundam.

Nesse processo de formação da Ecologia de Paisagens, a natureza heterogênea de seu objeto de estudo teve reconhecimento constante. De Berg a Troll, a “paisagem” foi sempre definida como um mosaico de diferentes tipos de ambientes que, de alguma forma e em certa escala espacial, interagem entre si. “Paisagens” são, assim, o resultado cumulativo de processos ecológicos ocorrendo de forma espacialmente estruturada. O reconhecimento do caráter heterogêneo da paisagem persiste ainda como um dos pilares da abordagem geográfica, atualmente focada em questões sobre planejamento e desenho de paisagens dinâmicas (Antrop, 1998; 2004; 2006), principalmente nas escolas europeias.

2.2 Abordagem ecológica e a Ecologia de Paisagens moderna

A “Abordagem Geográfica” da Ecologia de Paisagens, voltada à complexidade inerente às paisagens terrestres com influência humana direta, dominou os estudos do campo durante a maior parte do século XX. A perspectiva fornecida por Troll (1950), focada nas interações do ser humano com os ambientes que o circundavam, possibilitou avanços na compreensão sobre os processos que gerariam os padrões espaciais observados em paisagens atuais. No entanto, a partir dos anos 1960, impulsionada pela capacidade humana de modificar grandes extensões de terra, as ameaças à manutenção da diversidade biológica devido à destruição de ambientes naturais se tornaram mais

evidentes. A preocupação com as consequências das mudanças de organização espacial das paisagens naturais chamou a atenção não apenas de geógrafos, mas também de biólogos e ecólogos. Preocupados com a sobrevivência de animais e plantas, diversos autores buscaram na Biogeografia e na Ecologia de Paisagens formas de lidar com a organização espacial de um mundo em acelerada modificação (Haila, 2002).

Nessa época, alguns trabalhos se dedicaram aos problemas decorrentes da perda e fragmentação de ambientes naturais. Em 1956, John Thomas Curtis (1913-1961) apresentou uma análise detalhada sobre as modificações causadas pelo ser humano no Meio Oeste norteamericano (Curtis, 1956). Utilizando mapas antigos e fotos aéreas (uma inovação tecnológica na época) para mostrar a rápida perda de florestas no Wisconsin (EUA) durante o século XIX e início do século XX, o autor apresentou sua clara preocupação com as consequências da conversão de grandes extensões de floresta em agricultura. No entanto, diferente de seus antecessores, sua visão separava a paisagem em apenas duas unidades, as florestas e os ambientes criados pelo ser humano (Curtis 1956).

O trabalho de Curtis (1956) foi utilizado por Robert MacArthur (1930-1972) e Edward O. Wilson (1929-) (1967, p. 4) para apresentar um paralelo entre as características de ilhas oceânicas e manchas de florestas circundadas por ambientes criados pela civilização moderna. A Teoria de Biogeografia de Ilhas apresentada por esses autores teve impacto imediato sobre como seriam abordadas as questões relativas à conservação de ambientes fragmentados nas décadas seguintes. As paisagens, antes percebidas como áreas heterogêneas e de alta diversidade ambiental, passaram a ser tratadas pelos biólogos da conservação como se fossem binárias, compostas principalmente de ambientes naturais circundados por sua antítese, uma matriz (Quadro 1) inóspita de ambientes criados pela atividade humana (Wiens, 1976; Pickett & Thompson, 1978).

Essa forma de pensar a paisagem é evidente no trabalho de Levin e Paine (1974, p. 1) que, apesar de reconhecerem a natureza diversa dos ambientes existentes em certa paisagem, desenvolveram um modelo para explicar como se formam manchas de vegetação natural quando distúrbios ambientais restringem seu tamanho, por ex. a for-

mação de uma matriz antrópica. Esses autores utilizaram a ideia de ilhas isoladas por um ambiente aquático inóspito de MacArthur e Wilson (1967) como exemplo do tipo de sistema que queriam modelar, mas estendendo sua aplicação a savanas, florestas ou qualquer paisagem terrestre onde haja limitação espacial.

A validade biológica da ideia de ilhas de vegetação circundadas por um pano de fundo homogêneo e inóspito foi também discutida por Wiens (1976). Esse autor sedimentou a ideia de manchas de *habitat* como unidades da paisagem de alta qualidade ambiental para certa espécie, diferenciando-se dos demais ambientes. As áreas de menor qualidade poderiam então ser tratadas como um único ambiente antropogênico. Esse modelo binário de paisagem se tornou rapidamente dominante na literatura dedicada à conservação de ambientes naturais, interferindo diretamente na forma de pensar o estabelecimento e manejo de reservas biológicas e outros tipos de áreas conservadas (Pickett & Thompson, 1978; Forman & Godron, 1986). Por trás dessas mudanças na forma de compreender a paisagem residia uma busca por significado biológico da perspectiva proporcionada pela Ecologia de Paisagens. A questão se refere à utilização da abordagem espacialmente explícita apresentada por Troll (1950) e seus contemporâneos na busca por uma compreensão de processos ecológicos, como as dinâmicas populacionais (Forman & Godron, 1986).

Levins (1969) utilizou a mesma abordagem para modelar a dispersão de pragas agrícolas entre cultivos, considerando estes como trechos de *habitat* circundados por ambientes funcionalmente neutros. Em seu modelo, considerou as paisagens como um conjunto de manchas espacialmente discretas, mas conectadas por migração, possibilitando a sobrevivência regional a partir de uma “população de populações”, uma Metapopulação². Nesse modelo, extinções locais seriam compensadas por recolonizações por indivíduos migrantes. Essa ideia foi momentaneamente ignorada pelos conservacionistas, que estavam com suas atenções voltadas para a Biogeografia de Ilhas, mas foi re-

² Metapopulação: conjunto de populações locais de uma mesma espécie que são espacialmente isoladas e possuem constante chance de extinção local, mas que persiste de forma dinâmica pela recolonização de manchas vazias de *habitat* através da migração de indivíduos provenientes de manchas ocupadas.

tomada a partir de 1990 (Hanski & Simberloff, 1996, p. 6), passando então a ser utilizada em diretrizes de conservação florestal em escala mundial.

A interação entre a Ecologia de Paisagens com abordagem geográfica e os modelos de perda de espécies e fragmentação de *habitat* vindos da Biogeografia e Ecologia criaram, então, a necessidade de uma síntese teórica.

No início dos anos 1980, liderada principalmente por biólogos e ecólogos norte-americanos e ingleses, mas também com influência de geógrafos do leste europeu, a Ecologia de Paisagens de origem europeia foi reformulada com ênfase em paisagens naturais e na conservação da biodiversidade. Essa nova abordagem, que considerava as espécies naturais, e não apenas o ser humano, tanto como suscetíveis às transformações nas paisagens, quanto como seus agentes transformadores, coalesceu a partir de um *workshop*³ com 25 participantes da América do Norte e Europa em Allerton Park, Illinois (EUA), no ano de 1983 (Risser, Karr & Froman, 1984). A Ecologia de Paisagens foi tratada nesse evento em termos conceituais, enfocando os processos ecológicos e biológicos, com foco direcionado ao manejo integrado dos recursos naturais. Devido a essas características, essa abordagem ficou conhecida como “Escola Ecológica” (ou “Escola norte-americana” devido a localização do referido *workshop*) da Ecologia de Paisagens. Na publicação que consolidou as discussões do encontro de Allerton Park (Risser, Karr & Froman, 1984), a natureza heterogênea das paisagens foi reconhecida, mas a proposta apresentada foi baseada no modelo mancha-corredor-matriz (Quadro 1), desenvolvido na década anterior.

Esse foi, então, o paradigma central adotado por aqueles que seguiram a abordagem ecológica do estudo de paisagens. O foco sobre os processos de perda e fragmentação de ambientes naturais foi fomentado por essa visão e a quantidade de estudos sobre o assunto cresceu rapidamente nas duas décadas seguintes (Haila, 2002). Essa visão favoreceu o desenvolvimento da área (Laurance *et al.*, 2002; Fahrig, 2003), em termos, por exemplo, da compreensão da relação

³ *Landscape ecology: Directions and Approaches*. Workshop ocorrido em Allerton Park, Piatt County, Illinois, Abril 1983.

entre área de fragmentos florestais e quantidade de espécies (Opdam, Rijdsdijk, Hustings, 1985), das teorias de limiares de fragmentação e extinção (Andrén, 1994; Radford, Bennet & Cheers, 2005) e das conseqüências do arranjo espacial de manchas nativas para a conservação de espécies (Fahrig, 1998; Martensen, Pimentel & Metzger, 2008; Boscolo & Metzger, 2011). A Biogeografia de Ilhas, junto com outras teorias, como, por exemplo, a de Metapopulações, que incluiu a probabilidade de extinção de forma espécie-específica, fomentou avanços no manejo de áreas protegidas. O modelo mancha-corredor-matriz possibilitou ainda avanços na compreensão dos efeitos da conectividade florestal em paisagens fragmentadas e fortaleceu a ideia de “corredores ecológicos” como forma de compensar a redução no tamanho dos remanescentes de vegetação natural (Beier & Noss, 1998).

Atualmente a abordagem ecológica é provavelmente a mais difundida pelo mundo, sendo a vertente geográfica mais forte na Europa. No Brasil, a abordagem ecológica tem sido amplamente aplicada na conservação de recursos naturais, podendo ser reconhecidos alguns de seus aspectos na legislação ambiental tais como as ideias de corredores ecológicos e de mosaicos de ambientes (Brasil, 2000). Na academia os primeiros estudos no Brasil surgiram a partir dos anos 1980 (Laurance *et al.*, 2002), se intensificando no início do século XXI (Paese & Santos, 2004; Pivello & Metzger, 2007; Metzger, 2008).

O modelo mancha-corredor-matriz ainda é o mais utilizado pelos estudiosos de paisagens com ambientes naturais fragmentados (Fahrig 2003; Fahrig & Triantis, 2013). No entanto, recentemente, tem começado a ser questionada a generalidade de sua aplicação, principalmente em paisagens já muito alteradas pelo ser humano. Diversos estudos indicam a necessidade de trazer a natureza heterogênea e complexa das paisagens reais de volta à abordagem ecológica (Viana *et al.*, 2012; Moreira, Boscolo & Viana, 2015; Gámez-Virués *et al.*, 2015). Isso exige mudanças na forma como os biólogos e ecólogos têm abordado os estudos de paisagens, incluindo uma compreensão mais ampla sobre o significado de sua heterogeneidade.

3 AS DIFERENTES FORMAS DE COMPREENDER AS PAISAGENS

O termo “heterogeneidade” possui muitos usos em Ecologia, mas conforme exposto anteriormente, uma ideia fundamental em Ecologia de Paisagens é que a heterogeneidade espacial afeta os sistemas ecológicos (Wiens, 1976; 2002). Assim, as definições modernas de Ecologia de Paisagens incluem de alguma forma o conceito de heterogeneidade espacial (Metzger 2001; Fahrig *et al.*, 2011). Muito tem sido discutido em torno de um nível de heterogeneidade adequado para manutenção de espécies, dos processos ecológicos e dos ecossistemas (Hunter & Price, 1992; Fahrig *et al.*, 2011). No contexto da Ecologia de Paisagens, a heterogeneidade se refere à descontinuidade da distribuição espacial dos ambientes em certa região sob a percepção de um agente que possa interagir nessa variação. Dessa forma, um local composto por um único ambiente internamente invariante não pode ser estudado pela Ecologia de Paisagens.

Segundo essa visão, é necessário reconhecer que o tamanho ou a extensão de uma paisagem não possui definição a priori, podendo estender-se, por exemplo, por centenas de quilômetros para grandes mamíferos a poucos centímetros quadrados para pequenos invertebrados. O tamanho e, conseqüentemente, a heterogeneidade de uma paisagem devem ser definidos pela percepção daquele que a observa. A atenção a essas variações escalares é, assim, uma das características essenciais da Ecologia de Paisagens. A definição de paisagem proposta por Metzger (2001, p. 4) deixa claro que a observação da heterogeneidade varia com a escala. Algo que parece ser homogêneo em uma escala pode ser heterogêneo em outra. Da mesma forma, uma área pode parecer heterogênea para uma espécie e homogênea para outra.

Uma perspectiva interessante que une esses dois aspectos é a de múltiplas escalas hierárquicas para estudo da heterogeneidade (Kotliar & Wiens, 1990). Ao longo da sua existência um indivíduo “toma decisões” em múltiplas escalas espaciais que se organizam hierarquicamente. A abordagem da heterogeneidade em múltiplas escalas hierárquicas reforça que o conhecimento de quais escalas importam para cada espécie ou grupo de espécies é uma das questões centrais na Ecologia de Paisagens (Turner & Gardner, 2015).

Como a definição daquilo que é espacialmente heterogêneo depende tão intrinsecamente do observador, especialmente na abordagem ecológica da Ecologia de Paisagens, a heterogeneidade tem sido

analisada através de três olhares de complexidade crescente: o modelo mancha-corredor-matriz, o modelo em mosaico e os modelos contínuos (Quadro 1).

O modelo mancha-corredor-matriz teve sua origem na década de 1970, quando os autores da abordagem ecológica da Ecologia de Paisagens concentraram-se numa perspectiva na qual a heterogeneidade espacial foi tratada a partir de dois tipos de ambientes (Fig 1C).

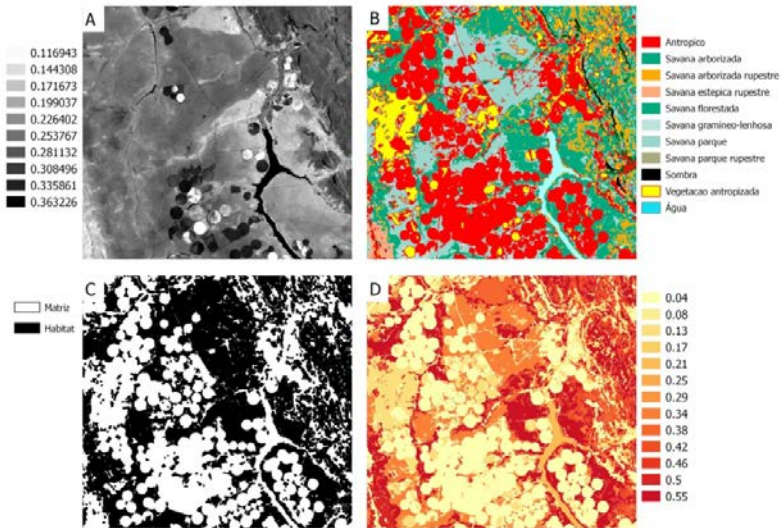


Fig. 1. Mapeamento, de acordo com diferentes modelos conceituais, de uma mesma paisagem, tendo como base imagens do satélite *Landsat TM-5*. (A) Representação de uma paisagem através do modelo de variação contínua utilizando o índice de vegetação NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*), que pode representar a estrutura da vegetação local na mesma resolução da imagem de satélite; (B) Paisagem considerando a heterogeneidade, como proposto pelo modelo de mosaicos heterogêneos, com cada cor representando um tipo de ambiente; (C) Paisagem sob o ponto de vista do modelo mancha-corredor-matriz, adotado pela Teoria de Biogeografia de Ilhas, com manchas de habitats envoltas por uma matriz inóspita de não-habitat; (D) Modelo proposto pelos autores unindo funcionalmente o modelo de manchas com variações contínuas de qualidade ambiental, representada por um índice associado a uma escala de tons para facilitar a visualização. Imagem obtida do DPI-INPE.

Essa forma de entendimento sobre as paisagens terrestres traz a ideia ilha-oceano advinda da Teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson, 1967), reforçada pelo desenvolvimento da Teoria de Metapopulações a partir da década de 1990 (Hanski & Gilpin, 1991). Nesses trabalhos, considera-se que o espaço se divide em duas unidades internamente homogêneas e funcionalmente antagônicas (Pickett & Cadenasso, 1995), o *habitat*, i.e., os locais nativos adequados para a sobrevivência dos organismos focais, e a matriz, i.e., os trechos de não-*habitat* onde esses organismos não seriam capazes de sobreviver (Fahrig, 2003), geralmente criados pela atividade humana.

Essa perspectiva inclui a ideia de que os organismos são restritos a um único tipo de ambiente (e.g. Florestas, Savanas etc.), sendo a matriz inóspita e até limitante à sua sobrevivência. Nesse caso, a presença de corredores ou áreas lineares de *habitat* é considerada essencial para que os organismos possam se deslocar pela paisagem, conectando populações e fontes de recursos. Nessa perspectiva, os corredores são manchas estreitas e alongadas de *habitat* que conectam manchas maiores através da matriz (Quadro 1), mas que possivelmente não são suficientes para manter populações viáveis.

Uma crítica ao modelo mancha-corredor-matriz é a de que ele simplifica a heterogeneidade da paisagem ao desconsiderar diferenças entre os elementos componentes da matriz, como pastos com diferentes intensidades de manejo ou uma área de silvicultura em diferentes estágios de crescimento. Embora aparentemente simplista, por considerar como iguais ambientes sabidamente diferentes, esse ponto de vista facilita várias etapas da análise de paisagens (Pickett & Cadenasso, 1995). Com essa abordagem, ao se classificar os diferentes elementos da paisagem, é necessário distinguir apenas duas classes: *habitat* e não-*habitat* (Fahrig, 2003). Assim, os mapas são mais facilmente elaborados e interpretados, pois pode-se medir as características espaciais apenas das manchas de *habitat* para descrever o sistema em estudo. Métricas de paisagem⁴ focadas nas manchas ou classes tendem a ser mais simples de serem calculadas e de interpretação mais direta, quando cruzadas com dados biológicos. Os modelos

⁴ Abstrações numéricas utilizadas para descrever a composição e o arranjo espacial de paisagens, utilizando modelos de manchas.

matemáticos que adotam essa abordagem também podem conter menos variáveis, o que facilita a interpretação dos resultados.

Para espécies muito sensíveis a alterações ambientais há, de fato, sentido ecológico nessa abordagem de paisagens. No entanto, questiona-se, sobretudo, a premissa de que apenas os locais com vegetação nativa são áreas de *habitat* para as espécies. Resultados de estudos empíricos têm mostrado que muitos organismos respondem não somente à perspectiva de *habitat* versus não-*habitat*, mas lidam com a paisagem de forma mais generalista, percebendo e reagindo a todos os seus elementos (Hansbauer *et al.*, 2010). Para várias espécies originalmente restritas às florestas ou a outros tipos de vegetação nativa, as áreas de cultivo, pastagem, urbanas ou mesmo aquelas modificadas por catástrofes naturais podem também servir como fontes de recursos alimentares ou abrigo, funcionando como parte de seu *habitat* (Mason *et al.*, 2006). São exemplos de espécies com essas capacidades aves como os Sabiás-Laranjeira (*Turdus rufiventris*), facilmente encontrados em zonas urbanizadas em quase todo Brasil (Sick, 1984, p. 634).

A visão mancha-corredor-matriz tem sido desafiada por muitos autores que discutem como as matrizes das paisagens terrestres não são equivalentes a oceanos inóspitos (Fischer & Lindenmayer, 2007; Prevedello & Vieira, 2010). Muitas espécies percebem as paisagens de formas mais complexas e usam recursos em diferentes tipos de ambientes, sejam eles naturais ou não. Essas áreas compostas pelas mais diversas estruturas podem ser utilizadas tanto como *habitats* alternativos com qualidade variável, quanto para facilitar o deslocamento entre manchas de vegetação nativa, funcionando também como reguladores da permeabilidade da paisagem a fluxos biológicos (Fahrig *et al.*, 2011). Nesse contexto, fica evidente a existência de maior variação espacial do que permite ver a simples divisão dos ambientes entre *habitat* e não-*habitat*. Portanto, parece ser mais adequado estudar as paisagens a partir de uma abordagem que reconheça e represente a complexidade observada no ambiente.

Deve-se considerar, então, o mosaico completo de usos e ocupações da terra, que possibilita que os diferentes elementos das áreas utilizadas pelo ser humano sejam delimitados e identificados em conjunto com as áreas naturais (Figura 1B). Mas um ponto a se conside-

rar nesse modelo em mosaicos compostos por múltiplas unidades de paisagem é sua maior dificuldade de elaboração. Ele requer mapeamentos mais detalhados e trabalhosos, amostragem de dados biológicos em diversos ambientes, inclusive os de usos antrópicos, e modelos matemáticos mais complexos. Contudo, essa abordagem vem sendo considerada como uma alternativa para acessar a heterogeneidade espacial e seus efeitos nos processos ecológicos de forma mais adequada a muitas espécies e processos do que o modelo mancha-corredor-matriz (Hansbauer *et al.*, 2008; Fahrig *et al.*, 2011). Em especial, o modelo de paisagens heterogêneas em mosaico tem sido muito utilizado para o estudo de paisagens dominadas por agricultura, onde a provisão de diversos serviços ecossistêmicos tem sido diretamente relacionada com o reconhecimento e manejo da diversidade ambiental ao redor dos cultivos (Moreira, Boscolo & Viana, 2015). Os estudos ou diretrizes de gestão podem, assim, considerar as diferenças entre paisagens com diferentes estruturas espaciais e compostas por ambientes naturais em conjunto, com plantações alternadas de eucalipto, cana-de-açúcar, laranja ou pasto, por exemplo.

Outra abordagem em Ecologia de Paisagens que considera a heterogeneidade espacial de forma explícita está presente nos modelos de variação contínua (Quadro 1). Nesses modelos, diferentemente das abordagens anteriores, não se delimitam manchas consideradas internamente homogêneas. As paisagens são subdivididas em trechos menores, cujo tamanho idêntico depende da escala em que ocorrem os processos de interesse ou das imagens de satélite ou fotografias aéreas disponíveis, e que representam a unidade de informação espacial no mapa. A cada uma dessas unidades, pode-se, então, atribuir um valor único de certo fator ambiental que varia de forma contínua no espaço. Por exemplo, em imagens advindas dos sensores do satélite Landsat, as unidades de informação são os pixels (a menor subdivisão de uma imagem digital) com 30m de lado. Essa abordagem trata a heterogeneidade sob a forma de gradientes (Forman, 1995) e caracteriza-se pela utilização de métricas de superfície e estatística espacial, não sendo necessário definir elementos discretos, como manchas ou matriz (Lindenmayer & Hobbs, 2008; McGarigal, Tagil & Cushman, 2009).

Um exemplo de abordagem contínua são os modelos de distribuição potencial de espécies, que possibilitam gerar mapas contínuos de probabilidade de ocorrência de espécies focais ou comunidades inteiras (Carnaval & Moritz, 2008) em função de parâmetros ambientais como dados climáticos e, mais recentemente, distribuição de remanescentes de ambientes nativos em paisagens fragmentadas. De forma semelhante, o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada, (em inglês, *Normalized Difference Vegetation Index – NDVI*) pode ser utilizado para espacializar a estrutura interna da vegetação de certa paisagem por sensoriamento remoto e tem sido utilizado como indicador de qualidade da vegetação (Moreira, 2012). Neste caso, cada pixel pode ter um valor diferente de NDVI e a variação é espacialmente contínua (Figura 1A). Como os indivíduos de diferentes espécies têm a capacidade de selecionar seu *habitat* através de uma avaliação permanente de qualidade ambiental em escalas muito finas (poucos metros), a abordagem contínua pode viabilizar modelos mais próximos da percepção e resposta dos organismos à heterogeneidade nas paisagens (Manning & Lindenmayer, 2004). Essa abordagem, no entanto, é recente e ainda pouco aplicada no escopo da Ecologia de Paisagens.

4 ABORDAGEM ESTRUTURAL E FUNCIONAL

Ao observar uma paisagem cotidianamente, a tendência é analisá-la a partir da perspectiva humana, como se os demais organismos percebessem a paisagem de forma semelhante à nossa. Essa avaliação possui a vantagem de ser de simples execução por sermos parte da espécie focal (*Homo sapiens*) e, portanto, conhecermos como a mesma percebe o mundo a sua volta. Mas, em geral, a perspectiva humana pode levar a uma análise estrutural da paisagem que pouco se relaciona ao funcionamento dos processos ecológicos. Tomando o exemplo do modelo mancha-corredor-matriz, utilizamos nossa percepção ambiental como sendo a de outras espécies ao considerar as áreas de vegetação nativa como *habitat* (Fahrig, 2003), os corredores como manchas nativas lineares que conectam duas ou mais manchas de *habitat* e a matriz como áreas inóspitas e intransponíveis (ver Quadro 1 para definições). Nessa abordagem estrutural, a definição de *habitat* é considerada como um atributo dos usos e das ocupações da paisa-

gem presumidas por nós. A percepção da heterogeneidade espacial é a do observador humano, para quem o ambiente vivido por espécies selvagens costuma ser compreendido apenas como a vegetação nativa.

Retornando essa visão à base teórica apresentada por Troll (1950) e Christian (1958), paisagens estruturalmente heterogêneas seriam formadas por diferentes tipos de coberturas identificadas pelas suas características físicas sem referência aos requerimentos de uma espécie ou grupo de espécies que ali vivem. Porém, devido às interações de contato entre diferentes ambientes, que modificam as características físico-químicas das bordas das manchas (Quadro 1; Murcia, 1995; Ewers & Banks-Leite, 2013), nem sempre os ambientes nativos serão *habitats* adequados ou as estruturas lineares funcionarão como corredores para os organismos que ali vivem. Nem mesmo as matrizes são totalmente inóspitas e muitos organismos podem tê-las como *habitat* preferencial. Outros elementos da paisagem podem também facilitar o fluxo de organismos ou favorecer sua sobrevivência, sem que sejam um corredor estruturalmente evidente para o ser humano.

Uma alternativa que descreve melhor a heterogeneidade ambiental que essa visão estrutural é a abordagem funcional da Ecologia de Paisagens, na qual o conceito de *habitat* é um atributo espécie-específico que implica em uma relação funcional entre o organismo focal e seu ambiente. Assim, para cada organismo ou grupo de organismos, é necessário definir quais elementos da paisagem podem funcionar como *habitat*. A abordagem funcional não se limita apenas a separar *habitat* de não-*habitat*. Um olhar funcional para a heterogeneidade da paisagem inclui o reconhecimento de diferentes tipos de coberturas e elementos que são identificados com base na função que desempenham para as espécies ou processos ecológicos em questão (Fahrig *et al.*, 2011). Do ponto de vista funcional, um cultivo, por exemplo, pode ser considerado um corredor para alguns organismos capazes de se locomover por ali, ou uma barreira intransponível para outro grupo de organismos que necessitem evitar ambientes de borda. Assim, as manchas deixam de ser reconhecidas arbitrariamente e passam a representar ambientes de qualidade e/ou adequabilidade variável em função da percepção das espécies ou de processos ecológicos de interesse.

O desafio dessa abordagem é promover uma compreensão do ambiente a partir de uma percepção não humana. Isso implica compreender as capacidades cognitivas, fisiológicas e perceptivas dos seres vivos. É possível estimar esses fatores a partir da própria resposta de cada espécie ou biocenose às variações de estrutura espacial das paisagens (Quadro 1). Dessa forma, as abordagens estrutural e funcional não são antagônicas, mas se completam, pois uma serve de base inicial para o desenvolvimento da outra, e essa interação leva ao aprimoramento de ambas.

5 EM BUSCA DE UM EQUILÍBRIO ENTRE ABORDAGENS E MODELOS

Na Ecologia de Paisagens, a escola geográfica tem tratado a heterogeneidade de forma mais explícita, contemplando prioritariamente o ponto de vista humano. A escola ecológica, por sua vez, tem analisado a paisagem sob múltiplos pontos de vista, a partir da percepção e resposta de outras espécies. A interação entre ambas abordagens indica a necessidade de uma perspectiva de estudo dos padrões e processos ecológicos de acordo com o contexto espacial no qual os observadores estão inseridos e sob o ponto de vista funcional desse espaço. A heterogeneidade ambiental, seja estrutural ou funcional, traz assim um aspecto interessante para os estudos em Ecologia de Paisagens, principalmente por permitir o entendimento dos processos ecológicos em um mundo modificado pela atividade humana.

As alterações antrópicas nas paisagens naturais constituem atualmente as maiores ameaças à biodiversidade e à manutenção dos processos ecológicos, pois isolam populações, aumentam as taxas de extinção, modificam a estrutura das comunidades, e podem, portanto, alterar os processos ecológicos e a relação homem-natureza (Henle *et al.*, 2004). Essas modificações tendem a reduzir a disponibilidade de *habitats*, afetando diretamente a manutenção das populações e as interações entre as espécies (Ferreira *et al.*, 2015). Diferentes autores argumentam que, em paisagens com baixa quantidade de *habitat*, os efeitos da fragmentação (Quadro 1) podem ser determinados pelo tamanho das manchas remanescentes e tipos de ambientes que as circundam, o que determinaria, conseqüentemente, a conectividade, ou seja, a capacidade da paisagem de permitir fluxos biológicos (Tay-

lor *et al.*, 1993; Quadro 1) entre os diferentes elementos da paisagem (Andrén, 1994; Fahrig, 1998; Donaldson *et al.*, 2002; Tomimatsu & Ohara, 2002; Radford, Bennet & Cheers, 2005; Boscolo & Metzger, 2011; Fahrig *et al.*, 2011).

No entanto, questiona-se se as espécies percebem o espaço que as circundam como sendo composto apenas por manchas de *habitat* ou matriz (Quadro 1), ou como um gradiente de ambientes com diferentes níveis de qualidade, riscos e disponibilidade de recursos (Umetsu, Metzger & Pardini, 2008; Hansbauer *et al.* 2010). A interação entre a distribuição espacial desses ambientes e as características ecológicas das espécies interfere em suas respostas comportamentais (Dunning, Danielson & Pulliam, 1992; Brosi, Daily & Ehrlich, 2007; Boscolo *et al.*, 2008; Boscolo & Metzger 2011; Brosi *et al.*, 2009). Isso influencia diretamente a conectividade funcional de paisagens já muito modificadas pela atividade humana (Ricklefs & Lovette, 1999; Rompré *et al.*, 2007; Vögeli *et al.*, 2010), alterando muitas das relações teoricamente previstas pela Biogeografia de Ilhas e pelos modelos de Metapopulações (Hanski, 1998).

Recentemente o reconhecimento dessas variações tem levado a um crescente interesse pela adoção de abordagens mais completas sobre os processos ecológicos nas paisagens, com forte tendência para o uso de modelos de mosaicos heterogêneos e de abordagens funcionais (Fahrig *et al.*, 2011; Fahrig & Triantis, 2013). Isso poderá representar um modo diferente de explicação dos fenômenos ecológicos, com ganhos para o manejo e a gestão dos ambientes naturais. Porém, a abordagem estrutural e os modelos mancha-corredor-matriz ainda permanecem adequados para as espécies mais sensíveis, que vivem e se locomovem por áreas de vegetação nativa (e.g. Hansbauer *et al.*, 2008). Para essas espécies, as áreas urbanas, cultivos, silvicultura e pastagens podem ser funcionalmente áreas de não-*habitat*, e os corredores estruturais se tornam assim necessários para sua movimentação nas paisagens.

Essa visão não se opõe à abordagem de mosaicos heterogêneos, mas mostra um caso específico de necessidades ambientais dos organismos. Essa variação entre espécies é esclarecida no trabalho de Hansbauer *et al.* (2009), que avaliou através de radiotelemetria a frequência de uso de diferentes ambientes por três espécies de aves de

sub-bosque em Mata Atlântica fragmentada. Duas dessas espécies (*Chiroxiphia caudata* e *Pyryglena leucoptera*), apesar de viverem preferencialmente em florestas, apresentaram uma percepção plural da paisagem, utilizando em diferentes frequências também ambientes antropogênicos, tais como pastos, agricultura e eucaliptos.

A terceira espécie (*Sclerurus scansor*), no entanto, limitou-se apenas a ambientes florestais, evitando em 40 metros as bordas dos fragmentos em que se encontravam. Nesse caso, *S. scansor* mostrou-se tão exigente quanto a seus requerimentos ambientais que seu *habitat* funcional se restringe a apenas um tipo peculiar de ambiente, ou seja, florestas de interior (Hansbauer *et al.*, 2008). Se esse ambiente puder ser mapeado como uma unidade de paisagem, classificando todo o resto como não-*habitat*, o sistema será funcionalmente semelhante ao que prevê o modelo mancha-corredor-matriz. No caso de *S. scansor*, por evitar fortemente os ambientes de borda, os trechos de *habitat* não incluiriam todos os ambientes nativos, ou pelo menos os ambientes de borda deveriam ser classificados como de qualidade notoriamente menor que os de interior. Mesmo para espécies extremamente exigentes, uma visão funcional da paisagem se mantém adequada, ao ser comparada à divisão em ambientes nativos e não nativos.

Pode-se dizer que as paisagens percebidas por grande parte das espécies que sobrevivem em meio às atividades humanas aproximam-se mais claramente de um modelo de mosaicos heterogêneos, e que mesmo as espécies mais sensíveis terão que lidar, em algum momento, com a distribuição espacial de ambientes não ótimos para sua sobrevivência. Como essas espécies podem não sobreviver fora das áreas de vegetação nativa, entende-se que o modelo mancha-corredor-matriz é válido para a tomada de decisão sobre sua conservação, desde que seja utilizada uma abordagem funcional para determinar quais são seus *habitats* essenciais e alternativos, possibilitando também o manejo da permeabilidade da paisagem e o fluxo de indivíduos. Nesse sentido é importante ressaltar que, ao criar unidades de conservação, deve-se considerar, além do contexto onde se inserem, a heterogeneidade das regiões adjacentes às áreas protegidas (Santini, Saura & Rondinini, 2015).

Se fosse possível associar a percepção espacial das diferentes espécies à seleção individual de recursos locais, os modelos de variação

espacial contínua seriam muito úteis para compreender as consequências da estrutura das paisagens sobre os processos ecológicos. Esses estudos atualmente são limitados pela dificuldade de mapear a qualidade ambiental em escala fina, especialmente para organismos de percepção espacialmente restrita. O avanço de sensores multiespectrais de alta resolução espacial e da tecnologia LiDAR (*Light Detection And Ranging*) devem auxiliar na solução dessas limitações.

Propõe-se, finalmente, que se busque desenvolver um modelo de paisagem que inclua variações contínuas de qualidade ambiental como um parâmetro de mapeamento, inserindo explicitamente a perspectiva funcional tanto para as abordagens mancha-corredor-matriz quanto para os modelos de mosaicos heterogêneos (Figura 1D). As abordagens que incluam análises funcionais da quantidade de *habitat* associadas ao reconhecimento explícito da heterogeneidade das paisagens poderão ser mais interessantes para a avaliação e o melhor entendimento dos processos ecológicos, considerando o intenso uso antrópico do espaço.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRÉN, Henrik. Effects of Habitat Fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, **71** (3): 355, 1994.
- ANTROP, Marc. Landscape Change: Plan or Chaos? *Landscape and Urban Planning*, **41** (3-4): 155-61, 1998.
- _____. Landscape research in Europe. *Belgeo*, **2-3**: 199-207, 2004.
- _____. Why landscapes of the past are important for the future. *Landscape and Urban Planning*, **70** (1-2): 21-34, 2005.
- _____. From holistic landscape synthesis to transdisciplinary landscape management, 2006. Pp. 27-50, *in*: TRESS, Bärbel; Gunther TRESS; Gary FRY; OPDAM, Paul. (eds.) *From Landscape Research to Landscape Planning: Aspects of Integration, Education and Application*. Dordrecht: Springer, 2006.
- BEIER, Paul; NOSS, Reed F. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology*, **12** (6): 1241-1252, 1998.
- BERG, Lev Semyonovich. The objectives and tasks of Geography. *Proceedings of the Russian Geographical Society*, **15** (9): 463-475, 1915, *in*: WIENS, J. A., MOSS, Michael; TURNER, Monica G.;

- MLADENOFF, David J. *Foundation papers in Landscape ecology*. New York: Columbia University Press, 2007.
- BOSCOLO, Danilo; CANDIA-GALLARDO, Carlos; AWADE, Marcelo; METZGER, Jean Paul. Importance of interhabitat gaps and stepping-stones for lesser woodcreepers (*Xiphorhynchus fuscus*) in the Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica*, **40**: 273-276, 2008.
- BOSCOLO, Danilo; METZGER, Jean Paul. Isolation determines patterns of species presence in highly fragmented landscapes. *Ecography*, **34**: 1018-1029, 2011.
- BRASIL. Lei nº 9.985, de 18 de julho de 2000. Regulamenta o art. 225, § 1º, incisos I, II, III e VII da Constituição Federal, institui o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza e dá outras providências. *Diário Oficial da União*, Brasília, DF, 18 jul. 2000.
- BROSI, Berry J.; DAILY Gretchen C.; EHRLICH Paul R. Bee community shifts with landscape context in a tropical countryside. *Ecological Applications*, **17** (2):418-430, 2007.
- BROSI, Berry J.; DAILY, Gretchen C.; CHAMBERLAIN, C. Page; MILLS, Matthew D. A. Detecting changes in habitat-scale bee foraging in a tropical fragmented landscape using stable isotopes. *Forest Ecology and Management*, **258** (9): 1846-1855, 2009.
- CHRISTIAN, Clifford S. The concept of land units and land systems. *Proceedings of the ninth pacific science congress*, **20**: 74-81, 1958.
- CURTIS, John Thomas. The modification of mid-latitude grasslands and forest by man, 1956. Pp. 721-736, *in*: THOMAS Jr., William L. (ed). *Man's role in changing the face of the earth*. Chicago: University of Chicago Press, 1956.
- DONALDSON, Jason; NÄNNI, Ingrid; ZACHARIADES, Costa; KEMPER, Jessica. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology*, **16**: 1267-1276, 2002.
- DUNNING, John B.; DANIELSON, Brent; PULLIAM, Ronald. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**: 169-175, 1992.
- EWERS, Robert M.; BANKS-LEITE, Cristina. Fragmentation impairs the microclimate buffering effect of tropical forests. *PLoS ONE*, **8** (3): e58093, 2013.

- FAHRIG, Lenore. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling*, **105**: 273-292, 1998.
- _____. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34** (1): 487-515, 2003.
- FAHRIG, Lenore; BAUDRY, Jacques; BROTONS, Llouis; BUREL, Françoise G.; CRIST, Thomas O.; FULLER, Robert J.; SIRAMI, Clelia; AIRIWARDEN, Gavin M.; MARTIN, Jean Louis. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, **14**: 101-112, 2011.
- FAHRIG, Lenore; TRIANTIS, Kostas. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, **40** (9): 1649-63, 2013.
- FERREIRA, Patrícia A.; BOSCOLO, Danilo; CARVALHEIRO, Luísa G.; BIESMEIJER, Jacobus C.; ROCHA, Pedro L. B.; VIANA, Blandina F. Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landscape Ecology*, **30**: 2067-2078, 2015.
- FISCHER, Joern; LINDENMAYER, David B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, **16**: 265-280, 2007.
- FORMAN, Richard T.T. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. New York: Cambridge University Press, 1995.
- FORMAN, Richard T.T.; GODRON, Michel. *Landscape ecology*. New York: John Wiley & Sons, 1986.
- GÁMEZ-VIRUÉS, Sagrario; PEROVIĆ, David J.; GOSSNER, Martin M.; BÖRSCHIG, Carmen; BLÜTHGEN, Nico; DE JONG, Heike; SIMONS, Nadja K.; KLEIN, Alexandra-Maria; KRAUSS, Jochen; MAIER, Gwen; SCHERBER, Christoph; STECKEL, Juliane; ROTHENWÖHRER, Christoph; STEFFAN-DEWENTER, Ingolf; N. WEINER, Christiane; WEISSER, Wolfgang; WERNER, Michael; TSCHARNTKE, Teja; WESTPHAL, Catrin. Landscape Simplification Filters Species Traits and Drives Biotic Homogenization. *Nature Communications* **6**: 8568, 2015.
- HAILA, Yrjö. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, **12** (2): 321-334, 2002.

- HANSBAUER, Miriam M.; STORCH, Ilse.; LEU, Stephen; NIETO-HOLGUIN, Juan Pablo; PIMENTEL, Rafael G.; KNAUER, Felix; METZGER, Jean Paul. Movements of neotropical understory passerines affected by anthropogenic forest edges in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biological Conservation*, **141**: 782-791, 2008.
- HANSBAUER, Miriam M.; STORCH, Ilse; KNAUER, Felix; PILZ, Stefan; KÜCHENHOFF, Helmut; VÉGVÁRI, Zsolt; PIMENTEL, Rafael G.; METZGER, Jean Paul. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of grey. *Landscape Ecology*, **25**: 407-417, 2009.
- HANSBAUER, Miriam M.; STORCH, Ilse; KNAUER, Felix; PIMENTEL, Rafael G.; METZGER, Jean Paul. Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of grey. *Landscape ecology*, **25**: 40-17, 2010.
- HANSKI, Ilka. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Nature*, **396**: 41-49, 1998.
- HANSKI, Ilka; GILPIN, Michael. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42** (1-2): 3-16, 1991.
- HANSKI, Ilka; SIMBERLOF, Daniel. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation, 1996. Pp. 5-26, *in*: HANSKI, Ilka; GILPIN, Michael E. *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics and Evolution*. San Diego: Academic Press, 1996.
- HENLE, Klaus; DAVIES, Kendi F.; KLEYER, Michael; MARGULES, Chris; SETTELE, Josef. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, **13**: 207-251, 2004.
- HUNTER, Mark, D.; PRICE, Peter W. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top down forces in natural communities. *Ecology*, **73** (3): 724-732, 1992.
- KOTLIAR, Natasha B.; WIENS, John A. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, **59**: 253-260, 1990.

- LAURANCE, William. F.; LOVEJOY, Thomas E.; VASCONCELOS, Heraldo; BRUNA, Emilio M.; DIDHAM, Raphael; STOUFFER, Philip C.; SAMPAIO, Erica. Ecosystem decay of Amazonian Forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16** (3): 605-618, 2002.
- LEVIN, Simon A.; PAINE, Robert T. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the national academy of sciences*, **71** (7): 2744-2747, 1974.
- LEVINS, Richard. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the entomological society of America*, **15**: 237-240, 1969.
- LINDENMAYER, David; HOBBS, Richard. Montague-Drake. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters*, **11**: 78-91, 2008.
- MacARTHUR, Robert H.; WILSON, Edward O. *The theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- MANNING, Adrian D.; LINDENMAYER, David B.; NIX, Henry A. Continua and Umwelt: Novel Perspectives on Viewing Landscapes. *Oikos*, **104** (3): 621-28, 2004
- MARTENSEN, Alexandre Camargo; PIMENTEL, Rafael G.; METZGER, Jean Paul. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation*, **141** (9): 2184-21921, 2008.
- MASON, Jamie; MOORMAN, Christopher; HESS, George; SINCLAIR, Kristen. Designing suburban greenways to provide habitat for forest-breeding birds. *Landscape and Urban Planning*, **80**: 153-164, 2006.
- MCGARIGAL, Kevin; TAGIL, Sermin; CUSHMAN, Samuel A. Surface metrics: an alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure. *Landscape Ecology*, **24** (3): 433-450, 2009.
- METZGER, Jean Paul. O que é ecologia de paisagens? *Biota Neotropica*, **1** (12): 1-9, 2001.
- _____. Landscape ecology: perspectives based on the 2007 IALE World Congress. *Landscape Ecology*, **23**: 501-504, 2008.

- MOREIRA, Eduardo Freitas. *Influência da estrutura da paisagem na estrutura das redes de interações em um mosaico de fisionomias agrícolas e naturais*. Salvador, 2012. Dissertação (Mestrado Ecologia e Biomonitoramento) – Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia.
- MOREIRA, Eduardo Freitas; BOSCOLO, Danilo; VIANA, Blandina Felipe. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PLoS ONE*, **10** (4): e0123628, 2015.
- MURCIA, Carolina Edge. Effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10** (2): 58-62, 1995.
- OPDAM, Paul; RIJSDIJK, G.; HUSTINGS, F. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biological Conservation*, **34**: 333-352, 1985.
- PAESE, Adriana; SANTOS, José Eduardo. Ecologia da Paisagem: abordando a complexidade dos processos ecológicos. Pp. 1-21, *in*: SANTOS, José Eduardo; CAVALHEIRO, Felisberto; PIRES, José Salantiel; OLIVEIRA, Carlos Henke; PIRES, Adriana M. C. Z. Rodrigues. *Faces da polissemia da paisagem*. São Carlos: RiMa, 2004.
- PICKETT, Steward T. A.; CADENASSO, Mary L. Landscape Ecology: Spatial Heterogeneity in Ecological Systems. *Science*, **269**: 331-34, 1995.
- PICKETT, Steward T. A.; THOMPSON, John N. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation*, **13**: 27-37, 1978.
- PIVELLO, Vânia Regina; METZGER, Jean Paul. Diagnóstico da pesquisa em Ecologia de Paisagens no Brasil (2000-2005). *Biota Neotropica*, **7** (3): 21-29, 2007.
- PREVEDELLO, Jayme A.; VIEIRA, Marcus V. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, **19** (5): 1205-1223, 2010.
- RADFORD, James Q.; BENNETT, Andrew F.; CHEERS, Garry J. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds: An introduction to ecological thresholds. *Biological Conservation*, **124**: 317-337, 2005.
- RICKLEFS, Robert E.; LOVETTE, Irby J. The Roles of Island Area per Se and Habitat Diversity in the Species-Area Relationships of

- Four Lesser Antillean Faunal Groups. *Journal of Animal Ecology*, **68** (6): 1142-1160, 1999.
- RISSER, Paul G.; KARR, James R.; FORMAN, Richard T.T. Landscape ecology: Directions and Approaches. Illinois Natural History Survey Special Publication n° 2. Champaign: *Illinois Natural History Survey*, 1984.
- ROMPRÉ, Ghislain; ROBINSON, W. Douglas; DESROCHERS, André; ANGEHR, George. Environmental Correlates of Avian Diversity in Lowland Panama Rain Forests. *Journal of Biogeography*, **34** (5): 802-15. 2007.
- SANTINI, Luca; SAURA, Santiago; RONDININI, Carlo. Connectivity of the global network of protected areas. *Diversity and Distributions*, **22** (2): 1-13, 2015.
- SAUER, Carl O. The morphology of landscape. *University of California publications in geography*, **2** (2): 19-54, 1925.
- SICK, Helmut. Ornitologia Brasileira. Brasília: Editora UNB, 1984.
- SOLNETSEV, N. The natural geographic landscape and some of its general rules. Proceedings of the all-union Geographical Congress. Vol. 1, Moscow, 1948, in: WIENS, J.A., MOSS, Michael; TURNER, Monica G.; MLADENOFF, David J. *Foundation papers in Landscape ecology*. New York: Columbia University Press, 2007.
- TANSLEY, Arthur George. British ecology during the past quarter-century: The Plant Community and the Ecosystem. *The Journal of Ecology*, **27** (2): 513, 1939.
- TAYLOR, Philip D.; FAHRIG, Lenore; HENEIN, Kringen; MERRIAM, Gray. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, **68**: 571-573, 1993.
- TOMIMATSU, Hiroshi; OHARA, Masashi. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camtschatcense*. *Conservation Biology*, **16**: 1277-1285, 2002.
- TROLL, Carl. Luftbildplan und ökologische bodenforchschung. Berlin: *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde*, 1939.
- _____. Die Geographische landschaft und ihre erforschung. *Studium Generale*, **3** (4-5): 163-181, 1950.
- TURNER, Monica G.; GARDNER, Robert H. *Landscape ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. 2^a ed. New York: Springer-Verlag, 2015.

- UMETSU, Fabiana; METZGER, Jean Paul; PARDINI, Renata. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography*, **31** (3): 359-370, 2008.
- VIANA, Blandina Felipe; BOSCOLO, Danilo; MARIANO NETO, Eduardo; LOPES, Luciano Elsinor; LOPES, Adriana Valentina; FERREIRA, Patrícia Alves; PIGOZZO, Camila M.; PRIMO, Luiz M. How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services? *Journal of Pollination Ecology*, **7** (5): 31-41, 2012.
- VÖGELI, Matthias; SERRANO, David; PACIOS, Fernando; TELLA, José L. The Relative Importance of Patch Habitat Quality and Landscape Attributes on a Declining Steppe-Bird Metapopulation. *Biological Conservation*, **143** (5): 1057-1067, 2010.
- WATT, Alex S. Pattern and Process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35** (1-2): 1-22, 1947.
- WIENS, John A. Population responses to patchy environments. *Annual review of ecology and systematics*, **7**: 81-120, 1976.
- _____. Riverine Landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*, **47** (4): 501-515, 2002.

Data de submissão: 12/11/2015

Aprovado para publicação: 12/12/2016