

## CONSEQÜÊNCIAS ECOLÓGICAS DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NA AMAZÔNIA

*William F. Laurance*<sup>1,2</sup> & *Heraldo L. Vasconcelos*<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Smithsonian Tropical Research Institute, Caixa Postal: 478. Manaus Amazonas, Brasil. CEP: 69011-970.

<sup>2</sup> School of Marine and Tropical Biology, James Cook University, Cairns, Queensland 4870, Australia.

<sup>3</sup> Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia (UFU), Caixa Postal: 593. Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. CEP: 38400-902.

E-mails: laurancew@si.edu, heraldo@umarama.ufu.br

### RESUMO

Um grande número de trabalhos tem sido desenvolvido com o intuito de determinar as conseqüências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia e aqui apresentamos uma síntese dos principais resultados destes trabalhos. A fragmentação da floresta tem múltiplos efeitos sobre a biota amazônica, podendo alterar a diversidade e a composição das comunidades nos fragmentos e mudar processos ecológicos como a polinização, a ciclagem de nutrientes e o estoque de carbono. As mudanças ecológicas que ocorrem em função do isolamento são em geral proporcionais ao tamanho do fragmento. Conseqüentemente, fragmentos pequenos tendem a ter menos espécies como um todo (menor riqueza de espécies) e menor densidade de espécies por unidade de área do que fragmentos grandes. Os fragmentos de floresta na Amazônia parecem ser particularmente vulneráveis aos efeitos de borda. Sob condições naturais as bordas são raras nas florestas tropicais, mas quando a floresta é fragmentada a quantidade de bordas aumenta dramaticamente. Estas novas bordas são artificiais, criando uma transição abrupta entre a floresta e a área alterada adjacente. Nas florestas de terra-firme da Amazônia central, um dos efeitos de borda mais proeminentes é o aumento na taxa de mortalidade de árvores, que causa um aumento na incidência de clareiras no dossel próximo às bordas. Os efeitos de borda também causam alterações nos gradientes físicos e na abundância das espécies nos fragmentos. Em geral as espécies que são mais vulneráveis à fragmentação florestal tendem a responder negativamente à formação de bordas, necessitam de áreas extensas, e/ou não são tolerantes a matriz (isto é, o mosaico de habitats modificados que circundam os fragmentos de floresta), enquanto que as espécies que são resilientes aos efeitos da fragmentação florestal geralmente têm características opostas.

**Palavras-chave:** Biodiversidade, conservação, dinâmica florestal, fragmentação do habitat, floresta tropical.

### ABSTRACT

**ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF FOREST FRAGMENTATION IN THE AMAZON.** Many studies have analyzed the ecological consequences of forest fragmentation on Amazonian forests and the results of these studies are summarized here. Habitat fragmentation has extensive effects on Amazon rainforests, affecting diversity and community composition in the resulting fragments, and also affecting ecological processes like pollination, nutrient cycling, and carbon fixation. The ecological changes resulting from fragmentation are generally of inverse proportional magnitude to the size of the fragment area. Consequently, smaller fragments are usually less species-rich and have fewer species per area than do larger forest fragments. Forest fragments in the Amazon seem to be particularly prone to edge effects. Fragmentation dramatically increases edges of tropical forests: new edges are artificial and abrupt, forming a stark boundary between the forest and the surrounding, altered landscape. One of the most striking effects is a dramatic increase in the

mortality of trees, leading to increased canopy-gap formation. Edge effects in the fragments also alter physical gradients and species abundances. In general, species that are most vulnerable to fragmentation tend to respond negatively to edges, have large area requirements, and/or are intolerant to the surrounding “matrix” (i.e. the mosaic of modified habitats around the fragments), whereas species that are resilient to fragmentation usually have an opposite set of characteristics.

**Keywords:** Biodiversity, conservation, forest dynamics, habitat fragmentation, rainforest.

## RESUMEN

### CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS DE LA FRAGMENTACIÓN FORESTAL EN LA AMAZONÍA.

Un gran número de trabajos han sido desarrollados para establecer las consecuencias ecológicas de la fragmentación forestal en la Amazonía. En esta publicación presentamos una síntesis de los principales resultados de estos trabajos. La fragmentación de los bosques tiene muchos efectos sobre la biota amazónica, pudiendo alterar la diversidad y la composición de las comunidades biológicas en los fragmentos y modificar los procesos ecológicos como la polinización, el ciclo de nutrientes y el almacenamiento de carbono. Los cambios ecológicos que ocurren por el aislamiento son en su mayoría proporcionales al tamaño del fragmento. Así, los fragmentos pequeños tienden a tener menos especies (menos riqueza de especies) y menor densidad de especies por unidad de área en relación a los fragmentos grandes. Los fragmentos forestales amazónicos parecen ser particularmente vulnerables al efecto borde. En condiciones naturales, los bordes son raros en los bosques tropicales, pero cuando el bosque es fragmentado la cantidad de bordes aumenta considerablemente. Estos nuevos bordes son artificiales y crean una transición abrupta entre el bosque natural y el área alterada adyacente. En los bosques de tierra firme de la Amazonía central uno de los efectos de borde más importantes es el aumento en la tasa de mortalidad de árboles, que provoca el aumento de claros del bosque en los bordes. El efecto borde también causa alteraciones en los gradientes físicos y en la abundancia de especies en los fragmentos. En general, las especies más vulnerables a la fragmentación forestal, tienden a responder negativamente a la formación de bordes, necesitan de áreas extensas y/o no son tolerantes a la matriz (mosaico de hábitats modificados que rodean a los fragmentos forestales), mientras que las especies resilientes a la fragmentación forestal generalmente tienen características opuestas.

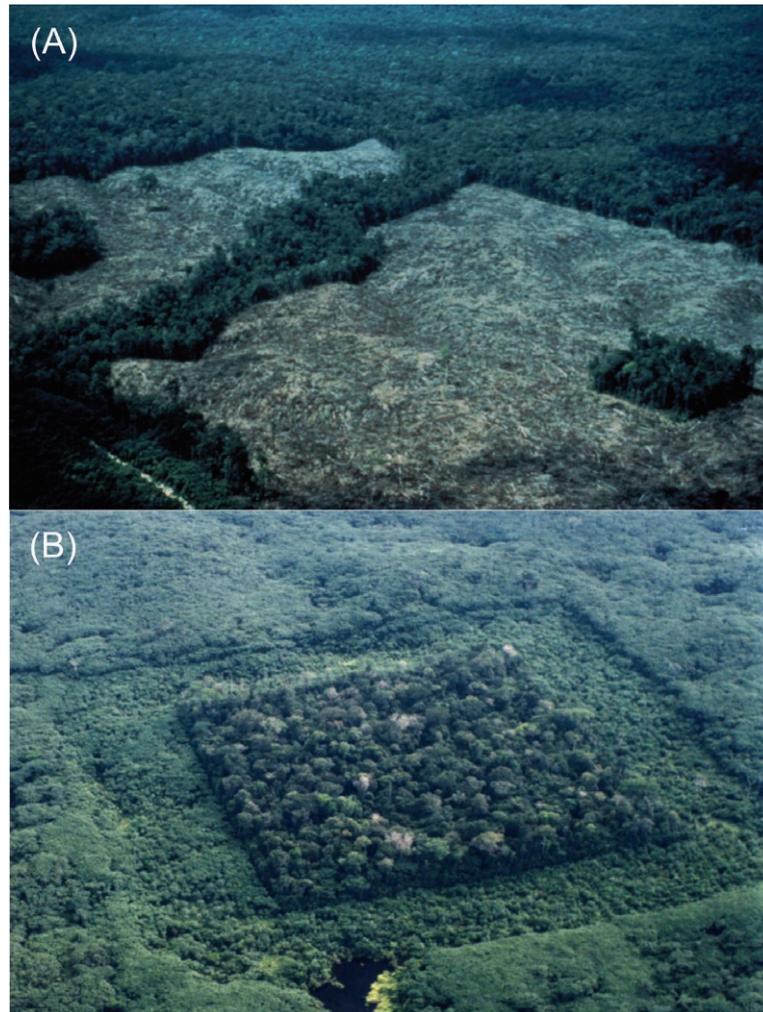
**Palabras clave:** Biodiversidad, conservación, dinámica forestal, fragmentación de hábitat, bosque tropical.

## INTRODUÇÃO

A bacia Amazônica abriga mais da metade das florestas tropicais remanescentes no mundo e também alguns dos ecossistemas com maior diversidade biológica (Capobianco *et al.* 2001). Historicamente, o desenvolvimento e a ocupação humana desta região estiveram limitados pela baixa fertilidade dos solos, pela distância até os maiores centros urbanos e por doenças como a malária e a febre amarela. Entretanto, este padrão mudou drasticamente uma vez que durante as últimas décadas o desmatamento na Amazônia foi maior que durante todos os primeiros 450 anos desde a colonização europeia (Lovejoy 1999). As causas do desmatamento acelerado na Amazônia são múltiplas e incluem a expansão da atividade pecuária, da agricultura de corte e queima, da extração madeireira (a maioria feita de

forma ilegal e predatória) e da agricultura comercial (Fearnside 1987, 2001). Uma consequência direta e inevitável do desmatamento é a fragmentação florestal, que ocorre à medida que uma grande extensão de floresta é subdividida e diminui de tamanho (Figura 1A). Análises de imagens de satélite mostram que, em 1988, a área de floresta da Amazônia brasileira que estava fragmentada ou suscetível aos efeitos de borda era 150% maior do que a área efetivamente desmatada (Skole & Tucker 1993).

Um grande número de trabalhos tem sido desenvolvido com o intuito de determinar as consequências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia e aqui apresentamos uma síntese dos principais resultados destes trabalhos. Entretanto, visto que maior parte destes estudos foram conduzidos no âmbito do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentação Florestais, um projeto experimental



**Figura 1.** (A) Vista aérea de uma área ao norte de Manaus onde, no início dos anos 80, grandes áreas de floresta contínua foram desmatadas para a implantação de pastagens. Dentro da área desmatada encontram-se dois fragmentos de floresta primária, um deles com tamanho de 1ha e outro com 10ha, fragmentos estes que são foco de estudo do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. (B) Fragmento de 10ha circundado por uma floresta secundária, com cerca de 12 anos de idade, originada após o abandono da área anteriormente desmatada. O estabelecimento de florestas em regeneração aumentou a conectividade entre os fragmentos de floresta primária, minimizando assim os efeitos deletérios da fragmentação florestal (Fotos de Richard O. Bierregaard Jr.).

**Figure 1.** (A) Aerial photo of a region north of Manaus where large portions of forest were cut in the early 1980s to make cattle pastures. Two fragments of primary forest are displayed: one with an area of 1 ha and the other with 10 ha. These fragments are currently being studied by the Biological Dynamics of Forest Fragments Project. (B) A 12-year-old, 10 ha forest fragment surrounded by secondary forest, formed after the pasture was abandoned. Regeneration reconnected the fragments of primary forest, reducing the negative effects of fragmentation (photographs by Richard O. Bierregaard Jr.).

de longo prazo conduzido em uma área a cerca de 70km ao norte de Manaus (Bierregaard & Gascon 2001), extrapolações dos resultados obtidos nestes estudos para outras partes da Amazônia devem ser feitas com cuidado. Serão aqui analisadas as características ecológicas das comunidades em florestas fragmentadas, assim como os principais fatores ligados à configuração da paisagem que afetam as populações fragmentadas, incluindo-se os efeitos de área, de borda, de distância (ou isolamento) e do tipo de matriz.

## EFEITOS DE ÁREA

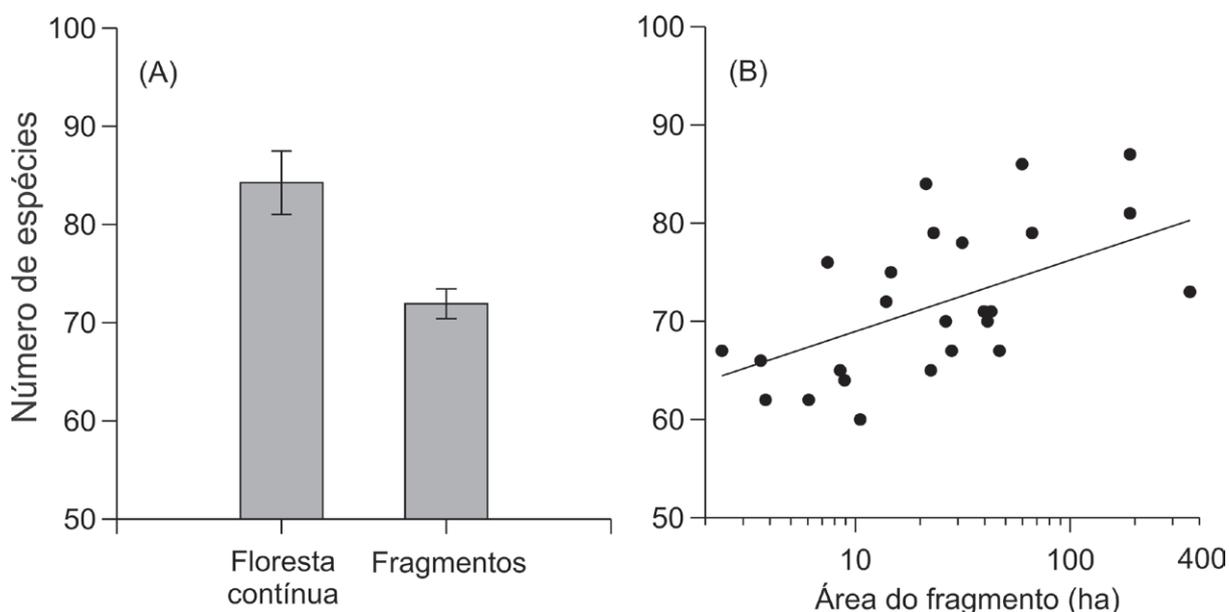
Os efeitos de área são mudanças ecológicas que ocorrem como resultado do isolamento do fragmento. A magnitude destes efeitos tende a ser inversamente proporcional ao tamanho do fragmento, ou seja, eles são mais intensos nos menores fragmentos. Em geral, fragmentos pequenos contêm não apenas uma menor riqueza de espécies como um todo, mas também muitas vezes uma menor densidade de espécies (número de espécies por unidade de áreas) do que

fragmentos maiores ou do que a floresta contínua (Figura 2). Este fenômeno ocorre por ao menos quatro razões. Primeiramente porque os fragmentos menores são mais fortemente influenciados pelo “efeito de amostragem”. Simplesmente pelo acaso, pequenos fragmentos de floresta irão conter menos espécies do que fragmentos grandes. Isto porque, nos trópicos, muitos organismos têm distribuições agregadas e padrões complexos de endemismos. Por exemplo, várias espécies de sapos amazônicos tendem a ter distribuições agregadas, pois as poças onde estes se reproduzem também têm distribuição agregada (Zimmerman & Bierregaard 1986). A maioria das espécies de árvores na Amazônia apresenta uma distribuição em mosaico (Rankin-de-Merona *et al.* 1992, Pittman *et al.* 1999), o mesmo sendo observado para vários grupos de invertebrados, como os cupins (Souza & Brown 1994), besouros (Didham *et al.* 1998) e formigas (Vasconcelos *et al.* 2001). Esta distribuição heterogênea implica que muitas espécies não vão estar presentes num dado fragmento simplesmente porque não ocorriam ali desde o início. Além disso, muitas espécies tropicais são naturalmente raras, ocorrendo a baixas densidades populacionais. Na Amazônia central, cerca de 90% das espécies de árvores são classificadas como raras, apresentando uma densidade média menor do que um indivíduo

(com DAP  $\geq 10$  cm) por hectare (Rankin-de-Merona *et al.* 1992). Numa paisagem fragmentada, a raridade pode ter uma forte influência sobre a persistência das espécies. Mesmo que uma espécie rara esteja presente num dado fragmento quando este é isolado, sua população local será tão pequena que terá poucas chances de sobrevivência a longo prazo.

Fragmentos pequenos em geral têm uma menor variedade de habitats do que os fragmentos grandes, o que também acarreta uma perda de espécies. A diversidade de habitats é particularmente importante nas regiões tropicais onde muitas espécies precisam de recursos alimentares e/ou microhabitats especializados (Zimmerman & Bierregaard 1986, Brown & Hutchings 1997). Por exemplo, nos trópicos, muitos insetos herbívoros alimentam-se de uma ou de algumas poucas espécies de plantas aparentadas (Coley 1998). De modo similar, várias espécies de pássaros têm hábitos de forrageamento únicos, tais como seguir bandos de formigas de correição (*Eciton*) para capturar insetos em fuga, alimentar-se exclusivamente de néctar floral, ou forragear exclusivamente em agregados de folhas mortas suspensas. Se os habitats críticos não estiverem presentes ou forem raros, as espécies dependentes destes habitats poderão também desaparecer.

Além disso, os fragmentos menores são proporcio-



**Figura 2.** (A) Diferenças na densidade de espécies de formigas entre florestas fragmentadas e não fragmentadas na região de Santarém, PA. (B) Relação entre a densidade de espécies de formigas e o tamanho do fragmento. (Modificado de Vasconcelos *et al.* 2006).

**Figure 2.** (A) Differences in ant species density between fragmented forests and intact forests in the municipality of Santarém, Pará, Brazil. (B) Relationship between ant species density and the size of forest fragments. (Adapted from Vasconcelos *et al.* 2006).

nalmente mais afetados pelos efeitos de borda do que os fragmentos grandes (Lovejoy *et al.* 1986, Murcia 1995). Na verdade, muitas vezes é difícil separar os efeitos de área dos efeitos de borda (e poucos estudos o fizeram), uma vez que amostras tomadas em fragmentos pequenos estão próximas à borda, enquanto aquelas tomadas em fragmentos grandes não, criando-se assim uma forte correlação entre área e distância até a borda do fragmento. Os efeitos de borda serão discutidos em mais detalhes abaixo.

Em fragmentos pequenos, as populações de plantas e animais estão mais sujeitas aos eventos demográficos ao acaso (Shafer 1981). Considere por exemplo o que aconteceria se, ao acaso, uma população de apenas 20 indivíduos não produzisse novas fêmeas em duas gerações consecutivas. Sua capacidade reprodutiva seria bastante tolhida e esta população poderia eventualmente desaparecer. Enquanto numa população grande tais eventos aleatórios têm pouca importância, numa população pequena flutuações estocásticas nas taxas de nascimento e de mortalidade podem ter um efeito devastador. Populações pequenas e isoladas em fragmentos não apenas estão mais sujeitas aos efeitos demográficos ao acaso, mas também a reduções em suas taxas de crescimento e reprodução. Isto foi observado com a herbácea *Heliconia acuminata* (Heliconiaceae) que em florestas fragmentadas tem uma menor taxa de crescimento populacional em função de reduções nas taxas reprodutiva, de crescimento e sobrevivência (Bruna & Oli 2005).

Os eventos demográficos têm especial importância considerando-se que muitas espécies amazônicas podem estar organizadas como metapopulações, ou seja, uma como uma população constituída de uma série de pequenas sub-populações, cada uma delas parcialmente isolada das outras (Hanski & Gilpin 1996). Estas sub-populações parecem desaparecer com certa frequência, mas tendem a ser re-estabelecidas por imigrantes das sub-populações vizinhas. Assim, embora nenhuma sub-população seja estável em longo prazo, a metapopulação como um todo tende a persistir indefinidamente (e.g. Harrison 1989, Hecnar & M'Closkey 1996, Wahlberg *et al.* 1996). Numa paisagem fragmentada, porém, a imigração dos indivíduos pode ficar comprometida ou mesmo impedida e assim se uma dada sub-população se extingue ela dificilmente será recuperada. De fato, como previsto pelos modelos de metapopulação,

há evidências de que a principal causa da perda de espécies de briófitas em fragmentos florestais na Amazônia central é a redução na taxa de imigração (Zartman & Nascimento 2006).

Também, a probabilidade de deriva genética ou de depressão endogâmica pode ser maior entre populações pequenas. A depressão endogâmica ocorre porque em uma população pequena os indivíduos têm maior chance de cruzar com parentes, o que pode acarretar uma redução na fecundidade e na viabilidade da prole. Da mesma forma, a deriva genética, que é a perda aleatória de alelos, resulta em menor variabilidade genética e pode assim reduzir a resistência da população a novas doenças ou mudanças ambientais (Nei *et al.* 1975, Allendorf & Leary 1986). Entretanto, para o líquen amazônico *Radula flaccida* a diversidade genética dentro de populações isoladas em fragmentos de floresta não diferiu significativamente daquela em populações não fragmentadas (Zartman *et al.* 2006). Isto corrobora a idéia de que para populações isoladas os eventos demográficos podem ser mais importantes que os genéticos (Lande 1988).

Os efeitos de área levam comumente a um empobrecimento da comunidade em florestas fragmentadas. Por exemplo, na Amazônia central, fragmentos com menos de 100ha perderam metade das espécies de pássaros de sub-bosque em apenas 15 anos (Ferraz *et al.* 2003). Reduções na riqueza de espécies com a fragmentação foram observadas numa grande gama de grupos taxonômicos incluindo primatas (Rylands & Keuroghlian 1988), pássaros de subosque (Stouffer & Bierregaard 1995a; Ferraz *et al.* 2003), borboletas umbrófilas (Brown & Hutchings 1997), cupins (Souza & Brown 1994), besouros (Klein 1989, Didham *et al.* 1998) abelhas Euglossinae (Powell & Powell 1987) e formigas (Carvalho & Vasconcelos 1999, Vasconcelos *et al.* 2006).

Porém, e contrário às predições da Teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson 1967), os fragmentos menores nem sempre contêm menos espécies do que os fragmentos maiores (Laurance 2008). Para certos grupos taxonômicos, a riqueza de espécies pode na verdade aumentar com a fragmentação (Brown & Hutchings 1997, Didham 1997, Tocher *et al.* 1997). Na Amazônia central, a riqueza de espécies de sapos aumentou devido à resiliência da maioria das espécies florestais aos efeitos de área e de borda e devido a um influxo de espécies provenientes dos

habitats modificados ao redor dos fragmentos (Tocher *et al.* 1997). De modo similar, a riqueza de espécies de borboletas também aumentou após o isolamento dos fragmentos graças a uma invasão de espécies heliófilas originadas do habitat matriz (Brown & Hutchings 1997). Coletivamente estes resultados mostram que as respostas de diferentes espécies ou grupos taxonômicos à fragmentação são bastante variáveis. Espécies favorecidas pela fragmentação florestal incluem geralmente espécies que antes estavam restritas a áreas de florestas naturalmente perturbadas (p. ex. espécies especialistas de clareiras formadas pela queda natural de árvores) e que se tornam muito abundantes nas bordas dos fragmentos (Stouffer & Bierregaard 1995b, Brown & Hutchings 1997, Wirth *et al.* 2008). Já as espécies sensíveis aos efeitos da fragmentação incluem especialmente aquelas espécies que não toleram as condições nos habitats que circundam os fragmentos (Gascon *et al.* 1999), são muito sensíveis aos efeitos de borda, são incapazes de cruzar as áreas desmatadas (Stouffer & Bierregaard 1995a, Laurance *et al.* 2004), ou que têm grande área de vida (Rylands & Keuroghlian 1988; Harper 1989). Um exemplo são as espécies de pássaros da família *Thamnophilidae* que são seguidoras obrigatórias de formigas de correição. Cada colônia de formigas forrageia numa área de até 30 hectares e a área de vida dos pássaros seguidores de correição precisa incluir a área de duas ou três colônias, uma vez que cada colônia fica inativa por vários dias no mês (Harper 1989). Dada a área requerida por cada colônia e o número de colônias necessário para sustentá-los, os pássaros seguidores de formigas de correição simplesmente não conseguem permanecer em fragmentos muito pequenos (Harper 1989, Stouffer & Bierregaard 1995a).

### EFEITOS DA DISTÂNCIA

A distância entre um fragmento até outros fragmentos ou áreas de floresta contínua pode afetar o deslocamento de animais e propágulos vegetais. Segundo a Teoria de Biogeografia de Ilhas, a distância de uma ilha até o continente influencia diretamente a taxa de colonização da ilha (MacArthur & Wilson 1967). As ilhas mais próximas ao continente recebem mais imigrantes e assim tem mais espécies do que ilhas de tamanho similar, porém distantes do conti-

nente. Da mesma forma, nas áreas continentais, fragmentos próximos a outras áreas de floresta têm maior chance de receber imigrantes do que fragmentos muito isolados.

Entretanto, mesmo uma pequena área desflorestada pode ter um efeito significativo sobre o deslocamento de algumas espécies. Na Amazônia central, muitas espécies de pássaros insetívoros desapareceram de fragmentos e não voltaram a recolonizá-los apesar de estes fragmentos estarem a apenas 80m de distância de outras áreas de floresta (Stratford & Stouffer 1999). Faixas desmatadas com apenas 15 a 100m de largura podem atuar como barreiras para o deslocamento de várias espécies, incluindo espécies de pássaros de sub-bosque (Laurance *et al.* 2004), de mamíferos arbóreos (Gilbert & Setz 2001), de besouros escarabeídeos (Klein 1989) e de abelhas *Euglossinae* (Powell & Powell 1987).

### EFEITOS DE BORDA

Há várias evidências de que os efeitos de borda são muito importantes nas florestas fragmentadas da Amazônia (Gascon *et al.* 2000, Laurance *et al.* 2002), embora nas regiões mais secas da bacia ou naquelas com solos mais ricos estes efeitos sejam mais fracos ou mesmo ausentes (Phillips *et al.* 2006, Vasconcelos *et al.* 2006). Sob condições naturais, as bordas são raras nestas florestas, ocorrendo apenas nas margens de rios e ecótonos naturais como, por exemplo, em ecótonos entre savanas e florestas. Entretanto, quando estas florestas são fragmentadas a quantidade de bordas aumenta dramaticamente. Estas bordas, que são artificiais, formam uma transição abrupta entre a floresta e a paisagem adjacente alterada (Figura 3).

Os efeitos de borda sobre as florestas fragmentadas são bastante diversos e incluem alterações abióticas, na abundância das espécies e em processos ecológicos. A distância na qual estes efeitos penetram para o interior dos fragmentos também é bastante variável. Na Amazônia central, a distância de penetração dos efeitos de borda varia entre 10 e 400m, dependendo do tipo de efeito (Laurance *et al.* 2002). É importante frisar que a importância relativa dos efeitos de borda vai depender também da forma do fragmento (Laurance & Yensen 1991). Considere, por exemplo, dois fragmentos com exatamente o mesmo tamanho, porém um deles com formato circular e outro com



**Figura 3.** Vista aérea de um fragmento de floresta ao norte de Manaus evidenciado a borda abrupta e artificial entre a floresta e a área recém desmatada (Foto de Richard O. Bierregaard Jr.).

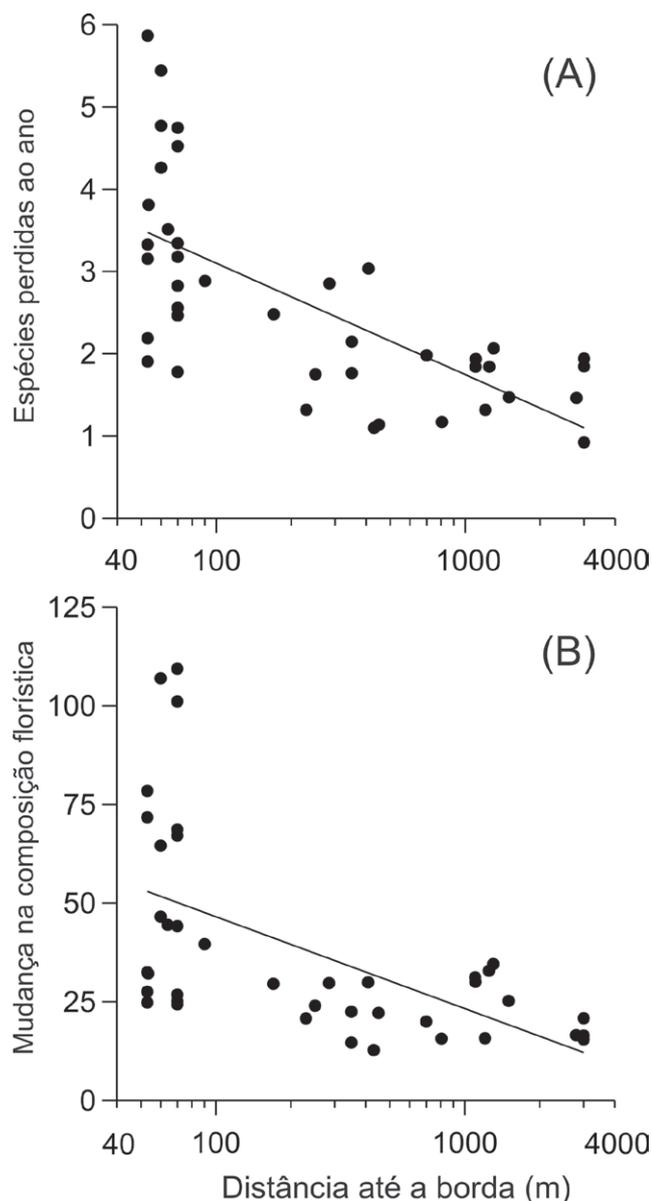
**Figure 3.** Aerial view of a forest fragment north of Manaus. Note the abrupt transition from the forest to the surrounding deforested area. (Photograph by Richard O. Bierregaard Jr.).

formato irregular. O primeiro será menos afetado pelos efeitos de borda do que o segundo já que tem uma menor razão entre o seu perímetro e a sua área.

Nas florestas de terra-firme da Amazônia central, um dos efeitos de borda mais proeminentes é o aumento na taxa de mortalidade de árvores (Lovejoy *et al.* 1986, Laurance *et al.* 1998b). Quando uma borda é criada, algumas árvores abortam suas folhas e morrem em pé, provavelmente por causa das mudanças repentinas e abruptas na temperatura do ar e na umidade do ar e do solo (Kapos *et al.* 1997), mudanças estas que devem ultrapassar as tolerâncias fisiológicas destas plantas. Além disso, a área desmatada em torno dos fragmentos faz com que haja um aumento na velocidade dos ventos, e por causa disto muitas árvores da borda da floresta acabam sendo derrubadas pelo vento (Ferreira & Laurance 1997). Este aumento na taxa de mortalidade de árvores próximo à borda dos fragmentos aumenta a quantidade de clareiras e isto favorece as espécies de plantas pioneiras (que demandam muita luz para se estabelecer) em detrimento das espécies de árvores não-pioneiras, que são as espécies típicas de áreas não perturbadas (Benitez-Malvido & Martinez-Ramos 2003, Laurance *et al.* 2006, Michalski *et al.* 2007). Por exemplo, após o isolamento de fragmentos nas proximidades de Manaus, observou-se um aumento de 33 vezes na densidade de embaúbas (*Cecropia sciadophylla*), uma planta pioneira típica (Laurance

*et al.* 1998c). Assim, quanto mais próximo da borda de um fragmento de floresta maior a taxa de perda de espécies arbóreas e maior a mudança na composição florística da comunidade arbórea (Figura 4).

Muitas espécies animais são afetadas pela formação de bordas, algumas destas positivamente. Alguns invertebrados, incluindo muitos térmitas e borboletas heliófilas, aumentam em abundância próximo às bordas dos fragmentos (Brown & Hutchings 1997, Fowler *et al.* 1993, Souza & Brown 1994). De modo similar, espécies de pássaros que gostam de clareiras, como alguns insetívoros-arbóreos e beija-flores, também se tornam mais abundantes próximo às bordas (Stouffer & Bierregaard 1995b). Já as espécies que diminuem em abundância são espécies que são vulneráveis à fragmentação ou as mudanças nas condições microclimáticas. Nas bordas, a diminuição na umidade, a maior variação na temperatura e o aumento na luminosidade (Kapos *et al.* 1997) afetam negativamente as plantas e animais adaptados ao interior úmido e sombreado da floresta. Isto acontece com várias espécies de besouros (Didham *et al.* 1998), formigas (Carvalho & Vasconcelos 1999), borboletas umbrófilas (Brown & Hutchings 1997) e pássaros de sub-bosque (Stouffer & Bierregaard 1995a). A intensidade dos efeitos de bordas pode ser influenciada pela idade da borda. As bordas recém-criadas são mais abertas e assim apresentam, entre outras características, mudanças mais drásticas na luminosidade, umidade



**Figura 4.** Alterações na comunidade arbórea em função dos efeitos de borda em florestas da Amazônia central. (A) Número de espécies perdidas por ano em relação à distância até a borda. (B) Mudanças na composição florística. Os valores representam a distância euclidiana entre a composição original da comunidade e a composição cerca de 15 anos após a fragmentação florestal. (Modificado de Laurance *et al.* 2006).

**Figure 4.** Changes in tree communities resulting from edge effects in central Amazonia forests. (A) Number of species lost per year as a function of distance to the edge. (B) Changes in tree species composition with distance to the edge. The presented values represent the Euclidian distance between the original composition of the community and the composition after 15 years of forest fragmentation. (Adapted from Laurance *et al.* 2006).

e temperatura (Kapos *et al.* 1997). Entretanto, após alguns anos, e à medida que a vegetação se desenvolve e “sela” a borda, estas mudanças microclimáticas deixam de ser tão pronunciadas (Kapos *et al.* 1997).

#### OS EFEITOS DO HABITAT MATRIZ

O termo “matriz” se refere ao mosaico de habitats modificados pelo homem, tais como pastagens, culturas, plantações ou florestas em regeneração, que circundam os fragmentos de floresta. Muitas vezes

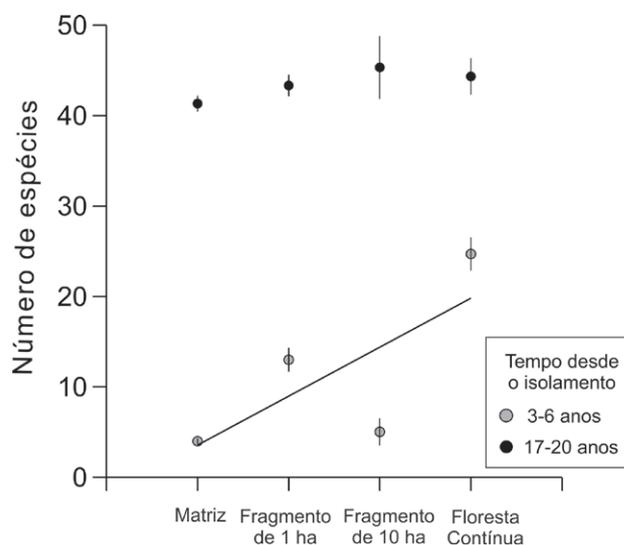
o tipo de matriz do entorno determina se os demais efeitos descritos acima (efeitos de área, distância ou de borda) serão mais ou menos pronunciados (Gascon *et al.* 1999). Por exemplo, na Amazônia central, fragmentos circundados por florestas em regeneração têm um microclima menos árido (Didham & Lawton 1999) e uma menor taxa de mortalidade de árvores do que fragmentos circundados por pastagem (Mesquita *et al.* 1999). O uso da borda de fragmentos por pássaros que vivem em bandos mistos é maior em fragmentos circundados por floresta em regeneração

do que naqueles circundados por pastagem (Stouffer & Bierregaard 1995a, Antongiovanni & Metzger 2005).

A matriz tem grande influência sobre a conectividade dos fragmentos, ou seja, sobre o grau em que a população de um fragmento está ligada genética e demograficamente a outras populações. Esta conectividade é importante para a sobrevivência das espécies, já que um maior grau de ligação entre as populações existentes nos remanescentes de floresta permite que uma dada população em declínio receba imigrantes de outras populações e assim não seja extinta. Na Amazônia central, várias espécies de pássaros seguidores de formiga de correição (Stouffer & Bierregaard 1995a, Stouffer *et al.* 2006), de besouros escarabeídeos (Quintero & Roslin 2005) e de abelhas Euglossinae (Becker *et al.* 1991) que tinham desaparecido logo após o isolamento dos fragmentos, conseguiram recolonizar estes mesmos fragmentos uma vez que uma floresta secundária se formou na área anteriormente desmatada (Figuras 1 e 5). Também, na Amazônia central, e possivelmente graças ao abandono das áreas desmatadas e conseqüente regeneração da vegetação florestal no

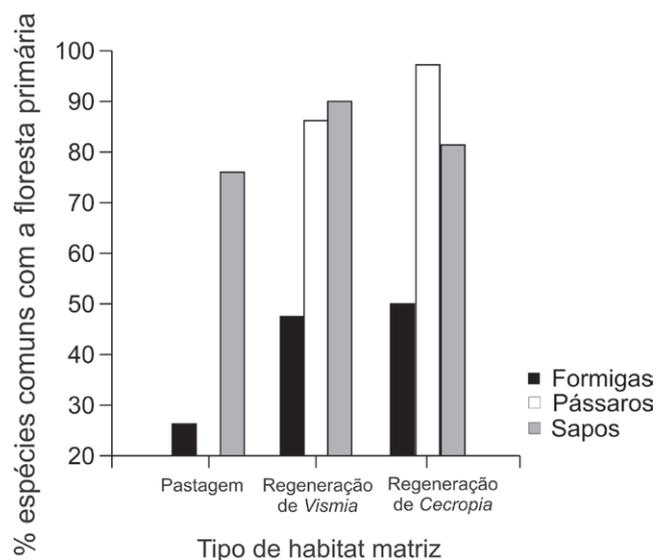
entorno dos fragmentos, a comunidade de pequenos mamíferos foi pouco afetada pela fragmentação (Malcolm 1997). Em contraste, na Venezuela, onde fragmentos de floresta foram criados com a formação de uma grande represa e assim estão circundados por água (sem qualquer possibilidade de contato entre as populações isoladas) a comunidade de pequenos mamíferos foi severamente alterada (Terborgh *et al.* 2001). Mudanças na comunidade de pequenos mamíferos com a fragmentação também foram observadas na mata Atlântica (Pardini *et al.* 2005) onde a matriz é geralmente mais inóspita e o grau de fragmentação florestal muito maior do que na Amazônia.

Alguns habitats matriz são bem mais favoráveis a fauna da floresta primária do que outros. Próximo a Manaus, as florestas secundárias dominadas por *Cecropia* (Cecropiaceae) são mais altas e são floristicamente e estruturalmente bem mais diversas que as florestas secundárias dominadas por *Vismia* (Guttiferae) (Mesquita *et al.* 2001) e por isso são mais utilizadas por espécies de pássaros (Stouffer & Bierregaard 1995a, Stouffer *et al.* 2006), de sapos (Tocher 1998) e de formigas (Vasconcelos 1999) da



**Figura 5.** Número médio de espécies de besouros escarabeídeos na matriz, em fragmentos florestais de diferentes tamanhos e na floresta não fragmentada. Os símbolos em cinza representam os dados obtidos 3-6 anos após a fragmentação florestal (quando a matriz era composta principalmente por pastagens), enquanto aqueles em preto representam os dados obtidos 17-20 anos após a fragmentação (quando a matriz era composta principalmente por florestas secundárias em regeneração). Logo após o isolamento, os fragmentos de floresta tinham uma riqueza de espécies de besouros significativamente menor que a floresta contínua. Porém, com a regeneração da floresta no entorno dos fragmentos houve uma total recuperação da diversidade de espécies de besouros (Modificado de Quintero & Roslin 2005).

**Figure 5.** Mean number of scarab beetle species in the matrix, in forest fragments of different sizes, and in continuous forest. Symbols in gray represent data obtained 3-6 years after forest fragmentation (when the matrix was mainly composed of pastures); symbols in black represent data obtained 17-20 years after forest fragmentation (when the matrix was mainly composed of regenerating secondary forests). Soon after forest isolation, species richness of beetles in the fragments was significantly lower than than in continuous forest. However, after forest regeneration in the area surrounding the fragments there was a completely recovery of beetle species diversity. (Adapted from Quintero & Roslin 2005).



**Figura 6.** Porcentagem de espécies da floresta primária encontradas em três diferentes habitats matriz: pastagens, florestas secundárias dominadas por *Vismia* spp., e floresta secundárias dominadas por *Cecropia* spp. Em geral, quanto maior a similaridade da vegetação entre a matriz e o fragmento, maior a similaridade faunística entre estes habitats (Modificado de Borges & Stouffer 1999, Tocher 1998, Vasconcelos 1999).

**Figure 6.** Percentage of species from primary forest found in three different matrix habitats: pasture, secondary forest dominated by *Vismia* spp., and secondary forest dominated by *Cecropia* spp. In general, the greater the similarity in vegetation structure between the fragment and its surrounding matrix, the greater the faunal similarity between these habitats. (Adapted from Borges & Stouffer 1999, Tocher 1998, Vasconcelos 1999).

floresta primária (Figura 6). Por outro lado, os dois tipos de floresta em regeneração são bem mais adequados a estas mesmas espécies do que uma pastagem. Em geral, quanto maior a similaridade estrutural e microclimática entre o habitat matriz e o habitat fragmentado, maior a probabilidade de que espécies sensíveis a fragmentação serão capazes de usar o habitat matriz. Num estudo de longo-prazo, Stouffer *et al.* (2006) mostraram que o tipo de matriz de entorno é em geral tão importante quanto o tamanho e o isolamento do fragmento em explicar a abundância local de pássaros. Fragmentos circundados por uma faixa de apenas 100m de pastagem apresentaram uma redução de até 95% na abundância de pássaros insetívoros, apesar da paisagem local ser dominada por florestas primárias ou em regeneração avançada (Figura 1B), o que indica que as consequências da fragmentação florestal na Amazônia não podem ser descritas precisamente sem uma consideração explícita das condições da matriz do entorno (Stouffer *et al.* 2006).

#### CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS DAS COMUNIDADES FRAGMENTADAS MUDANÇAS NA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES

Quando uma floresta é fragmentada, muitas espécies desaparecem ou se tornam mais raras,

enquanto outras não são afetadas ou até se tornam mais abundantes. Em geral as espécies que são mais vulneráveis aos efeitos da fragmentação do habitat são aquelas que precisam de áreas de vida bem extensas, são negativamente afetadas pelos efeitos de borda, ou não se adaptam ao habitat matriz. Ou seja, são especialistas de floresta, que em geral tem necessidade de grandes áreas de floresta não perturbada. Já as espécies que são resistentes aos efeitos da fragmentação geralmente têm características opostas. Por exemplo, a permanência de muitas espécies de sapos em fragmentos de floresta na Amazônia central, é atribuída ao fato de que estas espécies demandam áreas pequenas além ser capaz de usar e até se reproduzir nos habitats matriz (Tocher *et al.* 1997). Pássaros do dossel, como as araras, requerem grandes áreas, porém como têm boa mobilidade podem se deslocar facilmente pela paisagem modificada e assim persistir nos fragmentos. Espécies que são capazes de forragear nos habitats da matriz, podem se tornar mais abundantes nos fragmentos que na floresta não fragmentada caso a matriz tenha uma grande oferta de recursos alimentares. Este é o caso de morcegos frugívoros que habitam fragmentos de floresta primária circundados por floresta em regeneração (Kalko 1998). De modo similar, se a fragmentação ocasionar a perda de grandes predadores, as espécies

de presa podem se tornar muito abundantes nos fragmentos. Por exemplo, a extinção local de onças e outros grandes felinos pela fragmentação pode acarretar mudanças na abundância de mamíferos de pequeno e médio porte (Jorge 2008).

A fragmentação pode também deixar as florestas mais suscetíveis a invasão por espécies exóticas ou não florestais. A teoria ecológica sugere que habitats de alta diversidade, como as florestas tropicais, devem ser menos sujeitos às invasões do que habitats de menor diversidade (Tilman 1997). Ilhas com poucas espécies, por exemplo, tendem a ter maior número de invasões do que as áreas continentais mais ricas em espécies (Schofield 1989). Apesar disso, várias espécies exóticas ou generalistas foram capazes de invadir fragmentos de floresta na Amazônia, os quais são relativamente ricos em espécies. Entre as espécies invasoras estão borboletas heliófilas (Brown & Hutchings 1997), palmeiras exóticas ou generalistas (Scariot 1998), abelhas africanizadas (Dick 2001) e alguns tipos de besouro (Klein 1989).

#### MUDANÇAS NA ESTRUTURA TRÓFICA

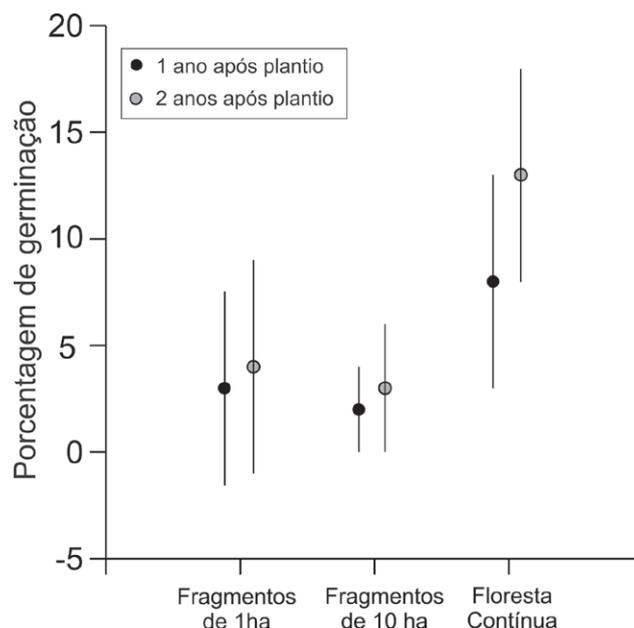
A fragmentação altera tanto a riqueza de espécies quanto a abundância relativa das espécies. Isto pode levar a mudanças na estrutura trófica da comunidade se certas guildas (grupos de espécies que exploram recursos alimentares de modo similar) forem mais vulneráveis do que outras. Estrutura trófica refere-se ao modo como a energia flui através dos vários níveis tróficos da comunidade (Pimm 2002). A teoria ecológica sugere que os predadores são os mais suscetíveis à extinção e assim, espera-se que a proporção de espécies em diferentes níveis tróficos seja alterada com a fragmentação do habitat (Holt 2002). Os estudos na Amazônia central dão apoio parcial a esta hipótese. Os padrões observados com comunidades de pássaros e morcegos parecem consistentes com a visão de que as espécies predadoras são especialmente vulneráveis à fragmentação. Para ambos os grupos observou-se que em fragmentos de floresta ( $\leq 10$ ha) há menor abundância e riqueza de espécies insetívoras de sub-bosque e maior abundância e riqueza de espécies frugívoras de dossel (Bierregaard & Stouffer 1997, Kalko 1998). Os padrões observados para insetos são mais complexos e não dão apoio a

hipótese de que fragmentos devem ter uma maior proporção de espécies de níveis tróficos inferiores. A composição de guildas de cupins muda com a fragmentação, havendo uma diminuição geral na diversidade de espécies e aumento na proporção de comedores de serapilheira (Souza & Brown 1994). Entre os besouros de serapilheira, há mais espécies predadoras e menos espécies brocadoras de madeira em fragmentos e próximo à borda (Didham *et al.* 1998). Portanto, aparentemente, a fragmentação florestal na Amazônia causa mudanças diversas na estrutura trófica das comunidades. Em alguns casos estas mudanças são consistentes com a idéia de que as espécies nos níveis tróficos mais altos são as mais vulneráveis à fragmentação, mas em outros não.

#### MUDANÇAS NOS PROCESSOS ECOLÓGICOS

A fragmentação pode alterar muitos processos ecológicos. Por exemplo, a taxa de polinização em plantas pode diminuir se os polinizadores especializados desaparecem dos fragmentos. Na Amazônia central, observou-se uma redução na taxa de visitas por abelhas Euglossinae logo após o isolamento dos fragmentos (Powell & Powell 1987), o que pode implicar em uma temporária redução na taxa de produção de frutos por orquídeas, já que estas dependem inteiramente das Euglossinae para sua polinização. Árvores isoladas de Angelim (*Dinizia excelsa*) em pastagens na Amazônia têm alta taxa de polinização apesar de seus polinizadores nativos não estarem presentes nesta pastagem (Dick 2001). Isto porque estes polinizadores são substituídos pelas abelhas africanizadas que são muito abundantes e voam longas distâncias (Dick 2001). Apesar disso, as árvores de Angelim não sobrevivem muitos anos nas condições adversas das pastagens na Amazônia.

As mudanças ecológicas nos fragmentos também podem afetar a sobrevivência e a germinação de sementes. Por exemplo, plantas do gênero *Heliconia* apresentaram menor taxa de germinação nos fragmentos (Figura 7), provavelmente devido às mudanças microclimáticas próximo às bordas e o aumento na deposição de serapilheira (Bruna 1999, 2002). Além disto, a perda diferencial dos dispersores de sementes pode ter efeitos distintos sobre a taxa de dispersão de espécies com sementes grandes ou pequenas. Plantas com sementes grandes



**Figura 7.** Porcentagem média ( $\pm$  D.P) de germinação de sementes de *Heliconia acuminata* em florestas fragmentadas e não fragmentadas. A fragmentação florestal tem um efeito negativo sobre taxa de germinação (Modificado de Bruna 2002).

**Figure 7.** Mean percentage of seeds of *Heliconia acuminata* germinating in fragmented and continuous forests. Forest fragmentation negatively affects the rate of seed germination. (Adapted from Bruna 2002).

são dispersas por animais mais suscetíveis aos efeitos da fragmentação do que aquelas como sementes pequenas (Cramer *et al.* 2007). Conseqüentemente, a fragmentação tem pouco ou nenhum efeito sobre a dispersão de plantas com sementes pequenas, enquanto que aquelas com sementes grandes são fortemente afetadas (Tabarelli *et al.* 2004, Cramer *et al.* 2007).

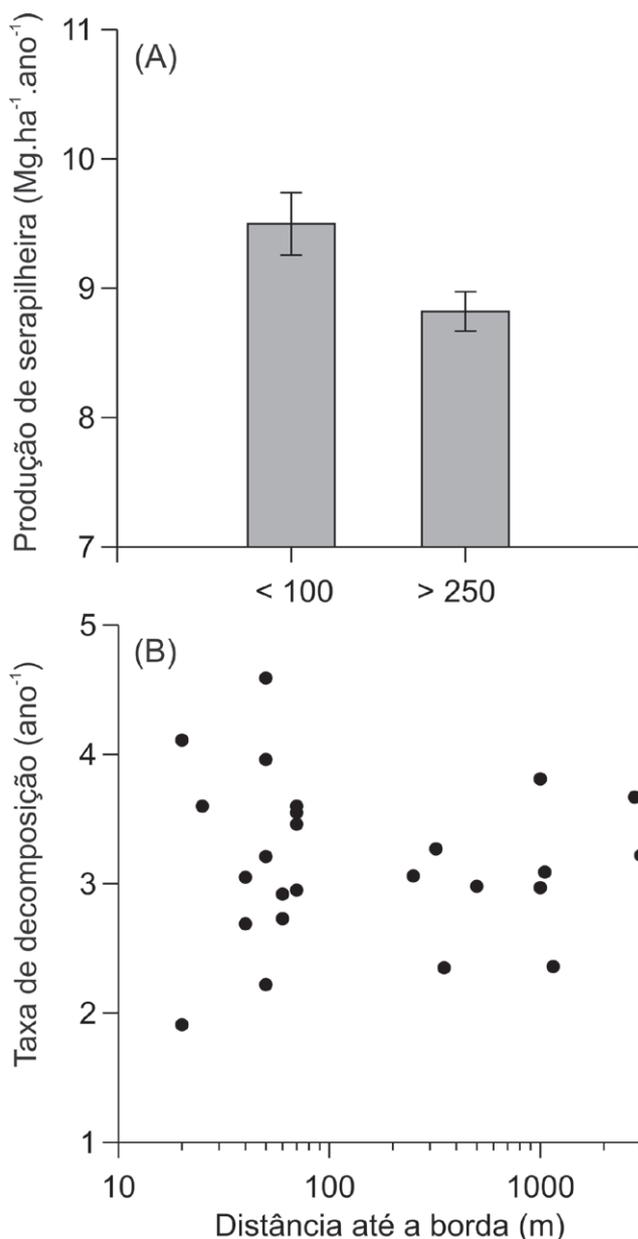
Em função de mudanças no ambiente de luz, na abundância de insetos e seus predadores, a fragmentação florestal pode também afetar a herbivoria e a incidência de patógenos em plantas de sub-bosque. Entretanto, para plântulas, não se observou diferenças significativas na taxa de herbivoria entre fragmentos de diferentes tamanhos (Benitez-Malvido *et al.* 1999). Já a taxa de infecção por patógenos em plântulas (Benitez-Malvido *et al.* 1999), assim como a herbivoria em arvoretas (Fáveri *et al.* 2008) aumentaram positivamente com o tamanho do fragmento. Embora em relação à herbivoria este efeito tenha variado entre espécies de plantas (Fáveri *et al.* 2008), houve uma clara tendência geral de menor taxa de danos para plantas em fragmentos menores. Uma possibilidade é que a fragmentação limite a dispersão de insetos herbívoros especialistas o que acarretaria numa menor abundância destes insetos em fragmentos pequenos e isolados (Fáveri *et al.* 2008).

#### MUDANÇAS NOS PROCESSOS ECOSSISTÊMICOS

Os processos do ecossistema são aqueles relacionados aos ciclos hidrológico e biogeoquímicos e a fragmentação florestal pode afetar estes processos de várias maneiras. Primeiramente, a fragmentação tem um grande impacto sobre os estoques de carbono. Como dito anteriormente, as taxas de mortalidade de árvores e em particular de árvores grandes ( $\geq 60$  cm diâmetro) aumentam dramaticamente em resposta à fragmentação florestal (Laurance *et al.* 2000). Isto acarreta uma perda substancial de biomassa viva (Laurance *et al.* 1998a), a qual não é compensada pelo incremento na abundância de lianas e de árvores pioneiras. Além disso, lianas e árvores pioneiras tem uma densidade de madeira menor e, portanto, menos carbono do que as árvores não pioneiras, típicas da floresta não perturbada (Laurance *et al.* 1998a). Modelos matemáticos sugerem que a perda de biomassa em fragmentos de florestas tropical pode produzir anualmente até 150 milhões de toneladas métricas de emissões de carbono para a atmosfera além do que é produzido pelo desmatamento em si (Laurance *et al.* 1998d). Tais emissões de carbono para atmosfera contribuem para o aquecimento global.

A fragmentação também pode alterar a ciclagem do carbono. Na floresta não perturbada o carbono pode ser estocado por muitos anos nas árvores, algumas das quais podem viver várias centenas de anos (Chambers *et al.* 1998). Entretanto, nas florestas fragmentadas as árvores típicas da floresta primária são substituídas por espécies pioneiras de crescimento rápido e de baixa longevidade (Laurance *et al.* 2006, Michalski *et al.* 2007), o que pode acarretar um aumento no *turnover* do carbono.

O aumento na quantidade de plantas pioneiras próximo às bordas afeta a dinâmica da produção e decomposição da serapilheira (Didham 1998, Vasconcelos & Laurance 2005, Vasconcelos & Luizão 2004). A taxa de produção de serapilheira é bem maior nas bordas dos fragmentos de floresta (Figura 8), em parte devido à menor longevidade e ao crescimento acelerado das folhas das plantas pioneiras que dominam as bordas dos fragmentos de floresta



**Figura 8.** Efeitos da distância até a borda da floresta sobre a produção (A) e a decomposição da serapilheira (B). A produção de serapilheira é significativamente maior próximo à borda (< 100m) do que no interior da floresta (> 250m da borda). Como a taxa de decomposição não é afetada pela distância até a borda, há um acúmulo de serapilheira próximo a borda dos fragmentos de floresta (Modificado de Rubinstein & Vasconcelos 2005, Vasconcelos & Luizão 2004).

**Figure 8.** Edge effects on (A) the production and (B) decomposition of leaf-litter. Litter production is significantly greater near the border (<100m) than further away from the border (>250m). As decomposition is not affected by the edge effect, litter tends to accumulate near the borders of the fragments. (Adapted from Rubinstein & Vasconcelos 2005, Vasconcelos & Luizão 2004).

(Vasconcelos & Luizão 2004). Em contraste, a taxa de decomposição de serapilheira é independente da distância da borda (Rubinstein & Vasconcelos 2005) ou pode mesmo até diminuir próximo à borda de florestas (especialmente naquelas dominadas por *Cecropia sciadophylla* cujas folhas são de lenta decomposição; Vasconcelos & Laurance 2005). Com isto, há um maior acúmulo de serapilheira nas bordas dos fragmentos, o que pode tornar as florestas fragmentadas mais susceptíveis a incêndios.

## CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA FUTURO ESTUDOS

Os estudos disponíveis indicam que a fragmentação florestal causa uma diversidade de efeitos, alterando o tamanho e a dinâmica das populações, a composição e a dinâmica das comunidades, as interações tróficas e os processos ecossistêmicos. Todos estes efeitos tendem a ser mais abruptos nos fragmentos de menor tamanho (<100ha), que são aqueles que predominam em paisagens fragmentadas há mais tempo como, por exemplo, no domínio Mata Atlântica (Ranta *et al.* 1998). Nesse sentido, medidas que diminuam a taxa de desmatamento na ainda relativamente pouco fragmentada paisagem amazônica são urgentes.

A grande maioria do nosso conhecimento sobre as consequências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia provém de uma única área, a do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) ao norte de Manaus. Assim, estudos adicionais em outras partes da bacia são fundamentais, especialmente considerando que os fragmentos estudados pelo PDBFF estão circundados por uma floresta em regeneração (ou seja, por uma matriz permeável aos organismos florestais) o que acabou por permitir a recolonização de muitas espécies que haviam desaparecido dos fragmentos logo após o seu isolamento (Stouffer *et al.* 2009). Além disso, os fragmentos do PDBFF estão protegidos da ação de caçadores e do fogo. Por isto é bem provável que, em muitos casos, estejamos subestimando os efeitos da fragmentação florestal na Amazônia já que tanto a caça quanto o fogo podem agir de forma sinérgica com a fragmentação (Laurance & Cochrane 2001, Peres 2001). Também são necessários mais estudos de longo prazo e/ou que façam uso de fragmentos isolados há muitas décadas (e.g. Vasconcelos *et al.* 2006). Sabemos que para alguns

grupos taxonômicos há uma rápida perda de espécies logo após a fragmentação, mas pouco sabemos como estas taxas variam com o tempo desde o isolamento (e.g. Stouffer *et al.* 2009) e menos ainda se eventualmente um novo equilíbrio nas taxas de extinção e colonização será alcançado (Laurance 2002). Finalmente, praticamente nada sabemos sobre efetivamente quantas espécies serão perdidas dos fragmentos em longo prazo. Uma vez que a extinção de muitas espécies pode ocorrer apenas muitas gerações depois da fragmentação, a perda destas espécies pode representar, como definido por Tilman *et al.* (1994), uma “dívida”, ou seja um custo ecológico futuro decorrente da destruição presente dos habitats.

## REFERÊNCIAS

- ALLENBORG, F.W. & LEARY, R.F. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. Pp 57-76 *In*: M.E. Soulé (ed.) Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 584p.
- ANTONGIOVANNI, M. & METZGER, J.P. 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 122: 441-451.
- BECKER, P.; MOURE, J.B. & PERALTA, F.J.A. 1991. More about Euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 23: 586-591.
- BENITEZ-MALVIDO, J.; GARCIA-GUZMAN, G. & KOSSMANN-FERRAZ, I.D. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation*, 91: 143-150.
- BENITEZ-MALVIDO, J. & MARTINEZ-RAMOS, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia *Conservation Biology*, 17: 389-400.
- BIERREGAARD, R.O. & GASCON, C. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: Overview and History of a Long-Term Conservation Project. Pp. 31-45 *In*: R.O. Bierregaard, C. Gascon, T.E. Lovejoy & R. Mesquita (eds). Lessons From Amazonia: The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest. Yale University Press, New Haven. 478p.
- BIERREGAARD, R.O. & STOUFFER, P.S. 1997. Birds in forest fragments. *In*: W.F. Laurance & R.O. Bierregaard (eds). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago. 616p.

- BORGES, S.H. & STOUFFER, P.C. 1999. Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in central Amazonia. *Condor*, 101: 529-536.
- BROWN, K.S. & HUTCHINGS, R.W. 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. Pp 91-110 *In*: W.F. Laurance & R.O. Bierregaard (eds). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago. 616p.
- BRUNA, E.M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature*, 402: 139.
- BRUNA, E.M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia*, 132: 235-243.
- BRUNA, E.M. & OLI, M.K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: Life-table response experiments. *Ecology*, 86: 1816-1824
- CAPOBIANCO, J.P.R.; VERÍSSIMO, A.; MOREIRA, A.; SAWYER, D.; SANTOS, I. & PINTO, L.P. 2001. Biodiversidade na Amazônia brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição dos benefícios. Instituto Socioambiental, São Paulo. 540p.
- CARVALHO, K.S. & VASCONCELOS, H.L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation*, 91: 151-158.
- CHAMBERS, J.Q.; HIGUCHI, N. & SCHIMEL, J. 1998. Ancient trees in Amazonia. *Nature*, 391: 135-136.
- COLEY, P.D. 1998. Possible effects of climate change on plant/herbivore interactions in moist tropical forest. *Climatic Change*, 39: 455-472.
- CRAMER, J.M.; MESQUITA, R.C.G. & WILLIAMSON, G.B. 2007. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation*, 137: 415-423.
- DICK, C.W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268: 2391-2396.
- DIDHAM, R.K. 1997. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf-litter invertebrates in central Amazonia. Pp 55-70 *In*: W.F. LAURANCE & R.O. BIERREGAARD. (eds). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago. 616p.
- DIDHAM, R.K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia*, 116: 397-406.
- DIDHAM, R.K.; HAMMOND, P.M.; LAWTON, J.H.; EGGLETON, P. & STORK, N.E. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, 68: 295-303.
- DIDHAM, R.K. & LAWTON, J.H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31: 17-30.
- FÁVERI, S.B.; VASCONCELOS, H.L. & DIRZO, R. 2008. Effects of Amazonian forest fragmentation on the interaction between plants, insect herbivores, and their natural enemies. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 57-64.
- FEARNSIDE, P.M. 1987. Causes of deforestation in the Brazilian Amazon. Pp 37-61 *In*: R.F. Dickinson (ed.). The geophysics of Amazonia: vegetation and climate interactions. John Wiley, San Francisco. 526p.
- FEARNSIDE, P.M. 2001. Soybean cultivation as a threat to the environment in Brazil. *Environmental Conservation*, 28: 23-38.
- FERRAZ, G.; RUSSELL, G.J.; STOUFFER, P.C.; BIERREGAARD, R.O.; PIMM, S.L. & LOVEJOY, T.E. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 14069-14073.
- FERREIRA, L.V. & LAURANCE, W.F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonia. *Conservation Biology*, 11: 797-801.
- FOWLER, H.G.; SILVA, C.A. & VENTINCINQUE, E. 1993. Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in central Amazonia: forest edge vs. understory. *Revista de Biologia Tropical*, 41: 755-760.
- GASCON, C.; LOVEJOY, T.E.; BIERREGAARD JR., R.O.; MALCOLM, J.R.; STOUFFER, P.C.; VASCONCELOS, H.L.; LAURANCE, W.F.; ZIMMERMAN, B.; TOCHER, M. & BORGES, S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91: 223-230.
- GASCON, C.; WILLIAMSON, B.G. & DA FONSECA, G.A.B. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*, 288: 1356-1358.
- GILBERT, K.A. & SETZ, E.Z.F. 2001. Primates in a fragmented landscape: six species in central Amazonia. Pp 262-270 *In*: R.O. Bierregaard, C. Gascon, T.E. Lovejoy & R. Mesquita (eds). Lessons from Amazonia: ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press, New Haven, Connecticut. 478p.

- HANSKI, I. & GILPIN, M.E. 1996. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. Academic Press, London. 512p.
- HARPER, L.H. 1989. The persistence of ant-following birds in small Amazonian forest fragments. *Acta Amazonica*, 19: 249-263.
- HARRISON, S. 1989. Long-distance dispersal and colonization in the bay checkerspot butterfly. *Ecology*, 70: 1236-1243.
- HECNAR, S.J. & M'CLOSKEY, R.T. 1996. Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology*, 77: 2091-2097.
- HOLT, R.D. 2002. Food webs in space: On the interplay of dynamic instability and spatial processes. *Ecological Research*, 17: 261-273.
- JORGE, M. 2008. Effects of forest fragmentation on two sister genera of Amazonian rodents (*Myoprocta acouchy* and *Dasyprocta leporina*). *Biological Conservation*, 141: 617-623.
- KALKO, E.K.V. 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology: Analysis of Complex Systems*, 101: 281-297.
- KAPOS, V.; WANDELLI, E.; CAMARGO, J.L. & GANADE, G. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. Pp 33-44 *In*: W.F. Laurance & R.O. Bierregaard (eds). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago. 616p.
- KLEIN, B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology*, 70: 1715-1725.
- LANDE, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241: 1455-1460.
- LAURANCE, S.G.; STOUFFER, P.C. & LAURANCE, W.F. 2004. Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia *Conservation Biology*, 18: 1099-1109.
- LAURANCE, W.F. 2002. Hyper-dynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science*, 13: 595-602.
- LAURANCE, W.F. 2008. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, 141: 1731-1744.
- LAURANCE, W.F. & COCHRANE, M.A. 2001. Synergistic effects in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 15: 1488-1489.
- LAURANCE, W.F.; DELAMONICA, P.; LAURANCE, S.G.; VASCONCELOS, H.L. & LOVEJOY, T.E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404: 836-836.
- LAURANCE, W.F.; FERREIRA, L.V.; GASCON, C. & LOVEJOY, T.E. 1998a. Biomass loss in forest fragments. *Science*, 282: 1610-1611.
- LAURANCE, W.F.; FERREIRA, L.V.; RANKIN-DE-MERONA, J.M. & LAURANCE, S.G. 1998b. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*, 79: 2032-2040.
- LAURANCE, W.F.; FERREIRA, L.V.; RANKIN-DE-MERONA, J.M.; LAURANCE, S.G.; HUTCHINGS, R.W. & LOVEJOY, T.E. 1998c. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology*, 12: 460-464.
- LAURANCE, W.F.; LAURANCE, S.G. & DELAMÔNICA, P. 1998d. Tropical forest fragmentation and greenhouse gas emissions. *Forest Ecology and Management*, 110: 173-180.
- LAURANCE, W.F.; LOVEJOY, T.E.; VASCONCELOS, H.L.; BRUNA, E.M.; DIDHAM, R.K.; STOUFFER, P.C.; GASCON, C.; BIERREGAARD, R.O.; LAURANCE, S.G. & SAMPAIO, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16: 605-618.
- LAURANCE, W.F.; NASCIMENTO, H.E.M.; LAURANCE, S.G.; ANDRADE, A.; RIBEIRO, J.; GIRALDO, J.P.; LOVEJOY, T.E.; CONDIT, R.; CHAVE, J.; HARMS, K.E. & D'ANGELO, S. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 19010-19014.
- LAURANCE, W.F. & YENSEN, E. 1991. Predicting the impact of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, 55: 77-92.
- LOVEJOY, T.E. 1999. Preface. *Biological Conservation*, 91: 100-100.
- LOVEJOY, T.E.; BIERREGAARD R.O.; RYLANDS, A.B.; MALCOLM, J.R.; QUINTELA, C.E.; HARPER, L.; BROWN, K.; POWELL, A.H.; POWELL, G.V.N.; SCHUBART, H.O. & HAYS, M.B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Pp 257-285 *In*: M.E. Soulé (ed.). Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 584p.
- MACARTHUR, R.O. & WILSON, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 203p.
- MALCOLM, J.R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in forest fragments. Pp 207-221 *In*: W.F. Laurance & R.O. Bierregaard Jr. (eds). Tropical Forest Remnants: Ecology,

- Management, and Conservation of Fragmented Communities. University of Chicago Press, Chicago. 616p.
- MESQUITA, R.C.G.; DELAMONICA, P. & LAURANCE, W.F. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 91: 129-134.
- MESQUITA, R.C.G.; ICKES, K.; GANADE, G. & WILLIAMSON, B.G. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon basin. *Journal of Ecology*, 89: 528-537.
- MICHALSKI, F.; NISHI, I. & PERES, C.A. 2007. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 39: 691-701.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 58-62.
- NEI, M.; MARUYAMA, T. & CHAKRABORTY, R. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29: 1-10.
- PARDINI, R.; DE SOUZA, S.M.; BRAGA-NETO, R. & METZGER, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation*, 124: 253-266
- PERES, C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15: 1490-1505.
- PHILLIPS, O.L.; ROSE, S.; MENDOZA, A.M. & VARGAS, P.N. 2006. Resilience of southwestern Amazon forests to anthropogenic edge effects. *Conservation Biology*, 20: 1698-1710.
- PIMM, S. 2002. *Food webs*. University of Chicago Press, Chicago. 258p.
- PITTMAN, N.C.A.; TERBORGH, J.; SILMAN, M.R. & NUÑEZ, P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80: 2651-2661.
- POWELL, A.H. & POWELL, G.V.N. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 19: 176-179.
- QUINTERO, I. & ROSLIN, T. 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology*, 86: 3303-3311.
- RANKIN-DE-MERONA, J.M.; PRANCE, G.; HUTCHINGS, R.W.; SILVA, M.F.; RODRIGUES, W.A. & UEHLING, M.E. 1992. Preliminary results of a large-scale inventory of upland rain forest in the central Amazon. *Acta Amazonica*, 22: 493-534.
- RANTA, P.; BLOM, T.; NIEMELA, J.; JOENSUU, E. & SIITONEN, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, 7: 385-403.
- RUBINSTEIN, A. & VASCONCELOS, H.L. 2005. Leaf-litter decomposition in Amazonian forest fragments. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 699-702.
- RYLANDS, A.B. & KEUROGHLIAN, A. 1988. Primate populations in continuous forest and forest fragments in central Amazonia. *Acta Amazonica*, 18: 291-307.
- SCARIOT, A. 1998. Forest fragmentation: the effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology*, 87: 66-76.
- SCHOFIELD, E.K. 1989. Effects of introduced plants and animals on island vegetation - examples from the Galapagos archipelago. *Conservation Biology*, 3: 227-238.
- SHAFER, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, 31: 131-134.
- SKOLE, D. & TUCKER, C. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. *Science*, 260: 1905-1910.
- SOUZA, O.F.F. & BROWN, V.K. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology*, 10: 197-206.
- STOUFFER, P.C. & BIERREGAARD, R.O. 1995a. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology*, 76: 2429-2445.
- STOUFFER, P.C. & BIERREGAARD, R.O. 1995b. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, 9: 1085-1094.
- STOUFFER, P.C.; BIERREGAARD, R.O.; STRONG, C. & LOVEJOY, T.E. 2006. Long-term landscape change and bird abundance in Amazonian rainforest fragments. *Conservation Biology*, 20: 1212-1223.
- STOUFFER, P.C.; STRONG, C. & NAKA, L.N. 2009. Twenty years of understory bird extinctions from Amazonian rain forest fragments: consistent trends and landscape-mediated dynamics. *Diversity and distributions*, 15: 88-97.
- STRATFORD, J.A. & STOUFFER, P.C. 1999. Local extinctions of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. *Conservation Biology*, 13: 1416-1423.
- TABARELLI, M.; DA SILVA, M.J.C. & GASCON, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1419-1425.

- TERBORGH, J.; LOPEZ, L.; NUÑEZ, P.; RAO, M.; SHAHABUDDIN, G.; ORIHUELA, G.; RIVEROS, M.; ASCANIO, R.; ADLER, G.H.; LAMBERT, T.D. & BALBAS, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*, 294: 1923-1925.
- TILMAN, D.; MAY, R.M.; LEHMAN, C.L. & NOWAK, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371: 65-66.
- TILMAN, D. 1997. Community invasibility: recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78: 81-92.
- TOCHER, M. 1998. A comunidade de anfíbios da Amazônia central: diferenças na composição específica entre a mata primária e pastagens. Pp. 219-232 In: P. Moutinho & C. Gascon (ed.). Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 373p.
- TOCHER, M.; GASCON, C. & ZIMMERMAN, B.L. 1997. Fragmentation effects on a central Amazonian frog community: a ten-year study. Pp. 124-137 In: W.F. Laurance & R.O. Bierregaard. (eds). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago. 616 p.
- VASCONCELOS, H.L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 8: 409-420.
- VASCONCELOS, H.L.; CARVALHO, K.S. & DELABIE, J.H.C. 2001. Landscape modifications and ant communities. Pp. 199-207 In: R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy & R. Mesquita (eds). Lessons from Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press, New Haven. 478p.
- VASCONCELOS, H.L. & LAURANCE, W.F. 2005. Influence of habitat, litter type, and soil invertebrates on leaf-litter decomposition in a fragmented Amazonian landscape. *Oecologia*, 144: 456-462.
- VASCONCELOS, H.L. & LUIZÃO, F.J. 2004. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Applications*, 14: 884-892.
- VASCONCELOS, H.L.; VILHENA, J.M.S.; MAGNUSSON, W.E. & ALBERNAZ, A. 2006. Long-term effects of forest fragmentation on Amazonian ant communities. *Journal of Biogeography*, 33: 1348-1356.
- WAHLBERG, N.; MOILANEN, A. & HANSKI, I. 1996. Predicting the occurrence of endangered species in fragmented landscapes. *Science*, 273: 1536-1538.
- WIRTH, R.; MEYER, S.T.; LEAL, I.R. & TABARELLI, M. 2008. Plant herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany*, 69: 424-448.
- ZARTMAN, C.E.; MCDANIEL, S.F. & SHAW, A.J. 2006. Experimental habitat fragmentation increases linkage disequilibrium but does not affect genetic diversity or population structure in the Amazonian liverwort *Radula flaccida*. *Molecular Ecology*, 15: 2305-2315.
- ZARTMAN, C.E. & NASCIMENTO, H.E.M. 2006. Are habitat-tracking metacommunities dispersal limited? Inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonia forest fragments. *Biological Conservation*, 127: 46-54.
- ZIMMERMAN, B.L. & BIERREGAARD, R.O. 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography*, 13: 133-143.

Submetido em 11/08/2008.

Aceito em 06/07/2009.