

FRAGMENTAÇÃO DE HABITATS: IMPLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO *IN SITU*

SANTOS FILHO, P.S.

Resumo:

A fragmentação de ecossistemas é um dos problemas cruciais em conservação no Brasil. Exame de uma amostra de 393 unidades de conservação indica uma predominância de unidades pequenas e, em uma subamostra de 46 unidades, perímetros relativamente curtos em relação à área. Análise de equilíbrio área-tamanho populacional usando alometria da densidade em mamíferos focais herbívoros e carnívoros-onívoros, abrangendo quatro ordens de magnitude de massa corporal, indica que mamíferos grandes com ambas dietas teriam um número pequeno de populações efetivas viáveis, pequenos efetivos totais da espécie, grau relativamente elevado de endogamia e perda acentuada de heterozigose após 100 gerações. Simulações de populações com até 40 indivíduos, sujeitas à estocasticidade ambiental e demográfica sugerem que a probabilidade de extinção seria positivamente correlacionada ao coeficiente de variação espacial do tamanho de populações isoladas. Simulações de fragmentação de cenários futuros de conservação *in situ*, envolvendo aumento do número e/ou área das unidades de conservação, sugerem que padrões reais de criação e fragmentação de unidades de conservação poderiam induzir comportamento complexo de índices de persistência temporal como tamanho e número de populações viáveis e efetivo total da espécie focal. A relação entre a magnitude da probabilidade de extinção e o tamanho da população é mais importante do que o número e área dos fragmentos insularizados *per se* na probabilidade de extinção. Sugere-se que a teoria de metapopulações possa vir a ter um papel relevante na conservação *in situ* considerando-se as unidades de conservação como um conjunto.

Abstract:

"Habitat fragmentation: implications for *in situ* conservation"

Ecosystem fragmentation is one of the crucial conservation problems in Brasil. A sample of 393 conservation units occupy 433.239 km², 5.08% of the country's area, average area being 1.102km². Area-population size equilibrium analysis, using allometry of density for herbivore and carnivore-omnivore focal mammals encompassing four orders of magnitude in body mass, indicates that large mammals would have a small number of effective viable populations, small totals for the species, relatively high endogamy levels and accentuated heterozygosity loss after 100 generations. Simulations of small populations subjected to environmental and demographic stochasticity suggest that extinction probability would be positively correlated to the spatial coefficient of variation in population size. Fragmentation simulations of future *in situ* conservation scenarios, involving increases in number and/or area of conservation units, suggest that real patterns of creation and fragmentation of units could induce complex behaviour in indices of temporal persistence, such as size and number of viable populations and total number of individuals of the species. The relationship between the magnitude of the extinction probability and population size is more important than either size or number of insularized fragments *per se* on the extinction probability. It is suggested that metapopulation theory might play a relevant role in conservation decisions regarding the national network of conservation units.

Introdução

Destruição, alteração e fragmentação antropogênica de habitats estão causando uma taxa de extinção global da ordem de 10^4 espécies por ano, muito mais alta do que a taxa de extinção de fundo de 1 a 2 espécies por ano (LEVIN 1970, LUGO 1988, MYERS 1988, RAUP & SEPKOWSKI, 1984, RAUP 1988, WILSON 1988). Em contraste com o que ocorreu em outras extinções em massa no período geológico, plantas terrestres estão sendo extintas em altas taxas (KNOLL 1984, MYERS 1988, WILSON 1988). Tão extensa é a destruição de habitats, e tão grande pode ser a redução no número de espécies existentes, que há suspeita de que processos evolutivos estejam sendo alterados de forma irreversível, suspensos temporariamente e mesmo cessando (LANDE 1988, MYERS, 1988).

Conservação implica não somente em minimizar a ação de fatores deletérios, através da alocação de recursos limitados a prioridades definidas, em parte, em função da disponibilidade, acurácia e precisão de informações em geomorfologia, climatologia, sistemática, biogeografia, ecologia e evolução, mas também em assegurar a continuidade do máximo de biodiversidade existente durante períodos evolutivamente significativos. Conservação *in situ* é o método mais eficaz para se manter intatas a complexa estrutura e dinâmica das interações entre espécies e, em consequência, a continuidade dos processos evolutivos que originam e mantêm a biodiversidade.

Na localização e delimitação das áreas de conservação nacionais existentes foram utilizados critérios diversos como paleobiogeografia, biogeografia, paleogeomorfologia, evolução e ecologia (*eg.* BROWN 1977, BROWN & AB'SABER 1979, FEARNSIDE, BLISS & FERRAZ *apud* CIMA 1991, NOGUEIRA-NETO 1992, VANZOLINI 1980, WETTERBERG, PÁDUA, CASTRO & VASCONCELOS 1976). Como resultado, há uma área substancial sob conservação, e uma fração dela com resiliência potencial a alterações climáticas futuras semelhantes às ocorridas durante o Pleistoceno. Porém, a proporção da área territorial sob conservação é inferior à de outros países megadiversos (MITTERMAYER, WERNER, AYRES & FONSECA 1992), e é incerta a resiliência das áreas à modificações climáticas diferentes das pleistocênicas. Para se determinar a extensão e proporção da área total de vegetação original remanescente a ser conservada, as taxas atuais e as tendências históricas de devastação, a magnitude da biodiversidade, e as áreas remanescentes de vegetação original precisam ser conhecidas, para cada bioma. Além disso, potenciais mudanças climáticas futuras devem ser consideradas.

Restam cerca de 48% da área de vegetação nativa, e as áreas intatas dos biomas, estima-se, variam entre 2% para o domínio das araucárias e 88% para o domínio amazônico (CIMA 1991). Porém, os biomas definidos pela CIMA, não correspondem exatamente aos domínios morfoclimáticos (*sensu* Ab'Saber 1977); por exemplo, o bioma 'Nordeste', é um complexo heterogêneo englobando caatinga, mata atlântica, floresta de transição e cerrado. Estimativas

das áreas de cada domínio, e das áreas remanescentes de vegetação nativa ainda apresentam incerteza (eg. mata atlântica: 5%, MITTERMEYER *et al.* 1992, a 12%, BROWN *apud* CIMA 1991). As técnicas necessárias para a congruência - sensoriamento remoto aliado à verificação da verdade terrestre, e análise por sistema geográfico de informações - já estão bem desenvolvidas (eg. CARVALHO 1987, M.D.B. PEREIRA *com. pess.*).

Devido aos ciclos paleoclimáticos, (refs. em AB'SABER 1990, BROWN e AB'SABER 1979, VANZOLINI 1981) há evidências de fragmentação, insularização e coalescência em todos os domínios morfoclimáticos. O padrão temporal da fragmentação dos domínios morfoclimáticos, e das regiões interdominiais, informaria sobre as variações em número, área, perímetro, forma e distância entre fragmentos antropogênicos e não-antropogênicos. Cabe distinguir a ordem de magnitude no tempo e espaço dos ciclos paleomorfogenéticos não-antropogênicos versus a fragmentação antropogênica, que isola manchas de habitat nativos através da alteração antrópica dos habitats circunvizinhos aos fragmentos, podendo haver ou não alteração antrópica do habitat nativo. É importante focar-se os efeitos demográficos e genéticos e suas consequências evolutivas em populações submetidas à fragmentação antropogênica, que impõe pressões seletivas particulares aos organismos em fragmentos antropogênicos com vegetação nativa e em áreas de uso antrópico.

Já se demonstrou a composição única de comunidades de répteis em rélitos florestais paleoclimáticos no Nordeste (VANZOLINI 1981), e foi sugerido, por VANZOLINI & WILLIAMS (1981), que a diversidade em número de espécies e em composição taxonômica em manchas climatogênicas, seja fruto de processos em parte aleatórios e em parte eco-geográficos - extinções locais e dispersão de espécies proto-adaptadas durante a fragmentação e coalescência paleoclimatogênicas - envolvendo espécies com distribuição geográfica e especificidade de habitat amplas ou restritas, e densidades populacionais altas e baixas, em várias combinações (veja HUBBELL & FOSTER 1986, VANZOLINI 1988 1992, RODRIGUES 1990). É necessário estabelecer-se quanto do acaso e quanto de estruturação ecológica atual e paleoclimática estão envolvidos na origem e dinâmica de comunidades em manchas de origem paleoclimática. Seria interessante examinar-se os mecanismos eco-geográficos responsáveis pela permanência de populações em habitats contrastantes aos originalmente ocupados, após fragmentação antropogênica e uso antrópico dessas áreas, em analogia aos processos ocorrentes após fragmentação morfogenética não antropogênica (veja VANZOLINI 1986). Requer-se, para modelamento dos efeitos da fragmentação de habitats em organismos, informações sobre o mosaico de habitats antropogênicos, constituídos por vegetação nativa, mescla de origem nativa e antrópica ou somente antrópica, e sobre as manchas não antropogênicas, formadas por vegetação nativa, para todo o território nacional, em escalas cuja ordem de magnitude depende do organismo considerado. Por exemplo, os seis domínios morfoclimáticos brasileiros (AB'SABER 1977) abrangem, em cada um deles, extraordinária heterogeneidade;

cerca de 112 ecossistemas puderam ser identificados na região amazônica, onde há ao menos 19 tipos de florestas e 10 tipos de vegetação não-florestal, incluindo cerrados, caatingas e áreas de transição (FEARNSIDE *et al. apud.* CIMA 1991). Há heterogeneidade taxonômica, microclimática, pedológica, estrutural e espacial em cada um desses tipos de vegetação (*eg.* BROWN & AB'SABER 1979, ERWIN 1983).

A teoria de conservação é um amálgama de princípios da biogeografia insular, estrutura e dinâmica das comunidades, dinâmica e genética de populações e de metapopulações, e ecologia das paisagens. A operacionalidade da teoria depende não só da eficácia de cada componente, mas da integração deles, e é este último aspecto o mais controvertido (*eg.* LANDE 1988, SIMBERLOFF 1988, WILLIS 1984), sendo que a aplicação de vários desses princípios em decisões sobre conservação ainda é incipiente (veja CAVALCANTI 1990). Há contudo um número considerável de critérios disponíveis para localização e delimitação de unidades de conservação: i- representatividade de ecossistemas (BURLEY 1988); ii - domínios morfoclimáticos e zonas interdominiais (VANZOLINI 1980); iii- refúgios paleoclimáticos (BROWN 1977, BROWN & AB'SABER 1979); iv- relação entre riqueza em espécies e área (WILSON & WILLIS 1975); v- biodiversidade *per se* (MARES 1992); vi- biodiversidade e endemismo (FEARNSIDE *et al. apud.* CIMA 1991); vii- espécies focais, como grandes carnívoros (EISENBERG 1980, FRANKEL & SOULÉ 1981); viii- mutualistas-chave (FRANKEL & SOULÉ 1981, GILBERT 1980); ix- biogeografia de metapopulações (HANSKI & GILPIN 1991); x- demografia e genética de populações (FRANKEL & SOULÉ 1981, LANDE 1988, SIMBERLOFF 1988).

Entre os problemas mais importantes em conservação no Brasil está a fragmentação de ecossistemas, e em consequência a magnitude da área total sob conservação. Apresento neste trabalho uma introdução aplicada aos conceitos básicos de demografia e genética de populações e suas implicações para conservação *in situ*, sendo o intuito principal equacionar a aproximação demográfica e genética de uma forma heurística em uma escala que abrange o conjunto das unidades de conservação nacionais. Deduzo uma série de conclusões, normalmente derivadas de complexos modelos analíticos, usando, ao invés, modelos os mais simples possível escritos na linguagem SPSS. Descrevo nas seções a seguir aspectos da geometria de unidades de conservação nacionais. Aplico a análise de equilíbrio área-tamanho populacional em função da alometria da densidade de organismos focais para examinar se as unidades de conservação conteriam um número adequado de populações viáveis (*cf.* BELOVSKY 1987). Comparo os efeitos de estocasticidade ambiental e demográfica na probabilidade de extinção de populações. Examinoo o comportamento de índices de persistência temporal de populações através de simulações de fragmentação de cenários de conservação futuros. Finalmente, comparo análogos de metapopulações em relação à chance de extinção de populações.

Demografia e Genética de Organismos Focais

Várias unidades de conservação nacionais vem sofrendo insularização e, tanto as de uso direto quanto indireto, têm sido sujeitas à fragmentação antropogênica e uso antrópico dentro de seus limites; o impacto sobre a biota ainda é mal conhecido e necessitando de urgente avaliação. Magnitudes e implicações desses efeito podem ser avaliadas em caráter preliminar examinando-se a demografia e genética da insularização total, que permite inferir as consequências potenciais de uma possível continuidade das atividades antrópicas e se assim restassem, no futuro, um certo número de unidades de conservação isoladas entre si, circundadas por um mosaico de áreas inadequadas à dispersão e estabelecimento da maioria das espécies. Esta análise dependeu da adoção de premissas grosseiras mas convenientes, dado que informações publicadas sobre as unidades de conservação são ainda escassas, especialmente sobre a extensão da cobertura vegetal e a classificação taxonômica da fauna e flora, embora levantamentos detalhados, aliando-se sensoriamento remoto à análise com sistemas geográficos de informações já sejam disponíveis para algumas unidades de conservação (eg. MIRANDA & SANTOS, 1992). Examinando, no entanto, consequências da adoção das premissas.

Unidades de conservação

Fragmentação de habitats produz três efeitos: modificações geomorfoclimáticas em várias escalas, destruição de indivíduos e subdivisão de populações (cf. WILCOX & MURPHY 1985). Indivíduos de populações de plantas e animais são exterminados durante a fragmentação de habitats, o que pode resultar em extinções locais, regionais ou globais, dependendo da escala da distribuição geográfica das espécies. A destruição de indivíduos produz subdivisão das populações e aumento da distância entre populações locais. Populações com distribuição geograficamente contínua perdem indivíduos e sofrem isolamento, sendo subdivididas a tamanhos proporcionais às áreas remanescentes; aquelas com distribuição descontínua são afetadas de modo menos óbvio. Portanto, a persistência evolutiva de uma população depende de como sua dinâmica, *i.e.* o balanço entre nascimentos, mortes e dispersão, é afetada por fragmentação e insularização total.

Considerarei a rede nacional de unidades de conservação como um mosaico de manchas de vegetação nativa homogêneas em relação à disponibilidade e utilização de recursos pelos organismos focais, intersperso a áreas antropogênicas com uso antrópico, desfavoráveis à migração e estabelecimento de propágulos, e desprovidas de biota interativa com a das unidades de conservação, isto é, populações efetivamente insularizadas.

Compilei dados sobre 417 unidades de conservação federais, estaduais e municipais (CIMA 1991 IBAMA 1989 1992, IBGE 1991, Maciel 1990, SEMA 1977, unidades adicionais decretadas em 20 de maio de 1992 e SEMA 1989). Reuni dados sobre as áreas de 393 unidades de conservação em todos os

domínios morfoclimáticos e zonas de transição, classificadas em 20 diferentes categorias, e os perímetros de 46 delas. Eliminei da análise 15 unidades ainda não decretadas, e outras 17 cujas áreas não constam das listas. As 7 unidades de conservação que incluem ilhas marinhas, costeiras ou não, foram eliminadas devido a diferenças ecológicas na dinâmica de equilíbrio faunístico e florístico entre habitats continentais isolados e insulares *sensu stricto*. A lista de unidades de conservação municipais é ainda incompleta.

A distribuição de frequências das áreas de unidades de conservação nacionais amostradas (Fig. 1A) é assimétrica para a direita (assimetria=4,764) e leptocúrtica (curtose=25,868), refletindo a predominância de unidades com áreas pequenas. A área total continental sob conservação, de uso direto e indireto, nessa amostra das unidades, é 433.239 km², 5,08% do território nacional; a área média é 1102 km² (desvio padrão (dp)=3.264,3, n=393). A subamostra de 46 unidades de conservação (média=2.580 km², dp=4.869,9) difere da amostra de 347 unidades em termos da distribuição de frequências de áreas (MANN-WHITNEY, corrigido para empates: z=6,33, p<0,00005). A relação não-linear monotônica crescente, entre o perímetro e a área, indica que unidades maiores tem perímetros relativamente pequenos em relação à área (Fig. 1B), quando comparados à pequenas unidades; a transformação logarítmica dupla lineariza a relação aceitavelmente (Fig. 1C); r²=0,9113). A forma média das unidades (Fig. 1D; F=2,003, dp=0,691), de acordo com o índice de Patton (1975), $F = (P / (200 \cdot (3,1416 \cdot A)^{0,5}))$, onde P é o perímetro e A a área, não difere significativamente (t=1,432, p>0,05) da circular (F=1), mas algumas unidades tem formas bastante diferentes da circular (eg. F=4,09). As implicações da geometria de habitats para conservação *in situ* serão discutidas adiante.

Populações efetivas viáveis

O conceito de população efetiva viável é fundamental na teoria de conservação, porque a maioria das populações objeto de esforços de conservação tendem a ser relativamente pequenas e isoladas. O consenso emergente é que genética e demografia devam ser consideradas em conjunto, e para cada espécie, na definição do tamanho mínimo viável de populações (LANDE, 1988; SHAFFER, 1981; SIMBERLOFF, 1988).

Em um fragmento de habitat homogêneo, com uma determinada área, o tamanho da população de vários grupos de invertebrados e vertebrados é inversamente relacionado é massa corporal (CALDER, 1984; PETERS, 1983). Os dados disponíveis sobre densidades populacionais são enviesados em favor de organismos conspicuos e bem conhecidos taxonomicamente como mamíferos, pássaros, lagartos e lepidópteros. Utilizei relações alométricas entre a densidade (número por km²) e massa corporal de mamíferos sul americanos (ROBINSON & REDFORD, 1986), para estimar o tamanho efetivo de populações de mamíferos não voadores, herbívoros e carnívoros-onívoros, abrangendo quatro ordens de

magnitude em massa corporal. Considerei os organismos focais generalistas, em termos da utilização de habitats em todos os domínios morfoclimáticos e zonas de intergradação. Obtive a densidade, por meio das equações, para massas corporais pré-determinadas e, multiplicando-as pelas áreas das unidades de conservação, os tamanhos populacionais. Note-se que as áreas de corpos d'água foram incluídas, o que produz áreas superestimadas. As populações foram conceitualizadas em equilíbrio numérico com a capacidade suporte K , que foi considerada direta e linearmente proporcional à área das unidades de conservação. A população efetiva (N_e) foi calculada como $N_e = ((4 \cdot N_m \cdot N_f) / (N_m + N_f))$, onde N_m e N_f são, respectivamente, o número de machos e fêmeas, e a razão sexual 1:1 (FALCONER, 1981; FRANKEL & SOULÉ, 1981; HARTL, 1980).

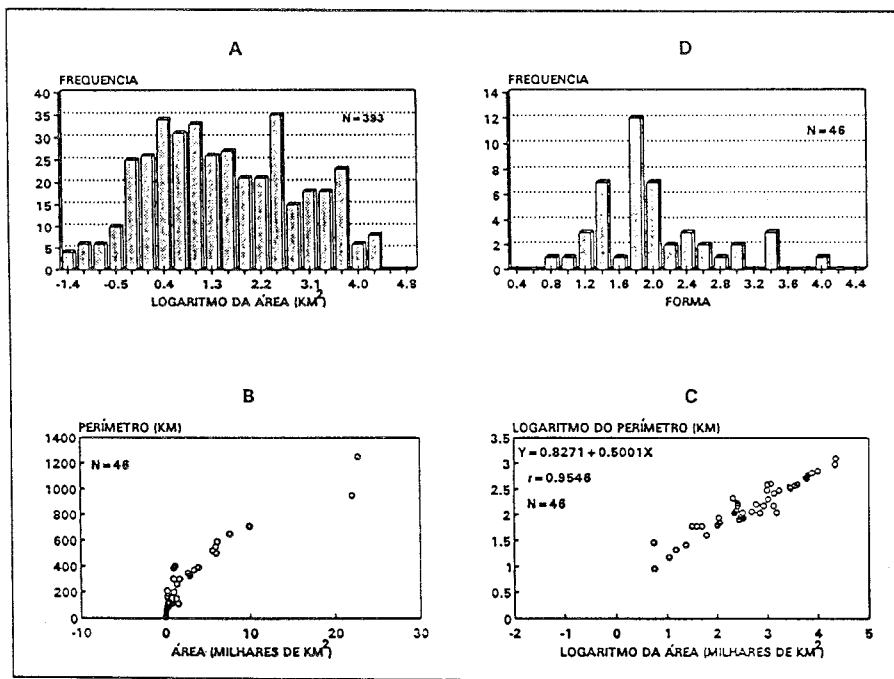


Figura 1 - Geometria de uma amostra de unidades de conservação brasileiras. (A) Distribuição de frequências do logaritmo das áreas.; (B) Correlação entre o perímetro e a área; (C) Correlação entre os logaritmos do perímetro e da área; (D) Distribuição de frequências da forma, de acordo com o índice de Patton.

Considerei viáveis populações efetivas de ao menos 500 indivíduos, para que efeitos estocásticos na demografia e genética de organismos focais fossem minimizados (FRANKLIN, 1980; SHAFFER, 1981). Comparando as

populações viáveis à todas as populações com ao menos um indivíduo (Tabela 1), essas últimas resultaram em, significativamente (Wilcoxon: $z=2,521$; $p=0,017$; o mesmo valor foi obtido para todas as variáveis a seguir), maior número de populações, menor tamanho médio das populações, maior variância do tamanho das populações e menor variância total de indivíduos de todas as populações. Restringindo a análise às populações viáveis (Tabela 1), admite-se que a persistência temporal de uma espécie é diretamente proporcional ao tamanho populacional efetivo da espécie, isto é, o produto do tamanho populacional efetivo médio pelo número de populações (VRIJENHOEK, 1985). Nesse caso, mamíferos com grande massa corporal, especialmente os carnívoros-onívoros, que apresentam pequeno número de populações viáveis, as quais têm pequeno tamanho médio, e em consequência, somando-se todas as populações, um total pequeno de indivíduos, correriam maior risco de extinção do que organismos com menor massa corporal (veja FRANKEL & SOULÉ, 1981). Estas estimativas sugerem que mesmo mamíferos generalistas com pequena massa corporal teriam populações viáveis em uma fração somente das unidades de conservação. Além disto, a considerável fração de populações de organismos focais, considerando-se toda a gama de massas corporais e ambas dietas, com populações abaixo do critério de viabilidade sofreria risco de extinção acentuado devido à possibilidade de efeitos estocásticos.

Endogamia e heterozigose

A probabilidade de endocruzamento é inversamente proporcional ao tamanho efetivo de populações. Em pequenas populações, alelos específicos são perdidos, e a variância de caracteres quantitativos pode diminuir; aumenta também a chance de deriva genética de alelos específicos devido à variância amostral (SIMBERLOFF, 1988). Sugeriu-se que a perda em heterozigose devida à endogamia não deva passar de 1% a cada geração, calculada como $1/(2.N_e)$ ou $(1/(8.N_m)+1/(8.N_f))$. Essa regra genética de viabilidade populacional indica que, se por um lado em mamíferos pequenos somente uma pequena frequência de populações estaria sob graus arriscados de endogamia, o mesmo não seria verdadeiro para mamíferos com massas corporais maiores (Figs. 2A, 2B).

Quanto mais heterozigótico o indivíduo, em geral maior sua fertilidade e viabilidade dos filhotes. A quantidade de variabilidade genética que resta, após a redução de uma grande população para uma de tamanho N , após t gerações, é $(1-(N/2))^t$. Considerando 100 gerações como um período evolutivamente significativo, mamíferos grandes teriam uma frequência relativamente alta de populações com pequena variabilidade genética e o inverso ocorreria em pequenos mamíferos (Fig. 2C, 2D).

Tabela 1 - Estimativas de variáveis demográficas de organismos focais - mamíferos herbívoros e carnívoros-onívoros, não-voadores: com quatro ordens de magnitude de variação de massa corporal em 393 unidades de conservação brasileiras, calculadas de acordo com equações alométricas de densidade*. O bloco superior da tabela se refere a populações com ao menos um indivíduo; o inferior a populações com ao menos 500 indivíduos.

massa corporal (kg)	tamanho médio da população	número de populações	total de indivíduos de todas populações (X10 ⁵)	variância do tamanho médio das populações (X10 ⁵)
0,1 ^a	17093	393	67,17	25617,0
0,1 ^b	30359	393	119,31	80812,0
1,0 ^a	4943	383	18,93	2081,0
1,0 ^b	4400	383	16,85	1649,0
10,0 ^a	1450	368	5,33	171,0
10,0 ^b	698	341	2,38	36,0
100,0 ^a	466	323	1,50	15,0
100,0 ^b	132	254	0,33	0,9
0,1 ^a	35813	187	66,96	47268,9
0,1 ^b	57804	206	119,07	138621,9
1,0 ^a	13291	141	18,74	4569,7
1,0 ^b	12163	137	16,66	3688,4
10,0 ^a	5634	91	5,12	462,9
10,0 ^b	3083	72	2,21	101,0
100,0 ^a	2230	61	1,36	42,4
100,0 ^b	1086	17	0,18	2,4

*. ROBINSON & REDFORD, 1986:

$Y = n^a \text{ por km}^2$, $x = \text{massa corporal em kg}$, erros padrões entre parênteses;

herbívoros: $\log. y = 4,37 - 0,55(0,069) \cdot \log. x$, $r^2 = 0,61$, $n = 44$.

carnívoros-onívoros: $Y = 3,89 - 0,85(0,090) \cdot \log. X$, $r^2 = 0,61$, $n = 69$.

a- herbívoros

b- carnívoros-onívoros

Estocasticidade Ambiental e Demográfica

Estocasticidade demográfica é importante na dinâmica de pequenas populações, enquanto a relevância da estocasticidade ambiental não se restringe à populações pequenas (HANSKI, 1989; LANDE, 1988; SIMBERLOFF, 1988). Em estocasticidade ambiental variações casuais nas taxas vitais - natalidade e mortalidade - afetam todos os indivíduos igualmente, enquanto que em estocasticidade demográfica variações casuais nas taxas vitais afetam cada indivíduo independentemente (LANDE, 1988; SIMBERLOFF, 1988).

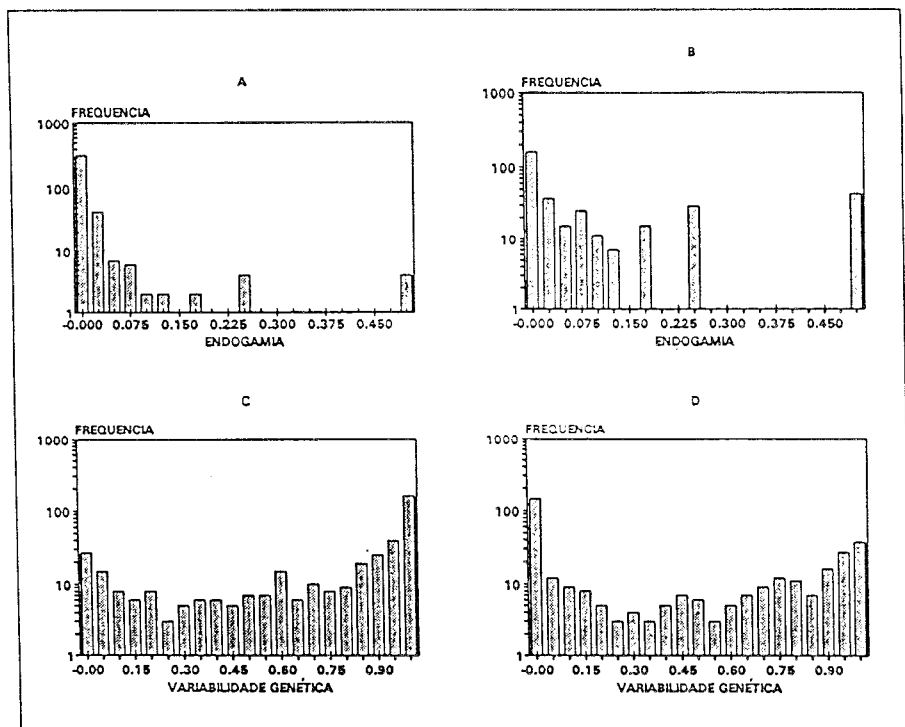


Figura 2 - Distribuições de frequência do grau de endogamia de mamíferos carnívoros generalistas de 0,1 kg (A) e 10 kg (B); critério de viabilidade: endogamia menor do que 0,01 ou 1%. Distribuições de frequência da variabilidade genética remanescente após 100 gerações em mamíferos carnívoros-onívoros generalistas de 0,1 kg (C) e 10 kg (D); critério de viabilidade: variabilidade genética o mais próxima de 1,0 ou 100%.

Examinei ambos tipos de estocasticidade usando modelos demográficos. Cada indivíduo da população inicial sujeita a estocasticidade demográfica tinha igual probabilidade $p = 1/2$ de viver ou morrer, condicional aos valores de uma distribuição uniforme pseudocausal. A população parental (N_p) foi calculada por: $N_p = S_1 + S_2 + \dots + S_p$; onde S_p é a probabilidade discreta dos estados vivo ($S = 1$) ou morto ($S = 0$), e p , o número de indivíduos parentais. Do mesmo modo, cada indivíduo tinha igual probabilidade $p = 1/3$ de produzir 0, 1 ou 2 filhotes, condicional a valores de uma distribuição uniforme pseudo-casual. O número de filhotes produzidos foi calculado como $N_o = O_1 + O_2 + \dots + O_p$ onde p é o número de indivíduos parentais. O tamanho final da população foi calculado como a soma dos indivíduos vivos e dos filhotes produzidos: $N_f = N_p + N_o$.

O tamanho final da população (N_f) sujeita à estocasticidade ambiental foi calculada como $N_f = N_1 + (B-D) \cdot N_1$ onde B e D são, respectivamente, as taxas de natalidade e mortalidade para todos os indivíduos, e N_1 o número inicial de indivíduos. A taxa de mortalidade variou de acordo com uma distribuição uniforme pseudo-casual entre 0 e 1; a taxa de natalidade tinha a mesma probabilidade $p = 1/3$, condicional a valores de uma distribuição uniforme pseudo-casual, de resultar em 0, 1 ou 2 filhotes.

Devido à limitações computacionais somente pequenas populações de tamanhos iniciais 3, 5, 10 e 20 fêmeas foram examinadas, pressupondo-se razão sexual 1:1. As variâncias das taxas de natalidade, em estocasticidade demográfica, eram inversamente proporcionais ao tamanho inicial da população (LANDE, 1988). Cada simulação foi análoga a um episódio de um dos tipos de estocasticidade impingindo independentemente em 100 populações isoladas espacialmente, em um momento no tempo; foram realizadas 10 simulações para cada tipo de estocasticidade, perfazendo um total de 1000 populações simuladas para cada tamanho inicial de população.

As regressões dos logaritmos da variância e da média dos tamanhos populacionais dos dois tipos de estocasticidade diferiram em declividade ($t' = 14,433$; $P < 0,001$; $n = 40$: t' considera variâncias diferentes (SOKAL & ROHLF, 1981)) e intercepto ($t' = 7,528$; $p < 0,001$; $n = 40$). (Fig. 3A). Os coeficientes de variação indicaram variabilidade espacial constante para todos os tamanhos populacionais iniciais em estocasticidade ambiental, e variabilidade inversamente proporcional ao tamanho inicial da população em estocasticidade demográfica (Fig.3B). O número de populações que se extinguíram nas simulações, dividido pelo número de populações simuladas é equivalente à probabilidade realizada de extinção, que se mostrou inversamente proporcional ao tamanho inicial da população em estocasticidade ambiental; porém, somente para o menor tamanho populacional inicial a probabilidade de extinção diferiu de zero em estocasticidade demográfica (Fig. 3C). Houve correlação positiva entre o coeficiente de variação e a probabilidade de extinção tanto em estocasticidade ambiental (r de Spearman = 0,4482; $p = 0,01$), como demográfica (r de Spearman = 0,5815; $p = 0,001$, Fig. 3D). A regressão parcial entre a probabilidade de extinção e a variância, após controle do efeito do tamanho da população mostrou efeito significativo da variância em estocasticidade ambiental ($r = 0,6006$; $p = 0,00005$), mas não em estocasticidade demográfica ($r = -0,0732$; $p = 0,6534$). Estas simulações indicaram que, para esta gama de tamanhos populacionais, o mesmo tipo de variação casual em taxas vitais resulta em maiores variâncias espaciais, maior variabilidade em tamanhos populacionais e maior probabilidade realizada de extinção em populações sujeitas à estocasticidade ambiental do que à estocasticidade demográfica. Aparentemente, quando as taxas vitais tem variação independente entre indivíduos, as variações casuais tendem a se contrabalançar causando menor variabilidade populacional e menor chance de extinção em pequenas populações sujeitas à estocasticidade demográfica.

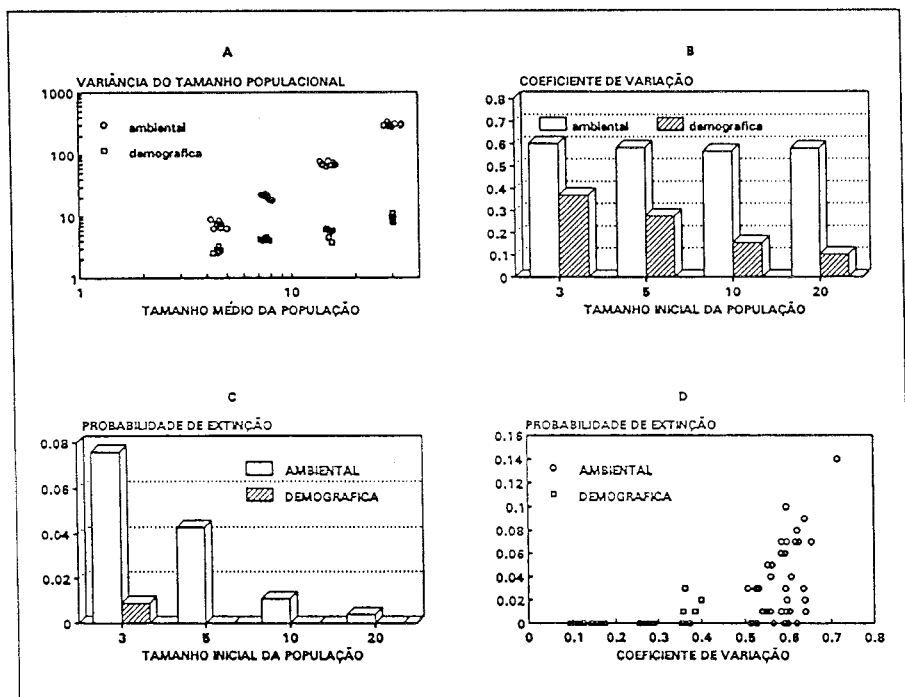


Figura 3 - Simulações de populações submetidas à estocasticidade ambiental e demográfica das taxas vitais. (A) regressão entre a variância e a média do tamanho da população, erros padrões em parênteses: ambiental: $\log Y = 0,30532 (0,01390) + 0,47901 (0,00795) X$, $r^2 = 0,989$; demográfica: $\log Y = -0,18390 (0,06348) + 1,63130 (0,07944) X$, $r^2 = 0,917$; 10 simulações para cada tamanho inicial de população. (B) relação entre o coeficiente de variação do tamanho da população e seu tamanho inicial. (C) relação entre a probabilidade de extinção (veja definição no texto) e o tamanho inicial da população. (D) correlação entre a probabilidade de extinção e o coeficiente de variação do tamanho da população.

Fragmentação de Unidades de Conservação

Fragmentação proporcional à área está entre os padrões plausíveis de fragmentação antropogênica das unidades de conservação. Simulei, por parcimônia, fragmentação de habitats independente da área em quatro cenários fixos. Os cenários considerados foram: (i) duplicação tanto da área total sob conservação como do número de unidades, obtida duplicando-se a área e o número

atual de unidades; (ii) duplicação do número de unidades de conservação, dividindo-se cada unidade em duas, e mantendo constante a área total sob conservação; (iii) duplicação da área total sob conservação, obtida ao se duplicar a área de cada unidade, mantendo-se constante seu número; (iv) mantendo-se constantes tanto a área como o número total de unidades de conservação. Submeti esses quatro cenários à fragmentação casual em que cada unidade apresentava igual probabilidade, $p=1/2$, condicional a valores de uma distribuição uniforme pseudo-casual, de que sua área fosse ou não reduzida a zero, e as unidades que restassem sofriam redução de suas áreas em proporções ao acaso entre 0 e 100%, de acordo com uma distribuição uniforme. Todas as áreas assim obtidas tiveram seus valores truncados para números inteiros. O organismo focal considerado foi um mamífero carnívoro-onívoro de 1 kg; as variáveis populacionais foram calculadas como descrito na análise de equilíbrio área-tamanho populacional, sendo consideradas todas as populações com ao menos um indivíduo.

Unidades de conservação

Houveram diferenças significantes entre os quatro cenários quanto à área média dos fragmentos (análise de variância não paramétrica Kruskal-Wallis (K-W): $X^2=17,33$; $P<0,0006$) e número de fragmentos (K-W: $X^2=15,32$; $P<0,0016$). Os dois cenários envolvendo duplicação da área de unidades resultaram em maior área média e maior área total dos fragmentos, e os dois cenários em que se duplicou o número de fragmentos resultaram em maior número de fragmentos (Tabela 2).

Tabela 2 - Estimativas de variáveis referentes a cenários futuros de conservação *in situ* sujeitos à dois episódios de fragmentação casual. Cada média é resultado de cinco simulações.

cenários futuros*	área média dos fragmentos (km ²)	número médio de fragmentos	área total média dos fragmentos (km ²)
duplicação do n° e área	806,40	300,4	242.498,4
duplicação do n°	410,80	260,0	106.787,4
duplicação da área	1414,40	163,0	231.031,0
área e n° constantes	618,20	151,2	93.445,6

*- o conjunto atual de unidades de conservação foi usado nas duplicações do número e área das unidades, para simular cenários futuros de conservação.

Organismos focais

Não encontrei diferenças em curtose (K-W: $X^2= 5,32$; $p= 0,1498$) nas distribuições de frequência dos tamanhos populacionais entre cenários após fragmentação (Tabela 3); houve diferenças no entanto em tamanho médio das populações (K-W: $X^2= 17,33$; $p< 0,0006$), número médio de populações (K-W: $X^2= 17,61$; $p< 0,0005$), variância do tamanho das populações (K-W: $X^2= 9,08$; $p= 0,0282$), coeficiente de variação do tamanho das populações (K-W: $X^2= 9,08$; $p= 0,0282$), e total de indivíduos de todas as populações (K-W: $X^2= 15,32$; $p= 0,0016$). Enquanto a análise dos índices de persistência temporal populacionais no conjunto atual de unidades de conservação revelou que a maximização do tamanho e número de populações seriam critérios suficientes para persistência temporal dos organismos focais, o exame dos cenários futuros de conservação, após fragmentação, indicou situação mais complexa. Como mostra a figura 4A-D, não houve um só cenário para o qual todos os índices tivessem consistentemente os maiores valores; assim, somente maior conhecimento sobre a importância da contribuição de cada índice para a persistência temporal de organismos focais permitiria comparações seguras dos cenários futuros.

Tabela 3 - Estimativas de variáveis demográficas de um organismo focal - mamífero carnívoro-onívoro de 1,0 kg - em cenários futuros de conservação *in situ*, sujeitos à dois episódios de fragmentação casual das áreas ocupadas pelas populações. Cada média resulta de cinco simulações.

cenários futuros	tamanho médio da população	número médio de populações	total médio de indivíduos de todas as populações	variância média do tamanho médio das populações
duplicação do número e área	3.137,4	300,4	939.325	8,48
duplicação do nº	1.598,8	260,6	415.412	18,28
duplicação da área	5.501,8	163,0	898.715	3,10
área e nº constantes	2.404,8	151,2	363.506	48,20

*- Veja Tabela 2.

Extinção de Organismos Focais

Um organismo focal se extingue quando todas as populações viáveis estiverem extintas. Neste caso, pressupondo-se uma probabilidade de extinção constante P , a chance de que n populações, isoladas e portanto independentes, se extingam é P^n . Avaliei os índices de persistência temporal em função da probabilidade de extinção de organismos focais, usando análogos dos modelos de metapopulações de LEVINS (1970) e BOORMAN-LEVITT (1973), exceto que pressupus que não houvesse dispersão entre populações. Esses modelos de metapopulações são extremos em um contínuo (HARRISON *apud* SCHOENER, 1991); no modelo de Levins todas as populações tem o mesmo tamanho, enquanto no de BOORMAN-LEVITT há heterogeneidade em tamanho, sendo uma grande e

muitas outras pequenas. Considerei cinco tipos de análogos de metapopulações: somente populações grandes (variância (s)=0), somente pequenas (s =0), populações pequenas e grandes em igual proporção ($s=9,96.10^4$), e 3/4 de populações pequenas ($s=3,32.10^4$) ou 3/4 grandes ($s=2,98.10^4$). A probabilidade de extinção das populações foi calculada por $(P_g)^{n_g} \cdot (P_p)^{n_p}$, sendo P_g e P_p as probabilidades de extinção de populações em grandes e pequenas áreas, respectivamente, e n_g e n_p os números de fragmentos grandes e pequenos. Os tamanhos das áreas eram fixos: grandes= 100.000, pequenas= 100.

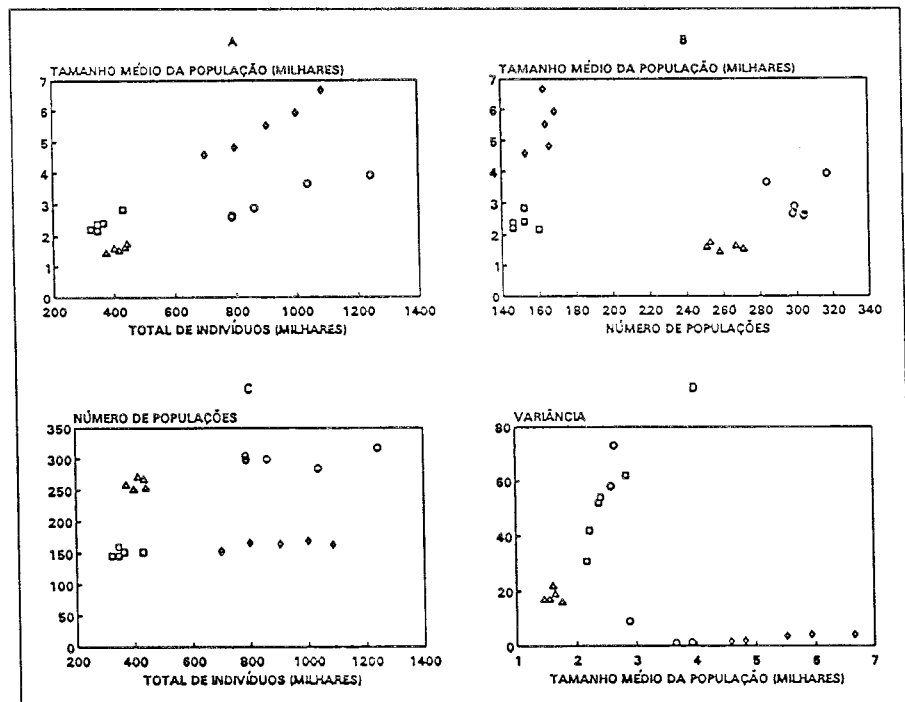


Figura 4 - Simulações de fragmentação em quatro cenários de conservação futuros. (A) Relação entre o tamanho médio das populações e o total de indivíduos de todas as populações. (B) Relação entre o tamanho médio das populações e o número de populações. (C) Relação entre o número de populações e o total de indivíduos de todas as populações. (D) Relação entre a variância do tamanho das populações e o tamanho médio das populações. Em cada gráfico estão representadas cinco simulações de cada cenário. Organismo focal: mamífero carnívoro-onívoro generalista de 1,0 kg. Símbolos: círculos- área e número de unidades duplicadas; triângulos- número duplicado; losângulos- área duplicada; quadrados- área e número constantes.

O logaritmo da probabilidade de extinção de organismos focais declina não linearmente com o aumento do logaritmo da área total ocupada pelas populações, independentemente do tipo de análogo metapopulacional (Fig. 5A a 5D). Considerando-se probabilidades de extinção inversamente relacionadas ao tamanho da população, dependendo da ordem de magnitude das probabilidades, a ordem dos análogos metapopulacionais pode se inverter. Isto implica que, *per se*, o tamanho médio e o número de populações do organismo focal não são critérios absolutos na determinação da persistência temporal, mas que a relação entre a probabilidade de extinção e o tamanho da população é crucial, assim como a área total disponível às populações, do organismo focal. A variância espacial em tamanho das populações, que difere entre os análogos metapopulacionais, se revelou menos importante do que a magnitude da probabilidade de extinção.

Implicações para Conservação *in situ*

Várias premissas nas análises demográfica e genética são certamente inválidas; populações em equilíbrio numérico e não estruturadas por idade, inexistência de interações interespecíficas e utilização generalista de habitats. Modelou-se populações em que nascimentos resultam instantaneamente em adultos reprodutivos e em que a mortalidade age sobre adultos ou recém-nascidos. Uma das consequências de estrutura etária é que uma proporção da população seria constituída por jovens não-reprodutivos, portanto N_e seria menor do que N ; além disto, devido a taxas vitais serem em muitos casos funções da idade e densidade, a complexidade na dinâmica populacional seria maior.

Variações interpopulacionais em densidade em espécies de mamíferos sul americanos são comuns (*eg.* EISENBERG, 1990; GLANZ, 1990; PETERS & RAELSON, 1984; REDFORD, 1992; ROBINSON & REDFORD, 1986), tanto em manchas de vegetação nativa como em fragmentos antropogênicos com vegetação nativa ou com uso antrópico. Heterogeneidade espacial e temporal em disponibilidade de recursos, competidores, predadores, parasitas e caça pode causar densidades populacionais ajustadas, quando o forem, a esses fatores, e não à área, e explicariam, ao menos parcialmente, variações em densidade; note-se porém, que as ações desses fatores são refletidas, até certo ponto, nas densidades utilizadas para se estabelecer as equações de alometria da densidade. Posição nas redes tróficas (*eg.* carnivoria vs herbivoria), utilização de habitat (*eg.* terrestrialidade vs arborealidade), sistemas de acasalamento (*eg.* monogamia vs poligamia) resultam em diferentes alometrias da densidade (MAY & RUBENSTEIN, 1985; PETERS, 1983). Existem, no entanto, modelos de dinâmica populacional que incluem estrutura etária e taxas vitais dependentes da idade e da densidade populacional, que são passíveis de aplicação, a casos específicos, mas demandam dados detalhados (SAMSON *et al.*, 1985; SHAFFER, 1981; SHAFFER & SAMSON, 1985).

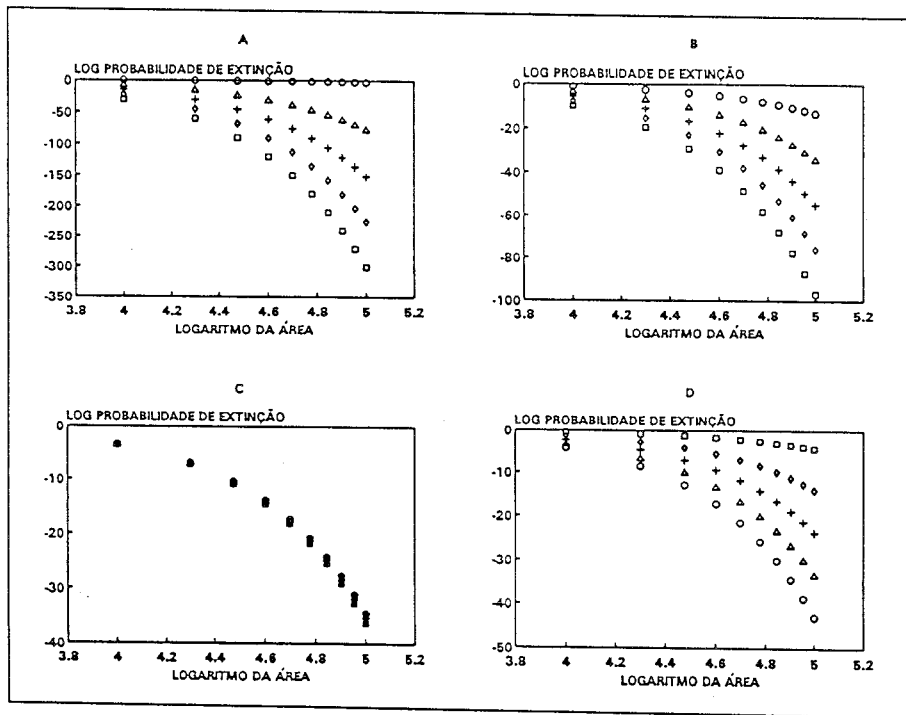


Figura 5 - Probabilidade de extinção de um organismo focal em análogos de metapopulações, insularizadas. As probabilidades de extinção são: (A) área grande= área pequena=0,5; (B) grande=0,05, pequena=0,8; (C) grande=0,0035, pequena=0,92; (D) grande=0,00005, pequena=0,99. Áreas com tamanhos fixos: grandes=100.000, pequenas=100. Note a reversão da posição das curvas em (A) e (D). Símbolos: círculos-áreas grandes; quadrados-pequenas; triângulos- 3/4 grandes; losângulos- 3/4 pequenas; cruzes- 1/2 pequenas.

Adquiriu-se generalidade através da simplicidade das premissas, porque o objetivo da análise foi produzir um conjunto de magnitudes do tamanho efetivo viável médio, de número de populações viáveis e de efetivo total dos organismos focais. Ignorou-se as variâncias das estimativas das variáveis porque não seria prático incluir intervalos de confiança nesta análise - *eg.* cada estimativa de densidade populacional tem um intervalo de confiança que depende da dispersão dos valores da densidade ao longo da linha de regressão - dado que a inclusão de uma multiplicidade de valores aumentaria precisão mas dificultaria comparações. O objetivo aqui foi o de sugerir que a análise de índices de persistência temporal de organismos focais, considerando-se como o âmbito de ação de decisões sobre conservação o conjunto de unidades de conservação, poderia vir a ser útil. O

enfoque é válido para quaisquer organismos com populações disjuntas, que seriam consideradas em conjunto. As limitações da presente análise são claras, e poderiam ser um estímulo a aproximações mais sofisticadas. Ainda assim, os resultados obtidos com alometria aliada à análise de equilíbrio densidade-área sugerem hipóteses testáveis. Entre elas: (i) as ordens de magnitude dos índices de persistência temporal estimados para as unidades de conservação são realistas?; (ii) caso não o sejam, as estimativas são conservativas ou não?; (iii) enquanto é óbvia falácia considerar-se organismos focais generalistas a tal ponto, que mesmo unidades de conservação de uso direto, isto é, com atividades antrópicas, ainda assim propiciassem utilização integral da área pelos organismos focais, quais são exatamente os efeitos do uso antrópico de habitats, especialmente caça, e de outras variáveis ecológicas, na densidade de organismos focais generalistas?; (iv) aumentando-se a especificidade dos modelos alométricos de modo que incluam, não só densidades médias, mas também suas variâncias e outras variáveis ecológicas como dieta, sistemas de acasalamento e utilização do habitat em modelos multivariados, a acurácia e precisão de estimativas de variáveis populacionais de organismos focais melhorariam?

As regras aqui utilizadas para a determinação do tamanho efetivo de populações são bastante simplistas: acasalamento ao acaso, número equivalente de machos e fêmeas reprodutivos, ausência de flutuações severas em números, não sobreposição temporal de gerações e distribuição ao acaso de filhotes entre famílias (eg. FRANKLIN, 1980; FRANKEL & SOULÉ, 1981; HARTL, 1980). Como consequência, a regra conservacionista de que populações efetivas viáveis entre 50 e 500 garantiriam a sobrevivência a longo prazo é questionável (FRANKEL & SOULÉ, 1981; LANDE, 1988). Pequenas populações podem sofrer variações drásticas em mortalidade e natalidade; assim, chance de acasalamento, sucesso reprodutivo e razão sexual dos filhotes são, por vezes, eventos estocásticos em pequenas populações. Além disto, podem haver mudanças estocásticas em populações de competidores, predadores, parasitas, variáveis ambientais e enviesamento da variabilidade genética existente devido à morte de indivíduos e subdivisão da população em consequência de fragmentação.

Variações da razão sexual podem ser devidas à diferenças entre os sexos na mortalidade embrionária e pós-natal, e sistemas de acasalamento poligâmicos. Efeitos estocásticos podem originar desde o enviesamento de razões sexuais durante a insularização de um habitat até a exclusão de um dos sexos. Relaxando-se a premissa de razão sexual 1:1 na estimativa da população efetiva viável, e utilizando-se a modificação da equação da população efetiva, $N_e = (4 \cdot (1-p)N \cdot p \cdot N) / ((1-p) \cdot N + p \cdot N)$, onde p é a proporção de um dos sexos e N o número total de indivíduos, obtem-se, para razões sexuais enviesadas, reduções no tamanho viável médio, no número de populações viáveis, e no efetivo total da espécie, para todas massas corporais e ambas dietas. Vieses, tanto na direção de mais machos como de fêmeas, reduzem o tamanho efetivo da população (Fig. 6A).

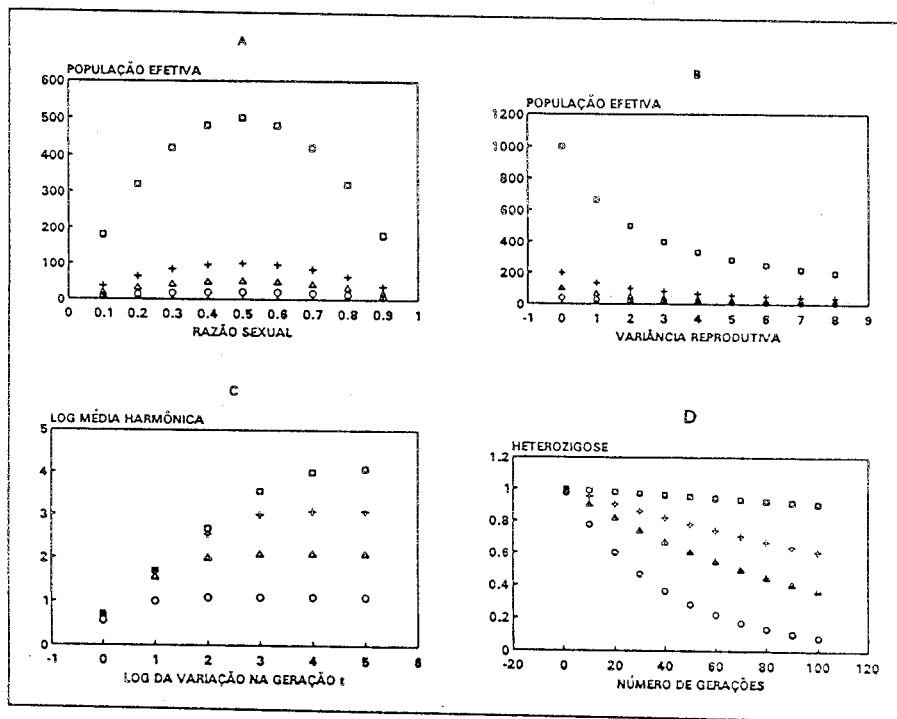


Figura 6 - (A) Efeito de vieses da razão sexual no tamanho efetivo de populações. (B) Efeito da variância reprodutiva no tamanho efetivo de populações. (C) Efeito da variação em tamanho populacional em uma geração, quando o tamanho da população é constante durante quatro gerações que antecedem a variação. (D) Relação entre a perda de heterozigose e o número de gerações. Símbolos: gráficos (A), (B) e (D)- círculos- $N=20$, triângulos- $N=50$, cruzes- $N=100$, quadrados- $N=500$; gráfico (C) tamanho constante em quatro gerações representado por, círculos- $N=10$, triângulos- $N=100$, cruzes- $N=1.000$, quadrados- $N=10.000$.

Se ao invés de se considerar que todos os indivíduos da população tem igual probabilidade em ter um mesmo número médio de filhotes, com a média igual à variância, e se permitir variâncias maiores, mantendo-se à média constante, o cálculo da população efetiva é alterado para $N_e = ((4 \cdot N) / (V_k + 2))$, onde V_k é a variância (FALCONER, 1981). O efeito é a redução de todos os índices de persistência temporal examinados. A relação inversa não-linear entre N_e e V_k (Fig. 6B) indica que, quanto maior a variância em sucesso reprodutivo, menor o

tamanho efetivo da população. O efeito do aumento da variância em sucesso reprodutivo é mais importante do que vieses na razão sexual (FALCONER, 1981).

Em fragmentos insularizados variações na densidade populacional poderiam ser resultado de mudanças em natalidade, mortalidade ou ambos. Examinou-se a influência de flutuações populacionais temporais através do uso da média harmônica do tamanho efetivo (CROW E KIMURA, 1970). Considerou-se populações com tamanho constante durante quatro gerações e o efeito de variações em tamanho de seis ordens de magnitude na quinta geração, calculando-se a média harmônica como $1/N_e = (1/t) \cdot ((1/N_1) + \dots + (1/N_t))$, sendo t o número de gerações. Percebe-se que diminuições drásticas da população tem maiores efeitos no tamanho efetivo médio do que aumentos drásticos (Fig. 6C). Contudo, N_e é sensível ainda ao grau de sobreposição entre gerações e, especialmente, à covariância do número de filhotes de cada sexo (WOOD, 1987).

A regra genética de populações efetivas viáveis de 50 indivíduos deve-se à experiência de criadores de animais, que sugerem ser aceitável um aumento de 1% no coeficiente de endocruzamento, por geração (SIMBERLOFF, 1988). Porém, vieses na razão sexual aumentam o grau de endogamia além de 1%, o que pode ser inferido da figura 6A, já que o grau de endogamia é inversamente proporcional ao tamanho efetivo da população. Além disso, a perda em heterozigose deveria ser minimizada em conservação *in situ*, mas a perda de heterozigose após cem gerações é considerável para populações de 50 indivíduos (Fig. 6D). Em populações efetivas de 500 indivíduos tanto o grau de endogamia como a perda em heterozigose são bastante reduzidas, razões de escolha da regra genética de 500 para viabilidade populacional. Esta regra é suficiente para manter variabilidade genética de caracteres quantitativos e, talvez, de alelos incompletamente recessivos; mas, para manter a variação de alelos neutros de um só loco, populações deveriam ter centenas de milhares de indivíduos (LANDE & BARROWCLOUGH, 1987). A importância da perda de heterozigose dependerá da expressão fenotípica do tipo de alelo na aptidão darwiniana. Outro problema adicional é a magnitude da taxa mutacional espontânea, porque as regras genéticas de tamanho viável são funções dela. Portanto, a regra genética de 500 indivíduos foi adotada tão somente como um instrumento para permitir um diagnóstico da ordem de magnitude do número de populações acima de um critério plausível.

A probabilidade de extinção varia bastante entre espécies (SCHOENER, 1991; KARR, 1982; WILLIS, 1974; 1979). Em geral a suscetibilidade à extinção aumenta com a diminiuição da área de habitats devido à concomitante diminuição do tamanho das populações, maior em espécies com populações pequenas ou com alto coeficiente de variação temporal em abundância, naquelas com distribuição esparsa em ampla área geográfica ou restritas à pequenas áreas, em espécies com extrema especialização de habitat, ausência de estágios resistentes no ciclo vital, pequena fertilidade, baixa taxa de crescimento intrínseco, grande tamanho corporal e em espécies com evolução bioticamente controlada, especialmente aquelas envolvidas em coevolução obriga-tória (HANSKI, 1991;

SLOBODKIN, 1986; WRIGHT & HUBBELL, 1983). Covariância entre os fatores acima complicam essas previsões simples. Por exemplo, devido à alometria da taxa intrínseca de crescimento e da longevidade, são opostos os efeitos de cada fator na probabilidade de extinção. Assim, taxas de extinção são mais altas em pequenos organismos com pequena longevidade, crescimento rápido em baixas densidades populacionais, do que em organismos grandes, com grande longevidade e crescimento lento (PIMM, JONES & DIAMOND, 1988).

Em análogos de metapopulações, isto é, um grupo de populações insularizadas de uma espécie, a magnitude da probabilidade de extinção revelou-se mais importante do que o tamanho e número de populações. A avaliação da magnitude da probabilidade de extinção de diferentes espécies e a forma da função que relaciona a probabilidade de extinção ao tamanho da população são portanto cruciais em conservação *in situ*.

Vem-se sugerindo que demografia é tão importante quanto genética na definição de populações viáveis (COCKBURN, 1991; LANDE 1988; SIMBERLOFF, 1988), e tem-se enfatizado o papel da estocasticidade demográfica e ambiental, especialmente na dinâmica de extinção de pequenas populações. A análise de estocasticidade demográfica e ambiental sugeriu uma correlação positiva entre o coeficiente de variação espacial do tamanho da população e a probabilidade de extinção, porém a análise foi restrita à pequenas populações. Por outro lado, após eliminação do efeito do tamanho inicial da população, efeito da variância do tamanho das populações na probabilidade de extinção foi encontrado somente em estocasticidade ambiental. Suspeito que as menores magnitudes da probabilidade de extinção associadas a efeitos casuais nas taxas vitais, independentes para cada indivíduo, em estocasticidade demográfica se devam às premissas usadas: (i) as magnitudes das variações causais nas taxas vitais foram iguais em ambos tipos de estocasticidade, mas poderiam ser usualmente diferentes; requer-se evidências experimentais das magnitudes de efeitos estocásticos; (ii) o aumento e a diminuição das taxas vitais ocorreram em igual proporção, mas variações em um sentido poderiam ser mais comuns; (iii) covariâncias entre taxas vitais são comuns (SANTOS-FILHO, 1990), mas foram ignoradas aqui.

O comportamento diversificado dos índices de persistência temporal de organismos focais, dependendo das configurações de número e área total de unidades de conservação submetidas à um mesmo tipo de fragmentação, sugere que os padrões reais de criação e fragmentação de unidades de conservação poderiam induzir comportamentos tão ou mais complexos em parâmetros populacionais, com as conseqüentes dificuldades em decisões sobre conservação *in situ*.

A variabilidade em tamanho das populações insularizadas apresenta-se sob duas formas: espacial, em um momento no tempo, e temporal. Embora grandes flutuações temporais de populações tenham sido associadas à maior probabilidade de extinção (WRIGHT E HUBBELL, 1983; PIMM *et al.*,

1988), SCHOENER (1991) encontrou o inverso para aranhas em ilhas; portanto o papel da variação temporal do tamanho das populações na probabilidade de extinção é ainda controverso. Em populações insularizadas as correlações entre as variabilidades espacial e temporal e a probabilidade de extinção não são de imediato discerníveis, demandando análises sofisticadas. A independência entre a probabilidade de extinção e a variância espacial encontrada em análogos metapopulacionais se deve às variâncias serem fixas para cada um dos análogos, já que elas dependem dos tamanhos e proporções de pequenas e grandes áreas, que eram fixas na análise. Logo essa análise não é apropriada para inferências à respeito do efeito de variabilidade espacial em tamanho populacional na probabilidade de extinção. Em contraste com o modelo simples de análogos metapopulacionais insularizados, WRIGHT & HUBBELL (1983) examinaram a permanência de uma espécie focal rara usando um análogo estocástico da curva logística; o modelo considera o risco de extinção devido à estocasticidade demográfica quando há competição difusa entre a espécie focal e outras. Quando não há dispersão, em um grande fragmento, a extinção leva mais tempo do que em dois pequenos fragmentos com a mesma área total de um só fragmento grande.

Previsões da probabilidade de extinção em populações com dependência etária, alométrica e da densidade de taxas demográficas vitais e de outros componentes da aptidão, como taxas de crescimento e de maturação sexual requerem extensas simulações numéricas (COCKBURN, 1991; LANDE, 1988; PIMM, *et al.*, 1988; RICHTER-DYN & GOEL, 1972; SIMBERLOFF, 1988).

Mosaicos de habitats terrestres, incluindo manchas de habitat nativas, fragmentos antropogênicos e fragmentos com uso antrópico, apresentam probabilidades não desprezíveis de dispersão e estabelecimento, seja de adultos ou de juvenis. Apesar das modificações climáticas, orográficas e pedológicas da fragmentação antropogênica, parte da biota persiste em habitats com uso antrópico; nessas áreas se desenvolvem comunidades que interagem com as comunidades dos habitats nativos remanescentes.

De um modo geral, dispersão afeta densidade e estabilidade populacionais, ciclos populacionais e probabilidade de extinção local (HANSKI, 1989; STAMPS, BUECHNER & KRISHNAN, 1987). Os efeitos positivos da dispersão incluem o efeito resgate (BROWN & KODRIC-BROWN, 1977; HANSKI, 1991) que, ao aumentar o tamanho populacional diminui efeitos estocásticos demográficos e mantém níveis adequados de heterozigose, já que mesmo baixas taxas de dispersão estancam depressão de endocruzamento (HOOPER, 1971; SIMBERLOFF, 1988). Um efeito pernicioso da dispersão é a transmissão de agentes patogênicos. Dispersão implica na consideração das relações funcionais entre geometria e distribuição geográfica das unidades de conservação, especialmente no que tange à área, perímetro, forma, distância entre unidades e permeabilidade da borda. Por exemplo, a forma ótima de uma unidade de conservação depende da sensibilidade das taxas de extinção e dispersão ao comprimento do perímetro (GAME, 1980).

STAMPS *et al.* (1987) investigaram por meio de simulações dois fatores que afetam dispersão de manchas insulares de habitat: a permeabilidade da borda e a proporção de áreas de atividade de organismos focais na borda de uma mancha de habitat insular. Os modelos são bastante robustos qualitativamente em relação à forma da área de atividade, à forma de mancha de habitat e ao grau de superposição das áreas de atividade. Seus resultados foram que a proporção de indivíduos que migram da mancha é positivamente relacionada à proporção da áreas de atividade na borda da mancha, e assintoticamente relacionada à permeabilidade da borda. E a proporção de áreas de atividade ao longo da borda é melhor predictor de emigração do que o tamanho ou forma da mancha.

Análise das múltiplas conseqüências de dispersão para conservação *in situ* constituiria uma extensão natural do presente trabalho, em especial os efeitos da geometria de unidades de conservação, e da heterogeneidade espaço-temporal dos habitats e recursos, sobre dispersão e densidade populacionais de organismos focais. A teoria de metapopulações pode vir a ter um papel importante em conservação *in situ*, seja para espécies focais ou em espécies interativas, incluindo as mutualísticas. A ênfase espacial do enfoque metapopulacional o torna especialmente adequado no trato de redes de unidades de conservação (HANSKI, 1989).

A abrangente influência da massa corporal em variáveis de ciclos vitais e, em conseqüência, em demografia e evolução, fazem necessário o exame das covariâncias da massa corporal e taxas vitais, e das taxas entre si, em processos demográficos e portanto em extinção (PIMM *et al.*, 1988).

Bibliografia

- AB'SABER, A.N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. Geomorfologia (IGUSP), 52:21p.
- _____. 1990. Paleoclimas quaternários e pré-história da América tropical I. Rev. Bras. Biol., 50(4):805-820.
- BOORMAN, S.A., LEVITT, P.R. 1973. Group selection on the boundary of a stable population. Theor. Pop. Biol., 4:85-128.
- BROWN, J.H., KODRIC-BROWN, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology, 58:445-449.
- BROWN Jr., K.S. Centros de evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Acta Amazônica 7(1):75-137.

- _____. AB'SABER, A.N. 1979. Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. Paleoclimas:1-30.
- BURLEY, F.W. 1988. The tropical forestry action plan: recent progress and new initiatives. *In*: WILSON, E.O. (ed). Biodiversity, National Academic Press, p.227-230
- CALDER III, W.A. 1984. Size, function and life history. Cambridge, Harvard University Press.
- CARVALHO, V.C. 1987. Imagens e computadores: vegetação à vista. Ciência Hoje, 7(38):26-32.
- CAVALCANTI, R.B. 1990. Ecologia teórica e conservação biológica. *In*: MARTINS, R.P., LOPES, F.S. (eds). Encontro de Ecologia Evolutiva, 1. ACIESP nº 69. Atas...
- CIMA, 1991. Subsídios técnicos para elaboração do relatório nacional do Brasil para a CNUMAD. Versão preliminar. Brasília. 172p.
- COCKBURN, A. 1991. An introduction to evolutionary ecology. Cornwall, Blackwell.
- CROW, J.F., KIMURA, M. 1970. An introduction to population genetics theory. New York, Harper and Row.
- EISENBERG, J.F. 1980. The density and biomass of tropical mammals. *In*: SOULÉ, M.E., WILCONX, B.A. (eds). Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective. Sunderland, Sinauer Associates, p.35-56.
- _____. 1990. Neotropical mammal communities. *In*: GENTRY, A.H. (ed). Four neotropical forests, New Haven, Yale Univ. Press, p.358-368.
- ERWIN, T.L. 1983. Beetles and other arthropods of the tropical forest canopies at Manaus, Brasil, sampled with insecticidal fogging techniques. *In*: SUTTON, S.L., WHITMORE, T.C., CHADWICK, A.C. (eds). Tropical rain forests: ecology and management. Oxford. Blackwell, p.59-75.
- FALCONER, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. London, Longman.
- FRANKEL, O.H., SOULÉ, M.E. 1981. Conservation and evolution. Melbourne, Cambridge Univ. Press.
- FRANKLIN, I.A. 1980. Evolutionary change in small populations. *In*: SOULÉ, M.E., WILCOX, B.A. (eds). Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective. Sunderland, Sinauer Associates, p.135-150.
- GAME, M. 1980. Best shape for nature reserves. Nature, 287:630-631.

- GILBERT, L.E. 1980. Food web organization and conservation of neotropical diversity. *In*: SOULÉ, M.E., WILCOX, B.A. (eds). Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective. Sunderland, Sinauer Associates, p.11-34.
- GLANZ, W.E. 1990. Neotropical mammal densities: how unusual is the community on Barro Colorado Island, Panamá?. *In*: GENTRY, A.H. (ed). Four neotropical forests., New Haven, Yale Univ. Press, p.287-313.
- HANSKI, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? Trends in Evol. Ecol., 4(4):113-114.
- _____. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. Biol. J. Linn. Soc., 42:17-38.
- _____. GILPIN, M. 1991. Metapopulations dynamics: brief history and conceptual domain. Biol. J. Linn. Soc., 42:3-16.
- HARRISON, S., nd. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *In*: GILPIN, M., HANSKI, I. (eds). Metapopulation dynamics, no prelo.
- HARTL, D.L. 1980. Principles of population genetics. Sunderland. Sinauer.
- HOOPER, M.D. 1971. The size and surroundings of nature reserves. *In*: DUFFEY, E., WATT, A.S. (eds). The scientific management of animal and plant communities for conservation. Oxford, Blackwell, p.555-561.
- HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. *In*: SOULÉ, M., (ed). Conservation biology: sciency of scarcity and diversity. Sunderland, Sinauer, p.305-231.
- IBAMA. 1989. Lista das unidades de conservação brasileiras, Mimeografado.
- _____. 1992. Unidades de conservação do Brasil, Brasília. 192p.
- IBGE. 1991. Anuário Estatístico Brasileiro: unidades de conservação, p.127-135.
- KNOLL, A.H. 1984. Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. *In*: NITECKI, M.H. (ed). Extinctions. Chicago. Univ. Chicago Press, p.21-68.
- KARR, J.R. 1982. Avian extinctions on Barro Colorado Island, Panamá: a reassessment. Am. Nat., 119:220-239.
- LANDE, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science, 241:1455-1460.

- _____. BARROWCLOUGH, G.F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. *In: SOULÉ, M. (ed). Viable populations for conservation.* Cambridge, Cambridge Univ. Press, p. 87-123.
- LEVINS, R. 1970. Extinction. *In: GERSTENHABER, M. (ed). Some mathematical questions in biology.* Symposium on mathematical biology, 2. Providence, RI: Am. Math. Soc. p.77-107.
- LUGO, A.E. 1988. Estimating reductions in the diversity of tropical forest species. *In: WILSON, E.O. (ed). Biodiversity.* National Academic Press, p.58-70.
- MacARTHUR, R.H., WILSON, E.O. 1967. The theory of island biogeography. New Jersey. Princeton Univ. Press.
- MACIEL, N.C. 1990. Praias, dunas e restingas: unidades de conservação da natureza no Brasil. *In: WATANABE, S. (coord.). Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira, 2.* ACIESP, p.326-351.
- MARES, M. 1992. The myth of amazonian biodiversity. Science, 255:976-979.
- MAY, R.M., RUBENSTEIN, D.I. 1985. Reproductive strategies. *In: AUSTIN, C.R., SHORT, R.V. (eds). Reproduction in mammals, Reproductive fitness.* Cambridge, Cambridge Univ. Press, Book 4, p.1-23.
- MIRANDA, J.R., SANTOS, R.Z. 1992. Utilização de imagens spot e sistema geográfico de informações na cartografia de uso de terras e habitats faunísticos. Reunião Anual SBPC, 44. Anais... p.660.
- MITTERMAYER, R.A., WERNER, T., AYRES, J.M., FONSECA, G.A.B. 1992. O país da megadiversidade. Ciência Hoje, 14(81):20-27.
- MYERS, N. 1988. Tropical forest and their species: going, going...? *In: WILSON, E.O. (ed). Biodiversity.* National Academic Press, p.28-35.
- NOGUEIRA-NETO, P. 1991. Estações ecológicas: uma saga de ecologia e política ambiental. Vozes.
- PATTON, D.R. 1975. A diversity index for quantifying habitat edge. Wild. Soc. Bull., 3:171-173.
- PETERS R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- _____. RAELSON, J.V. 1984. Relations between individual size and mammalian population density. Am. Nat., 124:498-517.
- ROBERTSON, H.L., DIAMOND, J. 1988. On the risk of extinction. Am. Nat., 131:757-785.
- _____. FAIRBANKS, R. 1988. Diversity crisis in the geological past. *In: WILSON E. O. (ed). Biodiversity.* National Academic Press. p.51-57.

- RAUP, D.M., SEPKOWSKI, J.J. 1984. Periodicity of extinctions in the geological past. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 81:801-805
- REDFORD, K.H. 1992. The empty forest. Bioscience, 42(6):412-422.
- RICHTER-DYN, N., GOEL, N. S. 1972. On the extinction of a colonizing species. Theor. Pop. Biol., 3:406-433.
- ROBINSON, J.G., REDFORD, K.H. 1986. Body size, diet and population density of Neotropical forest mammals. Am. Nat., 128:665-680.
- RODRIGUES, M.T. 1990. Os lagartos da floresta atlântica brasileira: distribuição atual e pretérita e suas implicações para estudos futuros. In: WATANABE, S. (coord.), II Simpósio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: estrutura, função e manejo. Academia de Ciências do Estado de São Paulo, p.404-409.
- SAMSON, F.B., PEREZ-TREJO, F., SALWASSER, H., RUGGIERO, L.F., SHAFFER, M.L. 1985. On determining and managing minimum population size. Wild. Soc. Bull. 13:425-433.
- SANTOS-FILHO, P.de S. 1990. Teoria de evolução de ciclos vitais: custo de sobrevivência devido à reprodução em fêmeas do gafanhoto *Chorthippus brunneus* Thunberg (Orthoptera, Acrididae). In: MARTINS, R.P., LOPES, F.S. (eds.), Encontro de Ecologia Evolutiva, ACIESP nº 69. Atas... p.65-80.
- SCHOENER, T.W. 1991. Extinction and the nature of the metapopulation: a case system. Acta Oecol. 12(1):53-75
- SEMA. 1977. Programa de estações ecológicas. Ministério do Interior, Brasília. 39p.,
- SEMA. 1989. Áreas naturais sob proteção no estado de São Paulo. Série Cartográfica.
- SHAFFER, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. Bioscience, 31(2):131-134.
- SHAFFER, M.L., SAMSON, F.B. 1985. Population size and extinction: a note on determining critical population size. Am. Nat., 125:144-152.
- SIMBERLOFF, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. Ann. Rev. Ecol. Syst., 19:473-511.
- SLOBODKIN, L.B. 1986. On the susceptibility of different species to extinction: elementary instructions for owners of a world. In: NORTON, B.G. (ed.), The Preservation of Species. Princeton Univ. Press, New Jersey, p.226-242.
- SOKAL, R.R., ROHLF, F.J. 1981. Biometry. FREEMAN, W.H. and Co., San Francisco.

- STAMPS, J.A., BUECHNER, M., KRISHNAN, V.V. 1987. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. Am. Nat., 129(4):533-552.
- VANZOLINI, P.E. 1980. Algumas questões ecológicas ligadas à conservação no Brasil. Inter-Facies, 21:1-23. UNESP, S. J. do Rio Preto.
- _____. 1981. A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation of reptiles in tropical geographic isolates. Pap. Avul. de Zool., S. Paulo, 34(19):189-204.
- _____. WILLIAMS, E.E. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. Pap. Avul. de Zool., S. Paulo, 34(23):251-255.
- _____. 1986. Levantamento herpetológico da área do estado de Rondonia sob a influencia da rodovia BR 364. MCT-CNPq. Programa Polonoroeste. 50p.
- _____. 1988. Distributional patterns of south american lizards. *In*: VANZOLINI, P.E. (ed.), Proceedings of a workshop on neotropical distributional patterns. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. p.317-342.
- VRIJENHOEK, R.C. 1985. Animal population genetics and disturbance: the effects of local extinctions and recolonizations on heterozigosity and fitness. *In*: PICKETT, S.T.A., WHITE, P.S. (eds.). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, London. p.265-285.
- WETTERBERG, G.B., PÁDUA, M.T.J., CASTRO, C., VASCONCELOS, J.M. de. 1976. Uma análise de prioridades em conservação da natureza na Amazonia.
- WILCOX, B.A., MURPHY, D.D. 1985. Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. Am. Nat., 125:879-887.
- WILLIS, E.O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado island, Panamá. Ecol. Monogr., 44:153-169.
- _____. 1979. The composition of avian communities in reminiscent woodlots in Southern Brasil. Pap. Avul. de Zool., S. Paulo, 33:1-25.
- _____. 1984. Conservation, subdivision of reserves, and the anti-dismemberment hypothesis. Oikos, 42(3):396-398.
- WILSON, E.O. 1988. The current state of biological diversity. *In*: WILSON, E.O. (ed.). Biodiversity. National Academic Press. p.3-18.
- _____. WILLIS, E.O. 1975. Applied biogeography. *In*: CODY, M.L., DIAMOND, J.M. (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press, Cambridge. p.522-534.

- WOOD, J.W. 1987. The genetic demography of the Gainj of Papua New Guinea. 2. Determinants of effective population size. Am. Nat., 129:165-187.
- WRIGHT, S.J., HUBBELL, S.P. 1983. Stochastic extinction and reserve size: a focal species approach. Oikos, 41:466-476.

Agradecimentos

Agradeço às várias pessoas que leram criticamente versões deste trabalho, conseguiram bibliografia e discutiram comigo tópicos específicos: Gisela Yuka Shimizu, Wellington Braz Delitti, Carlos Yamashita, Cláudia Jacobi, Woodruff Benson, Miguel Trefaut Rodrigues, Roberto Munchisa Shimizu, Fátima Knoll, e um assessor anônimo.

Endereços:

SANTOS FILHO, P.S.

Depto de Ecologia Geral do Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
Rua do Matão - Travessa - nº 321 - Cidade Universitária
Cx. Postal 11461 CEP 05499 São Paulo, Brasil.