

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

BERNARDO BRANDÃO NIEBUHR DOS SANTOS

MODELOS ESPACIALMENTE EXPLÍCITOS DE MOVIMENTAÇÃO ANIMAL COMO
SUBSÍDIO PARA O DELINEAMENTO DE ÁREAS DE CONSERVAÇÃO DA
NATUREZA

CURITIBA

2013

BERNARDO BRANDÃO NIEBUHR DOS SANTOS

MODELOS ESPACIALMENTE EXPLÍCITOS DE MOVIMENTAÇÃO ANIMAL COMO
SUBSÍDIO PARA O DELINEAMENTO DE ÁREAS DE CONSERVAÇÃO DA
NATUREZA

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação, no Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie

Co-orientador: Prof. Dr. Marcos Gomes Eleutério da Luz

CURITIBA

2013



Coordenadora do PPG-ECO

Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da dissertação de mestrado, a que se submeteu **Bernardo Brandão Niebuhr dos Santos** para fins de adquirir o título de Mestre em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão do candidato.

Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 26 de fevereiro de 2013.

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Marcio Roberto Pie
Orientador e Presidente

Prof. Dr. Milton Cezar Ribeiro
Membro

Dra. Sabrina Borges Lino Araujo
Membro

Visto:

Prof.ª Dra. Maria Regina Torres Boeger
Coordenadora do PPG-ECO

DEDICATÓRIA

Às minhas famílias:
aos meus pais, às minhas irmãs e à Dani;
ti@s, prim@s, amig@s.

AGRADECIMENTOS

Agradeço... ao mestre, amigo e (des)orientador Marcio, por me aceitar vindo de regiões inóspitas do conhecimento, me introduzir a diversas áreas dentro da Ecologia e sempre estar incentivando e dando corda mesmo às ideias e perguntas mais bobas com as quais eu aparecia; pelo trabalho em conjunto e muitas conversas proveitosas e divertidas, essenciais para que a pesquisa pudesse seguir em frente;

ao Marcos, co-orientador e professor de longa data, que me introduziu no mundo das caminhadas aleatórias e me possibilitou, mesmo andando aleatoriamente, dar saltos grandes e explorar o ambiente da física teórica mais eficientemente;

a Marcos Santos e Marina, colegas que muito me ensinaram, trocaram e influenciaram nos primeiros passos (bem como nos tardios) das caminhadas de Lévy e nos códigos computacionais;

aos colegas de pós-graduação e do PieLab, que me acompanharam, trocaram ideias e tomaram cafés essenciais nesse percurso, em especial, Ana, Vini, Tiago, Mari, Andreas, Clarissa, Felipe Skóra, Jeferson, Cecília, Diego, Helen, Pablo, Nadia, Felipe Neves, Ricardo (não que os não citados sejam menos importantes, só não estavam tão próximos – ou eu mais ausente!);

a Sabrina e Miltinho, não só por aceitar fazer o diálogo e me apertar contra a parede na banca, mas pelas excelentes discussões, ideias, incentivos e amizade que surgiram;

aos professores e funcionários do PPG Eco, em especial Zão, Free, Rosana, Isa, que me acompanharam mais proximamente e com quem aprendi bons bocados, e à Valéria, guerreira que me tirava de todas as enrascadas burocráticas;

aos autores que compartilharam artigos comigo quando estes não estavam disponíveis na internet, das várias partes do globo (foram tantos!);

aos professores Roberto Kraenkel e Paulo Inácio Prado, por organizarem os cursos sobre biologia matemática e por ótimas discussões sobre os significados disso e as filosofias por trás da ciência e do fazer ciência;

ao LCPAD/C3SL, o Laboratório Central de Processamento de Alto Desempenho da UFPR, e também ao prof. Carlos de Carvalho, sem os quais não seria possível que todas as simulações fossem realizadas;

aos professores Edmilson e Sandra, que me acompanharam parte deste processo e cujos ensinamentos permanecem latentes e vindo à tona a todos os momentos;

aos amigos, inúmeros, onipresentes, aqueles que me acompanham desde pequeno, aqueles que me acompanham desde grande (faz tempo!), aqueles com quem cruzei a pouco tempo, e com quem por oras recruzo, que me aturaram nos dias em que só falava de pesquisa, ou que compreenderam (ou não) minhas ausências nos futebols de domingo, nas festas e encontros, enquanto estava eu lá namorando (ainda que nem sempre apaixonado) o presente texto, mas que sempre que eu encontro(ava) trazem aquela alegria de viver novamente, e me renovam nas coisas que eu possa sair fazendo por aí;

em especial, aos meus pais (mãe, pai, Nela, Luzia), minhas irmãs queridas Vic e Sô, e a vários tios, tias, avó, primos, que mais ou menos perto sempre me deram suporte, me cativaram, me incentivaram, me nutriram, para que eu aqui estivesse agora escrevendo e (porque não) fazendo tantas outras coisas que me mantêm vivo e feliz;

aos meus sogros, Sant' Ana e Magdalena, pelo super apoio e almoços deliciosos, nos momentos de aperto e de leveza;

a minha queridíssima companheira, Dani (e que ela entenda que eu sempre deixo o melhor pedaço pro final), que me apoiou, leu, criticou, elogiou, riu, chorou, riu de novo, chorou de novo, caminhou, viajou, e deixou de viajar porque eu precisava escrever, fez comidinhas, reclamou, amou, durante todos os meus passos, e que manteve sua presença intensa, que me ajudou a me manter presente comigo mesmo, e com ela, e com os outros, com quem compartilho todo o mérito que (porventura) pode surgir daqui.

E, ainda:

à CAPES pelo financiamento e, antes disso, a todos que contribuem (ou não) para que o Governo possa me conceder a bolsa que financiou essa pesquisa; ainda que esteja no campo dos animais teóricos andando aleatoriamente por ambientes virtuais, espero que esta seja pelo menos uma (re)(con)tribuição mínima;

a Philip Glass, grupo Uakti, Juçara Marçal, Thiago França, Pain of Salvation, Django Reinhardt, Miles Davis, Yoko Kanno, Caçapa, Motion Trio, Edward Sharp and the Magnetic Zeros, Easy Star All-Stars e tantos outros músicos e grupos musicais que me inspiraram e me acompanharam na jornada de escrita dessa dissertação.

EPIGRAFE

**De físico brincando de simular grilos ecologicamente virtuais,
grilada e dissimuladamente passei a brincar de ecólogo,
virtualmente falando.**

RESUMO

A redução e fragmentação de habitat são duas das principais causas de alteração na composição, distribuição e extinção de espécies animais nos mais diversos ecossistemas. Para compreender e lidar com suas consequências, é necessário entender como os organismos interagem entre si e com o seu entorno levando em conta, de forma explícita, padrões de movimentação e estruturas espaciais de distribuição de habitat. Nesta dissertação, como meio de subsídio para o delineamento de áreas de conservação da natureza, a interação de animais com seu ambiente é abordada a partir de duas formulações de modelos baseados em indivíduos. Essas abordagens têm como foco o processo de movimentação animal e utilizam caminhadas de Lévy como base para sua construção. Na primeira formulação, num contexto de paisagem, é discutido o problema do planejamento para conservação quando a área possível de ser conservada é limitada. Indivíduos se dispersando em cenários com diferentes graus de destruição e fragmentação de habitat são simulados, e mostramos como a melhor indicação de desenho de paisagem é dependente dos processos ecológicos que se objetiva conservar. Na segunda formulação, em escala local ou de área de vida, busca-se unir conceitos de área de vida e uso do espaço com padrões de movimentação animal, por meio da avaliação de estratégias ótimas de busca para animais que realizam forrageamento de ponto central. As simulações indicam casos em que esses animais possuem similaridades e diferenças de movimentação em relação a animais nômades, e geram hipóteses a serem testadas empiricamente. Para ambos os modelos, discute-se como a interação dos indivíduos com o ambiente tem consequências para conservação, em específico no que se refere aos objetivos de sobrevivência dos indivíduos e persistência das espécies.

Palavras-chave: ecologia de movimento, ecologia de paisagens, conservação da biodiversidade, padrões de movimentação, caminhadas aleatórias.

ABSTRACT

Habitat reduction and fragmentation are two main causes of alteration in composition, distribution and extinction of animal species in different ecosystems. In order to understand and overcome these consequences, it is necessary to realize how organisms interact with each other and with their surroundings taking into account movement patterns and spatial structures of habitat distribution explicitly. In this thesis, aiming at aiding the outline of conservation areas, the interaction of animals with their environment is studied using two formulations of individual based models. These approaches focus on the process of animal movement and use Lévy walks as a basis for their construction. In the first formulation, in the landscape context, we discuss the problem of conservation planning when the area to be conserved is limited. Individuals dispersing in scenarios with different levels of habitat destruction and fragmentation are simulated, and we show how the most indicated landscape design depends on the ecological processes that one wants to conserve. In the second formulation, in the local or home-range scale, we aim at gathering the concepts of home-range and space use, and animal movement patterns, through the assessment of optimum search strategies for animals that perform central-place foraging. The simulations point out cases in which these animals have similarities and differences in movement, in comparison with free-ranging animals, what generates hypotheses to be empirically tested. For both models, we discuss how the interaction between individuals and the environment have consequences for nature conservation, especially for the purposes of individual survival and species' persistence.

Key-words: movement ecology, landscape ecology, biodiversity conservation, movement patterns, random walks.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	11
1.1 CONSIDERAÇÕES SOBRE O ESPAÇO NOS MODELOS ECOLÓGICOS.....	15
1.1.1 Primeiras abordagens.....	15
1.1.2 Teoria de Equilíbrio de Biogeografia de Ilhas.....	16
1.1.3 Teoria de Metapopulações.....	21
1.2 CONSIDERAÇÕES SOBRE MOVIMENTAÇÃO NOS MODELOS ECOLÓGICOS	25
1.2.1 Evidências empíricas e explorações teóricas com caminhadas de Lévy.....	31
1.2.2 A construção de um modelo baseado em caminhadas de Lévy truncadas.....	34
2 UM GRANDE OU MUITOS PEQUENOS? MODELOS ESPACIALMENTE EXPLÍCITOS DE MOVIMENTAÇÃO ANIMAL EM PAISAGENS FRAGMENTADAS E O DELINEAMENTO DE ÁREAS DE CONSERVAÇÃO.....	38
RESUMO.....	38
2.1 INTRODUÇÃO.....	39
2.2 MÉTODOS.....	42
2.3 RESULTADOS.....	47
2.4 DISCUSSÃO.....	50
APÊNDICE A.....	56
APÊNDICE B.....	57
3 ESTRATÉGIAS ÓTIMAS DE BUSCA NO CONTEXTO DO FORRAGEAMENTO DE PONTO CENTRAL.....	62
RESUMO.....	62
3.1 INTRODUÇÃO.....	63
3.2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	67
3.3 RESULTADOS.....	69
3.4 DISCUSSÃO.....	73
INFORMAÇÕES SUPLEMENTARES.....	80
Apêndice A.....	82
Apêndice B.....	84
Apêndice C.....	96

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	102
REFERÊNCIAS.....	109

1 INTRODUÇÃO

Quão intensos são os efeitos das ações antrópicas sobre a biodiversidade? Como as diferentes espécies interagem com esses processos de alteração? Duas das principais causas de extinção e redução das populações de espécies vegetais e animais terrestres são a perda e a fragmentação de seu habitat (Diamond 1989, Pimm e Raven 2000, Lindenmeyer e Fischer 2006). Todos os ambientes naturais, com mais ou menos interferência humana, são compostos por diversos tipos de habitat e estão sujeitos a variados graus do que se pode chamar “fragmentação”. No entanto, as modificações humanas¹ no ambiente, decorrentes do crescimento urbano, da abertura de estradas, da extensão e intensificação das atividades agropecuárias, causam um novo tipo de redução e fragmentação de habitat. A redução de habitat acarreta na diminuição da área total adequada para a sobrevivência de populações; além disso, geralmente ela é acompanhada de fragmentação da paisagem, podendo levar à separação de populações, diminuição da variabilidade genética populacional e maior exposição a predadores, para citar somente alguns efeitos.

Nesse contexto, falar em redução de habitat comumente é equivalente a falar na diminuição da área de cobertura vegetal nativa de uma região. Ainda assim, no presente estudo entenderemos “habitat” de maneira geral, como uma região na qual há condições necessárias para os indivíduos de uma espécie se alimentarem e reproduzirem. Como se trata de um contexto de fragmentação, chamaremos as unidades de habitat decorrentes desse processo de fragmentos, refúgios ou manchas de habitat. Apesar de algumas espécies se beneficiarem com a diminuição da cobertura vegetal nativa de um certo local (por exemplo, se o habitat mais apropriado para estas espécies não corresponde à vegetação nativa), sabe-se que um grande número de espécies é negativamente afetada pela perda e fragmentação de vegetação e, de forma mais ampla, de habitat (Harrison e Fahrig 1995, Andrén

1 Ainda que não entremos na discussão diretamente, os termos “ações humanas” e “alterações antrópicas” serão aqui utilizados representando não como um termo genérico (“as ações de qualquer ser humano”), mas, em especial, as ações de sociedades humanas que seguem um modelo cultural e civilizatório urbano-industrial. Para saber mais, ver Martinez-Alier (2002) e Guha (1995).

1997, Bender et al. 1998, Fahrig 2003).

Apesar da intensificação da modificação de paisagem e das consequências já conhecidas desses processos, ainda há uma grande lacuna no conhecimento sobre como ocorre a interação entre organismos e populações e um ambiente progressivamente mais alterado no qual vivem (isto é, como “mecanismos” ecológicos – e não só padrões – são modificados). A maior parte das pesquisas em ecologia ainda ocorre em ambientes relativamente pouco alterados (ou já regenerados) e em escala local, não em ambientes modificados e escala de paisagem (Fahrig 2005). Para que os efeitos dessas alterações na biodiversidade sejam melhor compreendidos, são necessárias abordagens que reúnam, de maneira explícita, processos ecológicos e espaciais.

No que tange à prática de conservação da biodiversidade, uma das questões mais exploradas nesse campo de conhecimento refere-se a medidas que podem ser tomadas para minimizar os impactos que as alterações antrópicas na paisagem provocam na biodiversidade. Em outros termos, levando-se em conta a dificuldade em impedir ou reverter as mudanças na paisagem, objetiva-se compreender de que forma é mais eficiente delimitar remanescentes de vegetação nativa para conservação, considerando a maneira como as espécies interagem nas paisagens formadas por esses refúgios.

Por se encontrar dentro de uma perspectiva de conservação, este texto está imbuído de pressupostos que a orientam, como a proteção da biodiversidade por meio de sua representatividade e persistência, nas escalas de ecossistemas, agrupamentos biológicos, espécies e populações (Margules e Pressey 2000). Sendo assim, a partir da compreensão da interação dos organismos com seu ambiente, busca-se elementos que possam ser incorporados ao delineamento de áreas de conservação, inserindo-se num contexto de racionalização, eficiência e controle do espaço e dos processos de modificação do espaço. Ainda assim, os modelos desenvolvidos nesta dissertação podem também ser vistos independentemente desta perspectiva, como uma maneira de compreender determinadas relações ecológicas e como elas se modificam uma vez que o espaço é alterado por processos quaisquer. Essa problemática será abordada a partir do foco em duas escalas espaciais distintas, ambas tendo como eixo central a movimentação e

dispersão de espécies animais, ressaltadas por Opdam (1990) e Burkey (1989) como fatores centrais para manutenção de populações fragmentadas.

A primeira abordagem ocorre na escala de paisagem e trata da dispersão animal em ambientes fragmentados. Considere-se que uma paisagem fragmentada pode ter mais ou menos área disponível de habitat e que esse habitat pode estar mais concentrado em poucas manchas ou mais subdividido em diversos fragmentos menores. Do ponto de vista da sobrevivência dos animais, qual configuração espacial de habitat permite maior taxa de sobrevivência dos indivíduos? Em outras palavras, em que configuração espacial a redução e fragmentação de habitat minimiza os efeitos negativos sobre as espécies animais que dependem desse habitat?

Uma dessas questões é bem traduzida na forma de um problema discutido já há algumas décadas na literatura ecológica, o SLOSS (ou FLOSS; abreviaturas do inglês Single (Few) Large Or Several Small, também denominado “dilema das ilhas”): será uma única (poucas) grande(s) mancha(s) ou um conjunto de muitas pequenas manchas de habitat mais eficiente para a manutenção das espécies? Dada uma determinada área total de habitat e levando em conta que ela seja subdividida em um certo número de manchas, o problema consiste em avaliar qual é o número e área ótimos de cada mancha, se é que há um valor ótimo (ou, o que é correspondente, a determinar o tamanho e isolamento ótimos entre fragmentos). Por um lado, acredita-se que populações animais vivendo em áreas grandes têm menor probabilidade de extinção por eventos estocásticos, uma vez que geralmente podem ter tamanhos maiores (MacArthur e Wilson 1967, Diamond 1975, Terborgh 1976, Whitcomb et al. 1976); por outro, estando todo o habitat de uma região concentrado em uma ou poucas manchas, há menor taxa de (re)colonização entre as manchas do que se o habitat estiver mais subdividido (Hanski 1991, Bascompte e Solé 1996).

A segunda abordagem desse estudo ocorre na escala que abrange a área de vida dos animais, isto é, a área em que eles desenvolvem suas atividades cotidianas como alimentação, acasalamento e repouso² (Ims 1995). A maior parte dos estudos que quantifica padrões de forrageamento tem como foco animais que não possuem

2 Van Moorter et al. (2009) denominam “área de vida” a área limitada e temporalmente estável à qual indivíduos de diversas espécies ficam restritos, seja por limites físicos ou por propriedades emergentes de suas regras de movimentação.

um território fixo e que, portanto, não precisam retornar a uma toca ou abrigo ao forragear. Aqui, o objetivo é explorar quais são os padrões de movimentação e decisão para animais que realizam forrageamento de ponto central (em comparação a animais nômades – *free-ranging animals*, em inglês –, cujos padrões de movimentação e busca são bem estudados), como eles utilizam o espaço e como seu uso do espaço e estratégias de movimentação variam com a modificação da distribuição de recursos no ambiente. Essa análise pode ser útil à delimitação de áreas de conservação ao identificar limiares de uso espacial pelos indivíduos, de maneira que seja reservada área suficiente para as espécies animais sobreviverem.

Uma vez que abordagens empíricas para estudar os efeitos de perda e fragmentação de habitat e modificação da disponibilidade de recursos são dispendiosas em termos de dinheiro e tempo e difíceis de serem realizadas para grande parte das espécies (levando-se em conta a escala em que devem ser realizados e a difícil replicabilidade; Fahrig 2005), diversos modelos matemáticos têm sido desenvolvidos com o propósito de entender melhor esses processos espaciais e suas consequências para os processos ecológicos. Dois exemplos clássicos neste escopo são os modelos de biogeografia de ilhas (p. ex., Diamond 1975) e os modelos de metapopulações (p. ex., Hanski 1991, 2004, Etienne e Heesterbeek 2000, Hanski e Ovaskainen 2000). Entretanto, assim como os estudos empíricos, a maioria dos modelos não considera de forma explícita e simultânea como os animais se movem e como ocorrem as alterações no ambiente. A presente dissertação utiliza modelos baseados em indivíduos (IBMs, do inglês *Individual-Based Models*) para estudar esses efeitos, levando em conta tanto o espaço como os padrões de movimentação animal explicitamente.

Neste capítulo, serão elencadas algumas das principais teorias e modelos que trataram desses problemas, como processos espaciais e de movimentação foram progressivamente sendo incorporados nessas pesquisas e quais resultados práticos para conservação elas apresentam. O objetivo não é fazer um extenso levantamento da literatura, mas somente elencar abordagens teóricas e proposições para o problema do delineamento de áreas conservação.

1.1 CONSIDERAÇÕES SOBRE O ESPAÇO NOS MODELOS ECOLÓGICOS

1.1.1 Primeiras abordagens

Até a década de 1960, os estudos empíricos e teóricos em ecologia tinham como foco ambientes pouco perturbados, deixavam em segundo plano as variações espaciais e consideravam o espaço como homogêneo (Wiens 1995). Lidar com o espaço de forma explícita e detalhada era quase sempre analiticamente intratável e além das capacidades das ferramentas de análise e simulação. Conseqüentemente, a maior parte dos modelos e teorias ecológicas desenvolvidos desconsiderava o papel do espaço nos processos ecológicos ou fazia suposições necessárias (ainda que simplificadoras) para que o espaço pudesse ser ignorado (como exemplo pode-se citar a suposição de igual probabilidade de interação entre todos os indivíduos feita em determinados modelos de campo médio; Durrett e Levin 1994, Morozov e Poggiale 2012).

A primeira tentativa de introduzir componentes espaciais na composição de habitats, distribuição de recursos e outros fatores foi a ênfase na heterogeneidade como medida direta da complexidade ou variabilidade em uma área. Por exemplo, foram realizados estudos de variação da diversidade e de processos ecológicos em gradientes verticais e horizontais de heterogeneidade, assim como, em escalas maiores, variações na diversidade beta relacionadas a diferentes tipos de habitat presentes (Wiens 1995). Entretanto, não se desenvolveu uma teoria formal em torno da heterogeneidade espacial e o conceito de heterogeneidade acabou por ficar demasiadamente difuso para ser utilizado mais prática e amplamente (Wiens et al. 1993, Wiens 1995).

A partir da década de 1960, houve uma intensificação da discussão da problemática ambiental dentro das agendas políticas e econômicas, e, conseqüentemente, no âmbito acadêmico, em nível internacional (Haila 2002, Jatobá et al. 2009). Assim, passou a haver maior pressão para que fossem realizados estudos e recomendações de conservação embasados em conhecimento

ecológico (Haila 2002). Foi necessário passar a incluir a complexidade espacial nas pesquisas para compreender mais profundamente como ela se relacionava com os processos ecológicos.

Uma maneira de contornar o problema da heterogeneidade espacial foi simplificar o ambiente como unidades discretas de habitat espalhadas em uma matriz de fundo, a qual seria composta de habitat de menor qualidade ou seria totalmente inóspita para servir como ambiente de reprodução para uma espécie. Essa abordagem é denominada teoria de manchas (do termo *patchiness*, em inglês; p. ex., Levin 1976). Para manter a possibilidade dos modelos serem tratados analiticamente, supunha-se geralmente um espaço composto por um número infinito de manchas de habitat homogêneas internamente, equivalentes em tamanho e qualidade, e que todas elas eram igualmente acessíveis a todos os indivíduos. Um dos motivos pelos quais essa abordagem foi muito bem sucedida e utilizada é o fato de ela se referir a um padrão espacial particular – elementos bem definidos e limitados em uma matriz de fundo – de fácil identificação com paisagens existentes em quase todo o mundo (Wiens 1995).

1.1.2 Teoria de Equilíbrio de Biogeografia de Ilhas

A teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas (TBI) pode ser pensada como uma teoria multiespécie baseada em manchas e foi um dos mais bem sucedidos casos de aplicação desta abordagem (de forma mais rigorosa, a TBI deve ser pensada como uma hipótese, não uma teoria; ainda assim, mantemos aqui a denotação de “teoria”, em acordo com a literatura). Um de seus objetivos principais é explicar os mecanismos que dão origem à relação espécie-área (SAR, do inglês *Species-Area Relationship*), um dos padrões mais bem consolidados em ecologia (Gotelli 2007). Essa relação consiste na observação de que ilhas (ou de forma geral, áreas) maiores geralmente abrigam mais espécies que ilhas (áreas) menores, também conhecida como a hipótese de amostras aleatórias (Andrén 1994). A curva empírica, entretanto, não é simplesmente linear, mas tem forma de “S” invertido: em

áreas pequenas (escala local) ou muito grandes (escala continental), o número de espécies varia de maneira relativamente linear com a área, enquanto que a variação é mais suave em área de tamanho intermediário (Rosenzweig 1995, Hubbell 2001). Diversas fórmulas já foram utilizadas para analisar os dados coletados da SAR, dentre as quais uma das mais comuns é uma curva logarítmica (também representada como uma curva exponencial com expoente menor do que 1). A relação tem a forma

$$S = c A^z \quad , \quad (1)$$

sendo S o número de espécies, A a área da ilha e c e z constantes determinadas empiricamente, usualmente por regressão linear da equação (1) logaritimizada. Os valores de z geralmente se encontram no intervalo entre 0,10 e 0,40 (Rosenzweig 1995).

A primeira explicação utilizada para esse padrão foi a de que ilhas grandes possuem mais tipos de habitat e, portanto, podem suportar uma variedade maior de espécies. Porém, em diversos casos a heterogeneidade de habitat não é o principal fator explicativo: várias espécies apresentam pouca especialização de habitat, de maneira que esse não é um fator limitante para sua distribuição no espaço; além disso, existem muitos casos em que a SAR permanece válida mesmo em locais com poucos tipos de habitat (Gotelli 2007).

A explicação proposta por MacArthur e Wilson (1967) em sua TBI foi a de que o número de espécies em ilhas com habitat similar e em mesmas latitudes depende do tamanho e do isolamento dessas ilhas e é resultante de um balanço entre as taxas de imigração de novas espécies e extinção das espécies já presentes. Os autores supuseram que há um grande reservatório (geralmente um continente ou arquipélago) de espécies ecologicamente equivalentes³, as quais podem colonizar as ilhas com maior probabilidade quanto menor a distância que elas estiverem do mesmo, e que a taxa de extinção aumenta em ilhas menores. A previsão da TBI, assim, é que haja um balanço entre colonização e extinção de espécies, até que se chegue em um ponto de equilíbrio dinâmico no qual o número de espécies em uma ilha é relativamente constante. Ilhas mais distantes e menores tenderiam a um

³ Ao pressupor que as espécies são ecologicamente equivalentes, MacArthur e Wilson desconsideram suas diferenças competitivas e suas particularidades como fatores explicativos para a formação de comunidades ecológicas em ilhas; constituem, assim, uma teoria neutra em um contexto biogeográfico. Para uma discussão dessa suposição, ver Hubbell (2001).

menor número de espécies no equilíbrio; ilhas mais próximas (entre si ou do continente) e maiores tenderiam a uma maior riqueza de espécies.

Os princípios da TBI e da SAR foram primeiramente aplicados e transformados em sugestões para conservação por Diamond (1975), entre outros, a partir de uma analogia simples: a visão de manchas de habitat como ilhas de habitat adequado imersas em um mar de habitat completamente inóspito. Tendo como base a extrapolação da SAR para estimar a extinção de espécies de acordo com o tamanho dos fragmentos e o mecanismo de colonização dependente da distância da TBI, ele propôs seis recomendações de “desenhos” de paisagem que maximizariam a riqueza de espécies (Fig. 1).

Essas sugestões suscitaram polêmica em torno da eficiência em relação aos objetivos de conservação da biodiversidade: um grupo de cientistas defendia as recomendações derivadas da TBI como um primeiro bom panorama ecologicamente embasado que oferecesse diretrizes para a formação de políticas públicas de conservação (Diamond 1975, 1976, Terborgh 1976, Whitcomb et al. 1976); outro grupo criticava a ampla utilização da TBI para esses fins e indicava que ela deveria ser utilizada com cautela, questionando as evidências empíricas da teoria, a extrapolação da SAR para estimativas de extinção e a própria analogia de fragmentos de habitat como ilhas (Simberloff and Abele 1976, 1982, Margules et al. 1982). A seguir, seguem as recomendações que foram feitas a partir da TBI e algumas posições acerca de cada uma.

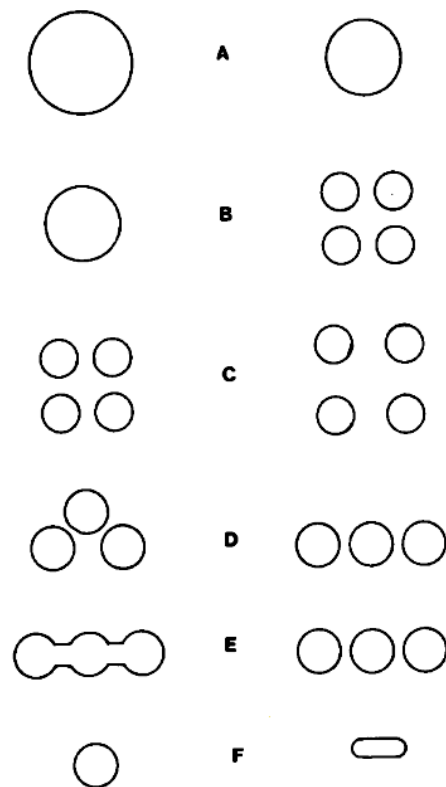


Figura 1 – Sugestões de desenhos de paisagem feitas a partir da TBI. Os desenhos na coluna da esquerda seriam mais indicados em relação aos desenhos na coluna da direita (ver texto).
Fonte: Diamond (1975).

O desenho 1A sugere que, como áreas maiores geralmente abrigam mais espécies, manchas de habitat maiores deveriam ser preferíveis como unidades de conservação do que manchas menores. Com relação a isso, há praticamente um consenso na literatura ecológica de que, quanto maior a área de habitat em um fragmento, melhor (Margules et al. 1982, Williams et al. 2005). O desenho 1B, um dos mais controversos, é a resposta para o SLOSS a partir da TBI: sugere que uma única mancha grande sustenta um maior número de espécies que um grupo de manchas pequenas com mesma área total, considerando-se que a extinção é área-dependente. As principais críticas a esse desenho referem-se aos conjuntos de dados empíricos que sustentem a TBI; Margules et al. (1982) e Simberloff e Abele (1982) reúnem diversos estudos que mostram sistemas de ilhas ou fragmentos nos quais a fragmentação ou a subdivisão em diferentes áreas propicia maior diversidade que sistemas nos quais essa subdivisão não está presente. Ao mesmo

tempo em que se argumenta que manchas grandes apresentam menores taxas de extinção (evidência também questionada) e maximizam a riqueza de espécies, argumenta-se que em um sistemas de diversas manchas pode-se ter espécies competidoras separadas existindo em ilhas diferentes (e que não coexistiriam em uma mesma ilha), o que tenderia a aumentar a riqueza de espécies nesse grupo de manchas. Aqui não discutimos cada um dos argumentos, mas simplesmente apresentamos essa sugestão como uma das mais controversas.

Os desenhos 1C e 1D propõem que, uma vez separadas, manchas de habitat deveriam estar tão próximas quanto possível, para aumentar a taxa de imigração entre elas e a probabilidade de recolonização por uma espécie extinta em alguma delas. Novamente, existem diversos argumentos questionando esses desenhos, muitos similares aos argumentos utilizados para o desenho 1B. Williams et al. (2005) concluem que dificilmente uma distância ideal entre manchas poderá ser indicada em algum caso real.

Os desenhos 1E e 1F propõem, respectivamente, que sejam construídos corredores ecológicos de habitat entre fragmentos e que os fragmentos sejam o mais circulares possível, ambos com o argumento de facilitar a dispersão entre indivíduos vivendo no interior das manchas. Essas sugestões foram apoiadas por diversos estudos posteriores mostrando, por exemplo, a eficiência dos corredores ecológicos para conservação (Williams et al. 2005, Tabarelli et al. 2010) e as consequências negativas dos efeitos de borda em espécies especialistas do habitat nas manchas, mais pronunciado em fragmentos alongados (ver revisão em Bender et al. 1998). Um dos argumentos utilizados para questionar as sugestões 1C-1F foi o de que um incremento na probabilidade de dispersão de diversos táxons ou mesmo de somente uma espécie-alvo, por meio da configuração espacial de habitat, geralmente facilita também a dispersão de distúrbios ambientais e agentes causadores de doenças. Williams et al. (2005) adicionam ainda um sétimo desenho que envolve a criação de zonas de amortecimento (*buffer zones*) ao redor de unidades de conservação, para diminuir os efeitos de borda e a variação na qualidade de habitat entre os fragmentos e a matriz.

É importante ressaltar que, nas sugestões de conservação vindas da TBI, os objetivos de conservação são a maximização do número de espécies e/ou a

minimização das taxas de extinção no conjunto de manchas delimitado. De maneira geral, há um certo acordo atualmente de que, com exceção do desenho A (manchas de habitat maiores são mais indicadas do que manchas menores), as outras sugestões feitas a partir da TBI não são generalizáveis e deveriam ser utilizadas com cautela e adequando-se a cada situação concreta e cada objetivo de conservação (Margules et al. 1982, Soulé e Simberloff 1986, Williams et al. 2005). Ainda assim, Haila (2002) faz uma genealogia da pesquisa sobre fragmentação e mostra como, mesmo com diversas limitações, a perspectiva da biogeografia de ilhas permanece sendo dominante na avaliação de riscos em contextos de conservação.

1.1.3 Teoria de Metapopulações

Outra abordagem que leva em conta as dimensões espaciais, agora para dinâmicas populacionais, surgiu com a teoria de metapopulações (TM): por sua própria definição, a teoria trata de dinâmicas de uma população de populações, ou conjuntos de populações que são conectados por eventos de dispersão (Hanski e Gilpin 1991). Por essas populações estarem estruturadas no espaço, pensar na dinâmica de um conjunto de populações locais interagentes está relacionado a pensar na dinâmica de um conjunto de manchas de habitat ocupadas e não ocupadas por tais populações ao longo do tempo. Metapopulações mudam à medida que as populações locais que a formam se modificam, o que se dá basicamente pelos processos contínuos de colonização e extinção local⁴.

Ainda que as ideias básicas por trás do conceito de metapopulações já tenham aparecido antes, há um certo acordo na literatura (Hanski e Gilpin 1991) de que ela começou a ganhar corpo com o modelo de Richard Levins em 1969. Alguns trabalhos apontam a TM como uma extensão da teoria de manchas (Wiens 1995), ou, ainda, os modelos de biogeografia de ilhas como casos multi-espécies da TM (Hanski e Gilpin 1991), uma vez que ambos se baseiam nos mesmos dois processos

4 Para uma definição rigorosa dos conceitos de colonização e extinção local, ver Simberloff (1976).

ecológicos básicos. Por outro lado, Hanski (2004) considera que, dos modelos de biogeografia de ilhas para os modelos de metapopulações, houve uma mudança radical de perspectiva, não somente por causa do peso das evidências empíricas que apoiaram os modelos de metapopulações, mas também por não ser necessário fazer várias das pressuposições dos modelos de biogeografia de ilhas. Por exemplo, a TBI assume que há um reservatório permanente de espécies no continente (ou em algum ambiente que sirva como reservatório de espécies), o que impede que haja extinção regional de populações, pois sempre haverá um tempo finito dentro do qual uma espécie extinta em uma ilha ou mancha a recolonizará. Por não fazer essa suposição, a TM permite a interpretação e previsão de extinções regionais, fenômenos de fato observados em comunidades reais.

O modelo de Levins, que também é denominada teoria clássica de metapopulações (ou teoria de metapopulações não estruturadas), considera um conjunto infinito de manchas idênticas que podem ou não ser ocupadas por populações. Pressupõe-se que, uma vez em um sítio, o tempo necessário para que as populações atinjam sua capacidade suporte é muito inferior ao tempo de colonização de novos sítios. Dessa forma, os sítios podem ser classificados somente a partir da ausência (nenhum indivíduo) ou presença (população de tamanho próximo à capacidade suporte) de populações. Para compreender a variação temporal de metapopulações, Levins introduziu uma variável para descrever a fração de manchas de habitat ocupadas por populações locais em um dado tempo t , $p(t)$. Criando uma equação diferencial simples que descrevia essa variação em função de parâmetros de extinção e colonização, Levins deu o primeiro passo para a estruturação de pesquisas quantitativas nesse campo (Hanski e Gilpin 1991). Nesse modelo, um número infinito de manchas de mesmo tamanho e igualmente acessíveis estaria sujeita às dinâmicas de extinção e colonização, e a fração de manchas ocupadas variaria ao longo do tempo segundo a equação

$$\frac{dp}{dt} = c p (1 - p) - e p \quad , \quad (2)$$

sendo c e e constantes relacionadas às taxas de colonização e extinção⁵. O modelo supõe que, se as manchas são próximas, a taxa de colonização é grande, e que se

5 A solução e as consequências desse modelo não são mostrados aqui; para ver mais, conferir Hanski (1991, 1998) e Hanski e Gilpin (1991).

as manchas são grandes, a taxa de extinção é pequena. Dessa forma, as regras base presentes na TBI são mantidas nessa formulação.

Apesar de as preocupações iniciais de Levins não estarem relacionadas a conservação, seu modelo foi resgatado na década de 1980 com o fortalecimento da Biologia da Conservação como uma disciplina acadêmica. Um dos aspectos chave dos modelos derivados da teoria clássica de metapopulações é que, dada uma taxa de extinção, a persistência da metapopulação requer que a taxa de colonização exceda um valor limite; ou que, dada uma taxa de colonização, a taxa de extinção seja menor que um determinado valor. Hanski (1991) relembra que, para muitos táxons, a taxa de extinção decresce com o aumento da área e a taxa de colonização diminui com o aumento do isolamento entre áreas. Portanto, a persistência de populações pode ser relacionada à configuração espacial de habitat: dado um isolamento médio entre manchas de habitat, a área média das manchas precisa ser maior que um valor limite; e, dada uma área média para as manchas, o isolamento médio deve ser menor que um certo valor crítico.

Uma das previsões do modelo é, deste modo, a não persistência de metapopulações em sistemas de manchas de habitat que sejam muito esparsos, mesmo que as manchas sejam grandes o suficiente para sustentar populações locais por algum tempo. O mesmo vale para conjuntos de manchas muito pequenas, mesmo que elas estejam relativamente próximas entre si (Hanski 1991). A partir desses resultados, sugere-se que o aumento da proporção de ocupação de sítios por populações locais pode ser alcançado de duas formas (Verboom et al. 1993): (i) pelo aumento da taxa de colonização (por exemplo, pela construção de corredores ecológicos) e (ii) pela diminuição das taxas de extinção local (por exemplo, pelo aumento do tamanho das manchas ou da qualidade do habitat em seu interior ou ao seu redor). Assim, mesmo essa primeira formulação da TM já permitiu uma quantificação de áreas e distâncias limiáres para conjuntos de manchas, algo difícil de ser operacionalizado pela TBI.

Os modelos da teoria clássica de metapopulações permitiram mostrar quantitativamente como a persistência de metapopulações depende simultaneamente da área e do isolamento entre fragmentos. No entanto, estimativas realistas para as taxas de colonização e extinção são difíceis de serem calculadas, o

que limita a utilização prática dos modelos. Ao mesmo tempo, esses modelos não levam em conta explicitamente a dinâmica das populações locais e as características espaciais de distribuição de habitat, fatores importantes que evidenciam os efeitos de redução e fragmentação de habitat na persistência de metapopulações reais. Surgem, assim, diversos outros estudos levando em conta a destruição de manchas disponíveis de habitat e a estrutura espacial (diga-se, fragmentação e agregação de habitat), baseadas em equações diferenciais (Lande 1987, Etienne e Heesterbeek 2000), autômatos celulares (Bascompte e Solé 1996), modelos baseados em indivíduos (Fahrig 1988, 2001), aproximação por pares e medida da capacidade de metapopulação (Hanski e Ovaskainen 2000, Ovaskainen et al. 2002, Ovaskainen e Hanski 2004).

No que tange à contribuição desses estudos de metapopulações para a prática de conservação, alguns resultados podem ser resumidos como se segue. Quanto à quantidade de habitat, sugere-se que menos habitat leva a menor persistência ou sobrevivência das populações; alguns estudos indicam limiares de extinção abaixo dos quais, mesmo havendo habitat disponível, as populações não persistem pela taxa de colonização numa dada configuração ambiental não ser capaz de balancear os efeitos de extinções locais (Lande 1987, Bascompte e Solé 1996, Fahrig 2001, Ovaskainen et al. 2002). Neste aspecto, os resultados são semelhantes àqueles decorrentes da TBI.

Quanto à agregação de habitat em um só fragmento grande ou em pequenas áreas, algumas pesquisas mostram que um aumento na correlação do arranjo espacial de habitat (Ovaskainen et al. 2002) ou no tamanho do maior fragmento (Bascompte and Solé 1996) em um conjunto de manchas aumenta o tamanho metapopulacional no equilíbrio, o que também vai de acordo com diversas recomendações decorrentes da TBI. Apesar disso, outros estudos indicam que, dependendo da capacidade de detecção dos animais (Fahrig 1988) ou da medida escolhida para avaliar a persistência das metapopulações (Etienne e Heesterbeek 2000; os autores utilizam o tempo médio para extinção e o potencial de colonização a partir das manchas já ocupadas como medida de persistência), valores intermediários de tamanho e distanciamento entre manchas podem maximizar a manutenção das metapopulações.

Percebe-se, a partir desses poucos resultados, que não há um acordo entre os diversos estudos, ainda que vários deles apontem em direções próximas e sejam de grande valor para compreensão de sistemas de populações interagentes e como meio de análise de persistência. Uma das lacunas desses estudos é, primeiramente, não modelar a dispersão animal realista e explicitamente. Em segundo lugar, a maioria das pesquisas com metapopulações ainda desconsidera as complexidades espaciais presentes em paisagens reais, o que limita sua aplicação prática. Diversas outras abordagens têm sido utilizadas, ainda, para unir a representação do espaço com a de populações vivendo em seu interior, como funções de incidência (Taylor 1991) e teoria de percolação (Gardner et al. 1989, Andrén 1994), mas quase sempre utilizando as mesmas simplificações quanto ao espaço e ao processo de movimentação.

Cobrindo várias dessas lacunas aparecem abordagens dentro das disciplinas da ecologia espacial e da ecologia de paisagens, que procuram inserir maior complexidade espacial e estudar diretamente a influência das estruturas espaciais nos processos ecológicos (Wiens et al. 1993, Fahrig 2005). Essas perspectivas levam em consideração outras características espaciais, como a qualidade dos habitats e a diferença de interação entre espécies em cada um deles, tratando as paisagens como verdadeiros mosaicos de variados tipos de habitat. Seguindo as premissas dessas disciplinas, é importante ressaltar aqui que todas essas classificações e definições de variações e heterogeneidade espacial são relativas às espécies ou conjunto de espécies que se deseja estudar. Ainda que se utilize neste texto a ideia de fragmentação e destruição de vegetação nativa, a qual se dá em uma escala espacial vista da perspectiva humana, ao enfatizarmos a relação das espécies com o outras espécies e seu habitat, só passa a fazer sentido a compreensão do espaço na perspectiva dos indivíduos dessas mesmas espécies.

1.2 CONSIDERAÇÕES SOBRE MOVIMENTAÇÃO NOS MODELOS ECOLÓGICOS

Cabe, agora, um breve comentário de como o processo de movimentação

animal tem sido tratado e incorporado nos modelos e teorias ecológicas. Os modelos de biogeografia de ilhas e de metapopulações consideram a movimentação simplesmente por meio de taxas frequentemente de difícil mensurabilidade, o que muitas vezes torna complicada a união entre teoria e empiria em ecologia. Os modelos baseados em redes de percolação, por sua vez, em geral consideravam movimentação somente para as células mais próximas (primeiros vizinhos; p. ex., Bascompte e Solé 1996) ou dispersão aleatória para qualquer célula (sem restrição; p. ex., King e With 2002), muitas vezes não simulando a dispersão de maneira realista.

Indo além disso, talvez uma das principais formas como processos biológicos foram modelados foi considerando-os como um processo de reação-difusão, como uma extensão do modelo de partículas se dispersando, vindo da física. Transladado para o contexto biológico, processos ecológicos consistiriam em um componente de difusão ou transporte e outro de reação ou interação entre indivíduos ou de indivíduos com elementos do ambiente (Viswanathan et al. 2011). Os indivíduos – que podem tanto ser animais como propágulos, gametas ou outros dispersores biológicos – se movimentariam no espaço e possuiriam uma função de densidade de probabilidade associada à probabilidade de estarem a certa distância do ponto inicial a cada instante de tempo. Essa abordagem permitiu modelar os processos de difusão a partir de equações de reação-difusão, em grande parte possíveis de serem tratadas analiticamente. Além disso, processos de difusão são lineares no sentido de que o princípio de superposição vale para as funções de densidade de probabilidade de diversos indivíduos; em outras palavras, esse princípio garante que a probabilidade de encontrar um indivíduo de um grupo a uma distância determinada do ponto inicial é igual à soma as probabilidades de encontrar cada um deles individualmente àquela distância (Viswanathan et al. 2011).

Essa ideia está ligada ao conceito de propagador de caminhadas aleatórias (*random walk propagator*) e também aos de distribuição de dispersão (*dispersal distribution*) e núcleos de dispersão (*dispersal kernels*). A ideia é que cada indivíduo possui uma probabilidade associada de estar a uma distância determinada ou em uma dada posição, a partir de um núcleo (*kernel*) ou localização inicial (Nathan et al. 2012). Nos propagadores de caminhadas aleatórias, além disso, o processo de

movimentação é relativamente aleatório. Uma das vantagens desse formalismo é poder derivá-lo de dados empíricos, a partir do conhecimento de pontos iniciais de dispersão (como abrigos, tocas/ninhos ou locais de reprodução) de grupos de indivíduos e de distâncias em que os indivíduos são recapturados, por exemplo, por métodos de captura-marcação-recaptura⁶.

Paralelamente, um método de análise de padrões de movimentação e de estimação de distribuições de distâncias dispersadas que vêm sendo cada vez mais utilizado é a análise de trajetórias de movimentação por meio de dispositivos (p. ex., colares de radiotelemetria ou GPS) que registram, a pequenos intervalos de tempo, a posição dos indivíduos em relação a pontos específicos ou em relação a um sistema mais amplo de coordenadas geográficas. Esse método, disponível em maior escala principalmente após a década de 1990, permite enxergar um padrão individual de movimentação em alta resolução e então modelar indivíduos se movimentando explicitamente. Geralmente o que se faz é discretizar as trajetórias (que podem ser vistas como mais ou menos contínuas, dependendo do intervalo de tempo entre registros e do táxon ou estado comportamental do indivíduo estudado) e classificar eventos de deslocamento linear, comumente denominados “passos”, os quais são separados por variações angulares (ou “ângulos de virada”; Ims 1995). Uma interpretação desses passos é que representem um conjunto de diversos deslocamentos praticamente na mesma direção, sem mudanças grandes na direção de movimento (de Knegt et al. 2007). A identificação de padrões, então, é feita pela mensuração das distribuições ou momentos estatísticos de algumas variáveis ligadas diretamente às trajetórias, como os ângulos de virada e os comprimentos de passos, ou de variáveis derivadas destas, como a velocidade, ou relacionadas à tortuosidade da trajetória, como o deslocamento quadrático médio⁷ e a dimensão

6 Nathan et al. (2012) discutem a diferença em se considerar núcleos de dispersão para as densidades de probabilidade de distâncias percorridas em eventos de dispersão (denominados por ele como núcleos de distância de dispersão) e para as densidades de probabilidade de localizações finais para os indivíduos após um determinado tempo (denominados como núcleos de localização de dispersão). Ao tratar de núcleos de distância de dispersão, é considerada a distribuição da probabilidade de se encontrar um indivíduo a certa distância do ponto inicial, sendo essa o deslocamento até um novo local de reprodução ou estabelecimento. No resto do texto, utilizaremos a ideia de distribuições de probabilidade de distâncias percorridas, mas em uma escala mais fina de resolução, sendo os deslocamentos distâncias percorridas entre eventos de reorientação em uma trajetória, diferente do conceito utilizado na literatura de núcleos de dispersão (ver texto).

7 O deslocamento quadrático médio é uma medida que representa a distância em linha reta que um indivíduo (ou partícula) percorreu após um determinado tempo. Quanto maior seu valor para um

fractal da trajetória⁸ (Wiens et al. 1993). Essas distribuições têm relação direta com a estimação de distribuições de probabilidade de dispersão e são utilizadas por uma classe de modelos denominados modelos de caminhadas aleatórias.

Seguindo a tradição das ciências exatas, os primeiros modelos de difusão consideravam indivíduos se movendo como partículas de poeira em uma superfície d'água, seguindo um padrão denominado movimento Browniano. O movimento Browniano é caracterizado por uma distribuição uniforme de probabilidade de ângulos de virada entre eventos de deslocamento (isto é, a direção de movimentação é estocástica e não há uma direção preferencial), sendo o modelo mais simples de caminhada aleatória (Nathan et al. 2012). Ele possui uma função de densidade de probabilidade de comprimentos de passos com decaimento Gaussiano (ou exponencial), o que significa que o movimento é composto por uma escala característica de comprimento de passos e dispersão de curto alcance (*short-range dispersal*), constituindo um processo de difusão normal (Viswanathan et al. 2011). Esse tipo de movimentação constitui a base matemática da quantificação de movimento em ecologia, tendo sido utilizado, por exemplo, nas aplicações clássicas da teoria de reação-difusão (Skellam 1951, Levin 1974, 1976) e mesmos nas teorias já citadas de biogeografia de ilhas e de metapopulações.

Uma outra classe de movimentos que têm emergido da análise de padrões de movimentação é caracterizada pelos chamados núcleos ou distribuições de dispersão de cauda longa⁹ (Viswanathan et al. 2011, Nathan et al. 2012). Matematicamente, uma das diferenças em relação às distribuições exponenciais é que, enquanto para as últimas o deslocamento quadrático médio cresce linearmente com o tempo, para as primeiras ele cresce superlinearmente (com expoente maior que 1), correspondendo ao que se chama superdifusão (um caso de difusão

dado instante de tempo, menos sinuosa é uma trajetória e mais distante o indivíduo se encontra de sua posição inicial. Ver Viswanathan et al. (2011) e Wiens et al. (1993).

- 8 A dimensão fractal, comumente denotada por d , é uma medida da "sinuosidade" ou "tortuosidade" de uma trajetória, partindo do princípio de uma auto-similaridade na tortuosidade da trajetória vista em diferentes escalas espaciais. Os extremos que d pode assumir são 1, quando a trajetória corresponde a uma linha reta, e 2, quando a trajetória corresponde a uma caminhada aleatória Browniana (ver texto); a medida que d varia entre 1 e 2, varia a tortuosidade da trajetória. Para uma visão crítica sobre a utilização de dimensão fractal para análise de trajetórias animais, ver Turchin (1996) e Benhamou (2004).
- 9 A denominação "distribuições de cauda longa" refere-se ao desenho das funções de densidade de probabilidade, nos quais a probabilidade de eventos de grande deslocamento é muito maior em relação a distribuições Gaussianas de comprimentos de passos (Fig. 2B).

anômala, em contraposição à difusão normal supracitada; Bartumeus et al. 2005). De fato, isso corresponde a uma maior probabilidade de eventos de dispersão de longo alcance (*long-range dispersal*) e propriedades fractais na observação da trajetória de movimentação: mesmo quando observada em diferentes escalas espaciais, a trajetória exibe a mesma distribuição de comprimentos de passos, propriedade denominada invariância de escala.

Um forma de tratar essa diferença matematicamente é pela utilização do formalismo de caminhadas de Lévy¹⁰, caracterizado por uma distribuição uniforme de ângulos de virada e uma distribuição de lei de potência para o comprimento de passos ℓ , com variância infinita, seguindo a forma

$$P(\ell) \sim \ell^{-\mu} . \quad (3)$$

Nesta relação, o expoente μ é denominado expoente de Lévy e $1 < \mu \leq 3$. Esse tratamento permite considerar o movimento Browniano¹¹, caracterizado por $\mu \geq 3$ e quase que exclusivamente por pequenos deslocamentos, e o movimento balístico, caracterizado por $\mu \rightarrow 1$ e um movimento em linha reta, como extremos em um continuum de distribuições de comprimentos de passos. À medida que μ decresce de 3 para 1 a tortuosidade da trajetória diminui e a probabilidade de eventos de longos deslocamentos aumenta (Fig. 2). Valores de μ menores que 1 correspondem a distribuições de probabilidade não normalizáveis (Codling et al. 2008, James et al. 2011).

Na realidade, nenhum movimento pode ser infinitamente longo, uma vez que qualquer animal trunca seu movimento em algum ponto – seja pelo encontro com outro indivíduo, com um item alimentar, ou pela falta de energia para continuar em movimento. Assim, os processos de movimentação podem ser descritos de maneira mais realista como caminhadas de Lévy truncadas, isto é, caminhadas de Lévy com valores máximos possíveis para os comprimentos dos passos, que passam a ser caracterizadas por distribuições de leis de potência truncada com variâncias finitas (p. ex., Mashanova et al. 2010, Hays et al. 2012, Reynolds 2012, Humphries et al.

¹⁰ Esse nome deve-se às caminhadas seguirem distribuições de Lévy para os comprimentos de passos; o nome é homenagem ao matemático francês Paul Pierre Lévy, que fez grandes contribuições à teoria de probabilidades e processos estocásticos. Ver Santos (2008) e Viswanathan et al. (2011).

¹¹ Para valores de $\mu \geq 3$, a distribuição passa a ter variância finita e, pelo teorema central do limite, tende a uma distribuição normal. Para essa faixa de valores, as propriedades estatísticas das trajetórias de um indivíduo que se move segundo caminhadas de Lévy são as mesmas de um indivíduo realizando uma caminhada Browniana (James et al. 2011).

2012). Como qualquer conjunto de variáveis aleatórias independentes e identicamente distribuídas com variância finita, pelo teorema central do limite um conjunto de deslocamentos que segue uma distribuição de Lévy truncada tendem a se aproximar de uma distribuição Gaussiana (Viswanathan et al. 2011). Entretanto, é necessário um período de tempo (ou, equivalentemente, um número de passos) muito grande para que uma distribuição convirja para a outra (Mantegna e Stanley 1994), pelo menos em comparação ao tempo durante o qual a maior parte dos estudos ecológicos são realizados.

Os modelos de caminhadas aleatórias assumem que os animais possuem um quase completo desconhecimento do espaço em que estão inseridos, o que até certo ponto é válido se levarmos em conta as dimensões e a variabilidade deste ambiente¹² (Viswanathan et al. 2011). Estudos empíricos e teóricos utilizando caminhadas aleatórias foram aplicados em diversas abordagens em ecologia, como no contexto de teorias de busca, de forrageamento ótimo, de seleção de habitat e dispersão, bem como em diferentes escalas espaciais, desde a escala local até a escala de paisagem (Ims 1995). Outros modelos realistas baseados em caminhadas aleatórias foram amplamente utilizados, como as caminhadas aleatórias correlacionadas (p. ex., Root e Kareiva 1984, Bovet e Benhamou 1988), caracterizadas por processos de Markov de primeira ordem nos quais há uma correlação na direção de passos subsequentes, e caminhadas compostas ou intermitentes, constituídas de conjuntos de diferentes regimes de caminhada em diferentes momentos (o que pode simular, por exemplo, o forrageamento sensível ao risco; ver Bénichou et al. 2006, Benhamou 2007, Barraquand e Benhamou 2008). Entretanto, pela quantidade de evidências empíricas e pela facilidade de tratamento matemático, os modelos aqui desenvolvidos utilizam o formalismo de caminhadas de Lévy truncadas como processo de movimentação.

12 Entretanto, os modelos de caminhadas aleatórias possuem diversas limitações, ao não levarem processos cognitivos complexos em consideração, por exemplo. Padrões de caminhadas sistemáticas (p. ex., Zollner e Lima 1999) e movimentação com memória (p. ex., Boyer et al. 2004, 2006, Santos et al. 2007, Van Moorter et al. 2009, Ferreira et al. 2012) foram registrados e amplamente explorados na literatura; entretanto, levando em conta a relativa estocasticidade inerente aos sistemas biológicos e a dificuldade em identificar processos mais complexos de movimentação, consideramos os modelos de caminhadas aleatórias como boas aproximações dos movimentos animais.

1.2.1 Evidências empíricas e explorações teóricas com caminhadas de Lévy

A primeira sugestão de que organismos biológicos poderiam realizar caminhadas de Lévy foi um artigo teórico de Shlesinger e Klafter (1986), e na década seguinte várias pesquisas começaram a testar empiricamente se indivíduos de diferentes espécies realizavam este tipo de movimento (Viswanathan et al. 2011). Um dos principais foi um estudo realizado com albatrozes *Diomedea exulans* forrageando no sul do Oceano Atlântico. A análise dos dados de tempos de voos dos indivíduos sugeria fortemente uma distribuição de lei de potência com expoente -2, o que, assumindo uma velocidade relativamente constante de voo, valeria também para as distâncias percorridas em cada voo (“passos”; Viswanathan et al. 1996). Essa descoberta experimental estimulou outros estudos empíricos com diversas espécies nos 15 anos seguintes. Apesar disso, uma reanálise dos dados por Edwards et al. (2007) indicou erros na análise original dos dados e chegou à conclusão de que, mesmo com dados de outros indivíduos adicionados posteriormente, era impossível distinguir estatisticamente a distribuição de comprimentos de passos dos albatrozes de uma distribuição exponencial. Ainda assim, mais recentemente novos estudos realizados com procedimento experimental e estatístico mais rigoroso mostraram que indivíduos de duas espécies de albatrozes (entre elas, *Diomedea exulans*) podem realizar caminhadas de Lévy¹³ (Humphries et al. 2012, Reynolds 2012c).

13 Uma discussão mais completa dos problemas experimentais e das evidências de caminhadas de Lévy para albatrozes pode ser encontrada no capítulo 4 de Viswanathan et al. (2011). Ver ainda Edwards et al. (2007), Humphries et al. (2012) e Reynolds (2012b).

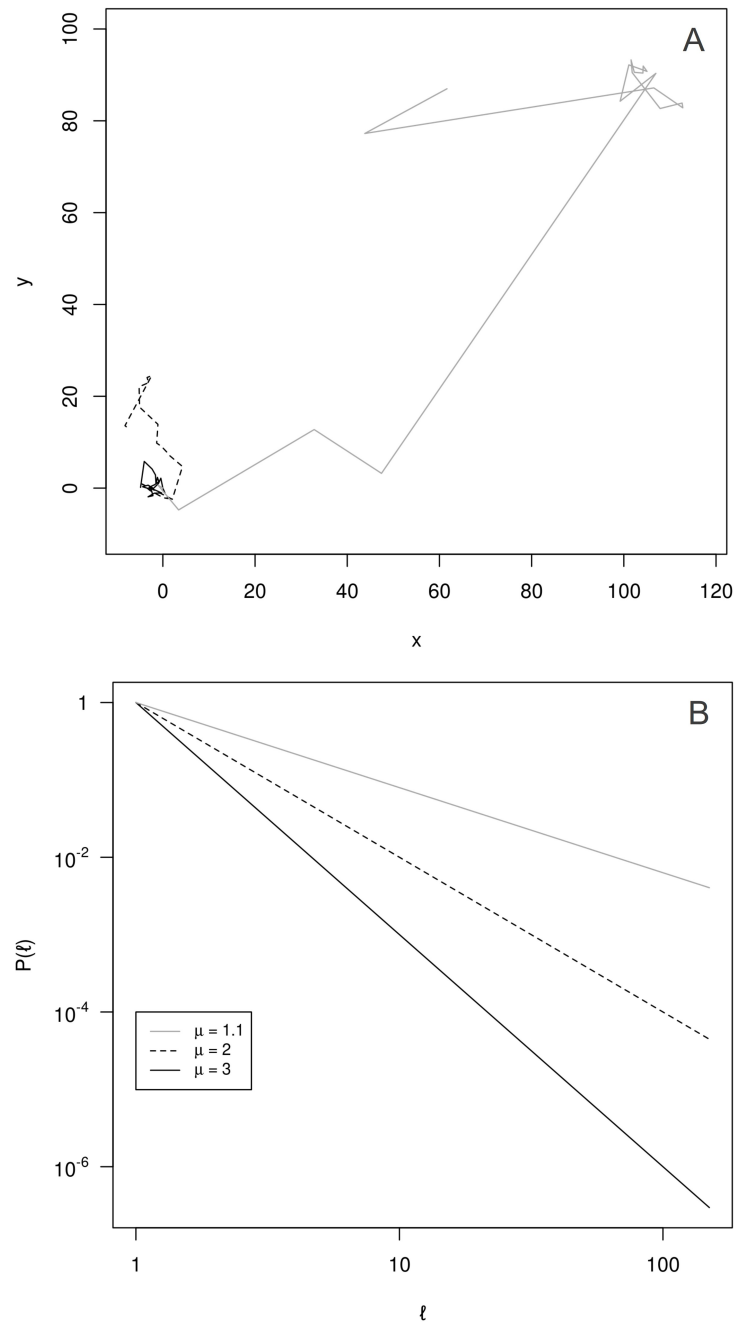


Figura 2 – Ilustração de trajetórias iniciando no ponto (0,0) (A) e de parte da distribuição de probabilidade (não normalizada) de comprimentos de passo ℓ , $P(\ell)$ (B), para três valores do expoente de Lévy, μ .

Dentro deste período, outros estudos foram realizados fortalecendo a ideia de que caminhadas de Lévy e difusão anômala são um padrão de movimentação emergente para várias espécies. Estudos envolvendo invertebrados incluíram abelhas *Apis* forrageando após fontes alimentares conhecidas terem sido exauridas

e retornando em busca de sua colmeia ao terem sido de lá deslocadas (Reynolds et al. 2007b, 2007c; para abelhas do gênero *Bombus*, entretanto, foram encontradas evidências contrárias; Edwards et al. 2007, Reynolds 2009), moscas *Drosophila* (Cole 1995, Reynolds e Frye 2007), mariposas (Reynolds et al. 2007a), caramujos (Seuront et al. 2007; Kölzsch et al., comunicação pessoal) e afídeos (Mashanova et al. 2010), entre outros (revisados por Viswanathan et al. 2011). Dentre os vertebrados, há evidências de chacais (Atkinson et al. 2002), macacos aranha (Ayala-Orozco et al. 2004), cervos (Focardi et al. 2009), cabras (de Knecht et al. 2007), tubarões, tartarugas marinhas, pinguins, atuns e outros predadores marinhos (Sims et al. 2008, 2012, Humphries et al. 2010, Hays et al. 2012, mas ver Edwards et al. (2012) para uma revisão crítica) realizando movimentação de Lévy e Lévy truncada.

Paralelamente aos estudos empíricos, diversos estudos teóricos foram realizados com caminhadas aleatórias, muitas para testar a coerência das teorias e tentar compreender os processos ecológicos por trás dos padrões de movimentação encontrados na análise dos dados empíricos. Uma das principais hipóteses testadas está relacionada à teoria de forrageamento ótimo: simulações mostram que um indivíduo realizando caminhadas de Lévy com expoente $\mu \approx 2$ otimiza a probabilidade de encontro de itens alimentares ou outros alvos quando colocados em um ambiente totalmente desconhecido com distribuição aleatória de recursos (Viswanathan et al. 1999). Essa estratégia de movimentação seria ótima pois uniria uma certa proporção de passos curtos (úteis quando a distribuição local de recursos é alta) e de passos longos (úteis quando há poucos recursos no ambiente) e está de acordo com alguns estudos empíricos (p. ex., Ayala-Orozco et al. 2004, Reynolds et al. 2007b, 2007c). Ainda assim, esse valor ótimo depende da configuração de recursos no ambiente e da movimentação do item alimentar (presa): a estratégia ótima tende a se aproximar de uma caminhada Browniana (ou uma caminhada de Lévy com expoente $\mu \rightarrow 3$) à medida que as presas se movem (Bartumeus et al. 2002) e que os ambientes têm maior densidade de recursos [o que é suportado por estudos empíricos (de Knecht et al. 2007, Sims et al. 2012) e teóricos (Viswanathan et al. 1999, 2000, Santos et al. 2004)]. Padrões equivalentes de difusão anômala também foram encontrados para dispersão de sementes e outras formas de

dispersão passiva (p. ex., Nathan 2006).

Outros padrões de forrageamento e movimentação tem sido encontrados para diversas espécies em diferentes contextos (p. ex., Benhamou 2007, Sueur 2011, Yackulic et al. 2011) e os modelos de representação incluem buscas sistemáticas, caminhadas aleatórias correlacionadas, intermitentes ou composições de diferentes tipos de caminhadas aleatórias, as quais por vezes podem se assemelhar estatisticamente a caminhadas de Lévy truncadas (Kölzsch et al., comunicação pessoal). Também se questiona o fato de as caminhadas serem somente um padrão (final, resultante da interação dos animais com o espaço, por exemplo) ou um processo real (de forma que os comprimentos de passo são de fato escolhidos a partir de distribuições de lei de potência, por vantagens evolutivas, por exemplo; Boyer et al. 2006, Bartumeus 2007, Santos et al. 2007, Plank e James 2008). Neste texto, toma-se o padrão de caminhadas de Lévy não como um descritor exato de como as caminhadas realmente ocorrem, mas como uma boa aproximação da movimentação animal, principalmente em ambientes com pouca concentração de recursos (Viswanathan et al. 2011).

1.2.2 A construção de um modelo baseado em caminhadas de Lévy truncadas

Nesta dissertação, são construídos IBMs em que um único indivíduo se move buscando itens alimentares ou habitat (chamados aqui de *alvos*), os quais podem ser encontrados uma vez que entram dentro de seu raio de detecção, r_d . Todas as distâncias (entre itens alimentares ou manchas de habitat) são definidas em função de r_d , de forma que o espaço modelado é construído da maneira como os animais o enxergam (e não em comparação às distâncias definidas por humanos, por exemplo). O modelo não se dirige a nenhum táxon em específico, mas simplesmente a um indivíduo que siga o padrão apresentado anteriormente, o que dá generalidade ao modelo.

O processo de movimentação se dá segundo as seguintes regras dinâmicas: a cada iteração, o indivíduo identifica se há um alvo dentro de seu raio de detecção.

Se houver, ele vai em linha reta em direção ao alvo (ou ao alvo mais próximo, se houver mais de um); caso contrário, o indivíduo escolhe aleatoriamente uma direção de movimentação (a partir de uma distribuição uniforme) e um comprimento de passo ℓ determinado pela distribuição de probabilidade de Lévy truncada:

$$P(\ell) = \begin{cases} 0, & \text{se } \ell < r_d \\ c \ell^{-\mu}, & \text{se } r_d \leq \ell \leq \ell_{max} \\ 0, & \text{se } \ell > \ell_{max}, \end{cases} \quad (4)$$

onde c é uma constante de normalização e ℓ_{max} é um valor máximo de passo (truncamento da distribuição). Assim, nenhum passo é escolhido com comprimento menor que esse raio ou maior que o valor máximo. O animal percorre a distância ℓ escolhida verificando a todo instante se há alvos a uma distância r_d de sua posição. Caso um alvo seja detectado dentro desse raio, o animal interrompe o passo e vai em linha reta a ele; caso contrário, o animal escolhe nova direção e comprimento de passo de acordo com (4) e continua a caminhada (Fig. 3).

Dessa maneira, excluindo parâmetros específicos de cada modelo, a movimentação dos indivíduos é regida basicamente por três parâmetros: r_d , ℓ_{max} e μ . À medida que o valor de μ é variado entre 1,1 e 3, as estratégias de movimento variam, pois varia a probabilidade de serem realizados passos longos. Isso pode representar tanto uma variação circunstancial de padrão de movimentação dos indivíduos como pode simular a movimentação de espécies com diferentes capacidades de dispersão, ou ainda uma mesma espécie com diferentes padrões de movimentação em diferentes tipos de habitat. A caminhada Browniana, emergente do limite $\mu \geq 3$, serve aqui como modelo nulo de movimentação. Um modelo de movimentação aleatória em que o indivíduo pode se movimentar para qualquer ponto do espaço com igual probabilidade é desconsiderado, uma vez que leva-se em conta a movimentação animal a partir de uma escala espacial e temporal fina, caso em que deslocamentos igualmente prováveis para todos os pontos no espaço seriam irrealistas.

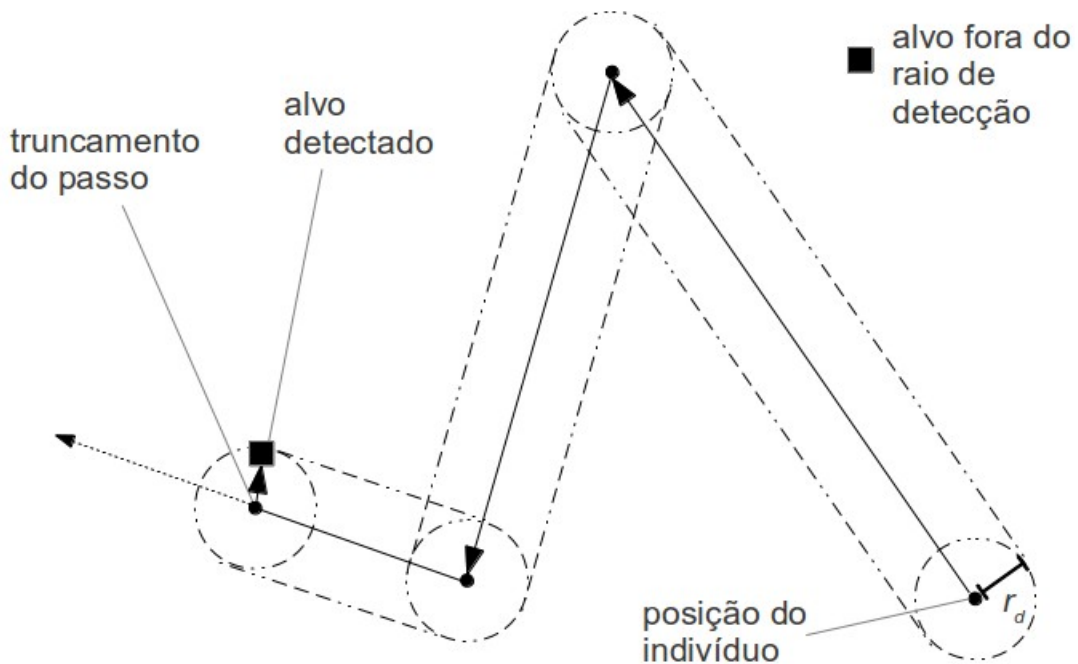


Figura 3 – Esquema de parte da trajetória de um indivíduo em duas dimensões, seguindo as regras dinâmicas apresentadas no texto. Alvos só são encontrados ao entrarem dentro do raio de detecção r_d do indivíduo, quando então o passo escolhido é truncado e o indivíduo se movimenta em direção ao alvo.

Adaptado de Wosniack (2012).

O espaço em que os animais se movimentam tem duas dimensões e consiste em um quadrado de lado $M = 10000r_d$. Supõe-se que a distribuição de alvos no ambiente se estende por distâncias muito maiores que o espaço criado, de forma que podem ser utilizadas condições de contorno periódicas nas simulações. Isso exclui do modelo a possibilidade de tratar de casos em que os recursos ou manchas de habitat estão localizados em uma pequena área limitada do espaço, mas deixam as simulações mais rápidas e fáceis de serem tratadas computacionalmente.

A especificidade de cada modelo aqui desenvolvido se relaciona ao problema ecológico que é abordado. No capítulo 2 é desenvolvido um modelo de indivíduos se movendo entre manchas de habitat, com o intuito que compreender os efeitos da interação entre animais e o espaço num ambiente progressivamente com menos habitat e mais fragmentado. No capítulo 3 são desenvolvidos modelos de forrageamento de ponto central: são estudadas estratégias ótimas de movimentação

em ambientes com diferentes níveis de recursos quando os animais precisam voltar para um ninho ou abrigo após o forrageamento, o que é de particular interesse quando leva-se em conta que a maioria dos estudos de quantificação de padrões de forrageamento é feita com animais nômades, que não possuem um ponto central para retornar.

2 UM GRANDE OU MUITOS PEQUENOS? MODELOS ESPACIALMENTE EXPLÍCITOS DE MOVIMENTAÇÃO ANIMAL EM PAISAGENS FRAGMENTADAS E O DELINEAMENTO DE ÁREAS DE CONSERVAÇÃO

(A big or a bunch? Spatially explicit models of animal movement in fragmented landscapes and the design of conservation areas)

RESUMO

Redução e fragmentação de habitat são dois dos principais processos de modificação de paisagem que influenciam a dinâmica e distribuição de populações animais. Com o intuito de compreender quais configurações espaciais de perda e fragmentação de habitat levam a menores distâncias percorridas entre fragmentos e a maiores taxas de sobrevivência, desenvolvemos dois modelos espacialmente explícitos de caminhadas de Lévy para simular indivíduos buscando por habitat. Os resultados mostraram que as situações que propiciam maior sobrevivência são as que apresentam mais habitat (ao invés de menos habitat) e caminhadas superdifusivas (em contraposição a caminhadas Brownianas) realizadas pelos indivíduos. No que diz respeito ao cenário de fragmentação, entretanto, os resultados dependem dos processos ecológicos em questão: muitos pequenos fragmentos minimizam a distância média percorrida para encontrar habitat quando consideramos somente a dispersão; ao contrário, um único grande fragmento propicia maiores taxas de sobrevivência quando outros processos ecológicos são considerados. Esses resultados teóricos têm importantes implicações para o planejamento de políticas de conservação e ressaltam a importância de combinar modelos realistas de movimentação animal com paisagens espacialmente explícitas.

Palavras-chave: perda de habitat, fragmentação de habitat, caminhadas de Lévy, caminhadas aleatórias, estratégias de movimentação animal, SLOSS, delineamento de reservas, conectividade, manchas de habitat, ecologia de movimento, modelo baseado em indivíduos (IBM).

2.1 INTRODUÇÃO

A perda e a fragmentação de habitat estão entre as principais causas das mudanças nos padrões de diversidade, distribuição e extinção de espécies (Diamond 1989, Millennium Ecosystem Assessment 2005). Esses processos têm ocorrido intensamente tanto nas escalas local como regional, em quase todos os biomas terrestres (Wade et al. 2003, Hansen et al. 2010). Em 2009, Ribeiro et al. (2009) relataram que, na Mata Atlântica brasileira, um dos *hotspots* de biodiversidade (Myers et al. 2000), mais de 80% dos fragmentos florestais são menores que 50 ha, a distância média entre fragmentos é grande (1440 m) e quase 75% da floresta está a menos de 250 m das bordas das manchas. Também, Riitters et al. (2002) mostraram que, nos Estados Unidos, menos de metade das florestas estão em paisagens com mais de 90% de cobertura vegetal e aproximadamente 60% é localizada a menos de 150 m das bordas. Nesse contexto, é central compreender como os animais interagem com o ambiente à sua volta e como as modificações espaciais alteram a dinâmica e sobrevivência das espécies.

A observação desses problemas levanta uma questão fundamental: quais são as melhores formas de se delinear áreas de conservação de maneira a aumentar a conectividade da paisagem e a viabilidade das populações? Por um lado, a ecologia espacial e a ecologia de paisagem têm focado principalmente no efeito das estruturas espaciais nos processos ecológicos para delinear cenários mais indicados para conservação (Fahrig 2005); por outro, estudos de ecologia de forrageamento têm focado nas consequências dos padrões de dispersão e movimentação na persistência de populações (Viswanathan et al. 2011). Avanços teóricos e empíricos relevantes foram feitos pela aplicação da teoria de biogeografia de ilhas (p. ex., Diamond 1975, Margules et al. 1982) e da teoria de metapopulações (Fahrig 1988b, 2007, Bascompte e Solé 1996, Etienne e Heesterbeek 2000), apesar de a maioria deles não considerarem explicita e simultaneamente o ambiente e os padrões de movimentação das espécies. Até o presente momento, estudos que abordaram o processo de movimentação animal em paisagens explícitas e fragmentadas tiveram como preocupação central a influência de diferentes estratégias de movimentação

na eficiência de busca por recursos (p. ex., Zollner e Lima 1999, de Knecht et al. 2007) ou estratégias ótimas que emergem em contextos de fragmentação (Reynolds 2012a), apesar de poucos indicarem implicações diretas para conservação (mas veja, p. ex., Marcot et al. 2012).

Padrões e processos de movimentação animal são elementos chave para a compreensão dos efeitos de redução e fragmentação de habitat na perpetuação das espécies que enfrentam essas modificações. Uma das principais técnicas para o estudo de padrões de movimentação animal insere-se na perspectiva de caminhadas aleatórias e consiste no registro de trajetórias animais forrageando ou migrando e posterior análise delas como trajetórias discretizadas. Esse procedimento transforma uma trajetória contínua em uma série de deslocamentos lineares (ou passos) entre os quais há variações angulares. O entendimento de padrões de movimentação animal começou com a hipótese de havia uma escala espacial característica de movimento para cada espécie, de forma que o animais realizariam caminhadas Brownianas (Gaussianas) com propriedades de difusão normal (p. ex., Skellam 1951, Levin 1974, 1976). Entretanto, um crescente número de estudos tem mostrado propriedades de invariância de escala no movimento de indivíduos de diversas espécies (isto é, não há uma escala espacial característica na distribuição de deslocamentos), o que leva a superdifusão (Viswanathan et al. 2011). Caminhadas e voos de Lévy, assim como caminhadas de Lévy truncadas, têm sido observadas em diversos tipos de habitat e para uma grande variedade de táxons, desde pequenos animais como zooplâncton (*Oxyrrhis marina*, Bartumeus e Levin 2008), caramujos (*Littorina littorea*, Seuront et al. 2007, e *Hydrobia ulvea*, Andrea Kölzsch et al., comunicação pessoal), abelhas (*Apis mellifera*, Reynolds et al. 2007b, 2007c) e mariposas (*Agrotis segetum*, Reynolds et al. 2007a), até grandes animais como albatrozes (*Diomedea exulans*, Humphries et al. 2012, Reynolds 2012b) e predadores marinhos (18 espécies, Sims et al. 2008, 2012, Humphries et al. 2010, Hays et al. 2012 mas ver também Edwards et al. 2012).

Caminhadas de Lévy são caracterizadas por conjuntos de pequenos passos separados por alguns não tão raros longos deslocamentos (Viswanathan et al. 1999, Codling et al. 2008, James et al. 2011). Matematicamente, elas correspondem a caminhadas aleatórias com uma distribuição uniforme de ângulos de virada e uma

distribuição de probabilidade de lei de potência para o comprimento dos passos (ℓ), $P(\ell) \sim \ell^{-\mu}$, onde o expoente de Lévy, μ , varia no intervalo $1 < \mu \leq 3$. Em uma perspectiva prática, a vantagem de utilizar o formalismo de caminhadas de Lévy reside no fato de um único parâmetro poder explicar toda uma família de comportamentos de movimentação: quando $\mu \geq 3$, a caminhada aleatória é estatisticamente similar a uma caminhada Browniana e o movimento é composto principalmente por passos em pequena escala; quando μ decresce, o movimento passa a ser superdifusivo, até um limite de caminhada em linha reta (movimento balístico) que emerge quando $\mu \rightarrow 1$. Valores de μ abaixo de 1 correspondem a distribuições de probabilidade não normalizáveis. Ainda, pesquisas teóricas têm mostrado que caminhadas de Lévy otimizam buscas e resultam em eficiências mais altas na detecção de alvos (alimento ou parceiros reprodutivos, por exemplo) em ambientes com pouca densidade desses alvos, comparado a outras estratégias de busca possíveis (Viswanathan et al. 1999, Bartumeus et al. 2002, Raposo et al. 2003). A maior parte dos estudos que quantificam movimentação animal têm focado nas atividades de forrageamento e reprodução, mas o processo de busca pode ser estendido para a busca por locais para formação de ninho, refúgios de predação ou habitat em geral (p. ex., Zollner e Lima 1999, Solé et al. 2005).

Uma das questões clássicas envolvendo o impacto da perda e fragmentação de habitat em populações animais e o planejamento para conservação é o SLOSS (FLOSS, ou dilema das ilhas; ver Capítulo 1): é um único (poucos) grande(s) ou muitos pequenos fragmentos mais eficientes para a conservação das espécies? Seria de se esperar que o melhor cenário é um ambiente pouco fragmentado e com muito habitat (Diamond 1975, mas veja Williams et al. 2005 para uma revisão), mas isso é mesmo verdade? Aqui nós reavaliamos essa questão identificando qual configuração de distribuição de habitat implica em maior sobrevivência dos indivíduos. Para isso, nós desenvolvemos modelos baseados em indivíduos (IBMs) de animais realizando caminhadas de Lévy truncadas buscando por habitat em ambientes espacialmente explícitos, nos quais foram variados os níveis de fragmentação e quantidade total de habitat. Os resultados mostram a importância relativa de tanto manchas de habitat grandes quanto pequenas para um planejamento eficiente para conservação.

2.2 MÉTODOS

A fim de estudar as consequências da perda e fragmentação de habitat para a persistência de organismos animais, desenvolvemos IBMs espacialmente explícitos. O espaço é modelado como regiões bidimensionais com condições de contorno periódicas (CCP), para evitar efeitos de borda das paisagens.

Nós consideramos perda de habitat como sendo a redução da quantidade total de habitat em uma paisagem e diferenciamos isso da fragmentação de habitat, entendida como a subdivisão da área de habitat em um determinado número de manchas ou fragmentos (Bender et al. 1998, Fahrig 2003). Os ambientes simulados consistem de paisagens binárias formadas por habitat e uma matriz inóspita de fundo. A área total de habitat é dividida em manchas circulares dentro das quais os animais podem se reproduzir, encontrar alimento e interagir com outros indivíduos. Essas manchas circulares são os únicos locais com as condições necessárias para a sobrevivência e persistência dos animais. Para manter a simplicidade do modelo, nós não incluímos estocasticidade demográfica; portanto, os indivíduos não podem morrer dentro das manchas, somente fora delas. Nós consideramos somente paisagens perturbadas com a quantidade total de habitat compondo entre 1 e 30% do ambiente. Esses são os níveis de quantidade de habitat para os quais o efeito de fragmentação de populações é mais drástico (Bascompte and Solé 1996, Fahrig 2001, 2002). Os níveis de fragmentação variaram entre 1 (baixo) e 50 (alto) manchas de habitat (Fig. 1A).

A movimentação animal é simulada por meio de caminhadas de Lévy truncadas, com o expoente de Lévy podendo variar entre 1,1 e 3, com incrementos de 0,05. Todas as distâncias são baseadas no raio de detecção do animal, r_d , uma variável que caracteriza a distância dentro da qual os animais podem detectar habitat. Variando o valor de r_d pode-se simular a maneira como diferente espécies percebem o mesmo nível de distribuição e quantidade de habitat. Os animais também possuem um comprimento máximo de passo, $\ell_{max} = 10000r_d$, valor para o

qual ocorre o truncamento da distribuição de Lévy. O espaço é modelado por regiões quadradas bidimensionais com lado $M = \ell_{max}$, de forma que os animais não podem buscar os mesmos locais quando realizam um determinado passo, mesmo com as CCP. Em cada ambiente, a posição inicial do animal e a localização dos centros das manchas de habitat são escolhidas aleatoriamente de uma distribuição uniforme.

Nós simulamos somente o movimento dos animais buscando por habitat entre manchas (dispersão) e não focamos no movimento dentro dos fragmentos. Há duas razões principais para essa escolha: (i) primeiro, a riqueza de comportamentos e atividades que os animais realizam dentro de áreas para eles apropriadas os levam a fazer diferentes formas de movimento, além de períodos devotados a reprodução, descanso, manipulação e ingestão dos alimentos nos quais não há movimentação; (ii) segundo, as evidências empíricas de caminhadas de Lévy advêm principalmente de estudos em ambientes com uma disponibilidade baixa de recursos (Viswanathan et al. 1999, 2000, Sims et al. 2012), que é justamente o caso do espaço entre fragmentos.

Para avaliar a influência da configuração espacial de habitat na sobrevivência dos animais, nós desenvolvemos dois modelos. Em ambos o valor do expoente de Lévy e os cenários de perda e fragmentação de habitat foram variados (Fig. 1A). Todos os modelos foram escritos em linguagem C e seus resultados foram analisados dentro do ambiente R 2.12.1 (R Development Core Team 2011).

O Modelo M1 teve como foco especificamente a dispersão animal e sua questão central era: qual é o cenário de perda e fragmentação de habitat que minimiza a distância percorrida entre manchas? Para responder essa questão, nós simulamos um indivíduo partindo de uma posição inicial e buscando por habitat até encontrar um fragmento. Esse processo foi repetido para 10^4 paisagens diferentes e a distância caminhada entre manchas foi quantificada. Em M1, cenários e estratégias de busca que resultavam em menores distâncias médias percorridas (d) correspondiam a maiores eficiências, na perspectiva da dispersão, uma vez que minimizavam a probabilidade de morte fora das manchas (causada por inanição ou predação, por exemplo).

No Modelo M2, nós incluímos implicitamente outros processos ecológicos como predação, competição e reprodução. A questão central desse modelo é: qual é

o cenário de perda e fragmentação de habitat que maximiza a sobrevivência animal? Nessas simulações, um indivíduo busca por habitat e, quando encontra uma mancha, ele entra no fragmento e lá permanece por um tempo t . Após esse período, devido a competição ou outros fatores, um animal (aquele que entrou na mancha ou um de seus descendentes) deixa a mancha em uma posição aleatória de sua borda e começa a buscar por outros fragmentos, e esse processo continua até um tempo total de simulação T , após o qual nós consideramos que os animais foram bem sucedidos ou sobreviveram (Fig. 1B). Se o animal volta ao mesmo fragmento que acabou de deixar, ele não entra no mesmo e continua sua busca por outros fragmentos, o que consiste em um processo de memória de curto prazo.

Como em modelos de caminhadas de Lévy a velocidade v dos animais é considerada aproximadamente constante (aqui nós ajustamos $v = 1$), percorrer uma dada distância corresponde a um incremento proporcional de tempo; aqui o tempo total de simulação é ajustado como $T = 10000M = 10^8 r_d$. O tempo que um animal permanece dentro de uma mancha (t) é proporcional à sua área, de acordo com

$$t = \frac{A_f}{A_T} T,$$

sendo as variáveis A_f e A_T a área do fragmento e a área total da paisagem ($A_T = M^2$), respectivamente, de forma que quanto maior os fragmentos mais tempo os animais permanecem em seu interior. Nós consideramos uma probabilidade constante de mortalidade D na dispersão entre manchas; como em M1, quanto mais os animais andam, mais propensos eles estão a ser predados ou morrer por inanição, por exemplo (apesar de isso ser considerado implicitamente em M1, uma vez que a mortalidade é desconsiderada e somente a distância percorrida entre fragmentos é contabilizada). Nós investigamos as situações em que $D = 0.01L/M$ e $D = 0.05L/M$, onde L é a distância total percorrida desde o ponto inicial (ou a borda da mancha visitada previamente) até a borda da nova mancha encontrada. Os experimentos de simulação foram repetidos 10^6 vezes e o número de sobreviventes foi contado. As médias (e desvios padrões, DP) do tempo de simulação (a soma do tempo de dispersão e residência dentro das manchas, até o indivíduo morrer ou o tempo T ser atingido), da distância percorrida entre cada par de manchas subsequentes e da distância percorrida durante toda a simulação (distância que os animais percorriam

somente na dispersão entre fragmentos, até sua morte ou até sobreviver o tempo T) também foram registrados. A sobrevivência animal foi calculada como a razão entre o número de sobreviventes e o número de simulações.

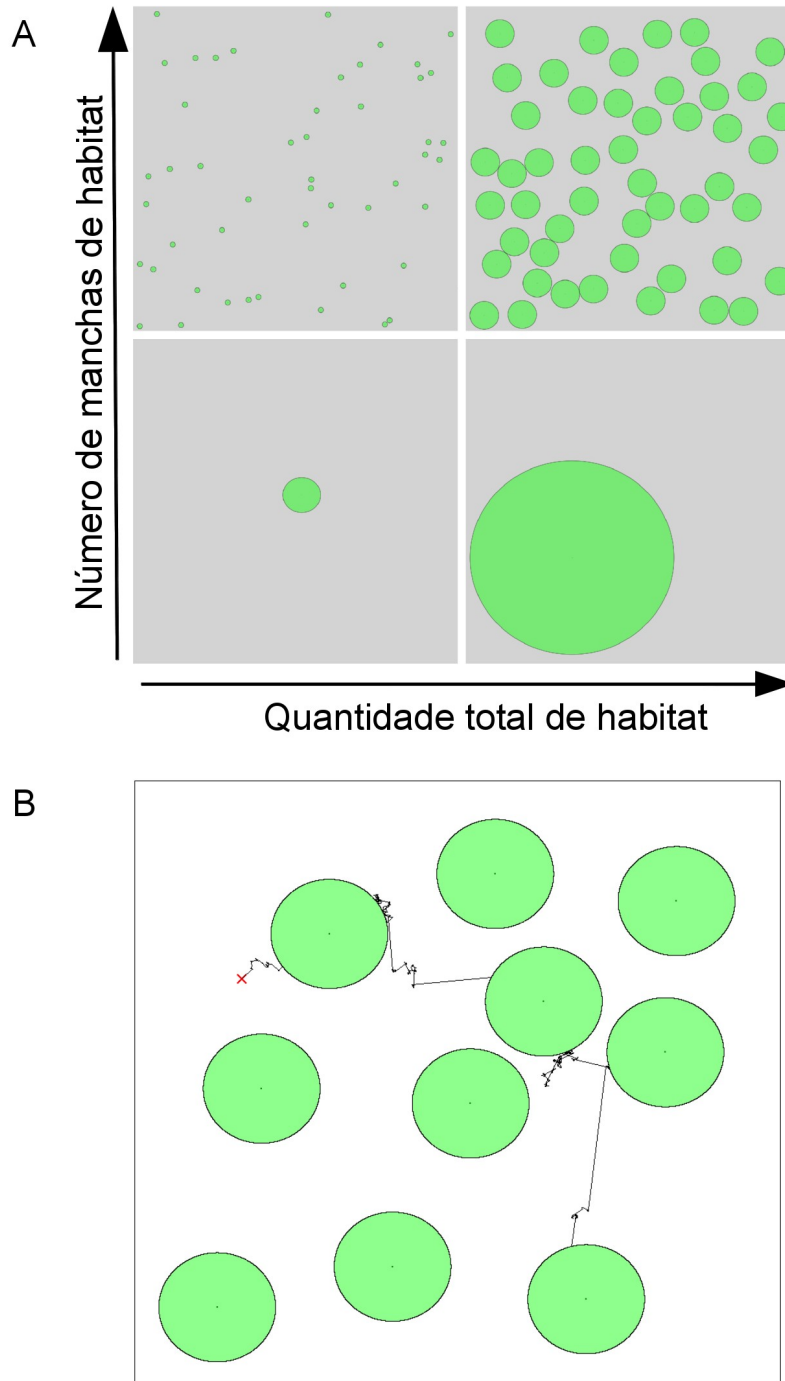


Figura 1 – (A) Quatro exemplos de cenários bidimensionais de redução e fragmentação de habitat utilizados neste estudo. Cada área circular (verde) representa uma mancha de habitat cercada pela matriz (cinza). As figuras representam os valores extremos de quantidade total de habitat (1 e 30% de área total nas figuras da coluna da esquerda e da direita, respectivamente) e os valores extremos de número de manchas (1 e 50 manchas nas linhas de baixo e de cima, respectivamente). O aumento da fragmentação e da quantidade total de habitat ocorre independentemente nos modelos. (B) Exemplo de trajetória de um indivíduo buscando por habitat em um desses cenários. O sinal “X” marca a posição inicial do animal.

2.3 RESULTADOS

Analisando exclusivamente a dispersão animal, no Modelo M1, quando se mantém o número de manchas constante, um aumento na quantidade total de habitat diminui a distância média percorrida entre manchas, d . O mesmo resultado ocorre quando a área total de habitat é mantida e o número manchas no qual ela é subdividida aumenta (Fig. 2); assim, d é minimizada para altos níveis de fragmentação e área total de habitat. A distância média também diminui quanto menor o valor do expoente de Lévy μ (caminhadas com maior proporção de passos longos). O DP da distância média viajada entre manchas segue o mesmo comportamento que d quando os parâmetros espaciais e de movimentação são variados (Apêndice A).

Os resultados do Modelo M2 também mostram que um aumento na quantidade total de habitat aumenta a sobrevivência dos animais; entretanto, um aumento no número de manchas diminui a sobrevivência. Ainda, a sobrevivência também diminui com o expoente de Lévy (Fig. 3; Apêndice B: Fig. B1-B2; as figuras 3 e B1-B5 apresentam os resultados para a probabilidade de mortalidade $D = 0.01L/M$; os resultados são qualitativamente os mesmos para taxas maiores de mortalidade ($D = 0.05L/M$; resultados não mostrados), apesar de as distâncias médias percorridas, tempo médio de simulação e taxas de sobrevivência serem menores, como esperado). O mesmo resultado foi observado para o tempo médio de simulação, que aumenta com a área total de habitat e diminui com o número de fragmentos e com o expoente de Lévy (Apêndice B: Fig. B5), justamente porque o tempo t dentro das manchas aumenta com seu tamanho. De forma geral, a variação da distância média percorrida entre manchas (e seu DP) com os parâmetros de simulação é similar à do Modelo 1 (Apêndice B: Fig. B3), isto é, a distância média percorrida entre pares de fragmentos é minimizada para altos níveis de fragmentação; entretanto, a distância média percorrida durante toda a simulação (a média da soma de todas as distâncias percorridas em cada simulação) é minimizada para níveis mais baixos de fragmentação (Apêndice B: Fig. B2; o mesmo ocorre para seu DP). Para as variáveis de distância, um pico de máxima distância média emerge

para expoentes de Lévy entre 2,5 e 3,0.

O efeito do processo de perda de habitat, sozinho, é mais intenso quando o nível de fragmentação é alto (Fig. 3B; Apêndice B: Fig. B2-A). Por outro lado, o efeito da fragmentação de habitat, somente, é maior quando há pouca área total de habitat – a diferença na sobrevivência entre cenários com 1 e 50 manchas chega a quase 40% para o nível mais alto de perda de habitat. Para animais que possuem uma taxa muito baixa de dispersão ($\mu \approx 3.0$), entretanto, todos os níveis de perda de habitat têm aproximadamente o mesmo efeito na sobrevivência e a maior diferença no efeito de fragmentação ocorre quando o número de manchas passa de 1 para 5 – quase 100% de diferença na taxa de sobrevivência (Fig. 3A; Apêndice B: Fig. B1, B2-B). Esse resultado indica que mesmo um pequeno nível de fragmentação tem um forte impacto na sobrevivência dos indivíduos se $\mu \geq 2$, o que vale pelo menos para uma parcela das espécies animais.

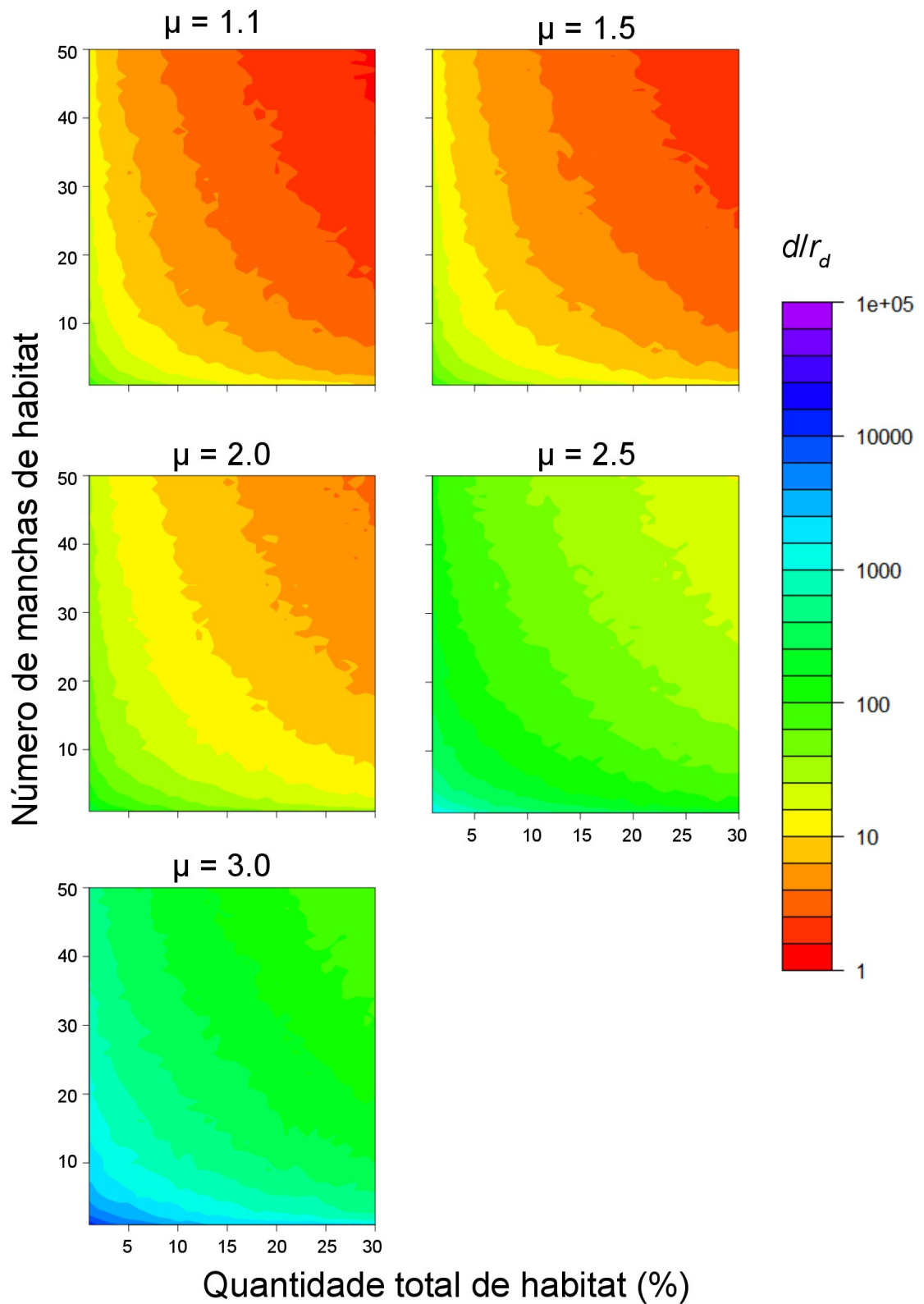


Figura 2 – Razão entre a distância média percorrida entre manchas (d) e o raio de detecção do animal (r_d), para diferentes valores de quantidade total de habitat e número de fragmentos. Analisando especificamente a dispersão animal, mais habitat distribuído em mais manchas é o

cenário que minimiza d .

2.4 DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram que, apesar do fato de a perda de habitat e as estratégias de movimentação terem um papel unidirecional na sobrevivência dos indivíduos, o cenário de fragmentação de habitat produz efeitos distintos na persistência dos indivíduos, dependendo dos fatores ecológicos em questão. Nós encontramos que um aumento na quantidade total de habitat sempre resulta em um aumento na eficiência de uma rede de manchas de habitat, seja por meio da diminuição da distância média percorrida pelos indivíduos quando viajando entre manchas (M1, Fig. 2; M2, Apêndice B: Fig. B3) ou do aumento de seu tempo de sobrevivência no ambiente (M2, Fig. 3, Apêndice B: Fig. B1-B2,B5). Esse resultado era esperado, dado que uma maior área de habitat aumenta a probabilidade de que o habitat seja encontrado pelos animais e diminui a probabilidade de morte nos percursos realizados na matriz. Da mesma forma, isto está de acordo com o que foi encontrado por outros estudos teóricos (modelos baseados em indivíduos e modelos de metapopulações; Hanski 1991, Bascompte e Solé 1996, Fahrig 2001) e empíricos (revisados por Bender et al. 1998 e Fahrig 2003). Solé et al. (2005) realizaram simulações de caminhadas de Lévy para animais capazes de acessar até três níveis de altura em uma parcela florestal da ilha de Barro Colorado, a maior altura determinando um limiar de altura de dossel; seus resultados indicam que espécies com limiares de altura de dossel mais altos (que possuem uma quantidade de habitat maior e mais conectada) apresentam eficiências de busca mais altas que espécies capazes de explorar somente os níveis mais baixos da floresta (espécies que utilizam principalmente áreas mais fragmentadas e esparsamente distribuídas de habitat), o que corrobora nossos resultados.

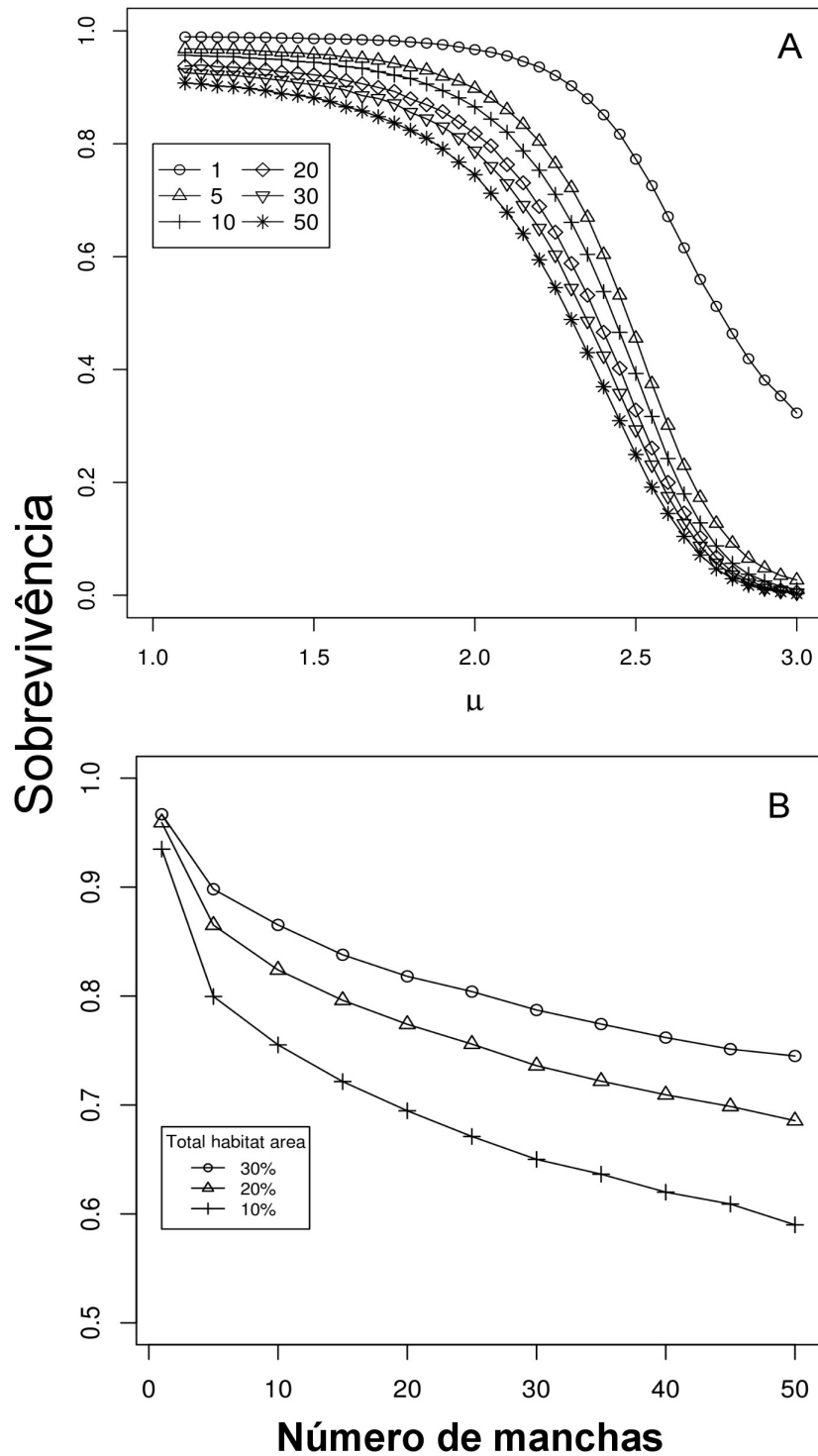


Figura 3 – Sobrevivência individual versus (A) o expoente de Lévy e (B) o número de fragmentos. Em A, a quantidade total de habitat é mantida constante e corresponde a 30% da área da paisagem e cada linha representa um número distinto de manchas em que essa quantidade de habitat é distribuída; em B, $\mu = 2,0$ (um animal se dispersando superdifusivamente) e cada linha representa um nível de perda de habitat.

As estratégias de movimentação animal também tiveram um papel importante, e nós mostramos que uma diminuição no expoente de Lévy μ sempre aumenta a eficiência de conservação de um conjunto de fragmentos, uma vez que leva a um decréscimo na distância média percorrida entre manchas (M1) e um aumento na sobrevivência animal (M2). Esse resultado deve-se à maior proporção de passos longos em caminhadas superdifusivas quando $\mu \rightarrow 1,1$, o que aumenta a taxa de encontro de fragmentos, quando comparado a caminhadas com $\mu \rightarrow 3$, caracterizadas principalmente por pequenos deslocamentos e uma sobre-exploração das mesmas áreas. Na mesma direção, Zollner e Lima (1999) encontraram que caminhadas menos sinuosas eram melhores que caminhadas mais tortuosas para diferentes níveis de área de habitat, taxa de mortalidade e configuração de paisagem, apesar de eles não terem variado a subdivisão de habitat e terem utilizado caminhadas aleatórias correlacionadas ao invés de caminhadas de Lévy truncadas. Solé et al. (2005) também mostraram que uma maior proporção de passos longos (menor expoente ótimo de Lévy) aumenta a taxa de encontro com habitat de espécies acessando limiares de altura de dossel mais baixos (ambiente com menor disponibilidade de habitat). A literatura indica que caminhadas de Lévy em ambientes com distribuições aleatórias, escassas e homogêneas de recursos são otimizadas quando o expoente de Lévy μ é próximo de 2 (Viswanathan et al. 1999). Nossos resultados diferem desses pois nós focamos somente na dispersão entre fragmentos de habitat; entretanto, quando caminhadas de Lévy são simuladas para avaliar a eficiência de buscas por alvos individuais (como alimento, por exemplo) em ambiente espacialmente heterogêneos e fragmentados, as vantagens dos passos longos na busca por manchas é balanceado pelas suas desvantagens quando buscando dentro das manchas. Dessa forma, um expoente ótimo de busca emerge entre 1 e 2 (Marina Wosniack, comunicação pessoal). Nossos resultados são válidos para escalas espaciais grandes, quando os animais se movem em paisagens amplas (comparadas com a distância pela qual percebem o ambiente), uma vez que nossas simulações consideram CCP. Entretanto, se houver um conjunto isolado de fragmentos e os animais encontrarem as bordas da paisagem em que esse conjunto está inserido, sendo levados para além das áreas adequadas de habitat, estratégias que privilegiem passos muito longos não são tão

eficientes e o expoente ótimo de Lévy deve ser maior.

Quanto ao impacto da fragmentação de habitat na sobrevivência e dispersão dos animais, nós temos diferentes regimes de respostas dependendo dos processos ecológicos focados. Quando somente a dispersão entre fragmentos é considerada, muitas pequenas manchas são mais eficientes que uma única, pois o habitat está mais espalhado no ambiente e a distância média percorrida para encontrar novos fragmentos é minimizada (M1, Fig. 2). Esse resultado é esperado e está de acordo com outras pesquisas envolvendo simulações (p. ex., Ovaskainen e Hanski 2004), apesar de sua importância não ter sido enfatizada por cientistas e responsáveis pelo planejamento de conservação como deveria (Haila 2002, mas ver Bodin et al. 2006), uma vez que grandes áreas são geralmente indicadas e selecionadas como prioridades de conservação. Ao contrário, quando outros processos ecológicos como predação, competição, reprodução e morte por inanição são considerados, uma única mancha de habitat é mais eficiente do que muitas pequenas porque provê maior tempo e taxa de sobrevivência (M2, Fig. 3, Apêndice B: Fig. B1,B2,B5). Nesse caso, o tempo que os animais ficam dentro das manchas é determinante para sua taxa de sobrevivência após um tempo T , já que os animais lá permanecem pela maior parte do tempo. Essa diferença está de acordo com um modelo geral de metapopulações desenvolvido por Etienne e Heesterbeek (2000): os cenários de fragmentação de habitat afetam a persistência das populações de maneira diferente, dependendo das medidas utilizadas para a persistência das populações.

Voltando ao SLOSS (FLOSS), nós relembramos algumas das sugestões que Diamond (1975) fez acerca de um sistema de reservas naturais indicado para maximizar a riqueza de espécies. Aplicando princípios derivados da teoria de equilíbrio de biogeografia de ilhas a uma paisagem composta de “ilhas” de habitat em um “mar” de habitat não adequado, Diamond sugeriu: (i) considerando a área total de habitat, uma reserva grande é melhor que uma pequena; (ii) do ponto de vista da fragmentação, “dada uma certa área total disponível para reservas em um habitat homogêneo, a reserva deveria ser dividida no menor número de peças possível” (Diamond 1975: p. 144, tradução livre); no que diz se refere à proximidade entre reservas, elas deveriam estar (iii) tão próximas uma da outra quanto possível e (iv) agrupadas de forma equidistante ao invés de dispostas linearmente. Mesmo

tendo enfrentado diversas críticas (p. ex., Margules et al. 1982, Simberloff e Abele 1982, Haila 2002, Williams et al. 2005), as ideias gerais apresentadas por Diamond permaneceram sendo utilizadas e defendidas como verdade no planejamento de conservação (Haila 2002). Nossos resultados corroboram a primeira sugestão, de forma que, quanto à quantidade total de habitat, nossa indicação é a mesma: uma paisagem com mais habitat disponível é mais eficiente na conservação das espécies do que uma paisagem com menos área de habitat.

Entretanto, a segunda sugestão não tem relação direta com o que encontramos. Nós afirmamos que, baseados nos nossos resultados, não há uma única resposta geral para o dilema das ilhas, pelo menos para animais móveis em ecossistemas terrestres. Pequenas manchas são importantes para aumentar a conectividade de sistemas ou mosaicos de fragmentos, pois diminuem as distâncias percorridas entre manchas de habitat e podem ser utilizadas pelos animais como pontos de parada e descanso (*stepping stones*) na dispersão entre áreas maiores de habitat, especialmente em paisagens muito fragmentadas (Bodin et al. 2006). Ao mesmo tempo, manchas grandes também são importantes como fontes mais estáveis de imigrantes, para aumentar a probabilidade de recolonização de fragmentos em que ocorreu extinção local e permitir a persistência das populações animais em longo prazo (Harrison e Fahrig 1995), já que elas são capazes de sobreviver por tempos mais longos dentro de manchas maiores, comparado a manchas pequenas.

As sugestões (iii) e (iv) de Diamond permanecem válidas na medida em que os animais estão em uma paisagem limitada na qual eles podem caminhar e migrar entre fragmentos, ou em que a rede de manchas de habitat na qual eles vivem é relativamente isolada de outras áreas adequadas para sua sobrevivência; esses são os casos nos quais uma maior proporção de passos longos não é eficiente como estratégia de busca. Entretanto, se nós consideramos paisagens maiores (simuladas com CCP), essas sugestões podem não ser válidas e uma quantidade de habitat espalhada em um número maior de fragmentos pode ser mais indicada. De qualquer forma, nas duas situações, é necessário considerar outros fatores ecológicos e de paisagem, assim como detalhes particulares do ambiente e das espécies envolvidas, e não somente características espaciais do ambiente.

Em paisagens reais, o processo de fragmentação frequentemente ocorre de maneira não aleatória (Keitt et al. 1997), principalmente quando as causas da fragmentação são antrópicas, o que pode modificar os desenhos mais indicados para redes de manchas de habitat. Entretanto, nós acreditamos que haveria poucas diferenças qualitativas nos nossos resultados se considerássemos um fragmentação com aglomeração de habitat. Zollner e Lima (1999) fizeram simulações de animais se movendo em ambientes com distribuições aleatórias, uniformes e agregadas de manchas; a principal diferença entre elas é que paisagens com configuração agregada mostram maior probabilidade de sucesso de dispersão, ainda que não haja diferenças qualitativas (ver ainda Ribeiro 2010). King e With (2002) mostraram resultados similares para simulações de dispersão aleatória, de primeiros vizinhos e de percolação em paisagens aleatórias e fractais (agregadas). Entretanto, ambos os trabalhos utilizaram a probabilidade de sucesso na dispersão como um indicador de desenhos preferíveis de paisagem e não incluíram em seus modelos outros processos ecológicos além da dispersão, nem outras medidas de persistência como o tempo e a probabilidade de sobrevivência.

Aqui a metodologia de combinar modelos realistas de movimentação animal com ambientes espacialmente explícitos sujeitos a modificações foi utilizada para abordar um questão teórica chave relacionada ao planejamento de conservação e manejo de ecossistemas. Os resultados apontam para a necessidade de avaliar as características específicas de cada paisagem real e da ecologia das espécies foco da conservação, uma vez que dificilmente há uma única escolha mais indicada para o delineamento de áreas de conservação. A metodologia pode ainda ser utilizada com dados de paisagens reais; a simulação de movimentação animal nesses mapas é uma ferramenta valiosa para a escolha de áreas prioritárias para conservação e para o desenvolvimento de ações de restauração. Além disso, sugere-se que pesquisas empíricas futuras que tenham o objetivo de avaliar os impactos da perda e fragmentação de habitat na persistência das espécies foquem explicitamente tanto nas características espaciais (tipos e qualidades de habitat, configuração espacial, corredores de tipos diferentes de habitat) como nas características de dispersão dos animais (formas de comportamento e padrões de movimentação em cada tipo de habitat e para cada atividade).

APÊNDICE A

Desvio padrão da distância média percorrida no Modelo M1.

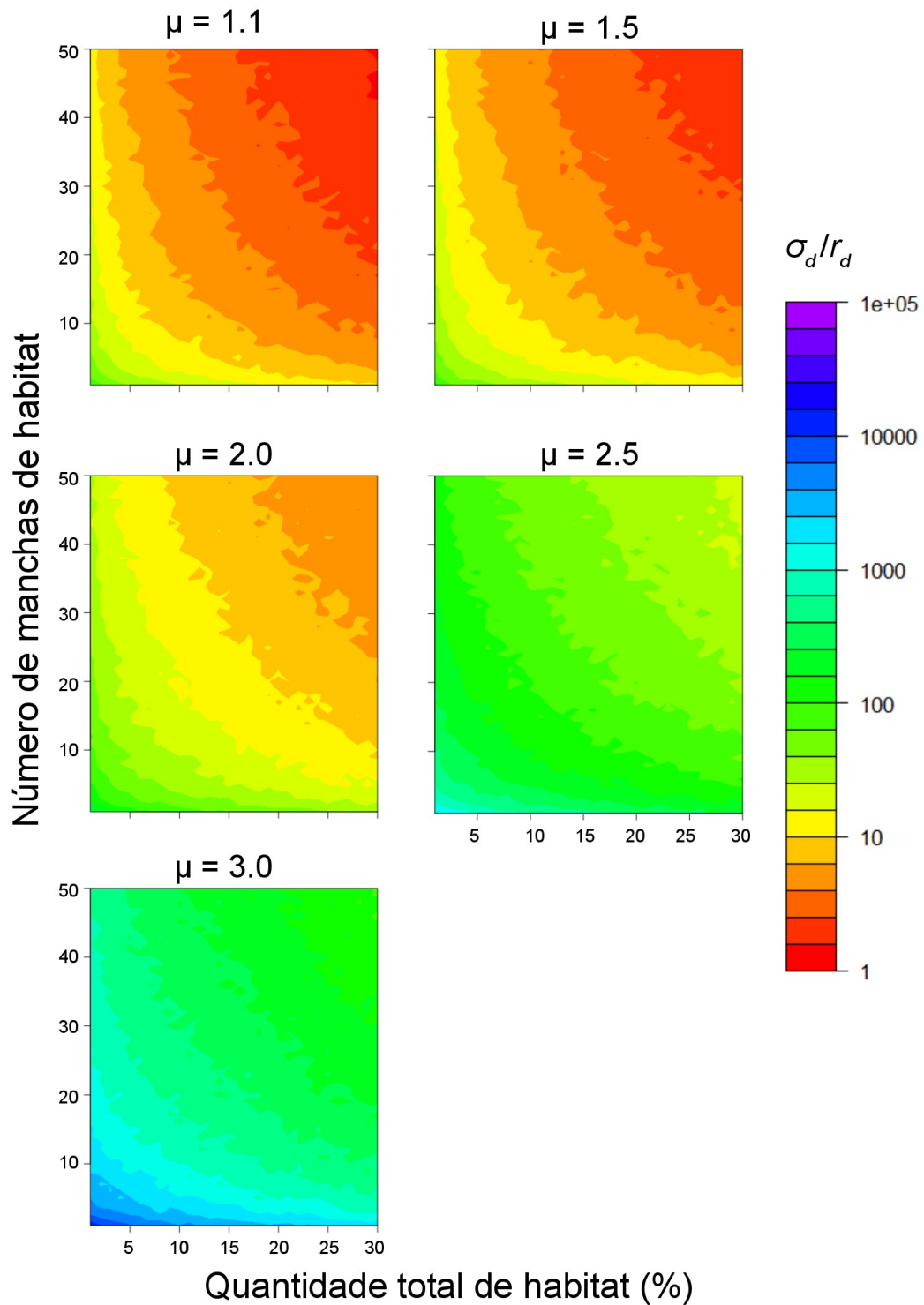


Figura A1 – σ_d/r_d , a razão entre o desvio padrão (DP) da distância média percorrida entre manchas de habitat (d) e o raio de detecção do animal (r_d), para diferentes valores de quantidade de habitat e número de manchas. Cada figura corresponde a um valor distinto do expoente de Lévy. A variação do DP da distância média percorrida com o número de manchas, área total de habitat e expoente de Lévy segue o mesmo comportamento da variação de d (Fig. 2).

APÊNDICE B

Resultados suplementares do Modelo M2: variação da sobrevivência animal, distância média percorrida entre manchas (d), distância total percorrida em cada simulação e tempo médio de simulação com o expoente de Lévy μ e com os cenários de fragmentação e perda de habitat.

Todos os resultados correspondem à média de 10^6 paisagens simuladas e a probabilidade de mortalidade é $D = 0.01L/M$. Para as figuras B3-B5, as distâncias e tempos são medidas em unidades do raio de detecção do animal, r_d .

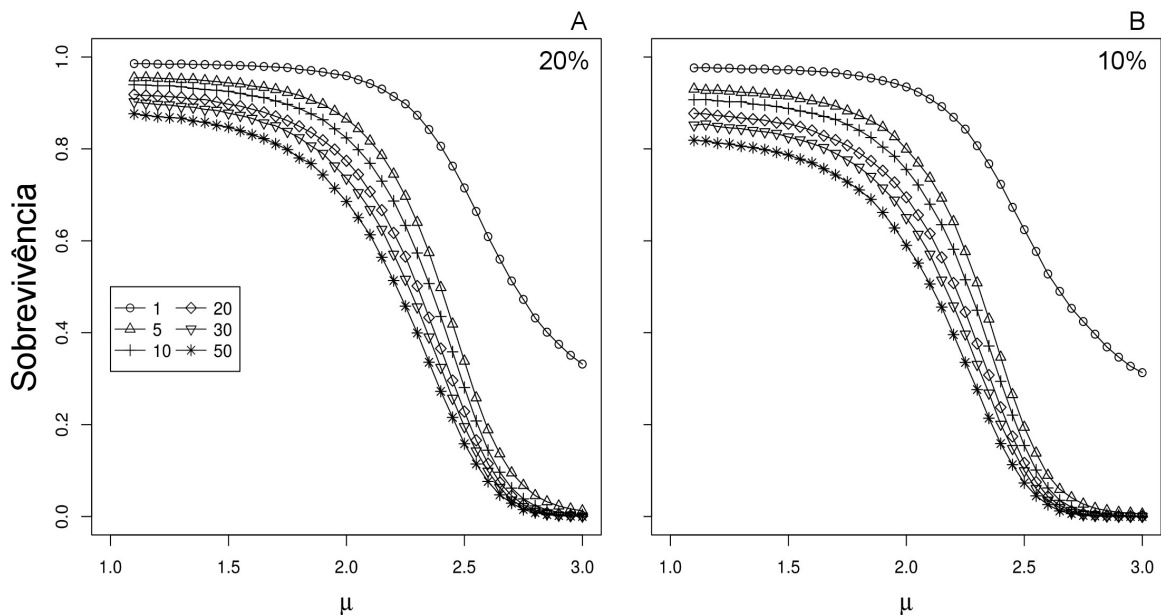


Figura B1 – Sobrevivência animal versus o expoente de Lévy μ quando a quantidade total de habitat corresponde a (A) 20% e (B) 10% da paisagem. Cada linha corresponde a um número diferente de manchas. As curvas seguem qualitativamente o mesmo comportamento das curvas para 30% de área total de habitat (Fig. 3A).

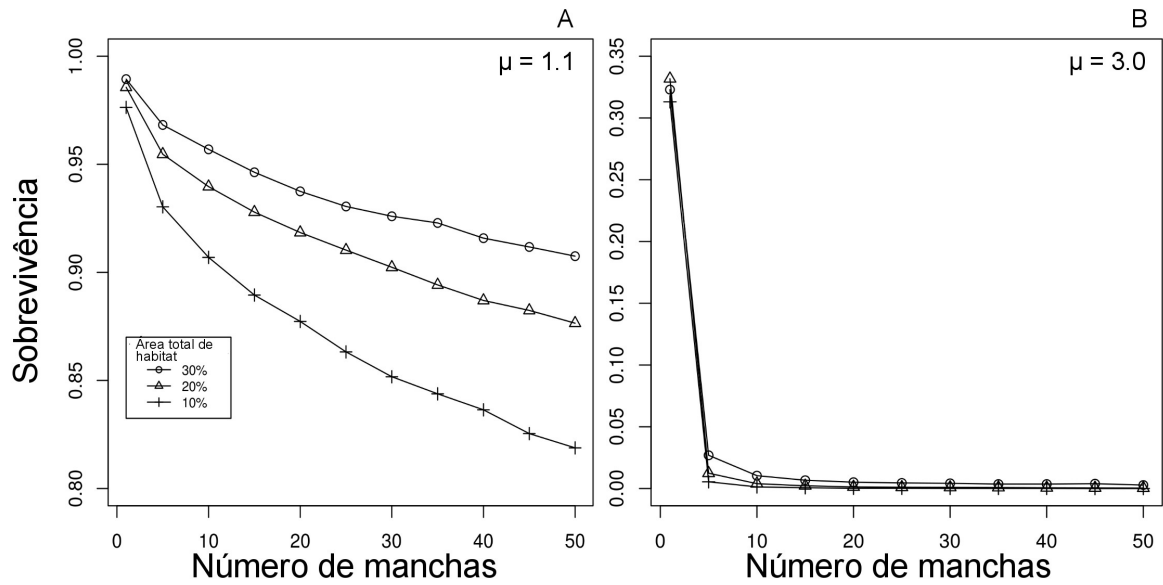


Figura B2 – Sobrevivência animal versus número de fragmentos quando o expoente de Lévy μ corresponde a (A) 1,1 (limite de movimentação balística) e (B) 3,0 (caminhada Browniana). Diferentes linhas correspondem a níveis distintos de quantidade total de habitat. As curvas seguem a mesma tendência das curvas para $\mu = 2,0$ (caminhada superdifusiva, Fig. 3B), apesar de em (B) a queda na sobrevivência a partir do aumento do número de manchas ser muito mais brusca.

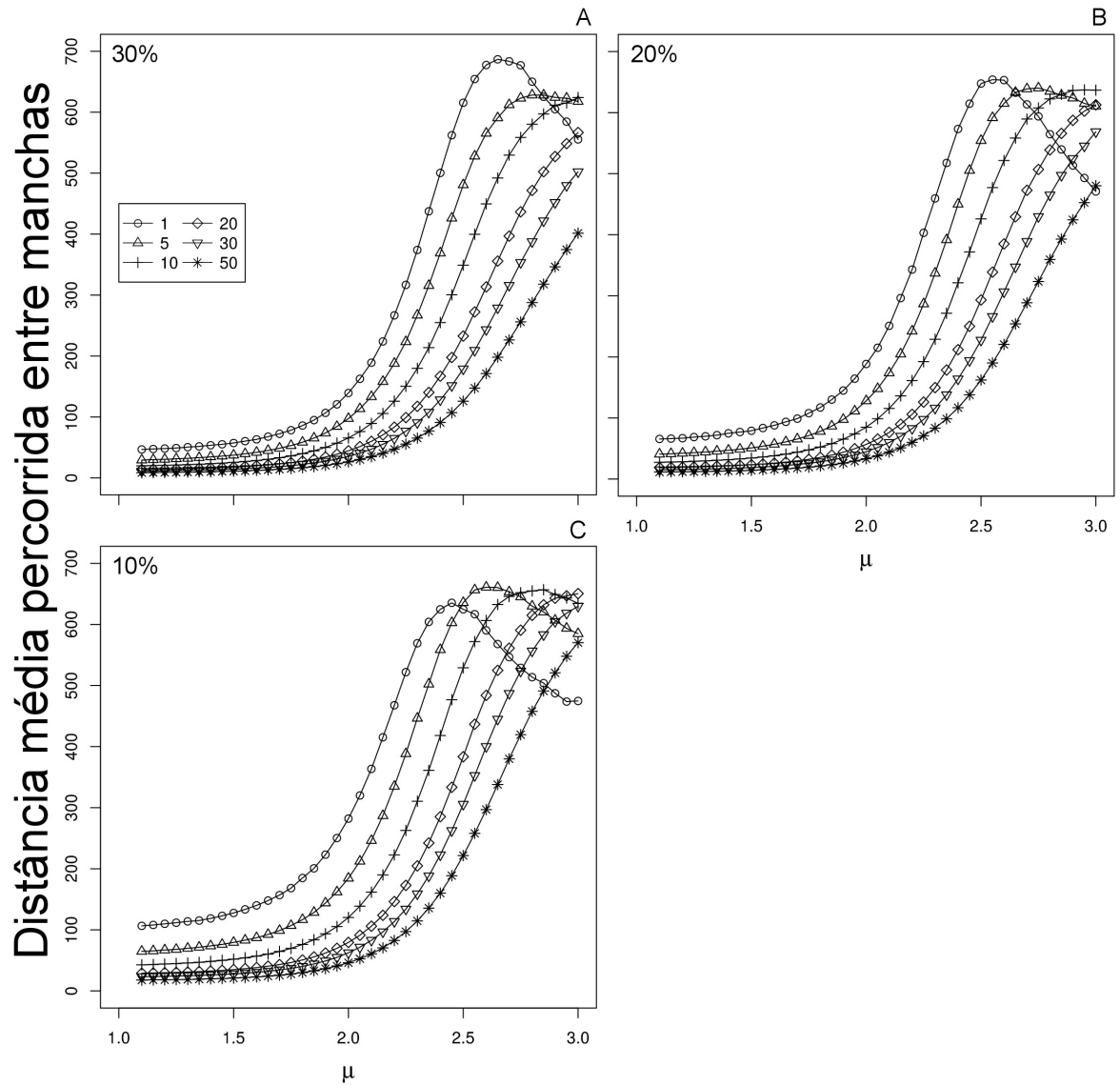


Figura B3 – Distância média percorrida entre cada par de manchas de habitat visitadas sucessivamente (d) vs. o expoente de Lévy μ para (A) 30%, (B) 20% e (C) 10% de área total de habitat. Cada linha corresponde a um número diferente de manchas.

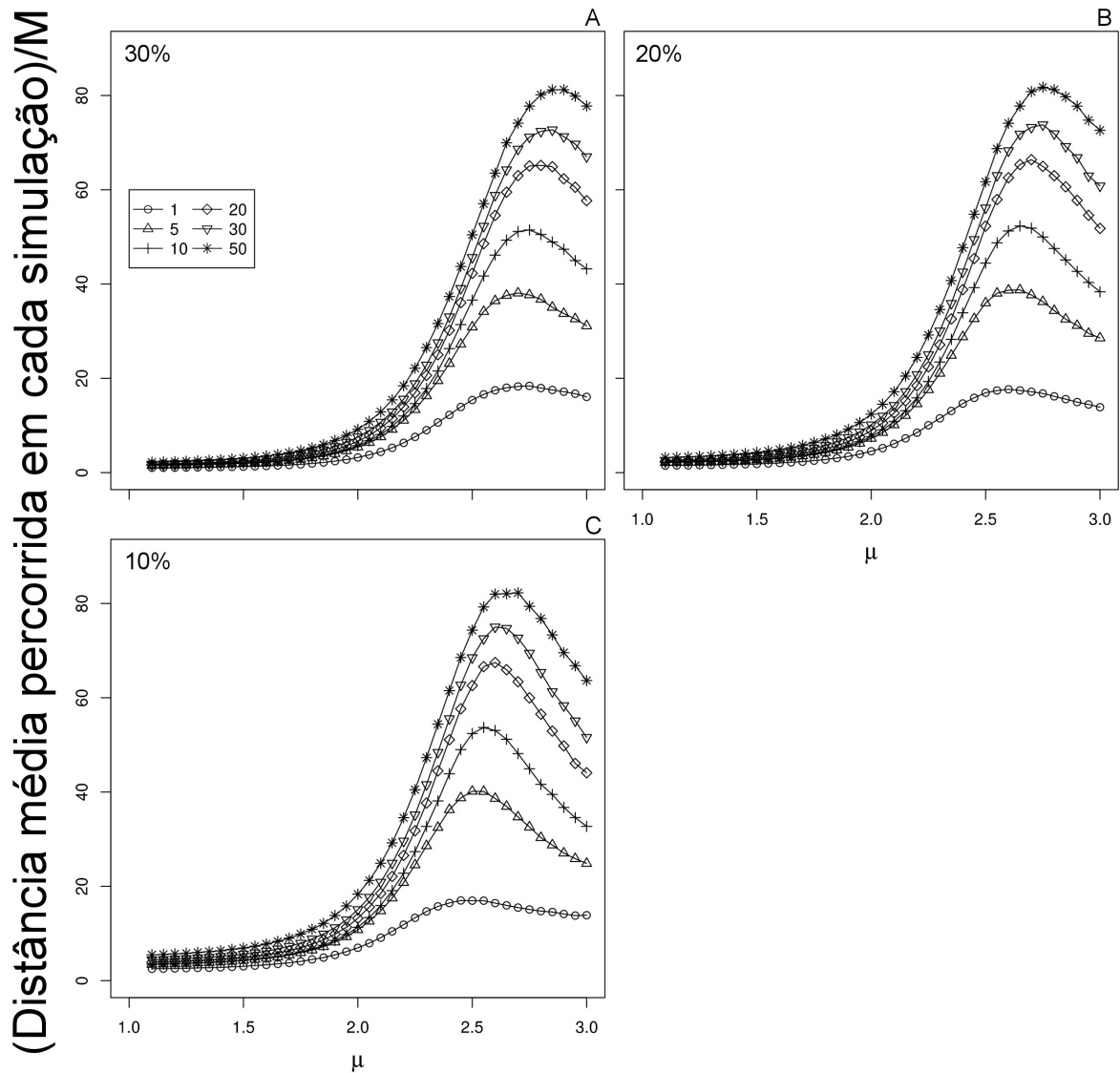


Figura B4 – Razão entre a distância média percorrida durante cada simulação (busca por todos os fragmentos em uma simulação, até a morte ou até o tempo total de simulação T) e o tamanho das paisagens simuladas M vs. o expoente de Lévy μ para (A) 30%, (B) 20% e (C) 10% de área total de habitat. Cada linha corresponde a um cenário diferente de fragmentação. Os níveis mais baixos de fragmentação apresentam menores distâncias médias percorridas, uma vez que os indivíduos permanecem mais tempo dentro das manchas e menos tempo fora delas, buscando por outros fragmentos.

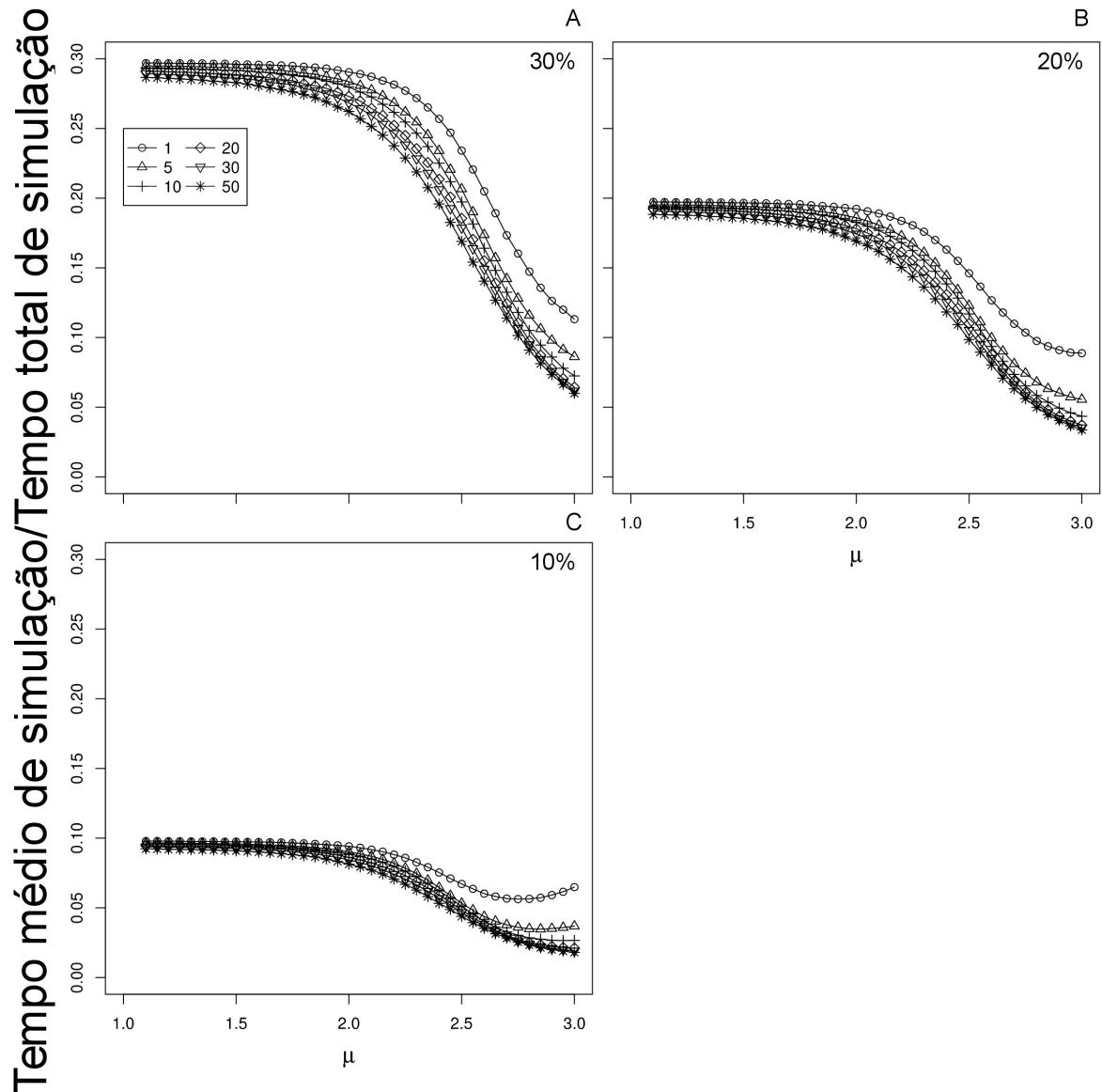


Figura B5 – Razão entre o tempo de simulação médio (média de tempo até que o animal morra ou que a simulação acabe) e o tempo total de simulação T vs. o expoente de Lévy μ para (A) 30%, (B) 20% e (C) 10% de área total de habitat. Para essas simulações, o tempo total de simulação é $T = 10000M = 10^3 r_d$. Cada linha corresponde a um cenário diferente de fragmentação. Como para as curvas de sobrevivência dos indivíduos, o tempo médio de simulação é maior para níveis menores de fragmentação e altos níveis de quantidade total de habitat, já que os animais permanecem mais tempo dentro das manchas e a taxa de mortalidade é minimizada.

3 ESTRATÉGIAS ÓTIMAS DE BUSCA NO CONTEXTO DO FORRAGEAMENTO DE PONTO CENTRAL

(Optimal search strategies for central-place foragers)

RESUMO

1. Uma questão central em ecologia de forrageamento é entender como os animais interagem com seu ambiente quando buscam recursos, bem como o tipo de estratégia de forrageamento que aumenta sua eficiência no encontro de alvos e na aquisição de energia.
2. Apesar de diversas espécies manterem áreas de vida relativamente estáveis e realizarem forrageamento de ponto central, as pesquisas envolvendo a identificação e análise de padrões de forrageamento têm focado principalmente em espécies nômades. No caso de forrageadores de ponto central, qual é a estratégia ótima de movimento e como ela está relacionada com a densidade de recursos no espaço e com a restrição de distâncias que os indivíduos podem percorrer?
3. Três modelos de forrageamento de ponto central, baseados em indivíduos, foram desenvolvidos neste estudo utilizando a abordagem de caminhadas de Lévy truncadas, estratégias de busca caracterizadas por distribuições de probabilidade de cauda longa (leis de potência) para os comprimentos de passos e que têm sido sugeridas como estratégias ótimas de busca para uma ampla gama de espécies.
4. Nossos resultados indicam que, contrariamente às caminhadas Brownianas que são esperadas quando animais nômades forrageiam em ambiente denso em recursos, caminhadas com maior proporção de passos longos emergem como estratégias de movimentação ótimas para forrageadores de ponto central, quando a densidade de recursos é alta ou há uma forte limitação de distância que mantém os animais próximos de seus ninhos. Quando a densidade de recursos é baixa, entretanto, uma estratégia ótima clássica $\mu \approx 2$ pode emergir.
5. De maneira geral, a introdução da necessidade de retorno ao ninho/toca leva a diferenças qualitativas nas estratégias ótimas de busca comparadas àquelas

esperadas para animais nômades. Essa formulação aproxima, em uma mesma base teórica, a análise de movimentação animal e o comportamento de forrageamento de ponto central, o que é fundamental para identificar padrões de uso do espaço e áreas de vida para espécies que seguem esse comportamento.

Palavras-chave: forrageamento de ponto central, área de vida, efeitos de memória, estratégias de movimentação, forrageamento ótimo, caminhada aleatória, caminhadas de Lévy truncadas.

3.1 INTRODUÇÃO

Todas as vezes que um animal deixa a estabilidade de seu ninho, toca ou abrigo para forragear, se depara com uma grande variedade de incertezas: ele precisa encontrar alimento em um ambiente sobre o qual por vezes tem pouca informação e no qual os recursos estão heterogeneamente distribuídos; ao mesmo tempo, pode ser necessário que o indivíduo evite predadores e competidores. Em um dado momento de sua atividade de forrageamento, como pode um animal saber se deveria continuar ou parar sua busca? Uma das principais teorias em ecologia que abordou o problema de animais buscando por comida para sobreviver é a teoria de forrageamento ótimo (TFO; MacArthur e Pianka 1966, Pyke 1984). A TFO considera que o comportamento dos animais maximiza a taxa de encontro com os alvos de sua busca e permite que os organismos obtenham o máximo de energia que o ambiente pode oferecer (Pyke 1984).

Recentemente, um grande esforço tem sido feito para mensurar padrões de forrageamento animal com o objetivo de compreender como os indivíduos interagem com seu entorno (Araujo et al. 2010; também revisado em Viswanathan et al. 2011). A maioria dessas pesquisas se inserem dentro da perspectiva de modelos de caminhadas aleatórias (Bartumeus e Catalan 2009), a qual é válida uma vez que a informação que um animal possui sobre seu ambiente é limitada. Essa abordagem considera a movimentação animal a partir de trajetórias discretas: séries de

deslocamentos (denominados “passos”) separados por eventos de reorientação (descritos por ângulos de virada), o que permite analisar as trajetórias animais utilizando somente alguns poucos parâmetros (Turchin 1998, Benhamou 2004). Apesar de ser aleatória, a sinuosidade das caminhadas pode diferir para diferentes táxons e uma diversidade de estratégias ótimas de busca pode surgir em diferentes contextos, dependendo das distribuições de comprimentos de passos e ângulos de virada associadas a elas. Caminhadas de Lévy são caminhadas aleatórias com invariância de escala, caracterizadas por distribuições de probabilidade com caudas longas para os comprimentos de passos e distribuições uniformes para os ângulos de virada. Nessas caminhadas, os comprimentos de passo l vêm de uma família de distribuições de probabilidade $P(l)$ em forma de lei de potência, nas quais $P(l)$ é proporcional a $l^{-\mu}$, com $1 < \mu \leq 3$. Com essa formulação, várias estratégias de movimentação podem ser representadas: se o expoente de Lévy μ é variado, a sinuosidade das caminhadas muda desde movimentos aproximadamente em linha reta (caminhadas balísticas; $\mu \rightarrow 1$) até movimentos Brownianos com difusão simples, descritos principalmente por pequenos passos ($\mu \geq 3$; James et al. 2011). Valores intermediários de μ correspondem a misturas de longas relocações com conjuntos de pequenos passos.

Uma pesquisa recente com duas espécies de albatrozes mostrou que esses animais realizam caminhadas de Lévy com $\mu \approx 2$ quando a densidade de presas é baixa no ambiente, mas muda para caminhadas Brownianas à medida que a densidade de presas aumenta (Humphries et al. 2012). Isso significa que, em ambientes escassos de recursos e desconhecidos para os animais, os animais utilizam uma combinação de muitos passos curtos e alguns passos longos ($\mu \approx 2$), estratégia que permite tanto uma fase de busca intensiva como uma extensiva. Quando os recursos são abundantes, uma caminhada composta exclusivamente por pequenos passos ($\mu \approx 3$) parece ser mais eficiente pois a distância média entre itens alimentares é curta. Os mesmos resultados foram encontrados para cabras (de Knegt et al. 2007) e tubarões (Sims et al. 2012), e simulações de animais em atividade de forrageamento sugerem que esse é um padrão de otimização de estratégias em diferentes contextos (Viswanathan et al. 1999). Além disso, evidências para distribuições de lei de potência e lei de potência truncada para os

comprimentos ou durações de passos em algumas situações também foram encontradas para outros táxons, desde abelhas (Reynolds et al. 2007b, 2007c), afídeos (Mashanova et al. 2010) e moscas de fruta (Reynolds e Frye 2007) até macacos-aranha (Ayala-Orozco et al. 2004), cervos (Focardi et al. 2009) e predadores marinhos (Sims et al. 2008, Humphries et al. 2010, Hays et al. 2012, mas Edwards et al. 2012 mostra alguns problemas nos métodos estatísticos utilizados para inferir caminhadas de Lévy e estimar valores de μ para animais marinhos).

No entanto, a maior parte dos animais cujos padrões de forrageamento foram quantificados são nômades, isto é, eles não necessariamente retornam para um local central após forragear. Uma exceção é a pesquisa de Reynolds et al. (2007a, 2007b), a qual identificou caminhadas de Lévy em abelhas forrageando após fontes alimentares conhecidas terem sido exauridas e abelhas artificialmente deslocadas de seu ninho buscando por ele novamente. Ainda assim, não avaliaram os padrões de movimento (tampouco a eficiência de busca) dos animais como um todo, desde que o indivíduo saía da colônia, forrageavam e então retornavam. Diversas espécies de aves (p. ex., Aronson e Givnish 1983), mamíferos (p. ex., Benhamou 1997) e insetos (p. ex., Müller & Wehner 1994; Reynolds et al. 2007b) possuem algum tipo de ninho ou abrigo do qual não se distanciam muito ao realizar suas atividades diárias. Algumas delas são capazes de encontrar o caminho de volta relativamente bem utilizando sistemas de “integração da trajetória” (do inglês, *path integration*; p. ex., Wehner e Srinivasan 1981). Para esses animais que necessitam retornar para um ponto central, as estratégias ótimas podem variar substancialmente, já que quanto mais distante um indivíduo está de seu ninho, menos vantajoso é dar longos passos para longe deste. Qual é a estratégia ótima para forrageadores de ponto central? Se eles precisam retornar, há uma distância ótima de busca, além da qual não é mais vantajoso continuar buscando, mesmo se nenhum alimento tiver sido encontrado?

Muitas pesquisas têm investigado padrões de forrageamento de ponto central (Houston and McNamara 1985, Bovet and Benhamou 1991, Ropert-Coudert et al. 2004) e comportamento de formação de área de vida (veja Börger et al. 2008 e as referências neste artigo) usando, por exemplo, efeitos de memória (p. ex.,

Benhamou 1994; Van Moorter et al. 2009), atração por um ponto focal e interações dos indivíduos com o ambiente e com outros indivíduos (p. ex., Moorcroft et al. 2006, Moorcroft e Barnett 2008). Porém, até onde sabemos, somente dois estudos focam em parâmetros específicos dos padrões de movimentação animal, os quais podem ser estimados de dados empíricos e comparados com as previsões desses modelos mecanísticos, em especial dentro da perspectiva de caminhadas de Lévy. O primeiro desses estudos (Reynolds 2008) é um modelo de buscadores realizando *loopings* de Lévy, os quais consistem em deslocamentos em linha reta orientados de forma aleatória (bem como os retornos até o ponto inicial) com comprimentos decorrentes de uma distribuição de lei de potência. Esse modelo, no entanto, aborda o problema de indivíduos buscando pelo ninho a partir de sua estimativa de onde ele estaria e não considera caminhadas complexas que os animais realizam quando saem dos ninhos e buscam por fontes alimentares desconhecidas. O outro estudo foi conduzido por Giuggioli e Bartumeus (2012), que relacionam fidelidade espacial com representações de movimento animal de caminhadas de Lévy usando equações fracionárias e espaçotemporais de difusão.

Aqui nós desenvolvemos modelos baseados em indivíduos para forrageamento de ponto central utilizando caminhadas de Lévy truncadas. Supõe-se que os animais possuem um tipo específico de memória: eles sabem exatamente onde se localiza o ninho e podem retornar para lá. Os indivíduos são simulados com e sem limites de distâncias máximas a serem percorridas desde o ninho, e em ambientes com diferentes níveis de densidade de recursos. A eficiência de busca e as propriedades estatísticas do movimento são registradas e comparadas com os resultados para animais nômades. A compreensão de padrões de busca para forrageadores de ponto central é importante para estimação de suas áreas de vida. Além disso, entender como diferentes qualidades de habitat influenciam a eficiência de forrageamento e as decisões de animais com essas características é central para se determinar áreas de conservação eficientes, dentro das quais indivíduos dessas espécies possam persistir.

3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

Nós desenvolvemos modelos de forrageamento de ponto central baseados em caminhadas de Lévy truncadas utilizando três parâmetros: r_d , o comprimento de passo mínimo escolhido e raio de detecção dentro do qual o indivíduo pode localizar um item alimentar; ℓ_{max} , o comprimento máximo de passo e truncamento da distribuição de lei de potência para os comprimentos de passos; e μ , o expoente de Lévy, que descreve a sinuosidade das trajetórias. Todos os eventos de busca iniciam e acabam no mesmo ponto, o ninho ou ponto central do animal. As regras de busca são similares às de Viswanathan et al. (1999): (i) os indivíduos buscam por alimento dentro de um raio r_d e, se encontram alvos, andam em linha reta em direção a ele; (ii) se nenhum item alimentar for encontrado, eles escolhem uma direção de movimento segundo uma distribuição uniforme e um comprimento de passo ℓ_i de uma lei de potência truncada (caracterizada por r_d , ℓ_{max} e μ) e percorrem essa distância constantemente buscando por alimento dentro de um raio r_d ; (iii) se eles encontrarem um item alimentar, o passo é truncado e o indivíduo continua de acordo com (i); caso contrário, após finalizar o passo escolhido a busca continua a partir de (ii; ver Fig. 3 do Capítulo 1). Nós modelamos indivíduos que podem carregar somente um item alimentar, como algumas espécies de formigas e abelhas (Hölldobler e Wilson 1990, Seeley 1995). Ademais, os animais têm uma forma de memória: eles sabem exatamente onde o ponto central é e, após encontrar alimento ou alcançar um certo limite de distância (veja abaixo), eles retornam em linha reta para o ninho por meio de um mecanismo de integração de caminho (Fig. S12).

Neste trabalho propomos três modelos (Tabela 1). O modelo zero (M0) é um modelo nulo (sem restrições) de forrageamento de ponto central: o animal retorna para o ninho somente quando encontra um item alimentar. Nesse caso, assumiu-se que ℓ_{max} é 10^4 maior que o raio de detecção r_d . Os modelos um e dois (M1 e M2) consideram um limite de distância L (para M1, ou D para M2) para testar se a estratégia de busca pode ser ótima mesmo se alguns eventos de busca são abortados sem que nenhum item alimentar seja encontrado. Em tais modelos, se o indivíduo não encontrar alimento antes de percorrer uma distância total L (soma

escalar de todos os deslocamentos; modelo M1) ou de atingir uma distância D do ninho (distância euclidiana; modelo M2), ele para seu último passo escolhido e retorna para o ninho buscando alvos nessa linha reta (ver Fig. S12 para ilustração de trajetórias). Isso é equivalente a assumir uma área de vida máxima circular de raio L (para M1, D para M2) para os indivíduos, centrada em seu ninho ou abrigo. Nesses casos, o comprimento de truncamento l_{max} corresponde a L e D e seus valores são variados como parâmetros livres nas simulações (Tabela 1; Tabela S1). No modelo M0, os animais estão inseridos em um ambiente quadrado de dimensão $10000r_d$ (10^4 vezes o raio de detecção dos animais) com condições de contorno periódicas (mas em que a distância total real é considerada no retorno ao ninho). Já no modelo M1 (M2) o ambiente consiste em um círculo de raio L (D).

A densidade de recursos no ambiente é constante e controlada pelo parâmetro λ , que representa o livre caminho médio entre alimentos [aqui nós utilizamos $\lambda = \rho^{-1/2}$, com ρ sendo a densidade de itens alimentares no espaço (análogo à abordagem de Viswanathan et al. 1999)]. Para cada combinação de parâmetros, 20000 ambientes com itens alimentares distribuídos aleatoriamente foram criados, e 50 eventos de busca foram realizadas em cada um ($N = 10^6$ simulações). Uma vez que o alimento é encontrado, é consumido e desaparece do ambiente; outro alvo é aleatoriamente recolocado no ambiente para manter a densidade de recursos constante.

Para cada modelo, os valores de μ e λ (e L ou D para os modelos M1 e M2) foram variados (veja a Tabela S1 para o conjunto completo de valores dos parâmetros) e todas as variáveis de distância foram medidas como elas eram percebidas pelos animais, o que dá generalidade de escala para os modelos. A eficiência de busca (η) foi medida como a razão entre o número total de itens alimentares encontrados e a distância total percorrida em todos os eventos de busca para uma combinação de parâmetros:

$$\eta = \frac{\text{número de itens alimentares}}{\text{distância percorrida}}$$

Somado a isso, algumas propriedades das buscas também foram medidas, como as distâncias percorridas (distância total e distâncias percorridas exclusivamente nas fases de busca e retorno para o ninho) e número de itens alimentares encontrados (número total e, para os modelos M1 e M2, o número de itens alimentares

encontrados exclusivamente nas fases de busca e retorno). Essas variáveis foram utilizadas para identificar estratégias ótimas de busca e compará-las com estratégias tomadas por animais nômades.

Tabela 1. Descrição dos três modelos de forrageamento de ponto central.

Modelo	Restrição de distância na estratégia de busca	Especificidades do modelo
M0	–	Modelo nulo, sem restrições
M1	$\sum \ell_i = L$	Restrição: distância total máxima que o animal pode caminhar
M2	$ \vec{r}_f - \vec{r}_n = D$	Restrição: distância máxima a que o animal pode chegar do ninho

ℓ_i = comprimentos dos passos; r_f = posição final do animal; r_n = posição do ninho.

3.3 RESULTADOS

Para os três modelos, a eficiência de busca para forrageadores de ponto central aumentou com a densidade de recursos (Fig. 1, 2, S9-S11). Com uma diminuição no livre caminho médio λ , a distância média percorrida para encontrar um item alimentar é minimizada (compare as figuras em Fig. 1, e também as escalas da eficiência de busca na Fig. 2 e nas figuras S9 A, S10 A, S11 A para os diferentes valores de λ/r_d) e a eficiência de busca maximizada. No modelo sem restrições (modelo M0) as estratégias ótimas de movimentação emergiram para trajetórias aproximadamente em linha reta ($\mu \rightarrow 1$; veja as duas curvas de cima na Fig. 1, para as quais $\lambda/r_d = 5, 10$). Isso ocorre porque, como a distância entre alvos é pequena, o modo mais rápido de se chegar a um deles é andando diretamente em sua direção, e qualquer aumento na sinuosidade da trajetória (com $\mu \rightarrow 3$) leva a distâncias percorridas mais altas, em média (veja as duas curvas de baixo nas figuras S1 A, C). Uma vez que o livre caminho médio aumenta (menor densidade de recursos),

entretanto, caminhos mais em linha reta produzem alguns passos excessivamente longos nos quais itens alimentares não são encontrados e que levam os indivíduos a sítios distantes do ninho (Fig. S1 A, B, D, E). Dessa forma, em ambientes com escassez de recursos, trajetórias com menores proporções de deslocamentos longos são melhores e $\mu \approx 2$ passa a ser a estratégia ótima de forrageamento (Fig. 1).

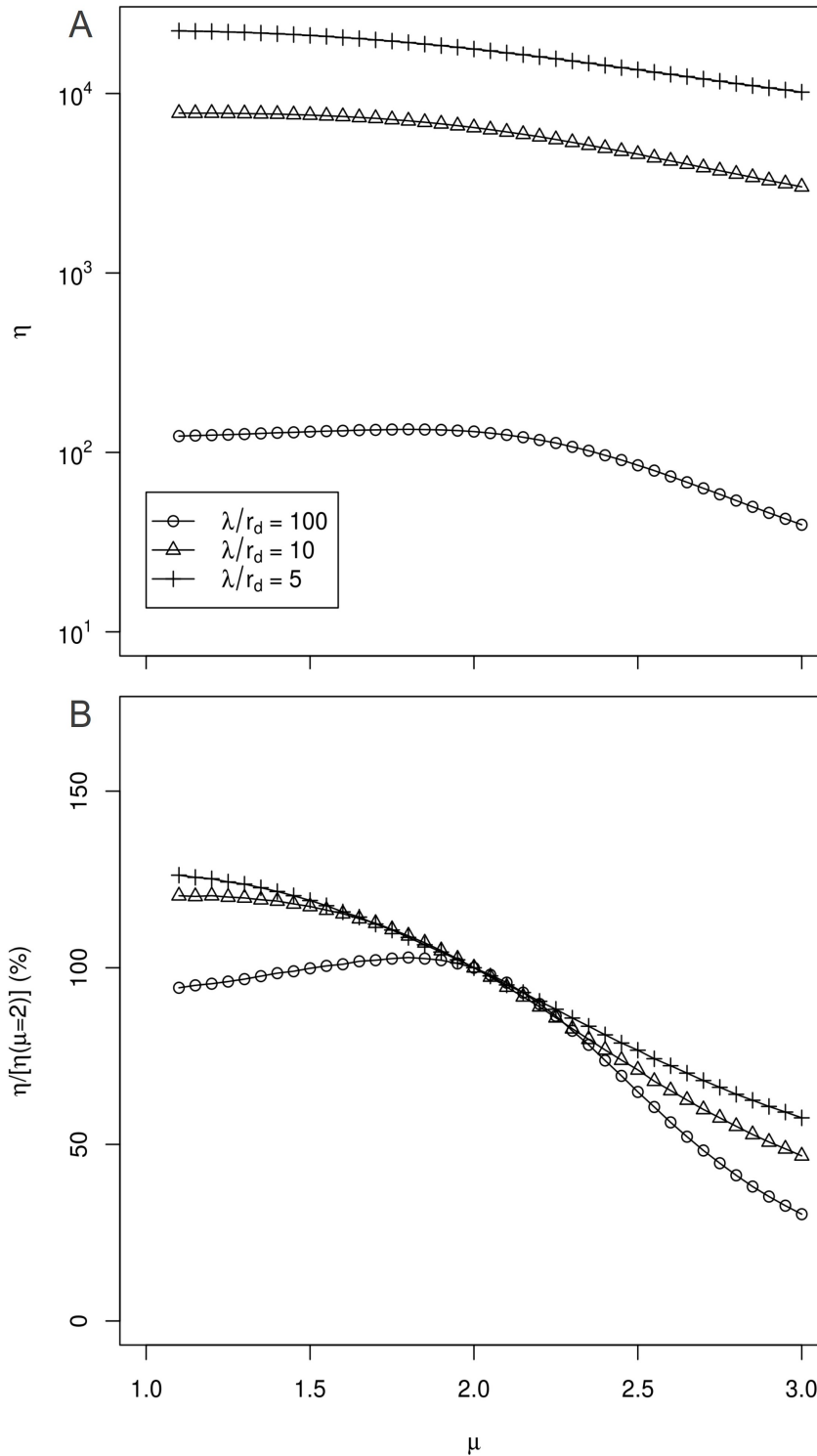


Figura 1 – Eficiência de busca (η) para forrageadores de ponto central sem restrição (modelo M0) para diferentes estratégias de movimentação μ e distâncias médias entre itens alimentares $\lambda/r_d = 5$, 10 e 100. Em (B), todos os valores são divididos pela eficiência de um animal seguindo $\mu = 2$ em cada respectiva densidade de recursos. Note como a eficiência decresce e um pico surge ao redor de $\mu = 2$ quando o livre caminho médio entre alvos alimentares aumenta.

Quando os animais estão restritos pela distância máxima L que podem percorrer, a eficiência de busca segue basicamente o mesmo comportamento do modelo M0 quando o nível de recursos é alto ($\lambda r_d = 5, 10$; Fig. 2 C, D, S6, S8). Caminhadas mais balísticas ($\mu \rightarrow 1$) são ótimas independentemente do valor da distância limite, mas pequenos valores de L ($L/r_d = 50, 100$) levam a uma eficiência levemente mais alta pois eles truncam muitos passos e não permitem tantos passos completos sem o encontro de alimento. Em outras palavras, há um *trade-off* entre o decréscimo na distância média percorrida e na taxa de encontro de alvos (Fig. S5 B, E, S6 A, D para $\lambda r_d = 10$; Fig. S7 B, E, S8 para $\lambda r_d = 5$), mas como a distância média diminui mais rapidamente com μ do que a taxa de encontro de alimento, valores menores da restrição L e caminhadas mais balísticas conferem maior eficiência à busca.

Quando o nível de recursos é baixo ($\lambda r_d = 100$) os resultados são qualitativamente diferentes. Valores pequenos de L são demasiadamente restritivos para que os indivíduos tenham sucesso em encontrar alimento e, inicialmente, a eficiência de busca é mais alta para valores de L mais altos (Fig. 2 A, B). A medida que a distância limite aumenta, a área possível para as trajetórias de movimento não fica tão restrita e mais alvos são encontrados (Fig. S3), o que aumenta a eficiência de busca. Até $L/r_d \approx 1000$, $\mu \rightarrow 1$ é uma estratégia ótima (Fig. 2, 3), pois quanto mais restritos estão os passos de uma caminhada e quanto menos recursos há no ambiente, uma maior proporção de longos deslocamentos diminui a sinuosidade das trajetórias e aumenta a probabilidade de encontrar itens alimentares (Fig. 2, S3). Para valores de L/r_d maiores que 1000, as trajetórias são progressivamente menos restritas e uma maior proporção de longas relocações sem o encontro de alvos é possível. O valor ótimo de μ aumenta em direção a $\mu \approx 2$, o que se aproxima dos resultados do modelo M0, como esperado. De fato, parece haver uma transição de fase no valor ótimo de μ para $L/r_d \approx 1000$ (Fig. 3), a qual separa diferentes estratégias ótimas de forrageamento em diferentes contextos (busca restrita ou não restrita).

Os resultados para o modelo de forrageamento de ponto central com um limite de distância máxima a ser alcançada do ninho (D ; modelo M2) são bastante similares àqueles do modelo M1 (compare as figuras S2 A, S5 A e S7 A com S9 A,

S10 A e S11 A, respectivamente). Entretanto, as explicações para essas curvas de eficiência são distintas para esses dois modelos. Para ambientes escassos ($\lambda r_d = 100$), no modelo M1, quando L cresce tanto a proporção de eventos de busca bem sucedidos como a distância média percorrida aumentam (Fig. S2 B-G, S3, S4). Como a eficiência de busca η é calculada como a razão entre o número de alvos encontrados e a distância média percorrida, seu valor é definido pela forma como essas duas curvas mudam. Por outro lado, o modelo M2 é menos restritivo quanto à distância que um indivíduo pode andar (ou, o que é equivalente, à área que pode utilizar para buscas): o animal pode caminhar livremente dentro de um raio D a partir do ninho. Então, o número de itens alimentares encontrado aumenta muito mais rapidamente com a distância limite do que no modelo M1 e o que define as eficiências de estratégia de busca são basicamente as curvas de distâncias médias percorridas (Fig. S9 B-G). O mesmo vale para ambientes com altas densidades de recursos: praticamente todos os eventos de busca são bem sucedidos e as eficiências de busca variam principalmente por causa da variação das distâncias percorridas (compare as figuras S10 A, B e as figuras S11 A, B, respectivamente). Novamente, no modelo M2 aparece um valor crítico de distância limite próximo de $D/r_d = 1000$ que separa $\mu \rightarrow 1$ e $\mu \rightarrow 2$ como estratégias ótimas de forrageamento (dados não mostrados).

3.4 DISCUSSÃO

Neste estudo nós desenvolvemos três modelos de caminhadas de Lévy para forrageamento de ponto central nos quais os indivíduos buscam por itens alimentares e, quando os encontram ou atingem uma restrição de distância máxima, retornam para o ninho ou abrigo em linha reta utilizando processos de memória. Até onde sabemos, esta é a primeira aplicação explícita de modelos de Lévy ao forrageamento de ponto central, apesar da prevalência desse caractere na natureza. O esforço não foi defender caminhadas de Lévy como a melhor representação do forrageamento animal mas colocar o forrageamento de ponto central nessa base

teórica, com o objetivo de combinar padrões de movimentação e de formação de áreas de vida para essas espécies.

A primeira questão levantada foi quais são as estratégias de forrageamento ótimas para animais que retornam para seus ninhos após essa atividade. Um modelo sem restrições (modelo M0) mostra que a eficiência de forrageamento aumenta com a densidade de recursos (Fig. 1), o que é esperado da TFO e de pesquisas empíricas e de simulação com animais que mantêm áreas de vida (Moorcroft et al. 2006) e com animais nômades (Viswanathan et al. 1999, Bartumeus e Catalan 2009). Isso ocorre por uma diminuição na distância média entre itens alimentares, que é acompanhada por um aumento no truncamento de passos e por um decréscimo nas distâncias médias percorridas, consistente com o proposto pela literatura (Moorcroft et al. 2006, Moorcroft e Barnett 2008).

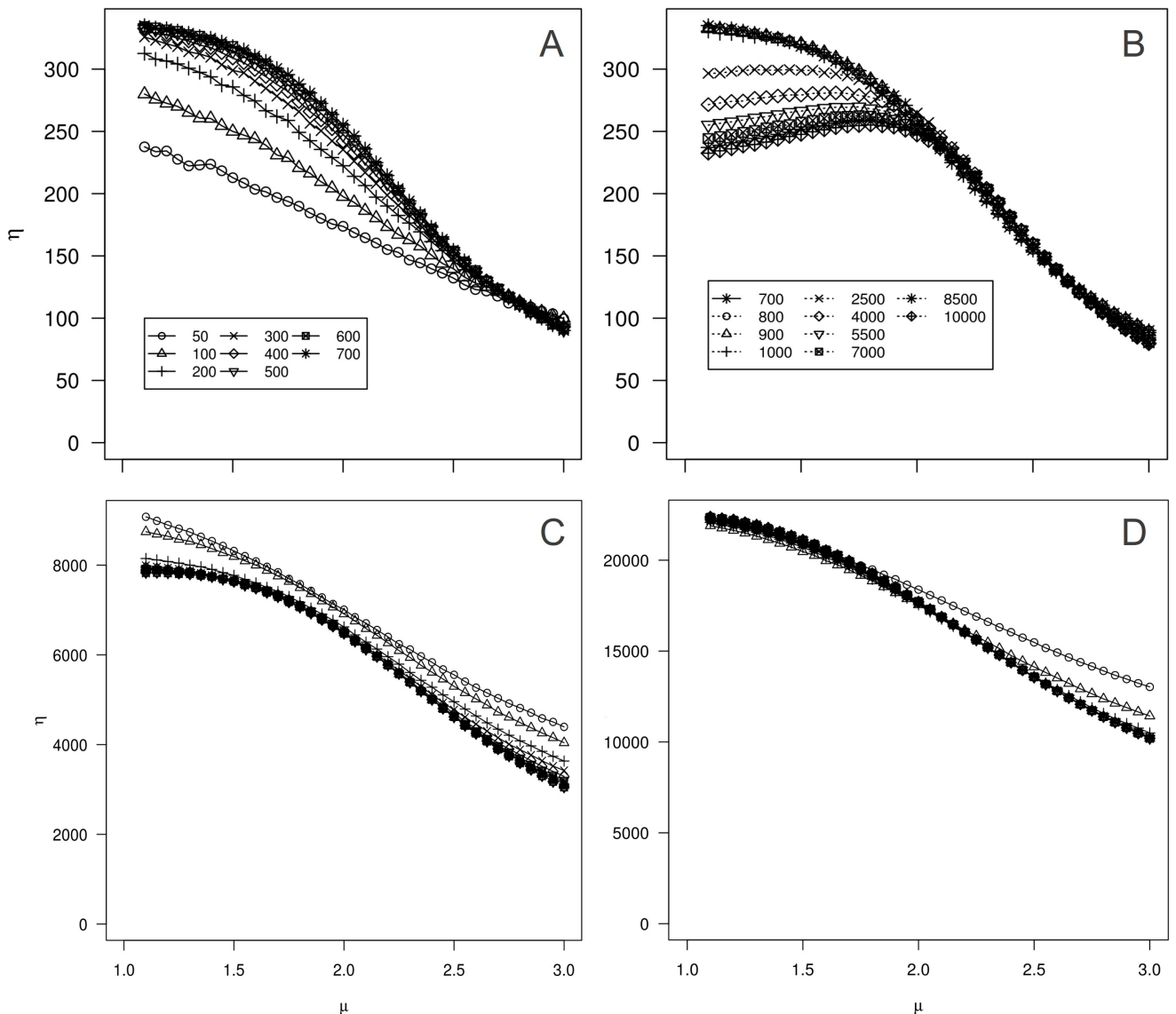


Figura 2 – Eficiência de busca (η) vs. o expoente de Lévy μ para o modelo restrito M1 quando a razão entre o livre caminho médio entre itens alimentares e o raio de detecção, L/r_d , é 100 (A e B; ambientes escassos), 10 e 5 (C e D, ambientes densos de recursos). Cada linha corresponde a um valor diferente da distância limite L/r_d . Note que, em ambientes escassos, a eficiência inicialmente cresce com a distância limite (A) e então começa a decrescer a partir de um determinado valor em (B), quando um pico de eficiência aparece na curva, próximo de $\mu = 2$. Temos, então, uma distância limite ótima para L/r_d entre 700 e 1000. Para ambientes com níveis altos de recursos (C, D), as curvas são bastante similares e $\mu \rightarrow 1$ é ótimo. As curvas de eficiência de busca para o modelo M2 são semelhantes, e por isso não são mostradas.

Quando há um baixo nível de recursos no ambiente, a mistura de alguns passos muito longos com muitos passos pequenos, caracterizada por $\mu \approx 2$, é a estratégia ótima (Fig. 1), resultado similar ao encontrado para animais nômades

(Viswanathan et al. 1999, de Knecht et al. 2007, Focardi et al. 2009, Sims et al. 2012, Humphries et al. 2012). Entretanto, à medida que a densidade de recursos aumenta, a estratégia ótima passa a ser aquela com uma proporção maior de passos longos ($\mu \rightarrow 1$), ao contrário das caminhadas Brownianas ($\mu \approx 3$) esperadas de animais nômades nestes ambientes (Viswanathan et al. 1999, de Knecht et al. 2007, Sims et al. 2012, Humphries et al. 2012). No nosso modelo, todas as vezes que um animal encontra um alvo, o indivíduo o consome e retorna para o ninho; portanto, quanto mais distante do ninho o alvo é encontrado, maior a distância que os indivíduos precisam percorrer na volta. Por causa disso, caminhadas Brownianas levam a caminhadas muito longas (compostas de passos pequenos) e a melhor estratégia para chegar ao primeiro item alimentar é dar um único ou poucos passos em linha reta. A atração ao ponto central, junto ao fato de os animais consumirem um item alimentar por evento de busca, levam a uma estratégia ótima diferente daquela sugerida para animais nômades.

A segunda questão aqui levantada é se é vantajoso para o indivíduo abortar um evento de busca mesmo sem ter encontrado um alvo. Os modelos M1 e M2 mostram que, para ambientes com uma alta densidade de recursos, interromper algumas buscas é eficiente quando a distância limite é muito pequena (Fig. 2 C, D), pois essa restrição mantém baixas as distâncias percorridas, o que aumenta a eficiência de busca (mesmo às custas da diminuição da taxa de encontro de alimento). Para ambientes escassos, buscas não restritas também são menos vantajosas do que buscas restritas (Fig. 2, S2 A; exceto para buscas demasiadamente restritas – baixos L/r_d e D/r_d). Quando o valor da distância limite começa a aumentar, trajetórias mais longas podem ocorrer e mais alimento pode ser encontrado. Entretanto, acima de um determinado valor, a busca se torna praticamente não restrita e caminhadas muito longas são possíveis, o que diminui a eficiência de busca. Assim, apesar do fato de a desistência de eventos de busca geralmente não levar a encontros de alvos, elas podem levar a estratégias ótimas de forrageamento quando elas são colocadas em um contexto de um grande conjunto de eventos de busca. Aqui nós sugerimos distâncias limite determinadas comportamentalmente, mas L e D podem representar outros tipos de restrições relacionadas a territorialidade, atração de conspecíficos ou limitações

físicas/topológicas presentes no ambiente (p. ex., Moorcroft et al. 2006).

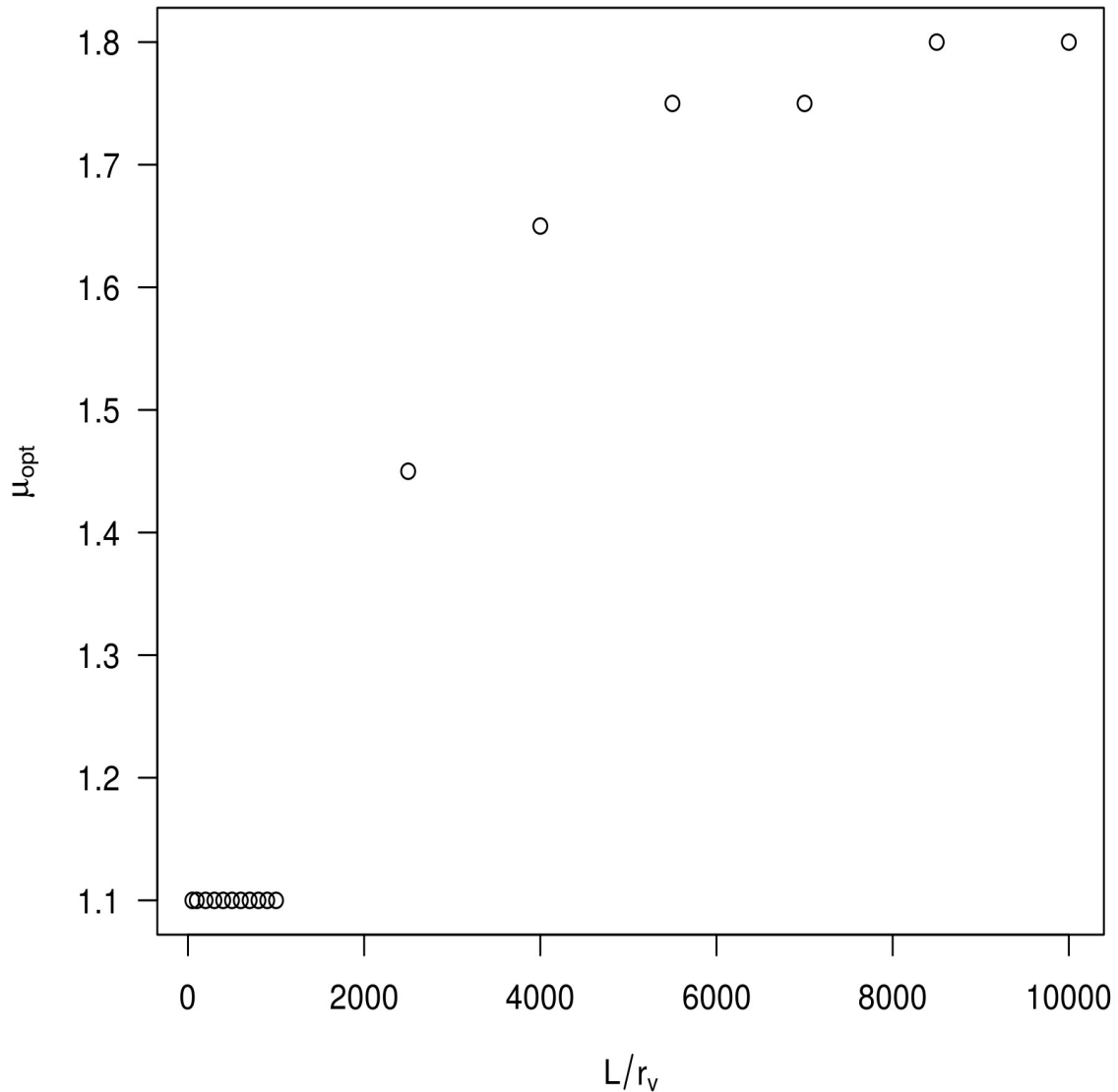


Figura 3 – Valor do expoente ótimo de Lévy vs. a distância limite L/r_d para o modelo M1. Parece haver um limiar que separa uma caminhada ótima aproximadamente balística ($\mu \rightarrow 1$) quando L/r_d é pequeno de $\mu_{opt} \rightarrow 2$ quando as restrições às caminhadas são relaxadas. O modelo M2 apresenta um resultado equivalente.

À medida que a distância limite cresce, o expoente ótimo de Lévy permanece constante ($\mu = 1.1$), até um determinado limiar; acima desse valor, μ_{opt} passa a aumentar até aproximadamente $\mu = 2$ (Fig. 3). Parece haver uma transição de fase que separa contextos nos quais um padrão balístico de movimentação é ótimo de

contextos em que misturas de passos curtos e longos são estratégias ótimas de forrageamento. Aqui nós observamos uma similaridade no efeito da densidade de recursos e do nível de restrição a que uma estratégia de movimentação é sujeita. Uma estratégia $\mu = 2$ é ótima tanto quando há baixos níveis de recursos no ambiente quanto quando há pouca (valores altos de L ou D para os modelos M1 e M2) ou nenhuma restrição (modelo M0) na distância a ser percorrida pelo animal. No entanto, a estratégia ótima é $\mu \rightarrow 1$ se a densidade de recursos é alta ou se, mesmo sendo baixa, a restrição de distância para o movimento animal é alta (baixos L e D ; pois trajetórias em linha reta são uma das únicas formas de encontrar alimento, considerando uma grande limitação nas distâncias a serem percorridas). Em outras palavras, o efeito de aumentar a quantidade de recursos na definição de estratégias ótimas (valores de μ) é equivalente ao efeito da restrição de distâncias a serem percorridas quando o ambiente é escasso em recursos.

Nós relacionamos aqui alguns padrões de movimentação e uso do espaço para forrageadores de ponto central utilizando a abordagem de caminhadas de Lévy truncadas. Isso levanta a possibilidade de relacionar padrões realistas de movimento animal com padrões de formação de área de vida e uso do espaço por animais que fazem forrageamento de ponto central, por meio da utilização de seleção de modelos e estimação de parâmetros em ecologia de forrageamento (Edwards et al. 2007, Edwards 2008, Mashanova et al. 2010) e estimação de áreas de vida (p. ex., Benhamou e Cornélis 2010; Long e Nelson 2012). Duas predições principais podem ser indicadas desses resultados: a transição de $\mu \rightarrow 1$ para $\mu \approx 2$ como estratégias ótimas tanto quando o nível de recursos aumenta como quando a distância limite aumenta. Apesar da dificuldade de mensurar distâncias de restrição, ambas as predições podem ser testadas empiricamente, principalmente se nós considerarmos restrições impostas pelo ambiente.

O foco dos modelos desenvolvidos aqui foi no processo de busca para animais que retornam para um local central, e não foram levados em consideração possíveis erros cumulativos que os animais cometem ao calcular a posição do ninho após percorrer certa distância (como mostrado por, p. ex., Wehner e Srinivasan 1981, Müller e Wehner 1994, Reynolds et al. 2007a, 2007b). Modelos futuros deveriam incluir esses erros e outros efeitos de memória relacionados à busca do

ponto central (p. ex., Benhamou 1994, Reynolds 2008), assim como heterogeneidade espacial na distribuição de recursos. Nós reforçamos aqui a importância de registrar a distribuição de recursos de forma espacialmente explícita ao se mensurar trajetórias de forrageamento animal, uma vez que, como mostramos, diferentes padrões de busca emergem em ambientes com distribuições distintas de recursos. Ainda, ressaltamos a importância na compreensão de padrões de movimentação e formação de área de vida para a delimitação de áreas de conservação, de maneira que essas abarquem uma área e um conjunto mínimo de recursos para que populações dessas espécies possam ser viáveis nesses ambientes.

INFORMAÇÕES SUPLEMENTARES

Tabela S1. Descrição e amplitude dos valores dos parâmetros simulados para os três modelos de forrageamento de ponto central.

Apêndice A. Resultados do modelo sem restrições (modelo M0).

Apêndice B. Resultados do modelo com restrição de distância máxima a ser percorrida, L (modelo M1).

Apêndice C. Resultados do modelo com restrição da distância a que o animal pode alcançar desde o ninho, D (modelo M2).

Tabela S1. Descrição e amplitude dos valores dos parâmetros simulados para os três modelos de forrageamento de ponto central. Todas as distâncias no modelo foram medidas em unidades do raio de detecção r_d .

Parâmetro	Descrição	Valores
r_d	raio de detecção do indivíduo	1 (fixo)
λ	Livre caminho médio (distância média) entre itens alimentares	5, 10, 100
L (somente modelo M1)	Distância máxima a ser percorrida em cada evento de busca(ver Tabela 1)	50, 100, 200, ..., 1000, 2500, 3000, ..., 10000
D (somente modelo M2)	distância máxima que o indivíduo pode alcançar, do ninho (veja Tabela 1)	50, 100, 200, ..., 1000, 2500, 3000, ..., 10000
μ	expoente de Lévy (define a estratégia de forrageamento)	1,1 – 3,0, com intervalos de 0,05
l_{max}	truncamento da distribuição de Lévy	10000 (modelo M0) L (modelo M1) D (modelo M2)

Apêndice A

Resultados do modelo sem restrições (modelo M0).

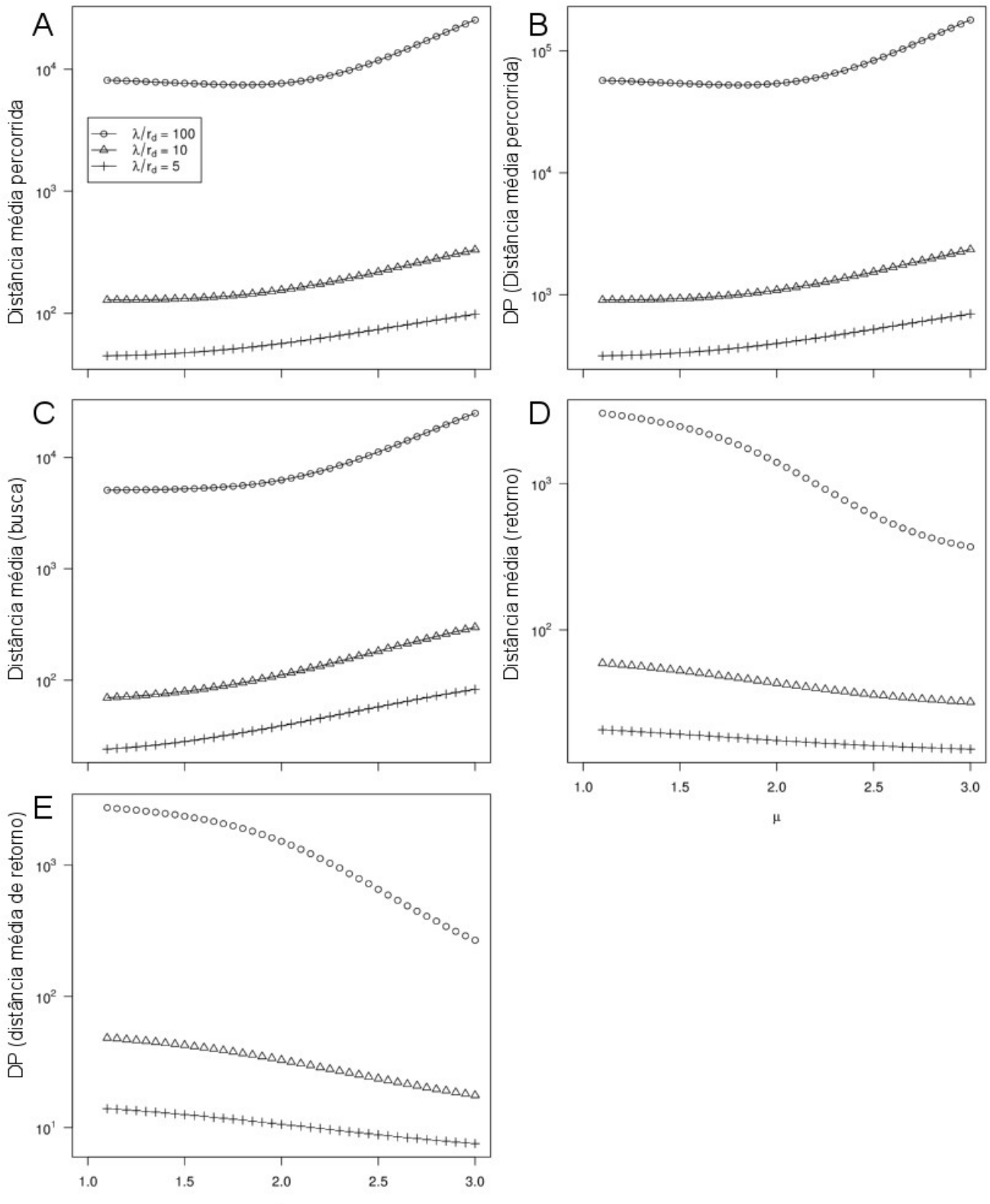


Figura S1 – Distância média percorrida durante os eventos completos de busca (A, B) ou durante somente as fases de busca (C) e retorno (D, E), para diferentes valores de μ e de densidades de recursos. Na fase de busca, distâncias médias mínimas geralmente emergem para $\mu \rightarrow 1$ (C); entretanto, como essas estratégias levam os animais para longe do ninho, a distância média no retorno ao ponto central é maximizada (D, E). Distâncias mínimas na busca como um todo aparecem como um *trade-off* entre essas duas tendências.

Apêndice B

Esse apêndice apresenta resultados do modelo restrito pela distância total a ser percorrida, L (modelo M1). As figuras S2-S4 correspondem a $\lambda/r_d = 100$; as figuras S5-S6 correspondem a $\lambda/r_d = 10$; as figuras S7-S8 correspondem a $\lambda/r_d = 5$.

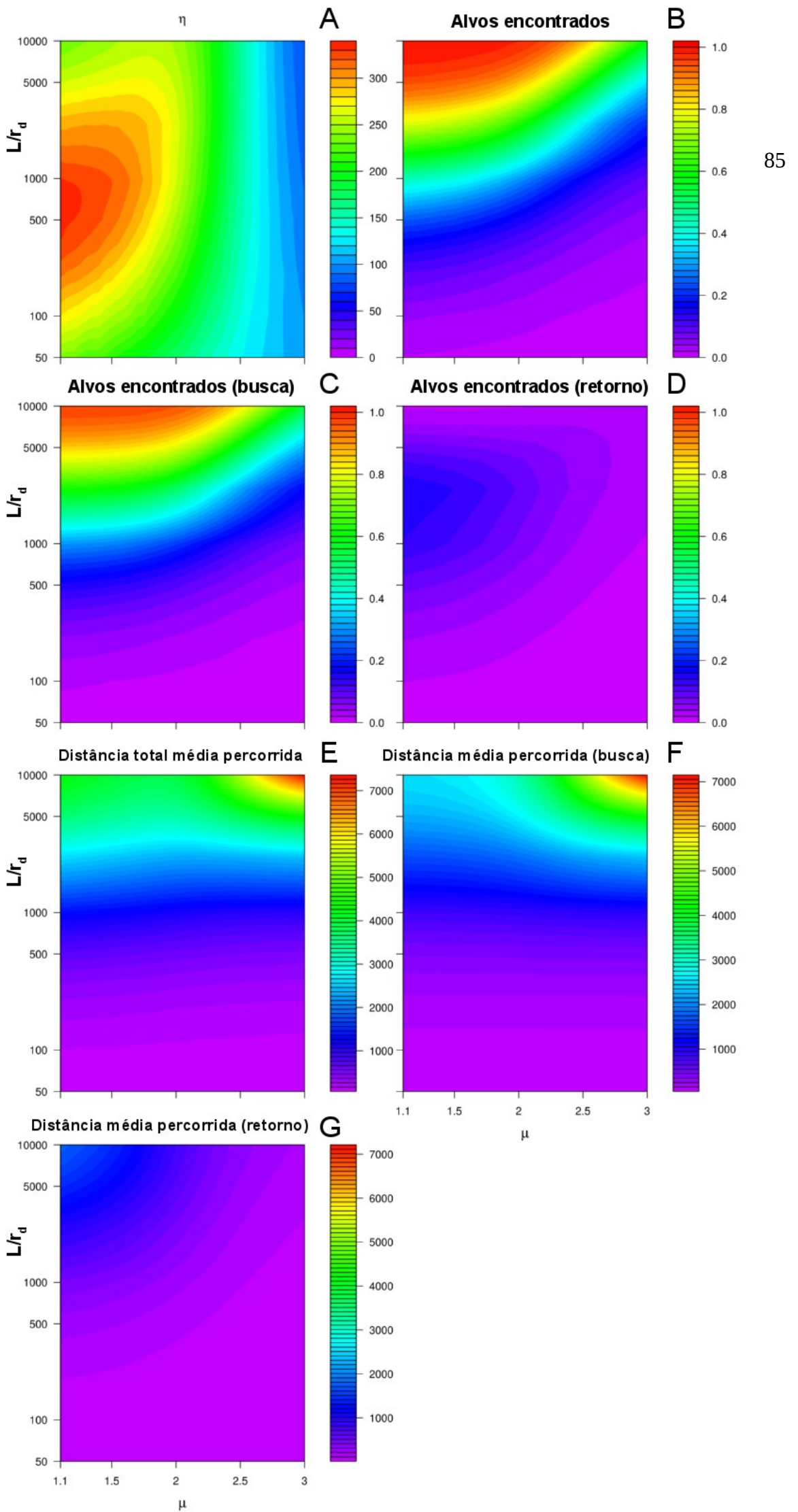


Figura S2 – Gráficos de contorno para as variáveis resposta quando μ e a distância limite L/r_d são variados: eficiência de busca (A); proporção de alvos encontrados nos eventos de busca como um todo (B) e somente nas fases de busca (C) e retorno (D); distâncias médias percorridas nos eventos de busca como um todo (E) e somente nas fases de busca (F) e retorno ao ponto central (G). Aqui $\lambda/r_d = 100$ para o modelo M1.

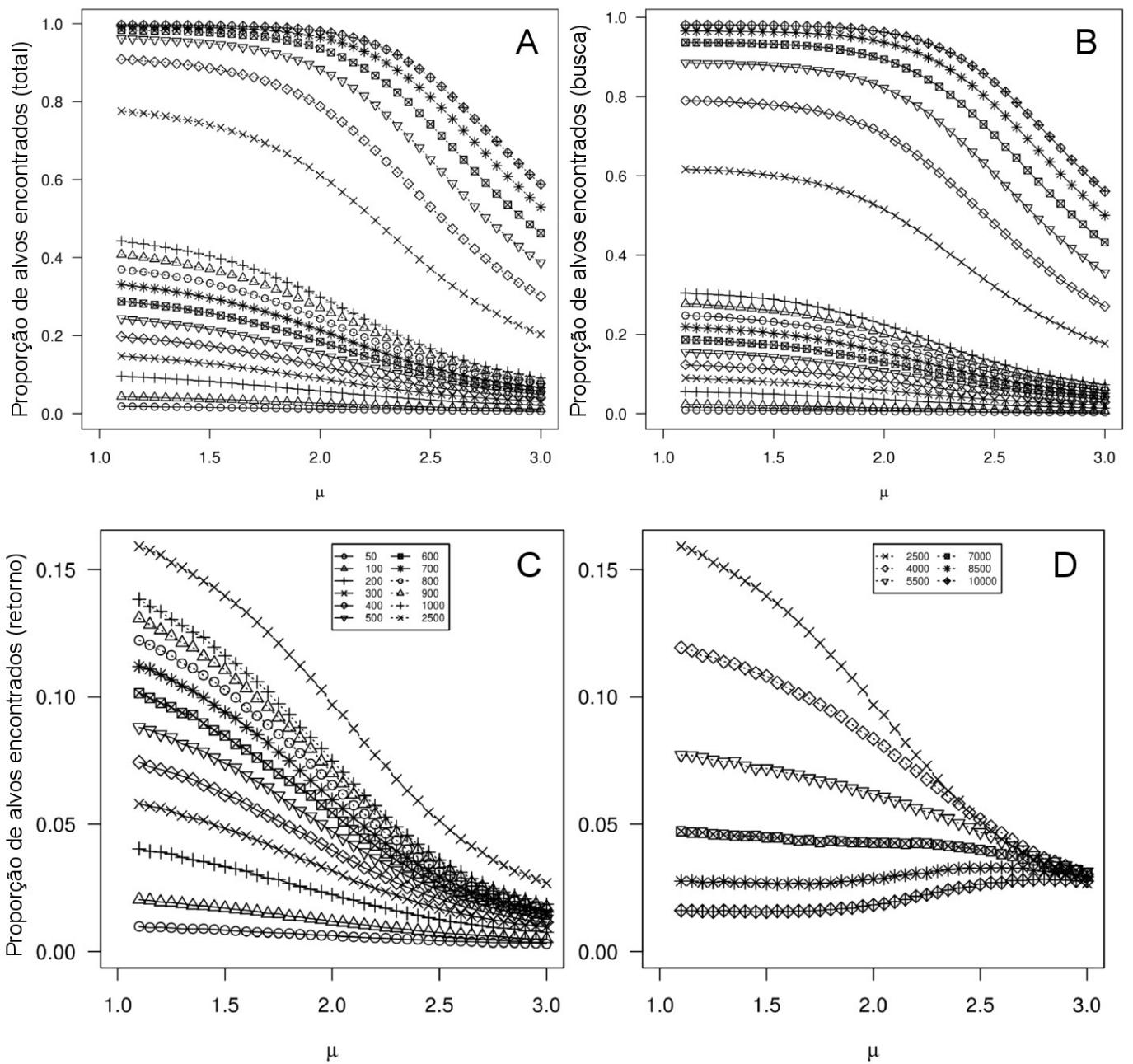


Figura S3 – Proporção de alvos encontrados nos eventos de busca como um todo (A) e somente nas fases de busca (B) e retorno (C, D). Aqui $\lambda r_d = 100$ para o modelo M1.

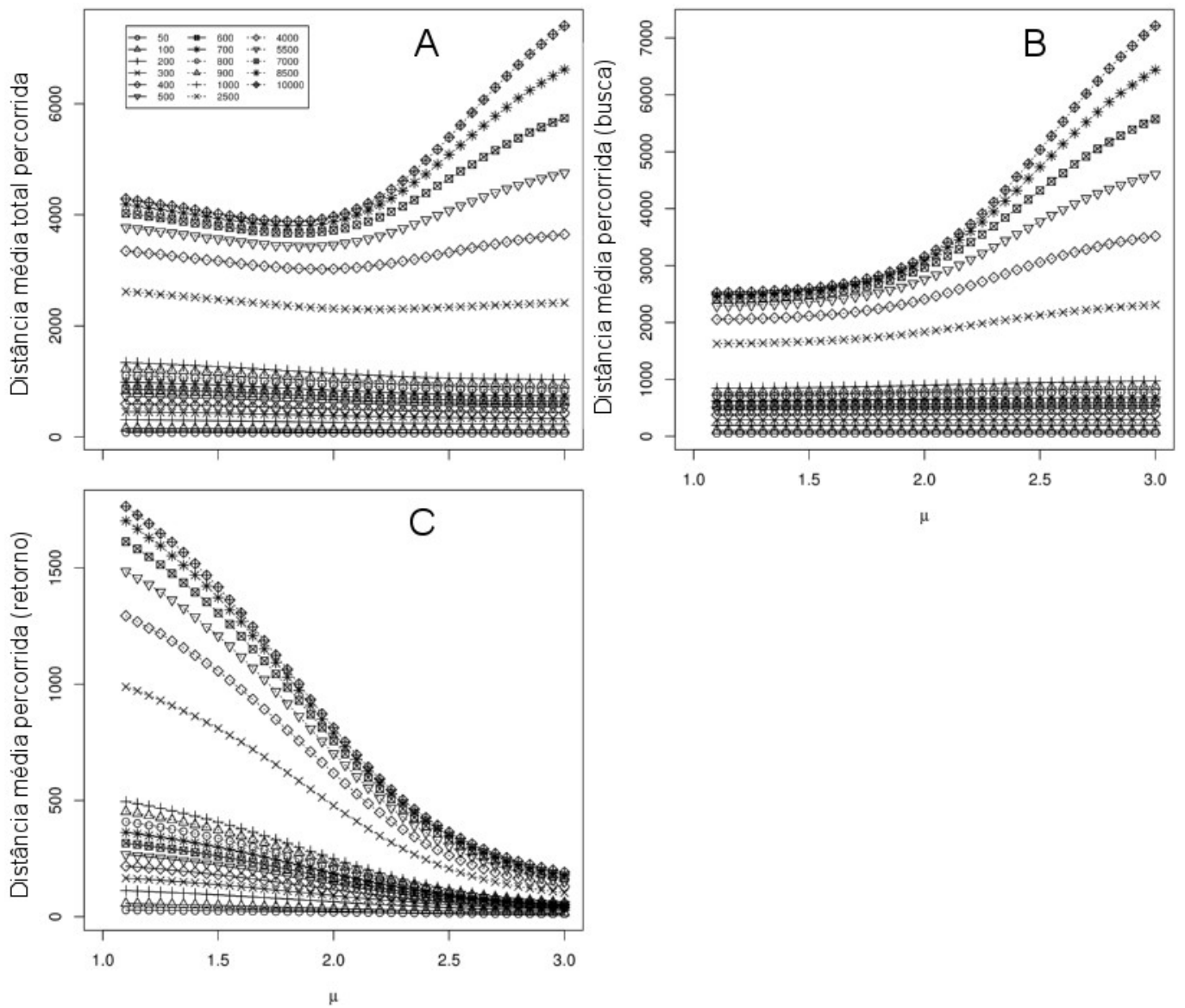


Figura S4 – Distâncias médias percorridas nos eventos de busca como um todo (A) e somente nas fases de busca (B) e retorno ao ponto central (C). Aqui $\lambda/r_d = 100$ para o modelo M1.

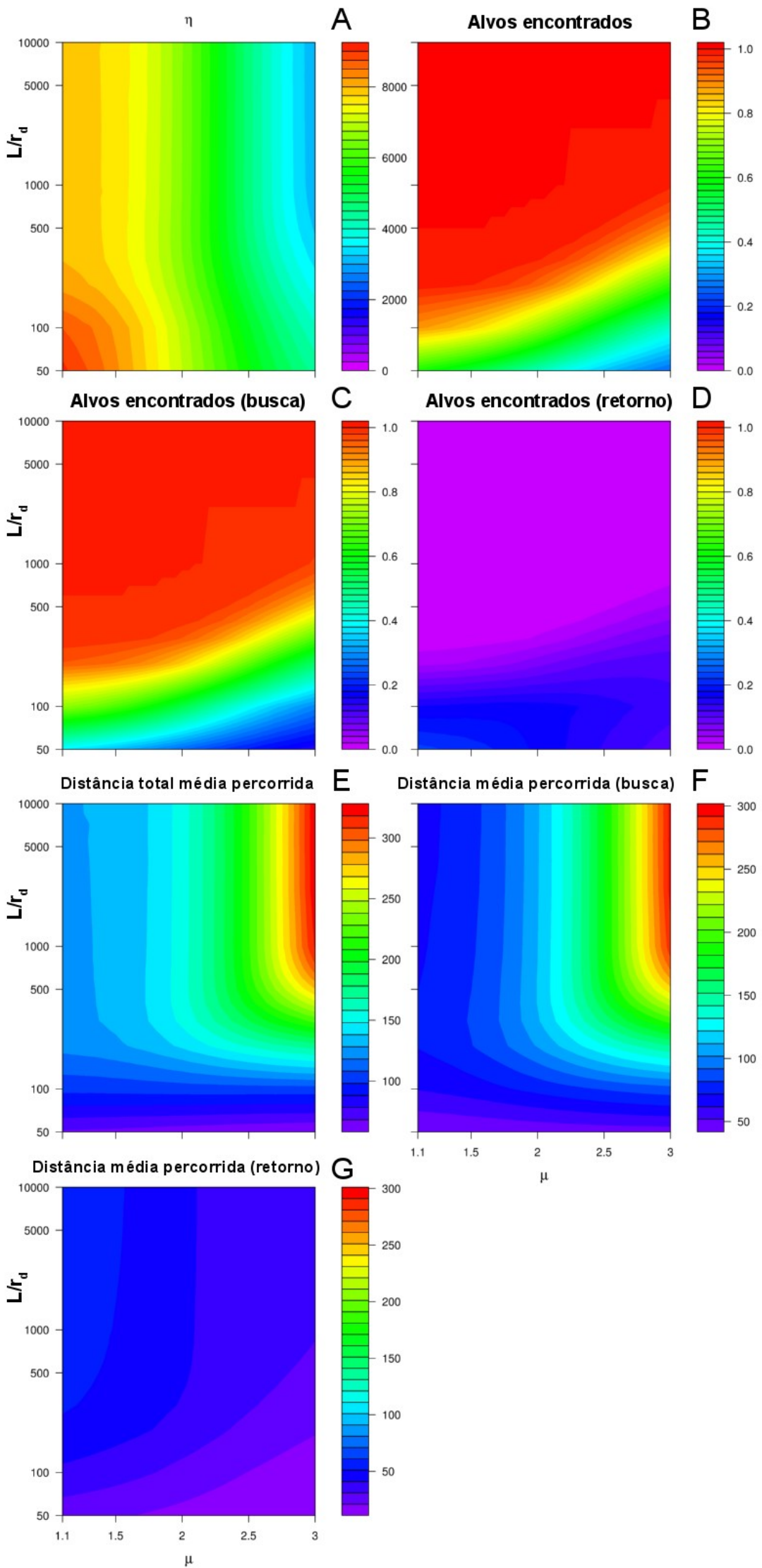


Figura S5 – O mesmo que a Fig. S2, mas para um livre caminho médio $\lambda r_d = 10$, ainda para o modelo M1.

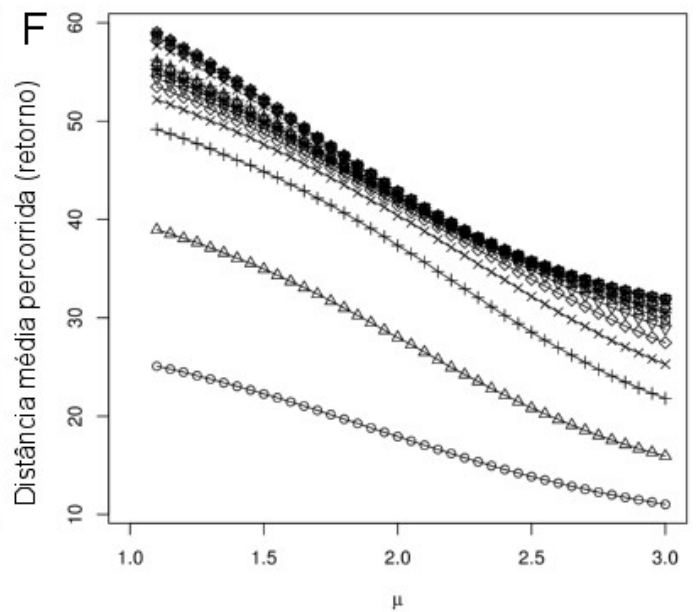
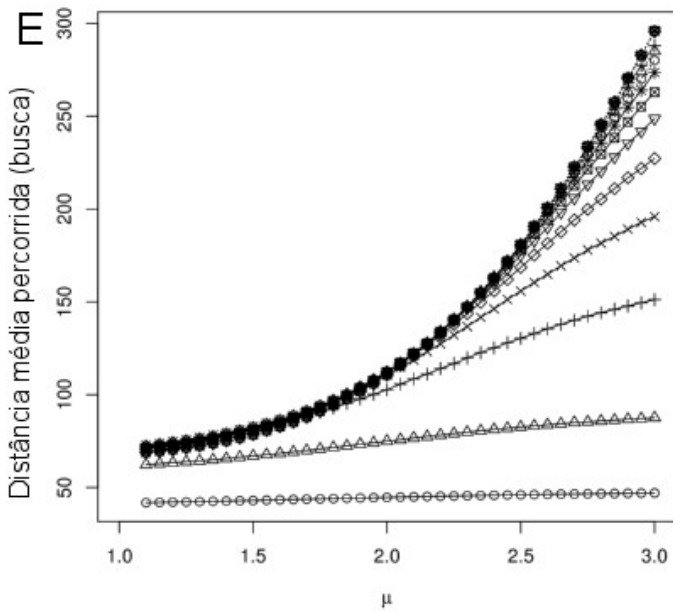
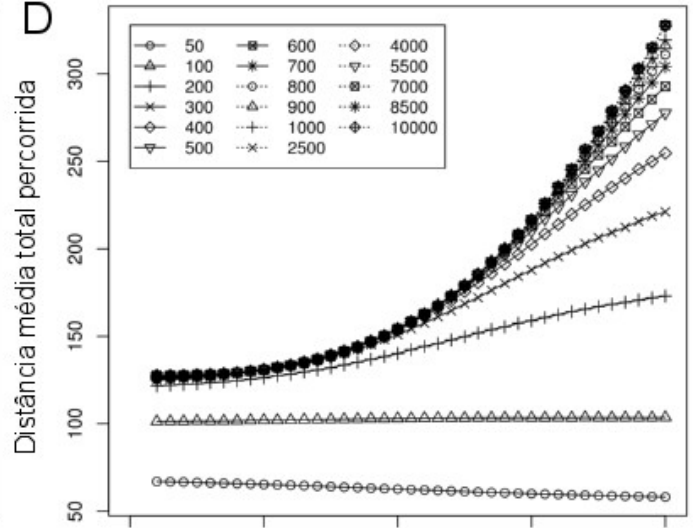
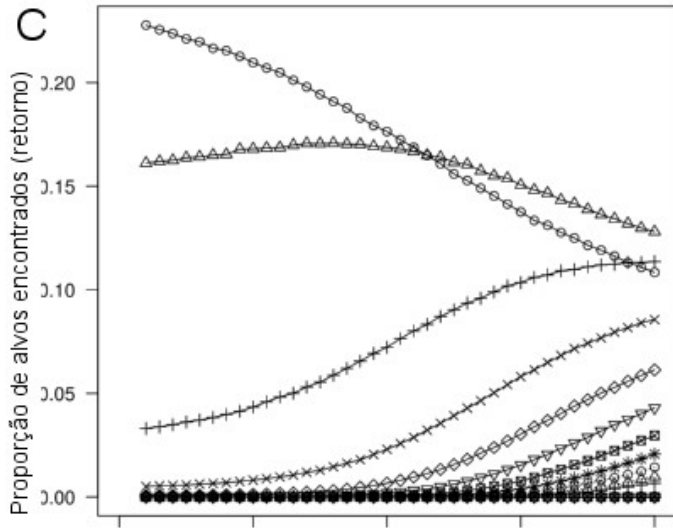
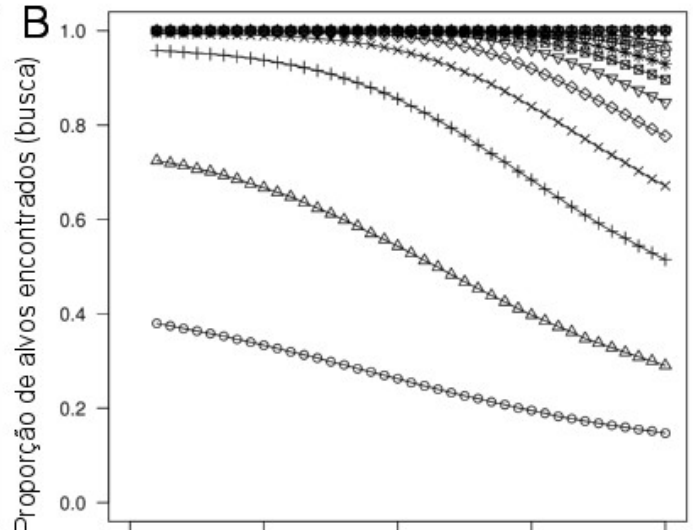
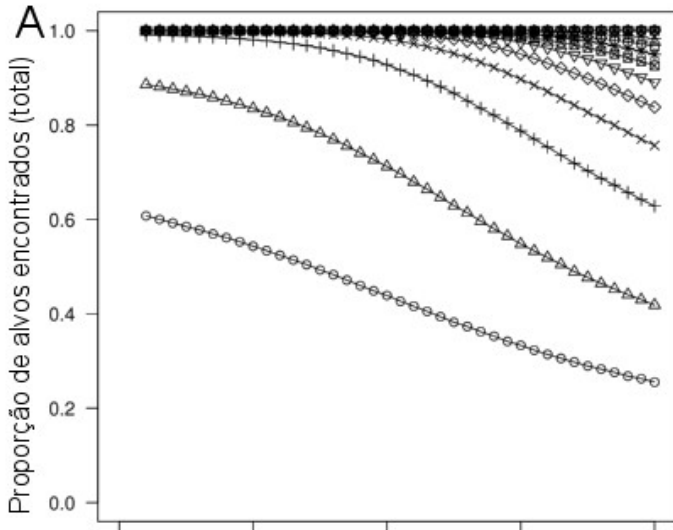


Figura S6 – Proporção de alvos encontrados vs. μ nos eventos de busca como um todo (A) e somente nas fases de busca (B) e retorno (C); distâncias médias percorridas vs. μ nos eventos de busca como um todo (D) e somente nas fases de busca (E) e retorno ao ponto central (F). Aqui $\lambda/r_d = 10$ para o modelo M1.

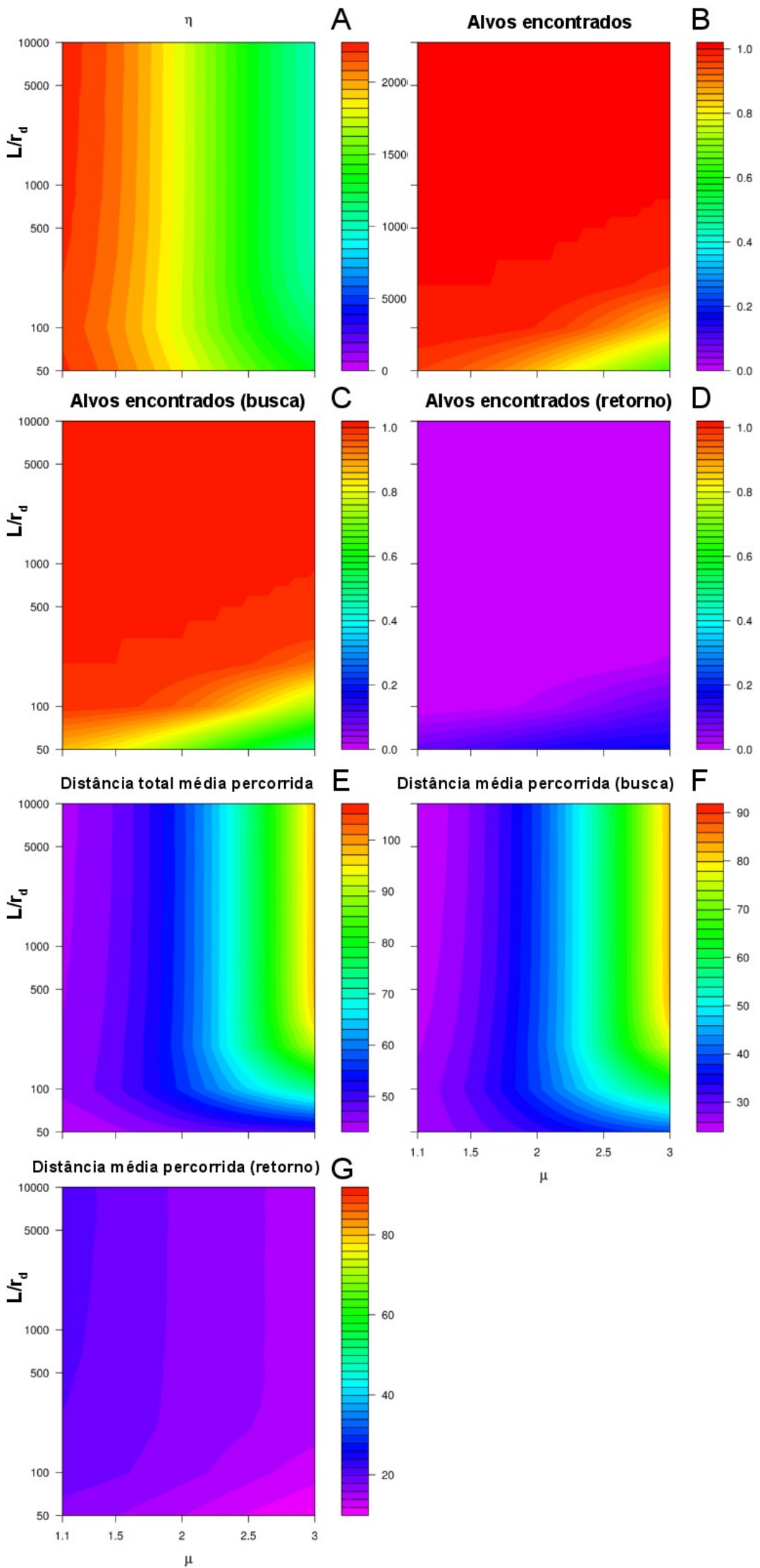


Figura S7 – O mesmo que a Fig. S2, mas para um livre caminho médio $\lambda r_d = 5$, ainda para o modelo M1 .

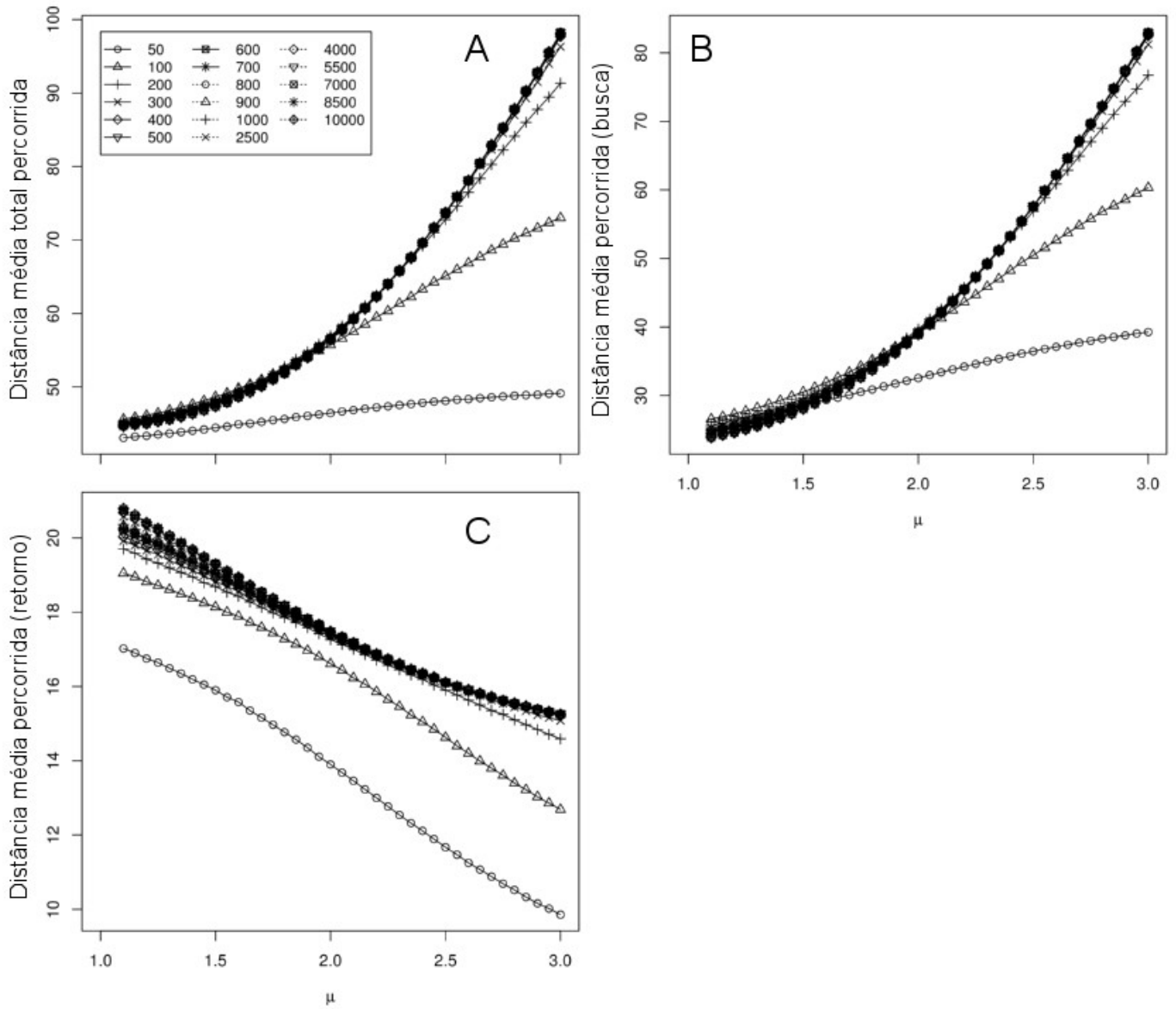


Figura S8 – Distâncias médias percorridas vs. μ nos eventos de busca como um todo (A) e somente nas fases de busca (B) e retorno (C), quando $\lambda/r_d = 5$ para o modelo M1. Para esse nível de densidade de recursos a proporção de alvos encontrados não é mostrada, já que praticamente todas as buscas são bem sucedidas (alvos são encontrados).

Apêndice C

Esse apêndice apresenta os resultados do modelo restrito pela distância máximo que o animal pode chegar do ponto central, D (modelo M2).

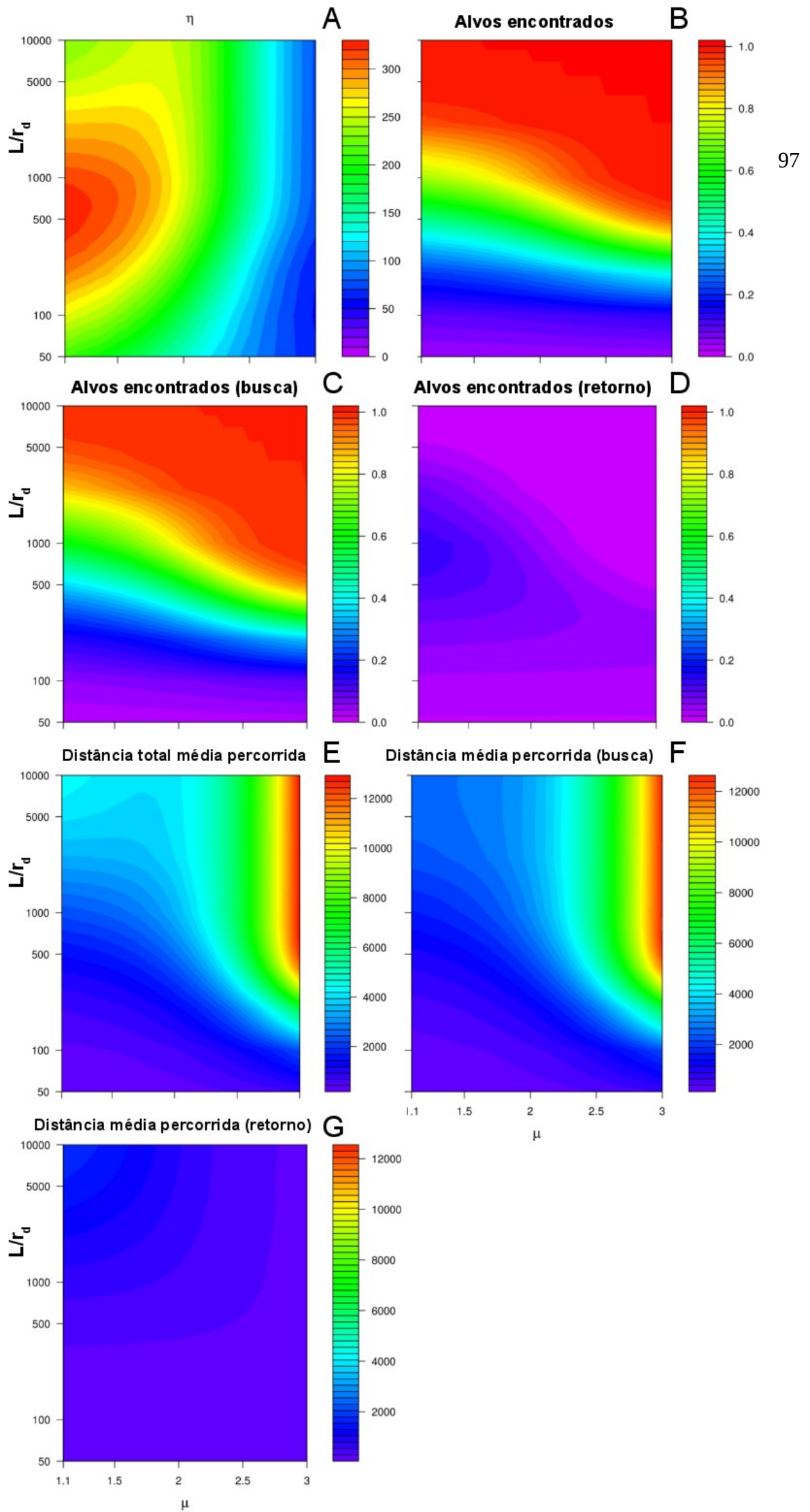


Figura S9 – Gráficos de contorno para as variáveis resposta quando μ e a distância limite D/r_d são variados: eficiência de busca (A); proporção de alvos encontrados nos eventos de busca como um todo (B) e somente nas fases de busca (C) e retorno (D); distâncias médias percorridas nos eventos de busca como um todo (E) e somente nas fases de busca (F) e retorno ao ponto central (G). Aqui $\lambda/r_d = 100$ para o modelo M2.

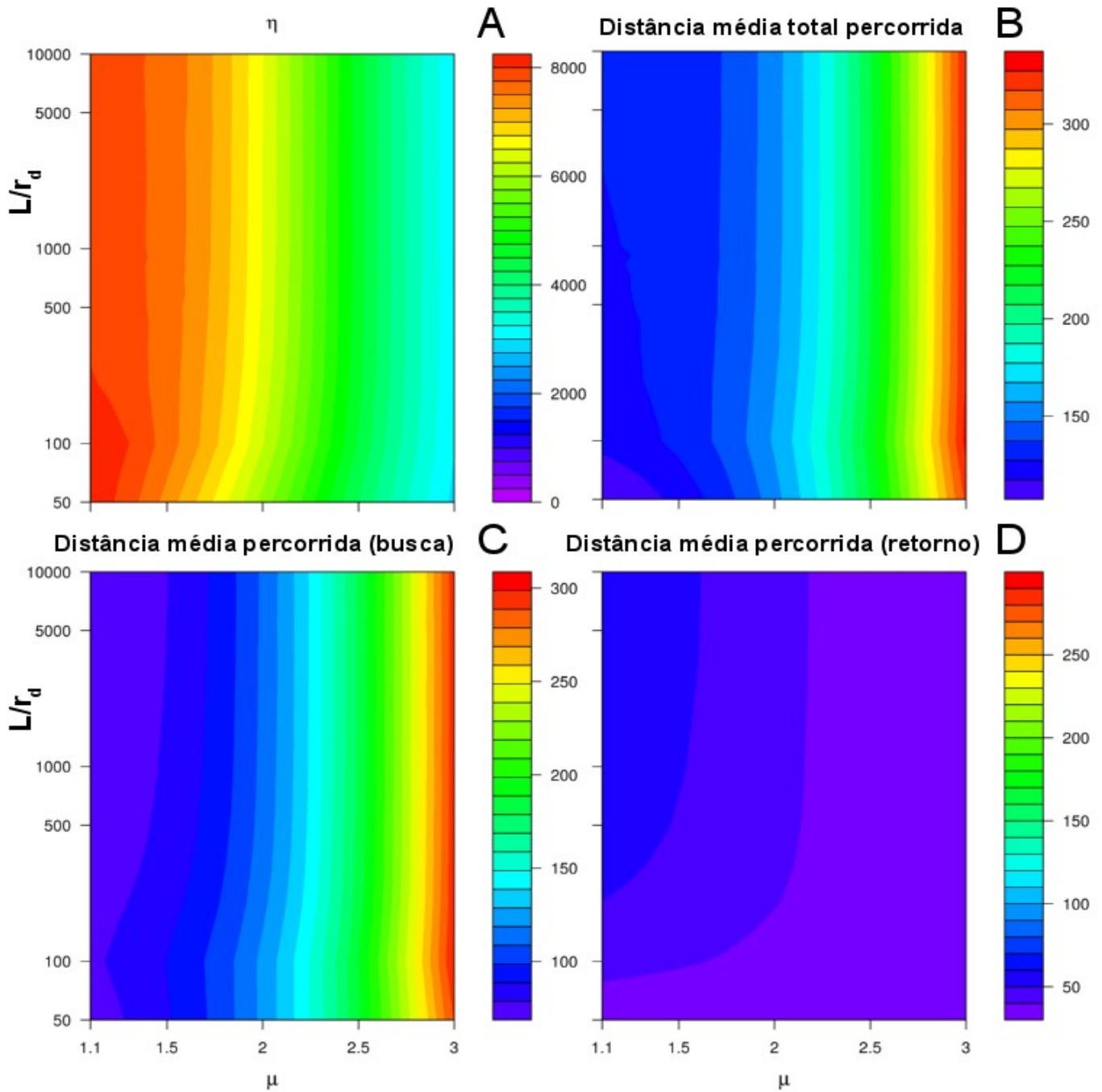


Figura S10 – Gráficos de contorno para as variáveis resposta quando μ e a distância limite D/r_d são variados: eficiência de busca (A); distâncias médias percorridas nos eventos de busca como um todo (B) e somente nas fases de busca (C) e retorno ao ponto central (D). Aqui $\lambda/r_d = 10$ para o modelo M2. Para esse nível de densidade de recursos a proporção de alvos encontrados não é mostrada, pois praticamente todas as buscas são bem sucedidas (alvos são encontrados).

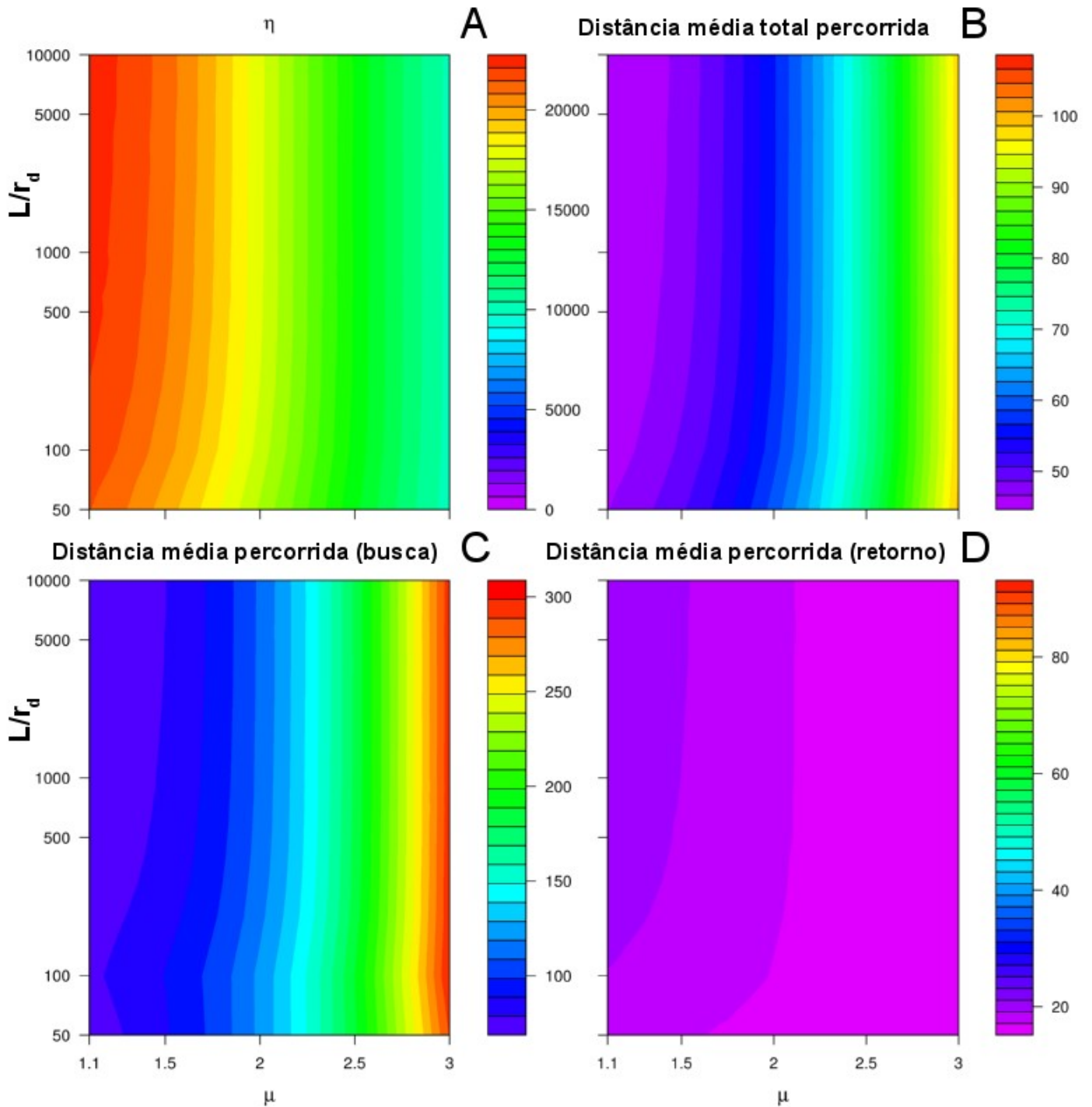


Figura S11 – Gráficos de contorno para as variáveis resposta quando μ e a distância limite D/r_d são variados: eficiência de busca (A); distâncias médias percorridas nos eventos de busca como um todo (B) e somente nas fases de busca (C) e retorno ao ponto central (D). Aqui $\lambda/r_d = 5$ para o modelo M2. Para esse nível de densidade de recursos a proporção de alvos encontrados não é mostrada, pois praticamente todas as buscas são bem sucedidas (alvos são encontrados).

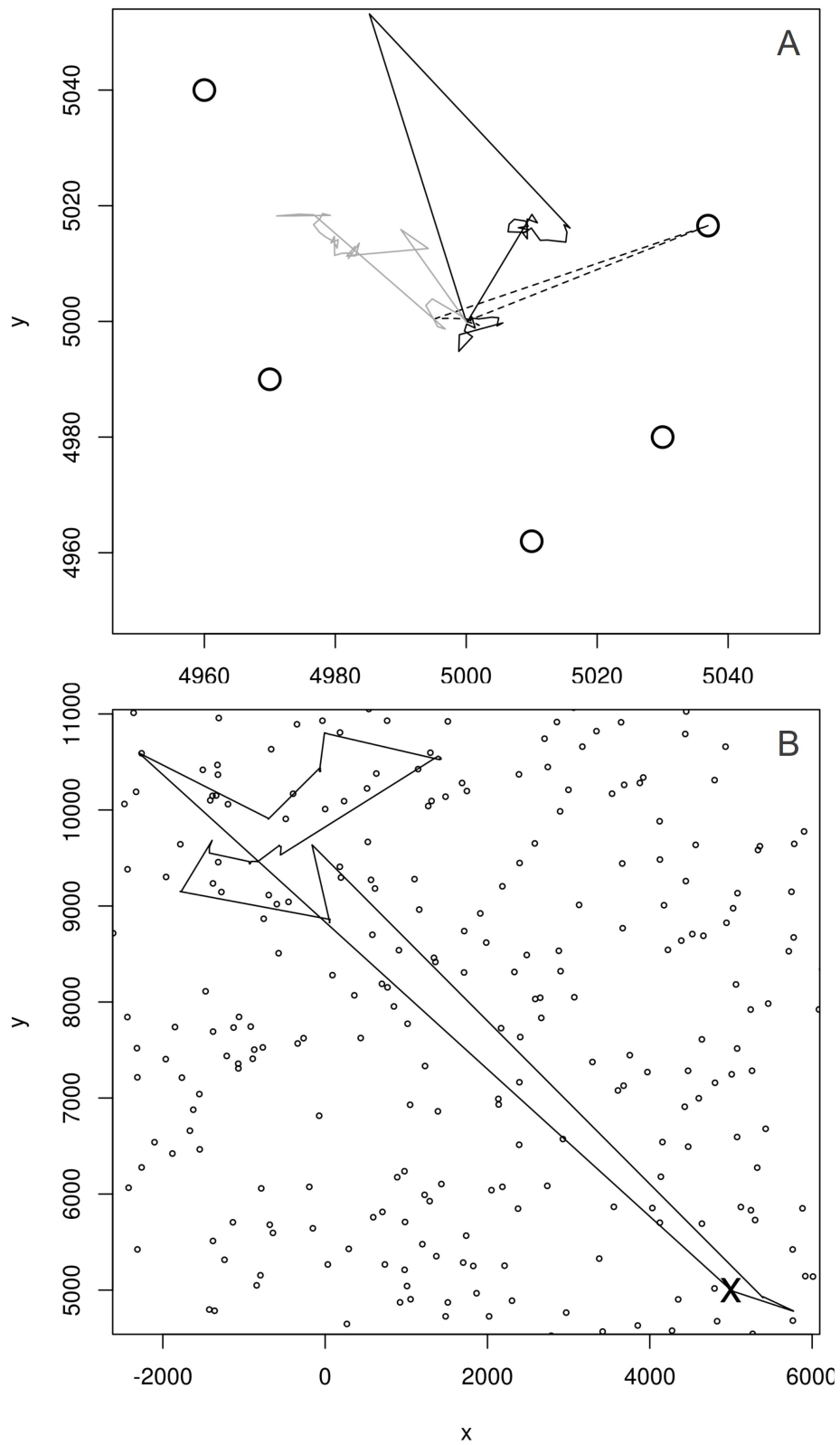


Figura S12 – Ilustração de trajetórias partindo do ponto central (5000, 5000; sinal “X” em (B)). Em (A), duas trajetórias são abortadas antes que se encontre alimento, e somente uma delas (linha tracejada) é bem sucedida. Em (B), o animal retorna ao ponto central em linha reta logo após encontrar alimento. Os itens alimentares são mostrados como círculos para facilitar a visualização.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

De maneira geral, modelos matemáticos são simplificações da realidade e não têm o objetivo de representar toda a complexidade dos sistemas ecológicos reais. Por outro lado, a maneira de interpretação dos sistemas ecológicos oferecida pelos modelos propicia diversos clarões a respeito dos processos ecológicos envolvidos e têm trazido novas possibilidades de narrativas científicas no intuito de compreender esses sistemas. Ainda que imersos em uma perspectiva instrumental e cartesiana da realidade, os modelos apresentam certo sucesso e coerência ao organizar elementos de realidade e transformá-los em possibilidades de explicação dos fenômenos observados (Wigner 1960, Ginzburg et al. 2007). Uma maneira de compreender as possibilidades de aplicação e as limitações de cada modelo é deixar explícitas suas pressuposições, o que será feito a seguir para os modelos aqui desenvolvidos.

A presente dissertação se propôs a explorar modelos de movimentação animal que contribuem para um delineamento eficiente de áreas de conservação da natureza. Dois modelos foram desenvolvidos: um no contexto de paisagem e com foco na dispersão de indivíduos entre manchas de habitat; outro na escala de área de vida dos animais e com foco nas estratégias de movimentação de indivíduos que realizam forrageamento de ponto central.

A questão central do primeiro modelo refere-se aos possíveis desenhos de paisagem feitos com habitat e à eficiência deles em propiciar a sobrevivência de indivíduos animais se movimentando. O modelo desenvolvido para isso envolve a simulação de indivíduos se dispersando em ambientes altamente alterados nos quais é variada a quantidade e a fragmentação de habitat. Ele avalia, nos diferentes desenhos de paisagem, a variação nas probabilidades de sobrevivência, tempo médio de sobrevivência e distâncias médias percorridas fora dos fragmentos por indivíduos especialistas neste tipo de habitat.

Quanto à quantidade de habitat, os resultados são os mesmos indicados pela teoria de biogeografia de ilhas e de metapopulações e por diversos outros estudos

relacionados à destruição de habitat: mais habitat propicia maior taxa de sobrevivência, minimiza as distâncias percorridas entre fragmentos e conseqüentemente aumenta o tempo médio até que os indivíduos morram em um dado ambiente. No que diz respeito ao nível de subdivisão do habitat em manchas, porém, as simulações não apresentam resultados unívocos. Se a distância percorrida entre fragmentos é escolhida como indicativo de um desenho adequado por diminuir a probabilidade de mortalidade nos eventos de dispersão, uma maior subdivisão de habitat parece ser mais eficiente, o que contradiz as sugestões vindas da TBI, ainda fortemente presentes como referência nas práticas de conservação (Haila 2002). Ao contrário, se a sobrevivência é tomada como indicativo, levando em conta outras interações e o período que os animais permanecem dentro das manchas de habitat, um menor nível de fragmentação é mais eficiente.

Essa dificuldade em identificar um único cenário mais adequado certamente está ligada à troca (*trade-off*) que ocorre ao se manter uma mesma área de habitat e variar o nível de fragmentação: à medida que o habitat é dividido em mais fragmentos, o tamanho dos fragmentos diminui, mas a distância média entre fragmentos também diminui. Isto é, ao mesmo tempo em que diminui a probabilidade de um indivíduo permanecer (e, portanto, sobreviver) em uma mancha, diminui também a probabilidade de mortalidade quando o indivíduo atravessa a matriz indo de um fragmento a outro. Deve-se interpretar com cautela a possibilidade de um sistema “mais fragmentado” poder ser mais eficiente para a persistência de certas espécies: isso não leva a uma sugestão geral de maior fragmentação de paisagens, mas simplesmente atenta para a importância do processo de dispersão na persistência de diversas espécies e de conservação da conectividade de paisagens. Ainda, além de os resultados empíricos serem bastante controversos, geralmente os processos de redução e fragmentação de habitat ocorrem simultaneamente, de forma que paisagens mais fragmentadas geralmente também possuem menos habitat. Sugere-se uma análise específica das características das paisagens e táxons a serem conservados, levando em conta explicitamente os objetivos de conservação. O modelo proposto apresenta-se ainda como ferramenta a ser aplicada em paisagens reais para tais decisões.

O modelo apresentado é interessante por ser um modelo relativamente

simples, com poucos parâmetros (e, portanto, geral quanto à espécie modelada – relacionada aos parâmetros μ , r_d e ℓ_{max} – e escala espacial – relacionada aos parâmetros M e r_d), de fácil interpretação e por simular situações práticas (ainda que gerais) no que se refere à conservação. Entretanto, cabe aqui explicitar seus pressupostos para compreender algumas de suas limitações:

a) o modelo simula o movimento de um único indivíduo por vez e, portanto, desconsidera (ou considera só implicitamente) interações entre indivíduos, dinâmicas populacionais, processos densidade-dependentes, tamanhos populacionais mínimos viáveis (bastante relevantes ao se delimitar áreas de conservação), bem como peculiaridades dos indivíduos, como dimorfismo sexual e diferenças entre estágios de vida;

b) o modelo simula espécies de animais móveis e se aplica somente a ambientes terrestres (ou àqueles em que a terceira dimensão espacial pode ser ignorada e que podem ser vistos como ambientes com unidades discretas de habitat);

c) o modelo considera somente indivíduos de uma espécie, e portanto processos de competição, predação e outros processos inter-específicos são simulados implicitamente. Entretanto, o modelo pode facilmente ser expandido para incluir indivíduos de diferentes espécies, se os ambientes simulados forem mantidos e variarmos a raio de detecção dos animais. Mudando esse único parâmetro, muda a maneira como os indivíduos enxergam o ambiente, bem como a forma como irão interagir com ele;

d) considera-se que o tempo que os indivíduos permanecem dentro das manchas é proporcional à sua área, pressuposto que, apesar de razoável, pode não ser verdade, dependendo da qualidade do habitat e da espécie estudada, por exemplo;

e) considera-se que as manchas são todas de mesmo tamanho e têm mesma qualidade. Perspectivas futuras incluem a inserção da variação nos tamanhos dos fragmentos e na qualidade do habitat de cada um, o que modificaria o tempo que os indivíduos tendem a ficar dentro das manchas;

f) caminhadas de Lévy truncadas são boas aproximações para o padrão de movimentação de animais que possuem pouco conhecimento do ambiente em que

vivem. Para determinadas espécies, como primatas, por exemplo, modelos caminhadas que levem em conta a experiência prévia e a capacidade de aprendizado dos animais podem mais adequados;

g) o padrão de fragmentação de habitat se repete mesmo em escalas espaciais maiores do que a da paisagem simulada. Em outras palavras, o ambiente é grande o suficiente para que possam ser consideradas condições de contorno periódicas, com o mesmo padrão de subdivisão de habitat;

h) uma vez que o modelo foca na dispersão entre fragmentos, as atividades realizadas pelos organismos em seu interior são desconsideradas;

i) a taxa de mortalidade dos indivíduos é constante, o que leva a um crescimento linear da probabilidade de mortalidade ao longo do tempo;

j) a fragmentação de habitat não segue um padrão de agregação: os fragmentos são distribuídos aleatoriamente no ambiente. Perspectivas futuras incluem simulações com diferentes níveis de agregação do habitat.

Aqui buscou-se pensar a delimitação de áreas de conservação a partir do ponto de vista da interação de espécies animais com o seu habitat; desconsiderou-se questões relacionadas aos custos e dificuldades em manutenção dessas áreas como áreas de conservação, bem como interesses econômicos, presença de populações humanas já no interior dessas áreas ou outros fatores que são essenciais para a sua delimitação. Além disso, mesmo questões subjacentes à presente pesquisas podem ser colocadas em questão, como a própria definição de habitat e sua utilização com o objetivo de conservar a biodiversidade. Há diversas evidências de casos em que os esforços de proteger espécies ameaçadas de extinção, os quais levaram a várias transformações na forma de manejo e utilização da terra e criação de áreas de conservação, não diminuíram o declínio populacional das espécies, bem como evidências de que esforços em remover distúrbios ou restaurar os habitats naturais de algumas espécies inclusive contribuíram para as reduções populacionais (Alagona 2011). As necessidades biológicas das diversas espécies e o objetivo conservacionista de preservação de terras muitas vezes se aproximam, mas isso não é uma regra geral. Alagona (2011) aponta para a necessidade de as pesquisas verem o espaço de maneira complexa para compreender em que casos a conservação de habitat realmente é efetiva nos

objetivos de conservação (afinal, mesmo a definição do que é habitat para uma espécie é difícil de ser operacionalizada).

O segundo conjunto de modelos apresentado nesta dissertação corresponde à situação de indivíduos realizando forrageamento de ponto central, isto é, indivíduos que possuem a memória de um determinado ponto (toca, ninho ou abrigo) ao qual devem voltar após encontrarem um item alimentar (alvo). As perguntas centrais destes modelos são (i) quais são as estratégias ótimas de busca para forrageadores de ponto central, (ii) como elas se diferenciam das estratégias adotadas por animais nômades e (iii) em quais casos o retorno para o ponto central antes de ocorrer um encontro com alvos pode ser vantajoso. Varia-se a densidade de recursos no ambiente e busca-se compreender quais estratégias de movimentação e quais regras de parada e retorno ao ponto central maximizam a eficiência de forrageamento, dentro de um contexto de forrageamento ótimo.

São desenvolvidos três modelos: no primeiro (modelo 0), um indivíduo só retorna ao ponto central ao encontrar um item alimentar; nos outros dois (modelos 1 e 2), o indivíduo pode interromper sua caminhada e retornar mesmo que não encontre alvos.

Os resultados indicam que, em ambientes escassos em recursos, as estratégias ótimas de movimentação para animais que realizam forrageamento de ponto central são similares às de animais nômades (o expoente ótimo de Lévy, μ , é próximo de 2). Entretanto, à medida que a densidade de recursos no ambiente aumenta, uma estratégia com maior proporção de passos longos é mais vantajosa, o que vai contra o esperado para animais nômades, para os quais uma caminhada mais sinuosa é ótima em ambientes densos em recursos, já que eles não precisam retornar para um abrigo ou ponto central. Isso gera uma primeira previsão a ser testada empiricamente: a de que, com o aumento de recursos no ambiente, forrageadores de ponto central se movimentam com expoentes de Lévy que partem de $\mu \approx 2$ para $\mu \rightarrow 1$.

O outro resultado importante decorrente da análise desses modelos é que, quando a densidade de recursos é alta no ambiente, fortes restrições ao movimento são vantajosas, de maneira que abortar buscas mesmo sem encontrar alimentos

pode levar a um comportamento ótimo. Além disso, quando o ambiente é escasso há uma variação nas estratégias ótimas: quando L/r_d é baixo, uma estratégia com grande proporção de passos longos ($\mu \rightarrow 1$) é melhor; quando L/r_d cresce, a eficiência de busca aumenta, pois uma área maior pode ser explorada e mais alvos alimentares são encontrados; entretanto, se L/r_d passa um certo valor crítico (próximo a 1000), a busca passa a ser progressivamente menos restrita (se aproximando do modelo zero, sem restrições), a eficiência da busca começa a diminuir e a estratégia ótima passa a ser uma caminhada mais sinuosa, com menor probabilidade de passos longos ($\mu \approx 2$). Essa transição é outra hipótese passível de ser testada empiricamente, ainda que seja difícil a mensuração ou estimação de tais distâncias limite que restringem a movimentação dos indivíduos. Se essa distância diz respeito a uma característica comportamental, a identificação de seus valores é de mais difícil avaliação; entretanto, se ela se refere a distâncias de barreiras físicas presentes no ambiente, as quais por vezes podem ser facilmente detectadas ou mesmo introduzidas experimentalmente, a transição de regimes de movimentação se torna mais fácil de ser testada empiricamente.

Anterior a essas hipóteses, ainda, é importante observar empiricamente em que casos animais que realizam forrageamento de ponto central desenvolvem caminhadas de Lévy truncadas, para validar a aplicação e exploração dos modelos aqui utilizados. Na realidade, esses resultados devem permanecer válidos mesmo que essa pressuposição seja relaxada, desde que o padrão de movimentação seja relativamente aleatório (e já que outros regimes de movimentação aleatória, como caminhadas Brownianas, também são representadas pelo formalismo de caminhadas de Lévy). As mesmas vantagens apresentadas para os modelos de dispersão em fragmentos são válidos para os modelos de forrageamento de ponto central, assim como os pressupostos (a), (b), (c) e (f). Além destes, podemos citar outras suposições desses modelos:

- 1) considera-se um distribuição homogênea e aleatória de recursos no ambiente. Perspectivas futuras envolvem simulações em ambientes com distribuições agregadas e fragmentadas de recursos;

- 2) são considerados processos de memória simplificados para forrageadores de ponto central. Porém, animais que realizam forrageamento de ponto central tem a

potencialidade de conhecer bem a região ao redor de seu ninho ou abrigo, pois passam parte considerável de sua vida (ou de um de seus ciclos reprodutivos, por exemplo) nessa mesma região. Trabalhos futuros podem explorar processos de memória e caminhada mais complexos, assim como incluir a presença de erros decorrentes dos cálculos de localização e distância do ponto central, comumente feitos por animais que realizam integração de caminho;

3) os modelos consideram animais que carregam/consomem somente um item alimentar por vez. Modelos desenvolvidos para forrageadores de ponto central que consomem ou armazenam diversos itens alimentares podem levar a modificações nas previsões de estratégias ótimas.

Com estes modelos, não é possível indicar uma área mínima que os indivíduos precisam para sobreviver, mas podemos estimar a área que leva a máxima eficiência na taxa de encontro de alvos (e, portanto, na aquisição de recursos). Isso tem consequências importantes para a delimitação de áreas de conservação, uma vez que as bordas de regiões a serem conservadas podem funcionar como restrições e impor distâncias limite para os animais percorrerem, se essas espécies forem relativamente dependentes deste tipo de habitat. Por exemplo, os resultados dos modelos mostram que, para ambientes com baixa densidade de recursos, à medida que permitimos que o animal ande mais (menos restrição), a eficiência de busca aumenta; porém, a partir de um limiar (ou valor crítico), a busca se torna irrestrita e deixa de ser tão eficiente. Portanto, se consideramos o tamanho de um fragmento de habitat como um restritor para as distâncias a serem percorridas e um tipo de habitat com baixa disponibilidade de recursos, a aplicação do princípio “quanto mais habitat melhor” (resultado indicado a partir do conjunto de modelos de busca em paisagens fragmentadas – Capítulo 2) pode não ser interessante, e um tamanho ótimo intermediário de reserva pode ser mais eficiente para aumentar a probabilidade de sucesso de forrageamento para animais que retornam a pontos centrais. Em outras palavras, mostramos aqui como as características específicas de comportamento das espécies (como a necessidade de retorno a um ponto central, aqui) podem ser importantes e devem ser consideradas ao se planejar áreas para conservação, dependendo dos objetivos de conservação e dos processos/táxons que se deseja conservar.

REFERÊNCIAS

- Alagona, P. S. 2011. What is habitat? *Environmental History* 16:433–438.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355–366.
- Andrén, H. 1997. Habitat fragmentation and changes in biodiversity. *Ecological Bulletins* 46:171–181.
- Araujo, S. B. L., G. M. Viswanathan, and M. A. M. de Aguiar. 2010. Home range evolution and its implication in population outbreaks. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 368:5661–5677.
- Aronson, R. B., and T. J. Givnish. 1983. Optimal central-place foragers: a comparison with null hypotheses. *Ecology* 64:395–399.
- Atkinson, R. P. D., C. J. Rhodes, D. W. Macdonald, and R. M. Anderson. 2002. Scale-free dynamics in the movement patterns of jackals. *Oikos* 98:134–140.
- Ayala-Orozco, B. B., G. Cocho, H. Larralde, G. Ramos-Fernández, J. L. Mateos, and O. Miramontes. 2004. Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:223–230.
- Barraquand, F., and S. Benhamou. 2008. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology* 89:3336–3348.
- Bartumeus, F. 2007. Lévy processes in animal movement: an evolutionary hypothesis. *Fractals* 15:151–162.
- Bartumeus, F., and J. Catalan. 2009. Optimal search behavior and classic foraging theory. *Journal of Physics A* 42:434002.
- Bartumeus, F., J. Catalan, U. Fulco, M. Lyra, and G. M. Viswanathan. 2002. Optimizing the encounter rate in biological interactions: Lévy versus Brownian strategies. *Physical Review Letters* 88:097901.
- Bartumeus, F., and S. A. Levin. 2008. Fractal reorientation clocks: Linking animal behavior to statistical patterns of search. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:19072–19077.
- Bartumeus, F., M. da Luz, G. Viswanathan, and J. Catalan. 2005. Animal search strategies: a quantitative random-walk analysis. *Ecology* 86:3078–3087.
- Bascompte, J., and R. V. Solé. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* 65:465–473.
- Bender, D. J., T. A. Contreras, and L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79:517–533.
- Benhamou, S. 1994. Spatial memory and searching efficiency. *Animal Behaviour* 47:1423–1433.

- Benhamou, S. 1997. Path integration by swimming rats. *Animal Behaviour* 54:321–327.
- Benhamou, S. 2004. How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *Journal of Theoretical Biology* 229:209–220.
- Benhamou, S. 2007. How many animals really do the Levy walk? *Ecology* 88:1962–1969.
- Benhamou, S., and D. Cornélis. 2010. Incorporating movement behavior and barriers to improve kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management* 74:1353–1360.
- Bénichou, O., C. Loverdo, M. Moreau, and R. Voituriez. 2006. Two-dimensional intermittent search processes: An alternative to Lévy flight strategies. *Physical Review E* 74:1–4.
- Bodin, Ö., M. Tengö, A. Norman, J. Lundberg, and T. Elmqvist. 2006. The value of small size: loss of forest patches and ecological thresholds in southern Madagascar. *Ecological Applications* 16:440–451.
- Börger, L., B. D. Dalziel, and J. M. Fryxell. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11:637–650.
- Bovet, P., and S. Benhamou. 1988. Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *Journal of Theoretical Biology* 131:419–433.
- Bovet, P., and S. Benhamou. 1991. Optimal sinuosity in central place foraging movements. *Animal Behaviour* 42:57–62.
- Boyer, D., O. Miramontes, G. Ramos-Fernández, J. L. Mateos, and G. Cocho. 2004. Modeling the searching behavior of social monkeys. *Physica A* 342:329–335.
- Boyer, D., G. Ramos-Fernández, O. Miramontes, J. L. Mateos, G. Cocho, H. Larralde, H. Ramos, and F. Rojas. 2006. Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. *Proceedings of the Royal Society B* 273:1743–1750.
- Burkey, T. V. 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos* 55:75–81.
- Codling, E. A., M. J. Plank, and S. Benhamou. 2008. Random walk models in biology. *Journal of The Royal Society Interface* 5:813–834.
- Cole, B. J. 1995. Fractal time in animal behaviour: the movement activity of *Drosophila*. *Animal Behaviour* 50:1317–1324.
- Diamond, J. M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7:129–146.
- Diamond, J. M. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193:1027–1029.
- Diamond, J. M. 1989. The present, past and future of human-caused extinctions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 325:469–477.

- Durrett, R., and S. A. Levin. 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology* 46:363–394.
- Edwards, A. M. 2008. Using likelihood to test for Lévy flight search patterns and for general power-law distributions in nature. *Journal of Animal Ecology* 77:1212–1222.
- Edwards, A. M., M. P. Freeman, G. A. Breed, and I. D. Jonsen. 2012. Incorrect likelihood methods were used to infer scaling laws of marine predator search behaviour. *PLoS ONE* 7:e45174.
- Edwards, A. M., R. A. Phillips, N. W. Watkins, M. P. Freeman, E. J. Murphy, V. Afanasyev, S. V. Buldyrev, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, H. E. Stanley, and G. M. Viswanathan. 2007. Revisiting Lévy flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer. *Nature* 449:1044–1048.
- Etienne, R. S., and J. A. P. Heesterbeek. 2000. On optimal size and number of reserves for metapopulation persistence. *Journal of Theoretical Biology* 203:33–50.
- Fahrig, L. 1988. A general model of populations in patchy habitats. *Applied Mathematics and Computation* 27:53–66.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100:65–74.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* 12:346–353.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487–515.
- Fahrig, L. 2005. When is a landscape perspective important? Pages 3–10 *in* J. A. Wiens and M. R. Moss, editors. *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fahrig, L. 2007. Landscape heterogeneity and metapopulation dynamics. Pages 78–91 *in* J. Wu and R. Hobbs, editors. *Key Topics in Landscape Ecology*. Cambridge University Press.
- Ferreira, A. S., E. P. Raposo, G. M. Viswanathan, and M. G. E. da Luz. 2012. The influence of the environment on Lévy random search efficiency: Fractality and memory effects. *Physica A* 391:3234–3246.
- Focardi, S., P. Montanaro, and E. Pecchioli. 2009. Adaptive Lévy walks in foraging fallow deer. *PLoS ONE* 4:e6587.
- Gardner, R. H., R. V. O'Neill, M. G. Turner, and V. H. Dale. 1989. Quantifying scale-dependent effects of animal movement with simple percolation models. *Landscape Ecology* 3:217–227.
- Ginzburg, L. R., C. X. J. Jensen, and J. V. Yule. 2007. Aiming the “unreasonable effectiveness of mathematics” at ecological theory. *Ecological Modelling* 207:356–362.
- Giuggioli, L., and F. Bartumeus. 2012. Linking animal movement to site fidelity. *Journal of Mathematical Biology* 64:647–56.

- Gotelli, N. L. 2007. *Ecologia*. Page 260. Editora Planta, Londrina.
- Guha, R. 1995. El ecologismo de los pobres. *Ecología Política* 8:137–151.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12:321–334.
- Hansen, M. C., S. V. Stehman, and P. V. Potapov. 2010. Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:8650–8655.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:17–38.
- Hanski, I. 1998. *Metapopulation dynamics* 396:41–49.
- Hanski, I. 2004. Island ecology on mainlands: spatially realistic theory of metapopulation ecology. Pages 125–146 *in* J. M. Fernández-Palacios and C. Morici, editors. *Ecología Insular/Island Ecology*. Asociación Española de Ecología Terrestre (AFET), La Palma.
- Hanski, I., and M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:3–16.
- Hanski, I., and O. Ovaskainen. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404:755–758.
- Harrison, S., and L. Fahrig. 1995. Landscape pattern and population conservation. Pages 293–308 *in* L. Hansson, L. Fahrig, and G. Merriam, editors. *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall, London.
- Hays, G. C., T. Bastian, T. K. Doyle, S. Fossette, A. C. Gleiss, M. B. Gravenor, V. J. Hobson, N. E. Humphries, M. K. S. Lilley, N. G. Pade, and D. W. Sims. 2012. High activity and Lévy searches: jellyfish can search the water column like fish. *Proceedings of the Royal Society B* 279:465–473.
- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Harvard.
- Houston, A. I., and J. M. McNamara. 1985. A general theory of central place foraging for single-prey loaders. *Theoretical Population Biology* 28:233–262.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Page 375. Princeton University Press, Princeton.
- Humphries, N. E., N. Queiroz, J. R. M. Dyer, N. G. Pade, M. K. Musyl, K. M. Schaefer, D. W. Fuller, J. M. Brunnschweiler, T. K. Doyle, J. D. R. Houghton, G. C. Hays, C. S. Jones, L. R. Noble, V. J. Wearmouth, E. J. Southall, and D. W. Sims. 2010. Environmental context explains Lévy and Brownian movement patterns of marine predators. *Nature* 465:1066–1069.
- Humphries, N. E., H. Weimerskirch, N. Queiroz, E. J. Southall, and D. W. Sims. 2012. Foraging success of biological Lévy flights recorded in situ. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 109:7169–7174.
- Ims, R. A. 1995. Movement patterns related to spatial structures. Pages 85–109 *in* L. Hansson, L. Fahrig, and G. Merriam, editors. *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall, London.

- James, A., M. J. Plank, and A. M. Edwards. 2011. Assessing Lévy walks as models of animal foraging. *Journal of The Royal Society Interface* 8:1233–1247.
- Jatobá, S. U. S., L. C. F. Cidade, and G. M. Vargas. 2009. Ecologismo, ambientalismo e ecologia política: diferentes visões da sustentabilidade e do território. *Sociedade e Estado* 24:47–87.
- Keitt, T. H., D. L. Urban, and B. T. Milne. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* 1:4.
- King, A. W., and K. A. With. 2002. Dispersal success on spatially structured landscapes: when do spatial pattern and dispersal behavior really matter? *Ecological Modelling* 147:23–39.
- De Knegt, H. J., G. M. Hengeveld, F. van Langevelde, W. F. de Boer, and K. P. Kirkman. 2007. Patch density determines movement patterns and foraging efficiency of large herbivores. *Behavioral Ecology* 18:1065–1072.
- Lande, R. 1987. Extinction Thresholds in Demographic-Models of Territorial Populations. *American Naturalist* 130:624–635.
- Levin, S. A. 1974. Dispersion and population interactions. *American Naturalist* 108:207–228.
- Levin, S. A. 1976. Population dynamic models in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:287–310.
- Lindenmeyer, D. B., and J. Fischer. 2006. Habitat Fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis. Page 329. CSIRO Publishing, Collingwood.
- Long, J. A., and T. A. Nelson. 2012. Time geography and wildlife home range delineation. *Journal of Wildlife Management* 76:407–413.
- MacArthur, R. H., and E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603–609.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Page 203. Princeton University Press, Princeton.
- Mantegna, R. N., and H. E. Stanley. 1994. Stochastic process with ultraslow convergence to a Gaussian: the truncated Lévy flight. *Physical Review Letters* 73:2946–2949.
- Marcot, B. G., M. G. Raphael, N. H. Schumaker, and B. Galleher. 2012. How big and how close? Habitat patch size and spacing to conserve a threatened species. *Natural Resource Modeling online*:1–34.
- Margules, C. R., A. J. Higgs, and R. W. Rafe. 1982. Modern biogeographic theory: are there any lessons for nature reserve design? *Biological Conservation* 24:115–128.
- Margules, C. R., and R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405:243–253.
- Martinez-Alier, J. 2002. *The Environmentalism of the Poor*. Page 312. Edward Elgar, Cheltenham.

- Mashanova, A., T. H. Oliver, and V. A. A. Jansen. 2010. Evidence for intermittency and a truncated power law from highly resolved aphid movement data. *Journal of The Royal Society Interface* 7:199–208.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis*. Page 90. Washington, DC.
- Moorcroft, P. R., and A. Barnett. 2008. Mechanistic home range models and resource selection analysis: a reconciliation and unification. *Ecology* 89:1112–1119.
- Moorcroft, P. R., M. A. Lewis, and R. L. Crabtree. 2006. Mechanistic home range models capture spatial patterns and dynamics of coyote territories in Yellowstone. *Proceedings of the Royal Society B* 273:1651–1659.
- Van Moorter, B., D. Visscher, S. Benhamou, L. Börger, M. S. Boyce, and J.-M. Gaillard. 2009. Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. *Oikos* 118:641–652.
- Morozov, A., and J.-C. Poggiale. 2012. From spatially explicit ecological models to mean-field dynamics: the state of the art and perspectives. *Ecological Complexity* 10:1–11.
- Müller, M., and R. Wehner. 1994. The hidden spiral: systematic search and path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology A* 175:525–530.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313:786–788.
- Nathan, R., E. Klein, J. J. Robledo-Arnuncio, and E. Revilla. 2012. Dispersal kernels: review. *in* J. Clobert, M. Baguette, T. G. Benton, and J. M. Bullock, editors. *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Opdam, P. F. M. 1990. Dispersal in fragmented populations: the key to survival. Pages 3–17 *in* R. G. H. Bunce and D. C. Howard, editors. *Species Dispersal in Agricultural Habitats*. Belhaven Press, London.
- Ovaskainen, O., and I. Hanski. 2004. From individual behavior to metapopulation dynamics: unifying the patchy population and classic metapopulation models. *American Naturalist* 164:364–377.
- Ovaskainen, O., K. Sato, J. Bascompte, and I. Hanski. 2002. Metapopulation models for extinction threshold in spatially correlated landscapes. *Journal of Theoretical Biology* 215:95–108.
- Pimm, S. L., and P. Raven. 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403:843–845.
- Plank, M. J., and A. James. 2008. Optimal foraging: Lévy pattern or process? *Journal of The Royal Society Interface* 5:1077–86.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523–575.
- Raposo, E. P., S. V. Buldyrev, M. G. E. da Luz, M. C. Santos, H. E. Stanley, and G. M. Viswanathan. 2003. Dynamical robustness of Lévy search strategies.

- Physical Review Letters 91:240601.
- R Development Core Team. 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Reynolds, A. M. 2008. Optimal random Lévy-loop searching: new insights into the searching behaviours of central-place foragers. *Europhysics Letters* 82:20001.
- Reynolds, A. M. 2009. Lévy flight patterns are predicted to be an emergent property of a bumblebees' foraging strategy. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:19–23.
- Reynolds, A. M. 2012a. Fitness-maximizing foragers can use information about patch quality to decide how to search for and within patches: optimal Lévy walk searching patterns from optimal foraging theory. *Journal of The Royal Society Interface* 9:1568–1575.
- Reynolds, A. M. 2012b. Truncated Lévy walks are expected beyond the scale of data collection when correlated random walks embody observed movement patterns. *Journal of The Royal Society Interface* 9:528–34.
- Reynolds, A. M. 2012c. Olfactory search behaviour in the wandering albatross is predicted to give rise to Lévy flight movement patterns. *Animal Behaviour* 83:1225–1229.
- Reynolds, A. M., and M. A. Frye. 2007. Free-flight odor tracking in *Drosophila* is consistent with an optimal intermittent scale-free search. *PLoS ONE* 2:e354.
- Reynolds, A. M., D. R. Reynolds, A. D. Smith, G. P. Svensson, and C. Löfstedt. 2007a. Appetitive flight patterns of male *Agrotis segetum* moths over landscape scales. *Journal of Theoretical Biology* 245:141–149.
- Reynolds, A. M., A. D. Smith, R. Menzel, U. Greggers, D. R. Reynolds, and J. R. Riley. 2007b. Displaced honey bees perform optimal scale-free search flights. *Ecology* 88:1955–1961.
- Reynolds, A. M., A. D. Smith, D. R. Reynolds, N. L. Carreck, and J. L. Osborne. 2007c. Honeybees perform optimal scale-free searching flights when attempting to locate a food source. *Journal of Experimental Biology* 210:3763–3770.
- Ribeiro, M. C. 2010. Modelos de simulação aplicados à conservação de paisagens fragmentadas da Mata Atlântica brasileira. Universidade de São Paulo.
- Ribeiro, M. C., J. P. Metzger, A. C. Martensen, F. J. Ponzoni, and M. M. Hirota. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141–1153.
- Riitters, K. H., J. D. Wickham, R. V. O'Neill, K. B. Jones, E. R. Smith, J. W. Coulton, T. G. Wade, and J. H. Smith. 2002. Fragmentation of continental United States forests. *Ecosystems* 5:815–822.
- Root, R. B., and P. M. Kareiva. 1984. The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. *Ecology* 65:147–165.
- Roport-Coudert, Y., R. P. Wilson, F. Daunt, and A. Kato. 2004. Patterns of energy

- acquisition by a central place forager: benefits of alternating short and long foraging trips. *Behavioral Ecology* 15:824–830.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Santos, M. C. 2008. *Busca Markoviana Super Difusiva: Origens e Relevância das Leis de Potência*. Universidade Federal do Parana.
- Santos, M. C., D. Boyer, O. Miramontes, G. M. Viswanathan, E. P. Raposo, J. L. Mateos, and M. G. E. da Luz. 2007. Origin of power-law distributions in deterministic walks: The influence of landscape geometry. *Physical Review E* 75:2–7.
- Santos, M. C., E. P. Raposo, G. M. Viswanathan, and M. G. E. da Luz. 2004. Optimal random searches of revisitable targets: crossover from superdiffusive to ballistic random walks. *Europhysics Letters (EPL)* 67:734–740.
- Seeley, T. D. 1995. *The Wisdom of the Hive. The Social Physiology of Honey Bee Colonies*. Harvard University Press, Cambridge.
- Seuront, L., A.-C. Duponchel, and C. Chappéron. 2007. Heavy-tailed distributions in the intermittent motion behaviour of the intertidal gastropod *Littorina littorea*. *Physica A* 385:573–582.
- Shlesinger, M. F., and J. Klafter. 1986. Lévy walk versus Lévy flights. Pages 279–283 *in* H. E. Stanley and N. Ostrowski, editors. *On Growth and Form*. Martinus Nijhoff, Dordrecht.
- Simberloff, D. S. 1976. Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science* 194:572–578.
- Simberloff, D. S., and L. G. Abele. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193:1032.
- Simberloff, D. S., and L. G. Abele. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *American Naturalist* 120:41–50.
- Sims, D. W., N. E. Humphries, R. W. Bradford, and B. D. Bruce. 2012. Lévy flight and Brownian search patterns of a free-ranging predator reflect different prey field characteristics. *Journal of Animal Ecology* 81:432–442.
- Sims, D. W., E. J. Southall, N. E. Humphries, G. C. Hays, C. J. A. Bradshaw, J. W. Pitchford, A. James, M. Z. Ahmed, A. S. Brierley, M. A. Hindell, D. Morritt, M. K. Musyl, D. Righton, E. L. C. Shepard, V. J. Wearmouth, R. P. Wilson, M. J. Witt, and J. D. Metcalfe. 2008. Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature* 451:1098–1102.
- Skellam, J. G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38:196–218.
- Solé, R. V., F. Bartumeus, and J. G. P. Gamarra. 2005. Gap percolation in rainforests. *Oikos* 110:177–185.
- Soulé, M. E., and D. S. Simberloff. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biological Conservation* 35:19–40.

- Sueur, C. 2011. A non-Lévy random walk in chacma baboons: what does it mean? PLoS ONE 6:e16131.
- Tabarelli, M., A. V. Aguiar, M. C. Ribeiro, J. P. Metzger, and C. A. Peres. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* 143:2328–2340.
- Taylor, B. 1991. Investigating species incidence over habitat fragments of different areas - a look at error estimation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:177–191.
- Terborgh, J. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193:1029–1030.
- Turchin, P. 1996. Fractal analyses of animal movement: a critique. *Ecology* 77:2086–2090.
- Turchin, P. 1998. Quantitative analysis of movement. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland.
- Verboom, J., J. A. J. Metz, and E. Meelis. 1993. Metapopulation models for impact assessment of fragmentation. Pages 172–194 in C. C. Vos and P. F. M. Opdam, editors. *Landscape Ecology of a Stressed Environment*. Chapman & Hall, London.
- Viswanathan, G. M., V. Afanasyev, S. V. Buldyrev, S. Havlin, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, and H. E. Stanley. 2000. Lévy flights in random searches. *Physica A* 282:1–12.
- Viswanathan, G. M., V. Afanasyev, S. V. Buldyrev, E. J. Murphy, P. A. Prince, and H. E. Stanley. 1996. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature* 381:413–415.
- Viswanathan, G. M., S. V. Buldyrev, S. Havlin, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, and H. E. Stanley. 1999. Optimizing the success of random searches. *Nature* 401:911–914.
- Viswanathan, G. M., M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, and H. E. Stanley. 2011. The Physics of Foraging: an Introduction to Random Searches and Biological Encounters. Page 164 Encounters. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wade, T. G., K. H. Riitters, J. D. Wickham, and K. B. Jones. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology* 7:7.
- Wehner, R., and M. V. Srinivasan. 1981. Searching behaviour of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of Comparative Physiology A* 142:315–338.
- Whitcomb, R. F., J. F. Lynch, P. A. Opler, and C. S. Robbins. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193:1030–1032.
- Wiens, J. A. 1995. Landscape mosaics and ecological theory. Pages 1–26 in L. Hansson, L. Fahrig, and G. Merriam, editors. *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall, London.
- Wiens, J. A., N. C. Stenseth, B. Van Horne, and R. A. Ims. 1993. Ecological

- mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66:369–380.
- Wigner, E. 1960. The unreasonable effectiveness of Mathematics in the natural sciences. *Communications on Pure and Applied Mathematics* XIII:1–14.
- Williams, J. C., C. S. ReVelle, and S. A. Levin. 2005. Spatial attributes and reserve design models: A review. *Environmental Modeling & Assessment* 10:163–181.
- Wosniack, M. E. 2012. *Busca Aleatória em Ambientes Fragmentados*. Universidade Federal do Paraná.
- Yackulic, C. B., S. Blake, S. Deem, M. Kock, and M. Uriarte. 2011. One size does not fit all: flexible models are required to understand animal movement across scales. *Journal of Animal Ecology*:1–9.
- Zollner, P. A., and S. L. Lima. 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* 80:1019–1030.