

Fragmentação Florestal em Mata Atlântica de Tabuleiros: os efeitos da heterogeneidade da paisagem sobre a diversidade de artrópodos edáficos

Roseli Pellens

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Geografia (PPGG)
para obtenção do grau de Doutor

Cláudio Bastos



Rio de Janeiro
2002



Universidade Federal do Rio de Janeiro
Departamento de Geografia
Programa de Pós-Graduação em Geografia

Fragmentação Florestal em Mata Atlântica de Tabuleiros:
os efeitos da heterogeneidade da paisagem
sobre a diversidade de artrópodos edáficos

Roseli Pellens

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Irene Garay

Rio de Janeiro
2002

Fragmentação Florestal em Mata Atlântica de Tabuleiros:
os efeitos da heterogeneidade da paisagem sobre a
diversidade de artrópodos edáficos

Roseli Pellens

Tese submetida ao Corpo Docente do Departamento de Geografia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Doutor

Aprovada por:

Doutora Dalva Maria da Silva Matos (UNIRIO)

Doutor Bráulio Ferreira de Souza Dias (UNB/MMA)

Doutor Gabriel de Araújo dos Santos (UFRRJ)

Doutora Ana Luíza Coelho Netto (UFRJ)

Doutor Antônio José Teixeira Guerra (UFRJ)

Doutora Irene Garay (orientadora) (UFRJ)

Rio de Janeiro
2002

Ficha Catalográfica

Pellens, Roseli

Fragmentação Florestal em Mata Atlântica de Tabuleiros: os efeitos da heterogeneidade da paisagem sobre a diversidade de artrópodos edáficos. Rio de Janeiro: UFRJ/Programa de Pós-Graduação em Geografia, 2002. 198+xix p.

Tese – Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2002

1. Biodiversidade. 2. Mata Atlântica. 3. Fragmentação florestal.
4. Heterogeneidade da paisagem. 5. Organização de comunidades.
6. Biologia de população. 7. Artrópodos edáficos. 8. Blattaria. 9.
Monastria biguttata.

Dedico esta tese à minha família, pela oportunidade de ter aprendido a gostar, respeitar e conhecer a Mata Atlântica.

AGRADECIMENTOS

Uma tese de doutorado é sempre o produto de uma conjuntura política, científica e sócio-econômica. E esta não é diferente.

Tive muita sorte de desenvolvê-la no PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO DE GEOGRAFIA DA UFRJ, espaço de muitas ricas discussões e reflexões científicas. Por isso, sou muito grata ao DEPARTAMENTO DE GEOGRAFIA pela oportunidade de realizar este trabalho, a todos os professores que tive no decorrer deste curso, pela generosidade de compartilharem seus conhecimentos e aos funcionários da secretaria e da biblioteca, pessoas fundamentais para o desenvolvimento de qualquer trabalho na Universidade, pelo apoio oferecido durante o período de desenvolvimento desta tese.

Trabalhar em uma área que já vem sendo estudada há uma década e para a qual já podemos descartar algumas hipóteses e propor questões mais profundas a fim de entender o funcionamento e organização da diversidade biológica é um privilégio. Por isso, agradeço muito à minha orientadora, IRENE GARAY, a oportunidade de realizar a pesquisa nesta área e de ter como base um conjunto de resultados que, sem dúvida, me permitiram chegar a conclusões mais complexas com os meus resultados. Agradeço também todo o apoio dado na realização do trabalho de campo e de laboratório, as longas horas de discussão, na qual sempre procurou me orientar no caminho de pensar interdisciplinarmente, a acurada revisão dos manuscritos e a ajuda na impressão e acabamento final.

Esta tese foi realizada dentro do quadro de um programa de Cooperação Internacional, entre CNPq e CNRS (França), para estudar os efeitos da fragmentação florestal em florestas tropicais e foi realizada em parceria com um orientador do CNRS, especialista em evolução de Blattaria, PHILIPPE GRANDCOLAS. Agradeço muito à minha orientadora a oportunidade de participar deste programa de cooperação internacional, através do qual tive a oportunidade de conhecer a taxonomia de Blattaria e de realizar um estudo mais completo sobre a biodiversidade.

A PHILIPPE GRANDCOLAS, pesquisador do CNRS (França), agradeço profundamente a orientação para a realização do estudo da comunidade Blattaria e da população de *Monastria biguttata*. Agradeço o estímulo dado desde os primeiros dias de trabalho em conjunto, os ensinamentos metodológicos, as muitas horas de discussão científica, a

orientação para a criação do modelo metodológico para o estudo dos efeitos da fragmentação florestal em paisagens heterogêneas e a cessão das fotos de Blattaria, que certamente enriquecem esta tese. Agradeço também a confiança, o carinho e a constante presença, apesar da distância.

Agradeço aos colegas de trabalho ANDRÉIA KINDEL, FERNANDO AGAREZ, MARCO AURÉLIO LOUZADA E CECÍLIA MARIA RIZZINI as bases fornecidas por seus resultados para a compreensão do problema da heterogeneidade da região estudada. Aos estagiários do Laboratório de Relações Vegetação-Solo, AFONSO HENRIQUE LEAL FRANCISCO e RAFAEL MACIEL DE FREITAS, pelo auxílio na triagem dos macroartrópodos edáficos, e a FELIPE NORONHA ANDRADE, pela triagem do folhíço. À Andréia, amiga sempre muito querida e presente, agradeço também o apoio nas minhas primeiras noites de trabalho de campo e às longas horas de discussão, no nosso laboratório por telefone.

NIVALDO DEL PIERO, administrador da Bionativa em Sooretama, e RENATO MORAES DE JESUS, gerente da Reserva Florestal de Linhares, foram pessoas que muito me ajudaram na realização do trabalho de campo. Nunca esquecerei o carinho com que me apoiaram nos momentos difíceis e ajudaram a resolverem meus problemas. Ao Renato agradeço também o apoio logístico dado durante a realização do trabalho de campo e a cessão dos dados de clima na Reserva Florestal de Linhares.

Ao Sr. GILSON LOPES FARIAS, conhecedor das matas do Espírito Santo e companheiro de trabalho, agradeço muito o carinho com que sempre me tratou e o esforço de me fazer olhar para a copa das árvores, quando sou treinada a ver o sub-bosque.

Também sou grata a GUANADIR GONÇALVES, gerente da Reserva Biológica de Sooretama, pela possibilidade de pesquisar nesta reserva e pela casa na qual fiquei várias vezes durante o trabalho de campo.

A CLAIRE VILLEMANT e ERIC GUILBERT, membros da equipe francesa, por trazerem alegria ao trabalho de campo.

Ao CLÁUDIO BASTOS, pela diagramação da figura da capa e pelas dicas relativas ao tratamento das fotos.

À VANESSA GUERRA PERSSON e MARIA LÚCIA LORINI, pelo apoio com os mapas.

Aos colegas do IBG, em especial a DORA NEGREIROS, pela paciência e apoio.

Ao SÉRGIO SERTÃ, pelo companheirismo, pelo carinho e pelas ricas e estimulantes discussões.

A amizade é um dos valores fundamentais da minha vida. São os meus amigos que me alimentam, que me dão força para avançar nas horas difíceis e para me acalmar nas horas de euforia. Por isso, sou muito grata aos seguintes amigos, pela contribuição que tiveram, direta ou indiretamente, na realização desta tese: ANA MARIA NEVES, JOSÉ CARLOS IGLESIAS, ANDRÉIA KINDEL, ANDIARA SANT'ANNA, SAMIR ROLIN, VALÉRIA, SANDRINHA, SARA, EUNICE, JOÃO, RITA MONTEZUMA, ROSANA GENTILE, DORA NEGREIROS, ADAURI SOUZA, ISAAC DE ALMEIDA, DÉBORA FERREIRA, FERNANDA ARAÚJO, CARLA ANDRÉA SILVARES.

Finalmente, agradeço aos pesquisadores que aceitaram participar da banca de avaliação desta tese, DR^a ANA LUÍZA COELHO NETTO, DR^a DALVA MARIA DA SILVA MATOS, DR. BRÁULIO FERREIRA DE SOUZA DIAS, DR. GABRIEL DE ARAÚJO DOS SANTOS, DR. ANTÔNIO JOSÉ TEIXEIRA GUERRA, pela generosidade de ler e avaliar a tese e pelas discussões enriquecedoras.

A todos vocês, o meu Muito Obrigado!

Roseli Pellens

RESUMO

Resultado da transformação das paisagens naturais em paisagens rurais e urbanas, a fragmentação florestal promove diversas modificações sobre a diversidade biológica. Com base nisto, a presente tese foi desenvolvida para estudar seus efeitos sobre distintos níveis hierárquicos de organização da biodiversidade em remanescentes da Mata Atlântica de Tabuleiros, componentes da paisagem rural de Linhares e Sooretama, Espírito Santo, Brasil. A comunidade de macroartrópodos edáficos foi usada como modelo, porque compreende uma grande diversidade de organismos e níveis de organização ecológica. Foram pesquisadas: (1) a comunidade de macroartrópodos edáficos, analisada ao nível de comunidade taxonômica; (2) a comunidade de Blattaria, analisada ao nível de comunidade evolutiva; e a população de *Monastria biguttata*, estudada ao nível de população.

Com o estudo da comunidade de macroartrópodos edáficos foi demonstrado que, no conjunto geral de organismos que compõem esta comunidade taxonômica, podem ser encontrados grupos positivamente afetados, negativamente afetados e ainda aqueles que apresentaram marcantes diferenças entre os fragmentos. Com base nisto, foi possível concluir que não existe um efeito geral da fragmentação florestal sobre as densidades dos distintos grupos taxonômicos e funcionais, revelando que a fragmentação florestal pode abarcar diversos mecanismos que vão contribuir para alterações da organização da comunidade.

O estudo da comunidade de Blattaria foi feito com base em um modelo elaborado para separar e identificar os mecanismos atuantes sobre a organização da comunidade. Com base nisto, em primeiro lugar foi demonstrado que existem grandes amplitudes de diferenças das comunidades no interior dos grupos de sítios correspondentes a cada categoria comparada, demonstrando uma marcante heterogeneidade da distribuição desta comunidade na paisagem. A verificação dos efeitos de área, realizada na segunda etapa de aplicação do modelo, revelou que distintos efeitos são responsáveis pelas grandes amplitudes de diferenças registradas nos dois conjuntos de sítios comparados. Na área nuclear as diferenças entre os sítios são

resultantes do Efeito de Área *per se* ou de Amostragem ao Acaso. Estes efeitos correspondem a características inerentes à distribuição das comunidades em um ambiente heterogêneo, demonstrando que existe uma heterogeneidade natural da floresta no que diz respeito à distribuição das comunidades. Para o conjunto de fragmentos, foi demonstrado que estas diferenças são claramente devidas à Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem, a qual evidencia que as diferenças entre os fragmentos são mais acentuadas do que as existentes entre os sítios da área nuclear. Estas acentuadas diferenças são resultantes do somatório de um conjunto de fatores que interfere no conjunto dos fragmentos florestais desta paisagem. Entre estes fatores, a heterogeneidade original da distribuição da comunidade na floresta, o isolamento e a redução da área de vida das populações e os distintos usos e intensidade de uso dos fragmentos certamente contribuem para o efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem.

Com a análise da população de *Monastria biguttata* foi demonstrado que o principal efeito da fragmentação florestal sobre esta população está relacionado com a redução da área, a qual tem, acima de tudo, o efeito de reduzir o número de habitats potencialmente utilizáveis para esta espécie, levando a população a se concentrar nos poucos habitats favoráveis.

A partir do estudo em níveis hierárquicos de organização da biodiversidade, usando os macroartrópodos edáficos como modelo, foi possível caracterizar e verificar a importância de vários efeitos da fragmentação florestal. A maioria deles nunca foi levada em consideração em pesquisa desta natureza. Neste contexto, a heterogeneidade da paisagem, marcada por condições evolutivas e mesológicas bem como pelos efeitos diretamente associados com a fragmentação florestal e pelo uso atual dos remanescentes da Mata Atlântica de Tabuleiros, emerge como um aspecto extremamente importante a ser considerado nos estudos dos efeitos da fragmentação florestal sobre a biodiversidade.

Este aspecto é extremamente relevante para a conservação das unidades biológicas na Floresta Atlântica, uma vez que demonstra que, independente do tamanho ou de sua distância à área nuclear, cada fragmento florestal resguarda uma importante porção da diversidade total contida na paisagem. Logo, uma política de conservação da biodiversidade deve ser feita na escala da paisagem.

ABSTRACT

Result of the transformation of natural landscapes in rural or urban landscapes, the forest fragmentation promotes several modifications upon the biological diversity. Based on it, the present thesis was developed to study its effects over distinct hierarchical levels of organization of biodiversity in remnants of Table Land Atlantic Forest, components of the rural landscape of Linhares and Sooretama, Espírito Santo, Brazil. The edaphic macroarthropod community was used as model, because it comprises a great diversity of organisms and several levels of ecological organization. The studies done were (1) the edaphic macroarthropods community, analyzed at the level of taxonomic community; (2) the Blattaria community, analyzed at the level of evolutive community; (3) the population of *Monastria biguttata*, studied at the population level.

With the study of the edaphic macroarthropods community, it was demonstrated that in the general group of organisms that compose this taxonomic community can be found groups positively affected, negatively affected and still those that show important differences among the forest fragments. Based on it, it was possible to conclude that there are not a single effect of the forest fragmentation on the density of the distinct taxonomic and functional groups, which shows that the forest fragmentation might involve several mechanisms that contribute to alterations in the community organization.

The study of Blattaria community was done based in a model elaborated to separate the different mechanisms acting upon the community organization. Based on it, in first place it was demonstrated that there are great amplitudes of differences among the communities belonging to each group of sites compared, showing a marked heterogeneity of the distribution of this community in the landscape. The verification of area effects, done in the second step of application of this model, revealed that distinct effects are responsible for the big amplitude of differences in the two groups of sites compared. In the nuclear area, the differences among sites are result of the *Area per se* Effect or of the Random Sampling Effect. These effects correspond to characteristics

inherent to the distribution of the communities in a heterogeneous environment, showing that there is a natural heterogeneity of the forest in respect to the distribution of the communities. To the group of fragments it was demonstrated that these differences are clearly due to the Heterogeneity of Resources in the Landscape Scale, which shows that the differences among fragments are more stressed than those registered among the sites from nuclear area. The stressed differences are result of the sum of a set of factors that interfere in the group of fragments of this landscape. Among this factors, the original heterogeneity of distribution of the community in the forest, the isolation and the reduction of the home range area of the fragment populations, and the distinct uses and intensity of uses of fragments, certainly contribute to the Heterogeneity of Resources in the Landscape Scale Effect.

With the analysis of the population of *Monastria biguttata* it was demonstrated that the principal effect of the forest fragmentation on this population is related to the reduction of the are, which has, above all, the effect of reducing the number of habitats potentially useful to this species, leading to a concentration of the population in the few favorable habitat.

From the study in three distinct hierarchical levels of biodiversity organization, using as a model the edaphic macroarthropods community, it was possible to characterize and verify the importance several effects of the forest fragmentation on biological diversity. Most of them were never taken in consideration in this kind of research. In this context, the landscape heterogeneity, marked by evolutive and mesologic conditions as well as by the general effects associated with the forest fragmentation and present use of the remnants of the Table Land Atlantic Forest, emerges as one very important aspect to be considered in studies of forest fragmentation.

This aspect is extremely relevant to the conservation of the biological units in Atlantic Forest, since it shows that, independently of the its size or distance of the nuclear area, each forest fragment shelters one important portion of the total biological diversity of the landscape. Thus a policy of biodiversity conservation must be done in the landscape scale.

SUMÁRIO

1.	Introdução	1
1.1.	Objetivos Gerais	7
1.2.	Objetivos Específicos	8
2.	Fundamentação Teórica	9
2.1.	Paisagem, Paisagem Geográfica e Ecologia da Paisagem	9
2.2.	Ecosistemas e Subsistemas	12
2.3.	Comunidades Ecológicas	14
2.4.	Populações	19
2.5.	Fragmentação Florestal	21
2.5.1.	A Perda do Hábitat Original	22
2.5.2.	A Redução do Tamanho das Manchas Florestais	23
2.5.3.	O Isolamento das Manchas de Hábitat	24
2.5.4.	O Aumento da Probabilidade de Sofrer Perturbações	25
2.6.	Fragmentação Florestal nas Paisagens Reais: um Problema Interdisciplinar	27
3.	Área de Estudo	29
3.1.	A Paisagem do Norte do Rio Doce	32
3.1.1.	Aspectos Físicos	32
3.1.1.A.	Geomorfologia	32
3.1.1.B.	Clima	36
3.1.1.C.	Solos	38
3.1.1.D.	Vegetação	39
3.1.2.	Aspectos Históricos	43
3.1.2.A.	A Produção do Espaço e a Conversão da Paisagem Natural em uma Paisagem Rural	43
3.1.2.B.	A Preservação de Alguns Remanescentes Florestais	52
	<i>Reserva Biológica de Sooretama (RBS)</i>	52
	<i>Reserva Florestal de Linhares (RFL)</i>	55
	<i>Os Fragmentos Florestais</i>	56
3.1.3.	A Configuração Atual da Paisagem do Norte do Rio Doce.	56
3.2.	Sítios de Estudo	59
3.2.1.	Sítios de Estudo e as Pesquisas Desenvolvidas	67
3.2.2.	Sobre a Escolha dos Sítios de Estudo	68
4.	A Comunidade de Macroartrópodos Edáficos	70
4.1.	Introdução	70
4.2.	Materiais e Métodos	72
4.3.	Resultados	73
4.3.1.	Caracterização Geral das Comunidades de Macroartrópodos Edáficos	73
4.3.2.	Riqueza de Grupos Taxonômicos	77

4.3.3.	Densidades Totais, dos Insetos Sociais e dos Macroartrópodos não Sociais	79
4.3.4.	Densidade dos Grupos Taxonômicos	80
4.3.4. A	Predadores	80
4.3.4. B	Detritívoros	81
4.3.4. C	Fitófagos	84
4.3.4.D	Vários	85
4.3.5.	Densidade Total dos Quatro Grupos Funcionais	85
4.3.6.	Distribuição das Abundâncias Relativas	87
4.4.	Discussão e Conclusões	90
5.	A Comunidade de Blattaria	96
5.1.	Introdução	96
5.1.1.	Os Modelos Teóricos para o Estudo da Riqueza Específica	98
5.1.1.a	A Hipótese das Amostragens ao Acaso	98
5.1.1.b	A Hipótese da Diversidade de Hábitat	99
5.1.1.c	A Teoria de Biogeografia de Ilhas ou Teoria do Equilíbrio Insular ou a Hipótese de Área <i>per se</i>	100
5.1.1.d	A Hipótese das Perturbações	103
5.1.1.e	Qual modelo?	103
5.1.2.	Composição Específica em Relação às Características Biológicas e Ecológicas das Diversas Espécies Componentes da Comunidade	104
5.1.3.	A Elaboração de um Modelo Conceitual para Avaliar os Efeitos da Fragmentação Florestal sobre as Comunidades na Escala da Paisagem	106
5.2.	Materiais e Métodos	110
5.2.1.	Sítios de Estudo	110
5.2.2.	Amostragem, Coleta e Tratamento do Material Coletado	111
5.2.3.	Métodos de Análise dos Dados	112
5.2.3.a	Os Efeitos das Perturbações Associadas à Fragmentação	112
5.2.3.b	Efeitos de Área <i>per se</i> ou de Amostragem ao Acaso	114
5.2.3.c	Efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem	115
5.3.	Resultados	116
5.3.1.	Caracterização da Comunidade de Blattaria	116
5.3.2.	Efeitos das Perturbações Associadas à Fragmentação	121
5.3.2.a	Densidade	121
5.3.2.b	Riqueza Específica	125
5.3.2.c	Organização da Comunidade	129
5.3.2.d	Organização das Espécies na Comunidade e suas Características	132
	<i>Distribuição das Espécies nos Sítios da Área Nuclear e nos Fragmentos</i>	132
	<i>Caracterização das Espécies e sua Relação com a Fragmentação</i>	133
	<i>Espécies com Fêmeas Ápteras vs Espécies com Fêmeas Aladas</i>	135
	<i>Espécies <i>r</i> ou <i>K</i> Estrategistas</i>	136
5.3.3.	Efeitos de Área e de Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem	137
	Efeitos de Área <i>per se</i> ou de Amostragem ao Acaso	138
	Efeitos da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem	140
5.4.	Discussão e Conclusões	142
5.4.1.	Separando os Efeitos das Perturbações Associadas à Fragmentação Florestal	143

5.4.2.	Efeitos de Área <i>per se</i> , de Amostragem ao Acaso e da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem	148
6.	A população de <i>Monastria biguttata</i>	152
6.1.	Introdução	152
6.2.	Materiais e Métodos	155
6.2.1.	Sítios de Estudo	155
6.2.2.	A Amostragem das Colônias	155
6.2.3.	O Estudo dos Indivíduos de <i>Monastria biguttata</i>	156
6.2.4.	Análise dos Dados	157
6.3.	Resultados	158
6.3.1.	Caracterização do Hábitat de <i>Monastria biguttata</i>	158
6.3.2.	Relação entre o Número de Indivíduos e o Hábitat	161
6.3.3.	Comparação do Número de Indivíduos	162
6.3.4.	Comparação da Razão Sexual	165
6.3.5.	Comparação Estrutura Etária	166
6.4.	Discussão e Conclusões	173
7.	Conclusões	180
8.	Referências	189

ÍNDICE DOS QUADROS, FIGURAS E TABELAS

Quadros		
Quadro 2.1	Nicho ecológico.	16
Quadro 2.2	Composição taxonômica.	17
Quadro 2.3	Densidade, riqueza e diversidade.	18
Quadro 5.1	Modelos de Simulação utilizados no estudo da riqueza específica.	113
Figuras		
Figura 1.1	Limites da Mata Atlântica e seus remanescentes em 1995.	3
Figura 2.1	Um modelo geral da estrutura e funcionamento dos ecossistemas, proposto por Swift <i>et al.</i> (1979).	13
Figura 2.2	Um modelo esquemático da forma como estão relacionados os diferentes níveis hierárquicos de organização da biodiversidade do modelo conceitual proposto no presente trabalho.	20
Figura 2.3	Caracterização do nível taxonômico compreendido em cada nível hierárquico de organização da biodiversidade correspondente no modelo conceitual que baseia a presente pesquisa.	21
Figura 3.1	Formações florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica.	30
Figura 3.2	Remanescentes da Mata Atlântica no Estado do Espírito Santo em 1995.	33
Figura 3.3	Características geomorfológicas da área de estudo.	35
Figura 3.4	Diagrama climático da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo.	36
Figura 3.5	Temperatura mínima, média, máxima e umidade relativa média.	37
Figura 3.6	Variação da precipitação no período entre 1975 e 2000. A: precipitação total registrada a cada ano. B: precipitação mínima, média e máxima registrada para o mês.	37
Figura 3.7	Diagrama climático da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, no ano de 2000.	38
Figura 3.8	Aspectos gerais da Floresta Atlântica de Tabuleiros.	41
Figura 3.9	Mapa do Estado do Espírito Santo em 1940 e distribuição da população urbana e rural com base no recenseamento de 1940.	45
Figura 3.10	Evolução da área de cobertura florestal (ha) no Espírito Santo.	46
Figura 3.11	Evolução do número e da área total ocupada por estabelecimentos agrícola no Estado do Espírito Santo entre 1940 e 1996.	48
Figura 3.12	Evolução do número e da área total ocupada por estabelecimentos agrícola em Linhares entre 1950 e 1996.	48

Figura 3.13	Evolução do percentual de ocupação dos estabelecimentos agrícola do Estado do Espírito Santo pelas principais formas de uso da terra.	50
Figura 3.14	Evolução do percentual de ocupação dos estabelecimentos agrícola de Linhares pelas principais formas de uso da terra.	51
Figura 3.15	Mapa temático da vegetação e do uso do solo na área de estudo.	58
Figura 3.16	Localização dos sítios de estudo.	60
Figura 3.17	Os fragmentos florestais e alguns aspectos do uso do solo do entorno.	63
Figura 3.18	Alguns aspectos do interior dos remanescentes florestais.	65
Figura 4.1	Quadrado utilizado para a coleta da camada L e da camada F. A camada L é a camada de folhas inteiras visíveis nesta foto. A camada F está imediatamente abaixo desta.	74
Figura 4.2	Um extrator componente da bateria do tipo Berlese-Tulgreen utilizada.	74
Figura 4.3	Densidades médias e erros padrão do total dos macroartrópodos edáficos, dos macroartrópodos não sociais e dos insetos sociais (n=12).	79
Figura 4.4	Densidades médias e erros padrão dos grupos taxonômicos de macroartrópodos edáficos (n=12).	82
Figura 4.5	Densidade média e erro padrão de cada grupo funcional (n=12).	86
Figura 4.6	Abundância relativa dos grupos taxonômicos de macroartrópodos edáficos.	88
Figura 5.1	A) o modelo de equilíbrio insular proposto por MacArthur e Wilson (1967). B) modelo modificado por Brown e Kodrick-Brown (1977).	102
Figura 5.2	Modelo conceitual utilizado para a separação dos efeitos de Área <i>per se</i> ou de Amostragem ao Acaso dos efeitos da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem.	109
Figura 5.3	Fotos de diversas espécies de Blattaria em seus respectivos habitats. A, B: espécies que costumam ficar pousadas sobre folhas vivas ou sobre superfícies que ficam entre 0,10 e 1,0 metro de altura do chão florestal; C, D, e, F: algumas das espécies que vivem no litter; G, H, I: aquelas com habitats mais especializados.	118
Figura 5.4	Curvas cumulativas de espécies obtidas em cada sítio de estudo.	125
Figura 5.5	Curvas cumulativas das espécies de Blattaria obtidas a partir da randomização da ordem de obtenção das amostras através do Modelo de Simulação em cada um dos seis sítios de estudo.	127
Figura 5.6	Abundância relativa das espécies nos sítios da área nuclear.	130
Figura 5.7	Riqueza específica estimada através do modelo de simulação de Michaelis-Menten para o total de amostras obtidas no conjunto dos três sítios de cada categoria e para cada sítio isoladamente.	138
Figura 5.8	Verificação do Efeito de Área <i>per se</i> ou de Amostragem ao Acaso sobre a riqueza específica do conjunto de sítios da área nuclear e dos fragmentos através da comparação da riqueza estimada através do Modelo de Simulação de Michaelis-Menten para o total de amostras obtidas nos três sítios de cada categoria com a riqueza estimada a partir da mistura de amostras dos três sítios para um número de amostras equivalente ao obtido em cada sítio isoladamente.	139

Figura 5.9	Verificação do efeito de Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem sobre a riqueza em espécies do conjunto dos fragmentos e do conjunto de sítios da área nuclear. A riqueza estimada através do Modelo de Simulação de Michaelis-Menten para uma mistura aleatória e proporcional das amostras obtidas no conjunto de sítios de cada categoria é comparada com a riqueza estimada para cada sítio de estudo isoladamente.	141
Figura 6.1	Caracterização de <i>Monastria biguttata</i> em diversos estágios de desenvolvimento. Todos os indivíduos estavam agarrados à parte inferior dos troncos, a qual foi virada para ser fotografada.	154
Figura 6.2	Relação entre o comprimento e o diâmetro dos troncos, em metros.	158
Figura 6.3	Relação entre o número de troncos e a soma do comprimento dos troncos nas colônias.	159
Figura 6.4	Relação entre o número de indivíduos observados nas colônias em cada data e o número de troncos disponíveis (n=35).	163
Figura 6.5	Relação entre a largura e o comprimento do pronoto dos indivíduos de <i>M. biguttata</i> estudados no mês de agosto de 2000 (n=187).	167
Figura 6.6	Variação sazonal da estrutura etária das populações de <i>M. biguttata</i> .	168
Figura 6.7	Relação entre o número de indivíduos observados nas colônias em cada data e o número de classes etárias (n=35).	172
 Tabelas		
Tabela 3.1	Área e população dos municípios de Linhares e Sooretama em 2000.	57
Tabela 3.2	Localização geográfica e principais características dos sítios de estudo.	62
Tabela 3.3	Caracterização da vegetação nos sítios de estudo. Os dados correspondem à parcela com vegetação em melhor estado de conservação de todos os sítios.	67
Tabela 3.4	Sítios de estudo e as pesquisas desenvolvidas.	68
Tabela 4.1	Grupos de macroartrópodos e seus respectivos grupos funcionais, presentes nos sítios de estudo.	76
Tabela 4.2	Densidades médias e respectivos erros padrão dos insetos não edáficos e dos macroartrópodos cujas densidades são muito baixas em todos os sítios.	77
Tabela 4.3	Riqueza média por amostra e erro padrão (entre parêntesis).	78
Tabela 4.4	Comparação das densidades totais, dos insetos sociais e dos macroartrópodos não sociais entre os sítios de estudo.	80
Tabela 4.5	Comparação das densidades dos macroartrópodos edáficos.	84
Tabela 4.6	Comparação das densidades dos grupos funcionais entre os sítios de estudo.	87
Tabela 4.7	Correlação de Spearman das abundâncias relativas dos 19 grupos de macroartrópodos edáficos.	90
Tabela 5.1	Sítios de estudo e número de amostras obtidas em cada período de amostragem.	110
Tabela 5.2	Espécies de Blattaria.	117
Tabela 5.3	Densidade e erro padrão (entre parênteses) das espécies de blattaria.	122

Tabela 5.4	Densidade total (número médio de indivíduos obtidos a cada sessão amostral) e número de espécies mais abundantes nos respectivos sítios de estudo.	124
Tabela 5.5	Comparação da riqueza máxima de espécies estimada pelo Modelo de Simulação com o Método de Michaelis-Menten para cada sítio a partir dos dados de riqueza por amostra obtidos nas amostragens.	128
Tabela 5.6	Comparação das abundâncias relativas do conjunto de espécies presentes em distintos sítios de estudo.	132
Tabela 5.7	Números de espécies comuns aos diferentes sítios de estudo e respectivos percentuais em relação ao número total de espécies do conjunto de sítios (i.e., 48 espécies).	132
Tabela 5.8	Números de espécies comuns aos diferentes sítios de estudo e respectivos percentuais em relação ao número total de espécies do sítio.	133
Tabela 5.9	Número de espécies encontradas exclusivamente nos sítios da área nuclear ou nos fragmentos.	134
Tabela 5.10	Número de espécies pertencentes a seis categorias de ubiquidade em cada sítio.	134
Tabela 5.11	Similaridade entre os diferentes sítios com respeito à ubiquidade das espécies. Kruskal-Wallis aplicado aos dados da tabela 5.10.	135
Tabela 5.12	Número de espécies com fêmeas adultas ápteras e aladas encontradas exclusivamente nos sítios da área nuclear ou nos fragmentos.	135
Tabela 5.13	Número de espécies com fêmeas adultas ápteras e aladas pertencentes a cada uma das seis categorias de ubiquidade.	136
Tabela 5.14	Número de espécies r ou K estrategistas encontradas exclusivamente nos sítios da área nuclear ou nos fragmentos.	136
Tabela 5.15	Número de espécies r e K estrategistas pertencentes a cada uma das seis categorias de ubiquidade.	137
Tabela 5.16	Comparação da riqueza de espécies estimada através do Modelo de Simulação de Michaelis-Menten para 64 amostras obtidas nos três sítios de estudo da área nuclear e nos três fragmentos com os resultados obtidos para cada sítio isoladamente.	138
Tabela 5.17	Comparação da riqueza de espécies estimada com o método Michaelis-Menten para três sítios de estudo de cada categoria (área nuclear e fragmentos) com os resultados obtidos para cada sítio isoladamente.	141
Tabela 6.1	Número de troncos (n°) e soma do comprimento (Σ) dos troncos por colônia.	159
Tabela 6.2	Comparação do número de troncos por colônia entre os quatro sítios de estudo.	160
Tabela 6.3	Comparação do número de troncos por colônia entre fragmentos e área nuclear.	160
Tabela 6.4	Número de indivíduos estudados em cada data.	161
Tabela 6.5	Número médio, e respectivos erros padrão entre parênteses, de indivíduos por colônia em cada sítio e data.	164
Tabela 6.6	Porcentagem de fêmeas em cada sítio e data.	165

Tabela 6.7	Número de indivíduos registrados em cada classe etária nas colônias da RL-MA em agosto de 2000.	170
Tabela 6.8	Número médio de classes etárias por colônia em cada sítio e data.	173
Tabela 7.1	Densidade de predadores e de decompositores no verão (v) e no inverno (i), número de espécies arbóreas, índice de diversidade vegetação arbórea, área basal e a menor quantidade de matéria orgânica registrada.	182

1. INTRODUÇÃO

Dentre as questões ambientais globais contemporâneas, a acelerada perda da diversidade biológica é aquela que tem relação mais estreita com os países tropicais, cuja maioria pertence ao bloco dos países em desenvolvimento (ALBAGLI, 1998). Isto se deve ao fato de que cerca de 70% da biodiversidade do planeta se encontra nas florestas tropicais (WILSON, 1997; MYERS, 1997; RAVEN, 1997). Estas florestas, que ocupam uma área de apenas 7% da superfície terrestre, ocorrem predominantemente em países que, no transcurso do século XX, experimentaram marcados aumentos populacionais e deslocamentos da população para áreas antes praticamente desabitadas (BECKER, 2001).

Nesta perspectiva, é notável a importância dos países da América do Sul, que, em conjunto, detêm 45% das florestas tropicais mundiais. Em particular, o Brasil, por ter em seu território a maior parte dos domínios da Mata Atlântica e da Floresta Amazônica, encabeça as listas dos países que têm a maior área de floresta fechada e dos que têm o maior número de espécies no mundo, sendo reconhecido como um país megadiverso (WILSON, 1997; MYERS, 1997; RAVEN, 1997; MITTERMEIER, 1997).

No contexto geopolítico mundial este quadro confere ao Brasil um duplo papel: por um lado, tem grande responsabilidade na gestão dos seus recursos naturais e no controle de um problema ambiental global; por outro lado, assume uma posição estratégica do ponto de vista econômico, político e social, uma vez que a biodiversidade em si é um recurso atual e de realização futura. Em função disto, foi o país que participou mais ativamente para a criação da Convenção da Diversidade Biológica, o primeiro a ratificá-la e é, hoje, o líder nas negociações multilaterais para sua implementação (ALBAGLI, 1998; BECKER, 2001).

Vários são os mecanismos que contribuem para a perda da diversidade biológica em florestas tropicais. Entre estes, destaca-se a devastação dos habitats, a fragmentação dos ecossistemas, o uso não sustentável de recursos florestais e, indiretamente, a não contabilização do valor ecológico e econômico do capital natural, a debilidade das políticas públicas de conservação e desenvolvimento sustentável, as pressões

demográficas, e a adoção de padrões insustentáveis de consumo, produção e comércio (ALBAGLI, 1998; BECKER, 2001). Mas, sem dúvida, a devastação dos habitats e a fragmentação florestal, produtos da transformação das paisagens naturais em pastagens, áreas agrícolas, pólos industriais ou zonas urbanas, são os fatores determinantes das altas taxas, atuais e projetadas, de extinção de espécies (MYERS, 1997; RAVEN, 1997; WILSON, 1997).

Quando pensado em termos da magnitude territorial brasileira, esta conjuntura bem evidencia o grande conflito existente entre a necessidade de apropriação do território e de desenvolvimento regional e nacional e a necessidade de conservação da biodiversidade, a qual é necessariamente feita através da conservação de ecossistemas e paisagens (BECKER, 2001; GARAY, 2001). Contudo, a situação atual da Floresta Amazônica e da Mata Atlântica impõe enfoques diferenciados de gestão. Na Amazônia, grande parte do território ainda encontra-se desocupado e florestas contínuas recobrem áreas da ordem de milhões de hectares. Com isto, a gestão da biodiversidade, entendida como o uso sustentável dos recursos biológicos, pode ser o fio condutor das políticas macrorregionais de desenvolvimento (ALBAGLI, 1998; BECKER, 2001).

Em contraposição, a Mata Atlântica foi o primeiro grande bioma ocupado quando do estabelecimento da colonização do Brasil, já iniciada em 1500, fazendo que, em seus limites, se encontre hoje a região mais populosa e desenvolvida do país. Isto significa cerca de 100 milhões de habitantes, distribuídos em mais de 3000 municípios, entre os quais as cidades do Rio de Janeiro e de São Paulo, duas das maiores metrópoles do mundo (SOS MATA ATLÂNTICA/INPE/ISA, 1998). Como resultado, seus remanescentes somam apenas 8,2% da superfície que recobria originalmente este bioma (Fig. 1.1). Mesmo assim, devido à magnitude da área original, este percentual corresponde a 8.182.095 hectares recobertos seja por florestas, por campos de altitude, por restingas, por manguezais ou por formações pioneiras (SOS MATA ATLÂNTICA/INPE/ISA, 1998), o que equivale, aproximadamente, à soma da superfície total dos Estados do Espírito Santo e do Rio de Janeiro, ou à superfície total da Áustria.

Além da imponente área ainda existente, a Mata Atlântica é um dos biomas com maiores índices de diversidade biológica do planeta, sendo esta caracterizada pelas altíssimas taxas de endemismo. Todavia, seus remanescentes encontram-se distribuídos de modo esparso (Fig. 1.1) e a cada ano um significativo percentual de florestas é destruído – 5,8% de seus remanescentes desapareceram entre 1990 e 1995 (SOS MATA

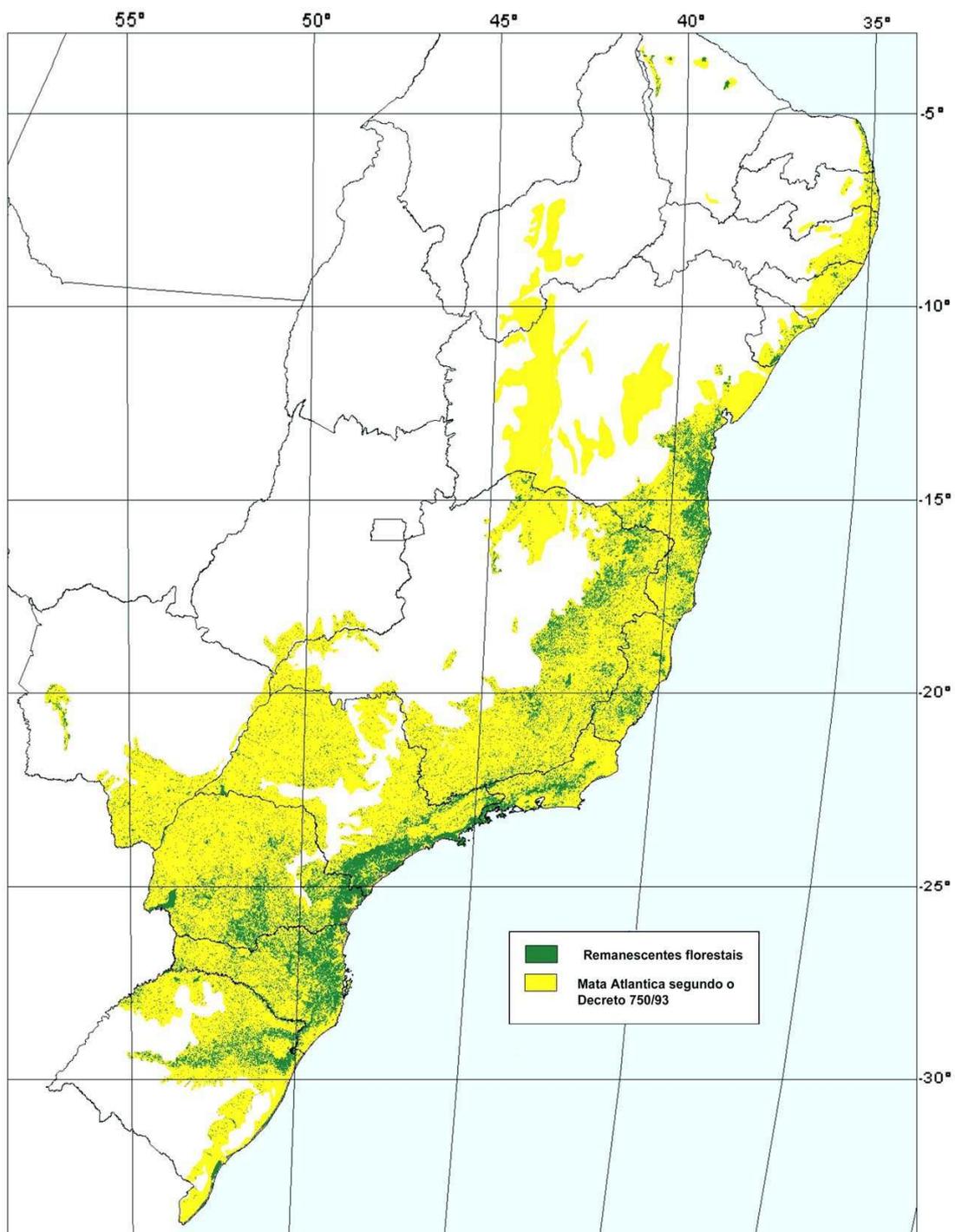


Figura 1.1. Limites da Mata Atlântica e seus remanescentes em 2000. Modificado de SOS Mata Atlântica/ISA 2002.

ATLÂNTICA/INPE/ISA, 1998). Como consequência, é considerada um *hotspot* para a conservação, i.e., um bioma que abriga importantíssima diversidade biológica, mas que, devido à fragmentação e às elevadas taxas de desmatamento, se encontra em grande risco de perdê-la (GENTRY, 1992; MITTERMEIR, 1997; MYERS, 1997; REID, 1998; MYERS *et al.* 2000; MORELLATTO e HADDAD, 2000).

Diante deste quadro, a problemática central para a gestão da riquíssima biodiversidade da Mata Atlântica diz respeito à fragmentação florestal. Obviamente, não se trata aqui de simplesmente computar as perdas da biodiversidade atreladas ao isolamento e à redução da área das florestas. Na Mata Atlântica, um dos principais desafios do estudo dos efeitos da fragmentação florestal sobre a biodiversidade é a inclusão e compreensão dos processos sociais que contribuíram e contribuem para o empobrecimento ou para o enriquecimento biológico de determinados trechos de floresta. Este tipo de abordagem demanda um esforço no sentido de integrar os princípios teóricos da Ecologia, classicamente formulados para delinear as interações entre os seres vivos e o ambiente, dentro de um enfoque sistêmico das unidades naturais, com os processos do uso e produção do espaço pelo homem – problema central da Geografia. Deste modo, o estudo da fragmentação florestal em paisagens reais se configura como um problema interdisciplinar.

Nesta perspectiva, parece fundamental direcionar a pesquisa para a avaliação da biodiversidade conservada nos remanescentes florestais, para a identificação dos mecanismos associados à sua conservação; enfim, para a busca de indicadores dos efeitos positivos e negativos da fragmentação florestal nos diferentes níveis de organização da biodiversidade, das populações à paisagem. Elucidar estes aspectos implica em transpor uma etapa inicial de identificação e separação dos diferentes mecanismos que podem estar atuando sobre a diversidade de determinados componentes do ecossistema.

A Mata Atlântica de Tabuleiros, localizada no norte do baixo rio Doce, no Estado do Espírito Santo, representa uma região extremamente rica e desafiadora para estudar a biodiversidade sob os aspectos explicitados acima. Esta região se caracteriza pela notável riqueza específica e endemismo de diversos táxons, sendo, por isso, considerada de altíssima importância biológica (MMA/SBF, 2000). A paisagem é predominantemente rural, marcada pela presença de um importante remanescente de florestas, protegidas na Reserva Biológica de Sooretama e na Reserva Florestal de

Linhares, e de inúmeros fragmentos florestais, dispersos nas propriedades rurais (Figs. 3.2; 3.15 e AGAREZ, 2002). A transformação da paisagem natural se deu, principalmente, a partir da segunda metade do século XX, sendo ainda mais acentuada a partir do final da década de 60, quando a pecuária ganhou impulso na região (cf. Figs. 3.10, 3.11, 3.12, 3.13, 3,14). Esta história de fragmentação recente, bem como a permanência de importantes áreas de floresta, sugere que a biodiversidade conservada no mosaico formado pelas reservas e pelos fragmentos constitui um percentual bastante significativo daquela existente antes da fragmentação. Além disto, talvez também como resultado da história recente de colonização da região (cf. 3.1.2.a.), existe uma interação marcante entre a população local e as florestas: a caça, a extração de madeira, de lenha e de ervas, observada tantas vezes durante o trabalho de campo da presente tese (cf. tabela 3.2), bem como as mudanças na composição e estrutura da vegetação, ocasionada por distintas formas de usos das florestas (AGAREZ, 2002), são, respectivamente, indicações e resultados desta interação.

Na maioria dos ecossistemas florestais, cerca de 80% da produtividade primária, constituída por folhas, galhos, troncos, frutos, e compostos orgânicos solúveis produzidos pelas plantas, bem como um percentual desconhecido da produtividade secundária – fezes, carcaças dos consumidores e decompositores, por exemplo – entra no subsistema decompositor (cf. 2.2 e Fig. 2.1). Estas diversas fontes de matéria orgânica, entre as quais as folhas são de longe as mais abundantes, ocasionam uma acumulação orgânica sobre o solo, que à medida que vai sendo modificada, serve simultaneamente de alimento e de micro-habitat para um complexo conjunto de organismos que aí coexistem (ODUM, 1971; SWIFT *et al.*, 1979).

Em função da dinâmica de decomposição da matéria orgânica, as comunidades que integram a teia trófica de decompositores comportam rica biodiversidade. As comunidades taxonômicas (cf. 2.3) compreendem populações de diversos táxons, tais como artrópodos, anelídeos, fungos, tecamebas, ciliados, bactérias etc., distribuídos em diversos níveis tróficos, sendo que, em muitos casos, espécies de táxons muito distantes usam o mesmo recurso. Paralelamente, a ampla gama de recursos e a natureza dinâmica de sua transformação promovem uma grande diversidade de nichos alimentares e espaciais. Como resultado, as comunidades evolutivas (cf. 2.3) podem comportar elevada riqueza específica em uma área muito pequena.

Os artrópodos, particularmente os insetos, constituem o grupo taxonômico mais rico em espécies das florestas tropicais, sendo sua riqueza específica apenas equiparada à das plantas (ADIS, 1988; MYERS, 1997; WILSON 1997). Nestas florestas, representam também o grupo taxonômico mais abundante e mais rico em espécies do subsistema decompositor, onde são encontrados táxons com uma grande amplitude de tamanho e com grande diversidade de funções (ADIS, 1988; PELLENS e GARAY, 1999a,b).

Os macroartrópodos edáficos, i.e., os artrópodos do subsistema decompositor com comprimento do corpo superior a 2,0 mm, compreendem, conseqüentemente, tanto um elevado número de grupos taxonômicos, como também espécies com grande amplitude de tamanho e com grande diversidade de funções (SWIFT *et al.*, 1979). Em síntese, eles representam um grupo taxonômico extremamente interessante para estudar os efeitos da fragmentação florestal em diferentes níveis de organização biológica e podem se constituir num modelo para a avaliação dos mecanismos que possibilitam a manutenção da biodiversidade em ecossistemas florestais fragmentados.

Deste modo, o presente trabalho visa estabelecer quais os efeitos da fragmentação florestal sobre três níveis hierárquicos de organização da diversidade de macroartrópodos decompositores. No nível das comunidades taxonômicas (cf. 2.3 e Fig. 2.2), foi estudada a comunidade de macroartrópodos edáficos; no nível de organização das comunidades evolutivas (cf. 2.3 e Fig. 2.2), a comunidade de Blattaria; na escala de população (2.4 e Fig. 2.2), a população de *Monastria biguttata*.

O conjunto destas pesquisas é confrontado com a hipótese central de que a biodiversidade de artrópodos decompositores conservada nos remanescentes florestais da Mata Atlântica de Tabuleiros é resultante de processos evolutivos e de processos sociais de uso e produção do espaço.

Se esta hipótese for falsa, espera-se encontrar padrões claros que permitam separar as comunidades e as populações de fragmentos e de sítios da área nuclear, segundo premissas exclusivamente biológicas da organização das comunidades naturais e da biologia de populações. Neste caso, as comunidades estariam sendo regidas, sobretudo, por interações resultantes de processos evolutivos. Seria esperado, por exemplo, que a Teoria da Biogeografia de Ilhas se aplique para explicar os resultados obtidos, notadamente para a comunidade de Blattaria.

Por outro lado, se esta hipótese for verdadeira, é esperado encontrar diferenças no interior de cada grupo de sítios, i.e., fragmentos e sítios da área nuclear,

independentes daquelas previstas unicamente pela teoria ecológica. Como corolário, a construção de uma metodologia em tanto que modelo conceitual, que permita identificar os mecanismos que estão atuando sobre a biodiversidade na paisagem, possibilita evidenciar a parte determinante da produção social do espaço na avaliação do *status* da biodiversidade.

Trata-se, assim, de uma pesquisa que, ao buscar um aprofundamento dos mecanismos ecológicos que atuam sobre distintos níveis de organização da biodiversidade, se propõe a produzir uma base conceitual para subsidiar a gestão da biodiversidade em regiões onde os remanescentes florestais encontram-se distribuídos de forma descontínua e fragmentada.

1.1. OBJETIVOS GERAIS

- 1) Elaborar um modelo conceitual de avaliação da biodiversidade para os artrópodos edáficos que considere, à escala da paisagem, os níveis hierárquicos ecológicos, i.e., comunidade taxonômica, comunidade evolutiva e população;
- 2) Elucidar os mecanismos que determinam a organização das comunidades e a biologia das populações nos remanescentes florestais da Mata Atlântica de Tabuleiros, confrontando as diferentes teorias existentes;
- 3) Caracterizar a parte da heterogeneidade da paisagem nos mecanismos determinantes da organização das comunidades e da biologia das populações nestes remanescentes florestais;
- 4) Relacionar o grau de heterogeneidade da paisagem resultante da intensidade das formas de uso com a organização das comunidades edáficas e com a biologia de certas populações;
- 5) Contribuir para a construção de uma metodologia geral que considere os efeitos da fragmentação florestal em paisagens nas quais os fragmentos constituem parte da vida da população local, possibilitando a gestão integrada da biodiversidade em termos de uso e produção do espaço geográfico.

1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Caracterizar a estrutura da comunidade de macroartrópodos edáficos em remanescentes da Mata Atlântica de Tabuleiros;

- 2) Verificar os efeitos da fragmentação florestal no nível de organização da comunidade taxonômica;
- 3) Verificar os efeitos da fragmentação florestal sobre a densidade dos diferentes grupos taxonômicos e funcionais que compõem a comunidade de macroartrópodos edáficos;
- 4) Caracterizar a estrutura da comunidade de Blattaria dos remanescentes da Mata Atlântica de Tabuleiros;
- 5) Examinar o conjunto das teorias ecológicas que possibilitem analisar os efeitos da fragmentação florestal sobre a organização de comunidades;
- 6) Propor um modelo conceitual para a análise dos efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades evolutivas;
- 7) Com base no modelo conceitual proposto, verificar quais os mecanismos de organização desta comunidade que se aplicam à fragmentação real, à escala da paisagem;
- 8) Investigar os efeitos da fragmentação florestal sobre a biologia da população de *Monastria biguttata*, relacionando-os com o micro-habitat, a dimensão do nicho desta espécie mais diretamente influenciada pela fragmentação florestal.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1. PAISAGEM, PAISAGEM GEOGRÁFICA E ECOLOGIA DA PAISAGEM

De acordo com HOLZER (1999), a paisagem é um fenômeno que está além das fronteiras da Geografia. Juntamente com outros conceitos, como ecossistema e ambiente, por exemplo, ganhou as páginas da mídia e passou a ser usado pela população adquirindo significados diversos e complexos. Para o senso comum ocidental, bem como para outras disciplinas além da Geografia, como, por exemplo, nas Artes Plásticas, a paisagem se reduz à porção do espaço que pode ser observada com um golpe de vista.

Mas somente a Geografia produziu uma reflexão consistente sobre este conceito, inicialmente estabelecido para identificar áreas fisicamente e culturalmente homogêneas em todas as latitudes, sendo que, ao longo do seu aprimoramento, passou cada vez mais a incorporar a localização dos modos de vida e a identificação e compreensão dos elementos que formatam dada superfície da Terra de maneira a produzir uma cultura e uma fisionomia relativamente homogênea (HOLZER, 1999).

Segundo TROLL (1996¹), “o termo paisagem diz respeito a um setor da superfície terrestre definido por uma configuração espacial determinada, resultante de um aspecto exterior, do conjunto de seus elementos e de suas relações externas e internas, que estão enquadrados pelos limites naturais das outras paisagens de caráter distinto”.

Este conceito traz em si a idéia de que a paisagem é internamente heterogênea, pois é composta por diversos elementos. Da união desses elementos, tanto físicos quanto culturais, surge um conjunto harmonioso, que lhe confere individualidade, passível de ser observada visualmente. A palavra “visualmente” muitas vezes leva ao entendimento de um caráter simplista na delimitação das paisagens. HOLZER (1999),

¹ Trata-se de uma tradução do original “Die geographische Landschaft und ihre Erforschung” publicado em Studium Generale, 4-5, 1950.

esclarece que este termo se refere a todo o aparato técnico ligado à trigonometria e à geometria descritiva que permite a projeção e identificação destas áreas nas cartas geográficas, além de se basear num acurado senso de observação do geógrafo em campo.

TROLL (1996) dividiu a paisagem segundo a importância da interferência do homem reunindo-as em paisagens naturais e paisagens culturais. Por isto, ele é considerado um dos grandes precursores da Geografia moderna tendo fornecido bases tanto para a Geografia cultural quanto para a Ecologia da Paisagem. Para este autor, *“todas as paisagens refletem transformações temporais e conservam testemunhos de tempos passados... Mas, enquanto as paisagens naturais mudam em ritmo secular ou geológico, as paisagens culturais mudam muito mais rapidamente, variando de geração em geração...”*.

Diante das aceleradas mudanças recentes da Terra, as transformações das paisagens naturais deixaram de acontecer no ritmo lento e passaram a ocorrer em ritmo de décadas ou de poucas gerações. Essas transformações levam a marcantes perdas da diversidade biológica em cada paisagem, de maneira que o somatório da perda nesta escala promove a erosão da biodiversidade no planeta (ver, por exemplo, MYERS, 1997). É, então, neste contexto, que Ecologia e Geografia se entrelaçam na busca por elementos que permitam entender as respostas dos ecossistemas, comunidades e populações diante das rápidas transformações das paisagens naturais pelo homem.

A Ecologia da Paisagem teve início na Europa Central na década de 1960, numa tentativa de fundir os conceitos da Geografia humanista e da Ecologia holística, constituindo-se num primeiro passo interdisciplinar suscetível de fornecer bases teóricas para o planejamento, manejo e conservação das paisagens naturais. O estudo da interação dos aspectos espaciais e históricos da paisagem com sua biodiversidade e seus componentes culturais é o objeto principal desta disciplina (FORMAN e GODRON, 1986; NAVEH e LIEBERMAN, 1993; HUGGET, 1995).

O principal foco da Ecologia da Paisagem diz respeito aos padrões espaciais do mosaico que constitui a paisagem e à interação entre seus elementos, na escala de quilômetros. Esta disciplina baseia-se em três características da paisagem: a estrutura, a função e as mudanças. A estrutura pode ser definida pela área, forma, e disposição espacial dos diferentes elementos. A função está relacionada com a interação entre os elementos espaciais, isto é, os fluxos de energia, materiais, e espécies entre os

componentes dos ecossistemas. As mudanças se referem à alteração na estrutura e função do mosaico ecológico através do tempo (FORMAN e GODRON, 1986).

Nesta perspectiva, os elementos da paisagem são os *patches* – que podem ser traduzidos como manchas, trechos, ou fragmentos – e a matriz. Uma mancha é definida como uma área de superfície não linear, diferindo em aparência de seu entorno. As manchas variam amplamente em tamanho, forma, tipo, heterogeneidade e características dos limites. São constituídas, em geral, por remanescentes de ecossistemas. Mas também pode haver algumas manchas sem vida, caracterizados pela presença, por exemplo, de rochas, solo, pavimentos ou prédios. Baseadas em sua origem, cinco tipos de manchas são reconhecidas: manchas de perturbação, manchas remanescentes (que correspondem ao que se conhece como fragmentos florestais); manchas de recursos ambientais, manchas plantadas, e habitações. Além disso, as manchas estão embebidas em uma matriz (FORMAN e GODRON, 1986).

A matriz é o elemento mais extenso, mais conectado e que, conseqüentemente, desempenha papel dominante no funcionamento da paisagem. Ao diferenciar a matriz dos outros elementos, a primeira consideração diz respeito à sua proporção relativa e à sua configuração, que variam amplamente de uma paisagem para outra. A matriz tem área total muito maior que as manchas e possui, em geral, limites côncavos englobando os outros elementos. Ela pode se apresentar interconectada por corredores quando as manchas envolvidas estão muito próximas. De fato, a matriz exerce predominante influência na dinâmica da paisagem (FORMAN e GODRON, 1986).

Ainda, a estrutura da matriz interfere no movimento de indivíduos, na dinâmica das populações e também na riqueza, na diversidade e na composição específica das comunidades. Nesta perspectiva, três características são fundamentais: a porosidade, a heterogeneidade e a permeabilidade. A porosidade encontra-se relacionada com a densidade das manchas na paisagem; a heterogeneidade diz respeito à diversidade de aspectos que podem ser encontrados na matriz, o que muitas vezes podem também ser interpretado como manchas de outras categorias; a permeabilidade pode ser estimada pela densidade de pontos de ligação e pelo grau de resistência das unidades da paisagem ao fluxo biológico (FORMAN e GODRON, 1986).

2.2. ECOSISTEMAS E SUBSISTEMAS

Ecossistemas são sistemas abertos, formados por componentes bióticos, i.e., organismos vivos, e abióticos em uma dada área. Os componentes bióticos do ecossistema interagem entre si e com os componentes abióticos de maneira a promover fluxo de energia e ciclagem de nutrientes. Além da luz, do clima e do solo, os componentes abióticos podem ser divididos em inorgânicos, tais como C, N, CO₂, H₂O, e orgânicos, proteínas, carboidratos, lipídios, lignina, celulose, substâncias húmicas etc. Os primeiros estão envolvidos no ciclo dos nutrientes e os últimos ligam os componentes bióticos e abióticos do sistema (ODUM, 1971).

Os componentes bióticos são classificados quanto à sua função trófica, como produtores, consumidores e decompositores. Os produtores são seres autótrofos, i.e., organismos capazes de converter a energia solar em energia química, principalmente através da fotossíntese. As plantas e as algas são exemplos de organismos produtores (ODUM, 1971).

Os consumidores e decompositores são organismos heterótrofos. Não são capazes de fixar carbono e dependem direta ou indiretamente dos produtores para obter sua energia. Existem vários níveis de consumidores: consumidores primários, que se alimentam diretamente das plantas, também chamados de herbívoros ou fitófagos; consumidores secundários, que se alimentam de animais que se alimentam das plantas, comumente denominados de carnívoros; consumidores terciários, aqueles carnívoros que se alimentam de carnívoros. Os consumidores envolvem uma ampla gama de organismos que vai desde pequenos invertebrados até vertebrados de porte considerável (ODUM, 1971).

Os decompositores são organismos relacionados com a decomposição da matéria orgânica e liberação dos nutrientes a serem utilizados novamente pelas plantas. São predominantemente invertebrados, sobretudo artrópodos, dentre os quais os insetos são certamente os mais abundantes, mas também fungos e bactérias (ODUM, 1971).

Em ecossistemas mais simples, encontram-se pelo menos os produtores e os decompositores. Cada nível em que ocorre transferência de matéria e energia denomina-se nível trófico. Um exemplo de uma cadeia trófica simples seria aquela na qual encontram-se um primeiro nível onde ocorre a produção primária e um segundo nível de decompositores. Neste ecossistema bastante simples, pelo menos os dois processos básicos do ecossistema, que são a produção e a decomposição da matéria orgânica, estariam assegurados. Em ecossistemas mais complexos, pode haver vários níveis de

consumidores e de decompositores. De acordo com SCHOENER (1989), os ecossistemas terrestres têm, em média, quatro níveis tróficos, sendo, em geral, um nível de produtor primário formado por plantas ou algas, dois níveis de consumidores, constituídos por herbívoros e predadores de herbívoros, e um nível de decompositor.

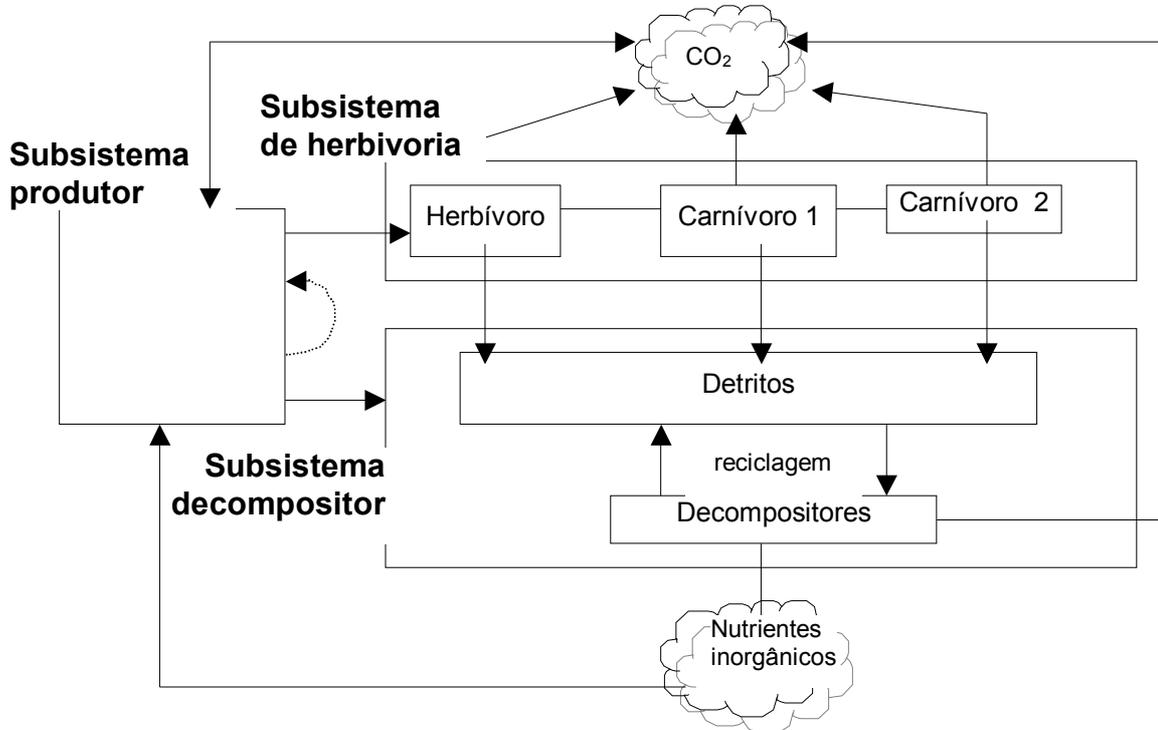


Figura 2.1. Um modelo geral da estrutura e funcionamento dos ecossistemas, proposto por Swift et al. (1979). Os caminhos de transferência de matéria estão demonstrados pelas setas; os reservatórios de matéria orgânica pelos retângulos; os reservatórios inorgânicos pelas nuvens. Observe as ligações entre o subsistema decompositor e o de herbivoria e a reciclagem de matéria no interior do subsistema decompositor e o acúmulo de matéria orgânica que ocorre no subsistema produtor (seta pontilhada).

De maneira geral, o funcionamento dos ecossistemas pode ser reconhecido como ocorrendo em três subsistemas: o subsistema produtor, o subsistema de herbivoria, e o subsistema decompositor (Fig. 2.1). A integridade do ecossistema é mantida quando há um equilíbrio nas transferências de matéria e energia entre eles (Swift et al., 1979).

Nos ecossistemas florestais estes subsistemas, principalmente o produtor e o decompositor, com os organismos responsáveis pelos processos que neles ocorrem, estão separados espacialmente. O subsistema produtor encontra-se mais concentrado no cinturão verde da copa das árvores, que é o estrato que está diretamente exposto à luz, possibilitando uma maior fotossíntese. Mas é óbvio que no sub-bosque, as plântulas, e

ervas e arbustos também realizam fotossíntese. O subsistema decompositor encontra-se no estrato pardo da floresta, principalmente nas camadas de folhiço e nos primeiros centímetros do solo, mas também em qualquer outro local onde haja acúmulo de matéria orgânica, como, por exemplo, em espécies vegetais de folhiço suspenso e nos cupinzeiros (ODUM, 1971; SWIFT *et al.*, 1979; LAVELLE e KOHLMANN, 1984; GARAY e SILVA, 1995).

2.3. COMUNIDADES ECOLÓGICAS

O conceito de comunidade diz respeito aos componentes bióticos dos ecossistemas, i.e., ao conjunto de organismos que existem em determinada localidade, ecossistema ou área, ou seja, em um determinado espaço e tempo e à maneira como estes organismos estão organizados. Considerando que os ecossistemas são sistemas abertos caracterizados por fluxos de energia e trocas de materiais pelos quais são responsáveis os organismos, as comunidades mudam no espaço e no tempo. Assim, quando há um gradiente de transição entre ecossistemas tanto no espaço como no tempo, convertem-se gradualmente umas nas outras (ODUM, 1971; BARBAULT, 1981; PIANKA, 1982).

Existem duas concepções gerais de comunidade. A primeira, que será denominada de **comunidade taxonômica**, conhecida em inglês como *assemblage* e em francês como *peuplement* é, sobretudo, operacional, pois é delimitada em função do conhecimento taxonômico e metodológico do pesquisador. É neste enfoque que são realizados os estudos sobre as comunidades de mamíferos, de aves, de plantas, de artrópodos, de coleópteros, de formigas, etc. Trata-se, enfim, de comunidades que podem envolver uma ampla gama taxonômica (ordens, famílias, gêneros e espécies). Dependendo da magnitude de ordens, famílias, gêneros e espécies compreendidas em uma comunidade taxonômica ela pode englobar todo um conjunto funcional de organismos, pois pode envolver táxons muito distintos que desempenham um papel semelhante no ecossistema. Em função disto, uma característica das comunidades taxonômicas é a possibilidade de uma acentuada redundância funcional. O estudo da comunidade de macroartrópodos edáficos proposto no presente trabalho é feito tendo como base este conceito de comunidade.

A segunda acepção de comunidade corresponde ao que na língua francesa é chamado de *communauté* e na língua inglesa de *community*. A fim de evitar confusões, no presente trabalho será denominada **comunidade evolutiva**. Diz respeito ao conjunto de populações que tem um ancestral comum bastante próximo e que evoluíram conjuntamente em determinado ecossistema, ocupando, em princípio, o mesmo nível trófico. Nesta abordagem, o princípio norteador de organização da comunidade é a competição interespecífica. Ou seja, duas ou mais espécies que têm um ancestral comum bastante próximo, sobretudo espécies congêneres, são, por definição, geneticamente muito parecidas. Em função disto, tendem a explorar o ambiente de maneira muito semelhante. Assim, para coexistirem é necessário que, sendo os recursos limitantes, as espécies tenham diferenças quanto a alguma(s) dimensão(ões) do seu nicho ecológico (Quadro 2.1) a fim evitar a competição. Se a sobreposição de nichos é praticamente total, a espécie mais apta a explorar este ambiente e seus recursos tenderá a explorar o recurso de maneira a excluir competitivamente a menos apta. Este princípio é denominado o Princípio da Exclusão Competitiva. Frente a recursos não limitantes, fica iminente a ausência de interação competitiva (BARBAULT, 1981; PIANKA, 1982).

É a comunidade evolutiva, regida pelo princípio da exclusão competitiva, que está subsumida na Teoria da Biogeografia de Ilhas (MACARTHUR e WILSON, 1963; 1967). O estudo da comunidade de Blattaria será realizado neste quadro conceitual.

Em geral, as comunidades taxonômicas podem conter diversas comunidades evolutivas. Em função disto, a análise ao nível das comunidades taxonômicas permite obter informações sobre o funcionamento do ecossistema, uma vez que possibilita verificar a integridade de um conjunto de organismos envolvido em determinado processo. A comunidade evolutiva, por sua vez, pode ser indicadora da diversidade de recursos chave para o táxon analisado, pois é em função deles que maior ou menor número de espécies poderão coexistir. No caso da comunidade de Blattaria, como veremos no capítulo 5, o recurso chave para a espécie é o micro-hábitat proporcionado pelas camadas de folhiço, pelos troncos caídos no chão, pelas cascas de árvores, pelo folhiço acumulado em plantas suspensas etc (cf. Tabela 5.2 e Fig. 5.3). Assim, a riqueza de espécies de Blattaria reflete a diversidade de micro-hábitats, enquanto recurso a ser explorado pelas distintas populações.

Quadro 2.1. Nicho Ecológico e Hábitat

Um nicho ecológico é definido como um hipervolume constituído por todas as dimensões importantes da vida de um organismo (HUTCHINSON, 1957). O hábitat diz respeito apenas ao espaço em que o organismo vive mas, obviamente, inclui dimensões importantes como, por exemplo, a umidade, a proteção contra variações microclimáticas extremas, o acesso ao alimento, etc. Na realidade, o hábitat é uma das múltiplas dimensões do nicho ecológico.

Na prática, o nicho tem sido considerado a partir de três dimensões principais: o nicho alimentar, o nicho espacial e o nicho temporal. O nicho alimentar dos organismos diz respeito à qualidade e à quantidade de alimentos disponíveis. O nicho espacial refere-se ao hábitat dos organismos, i.e., a forma como se distribuem e exploram o espaço em que vivem. O nicho temporal corresponde à distribuição das atividades dos organismos no tempo.

Dois noções principais a respeito do nicho ecológico são aplicadas ao entendimento da organização das comunidades: a amplitude e a sobreposição de nichos. A amplitude de nicho será maior quanto maior for o leque de recursos que um organismo pode explorar. A sobreposição de nichos diz respeito ao quanto dois organismos podem explorar recursos comuns sem que um exclua ao outro. Quanto mais em comum forem os recursos utilizados e a forma de utilização dos recursos por duas espécies, mais sobrepostos serão os respectivos nichos.

Os aspectos analisados para o estudo da organização das comunidades taxonômicas e evolutivas são basicamente os mesmos. Em ambos os casos, a composição taxonômica, a densidade, a riqueza e a diversidade são os parâmetros geralmente considerados (Quadro 2.2 e 2.3).

Segundo o enfoque considerado, devem, todavia, ser ressaltados dois aspectos. O primeiro deles refere-se ao nível de resolução taxonômica. Na comunidade taxonômica, este nível pode ser determinado arbitrariamente a partir do objetivo do trabalho. Na comunidade evolutiva, em contraposição, a análise deve ser feita necessariamente ao nível específico, pois tem como pressuposto o princípio da exclusão competitiva.

Quadro 2.2. Composição Taxonômica

A composição taxonômica de uma comunidade depende do resultado dos processos evolutivos dos grupos taxonômicos presentes, dos processos históricos de colonização e de extinção das diversas populações, da disponibilidade, diversidade e distribuição dos recursos, principalmente alimentos e hábitat, e de perturbações. Nos *processos evolutivos* e *históricos* o tempo é o fator fundamental; trata-se, em todos os casos, do tempo geológico. A *disponibilidade de recursos* é o que vai determinar que processos estarão predominantemente regendo a organização das comunidades, se a competição, se a predação, ou se processos de cooperação. A *diversidade de recursos* alimentares ou de hábitats pode permitir a coexistência de espécies taxonomicamente muito próximas, as espécies congêneres, pois, na medida em que aumenta a possibilidade de exploração do ambiente e a heterogeneidade, se reduz a competição interespecífica. Dependendo da escala espacial de abrangência e da intensidade em que ocorrem, *as perturbações* podem ser fatores que levam à redução ou ao aumento da diversidade nos ecossistemas. Em escalas espaciais amplas e em baixa intensidade as perturbações, como, por exemplo, a criação de clareiras no interior de uma floresta, podem ser geradoras de diversidade e de equilíbrio, uma vez que permitem que, no conjunto total de espécies da floresta, sejam mantidas espécies capazes de suportar perturbações e de recuperar o ambiente. Por outro lado, perturbações que ocorrem em áreas muito amplas e com intensidades fortes podem promover a extinção de muitas espécies acostumadas a ambientes climáticos e favorecer apenas as espécies capazes de suportar este tipo de estresse.

O segundo aspecto que diferencia as duas abordagens é o peso que os parâmetros ecológicos têm na análise: na comunidade taxonômica, a densidade e as abundâncias relativas são as variáveis que têm maior peso; na comunidade evolutiva, a riqueza de espécies é a informação fundamental para o entendimento da organização da comunidade.

A principal distinção que se pode fazer entre o que denominamos comunidade taxonômica e comunidade evolutiva é que, no primeiro caso, pode haver uma redundância funcional, uma vez que organismos de diversos táxons podem utilizar recursos semelhantes de maneira semelhantes. No caso das comunidades evolutivas, a redundância funcional implica na partilha do nicho ecológico pelo menos em algumas

Quadro 2.3. Densidade, Riqueza e Diversidade

A densidade diz respeito ao número de indivíduos, ou à biomassa total, de uma categoria taxonômica em uma determinada área; é expressa em número de indivíduos, ou por biomassa, por área. Um dos pressupostos básicos que se pode fazer a partir da informação da densidade de uma população é que à medida que esta aumenta, aumenta a probabilidade da população ser encontrada e, como veremos adiante, menor a chance de ser excluída ao acaso quando um ecossistema é submetido a alguma perturbação.

A riqueza é simplesmente o número de populações das espécies componentes dos diferentes táxons (filos, classes, ordens, famílias, gêneros, espécies) existentes em determinada comunidade. As expressões riqueza específica, ou riqueza de espécies, e diversidade específica, ou diversidade de espécies, estão incorporadas no jargão ecológico. Mas, espécie, gênero, classes, ordens e filos são categorias taxonômicas e não ecológicas. Na realidade, os termos riqueza específica ou diversidade específica se referem à riqueza ou diversidade de populações existentes em uma determinada área, sendo a população uma entidade ecológica. Mesmo assim, no presente trabalho serão utilizados os termos riqueza ou diversidade específica e riqueza de grupos taxonômicos, para evitar confusões nos diferentes níveis de análise de comunidade.

A diversidade é uma medida da importância dos diferentes táxons na comunidade. Geralmente é analisada como diversidade de espécies, i.e., populações. Este parâmetro leva em conta, além do número de táxons, a abundância relativa de cada um.

Assim, por exemplo, em duas comunidades com a mesma densidade total e com a mesma riqueza, a diversidade pode ser diferente se uma delas contiver umas poucas populações muito comuns e muitas populações raras e a outra contiver nenhuma população muito comum e muitas com abundâncias relativas intermediárias. Esta é a base da noção de diversidade biológica, que aumenta ao aumentar o número de populações e ao aumentar a igualdade de importância das diferentes espécies de uma comunidade.

A maneira mais simples de se estimar a diversidade de uma comunidade é através da análise da riqueza e da distribuição da abundância relativa. A fim de analisar a interação entre estes dois parâmetros muitos índices foram desenvolvidos. O mais usado é o índice de índice de Shannon-Weaver, usado amiúde pelos ecólogos e elaborado a partir da teoria da informação (ODUM, 1971; PIANKA, 1982). Sua fórmula é a seguinte:

$$H = - \sum_{i=1}^k p_i \ln_2 p_i$$

onde p_i é a proporção da amostra representada pela espécie i ($i=1-k$); de maneira precisa este índice é feito em \ln_2 , mas pode igualmente ser usado tanto o logaritmo natural quanto o decimal. Seu valor varia de 0 (uma única espécie) a $\log S$ (quando todas as espécies têm a mesma abundância), sendo S o número de total de espécies.

das dimensões do nicho.

2.4. POPULAÇÕES

As populações constituem o nível de organização ecológica mais simples e são as unidades estruturais fundamentais dos ecossistemas. São formadas pelos conjuntos de indivíduos de mesma espécie, entre os quais existe intercâmbio genético, que fazem parte das comunidades dentro de um ecossistema (BARBAULT, 1981; PIANKA, 1982).

As populações têm propriedades determinadas pelas variações temporais e espaciais do conjunto de indivíduos que as compõem. Entre estas propriedades, talvez as mais importantes sejam: a história natural, a estratégia reprodutiva, as taxas de sobrevivência.

A *história natural* diz respeito ao modo de vida dos organismos componentes da população, ao tempo de vida, ao hábitat que utilizam, à maneira como são afetados pelas variações ambientais etc. A *estratégia reprodutiva* é a maneira como as populações alocam recursos na reprodução. Neste caso importa se a espécie se reproduz uma só vez na vida, ou no ano, se tem ninhadas grandes ou pequenas e qual o tempo que a ninhada recebe cuidado dos pais. As *taxas de sobrevivência* expressam a sobrevivência de um conjunto de indivíduos nascidos em um mesmo tempo ao longo de sua vida. Neste sentido, existem três tipos básicos de populações: (1) aquelas que têm uma alta mortalidade nas primeiras fases da vida e uma sobrevivência constante a partir desta primeira grande perda de indivíduos; (2) aquelas que têm uma sobrevivência constante ao longo da vida; e, por último, (3) as que têm alta taxa de sobrevivência ao longo de toda a vida e uma grande mortalidade no período senil.

Fatores espaciais também são cruciais na determinação das populações. Neste caso interessa se têm distribuição aleatória ou agregada, em função de que fatores, i.e. hábitat, alimento, proteção contra predadores, competição, a distribuição é definida, qual a escala geográfica de distribuição e quais as taxas de troca de indivíduos entre manchas de hábitats.

As populações podem ser analisadas através de sua demografia ou de sua dinâmica. A demografia é o estudo descritivo da densidade, da estrutura das populações e de suas transformações ao longo do tempo. Interessam, neste caso, as informações sobre o número absoluto de indivíduos, o número de indivíduos por área, ou seja, a

densidade, a proporção de indivíduos de cada sexo e proporção de indivíduos em cada faixa etária. Com base nestas informações podem ser construídas as tabelas de vida, identificar a proporção de indivíduos de cada sexo, e verificar, pela proporção de indivíduos em cada classe etária, a estratégia reprodutiva, o período de reprodução, a taxa de sobrevivência, entre muitas outras características populacionais (BARBAULT, 1981; PIANKA, 1982).

A dinâmica da população refere-se às variações das populações ao longo do tempo. É baseada em um balanço entre a natalidade e a imigração *versus* a mortalidade e a emigração e na variação deste balanço no tempo. De maneira muito simples, a resultante destas forças opostas é o que determina se uma população está crescendo, diminuindo, ou se, em primeira aproximação, apresenta estabilidade.

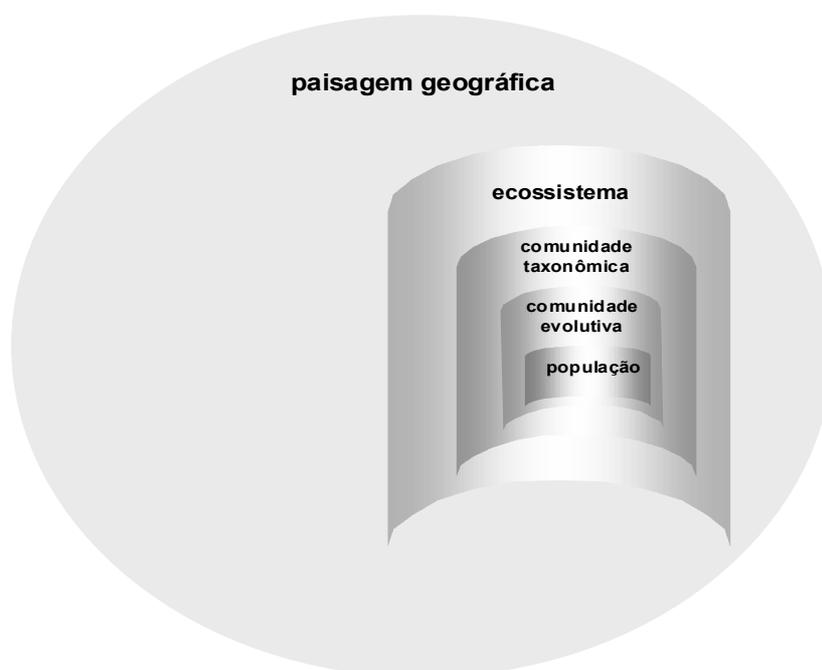


Figura 2.2. Um modelo esquemático da forma como estão relacionados os diferentes níveis hierárquicos de organização da biodiversidade do modelo conceitual proposto no presente trabalho.

Na Figura 2.2. está apresentado um esquema de como estes níveis de organização da biodiversidade estão relacionados uns com os outros. Observe que a paisagem está representada com um símbolo de outra natureza. Isto se deve ao fato de

que a paisagem geográfica engloba, além dos elementos ecológicos, também os componentes sociais resultantes do uso e da produção do espaço pelo homem.

Um enquadramento de cada nível analisado no presente trabalho na hierarquia taxonômica de organização da biodiversidade é apresentado na Figura 2.3.

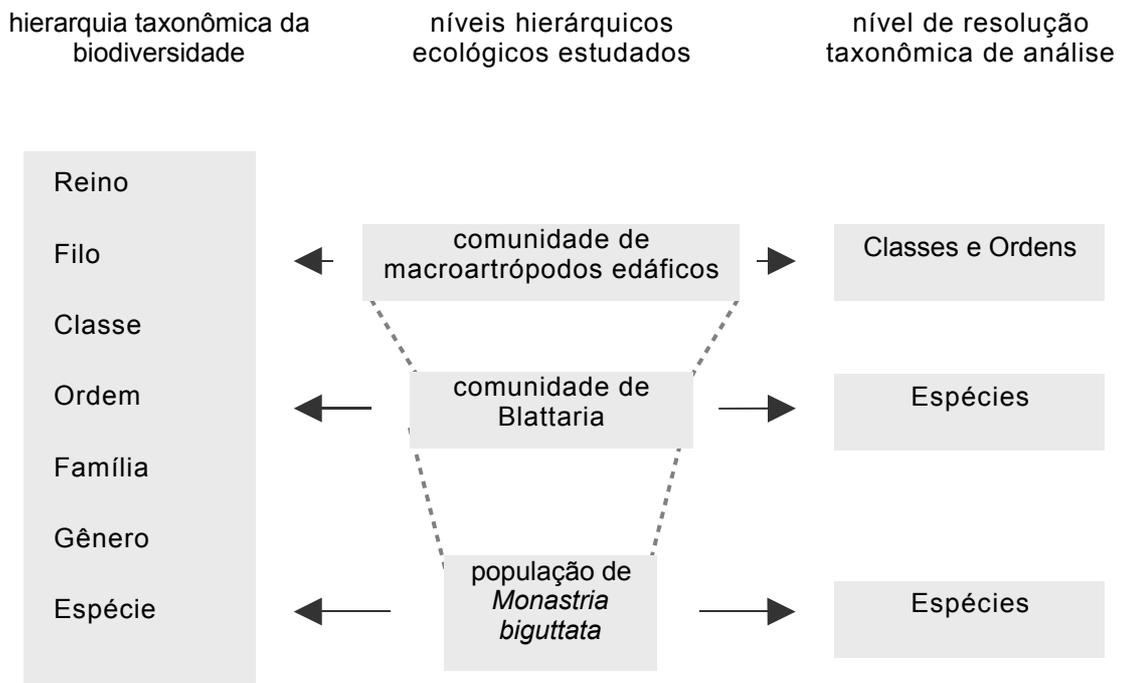


Figura 2.3. Caracterização do nível taxonômico compreendido em cada nível hierárquico de organização da biodiversidade correspondente no modelo conceitual que baseia a presente pesquisa. Observe que a população de *Monastria biguttata* é componente da comunidade de Blattaria, que por sua vez é parte da comunidade de macroartrópodos edáficos.

2.5. FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL

A fragmentação florestal é o processo pelo qual uma paisagem natural, formada por cobertura florestal contínua, é transformada em uma paisagem constituída por manchas de florestas de diferentes tamanhos, formas e graus de conectividade, inseridas em uma matriz distinta da original. Esta subdivisão do ecossistema pode ocorrer devido a perturbações naturais, como, por exemplo, fogo ou furacões. Porém, sua causa mais importante e que tem maior efeito em larga escala é a expansão e a intensificação do uso da terra (FORMAN e GODRON, 1986; NAVEH e LIEBERMAN, 1993; HUGGET, 1995; DALE e PEARSON, 1997; WHITMORE, 1997).

Na maioria das regiões, este processo ocorre de maneira descontínua tanto no espaço quanto no tempo. No início da transformação, a floresta, que domina na paisagem, é encravada por grandes clareiras. A substituição de áreas com florestas por clareiras e outros usos vai ocupando maior área, até chegar a uma configuração em que as diferentes formas de uso do solo se tornam os elementos dominantes e mais conectados da paisagem – a matriz – e os fragmentos passam a constituir manchas isoladas umas das outras. Este parece ter sido o caminho percorrido no processo de fragmentação da Floresta de Tabuleiro, do Norte do rio Doce no Estado do Espírito Santo, onde este estudo foi realizado (cf. 3.1.2.a).

Esta mudança da paisagem promove profundas alterações físicas no ambiente, entre as quais se destacam as alterações nos fluxos de energia, no sistema de ventos e no regime hídrico. Após a fragmentação, estes fatores físicos tendem a ser menos tamponados: a energia solar que chega ao solo durante o dia e a irradiação à noite aumentam levando a mudanças no albedo, e, com isso, as variações diárias de temperatura tendem a ser mais intensas; os ventos, mais intensos e diretos, ajustados às novas rugosidades; a interceptação das chuvas, menor; e a evapotranspiração, a aumentar. Todos estes fatores podem levar a modificações no clima regional que repercutem nos remanescentes florestais, agora submetidos a condições climáticas alteradas, tanto no seu exterior quanto no próprio interior (FORMAN e GODRON, 1986; SAUNDERS *et al.*, 1991; NAVEH e LIEBERMAN, 1993; HUGGET, 1995). Também existem evidências de que a fragmentação florestal leva a um colapso da biomassa armazenada nos fragmentos, devido à substituição de árvores de grande porte por lianas, sendo que esta perda de biomassa parece contribuir significativamente para o efeito estufa (LAWRANCE *et al.*, 1997b).

Sobre a biodiversidade, o efeito da fragmentação florestal se dá a partir de quatro componentes principais: a perda do hábitat original, a redução do tamanho das manchas florestais, o aumento do isolamento das manchas de hábitat, e o aumento da probabilidade de sofrer perturbações. Essas componentes não são independentes umas das outras e todas contribuem para uma perda da diversidade biológica.

2.5.1. A perda do hábitat original

A perda do hábitat original pode levar à extinção determinística de certas espécies cujas populações apresentam uma distribuição espacial limitada às áreas destruídas. Pode também conduzir à extinção de espécies devido à redução de suas áreas de vida. Além disto, esta transformação acarreta mudanças físicas expostas acima, de maneira que os remanescentes florestais passam a ser submetidos a condições mais extremas do que as existentes antes da fragmentação.

FAHRIG (1997) demonstrou que a perda dos hábitats originais tem ainda maior efeito na probabilidade de extinção do que a fragmentação, mas alerta que, para identificar estes efeitos de maneira independente, a paisagem precisa ser mapeada em termos do verdadeiro hábitat da espécie em questão e não simplesmente como floresta/não floresta. Com seus resultados, esta autora conclui que, para aumentar significativamente a probabilidade de sobrevivência de espécies ameaçadas é necessário parar a perda de hábitat e aumentar os esforços no sentido de recuperá-los.

Um outro aspecto relacionado à perda dos hábitats originais é que as mudanças produzidas na paisagem podem levar à criação de novos hábitats, contribuindo para modificações, tanto positivas ou negativas, da diversidade biológica regional (ANDRÉN, 1994b).

2.5.2. A redução do tamanho das manchas florestais

Quaisquer que sejam os mecanismos ou as causas, uma das respostas mais comuns à fragmentação florestal é a perda da biodiversidade concomitante à redução do tamanho das manchas florestais (ver revisões em SAUNDERS *et al.*, 1991; TURNER, 1996; LAWRENCE e BIERREGAARD, 1997; GASCON e LOVEJOY, 1998 e GASCON *et al.*, 2001). Assim, apesar de algumas exceções terem sido registradas (BROWN e HUTCHINGS, 1997; MALCOLM, 1997 e TOCHER *et al.*, 1997, por exemplo), os resultados já obtidos tornam muito difícil refutar a hipótese de que a fragmentação florestal leva à perda da biodiversidade local (TURNER, 1996).

Esta perda da biodiversidade associada à redução da área ocorre em todas as escalas. As populações tendem a ter seus tamanhos diminuídos e as densidades menores, podendo em consequência reduzir a diversidade genética, aumentar a

probabilidade de extinção devido a fatores dependentes de densidade, entre outros prováveis efeitos. Com a redução da área ocorre uma redução do número de micro-habitats adequados e, em função disto, menor número de espécies de cada táxon podem coexistir e a riqueza específica das comunidades se reduz. Com a diminuição da riqueza, os ecossistemas tendem a se tornar mais simplificados, podendo ter seu funcionamento afetado.

Apesar de diversos mecanismos poderem contribuir para explicar a redução do número de espécies relaciona à área dos fragmentos florestais, a teoria geralmente utilizada é a Teoria da Biogeografia de Ilhas. No item 5.1.1, os diversos problemas relativos à redução de espécies com respeito à redução da área dos fragmentos serão analisados e discutidos em detalhe.

2.5.3. O isolamento das manchas de hábitat

O isolamento em si não afeta o fragmento e, segundo a revisão de METZGER (1999), explica apenas uma pequena parte da variância da riqueza específica. Seu efeito negativo sobre a riqueza específica está relacionado com o fato de atuar como uma espécie de filtro que reduz os fluxos e diminui a taxa de imigração ou de recolonização. Na escala do indivíduo, o isolamento está relacionado com as necessidades individuais, notadamente, a área de vida e os padrões de movimento. Na escala da população, o isolamento está associado ao isolamento de populações locais, às trocas de indivíduos ao longo do tempo entre fragmentos e à probabilidade de extinção das populações locais (ANDRÉN, 1994b). Na escala das comunidades o isolamento tem sido interpretado como um fator que reduz a probabilidade de colonização e recolonização das ilhas por diferentes espécies, reduzindo a riqueza específica das comunidades (MACARTHUR e WILSON, 1963; 1967; BROWN e KODRICK-BROWN, 1977).

Três fatores principais parecem ser os principais determinantes do grau de isolamento espacial de um fragmento: (1) a distância do fragmento à área nuclear e a outros fragmentos, o que está relacionado com a porosidade da paisagem; (2) a heterogeneidade e a permeabilidade da matriz na qual o fragmento está inserido e (3) a maneira pela qual as espécies em questão fazem face a esta matriz. Assim, o grau de isolamento de um fragmento florestal não é exclusivamente uma função de parâmetros

físicos, sendo profundamente dependentes das características dos táxons de habitar em meios distintos dos fragmentos e de perceber os contrastes entre o fragmento e a matriz.

Mesmo assim, quanto maior o contraste entre a matriz e o fragmento florestal maior será o isolamento. Como a permeabilidade da matriz é extremamente dinâmica, o pressuposto de que as comunidades estão isoladas – um dos pressupostos da Teoria da Biogeografia de Ilhas – geralmente não se aplica com rigor ao estudo da fragmentação florestal. Para táxons bastante sensíveis ao isolamento, como é o caso de morcegos, por exemplo, foi demonstrado que diversos parâmetros de ajustes das comunidades são mais intensificados em ilhas verdadeiras do que em fragmentos florestais (c.f., ESTRADA *et al.*, 1993 e COSSON *et al.*, 1999). Para anfíbios, ao contrário, GASCON *et al.* (2001) demonstraram uma baixa sensibilidade ao isolamento, sendo que os fragmentos menores e mais isolados passaram a ter maior riqueza específica por que na sua fauna normal foram incorporadas espécies que toleram bem o hábitat matriz, não ocasionando perda de espécies.

Na opinião de ANDRÉN (1994b), o entendimento da importância da fragmentação florestal no isolamento das comunidades só é percebido quando se consegue sair da escala dos fragmentos e passar para a escala da paisagem, amostrando não apenas as manchas de floresta, mas toda a matriz, a fim de evidenciar não só a diversidade alfa, intrafragmentos, mas também a diversidade beta, isto é, aquela compreendida nos fragmentos, e nos diversos outros elementos da paisagem.

O tempo de isolamento também é um aspecto que pode promover diferenças de riqueza específica entre fragmentos de uma mesma paisagem. Isto se deve ao fato de que, se há uma perda de espécies com a redução do tamanho do hábitat e o isolamento, no momento do isolamento o número de espécies de cada táxon é maior do que aquele que poderá ser mantido em equilíbrio. O tempo de ajuste das comunidades até chegar a um novo número de espécies em equilíbrio é muito variável, dependendo da longevidade dos indivíduos, que deve ser considerada em termos de geração, da sensibilidade do táxon à fragmentação, de demandas por hábitats específicos que podem ser suprimidos com o desmatamento e, mais uma vez, da porosidade e permeabilidade da paisagem (FORMAN e GODRON, 1986; SAUNDERS *et al.*, 1991 METZGER, 1999 e GASCON *et al.*, 2001).

2.5.4. O aumento da probabilidade de sofrer perturbações

Um dos efeitos mais marcantes da fragmentação florestal é o aumento da probabilidade de sofrer perturbações. Este aspecto está relacionado ao fato de que, com a fragmentação, o remanescente de floresta fica mais exposto a trocas diversas com o meio externo. Assim, quando comparados com trechos de florestas de tamanho similar embebidos numa floresta contínua, os fragmentos florestais são mais suscetíveis a serem afetados por perturbações oriundas da descontinuidade do hábitat. Neste sentido, já foi demonstrado que os fragmentos ficam mais suscetíveis (1) à penetração de espécies adaptadas a hábitats perturbados ou abertos, que podem deslocar competitivamente espécies que exigem hábitats mais preservados; (2) à penetração de espécies comuns e de espécies invasoras; (3) à penetração de humanos, o que aumenta a área interna pisoteada, e facilita o acesso à caça, à retirada de lenha e a outras formas de exploração florestal; (4) a maiores intensidades de vendavais; (5) à possibilidade de penetração de fumaça, inseticidas, herbicidas etc. (ver revisão em SAUNDERS *et al.*, 1991; TURNER, 1996; LAWRENCE *et al.*, 1997a; PELLENS e GRANDCOLAS, 2002).

Além destes fatores, o efeito de borda tem despertado a atenção de muitos pesquisadores do problema da fragmentação florestal. As bordas dos fragmentos são os limites entre a floresta e a área sem floresta em seu entorno e constituem a zona de transição entre eles. Embora a existência de borda e seus efeitos não sejam atributos exclusivos dos fragmentos, a fragmentação leva à criação de bordas onde estas originalmente não existiam e que sofrem modificações diversas contribuindo, no cômputo geral, para a redução da área total florestada (CAMARGO e KAPOs, 1995; MURCIA, 1995; DIDHAM *et al.* 1998a; DIDHAM e LAWTON, 1999).

Conforme mostrado por CAMARGO e KAPOs (1995), ao se criar um fragmento, e produzir uma borda em local onde antes não existia, verifica-se uma mudança na posição de penetração da luz solar, que deixa de entrar apenas verticalmente, como acontece geralmente no interior das florestas, para penetrar também lateralmente. Esta mudança, aparentemente pequena, faz com que a margem do fragmento receba maior incidência de iluminação e ressecamento e promove marcadas alterações microclimáticas na borda do fragmento. Mas, com o aumento da luminosidade, são favorecidas espécies que precisam de maior luz para germinar e crescer, entre elas, muitas espécies de lianas, aumentando da densidade da vegetação. O emaranhado que

então cresce na borda do fragmento promove uma espécie de “lacre”. Este “lacre” promove uma redução das variações microclimáticas internas, dificulta o fluxo para dentro e fora do fragmento e, com isso, diminui a distância interna de penetração do efeito de borda. Devido a esta dinâmica que parece gerar condições para que haja um tamponamento do efeito de borda em alguns anos após o isolamento, a distância de penetração do efeito de borda pode ser mitigada ao longo do tempo (ver também CROME, 1997). DIDHAM e LAWTON (1999) demonstraram que fragmentos com bordas cerradas têm maior capacidade de tamponar os efeitos de borda do que fragmentos com bordas abertas.

Segundo MURCIA (1995), existem três tipos de efeito de borda (1) efeitos abióticos, envolvendo mudanças nas condições ambientais resultantes da proximidade com uma matriz estruturalmente diferente; (2) efeitos biológicos diretos, que envolvem mudanças na abundância e distribuição de espécies causadas diretamente pelas condições físicas próximas à borda e determinadas pela tolerância fisiológica das espécies às condições próximas da borda; e (3) efeitos biológicos indiretos, que envolvem mudanças nas interações das espécies, tais como predação, parasitismo, competição, herbivoria, polinização biótica e dispersão de sementes.

A importância relativa da borda aumenta a medida que o tamanho do fragmento diminui e que o contraste entre a vegetação do fragmento e do hábitat matriz aumenta (LAWRANCE *et al.*, 1997a; GASCON *et al.*, 2001). Um fator que parece contribuir significativamente para a intensificação dos efeitos de borda em fragmentos muito pequenos é a forma dos fragmentos, uma vez que esta tem importância fundamental na determinação da relação área/perímetro (SAUNDERS *et al.*, 1991).

A distância de penetração do efeito de borda varia marcadamente em função do tipo de borda do fragmento e também de acordo com o táxon ou o fenômeno analisado, compreendendo uma distância da borda ao interior que vai de menos de 10m, tal como registrado para variação da densidade de fungos, a até 250 metros, distância na qual ainda se detecta a invasão de espécies de borboletas e de besouros adaptadas a áreas abertas (BROWN e HUTCHINGS, 1997; DIDHAM, 1997a; DIDHAM *et al.*, 1998a,b; DIDHAM e LAWTON, 1999; KAPOs, 1989, KAPOs *et al.*, 1997; LAWRANCE *et al.*, 1997a).

2.6. FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL NAS PAISAGENS REAIS: UM PROBLEMA INTERDISCIPLINAR

Sendo um processo que envolve mudanças na paisagem, as quais, por sua vez, levam a modificações na biodiversidade que fica resguardada nos remanescentes florestais, a fragmentação florestal é, por sua natureza, um problema interdisciplinar.

Nesta perspectiva, cabe à Ecologia fornecer as bases para entender os processos ecológicos, entre os quais destacam-se a biologia de populações, seja a demografia ou a dinâmica, a organização e estrutura das comunidades, tanto das comunidades taxonômicas quanto das comunidades evolutivas e o funcionamento dos ecossistemas. Cabe à Ecologia, enquanto ciência voltada a criar modelos de funcionamento e de organização dos sistemas naturais, aprofundar o estudo das unidades estruturais remanescentes que caracterizam as paisagens.

Mas a fragmentação florestal em paisagens reais é resultante das construções sociais – dos usos que a população local faz destes fragmentos. Diante deste quadro, entender os efeitos da fragmentação florestal sobre as populações, comunidades e ecossistemas, vai muito além de entender os efeitos causados pela redução da área e pelo aumento do isolamento, causados pelo descolamento da floresta de uma área maior originalmente contínua. É necessário também entender seus usos e respectivas interferências sobre as comunidades. Para isto, é indispensável sair da esfera puramente ecológica e passar para a esfera das formas de construção e apropriação do espaço pelas comunidades locais. Ou seja, é necessário o entendimento do mosaico de fragmentos na paisagem como parte de um espaço construído, de um espaço geográfico. É necessário, enfim, um entrelace entre Ecologia e Geografia.

3. ÁREA DE ESTUDO

O complexo vegetacional conhecido como Mata Atlântica representou a segunda maior área de floresta da América do Sul, sendo apenas menor que a Hiléia Amazônica. Sua área de distribuição abarca quase totalmente a costa Atlântica Brasileira, mas pequenas porções também se encontram em território Paraguaio e Argentino. No Brasil, a Mata Atlântica cobria originalmente uma área de 1.290.692 km², correspondente a cerca de 15% do território brasileiro, espalhados por 17 Estados; no Paraguai e na Argentina, as superfícies originais do “Bosque Atlântico”, como lá é chamado, eram de 88.050 e 12.000 km², respectivamente (RIZZINI, 1979; IBGE, 1993; OLIVEIRA-FILHO e FONTES, 2000; SOS MATA ATLÂNTICA/INPE/ISA, 1998).

A Mata Atlântica está separada da Hiléia Amazônica pelo corredor de formações sazonais e abertas que compreende as Caatingas do Semi-Árido, o Cerrado do Brasil Central e o Chaco do Paraguai, Uruguai e Bolívia. A partir do Oceano Atlântico, estende-se por cerca de 300 a 700km para o interior, dependendo da perspectiva do autor que a define, e recobre altitudes que vão do nível do mar até 1500-1700m. Em função disto, compreende uma grande diversidade de formações florestais, que se distinguem segundo a altitude, o substrato e as condições climáticas da região. Além das florestas, engloba também alguns ecossistemas associados, como os campos de altitude, localizados acima da faixa de 1700m, as restingas e as formações pioneiras de praia, que ocorrem sobre as Planícies Costeira Quaternárias, e, ainda, os brejos. Estes ecossistemas associados geralmente estão distribuídos em áreas cujas condições edafoclimáticas não permitem o desenvolvimento de floresta. Todos esses fatores levam a uma multiplicidade de abordagens no sentido de definir seus limites e classificar as formações componentes (ver, por exemplo, RIZZINI, 1979; IBGE, 1993; OLIVEIRA-FILHO e FONTES, 2000). Na Figura 3.1 apresenta-se a distribuição original das formações florestais da Mata Atlântica e dos ecossistemas associados, segundo a classificação utilizada pelo SOS MATA ATLÂNTICA/INPE/ISA (1998). Além da diversidade fisionômica, a região compreendida pela Mata Atlântica é cada vez mais reconhecida como um dos biomas com maiores índices de diversidade biológica do

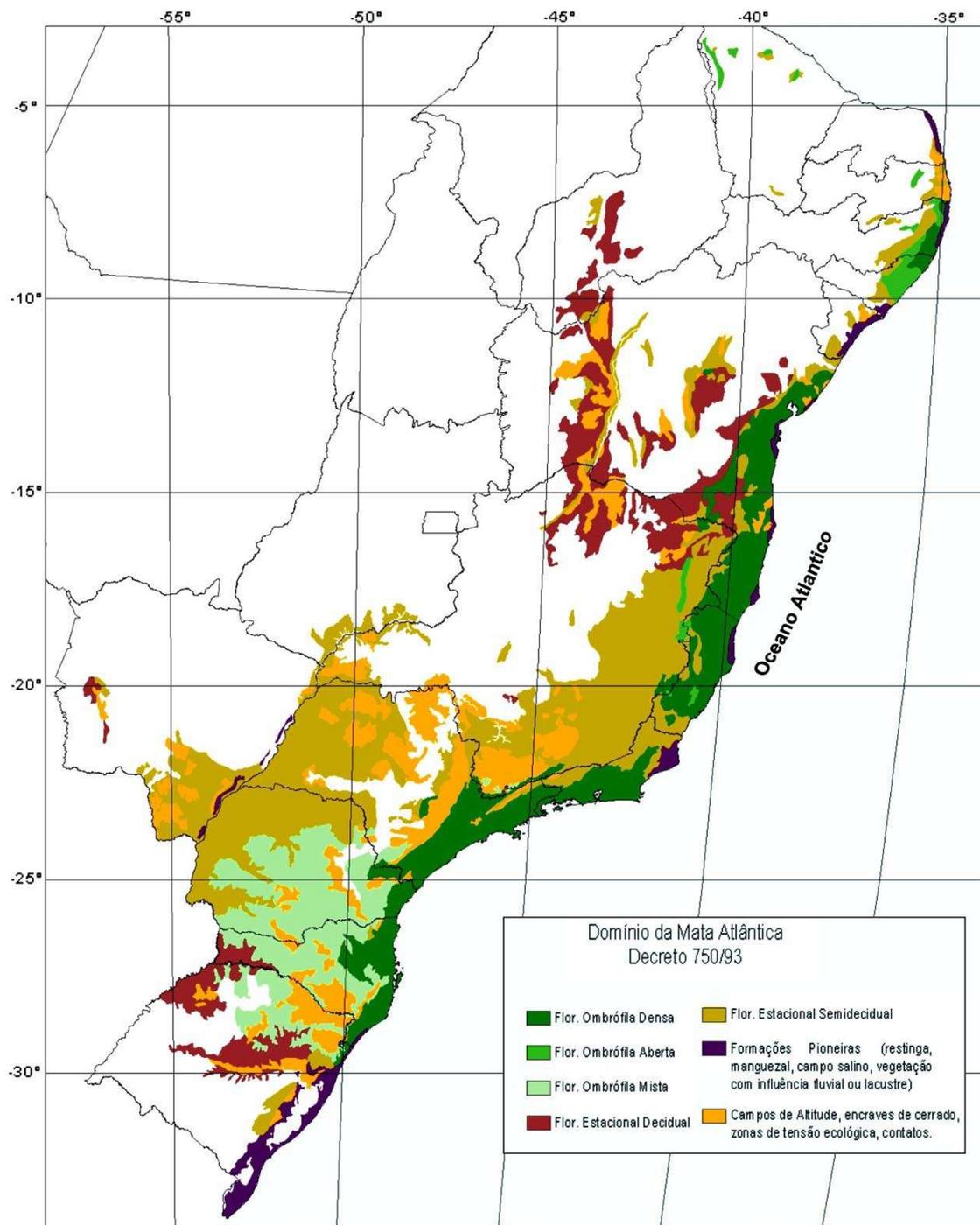


Figura 3.1. Formações florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica, segundo a classificação do IBGE . Modificado de SOS Mata Atlântica/ISA 2002.

planeta, sendo que, em muitas áreas, a diversidade de espécies é superior à encontrada na maioria das florestas Amazônicas. É também caracterizada pelos altíssimos níveis de endemismo (GENTRY, 1992; MITTENMEIR, 1997; MYERS, 1997).

Apesar da importante diversidade biológica, a Mata Atlântica é hoje um dos biomas mais ameaçados do planeta, sendo, por isso, considerado um *hotspot* para a conservação (MYERS, 1997; MYERS *et al.*, 2000; ver também REID, 1998 para discussão e metodologias sobre a definição de *hotspots*).

Por ter sido ao longo da Costa Atlântica brasileira que começou a colonização iniciada com os portugueses a partir de 1500, e por ser também nesta região onde se concentra hoje a maior parte da população e das atividades econômicas do Brasil, a Mata Atlântica foi o primeiro grande bioma brasileiro devastado para o estabelecimento da moderna civilização do país. Como resultado, sofreu uma drástica redução de sua cobertura vegetal original. Seus remanescentes, que hoje recobrem apenas 8,2% da superfície original, estão distribuídos de forma descontínua em diversos fragmentos isolados, preservados em Unidades de Conservação e em propriedades particulares e não representam proporcionalmente as diferentes fitofisionomias e os diferentes ecossistemas associados, sendo que alguns destes já desapareceram e outros se encontram em vias de desaparecer (Fig. 1.1). Um outro aspecto marcante da distribuição desses remanescentes é que a maioria encontra-se limitados às áreas de difícil acesso da Serra do Mar, sendo raros os trechos de floresta em terras baixas ou planas (Fig. 1.1 e SOS MATA ATLÂNTICA/INPE/ISA, 1998).

Mas a ocupação do território ao longo da costa brasileira e, conseqüentemente, a devastação das florestas se deu em momentos distintos de região para região. Neste sentido, o norte do baixo rio Doce, no Estado do Espírito Santo, se configura como uma região especial, se diferenciando do sul do referido rio não apenas pela monotonia geomorfológica da ampla faixa dos Tabuleiros Terciários, mas também pela história de ocupação tardia, que permitiu a permanência de amplas áreas da luxuriante Floresta de Tabuleiros até quase o final da década de cinquenta do século XX.

Como resultado deste processo, encontra-se atualmente no norte do rio Doce o maior trecho contínuo de Mata Atlântica do Estado do Espírito Santo e também o maior remanescente de Mata Atlântica em terras baixas, que no caso, corresponde predominantemente à Floresta de Tabuleiros, ou como também é conhecida à Mata Atlântica de Tabuleiros. Além deste grande trecho contínuo de floresta, a paisagem é salpicada por inúmeros fragmentos florestais menores (Fig. 3.2).

É nesta região, precisamente entre os paralelos 18°24' e 19°21' de latitude Sul e os meridianos 39°50' e 40°24' de longitude Oeste, compreendendo parte dos municípios de Linhares e de Sooretama, que foi realizado o presente estudo. Essas coordenadas abrangem o coração verde de 46.000 hectares de Mata Atlântica protegido na Reserva Biológica de Sooretama (RBS), na Reserva Natural da Companhia Vale do Rio Doce, originalmente denominada Reserva Florestal de Linhares (RFL), e algumas propriedades particulares ligando estas duas reservas. Abarca também alguns fragmentos florestais existentes no entorno desta grande mancha florestal, entre os quais três deles foram escolhidos para estudo no presente trabalho (cf. 3.2).

3.1. A PAISAGEM DO NORTE DO RIO DOCE

A área escolhida para o presente estudo é parte de uma unidade espacial localizada ao Norte do rio Doce e ao Sul do rio São Mateus e limitada a Oeste pelo Planalto Cristalino e a Leste pelo Oceano Atlântico, que tem aspectos físicos e históricos comuns, de maneira a se configurar como uma paisagem.

Como todas as paisagens (TROLL, 1996), esta também reflete as transformações temporais e conserva testemunhos do passado, de modo que sua configuração atual é resultante de aspectos físicos e históricos. A fim de compreender a paisagem do norte do rio Doce, faz-se a seguir uma exposição de seus aspectos físicos e históricos.

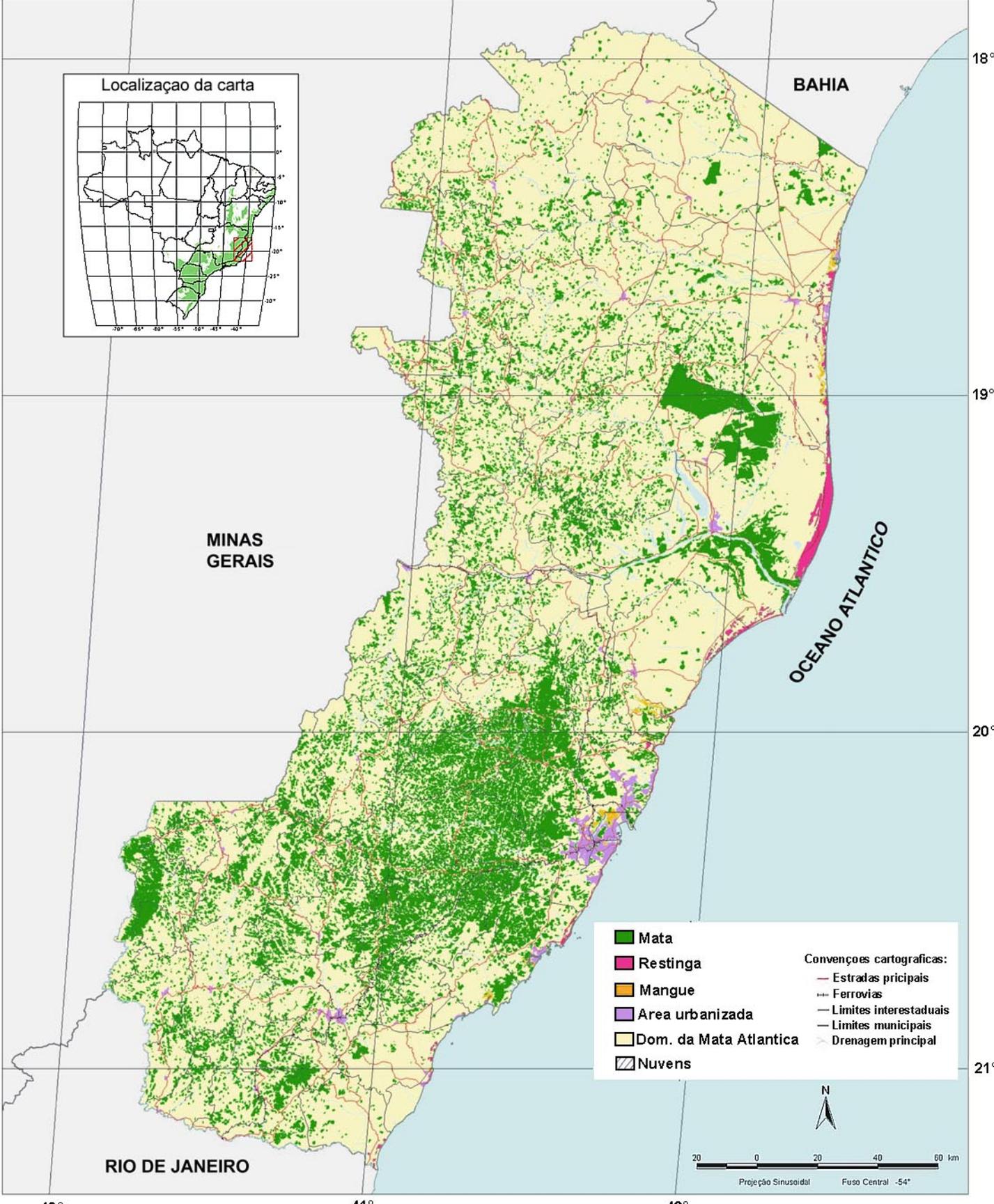
3.1.1. Aspectos Físicos

3.1.1. a. Geomorfologia

O Estado Espírito Santo se insere no Planalto Cristalino Brasileiro e apresenta duas feições principais de relevo: uma área montanhosa e outra de planícies litorâneas (IBDF e FBCN, 1981). Na região que compreende a área de estudo, o relevo é caracterizado por uma seqüência de três paisagens distintas que se sucedem do litoral para o interior: a Planície Costeira Quaternária, os Tabuleiros Terciários e o Planalto Cristalino (Fig. 3.3) (SUGUIO *et al.*, 1987).

Mas o que domina na paisagem de Linhares e de Sooretama é a ampla faixa dos Tabuleiros Terciários, que ocorre ao longo da faixa litorânea brasileira desde o Pará até

Localização da carta



BAHIA

MINAS
GERAIS

OCEANO ATLÂNTICO

RIO DE JANEIRO

Mata	Convenções cartográficas: — Estradas principais — Ferrovias — Limites interestaduais — Limites municipais — Drenagem principal
Restinga	
Mangue	
Área urbanizada	
Dom. da Mata Atlântica	
Nuvens	

N

20 0 20 40 60 km

Projeção Sinusoidal Fuso Central -54°

42° 41° 40° 18° 19° 20° 21°

o Estado do Rio de Janeiro, estendendo-se para oeste na região amazônica. Sua topofisionomia é caracterizada por um relevo amplo, com colinas tabulares, cuja altitude varia entre 20 e 200m, sendo em média em torno dos 70-80m (Fig. 3.3).

Os Tabuleiros Terciários são constituídos por depósitos afossilíferos, de cores vivas e em geral friáveis, formados sobre rochas pré-Cambrianas e recobertos de sedimentos inconsolidados de origem continental, depositados durante o Terciário Superior (Plioceno) e início do Quaternário – o grupo Barreiras. Ao norte de Linhares esta faixa chega a ter 80km de largura, configurando uma paisagem monótona, caracterizada por uma aparente planura dos chapadões terciários, e marcada pela ausência quase absoluta de rochas de qualquer natureza. Esta superfície tem uma declividade para o mar da ordem de 1,2m/km (EGLER, 1951; SUGUIO *et al.*, 1987; AGUIRRE, 1951). Os Tabuleiros são geralmente entrecortados por vales largos, com fundo plano, colmatados com sedimentos quaternários, geralmente ocupados por cursos d'água muito pequenos em relação à sua dimensão (SUGUIO *et al.*, 1987).

Limitando os Tabuleiros a oeste está o Planalto Cristalino Brasileiro, com altitudes da ordem dos 800-900m (Fig. 3.3). Ao contrário da paisagem dos Tabuleiros, a paisagem do Cristalino é movimentada e rica em formas, caracterizada por colinas arredondadas, talhadas em rochas cristalinas do Arqueano (EGLER, 1951; SUGUIO *et al.*, 1987).

A leste, os Tabuleiros Terciários contornam a larga faixa da Planície Costeira Quaternária, constituída de sedimentos litorâneos arenosos e depósitos areno-argilosos fluviais, além de zonas superficialmente turfosas (SUGUIO *et al.*, 1987) (Fig. 3.3). A Planície Costeira Quaternária formou um cordão de barragem que obrigou os pequenos rios a percorrer grandes extensões paralelamente ao litoral, sendo que muitos deles estão articulados em um sistema de vasos comunicantes, dificultando sobremaneira a drenagem. Em consequência, originou-se, para o interior, uma extensa área de patamares, entrecortada por lagoas e, a leste de Linhares e Sooretama, encontra-se uma área encharcada caracterizada pela existência de largas planícies aluviais, onde se misturam os sedimentos fluviais trazidos pelos rios com os sedimentos marinhos das restingas (IBDF e FBCN, 1981).

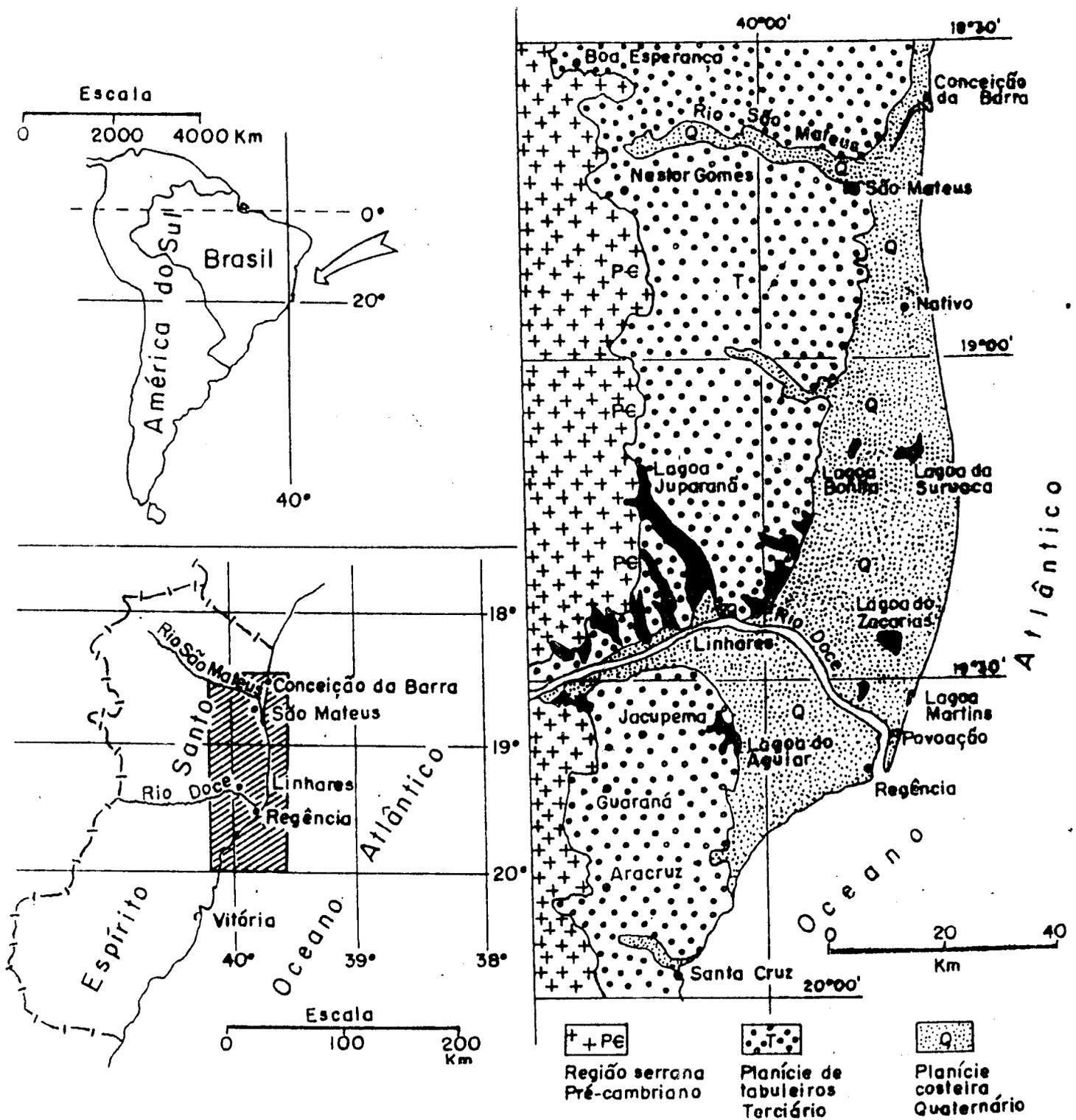


Figura 3.3. Características geomorfológicas da área de estudo. Modificado de Suguio et al., 1982.

3.1.1.b. Clima

O clima da região é quente e úmido, sendo caracterizado pela acentuada variação sazonal da precipitação, pela baixa variação sazonal das temperaturas médias mensais e pela alta umidade relativa do ar. Corresponde ao grupo Aw_1 no sistema de classificação de Köppen.

A precipitação total média anual é de 1202 mm, sendo que os maiores índices de precipitação são registrados de Novembro a Março e os menores são observados no período de Maio a Agosto. A temperatura média anual é 23,2 °C, sendo que as médias mensais variam entre 20,1 °C em Julho e 25,7 °C em Janeiro. De um modo geral, não é observado um déficit hídrico (Fig. 3.4).

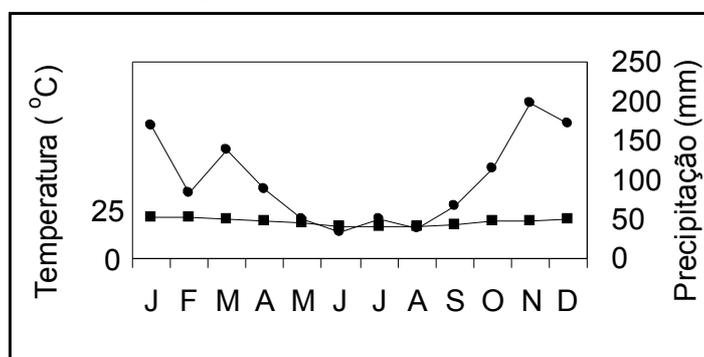


Figura 3.4. Diagrama climático da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo.

■—■ temperatura média mensal; ●—● precipitação média mensal. Dados da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo para o período entre 1975 e 2000 (n= 26 anos).

Apesar da pequena variação das temperaturas médias ao longo do ano, a amplitude de variação entre média das temperaturas mínimas e das máximas oscila entre 17°C e 21°C a cada mês, sendo que as maiores amplitudes térmicas são registradas entre os meses de maio e setembro, quando os valores das mínimas absolutas são menores. Agosto é o mês mais frio e a média das mínimas neste mês é 10,5°C. Janeiro é o mês mais quente e a média das máximas para este mês é 36,0°C (Fig. 3.5). No período entre 1975 e 2000 a temperatura mínima registrada foi 7,2°C, em agosto de 1997, e a máxima foi 41,0°C, em setembro do mesmo ano.

A umidade relativa do ar é usualmente muito alta e quase constante durante todo o ano: varia entre 80,6% e 86,4% (Fig. 3.5). De acordo com GARAY *et al.* (1995), a elevada umidade relativa do ar se deve, sobretudo, à influência do mar, que fica a menos de 40km de distância.

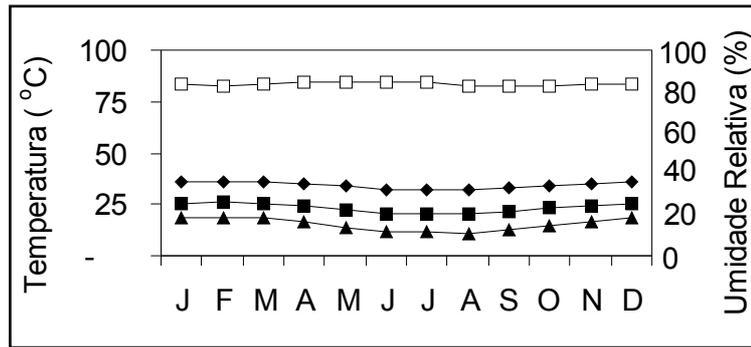


Figura 3.5. Temperatura mínima ▲—▲, média ■—■, máxima ◆—◆ e umidade relativa média. Dados da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo para o período entre 1975 e 2000 (n= 26 anos).

Uma outra característica do clima da região é que, além da variação sazonal, a distribuição das chuvas também varia marcadamente de ano para ano. Entre 1975 e 2000 quatro anos foram extremamente secos, não atingindo 900mm anuais de chuva, e seis anos foram mais chuvosos, com um total anual superior a 1400mm (Fig. 3.6 A).

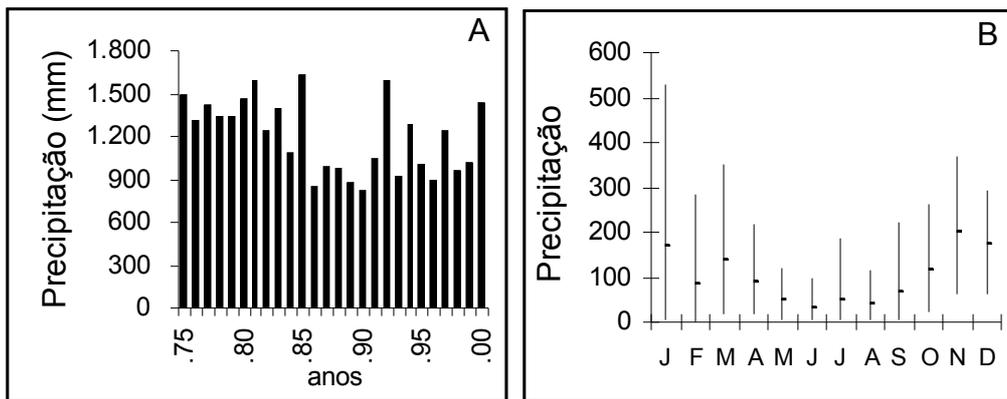


Figura 3.6. Variação da precipitação no período entre 1975 e 2000. A: precipitação total registrada a cada ano. B: Precipitação mínima, média e máxima registrada para o mês. Dados da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo (n = 26 anos).

Este fato faz com que os valores de precipitação variem enormemente nos mesmos meses de ano para ano. Os extremos de amplitude foram observados em janeiro, quando foram registrados valores tão baixos quanto 5,9mm e tão altos quanto 530mm (Fig. 3.6 B).

Seguindo o mesmo padrão, a precipitação média mensal é também extremamente variável entre os anos, de modo que no período entre 1975 e 2000 o total mínimo registrado foi 1,4mm e o máximo foi 530mm. De maneira geral, as menores

variações do total da precipitação são registradas no período entre maio e agosto, que é justamente o período no qual chove menos na região (Fig. 3.6 B).

Nos anos mais secos, a existência de vários meses consecutivos com baixos valores de precipitação torna a área extremamente desfavorável à agricultura. Por esta razão, em 1998, 27 municípios do norte do Espírito Santo foram incluídos na área de atuação da SUDENE (Superintendência de Desenvolvimento do Nordeste), visando possibilitar à região os benefícios oriundos da liberação de recursos que possam mitigar os efeitos da seca (AGAREZ, 2002). Além disso, as florestas ficam muito secas e extremamente suscetíveis a incêndios nos prolongados períodos de estiagem.

O ano de 2000, quando foram realizadas as amostragens do presente estudo, foi especialmente chuvoso, com um total de 1431mm de chuvas ao longo do ano. A maior parte da precipitação aconteceu nos meses de janeiro, março, abril, novembro e dezembro, sendo que nos dois últimos meses do ano choveu 42% do total anual. A temperatura média anual de 23,5 °C foi muito similar à média registrada no período de 26 anos (Fig. 3.7).

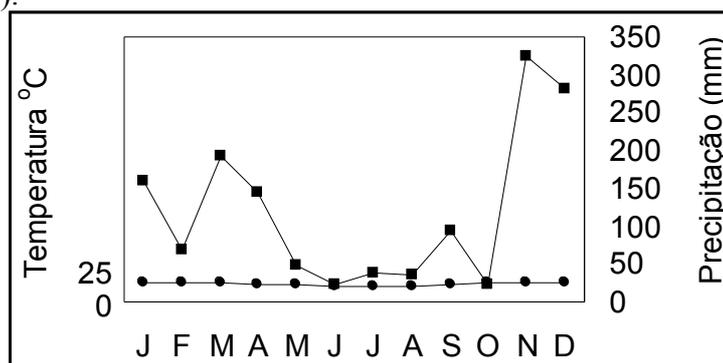


Figura 3.7. Diagrama climático da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, no ano de 2000. ■—■ temperatura média mensal; ●—● precipitação média mensal.

3.1.1.c. Solos

Ocupando áreas planas, em relevo plano e suave ondulado ou as encostas, em relevo forte ondulado, predomina na região a classe de solo Podzólico Amarelo distrófico (ou Argissolo Amarelo; EMBRAPA, 1999). Em menores proporções também são encontradas as seguintes classes de solo: Latossolos em alguns pontos isolados da paisagem; Podzóis, que se desenvolvem sobre o substrato arenoso quaternário em depressões por entre os tabuleiros; Solos Hidromórficos, em geral, orgânicos e

associados ao excesso de água, sendo encontrados em locais de baixada, várzeas e planícies aluvionares; e Areias Quartzosas em ambientes costeiros (SANTOS, 2001).

A classe de solo Podzólico Amarelo distrófico é que predomina sob a Floresta de Tabuleiros. É caracterizada por apresentar um horizonte A moderado, que alcança 17cm, e um horizonte B textural, que alcança entre 1,20 a 2,0m, com abrupta transição entre os dois. Sua textura varia de arenosa a média no horizonte A e de média a argilosa no horizonte B (GARAY *et al.*, 1995).

De acordo com GARAY *et al.* (1995) e KINDEL GARAY e (2001), sobre os Tabuleiros Terciários com solo da classe Argissolo e com vegetação Floresta de Tabuleiros sem nenhuma importante intervenção direta, ocorre uma forma de húmus denominada Mull Mesotrófico Tropical. Este tipo de húmus apresenta as seguintes características: uma débil acumulação orgânica superficial; descontinuidade foliar entre a serapilheira e o solo mineral; um horizonte Ai de interface que acumula nutrientes; e uma estrutura particular no horizonte A₁, sendo que as frações finas – argila e silte - não ultrapassam 10%. Ao comparar as formas de húmus de diferentes feições da Floresta de Tabuleiros, KINDEL (2001) constatou algumas diferenças no perfil húmico da Mata Alta da Reserva de Linhares e da Reserva Biológica de Sooretama. A quantidade de matéria orgânica acumulada nestes sítios é respectivamente 4,0 t.ha⁻¹ e 6,9 t.ha⁻¹, respectivamente. Além das camadas comuns a ambos os sítios, na Reserva Biológica de Sooretama foi observada uma camada húmica denominada F2, cuja presença indica que a decomposição neste sítio é um pouco mais lenta do que a registrada na Reserva Florestal de Linhares.

3.1.1.d. Vegetação

Sobre a larga faixa dos Tabuleiros Terciários existe um tipo de vegetação característica. Trata-se da Floresta de Tabuleiros, que localmente é composta por duas feições principais denominadas por JESUS (1987) como Floresta Densa de Cobertura Uniforme ou Floresta de Tabuleiro propriamente dita, que também é chamada de Mata Atlântica de Tabuleiros ou Mata de Tabuleiros, e a Floresta de Várzea ou Mata Ciliar (Fig. 3.8). A primeira recobre a vasta área com relevo suave a suave ondulado, característica das colinas tabulares. A Floresta de Várzea ou Mata Ciliar tem uma distribuição muito localizada, e está restrita às áreas próximas aos rios que entrecortam

os Tabuleiros (Fig. 3.15). Originalmente esta fitocenose se estendia para oeste até encontrar-se com a Floresta Atlântica da Serra do Mar no Planalto Cristalino e para leste até as florestas de restinga e as mussunungas da Planície Costeira Quaternária. Atualmente encontra-se limitada às áreas protegidas na RBS, na RFL e aos fragmentos florestais.

A vegetação da Floresta de Tabuleiros é exuberante, distribuída em três estratos arbóreos superpostos, sendo o primeiro entre 6 e 10m, o segundo entre 11 e 18m, o terceiro entre 19 e 31m de altura. Além destes, encontram-se, por vezes, árvores emergentes que atingem altura máxima de 40 m de altura. Os fustes são relativamente finos e raramente ultrapassam 80 cm de diâmetro. Existe também um estrato arbustivo e herbáceo ralo, caracterizando um sub-bosque que permite o fácil trânsito em seu interior (Fig 3.8 A, B). Nas bordas e nas áreas mais perturbadas há uma tendência à dificuldade de penetração e locomoção, causada pela existência de um forte emaranhado de cipós. (JESUS, 1987; PEIXOTO *et al.*, 1995).

Outros aspectos que singularizam este corpo florestal são a altíssima riqueza de espécies de lianas fortemente lenhosas (PEIXOTO e GENTRY, 1990), e a ausência quase total de formas vegetais menores, tais como epífitas, musgos, líquens, aráceas, polipodiáceas, entre outros (RIZZINI, 1992).

A altíssima riqueza específica da vegetação foi um fator que surpreendeu pesquisadores desde as primeiras incursões nesta região (EGLER, 1952; RIZZINI, 1979, PEIXOTO e GENTRY, 1990). PEIXOTO e GENTRY (1990) registraram 216 espécies correspondentes a 443 indivíduos com $DAP \geq 2,54\text{cm}$ para uma área de 0,1 ha; Jesus (1987) registrou 565 ind 45 espécies com $DAP \geq 10\text{ cm}$; RIZZINI (2000) encontrou 146 espécies com $DAP \geq 6,3\text{ cm}$ em 0,375ha; AGAREZ (2002), estudando indivíduos com $DAP \geq 5,0\text{ cm}$ verificou a existência de 386 espécies, 55 famílias, 201 gêneros em seis sítios de estudo, correspondendo a uma área total de 7 ha, sendo que 202 espécies foram encontradas em um único hectare estudado na RBS.

Mesmo que estes trabalhos tenham adotado metodologias muito distintas e dificilmente comparáveis, todos apontam para uma altíssima riqueza específica local. De acordo com PEIXOTO e GENTRY (1990), o número de espécies obtidas em uma amostra na RFL corresponde ao dobro do obtido na mesma área amostral em regiões com os mesmos níveis anuais de precipitação. Para estes autores, os dados obtidos para

a RFL revelam mais espécies do que em amostras equivalentes na Amazônia, exceto nas florestas não sazonais do Chaco, na Colômbia, e na Floresta de Dipterocarpacea, em Bornéu.

As famílias mais ricas em espécies são Leguminosae, Myrtaceae, Sapotaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Rubiaceae, Moraceae, Hipocrataceae e Apocinaceae (PEIXOTO e GENTRY, 1990; RIZZINI, 2000; AGAREZ, 2002).

Um outro fator que caracteriza esta fitocenose é o caráter semidecíduo da vegetação, sendo este já ressaltado por EGLER (1952). Este aspecto foi mais detalhadamente estudado por LOUZADA *et al.* (1997), que demonstraram um aumento da caducifolia de muitas espécies a partir do final de Agosto até Novembro, evidenciando que esta ocorre como uma resposta defasada à diminuição da precipitação na região, que é mais acentuada no período entre Maio a Agosto (ver Fig. 3.4).

Do ponto de vista fisionômico, a Floresta de Tabuleiros parece constituir um bioma distinto da Mata Atlântica das encostas da Serra do Mar. De acordo com RIZZINI (1979), embora seja igualmente costeira ou litorânea, difere daquela por recobrir uma superfície plana, o que supõe uma exposição total ao sol e permite a existência de árvores frondosas e de fuste reto com até cerca de 40m de altura, pelo clima constantemente quente e pela ausência quase total de formas vegetais menores. Com base nessas peculiaridades, RIZZINI (1979) considerou a Floresta de Tabuleiros como mais um corpo florestal distinto da Floresta Atlântica, que embora tenha diversos componentes atlânticos também apresenta características fitofisionômicas muito semelhantes às da Hiléia Amazônica.

Se por um lado, esta floresta parece se diferenciar do ponto de vista fisionômico, por outro lado, sua composição florística não permite separá-la como um bioma a parte da Mata Atlântica. Em uma recente análise dos padrões de diferenciação florística da Floresta Atlântica, OLIVEIRA-FILHO e FONTES (2000), mostraram que há maior similaridade florística (ao nível de famílias, de gêneros e de espécies) entre diferentes feições da Floresta Atlântica (Floresta Ombrófila e Floresta Semidecídua, Alto Montana, Baixo Montana, Sub-Montana e de terras baixas) do que entre qualquer uma destas e as florestas amazônicas e os cerrados, evidenciando que, do ponto de vista da composição florística, todas as florestas do domínio atlântico se assemelham. Com isso, estes autores concluem que a similaridade fisionômica entre a Mata Atlântica e a

Floresta Amazônica, apontada por RIZZINI (1979), não corresponde a uma similaridade florística.

Com base nos resultados de OLIVEIRA-FILHO e FONTES (2000), fica evidente que a Floresta de Tabuleiros é uma das fitofisionomias do domínio da Mata Atlântica. Mas que, como muitas outras fitofisionomias deste bioma, apresenta peculiaridades determinadas pelo tipo de terreno onde se encontra e pelas características climáticas locais (cf. RIZZINI, 1979; IBGE, 1993; OLIVEIRA-FILHO e FONTES, 2000; SOS MATA ATLÂNTICA/INPE/ISA, 1998).

3.1.2. Aspectos Históricos

Na construção da história do Espírito Santo, o rio Doce, que divide o Estado em duas porções, uma austral e outra setentrional, desempenhou importante papel, pois durante muito tempo serviu de limite natural entre a zona povoada, ao sul, e a região desconhecida, ao norte (EGLER, 1951).

É nesta “região desconhecida” do norte do baixo rio Doce, onde foram construídos os municípios de Linhares e Sooretama, que passou por profundas transformações que vieram, ao longo do século XX, modelar a paisagem atual. A seguir faz-se um breve relato das transformações sofridas neste período, principalmente no que diz respeito às formas de uso da terra, procurando enquadrar essas transformações no contexto do Estado do Espírito Santo.

3.1.2.a. A Produção do Espaço e a Conversão da Paisagem Natural em uma Paisagem Rural

As primeiras expedições ao norte do rio Doce datam da segunda metade do século XVI e primeira metade do século XVII, tendo como objetivo a busca por esmeraldas. No entanto, estas incursões logo foram abandonadas por que as pedras verdes eram apenas turmalinas e porque em seguida acontece a descoberta do ouro em Minas Gerais, que, por interesses diversos da Colônia, é escoado através dos caminhos longos e tortuosos que levavam ao Rio de Janeiro. Assim, o rio Doce fica esquecido pelo movimento atrás do ouro em Minas Gerais até o final do XVIII quando, juntamente com o esgotamento do ouro, esgotaram-se também as terras para a lavoura das imediações e se tornou necessário buscar novas terras virgens (EGLER, 1951).

Ao mesmo tempo em que se realizava este movimento vindo de Minas Gerais, a província do Espírito Santo procurava povoar o vale subindo o rio. Esse processo, que começou por volta de 1785, esbarrava nos baixos contingentes humanos para ocupar as terras e resultou numa lentidão da ocupação deste espaço. No início do século XIX existiam ao norte do rio Doce apenas as vilas de Linhares e São Mateus que, mesmo assim, nada mais eram do que pequenos enclaves humanos no meio da floresta. São Mateus, apesar do pouco desenvolvimento, se tornou, neste período, o único centro relativamente importante do norte do Espírito Santo (EGLER, 1951). AGUIRRE (1951), conta que *“em 1910 ainda era possível ver índios botocudos da tribo Nac-me-nuc deixarem seus quigêmes e virem para as praias pedir que os atravessassem de canoa para a vila do Baixo Gundú, hoje cidade do Guandu, a fim de apanharem suprimento de alimentos, que era razão desta visita”*.

A primeira colônia formada na margem Norte do rio Doce data de 1916. Apesar disso, o movimento pioneiro só começou a partir de 1928, quando foi construída a ponte sobre o rio Doce, em Colatina, cidade que passa a ser o ponto de conexão entre o sul e o norte do Estado do Espírito Santo (EGLER, 1951).

Ainda assim, todo esse deslocamento de colonos só assume um caráter de frente pioneira a partir de 1938, quando a alta do preço do café e a demanda do mercado interno por madeira tornam extremamente valorizada a grande reserva de matas devolutas, começando um surto de colonização que se mantém até a década de 1960 (EGLER, 1951; BECKER, 1969). Apesar disso, conforme pode ser observado na Fig. 3.9, em 1940 ainda havia um grande vazio demográfico nesta região.

De acordo com EGLER (1951), o interesse comum que impulsionou estes colonos foi a necessidade de novas terras virgens, uma vez os métodos agrícolas rotineiramente utilizados, i.e., a derrubada da mata, queimada, cultura intensa até o esgotamento dos solos, estimulavam o abandono das terras e o avanço sobre uma nova área de floresta para começar novamente o ciclo. O apego a estes métodos agrícolas parecem ter sido a causa principal do deslocamento da população para o norte do rio Doce. Segundo este autor, não houve, neste período, significativo aumento da densidade populacional na região, o que significa que a população não se expandiu, mas se deslocou de um lugar a outro.

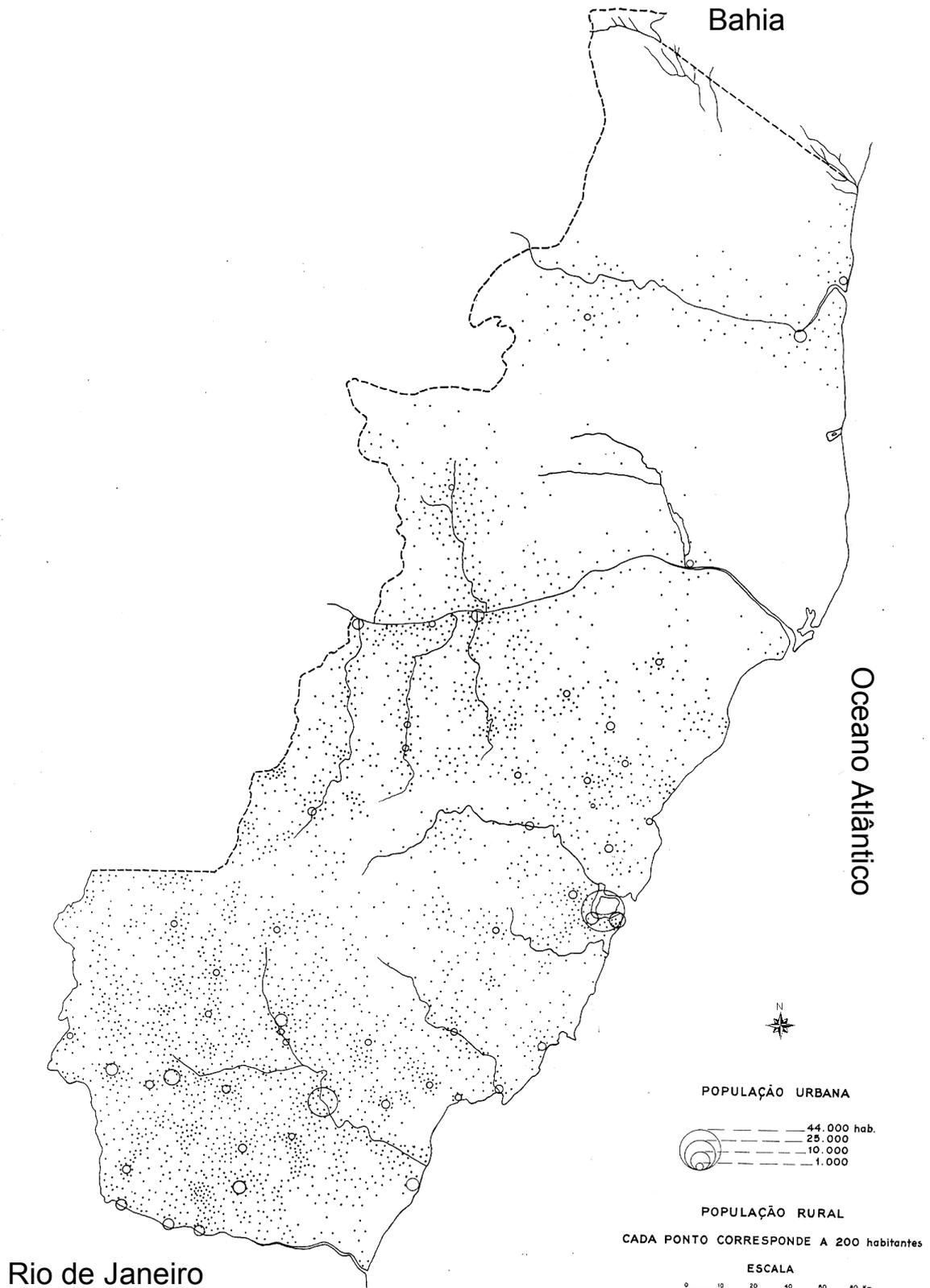


Figura 3.9. Mapa do Estado do Espírito Santo em 1940 e distribuição da população urbana e rural com base no recenseamento de 1940. Fonte: IBGE/CNGC (1940 -?).

Quando se considera a evolução da cobertura florestal do Espírito Santo, nota-se imediatamente que esta fase de deslocamento da população para o norte do rio Doce coincide com o período em que ocorreram as mais marcadas reduções das áreas recobertas por florestas no Estado, quando 35%, ou 1.626.290 ha, da Mata Atlântica desapareceram (Fig. 3.10). Obviamente o desmatamento não ocorreu apenas no norte do rio Doce, mas a contribuição desta região no cômputo total é certamente significativa.

De acordo com EGLER (1951) e BECKER (1969), o movimento pioneiro que se instala no norte do rio Doce é caracterizado por ser iniciado pela extração de madeira, responsável pela abertura do espaço, e por ser sucedido pela cultura do café, responsável pela consolidação de sua ocupação. A frente madeireira era sustentada pela abundância de madeira de lei encontrada em toda a bacia do rio Doce, e realizada, principalmente, por grandes empreendedores, que tinham como abrir estradas, implantar serrarias, transportar a madeira em caminhões próprios e ir buscar matéria prima cada vez mais longe à medida que as florestas próximas iam sendo devastadas.

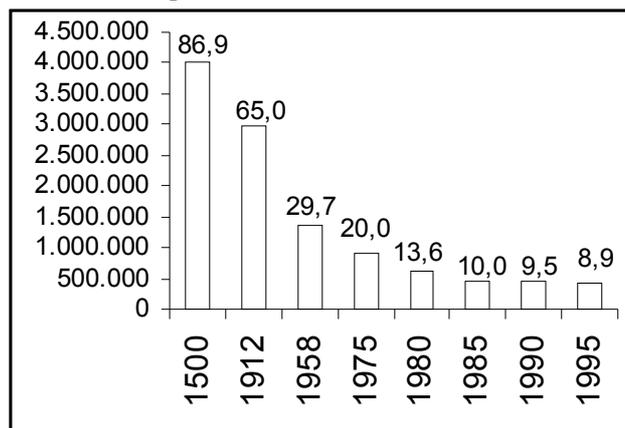


Figura 3.10. Evolução da área de cobertura florestal (ha) no Espírito Santo. O valor sobre as barras corresponde ao percentual de cobertura florestal natural em relação à área do Estado. Fonte: SOS Mata Atlântica/INPE/ISA, 1998.

A expansão da frente cafeeira se deu de maneira descontínua tanto no espaço quanto no tempo. No espaço, devido às restrições impostas pela topografia e pela pequena dimensão das propriedades, a paisagem das regiões cafeeiras do norte do rio Doce era marcada pelo tamanho reduzido dos cafezais. Deste modo, ainda em meados da década de sessenta “o povoamento ocorre em pequenos encraves, interrompidos por grandes áreas de mata, sucedendo-se de desmatamentos recentes e cafeeiros moribundos” (Becker, 1969).

No tempo, a expansão cafeeira do norte capixaba pode ser caracterizada por cinco fases: a das primeiras incursões começada a partir de 1916; a fase do crescimento rápido entre 1928 e 1950, quando desaparecem cerca de 35% do total das florestas do Estado (Fig. 3.10); a fase de crescimento lento entre 1950 e 1960; a fase da decadência acelerada a partir de 1960 (Becker, 1969); e a fase da retomada do desenvolvimento baseado na agricultura cafeeira, iniciada na década de 1990, que fica evidente a partir da análise do Censo agropecuário de 1995-96 (IBGE, 1995-96).

Durante as décadas de 1950 e 1960, a frente pioneira do café ainda se expandiu mais para o norte, sendo limitada a Leste pelo solo pouco fértil dos tabuleiros e das planícies quaternárias e a Norte pelo clima seco, onde em muitos casos a mata cedia lugar diretamente às pastagens, após dois anos de lavoura branca (Becker, 1969). Quando as áreas de terras virgens e propícias para o café se tornam escassas, o crescimento do café já não é tão acelerado. No final da década de 1950, após a conquista das terras propícias ao café, e após o esgotamento das reservas de madeira pela destruição das matas, a região norte do Espírito Santo começa a apresentar sinais de uma periferia em declínio. A agricultura comercial de exportação e de subsistência tem baixíssima produtividade e gera baixa taxa de capitalização. O potencial em recursos de base (solos, florestas) é pequeno e está sendo gradativamente deteriorado por práticas não sustentáveis de uso da terra. A localização periférica é acentuada pelo relativo isolamento das comunidades entre si e com o exterior, situação derivada de um povoamento disperso, da ausência de centros urbanos e da inadequação de serviços centrais. O padrão de vida é baixo, com nutrição e saúde deficientes, e alta taxa de analfabetismo (Becker, 1969).

Entre 1960 e 1966, o declínio da produção de café é chocante. Além disso, o Espírito Santo é incluído nos programas de erradicação de café. Estes programas, elaborados em bases nacionais, não levaram em conta que aí existiam áreas com lavouras jovens e, por isso, ainda bastante produtivas, e tiveram um efeito devastador na economia do Estado. Para piorar a situação, o contrato de erradicação obrigava os agricultores a implantar novas lavouras na área onde o café foi retirado. Mas, devido ao acentuado esgotamento em que já se encontram os solos das áreas já não mais tão produtivas, os agricultores nada colheram. Com o empobrecimento generalizado que então ocorre, cerca de 1/3 da população do norte emigra (Becker, 1969).

Com a emigração, as terras são vendidas a proprietários maiores e, diante das limitações ecológicas e do excessivo esgotamento que já se encontram os solos, a pecuária aparece como a atividade mais rentável e a que permite sua vinculação com o mercado interno, fornecendo leite, gado em pé ou carne aos mercados da então Guanabara, de Vitória e de todo o Estado do Rio de Janeiro. Começa, assim, no norte do Espírito Santo, a fase da pecuária, que cresce marcadamente entre 1963 e 1966 e se consolida durante a década de 1970.

Assim, entre 1940 e 1970, houve um marcado e gradativo aumento do número e da área total ocupada pelos estabelecimentos agrícolas tanto no Estado do Espírito Santo quanto em Linhares, sendo que essa transformação foi mais acentuada entre as décadas de sessenta e setenta (Figs 3.11, 3.12).

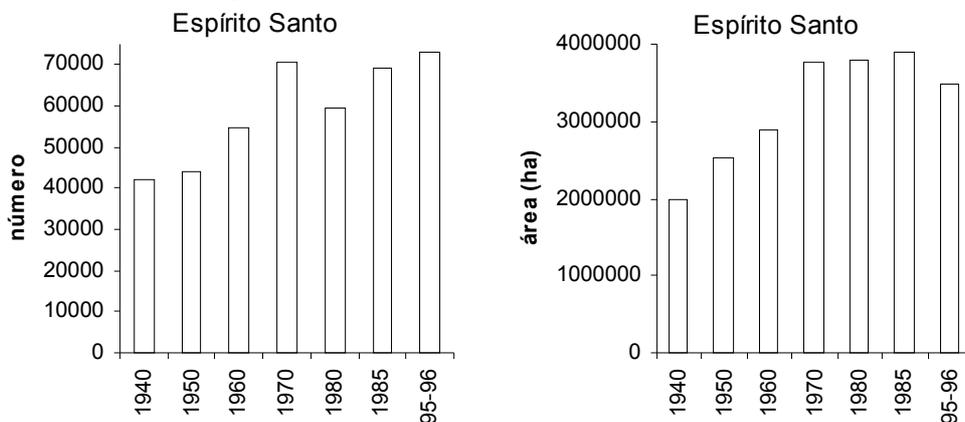


Figura 3.11 Evolução do número e da área total ocupada por estabelecimentos agrícola no Estado do Espírito Santo entre 1940 e 1996. Fonte: IBGE (1940, 1950, 1960, 1970, 1980, 1985, 1995-96).

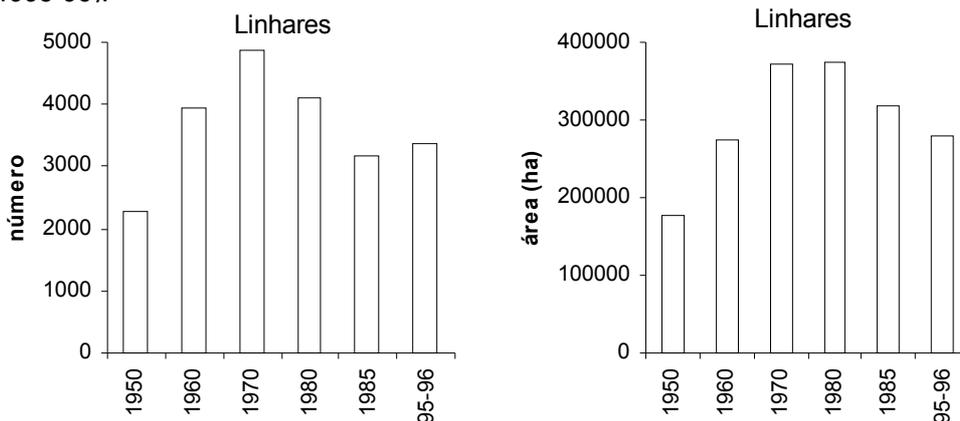


Figura 3.12. Evolução do número e da área total ocupada por estabelecimentos agrícola em Linhares entre 1950 e 1996. Fonte: IBGE (1950, 1960, 1970, 1980, 1985, 1995-96); não existem dados disponíveis para os municípios no Censo de 1940.

A partir da década de setenta começa uma significativa redução da área total dos estabelecimentos agrícola, evidenciando que parte das terras passou a ter uso urbano.

Nesse período também ocorre profunda alteração das principais formas de uso da terra nos estabelecimentos agrícola do Estado do Espírito Santo e de Linhares. Se em 1940 e 1950, as matas naturais representavam os maiores percentuais das áreas dos estabelecimentos, a partir de 1970 as pastagens, naturais ou artificiais, passam a dominar (Figs. 3.13, 3.14).

Com base nesta série histórica verifica-se que os percentuais da área total dos estabelecimentos destinados à lavoura, permanente ou temporária, bem como as terras em descanso, as terras incultas e matas recuperadas, variam pouco ao longo desta metade de século. Em contrapartida, a área destinada à pecuária, representada pelas pastagens naturais e artificiais, aumenta gradativamente entre 1950 e 1960, e acentuadamente a partir desta última data até 1995-96. E as áreas ocupadas por matas naturais são marcadamente reduzidas neste período, sendo que as mais acentuadas reduções nas áreas dos estabelecimentos, ocorrem nos períodos em que mais expandem as áreas destinadas à pecuária (Figs 3.13, 3.14).

Assim, se no CENSO AGROPECUÁRIO DE 1950 (IBGE, 1950), a área ocupada por matas naturais representava 33% da área total dos estabelecimentos agrícola do Estado e 68% de Linhares, no CENSO de 1995-1996 (IBGE, 1995-1996), esta área total está reduzida a 11% e 10%, respectivamente. É neste período retratado no CENSO de 1995-96 (IBGE, 1995-96), que a pecuária se consolida como um dos principais componentes da economia, ocupando uma área de 1.821.000 ha no Espírito Santo e de 158.864 ha em Linhares, o que equivale a 31% e 57%, respectivamente.

Mas o café continua como uma importante atividade agrícola. Entre 1985 e 1996 houve significativo aumento da produção de café no Espírito Santo (de 464,8 mil toneladas em 1985 para 665,7 mil toneladas em 1996), embora a área utilizada para o café não tenha mudado (443.030 ha em 1985 e 437.143 ha em 1996), representando um considerável aumento de produtividade no período (IBGE, 1995-96).

O fato de Linhares ter grandes extensões de terra sobre as Planícies Quaternárias, aluviais e marinhas, bem como sobre os Tabuleiros Terciários fez com que sua agricultura fosse mais diversificada, tendo, além das áreas utilizadas pelo café, extensas áreas usadas para cacau nas planícies aluviais, coco nas planícies costeiras.

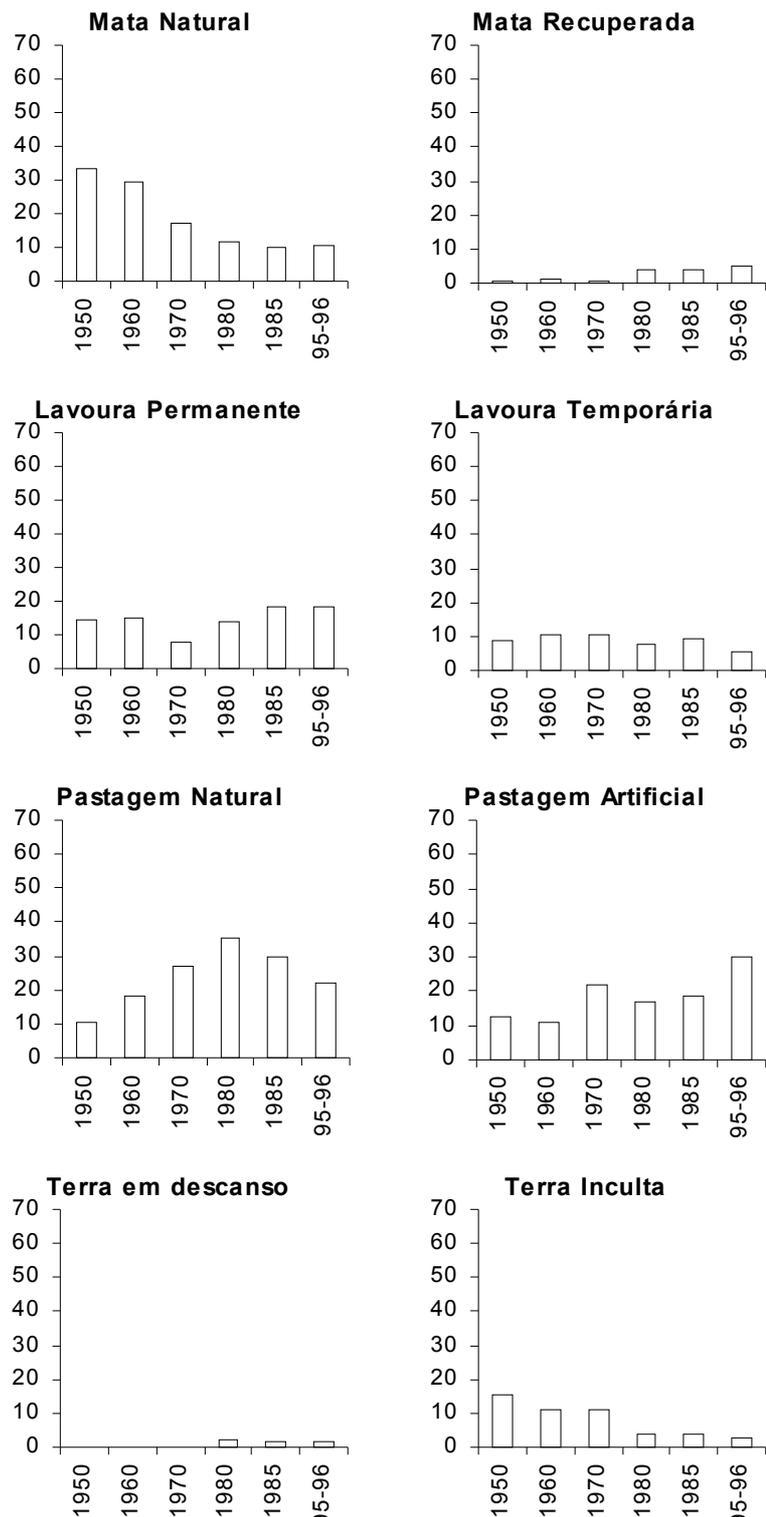


Figura 3.13. EVOLUÇÃO DO PORCENTUAL DE OCUPAÇÃO DOS ESTABELECIMENTOS AGRÍCOLAS DO Estado do Espírito Santo pelas principais formas de uso da terra. Fonte: IBGE (1950, 1960, 1970, 1980, 1985, 1995-96).

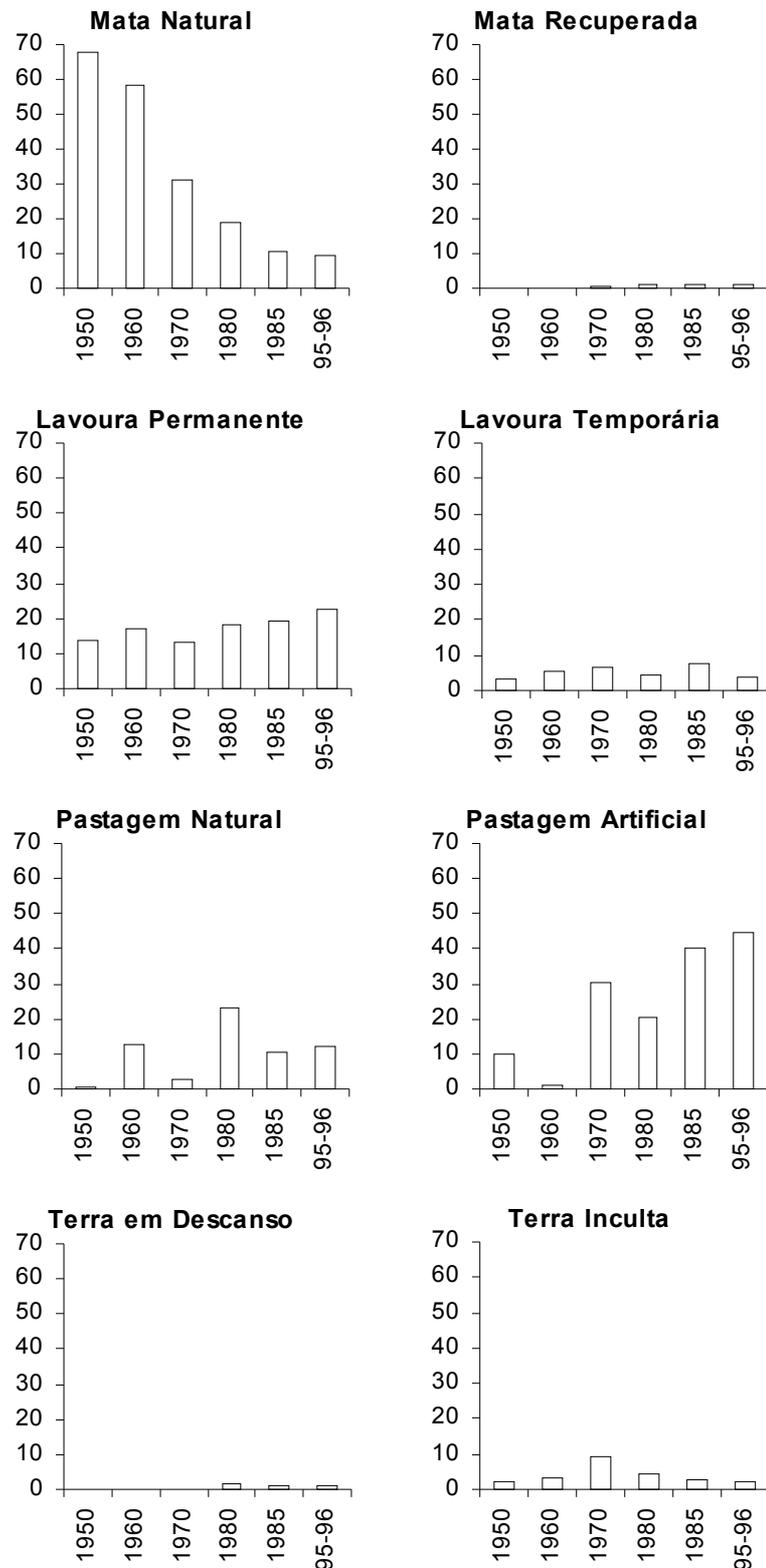


Figura 3.14. Evolução do percentual de ocupação dos estabelecimentos agrícolas de Linhares pelas principais formas de uso da terra. Fonte: IBGE (1950, 1960, 1970, 1980, 1985, 1995-96).

O café entra neste município pelo lado da lagoa Juparanã, indo em direção do atual Município de Sooretama e, ainda que se restringindo às encostas cristalinas, começa a se expandir a partir de 1950. Só a partir da década de 1990 passa efetivamente a ser produtivo nos terrenos dos Tabuleiros Terciários.

Assim, se o primeiro grande atrativo econômico de Linhares foi a exuberante quantidade de madeira de lei encontrada nas suas florestas, o seu desenvolvimento ocorre em cima de uma produção de matéria prima para a exportação, baseada, sobretudo, em lavouras permanentes (ver Fig. 3.14). Atualmente, além da pecuária e do café conilon, que é o principal produto agrícola de Linhares, também são produzidos mamão, coco, maracujá, cacau, seringueira, pouco açaí e pouca pupunha e eucalipto (IBGE, 1995-96).

3.1.2.b. A preservação de alguns Remanescentes Florestais

Reserva Biológica de Sooretama (RBS)

Durante a década de 1930, ao mesmo tempo em que começava a expansão da fronteira agrícola para o norte do rio Doce, acontecia no Brasil um importante movimento que iria assegurar que pelo menos pequenas porções deste território permanecessem protegidas: a criação de um punhado de leis conservacionistas, entre as quais cita-se a o Código Florestal, o Código de Águas e o Código de Caça e Pesca, todos de 1934. Segundo DRUMOND (1999), essa explosão de leis não foi resultante de um importante movimento social conservacionista, mas “*da iniciativa, da colocação profissional adequada e da capacidade de articulação política de um punhado de cientistas e técnicos*”.

Esse movimento, que deu origem a outros serviços ambientais, entre os quais a criação do selo pró-fauna, que possibilitava a obtenção de recursos através da alocação de parte do imposto para a criação de parques e reservas (ver DRUMOND, 1999), parece ter estimulado alguns profissionais que conheciam a região norte do rio Doce e assistiam a expansão da fronteira agrícola que se acentuava neste período. Assim, no início da década de 1940 foram criadas duas Unidades de Conservação que posteriormente iriam dar origem à Reserva Biológica de Sooretama: o Parque de Reserva, Refúgio e Criação de Animais Silvestres Soóretama e a Reserva Florestal de Barra Seca (AGUIRRE, 1951).

O Parque de Reserva, Refúgio e Criação de Animais Silvestres Soóretama foi criado a partir da doação pelo Estado do Espírito Santo à União de uma área de 12.000 ha de terras devolutas através do Decreto-lei nº 14.977 de 21/09/1943 (AGUIRRE, 1951). De acordo com o regulamento do Parque, estabelecido na Portaria 322 de 19/09/1950, este tinha as seguintes finalidades: a preservação da fauna, da flora e da formação geológica; a criação de animais silvestres; a facilitação do estudo e conhecimento da natureza; e o incentivo de excursões turísticas. De acordo com DRUMOND (1999), esta é a única Unidade de Conservação criada no Brasil no sentido de implementar o artigo do “código de caça” (Decreto-Lei 5.894 de 1943, que regulamenta o Código de Caça e Pesca de 1934), que autorizava o uso de terras públicas, ainda em mãos dos estados, para a criação de áreas de refúgio e reprodução, que depois poderiam ser transformadas em parques nacionais. Entretanto, mesmo que o projeto inicial tenha contemplado a criação de viveiros para animais de diferentes portes, especialmente para mamíferos, este projeto parece não ter se consolidado, principalmente devido ao difícil acesso que dificultava a realização das obras (ver AGUIRRE, 1951).

Segundo AGUIRRE (1951), nas terras destinadas ao referido Parque viviam entre trinta e quarenta famílias, sendo que as primeiras chegaram em 1887, “*acossadas pela seca nordestina*”. Assim que a cessão das terras ao Domínio da União foi legalizada, foram tomadas providências para coibir o desmatamento da floresta e a caça e evitar a presença de animais domésticos com o intuito de não afugentar a fauna silvestre. Com esta medida, vários agricultores nômades se transferiram para outras terras ainda passíveis de serem desmatadas e ocupadas, e foi dado início a um processo de retirada das famílias residentes na área. Mas antes disso, foi tentado fazer com que alguns agricultores que se sujeitassem a não devastar a floresta e a não caçar permanecessem, mas nenhum se sujeitou a tal condição (AGUIRRE, 1951). Ainda segundo este autor, a maioria das terras devolutas foram recuperadas dos posseiros sem nenhum ônus para a União, nem mesmo com o reconhecimento das benfeitorias, sendo que o Estado se responsabilizou por realocar os posseiros para outras terras, conforme prevê o decreto de criação. Apenas dois posseiros tentaram embaraçar o processo, mas, ao que tudo indica, a solução foi pacífica e a situação fundiária do Parque ficou resolvida.

A Reserva Florestal de Barra Seca foi criada pelo Decreto nº 12.958 de 30/09/1941. Em 1955, pela Lei nº 976, o governo do Estado do Espírito Santo doou ao Governo Federal a Reserva Florestal de Barra Seca. A União aceitou a doação da área

de 10.200 ha através do Decreto nº 2.057 de 16/01/1963 e em 1965 foi feita escritura legalizando a posse e domínio sobre a Reserva. Mas, em 1968, o Governo do Espírito Santo reivindicou a revogação da doação da Reserva, cuja exploração seria do interesse da Companhia Vale do Rio Doce. O processo se desenrolou até 1970, quando a solução para o caso foi dada através da Portaria IBDF nº 2.015 de 04/03/71, que incorporou definitivamente a Reserva de Barra Seca à Reserva Biológica de Sooretama, denominação que havia sido dada pela Portaria nº 939 de 06/06/1969 (IBDF E FBCN, 1981). Ainda assim, a Reserva Biológica¹ de Sooretama com seus atuais objetivos e limites foi criada somente em 1982, pelo Decreto Federal nº 87.588 de 20/09/92.

Não se dispõe de informações sobre a ocupação e a existência de posseiros ou reivindicação de posse de terra na área da Reserva Florestal de Barra Seca.

Em suma, a área onde hoje se localiza a Reserva Biológica de Sooretama é protegida por lei desde a década de 1940, quando foram criados Parque de Reserva, Refúgio e Criação de Animais Silvestres Sooretama e a Reserva Florestal de Barra Seca. Mas apenas em 1969 passa a ter este nome que, tomado do Tupi, significa “casa dos animais da mata”. A partir de 1971 as duas Unidades de Conservação são incorporadas ao IBDF que cria uma única Unidade compreendendo em sua totalidade a área que tem hoje. Só em 1982 foi decretada como uma Unidade de Conservação Federal que, com a extinção do IBDF, passou a ser subordinada ao IBAMA. A “casa dos animais da mata”, como toda Reserva Biológica, tem por finalidade a conservação e a proteção integral da fauna e da flora, estando proibida qualquer forma de exploração de seus recursos. A entrada só é permitida para fins educativos e científicos, desde que com permissão do órgão responsável pela gestão (IBDF e FBCN, 1981).

¹ De acordo com o Artigo 10, da Lei Nº 9.985, de 18 de julho de 2000, que estabelece o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza - SNUC, a Reserva Biológica tem como objetivo a preservação integral da biota e demais atributos naturais existentes em seus limites, sem interferência humana direta ou modificações ambientais, excetuando-se as medidas de recuperação de seus ecossistemas alterados e as ações de manejo necessárias para recuperar e preservar o equilíbrio natural, a diversidade biológica e os processos ecológicos naturais.

§ 1º A Reserva Biológica é de posse e domínio públicos, sendo que as áreas particulares incluídas em seus limites serão desapropriadas, de acordo com o que dispõe a lei.

§ 2º É proibida a visitação pública, exceto aquela com objetivo educacional, de acordo com regulamento específico.

§ 3º A pesquisa científica depende de autorização prévia do órgão responsável pela administração da unidade e está sujeita às condições e restrições por este estabelecidas, bem como àquelas previstas em regulamento.

Reserva Florestal de Linhares (RFL)

Propriedade da Companhia Vale do Rio Doce, a RFL tem sua origem em um programa de aquisição de terras em diversas glebas, realizado por esta empresa estatal a partir da década de 1950, a maior parte em 1951. Os objetivos de compras das terras que hoje constituem a RFL não estão explícitos em nenhum documento. No entanto, como analisa Jesus (1987), a maioria dos documentos, relatórios e levantamentos florestais da época trazem significativas informações sobre a produção florestal, sobre o número de dormentes possíveis de serem feitos com a madeira existente na floresta, sempre ressaltando seu potencial madeireiro, evidenciando que o principal objetivo de compra das glebas era assegurar o estoque de madeira, principalmente para a produção de dormentes a serem utilizados na Estrada de Ferro Vitória-Minas.

A decisão de manter as florestas, por sua vez, parece ter sido tomada à medida que eram produzidos estudos sobre o estoque madeireiro e o potencial de utilização sustentada daquela propriedade. Mesmo assim, ainda segundo JESUS (1987), nenhum programa de extração ou de utilização sustentável das madeiras foi levado a termo, de modo que na maior parte da RFL, a cobertura vegetal atual existente é praticamente a mesma de quando as glebas foram adquiridas.

Por outro lado, estes mesmos estudos sobre o estoque madeireiro permitiram um conhecimento profundo sobre a vegetação, de modo que hoje a reserva conta com um herbário próprio, e a maioria das espécies está catalogada e com informações sobre sua fenologia (JESUS, 1987). Com isso, várias pesquisas científicas passaram a ser desenvolvidas na RFL, sendo provavelmente uma das áreas do país onde se tem maior conhecimento sobre a vegetação e a fauna. Além disso, esta área passou a ser um importante pólo de produção de mudas de espécies nativas, contribuindo hoje não apenas para conservar, mas também para recuperar outras florestas existentes nesta região e em outros pontos do país, e para educação e turismo ecológico.

Com isso, é dado um grande passo no sentido de assegurar que estes remanescentes de Mata Atlântica possam ser usados de maneira sustentável. Este aspecto é especialmente importante, pois mesmo não sendo uma Unidade de Conservação sob a gestão do Estado, os ecossistemas existentes na RFL são totalmente protegidos pela Constituição Federal e por diversas legislações de proteção que proíbem o corte da vegetação da Mata Atlântica.

Os fragmentos florestais

Além destas reservas, também são encontrados nesta região diversos fragmentos florestais, na sua maioria preservados em propriedades particulares (Figs. 3.2, Fig. 3.13, 3.14 e 3.15). Apenas no município de Sooretama, eles recobrem uma superfície da ordem de 3.000ha (AGAREZ, 2002). Com base na história desta região, tudo indica que a maioria dos fragmentos ficou isolada a partir da década de 1950, mas principalmente entre a década de 1960 e 1970, quando quase 30% da área de floresta natural dos estabelecimentos agrícolas do município de Linhares desapareceu (Fig. 3.14).

3.1.3. A configuração atual da paisagem do Norte do rio Doce

A paisagem atual do norte do rio Doce, onde estão os municípios de Linhares e Sooretama, além de ser produto complexo do clima, da geomorfologia, do solo e da história de colonização e evolução dos seres vivos, que tornam esta porção da Floresta de Tabuleiros tão peculiar do ponto de vista da biodiversidade, é também fortemente caracterizada pelas profundas mudanças em sua configuração, ocorridas na segunda metade do século XX. Se no final da década de quarenta, esta paisagem era caracterizada por uma matriz de vegetação praticamente contínua, e na metade da década de 1960 havia diversos encraves de plantações de café no interior das florestas (conforme descrito por BECKER, 1969), atualmente sua estrutura se caracteriza por ter uma matriz predominantemente rural, na qual se destaca a imponência das áreas florestais protegidas.

Do ponto de vista demográfico, esta paisagem se caracteriza pela baixa densidade populacional e pelo elevado percentual de população nas áreas rurais (Tabela 3.1). Obviamente não se trata mais do vazio demográfico registrado até meados do século XX (ver Fig. 3.9), mas esses parâmetros são bastante distintos das médias observadas para o Estado do Espírito Santo, para a região Sudeste brasileira e para o Brasil.

Tabela 3.1. Área e População dos municípios de Linhares e Sooretama em 2000.

	Área (km ²)	População Total	Densidade Demográfica (hab/km ²)	População Rural	População Urbana	% de População Rural	% de População Urbana
Linhares	6.885,90	250.300	32,64	58.469	191.831	23,4	76,6
Sooretama	585,6	18.269	31,2	6.850	11.419	37,5	62,5
Espírito Santo	46.047,30	3.097.232	67,2	634.183	2.463.049	20,5	79,5
Sudeste	924.573,80	72.412.411	78,2	6.863.217	65.549.194	9,5	90,5
Brasil	8.514.204,90	169.799,170	19,92	31.845.211	137.953.959	18,8	81,2

Fonte: IBGE – Contagem Populacional de 2000.

Quanto ao uso do solo, envolvendo a grande área quase contínua de florestas, dominam as plantações de café conilon, que representam 15,8% da área plantada no município de Linhares e 27,3% da área plantada no município de Sooretama, de acordo com o Levantamento da Produção Agrícola Municipal de 2000 - IBGE, e as pastagens. Uma vez ou outra a continuidade desses usos é interrompida por plantações de eucalipto, de hévea e de algumas frutíferas, como mamão, maracujá e coco, e pela existência de diversos fragmentos florestais conservados nos estabelecimentos agrícolas (Fig. 3.15).

Dos aproximadamente 46.000 ha de floresta quase contínuas existentes nesta região, 22.168 ha constituem a Reserva Biológica de Sooretama (RBS), que está localizada, sobretudo, no município de Sooretama, no qual ocupa cerca de 40% de sua área total. A maior parte da cobertura vegetal desta reserva biológica corresponde à Floresta de Tabuleiros, mas pequenas áreas de Vegetação de Várzea são registradas ao longo do Rio Barra Seca. Em sua porção leste, esta reserva se encontra com a Reserva Florestal de Linhares, sendo que próximo à ligação entre as duas há um trecho de floresta protegido em propriedade particular (Fig. 3.16).

Com forma muito irregular, a RFL tem uma área total de 21.780 ha, dos quais 21.000 localizados no município de Linhares e a pequena fração restante em São Mateus. A maior parte da área da RFL corresponde à Floresta de Tabuleiros, que aí tem 13.757 ha de florestas nativas (63,1%) e 1.355 ha de florestas interferidas (5,1%), somando 69,4% de sua área total. A superfície restante é ocupada por 860 ha de Vegetação de Várzea (4,0%), 1.717 ha de Mussununga (7,9%), 1.331 ha de Nativo (6,0%) e 1.665 ha de Brejo (7,6%) (JESUS, 1987).

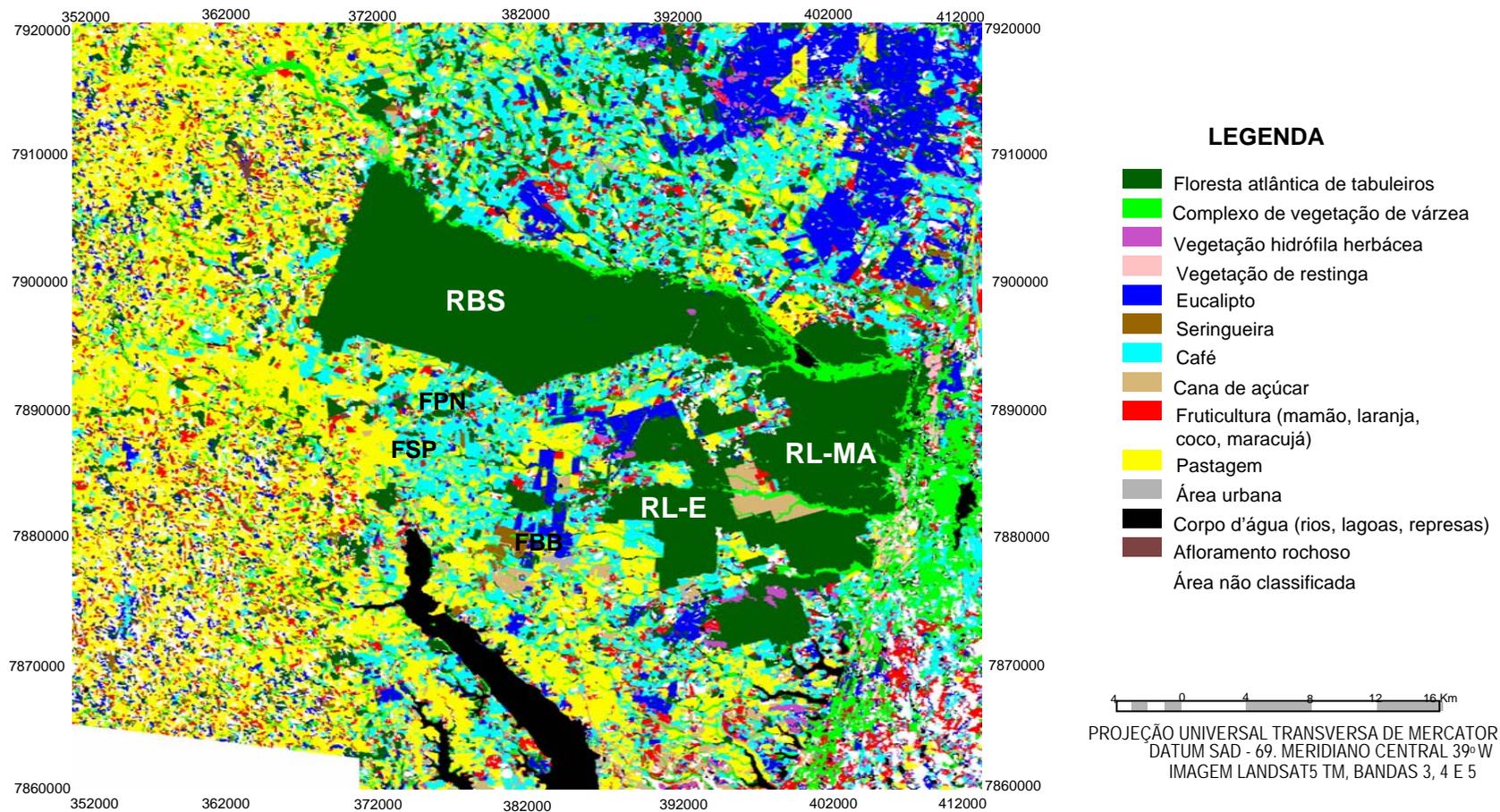


Figura 3.15. Mapa temático da vegetação e do uso do solo na área de estudo. RBS: Reserva Biológica de Sooretama; RL-MA: mata alta da Reserva Florestal de Linhares; RL-E: sítio próximo à entrada da Reserva Florestal de Linhares; FSP: Fragmento São Pedro; FBB: Fragmento Bioparque Bionativa; FPN: Fragmento Pasto Novo. Segundo Agarez (2002).

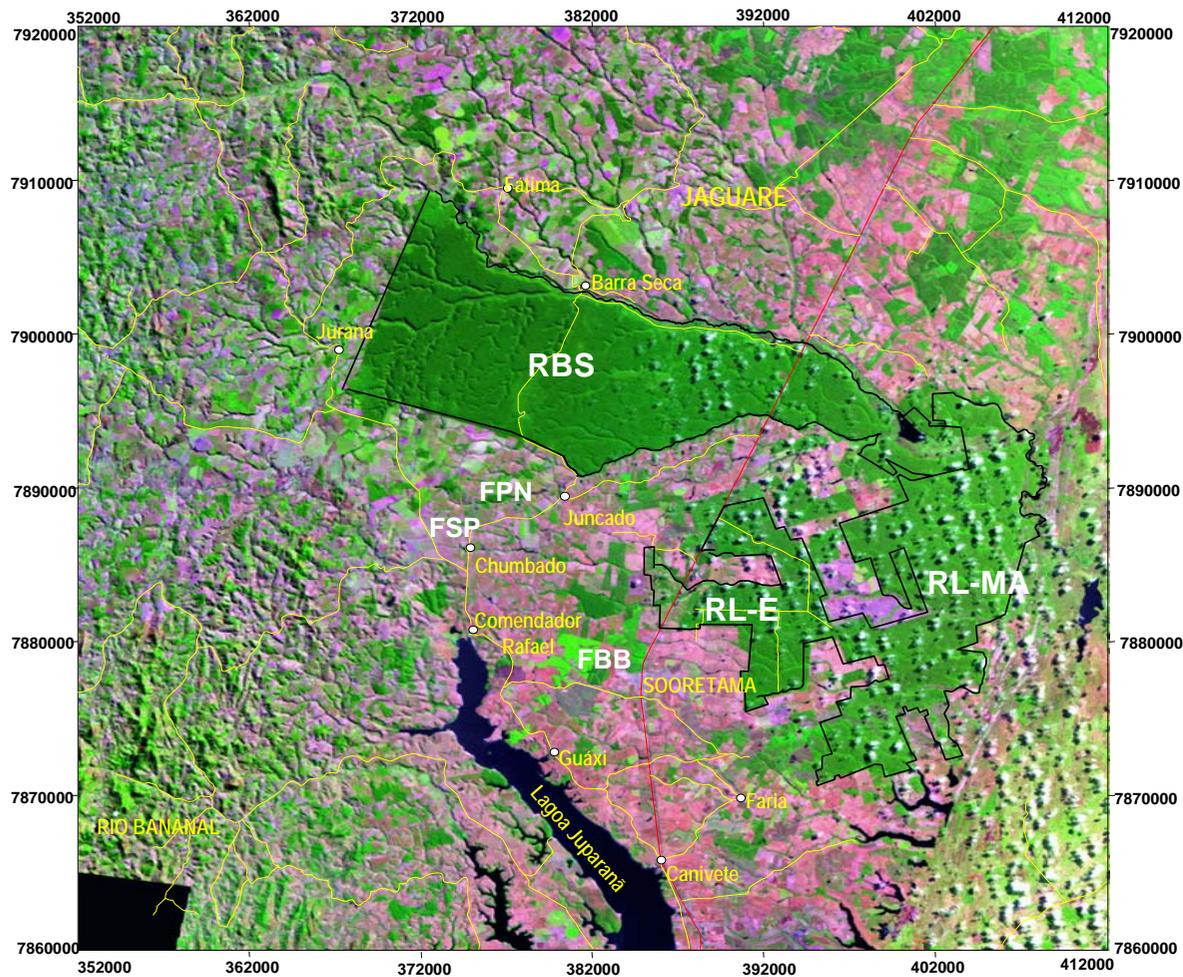
Além dessas áreas protegidas nas reservas, apenas em Sooretama existem 213 fragmentos florestais com área entre 1 ha a 200 ha. Mais da metade deste montante (118; 55,1%) corresponde a fragmentos com área de 1,1 a 5,0 ha; 43 (20,1%) fragmentos têm área entre 5,1 a 10 ha; 22 (10,3%) fragmentos têm área entre 10,1 a 20,0 e outros 22 (10,3%) têm área entre 20,1 a 50. Do total, apenas 9 fragmentos (i.é 4,2%) têm áreas superiores a 50 ha (AGAREZ, 2002). Não se dispõe de informações sobre os fragmentos florestais em Linhares (Figs. 3.15 e 3.16).

Em uma recente avaliação do Ministério do Meio Ambiente, estes remanescentes de florestas ao norte do rio Doce foram caracterizados como de extrema importância biológica para mamíferos – sendo que ainda encontram-se mamíferos de grande porte e de topo de cadeia trófica, como por exemplo, a onça pintada (*Panthera onça*) e a onça parda (*Puma concolor*) (ver também CHIARELLO, 1999, 2000) – bem como para répteis, invertebrados e para a flora em geral. Ainda segundo o mesmo documento, alguns táxons, como, por exemplo as aves, são muito pouco conhecidos nesta região. Este documento ressalta que se trata de uma região de extrema importância biológica, mas com altíssima pressão antrópica, a qual precisa ser melhor estudada e considerada em qualquer projeto de conservação da biodiversidade (MMA/SBF, 2000).

3.2. SÍTIOS DE ESTUDO

Os estudos da presente tese de doutorado foram realizados em seis sítios. Todos estão localizados nos Tabuleiros Terciários e fazem parte da Floresta de Tabuleiros, ou da Floresta Densa de Cobertura Uniforme, como é também conhecida. Três destes sítios correspondem a diferentes pontos da área nuclear, sendo que o primeiro encontra-se na Mata Alta da RFL (RL-MA), o segundo em uma área próxima à Entrada da RFL (RL-E), e o terceiro em uma área próxima à sede da RBS (RBS). Os três outros sítios são fragmentos florestais, que provavelmente foram isolados entre o final da década de 1950 e meados da década de 1960, período em que ocorreram as mais acentuadas modificações da paisagem desta região (Figs. 3.15 e 3.16). O Fragmento São Pedro (FSP) é o menor; o Fragmento Bioparque Bionativa (FBB) tem tamanho intermediário; e o Fragmento Pasto Novo (FPN) é o maior dos três (Tabela 3.2).

Os três sítios da área nuclear estão entre 15 e 20 km distantes entre si, sendo que a distância entre um e outro corresponde também a um afastamento do oceano e a um



PROJEÇÃO UNIVERSAL TRANSVERSA DE MERCATOR
 DATUM SAD - 69. MERIDIANO DE ORIGEM 39° W
 IMAGEM LANDSAT5 TM, BANDAS 3, 4 E 5

Figura 3.16. Localização dos sítios de estudo. RBS: Reserva Biológica de Sooretama; RL-MA: mata alta da Reserva Florestal de Linhares; RL-E: sítio próximo à entrada da Reserva Florestal de Linhares; FSP: Fragmento São Pedro; FBB: Fragmento Bioparque Bionativa; FPN: Fragmento Pasto Novo. Segundo Agarez (2002).

pequeno aumento da altitude. O sítio RL-MA, mais próximo do oceano, encontra-se a menos de 50 m de altitude, e o sítio RBS, no outro extremo, está entre 150 e 200 m de altitude. Da mesma maneira, os fragmentos FPN e FSP, que estão mais próximos à RBS, encontram-se em altitudes um pouco mais elevada do que FBB, mais próximo à RL-E. A localização dos sítios de estudo encontra-se na Fig. 3.16 e na Tabela 3.2.

As plantações de café e as pastagens representam o uso da terra predominante nos terrenos de tabuleiros do entorno da RBS e da RFL, embora em alguns pontos também sejam encontrados trechos de plantações de eucalipto e outros usos. No entorno do FSP e do FPN as plantações de café constituem o principal uso do solo. No FBB, encontra-se, de um lado, uma plantação de eucalipto e, de outro, algumas residências ainda instaladas sem qualquer infraestrutura, produto do direcionamento do crescimento urbano recente do município de Sooretama, cujos limites atuais já alcança as proximidades deste fragmento (Figs. 3.15, 3.16, 3.17 e Tabela 3.2).

O sítio RL-MA é o mais protegido, pois está a aproximadamente 5km de distância de qualquer margem externa à floresta e não existem registros de intervenções neste trecho de mata. Os sítios escolhidos na RL-E e na RBS estão a aproximadamente 150m e 500m das bordas, respectivamente. Para estes sítios também não existem registros de intervenção antrópica, mas não se pode descartar a proximidade da borda da floresta, facilitando a penetração de visitantes e outros efeitos de borda. Em ambas as reservas existem efetivos controles da entrada de visitantes, não havendo indicação de retirada de lenha, madeira, ou qualquer outro recurso florestal. A caça de aves e pequenos mamíferos também é baixa em ambas as reservas, sendo que, de acordo com CHIARELLO (1999; 2000), a pressão exercida pela caça é menor na RFL. Apenas pesquisadores e guardas florestais foram observados nos três sítios de estudo durante o período de realização da presente pesquisa (Tabela 3.2). Os três fragmentos, em contrapartida, são constantemente visitados e utilizados de diversas maneiras. Todos são recortados por vias de transportes e submetidos a diversos tipos de perturbações internas (Tabela 3.2; Fig. 3.18).

No que diz respeito à vegetação, os sítios de estudo foram escolhidos por representarem trechos da Floresta de Tabuleiros. As famílias arbóreas mais ricas em espécies são Leguminosae, Myrtaceae e Sapotaceae, famílias típicas da Mata Atlântica. A densidade de árvores com $DAP \geq 5\text{cm}$ é da ordem dos $1100 \text{ ind. ha}^{-1}$ e a riqueza de

Tabela 3.2 . Localização geográfica e principais características dos sítios de estudo.

Abreviação do Nome	Área Nuclear			Fragmentos		
	RBS	RFL Mata Alta RL-MA	RFL Entrada RL-E	Pasto Novo FPN	Bionativa Bioparque FBB	São Pedro FSP
Coordenadas geográficas	S 19° 03'20,7" W 40° 08'49,0"	S 19° 08'32,5" W 40° 03'37"	S 19° 08'16,5" W 40° 03'37"	S 19° 05'04,2" W 40° 10'39,8"	S 19° 11'20,2" W 40° 06'54,3"	S19°09'14,9" W 40° 11'34,3"
Topografia (altitude)	Suave Ondulado (entre 150 e 200m)	Suave (< 50m)	Suave (< 50m)	Suave Ondulado (entre 150 e 200m)	Suave Ondulado (próximo a 50 m)	Suave (entre 150 e 200m)
Distância aproximada ao corpo d'água mais próximo	1000m	1500m	150m	Na margem	0 m‡	250m
Área (ha) / Perímetro (km)	26.000 / 268,5 ^b	21.060,56 / 196,6 ^a	21.060,56 / 196,6 ^a	66,7 / 4,9 ^b grande	32,7 / 4,1 ^b médio	2,4 / 0,7 ^b pequeno
Distância da área nuclear (m)				3.470	4.000	7.150
Distância do sítio de estudo à borda (m)	> 500 < 1.000	5.000	500	>100	>100	>100
Predominante uso da terra adjacente	Café	Pastagens e café	Pastagens, hévea, eucalipto e outras espécies arbóreas	Café	<i>Eucalyptus</i> / área periurbana	Café / maracujá
Tipo de perturbação interna*	7	7	7	1,2,3,4,8	2,4,5,8	1,2,5,6,8

^a dados fornecidos por Renato de Jesus, gerente da RFL; ^b dados não publicados de Fernando Vieira Agarez, UFRJ; ^c Agarez (2002); † pontos na área nuclear; ‡ existem dois riachos no interior deste fragmento; * 1) estradas internas utilizadas por meios de transporte; 2) estradas internas usadas apenas por pedestres; 3) observação de extração de madeira; 4) indícios de extração de madeira em passado recente 2-4 anos; 5) observação de extração de lenha, troncos finos para cabos de ferramentas e outras plantas; 6) indícios de caça; 7) observação apenas de pesquisadores e guardas florestais; 8) observação de visitantes, caçadores, coletores de lenha ou madeira

Roseli Pellens



Roseli Pellens



Philippe Grandcolas



Andréia Kindel



Fig. 3.17. Os fragmentos florestais e alguns aspectos do uso do solo do entorno. Em cima, a borda do FSP e uma plantação de café produtiva à direita; no meio, duas imagens do FBB: de um lado, uma grande plantação de *Eucalyptus*, de outro, uma área desmatada mas não utilizada; abaixo, o FPN e uma recente plantação de café, evidenciando o solo totalmente destituído de folhagem e de troncos.

espécies varia entre 168 no FSP e 202 na RBS (Tabela 3.3; RIZZINI, 2000; AGAREZ, 2002).

De maneira geral, os fragmentos apresentam algumas características comuns seja da vegetação, seja do funcionamento do ecossistema, que os distinguem dos sítios da área nuclear, e evidenciam um efeito da fragmentação florestal. Neste sentido, dois pontos merecem destaque. O primeiro deles é a redução da riqueza específica e do número de indivíduos de todas as classes de tamanho da família Myrtaceae, o que denuncia uma exploração bastante efetiva das diferentes espécies desta família pela população local (AGAREZ, 2002).

O segundo ponto diz respeito às modificações nas formas de húmus, evidenciadas por um maior acúmulo de matéria orgânica nos fragmentos. Na RL-MA é da ordem de 4,0 ton.ha⁻¹ durante todo o ano (GARAY *et al.*, 1995; GARAY e KINDEL, 2001); na RBS, este varia entre 5,4 e 8,3 ton.ha⁻¹ no inverno e no verão, respectivamente; no fragmento FPN, é de 4,9 e 6,3 ton.ha⁻¹; no FSP 4,5 e 6,1 ton.ha⁻¹ (KINDEL, 2002). No FBB, esta quantidade parece ser um pouco menor. Uma amostragem feita no ano 2000, um ano extremamente chuvoso, mostra que no verão, exatamente no início das chuvas, havia cerca de 5.3 ton.ha⁻¹ acumulada sobre o solo, e no inverno esta quantidade estava reduzida a 3,1 ton.ha⁻¹ (dados não publicados¹). Para KINDEL (2001), o maior acúmulo de matéria orgânica nos fragmentos é também caracterizado pela existência permanente de uma camada F₂ (também registrada no FBB), a qual sugere que nos fragmentos há uma diminuição da velocidade de decomposição. Contudo, para confirmar uma redução desta velocidade são necessários dados sobre o aporte de matéria orgânica ao solo.

Ao comparar os resultados obtidos para os fragmentos com os de capoeira queimada e de extração, KINDEL (2001) constatou que os efeitos das intervenções antrópicas nos fragmentos não são tão intensos quanto os registrados nas capoeiras. Mesmo diante das perturbações, ambos os fragmentos conservam uma baixa relação C/N (em torno de 12,0), o que evidencia que as características de um húmus do tipo Mull Mesotrófico, observado tanto na RL-MA quanto na RBS, são mantidas.

¹ Estas amostragens foram feitas exatamente ao lado das amostras coletadas no estudo da comunidade de macroartrópodos edáficos, que será analisada no capítulo 4.

Philippe Grandcolas



Philippe Grandcolas



Philippe Grandcolas



Acima, duas imagens do FPN, uma estrada interna contornando árvores frondosas com uma capoeira nas bordas e uma espécie de bambu comum no sub-bosque deste fragmento; ao lado, uma imagem do interior da mata bem conservada do FBB; abaixo, uma imagem da floresta da RBS.

Roseli Pellens



Figura 3.18. Alguns aspectos do interior dos remanescentes florestais.

Considerando que as formas de húmus são indicadores do funcionamento dos ecossistemas, os resultados de K_{INDEL} (2001) revelam que a fragmentação florestal, com todas as suas perturbações associadas, leva a modificações no funcionamento do ecossistema, mas que estas não são tão intensas quanto em áreas intensivamente submetidas a extrativismo, como uma capoeira originada a partir da extração seletiva de madeira e uma capoeira resultante de corte e queima da vegetação.

Além destes padrões de modificação na composição florística e no funcionamento do ecossistema, comuns a todos os fragmentos, AGAREZ (2002) registrou que, no que diz respeito à vegetação, excetuando-se os padrões comuns acima citados, existem importantes diferenças entre o fragmento FPN e os fragmentos FBB e FSP. No primeiro, a riqueza específica, a diversidade, a área basal, bem como o número de espécies das principais famílias, são semelhantes aos registrados na RBS. Nos fragmentos FBB e FSP, em contraposição, a diversidade, a densidade, a área basal e o número de espécies das famílias mais importantes, são significativamente menores do que no FPN e na RBS, sendo apenas um pouco superiores às observadas em um fragmento submetido a intenso extrativismo (Tabela 3.3).

Analisando a densidade (ind.ha⁻¹) de indivíduos de diferentes classes de DAP (entre 05 e 10 cm; entre 10 e 20 cm; e maior do que 20 cm), AGAREZ (2002) demonstrou que no fragmento FSP há uma significativa redução do número de indivíduos por hectare de todas as classes de DAP. No FBB, a única exceção a este padrão diz respeito aos indivíduos com DAP entre 10 e 20 cm. Nesta classe são encontrados elevados números de indivíduos de *Joannesia princeps*, uma espécie pioneira, com madeira mole, dominante neste sítio. No FPN não são observadas tão marcantes diferenças em qualquer classe, sendo particularmente importante o elevado número de indivíduos com DAP > 20cm. Assim, no cômputo geral, o FSP e o FBB têm uma marcada redução da área basal, as quais correspondem a 18m².ha⁻¹, quanto comparados com o FPN e com a RBS, onde a área basal é da ordem de 27 e 30 m².ha⁻¹, respectivamente (Tabela 3.3).

Segundo AGAREZ (2002), estes dados sugerem que tanto o FSP quanto o FBB são fortemente submetidos ao extrativismo de madeira utilizada como lenha. No FPN, em contraposição, não são observadas tão marcantes diferenças de densidade ou de área basal dos indivíduos nas menores classes de diâmetro, o que sugere uma menor demanda para este fim.

Assim, com base em características da diversidade e da estrutura da comunidade arbórea, pode-se pressupor que existem marcadas diferenças de funcionamento dos remanescentes de ecossistemas resguardados nos distintos fragmentos desta paisagem.

Tabela 3.3. Caracterização da vegetação nos sítios de estudo. Os dados correspondem à parcela com vegetação em melhor estado de conservação de todos os sítios. Os dados da RFL–MA são de RIZZINI *et al.* (1997) e de RIZZINI (2000); os dados dos demais sítios são de AGAREZ (2002); ¹ dados referentes a uma superfície de 3750 m², o que corresponde a 3/8 de 1 ha; - não existem informações disponíveis.

	Área Nuclear			Fragmentos		
	RBS	RL- MA	RL- E	FPN	FBB	FSP
Nº de ind./ha	1356	1147	-	1214	1095	1071
Nº de espécies	202	146 ¹	-	197	185	168
Nº de gêneros	130	87 ¹	-	129	119	116
Nº de famílias	42	37 ¹	-	44	47	40
Diversidade H	4,51	4,26 ¹	-	4,66	4,41	4,46
Altura máxima (m)	45	40 ¹	-	42		38
DAP máximo (cm)	116	121 ¹	-	118		72
Área basal (m ² /ha)	30		-	27	18	18
				≈RBS	≤RBS	≤RBS
Nº de ind com DAP entre 05 e 10cm	865		-	774	607/347	726
				≈RBS	≤RBS	≤RBS
Nº de ind com DAP entre 10 e 20cm	357		-	288	369/300	250
				≤ RBS	≈ RBS	≤ RBS
Nº de ind com DAP maior que 20cm	137		-	152	119/136	95
				≈ RBS	≤ RBS	≤ RBS

3.2.1. Sítios de Estudo e as Pesquisas Desenvolvidas

Três estudos, buscando analisar a biodiversidade de artrópodos decompositores em diferentes escalas de organização foram desenvolvidos no presente trabalho: ao nível das comunidades taxonômicas foi estudada a comunidade de macroartrópodos edáficos; ao nível das comunidades evolutivas, a comunidade de Blattaria; ao nível de população, a população de *Monastria biguttata*. Na tabela 3.4. apresenta-se os sítios nos quais cada uma destas pesquisas foram realizadas.

Tabela 3.4. Sítios de estudo e as pesquisas desenvolvidas.

	Comunidade de Macroartrópodos Edáficos	Comunidade de Blattaria	População de <i>Monastria biguttata</i>
Reserva Biológica de Sooretama (RBS)	x	x	x
Reserva de Linhares -Mata Alta (RL-MA)		x	x
Reserva de Linhares - Entrada (RL-E)		x	
Fragmento Pasto Novo (FPN)	x	x	
Fragmento Bioparque Bionativa (FBB)	x	x	x
Fragmento São Pedro (FSP)		x	x

3.2.1. Sobre a Escolha dos Sítios de Estudo

A escolha correta do sítio de estudo é o fator determinante no sentido de validar as comparações e possibilitar a compreensão dos fatores que possam estar atuando na sobre a biodiversidade resguardada em cada um dos remanescentes florestais.

Este trabalho é parte de um conjunto de pesquisas que vem sendo realizado na região desde 1990, de forma que para cinco dos seis sítios já se tem resultados sobre a vegetação (RIZZINI, 2000; RIZZINI *et al.*, 1997; Louzada *et al.*, 1997; AGAREZ, 2002), formas de húmus e solo (GARAY *et al.*, 1995; GARAY e KINDEL 2001; KINDEL e GARAY, 2000; 2002; KINDEL 2001). Além disto também encontram-se resultados referentes à macroartrópodos edáficos (PELLENS e GARAY, 1999a,b), e à entomofauna (GRANDCOLAS e PELLENS 2002; PELLENS *et al.*, 2002; PELLENS e GRANDCOLAS, 2002) para alguns destes sítios. O sexto sítio de estudo é a parcela estabelecida na entrada da RFL (RL-E), no talhão 27, da referida reserva. Foi escolhido para o presente trabalho por apresentar características comparáveis e por estar localizado a uma distância intermediária entre a RFL-MA e a RBS.

No que diz respeito aos sítios estudados na presente pesquisa, a característica fundamental da escolha é a localização nas colinas dos Tabuleiros Terciários, de modo que todos sejam parte da Floresta de Tabuleiros. Outros fatores levados em consideração foram: 1) a situação topográfica, de forma a que os fragmentos possuam uma parte deles em área de topo das colinas dos tabuleiros, e mesmo estando a diferentes distâncias de cursos d'água, a vegetação onde as parcelas de estudo foram estabelecidas não seja diretamente afetada; 2) a existência do dossel de 20 metros, mesmo se descontínuo e a presença de árvores emergentes; 3) a presença de áreas pouco modificadas, i.e., com espécies climácicas, sub-bosque e parte do dossel; 4) a possibilidade de fácil trânsito no terreno, o que caracteriza uma distância de bordas perturbadas que geralmente têm grande densidade de cipós; 5) no caso dos fragmentos, a distancia à área nuclear, não ultrapassando o raio de 10 km; 6) o tamanho, escolhendo-se fragmentos de três classes de tamanho (um pequeno – FSP, um médio – FBB, e um grande – FPN); 7) a forma não demasiado comprida, que é própria dos “para-ventos”, para evitar efeitos de borda demasiado significativos em relação ao tamanho; 8) a relação com os produtores rurais proprietários dos fragmentos, de maneira a garantir

uma certa segurança para a continuidade do trabalho e uma certa probabilidade de conservação dos mesmos.

5. A COMUNIDADE DE BLATTARIA

5.1. INTRODUÇÃO

Entre os artrópodos edáficos encontram-se espécies da ordem Blattaria, um grupo de insetos essencialmente detritívoro, que coloniza todos os tipos de hábitat onde haja alguma acumulação de matéria orgânica em decomposição (ver, por exemplo, GRANDCOLAS, 1994a,b e a revisão de GRANDCOLAS, 1999). Este táxon se distribui em virtualmente todos os ecossistemas terrestres mas com maior diversidade e abundância em regiões tropicais (GRANDCOLAS, 1999). Compreende mais de 4.000 espécies descritas, porém a cada nova localidade estudada em regiões tropicais é muito comum encontrar altíssimo percentual de espécies novas (P. Grandcolas *com. pess.*). Apesar do elevado número total de espécies, sua riqueza regional não é tão alta, ficando, geralmente, abaixo de uma centena (GRANDCOLAS, 1994b).

Como ocorre com a maior parte dos insetos menos ricos em espécies, contrariamente ao que acontece com Coleoptera e Lepidoptera, por exemplo, ou cuja importância nos processos do ecossistema não é tão marcante, como é o caso dos cupins e das formigas, as baratas raramente são usadas como modelos em estudos ecológicos e apenas recentemente sua ecologia começa a ser mais bem conhecida (SCHAL e BELL 1986; GRANDCOLAS, 1991; 1993a,b; 1994a,b,c; 1995; 1996a; 1997a,b; GRANDCOLAS e DELEPORTE, 1994). Portanto, exceto pelos resultados que vêm sendo obtidos no transcorrer da presente pesquisa (PELLENS *et al.*, 2002; PELLENS e GRANDCOLAS, 2002), nada se sabe sobre as respostas deste táxon à fragmentação florestal.

Mesmo assim, a ordem Blattaria tem um conjunto de características que a torna um modelo muito interessante para o estudo dos efeitos da fragmentação florestal sobre a biodiversidade de decompositores. É um grupo de insetos não excessivamente pobre mas também não muito rico em espécies, o que permite tanto um conhecimento mais profundo sobre a composição e riqueza específica como estudos quantitativos utilizando métodos estatísticos para a comparação de comunidades. Do ponto de vista ecológico, todas as espécies estão

relacionadas à decomposição da matéria orgânica, logo as funções que desempenham no ecossistema são bem definidas. Entretanto, as espécies coexistem no interior do ecossistema ocupando uma grande diversidade de nichos espaciais, o que permite uma medida da diversidade de nichos e de micro-habitats a partir da riqueza de espécies.

Quanto às metodologias, o tamanho corporal é suficientemente grande para possibilitar a realização de uma separação preliminar a olho nu, ou com o uso de instrumentos microscópicos bastante básicos, o que permite uma primeira análise dos resultados em laboratórios de campo e alguns ajustes metodológicos à medida que os dados vão sendo coletados. Além disso, ao contrário do que ocorre com muitas espécies de borboletas, aves, mamíferos e plantas, que são utilizados pela população que vive próxima aos fragmentos, as espécies florestais de Blattaria não têm nenhum valor econômico, prático ou estético. Tampouco causam algum impacto negativo nas plantações do entorno das florestas, como pode ser o caso das formigas, por exemplo. Portanto, não se trata de um táxon que atraia a atenção das pessoas e, deste modo, não existe nenhuma base que leve a pressupor que as populações naturais de Blattaria são afetadas impactos decorrentes da maior possibilidade de penetração do homem na floresta em busca desta ou daquela espécie. Assim, a exclusão dos possíveis impactos diretos sobre a comunidade possibilita estudar exclusivamente os efeitos associados ao processo de fragmentação.

O conjunto de características mencionadas acima confere à comunidade de Blattaria a possibilidade de se constituir em um excelente modelo para avaliar os efeitos da fragmentação florestal sobre uma comunidade taxonomicamente aparentada, o que implica em um estudo comparativo da riqueza e da estrutura das comunidades em fragmentos e em sítios na área nuclear. Como a maioria dos estudos dos efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades se baseiam na Teoria da Biogeografia de Ilhas, parece necessário em uma primeira etapa, confrontar este enfoque ao conjunto das teorias ecológicas que dizem respeito à organização das comunidades. Em uma segunda etapa, considerando a hipótese central do presente trabalho, se faz necessário interpretar o conjunto dos resultados, não somente em relação aos aspectos ecológicos, mas também no que diz respeito às formas de uso expressas na dinâmica da paisagem.

Assim, os objetivos do presente capítulo são:

- 1) examinar o conjunto das teorias ecológicas que possibilitem analisar os efeitos da fragmentação florestal sobre a riqueza específica;
- 2) propor um modelo conceitual do status da biodiversidade;

- 3) com base no modelo conceitual proposto, verificar quais os mecanismos de organização desta comunidade que se aplicam à fragmentação real, na escala da paisagem.

5.1.1. Os modelos teóricos para o estudo da riqueza específica

A base subjacente aos modelos teóricos utilizados nos estudos da fragmentação florestal vem do pressuposto clássico em ecologia de comunidades de que o número de espécies de um grupo taxonômico tende a aumentar com o aumento da área (ARRHENIUS, 1921; WILLIAMS, 1943; PRESTON, 1960, 1962a,b; WILLIAMS 1943; MACARTHUR e WILSON, 1963; 1967; CONNOR e McCOY, 1979; HAILA, 1983; McGUINNESS, 1984a).

Segundo CONNOR e McCOY (1979), HAILA (1983) e McGUINNESS (1984), existem quatro hipóteses para explicar este padrão: (1) a Hipótese da Amostragem ao Acaso; (2) a Hipótese da Diversidade de Hábitats; (3) a Teoria de Biogeografia de Ilhas ou do Equilíbrio Insular, também conhecida como Hipótese da Área *per se*; (4) a Hipótese das Perturbações.

5.1.1.a . A hipótese das Amostragens ao Acaso

A Hipótese das Amostragens ao Acaso foi formulada sob a denominação de Modelo e Hipótese das Amostragens ao Acaso, por ARRHENIUS (1921). Posteriormente, CONNOR e McCOY (1979) a denominaram Hipótese da Amostragem Passiva e COLEMAN (1981), de Hipótese da Amostragem ao Acaso.

Foi a primeira formulada e é a mais simples de todas. Propõe que todos os indivíduos da comunidade estão localizados ao acaso e que, portanto, a chance de coletar qualquer espécie em uma amostra é uma função do tamanho da amostra e do número de indivíduos daquela espécie na comunidade (ARRHENIUS, 1921). Nesta perspectiva, fragmentos menores são amostras ao acaso de áreas contínuas maiores e o efeito da fragmentação do hábitat no tamanho populacional é apenas relacionado à perda de hábitats, sendo que a área e o isolamento não influenciam o tamanho populacional na paisagem (ver também ANDRÉN, 1996).

Em síntese, este enfoque pressupõe que o número de espécies está exclusivamente relacionado com a escala espacial e que o hábitat das espécies é caracterizado pela repetição de um mesmo motivo estrutural.

Para CONNOR e McCOY (1979), McGUINNESS (1984a), HAILA (1983) e ANDRÉN (1994a,b; 1996; 1999) a idéia de que a relação espécie-área é meramente um fenômeno de amostragem

deve ser considerada uma Hipótese Nula, e todas as hipóteses invocando processos biológicos devem ser consideradas hipóteses alternativas. Lembremos, porém, que a homogeneidade de hábitat está subsumida nesta hipótese.

5.1.1.b. A hipótese da Diversidade de Hábitat

A Hipótese da Diversidade de Hábitat surgiu a partir de uma tentativa de WILLIAMS (1943) para explicar, ao invés de simplesmente modelar ou interpretar, a relação espécie-área.

Williams pegou da literatura 227 observações de números de espécies de angiospermas em áreas variando entre 10 cm² e cerca de 10⁸ km², i.e., o tamanho do continente americano. Segundo este autor, a relação resultante pode ser dividida em três regiões de uma curva espécie-área. A primeira cobre a amplitude de área de 10 cm² a 1 hectare (0,01km²). Nesta amplitude, WILLIAMS (1943) achou que o melhor ajuste dos dados seria dado pelo Modelo Exponencial, o que entendeu ser resultado da distribuição ao acaso das espécies em relação ao aumento da área.

A segunda região da curva compreende os resultados das observações em área entre 0,01 km² e 10⁷ km², i.e., o tamanho de um continente médio. Estas observações se ajustaram melhor ao Modelo Função Potência, o qual WILLIAMS (1943) considerou como resultante da adição de ... *“novas condições ecológicas ... e maior variedade de formações ecológicas devido ao clima, solo, inclinação e outras causas diferenciadoras”*. Assim, presumiu que a área atuava através da adição de novos hábitats e por esta razão esta explicação é atualmente chamada a Hipótese da Diversidade de Hábitat (CONNOR e MCCOY, 1979).

A terceira região detectada por WILLIAMS (1943) era também melhor ajustada pelo Modelo Função Potência mas com uma inclinação maior. Esta maior inclinação representava a adição de áreas, os continentes, com suas histórias evolutivas diferenciadas. Segundo WILLIAMS (1943), apesar de ter apenas dois pontos, esta terceira região também resulta da diversidade de hábitat, porém em uma escala maior.

Para MCGUINNESS (1984a), é esperado que a Hipótese da Diversidade de Hábitat dê origem a uma curva ajustada ao Modelo Função Potência, mas até hoje não foi demonstrado que o Modelo Função Potência corresponda exclusivamente a mecanismos relacionados com a heterogeneidade de hábitats no determinismo da riqueza em espécies.

Cabe ressaltar, entretanto, que o que estes autores denominam de efeito de diversidade de hábitat é, na realidade, o efeito da distribuição de um conjunto de fatores que vai permitir a coexistência de espécies, ou seja, ela expressa a diversidade do conjunto de recursos disponíveis

para uma espécie, o que, em termos ecológicos atuais, significa diversidade de nichos (Quadro 2.1).

5.1.1.c. A Teoria de Biogeografia de Ilhas ou Teoria do Equilíbrio Insular ou a Hipótese de Área *per se*

A terceira hipótese, a Teoria do Equilíbrio Insular ou Teoria da Biogeografia de Ilhas (PRESTON, 1960, 1962a,b; MACARTHUR e WILSON (1963; 1967), também denominada Hipótese de Área *per se* por CONNOR e MCCOY (1979), é a mais comumente aplicada às variações da riqueza de espécies decorrentes da fragmentação florestal.

Esta teoria tem origem nos trabalhos de PRESTON (1960, 1962a,b) sobre a distribuição das abundâncias relativas das espécies e as curvas espécie-área esperadas. Tal como proposta por MACARTHUR e WILSON (1963; 1967) postula que o número de espécies de um dado táxon em uma ilha seria o resultado de um equilíbrio dinâmico entre as taxas de imigração e de extinção de espécies. A teoria pressupõe que as taxas de imigração são dependentes da distância da ilha a uma fonte de espécies mas independente do tamanho da ilha. As taxas de extinção são inversamente proporcionais aos tamanhos das populações, tamanhos, por sua vez, diretamente proporcionais à área.

O equilíbrio entre imigração e extinção é dinâmico porque, embora o número de espécies se mantenha constante, a identidade das espécies pode se alterar ao longo do tempo, sendo que a velocidade desta mudança ou *turnover* caracteriza distintas comunidades.

Com base nesta hipótese, o Modelo Função Potencial indica que a ilha encontra-se em equilíbrio. A explicação biológica para que a relação não seja linear obedece a duas razões distintas: em primeiro lugar, porque as espécies têm possibilidades de dispersão diferenciadas, de maneira que as boas dispersoras colonizam imediatamente e as com maiores dificuldades de dispersão podem demorar muito a chegar. A Segunda razão refere-se à probabilidade de extinção, que aumenta exponencialmente com a competição difusa, a qual aumenta mais que proporcionalmente que o número de espécies (Fig. 5.1).

Ilhas menores não apenas têm menos espaço para acomodar muitas espécies, como são também menos conspícuas, sendo mais dificilmente encontradas pelos colonizadores, de maneira que também recebem menos imigrantes. Em ilhas pequenas e com muitas espécies as interações negativas são mais intensas e, então, as taxas de extinção, maiores. Assim, o balanço entre baixa imigração e alta extinção leva proporcionalmente a um menor número de espécies em ilhas

menores. O mesmo raciocínio se aplica para a situação de isolamento: quanto mais perto uma ilha está da fonte de imigrantes, maior a taxa de imigração, de modo que, se as taxas de extinção forem constantes, ilhas mais próximas têm mais espécies que ilhas mais distantes (Fig. 5.1.A).

BROWN e KODRICK BROWN (1977), introduziram um refinamento na teoria de MACARTHUR e WILSON: o *rescue effect* ou efeito da recolonização. Este modelo modificado prevê que quando a imigração é suficientemente alta, ela reduz a taxa de extinção porque (1) a chegada de novos imigrantes tende a aumentar a variabilidade genética e demográfica da população e assim reduzir a probabilidade de extinção; (2) a alta taxa de imigração também terá um efeito estatístico reduzindo a aparente taxa de extinção simplesmente porque diminui a probabilidade de uma espécie estar ausente em qualquer amostragem. Logo, com a modificação de BROWN e KODRICK BROWN (1977), uma ilha pequena e longe teria menos espécies do que uma ilha grande e longe, que, por sua vez, teria menos espécies do que uma ilha pequena e próxima. A ilha com maior riqueza de espécies seria aquela que é grande e que está próxima (Fig. 5.1.B).

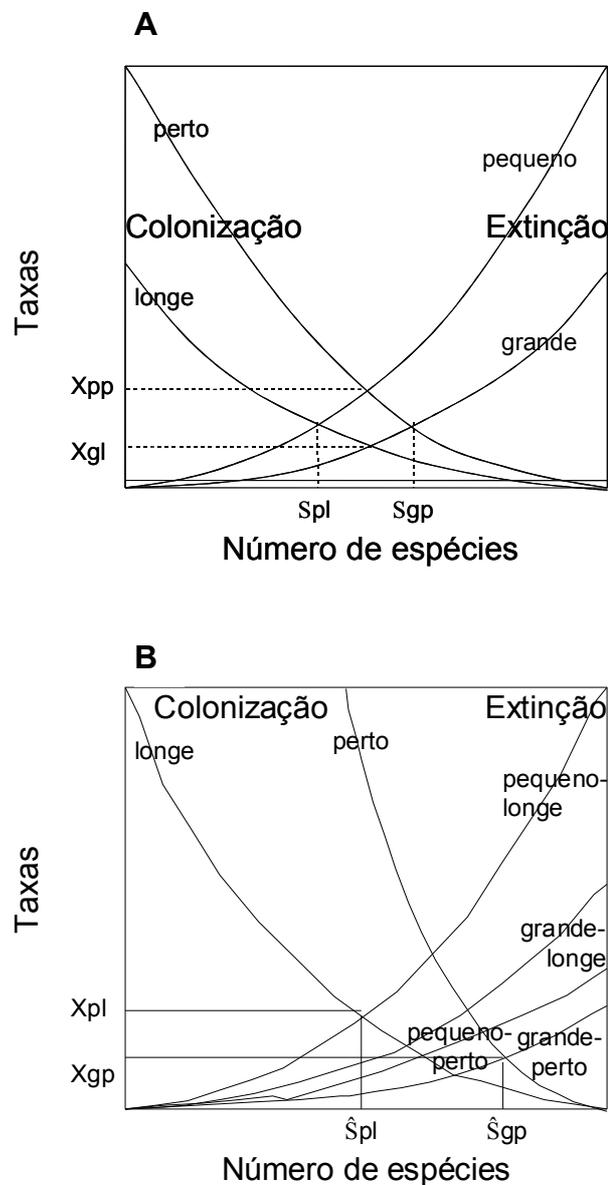


Figura 5.1. A) O modelo de equilíbrio insular proposto por MacArthur e Wilson (1967). B) Modelo modificado por Brown e Kodrick-Brown (1977). Em A) as taxas de extinção e colonização são uma função da área e do isolamento da ilha, respectivamente. Em B) foi incorporado o efeito de recolonização da imigração nas taxas de extinção. Tanto em um modelo quanto no outro a intersecção das curvas pode ser extrapolada da abcissa à ordenada para obter o número de espécies (\hat{S}) em equilíbrio e a taxa de *turnover* (X). Observe que os dois modelos prevêem a mesma ordem relativa de números de espécies, mas diferentes taxas de *turnover*.

5.1.1.d. A Hipótese das Perturbações

A quarta hipótese, a Hipótese das Perturbações, foi proposta isoladamente por Rutzler (1965) *apud* McGUINNESS (1984a), SOUSA (1984), OSMAN (1977) e McGUINNESS (1984b). Esta hipótese assume que perturbações são eventos que reduzem a diversidade de uma área e que as perturbações são mais severas em ilhas menores, nas quais menos abrigos estão disponíveis. Assim, a frequência e a intensidade das perturbações aumenta ao diminuir a área de uma ilha e, com isso, contribui para que as espécies sejam mais rapidamente extintas. Segundo McGUINNESS (1984a), esta hipótese tem sido geralmente deixada de lado nos estudos das relações espécie-área.

5.1.1.e. Qual Modelo?

CONNOR e McCOY (1979) e McGUINNESS (1984a) realizaram uma revisão bastante completa da literatura sobre as relações espécie-área. Ao examinar diversos trabalhos que procuravam as curvas que melhor se ajustavam a dados que sustentavam estas hipóteses, demonstraram que a curva do Modelo Função Potencial tem sido utilizada para provar que a Teoria do Equilíbrio Insular é correta e que a curva exponencial é mais usada para explicar a Hipótese da Amostragem ao Acaso. Apesar disso, estes autores concluem que estas expectativas foram demonstradas inválidas em muitos casos e que o ajuste a um tipo particular de curva espécie-área não testa por si só nenhuma das hipóteses descritas. Porém, estes autores são unânimes em concluir que as curvas cumulativas de espécies podem ter bastante significado, se utilizadas para comparar a riqueza relativa de espécies entre comunidades.

Uma outra questão proposta primeiramente por CONNOR e McCOY (1979) e examinada em seguida por McGUINNESS (1984a) é se existe uma base teórica única para explicar a relação espécie-área. O resultado mais conclusivo destas pesquisas é que as quatro hipóteses acima foram comprovadas verdadeiras em alguns estudos mas não em todos. Com base nisto, estes pesquisadores concluíram que cada um dos quatro mecanismos questionados é provavelmente importante na determinação da correlação entre o número de espécies e a área em uma ou outra comunidade, apesar de ser muito difícil separá-los na prática.

Mesmo diante destas evidências, a maioria dos estudos sobre a fragmentação florestal é desenhada simplesmente para testar a Hipótese do Equilíbrio Insular ou Hipótese de Área *per se*. Não se deve esquecer que o “Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais”, que gerou

grande parte da literatura sobre fragmentação florestal, foi concebido para testar a Teoria da Biogeografia de Ilhas (BIERREGAARD *et al.*, 1992; GASCON *et al.*, 2001). Logo, mesmo que deste projeto tenha resultado um grande conjunto de literatura sobre efeito de borda, efeitos de área e outros aspectos relacionados à área e ao isolamento dos fragmentos, a hipótese de fundo destes projetos sempre é a Teoria da Biogeografia de Ilhas.

A focalização praticamente exclusiva nos problemas emergentes da Teoria da Biogeografia de Ilhas fecha a possibilidade de estudar a fragmentação florestal em paisagens nas quais as dimensões humanas se entrecruzam com as variáveis biológicas. Em uma paisagem como a da região norte do rio Doce no Estado do Espírito Santo, os fragmentos florestais não representam meras ilhas de áreas distintas e isoladas. São, todavia, parte da dinâmica da paisagem, sendo, por isso, visitados e submetidos a diversos tipos de exploração, o que pode configurar em perturbações sobre a biota resguardada nestes fragmentos (cf. Tabela 3.2). Além disso, tanto os fragmentos quanto a floresta contínua fazem parte de uma paisagem heterogênea, cuja origem está estritamente ligada à produção do espaço na região. Ainda, fatores mesológicos e biológicos são igualmente responsáveis pela heterogeneidade, tanto do conjunto de fragmentos quanto da área nuclear. Exemplos disto são: o gradiente de distância do oceano, as diferenças topográficas e diversas interações de caráter biológico, tais como a área de vida das espécies vegetais e os mecanismos de dispersão (cf. Tabelas 3.2 e 3.3).

Em vista disto, estudar os efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades requer um esforço no sentido de separar a contribuição dos diferentes mecanismos a fim de melhor compreender a diversidade biológica resguardada nesta paisagem.

5.1.2. Composição específica em relação às características biológicas e ecológicas das diversas espécies componentes da comunidade

Um aspecto essencial que precisa ser levado em consideração nos estudos dos efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades evolutivas ou aparentadas taxonomicamente é a composição específica, expressa não apenas pela listagem de espécies mas também pelo conjunto de características das espécies que são afetadas pelos distintos mecanismos. Neste sentido, uma maneira de abordar o problema é através da verificação das características das espécies que serão extintas em função da redução da área dos fragmentos. Tanto pela Teoria da Biogeografia de Ilhas quanto pela Hipótese das Amostragens ao Acaso é esperado que as espécies raras sejam mais suscetíveis à extinção local. No primeiro caso, porque a baixa

densidade aumenta a probabilidade de extinção. No segundo caso, porque as espécies raras têm maior probabilidade de serem excluídas ao acaso. Pela Hipótese da Diversidade de Hábitat, parece que as espécies mais suscetíveis à extinção são aquelas especializadas em tipos particulares de habitats, ou que ocupam nichos restritos, de maneira que uma vez que estes são destruídos ou perturbados, podem ser extintas. Pela Hipótese das Perturbações, as espécies mais suscetíveis à extinção seriam aquelas mais sensíveis às perturbações, como, por exemplo, as espécies de interior de floresta (CONNOR e MCCOY, 1979; HAILA, 1983; MCGUINNESS, 1984a; ANDRÉN, 1994a,b; 1996; 1999).

Uma abordagem freqüentemente usada para entender as mudanças na composição de espécies com o isolamento é a das funções de incidência de DIAMOND (1975). Este autor notou que a distribuição das espécies com relação à área e ao número de espécies da ilha não é aleatório e que existe uma relação entre a probabilidade de ocorrência de cada espécie e a riqueza em espécies das comunidades onde tais espécies se inserem.

Com isso, demonstrou que existem diferenças de incidência das espécies em função da área e da riqueza específica das comunidades: certas espécies ocorrem com mais freqüência em comunidades pobres, as *supertramp*; outras em comunidades de riqueza intermediária, as *tramp*; e outras apenas em comunidades com elevada riqueza de espécies, as *high S*. As *supertramp* são espécies generalistas, podendo ser cosmopolitas; as *tramp* são intermediárias e as *high S* geralmente são espécies de níveis tróficos mais altos, ou que têm tamanho de corpo maior, ou com alto grau de especialização – geralmente entendidas como *K* estrategistas (como, por exemplo, mamíferos carnívoros) (DIAMOND, 1975; GILPIN e DIAMOND, 1984).

Um outro tipo de distribuição não casual, chamada de estrutura de subconjuntos concêntricos, ficou evidenciado a partir deste trabalho e passou a fazer parte das reflexões científicas a partir da década de 1990. DIAMOND (1975) usou as funções de incidência para agrupar as espécies quanto à ubiquidade – espécies *supertramp*, *tramp* e *high S* – e demonstrou padrões concêntricos na distribuição destes grupos.

O fundamento desta teoria é o seguinte: se existem fortes correlações entre a relação espécie-área e os padrões concêntricos, então fragmentos menores provavelmente terão subconjuntos mais redundantes e depauperados do que fragmentos maiores. Assim, a análise dos subconjuntos concêntricos pode ser importante para descrever a composição específica, podendo ser utilizada para identificar as espécies mais suscetíveis à extinção e trazer informações mais aprofundadas para as análises dos efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades

(PATTERSON e ATMAR, 1986; PATTERSON, 1990; WORTHEN, 1996; LEITNER e ROZENZWEIG, 1997; HONNAY *et al.*, 1998; ANDRÉN, 1994a; CAM *et al.*, 2000).

5.1.3. A elaboração de um modelo conceitual para avaliar os efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades na escala da paisagem

Conforme explicitado anteriormente, existem diversas evidências que indicam que a fragmentação florestal provoca efeitos negativos que podem levar à redução da biodiversidade (cf. 2.5 e 5.1.1). Com base nestas evidências é possível formular quatro hipóteses gerais sobre os efeitos da fragmentação sobre as comunidades:

- 1ª Hipótese: H₀: As comunidades dos fragmentos não são afetadas pelas perturbações gerais associadas à fragmentação florestal;
H₁: As comunidades dos fragmentos são afetadas pelas perturbações gerais associadas à fragmentação florestal
- 2ª Hipótese: H₀: A comunidade se distribui ao acaso, de maneira que a riqueza em espécies não é afetada por efeitos de *Área per se*;
H₁: A riqueza específica da comunidade é determinada pelo Efeito de *Área per se*;
- 3ª Hipótese: H₀: A comunidade se distribui ao acaso, de maneira que a riqueza em espécies não é afetada por efeitos de Amostragem ao Acaso;
H₁: As comunidades dos fragmentos são amostras aleatórias da comunidade da área nuclear.
- 4ª Hipótese: H₀: As diferenças encontradas entre os sítios são meramente resultantes de efeitos de *área per se* ou de amostragem ao acaso;
H₁: O efeito da Heterogeneidade de Recursos na Paisagem é o fator determinante das diferenças de riqueza entre sítios.

De maneira geral, estes efeitos podem ser reunidos em dois grupos. O primeiro grupo inclui aqueles referentes às perturbações gerais associadas à fragmentação florestal. No segundo grupo encontram-se os efeitos relacionados à redução da área, os quais podem ser explicados pela Hipótese de *Área per se*, pela Hipótese das Amostragens ao Acaso e pela Hipótese da Diversidade de Recursos na Escala da Paisagem. Além destes, existe também o problema do isolamento, que, em si, não afeta o fragmento, mas que pode reduzir a probabilidade das

populações se manterem, devido à redução da taxa de migração e à diminuição do fluxo e do movimento dos indivíduos (cf. 5.1.1.c e Fig. 5.1.A,B).

Com o objetivo de produzir uma base conceitual para possibilitar o estudo da fragmentação florestal em paisagens reais, foi elaborada a seguinte proposta metodológica para separar estes diferentes efeitos sobre a comunidade de Blattaria dos remanescentes da Mata Atlântica de Tabuleiros.

O primeiro passo deste modelo consiste em separar os efeitos das perturbações gerais associadas à fragmentação florestal dos efeitos relativos à área.

Considerando que a hipótese mais simples que se pode formular a respeito das perturbações associadas à fragmentação florestal é de que estas atuam de maneira semelhante em uma mesma área, parece razoável supor que os efeitos das perturbações sobre as comunidades podem ser medidos através da comparação de parcelas, ou esforço amostral, de tamanho similar em fragmentos e em sítios da área nuclear. Com base nisto, propõe-se então comparar diversos parâmetros da comunidade: riqueza específica, densidade, número de espécies mais abundantes, abundância relativa, diversidade e a composição específica relativa às características biológicas e ecológicas das diversas espécies. Assim, se não forem detectadas diferenças entre fragmentos e sítios na área nuclear, constata-se que as perturbações associadas à fragmentação não estão interferindo na estrutura e composição da comunidade, ou seja, H_0 é aceita. Se, por outro lado, para uma mesma área amostral, forem registradas diferenças entre fragmentos e sítios da área nuclear, obtém-se uma indicação de que os efeitos das perturbações contribuem para as características das comunidades isoladas, rejeitando-se H_0 .

Se H_0 for aceita, i.e., se não forem constatadas diferenças entre parcelas de tamanho semelhante entre o conjunto de fragmentos e o de sítios da área nuclear, torna-se possível, então, avaliar os efeitos relativos à área sobre a riqueza específica da comunidade.

A primeira etapa consiste na verificação da existência de efeitos gerais relacionados à área. Para isto, é necessário simplesmente testar se o somatório das amostras do conjunto de sítios estudados, seja em fragmentos, seja nos sítios da área nuclear, apresenta um número de espécies significativamente superior do que aquele observado em cada sítio isoladamente.

Se a resposta for negativa, demonstra-se claramente que não existe qualquer efeito de área atuando sobre as comunidades dos fragmentos, seja efeito de Área *per se*, ou de Amostragem ao Acaso, ou da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem. Se, por outro lado, o somatório de amostras do conjunto de sítios revelar um aumento da riqueza específica pode-se então esperar dois resultados: o primeiro deles é que se trata de uma simples resposta ao

Efeito de Área *per se* ou de Amostragem ao Acaso; o segundo resultado possível é que o aumento do número de espécies se deve ao aumento da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem, que é um fator possível associado ao aumento da área.

A verificação do efeito de Área *per se* ou de Amostragem ao Acaso sobre a riqueza específica de um conjunto de sítios na paisagem pode ser feita através da comparação de diferentes números de amostras misturadas do conjunto de sítios (Fig. 5.2). Se a adição de amostras obtidas aleatoriamente nos diferentes sítios resultar em um aumento do número de espécies, constata-se um efeito de Área *per se* ou de Amostragem ao Acaso, ou, ainda, um efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem. Se não for registrado um aumento do número de espécies com a área refuta-se a hipótese de que o efeito de Área *per se* é determinante da riqueza da comunidade, mas não a da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem.

A separação destes efeitos sobre a riqueza específica das comunidades não é nada trivial, e, talvez por isso mesmo, nunca foi levada em consideração em estudos de fragmentação florestal. De acordo com CONNOR e MCCOY (1979), *parece plausível que a hipótese da diversidade de habitats* [aqui denominada Hipótese da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem] *possa ser testada ao verificar áreas com tamanhos iguais e vários números de habitats...*

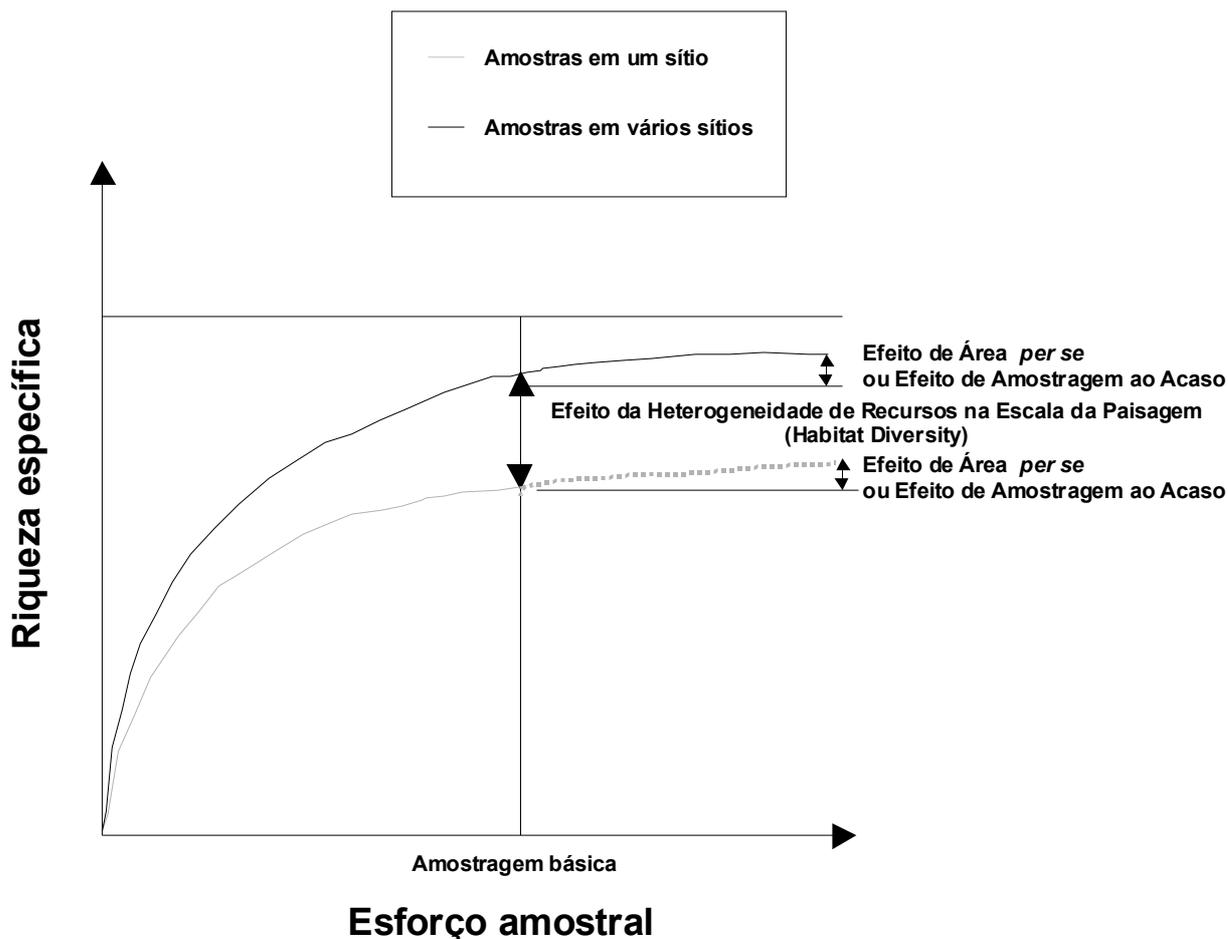


Figura 5.2. Modelo conceitual utilizado para a separação dos efeitos de *Área per se* ou de Amostragem ao Acaso dos efeitos da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem.

Com base nisto, propõe-se a comparação das amostras de cada sítio com misturas aleatórias e proporcionais de amostras de diferentes sítios da mesma categoria, i.e., diferentes fragmentos ou diferentes sítios da área nuclear para separar estes dois efeitos (Fig.5.2). Desta maneira, uma vez mantida fixa a área amostral, se o número de espécies das amostras misturadas de diferentes sítios for superior ao número de espécies de cada sítio isoladamente, verifica-se o efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem sobre a riqueza específica da comunidade.

Por outro lado, se as diferenças não forem significativas rejeita-se a hipótese da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem (Fig. 5.2.).

Por este modelo é impossível separar os efeitos de *Área per se* e da Amostragem ao Acaso. Entretanto, cabe lembrar que a Hipótese de Amostragem ao Acaso pressupõe a homogeneidade dos habitats.

5.2. MATERIAIS E MÉTODOS

5.2.1. Sítios de Estudo

O estudo da comunidade de Blattaria foi realizado em três sítios na área nuclear e em três fragmentos, em duas datas distintas: a primeira em março-abril e a segunda em novembro de 2000. Em março-abril de 2000, foram amostrados dois sítios na área nuclear e dois fragmentos. Após a análise dos dados obtidos nesta primeira amostragem, verificou-se a necessidade de incluir mais um fragmento e mais um sítio de estudo na área nuclear. Assim, na amostragem de Novembro de 2000 dois novos sítios foram amostrados (ver Tabela 5.1). A escolha de duas datas diferentes teve por objetivo obter informações complementares sobre a comunidade, possibilitando coletar espécies que são mais abundantes seja numa estação seja em outra e de compreender igualmente estabelecendo uma relação entre jovens e adultos.

Tabela 5.1. Sítios de estudo e número de amostras obtidas em cada período de amostragem.

	Março-Abril 2000	Novembro 2000	Total
RBS	14	12	26
RL – MA	15	12	27
RL – E	-	12	12
FPN	-	12	12
FBB	15	12	27
FSP	15	12	27

5.2.2. Amostragem, Coleta e Tratamento do Material Coletado

Em cada sítio de estudo foram demarcadas quatro parcelas, compreendendo uma área total de 1 ha. Procurou-se trabalhar em quatro parcelas, ao invés de em uma única, a fim de compreender uma maior área e evitar pisoteios. As parcelas foram demarcadas em trechos de floresta com vegetação contínua, distribuída em 3 estratos, com algumas árvores emergentes e com poucas lianas. Essa característica da floresta, além de sugerir um bom estado de conservação e permitir comparações entre os sítios (cf. 3.2.), garante uma certa facilidade de locomoção, o que aumenta a probabilidade de captura das espécies procuradas. Nos fragmentos evitou-se as bordas e as clareiras; nas parcelas da área nuclear evitou-se a proximidade de trilhas internas.

A coleta de Blattaria é feita através de observação e captura direta dos indivíduos no decurso de caminhadas no interior da parcela, realizadas entre 18:00 e 24:00, horário de maior atividade deste táxon (SHALL & BELL, 1986; GRANDCOLAS, 1994a, b). Nessas caminhadas procura-se por indivíduos de Blattaria no folhicho, no solo, sobre e sob troncos mortos caídos, sob cascas de árvores, em troncos e galhos de árvores, sobre plântulas, sobre e sob rochas, e quaisquer outro tipo de hábitat presente. Os indivíduos observados são capturados com um frasco de acrílico transparente e colocados a seguir em um frasco contendo um algodão embebido em acetato de etila, ou em frascos com cianeto de potássio, preparados para coleta de insetos.

A unidade amostral é uma hora de trabalho e os indivíduos capturados a cada hora são mantidos em frascos separados. Em geral, eram realizadas quatro horas consecutivas de pesquisa por noite. Procurou-se também trabalhar durante um número similar de horas em cada parcela e, pelo menos, duas horas seguidas na mesma parcela, a fim de esgotar as possibilidades de amostragem daquele sítio. O sítio e a parcela amostrados a cada noite eram selecionados aleatoriamente.

Durante as sessões de captura sempre se procurou anotar algumas características ecológicas: se os indivíduos estão no folhicho, trepados sobre plântulas, sobre tronco de árvores vivas ou sobre troncos mortos, se preferem locais mais limpos e abertos ou locais de acúmulo de folhicho etc. Foram considerados igualmente aspectos comportamentais dos indivíduos coletados: se são muito ativos ou se fingem de mortos, se saltam ou tentam voar, por exemplo.

No dia seguinte, todos os espécimes coletados, que permaneciam armazenados nos frascos onde foram mortos, eram cuidadosamente colocados em camadas de algodão. Esses espécimes, assim guardados, eram então acondicionadas em potes plásticos e mantidos secos com sílica gel, onde permaneceram até o momento da triagem, da identificação e da descrição das espécies, quando então foram preparados para fazer parte de coleções oficiais.

5.2.3. Métodos de Análise dos Dados

A análise dos dados da comunidade de Blattaria foi feita em três grandes etapas: a primeira dela constitui uma caracterização geral da comunidade, a qual foi feita com base na literatura sobre Blattaria, apresentada diretamente nas tabelas. A segunda foi a avaliação dos efeitos das perturbações associadas à fragmentação florestal sobre as comunidades. A terceira etapa foi uma tentativa de separar os efeitos de Área *per se* e de Amostragem ao Acaso dos Efeitos da Heterogeneidade de Recursos na Paisagem.

5.2.3.a. Os efeitos das perturbações associadas à fragmentação

A avaliação dos efeitos das perturbações associadas à fragmentação florestal sobre a comunidade foi feita através da comparação da densidade, do número de espécies mais abundantes, da riqueza específica, da abundância relativa, da diversidade de espécies e da composição comunidade segundo as características biológicas e ecológicas das diversas espécies componentes, entre três fragmentos e três sítios da área nuclear. Neste caso, os resultados obtidos para 1ha de floresta amostrado em cada sítio corresponde à unidade amostral.

A comparação da densidade entre os seis sítios de estudo foi feita através do Teste de Kruskal-Wallis (SIEGEL, 1975).

O número de espécies mais abundantes foi calculado com base no ranking da densidade média das espécies nos diferentes sítios de estudo. São consideradas mais abundantes aquelas espécies cujos valores de densidade correspondem ao primeiro ou ao segundo lugar das maiores abundâncias, excluindo-se as só encontradas em um sítio.

O estudo da riqueza específica foi feito primeiramente através da análise das curvas cumulativas de espécies na ordem em que foram coletadas.

Em seguida utilizou-se um modelo de simulação para a randomização da ordem de obtenção das espécies nas amostras a fim de eliminar os efeitos da ordem de obtenção das amostras (Quadro 5.1).

Quadro 5.1. Modelos de Simulação Utilizados no Estudo da Riqueza Específica

Para o estudo da riqueza de espécies dois modelos de simulação foram utilizados. O primeiro foi a randomização da ordem de obtenção das amostras para a obtenção de curvas cumulativas de espécies sem o efeito da ordem de amostragem. Para cada sítio e também para o conjunto dos fragmentos e dos sítios na área nuclear, este procedimento foi repetido 100 vezes com o uso do software Estimate S 5 (COLWELL, 1997). Com este software, as amostras são adicionadas à análise de maneira aleatória e sem substituição (cada amostra é selecionada apenas uma vez), e, ao randomizar muitas vezes, o efeito da ordem de obtenção das espécies é removido, produzindo uma curva cumulativa suave, que permite visualizar claramente sua forma e identificar se já atingiu uma estabilidade. Assim, as curvas cumulativas de espécies foram realizadas com a média e os desvios padrão de 100 randomizações da ordem de obtenção das amostras.

O segundo modelo de simulação utilizado foi a produção de estimadores de riqueza a partir dos valores obtidos em cada amostra tendo como base o método de Michaelis-Menten para a comparação das amostras entre os sítios. A obtenção destes estimadores também foi feita com o software Estimate S 5 (COLWELL, 1997). Trata-se de um estimador clássico e amplamente utilizado para criar séries de dados de riqueza de espécies a partir de uma série real. Como o modelo de Michaelis-Menten se ajusta a curvas com várias inclinações iniciais e não tem nenhum pressuposto explícito a respeito da abundância relativa, ele pode ser aplicado para a comparação da riqueza entre diferentes sítios utilizando estatística não paramétrica (COLWELL e CODDINGTON, 1994; KEATING, 1998).

Os dados produzidos pelo programa representam a assíntota estimada de Michaelis-Menten, baseada em uma, duas, três, ..., n amostras, nas quais a ordem de amostragem é permutada ao acaso. O método escolhido (MMruns – COLWELL, 1997) computa as estimativas de riqueza para cada n amostral a cada rodada de randomização. Logo, em n rodadas tem-se n estimativas de riqueza para 1, 2, 3, ..., n amostras. Com isso, é possível comparar a riqueza específica entre os sítios, através da comparação de um determinado conjunto de permutações ao acaso da ordem de amostragem, mantendo fixo o número de amostras obtidas em cada sítio.

A partir dos dados obtidos com este modelo foram construídas novas curvas cumulativas usando as médias e os desvios padrão do número de espécies estimadas para cada amostra.

A comparação da riqueza de espécies entre os sítios foi realizada tomando como base os resultados obtidos a partir de um outro modelo de simulação utilizado para produzir estimadores

de riqueza em cada amostra, baseado no método de Michaelis- Menten (Quadro 5.1). A avaliação dos efeitos das perturbações associadas à fragmentação florestal sobre a riqueza específica foi feita através da comparação de 20 permutações ao acaso da riqueza de espécies obtida para cada sítio. Essas permutações foram baseadas em 12 amostras na RL-E e no FPN e em 25 amostras nos demais sítios. A comparação entre as 20 séries obtidas para cada sítio foi feita com o teste U de Mann-Whitney (SIEGEL, 1975).

A associação entre a densidade total e o número de espécies mais abundantes, a densidade total e a riqueza de espécies e entre a riqueza de espécies e o número de espécies mais abundantes foi calculada a partir dos valores obtidos para cada sítio com o a correlação de Spearman, R_s .

Para a comparação da abundância relativa das diferentes espécies entre os seis sítios de estudo foi realizada uma análise de variância ANOVA – ONE WAY (Unstacked), usando a percentagem dos valores médios de abundância, obtidos em cada sítio, normalizada com raiz quadrada.

A diversidade de espécies foi calculada com o índice de Shannon-Weaver, seguindo a seguinte fórmula:

$$H = - \sum_{i=1}^k p_i \ln p_i$$

Sendo que p_i é a proporção da amostra representada pela espécie i ($i=1 -k$).

A comparação composição específica em relação às características biológicas e ecológicas das diversas espécies componentes da comunidade foi feita através da análise da percentagem de espécies comuns, da ubiquidade das espécies, da ubiquidade de espécies com fêmeas adultas ápteras e aladas e de espécies incidência de espécies r e K estrategistas.

5.2.3.b. Efeitos de área *per se* ou de amostragem ao acaso

A fim de testar o efeito do aumento da área amostral sobre a riqueza específica, foi comparado o número total de espécies estimadas com o Método Michaelis-Menten (Quadro 5.1) para o total de amostras coletadas em cada conjunto dos três sítios, i.e., 65 amostras na área nuclear e 64 amostras nos três fragmentos, com o número de espécies estimadas a partir das amostras obtidas isoladamente em cada sítio, o que corresponde a 12 amostras na RL-E e no FPN e para 25 nos demais sítios.

O segundo passo para a verificação do efeito de *Área per se* ou de Amostragem ao Acaso em cada conjunto de sítios de estudo foi a comparação da riqueza estimada para amostras dos três sítios de cada conjunto, misturadas aleatória e proporcionalmente. Para isto, a riqueza estimada para o total de 65 e 64 amostras, correspondentes às amostras obtidas nos sítios da área nuclear e nos fragmentos, respectivamente, foi comparada com a estimada para 25 e de 12 amostras, formadas a partir da mistura proporcional e aleatória do número de espécies obtido nos três sítios da área nuclear e nos três fragmentos.

Neste sentido, o número total de amostras corresponde também a um aumento da área amostral, pois foram obtidas em 3 hectares de floresta e não apenas em 1, como é o caso dos sítios estudados isoladamente. E o número de 25 ou 12 amostras equivale ao que foi obtido em 1ha de floresta nos diferentes sítios.

5.2.3.c. Efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem

Para testar o efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem sobre a riqueza específica das comunidades, o número de espécies estimadas a partir da mistura proporcional de amostras dos três sítios de cada categoria foi comparado com o número de espécies estimadas para cada sítio isoladamente. Como sempre, as amostras obtidas nos três sítios de cada categoria foram misturadas de maneira proporcional e aleatória. A partir desta mistura foram obtidas 20 estimativas da riqueza de espécies para um número de amostras igual ao efetivamente obtido em cada sítio isoladamente (25 e 12, conforme explicado anteriormente). A comparação foi feita com o teste U de Mann-Whitney (SIEGEL, 1975).

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Caracterização da Comunidade de Blattaria

Nos seis sítios de estudo foram coletados 3351 indivíduos correspondentes a 48 espécies, pertencentes a 25 gêneros e 4 famílias (Tabela 5.2). Na figura 5.3 estão apresentadas algumas fotos de algumas das espécies coletadas.

A maior parte das famílias de Blattaria, distribuídas em diversas regiões do mundo, está presente nesta amostragem. As duas famílias mais importantes em termos de riqueza de espécies são Blattellidae, com 17 espécies, e Pseudophyllodromiidae, com 13 espécies. Nas famílias presentes, a maioria das sub-famílias da região neotropical está representada, como, por

exemplo, as sub-famílias Blaberinae e Zetoborinae na Família Blaberidae ou a sub-família Nyctiborinae da família Blattellidae. Da mesma maneira, a maioria dos gêneros endêmicos da Mata Atlântica e do sul do neotrópico está representada: *Parasphaeria* e *Zetobora* da sub-família Zetoborinae; *Monastria*, *Minablatta* e *Petasodes* da sub-família Blaberinae (PRINCIS, 1962-1971; GRANDCOLAS, 1993b, 1994a; GRANDCOLAS, 1998).

Quase todas as espécies encontradas são novas e estão sendo descritas. As únicas já conhecidas são *Monastria biguttata*, *Petasodes reflexa*, *Pycnoscelus surinamensis* e *Parasphaeria boleiriana*. *P. boleiriana* é a única das espécies conhecidas a partir deste trabalho já descrita (GRANDCOLAS e PELLENS 2002). Todas as espécies aqui estudadas pertencem a gêneros associados ao sub-bosque (GRANDCOLAS, 1993a,b), sendo que a maioria foi encontrada no folhicho depositado sobre o solo e também no folhicho aéreo, sendo seguidas por espécies associadas aos troncos mortos, habitando o espaço entre as cascas soltas e o tronco (*Latindia sp1*, *Zetobora sp1*), a superfície inferior dos troncos (*Monastria biguttata*), ou o interior dos próprios troncos em decomposição – *Parasphaeria boleiriana* (ver PELLENS *et al.*, 2002). Além destas espécies, também foram capturados alguns pouquíssimos indivíduos de gêneros comuns da copa das árvores (*Panchlora*, *Blabberus*, *Chorisoneura*), que não foram incluídos neste estudo (Tabela 5.2).

Do total, apenas *Pycnoscelus surinamensis* pode ser considerada uma espécie comum nas plantações localizadas no entorno dos sítios aqui estudados (PELLENS e GRANDCOLAS, 2002). *P. surinamensis* é uma espécie partenogenética, originária do

Tabela 5.2. Espécies de Blattaria agrupadas de acordo com a classificação de GRANDCOLAS (1996), com a indicação da distribuição do gênero (GRANDCOLAS, 1993, 1994a; GRANDCOLAS *et al.*, 1996; GRANDCOLAS e PELLENIS, 2002; PRINCIS, 1962-1971), do hábitat da espécie (este estudo), do tamanho das asas da fêmea adulta (Al: aladas e Ap: ápteras), e da estratégia de vida das espécies (r e K).

Espécie	Distribuição do Gênero	Hábitat da espécie	Al ou Ap	r ou K
Família Polyphagidae				
Subfamília Latindiinae				
<i>Latindia sp</i>	Neotropical	Casca solta de troncos mortos	Al	r
<i>Gen.1 sp.1</i>	Neotropical	Cascas de árvores	Ap	K
Família Anaplectidae				
<i>Anaplecta sp</i>	Cosmopolita	Folhiço aéreo	Al	r
Família Blattellidae				
Subfamília Blattellinae				
<i>Anisopygia sp1</i>	Neotropical	Folhiço	Ap	K
<i>Anisopygia sp2</i>		Folhiço	Ap	K
<i>Anisopygia sp3</i>		Folhiço aéreo	Ap	K
<i>Anisopygia sp4</i>		Folhiço	Ap	r
<i>Anisopygia sp5</i>		Folhiço	Ap	r
<i>Blattellidae sp1</i>	Provável Mata Atlântica	Folhiço aéreo	Al	K
<i>Blattellidae sp3</i>	Provável Mata Atlântica	Folhiço aéreo	Al	K
<i>Blattellidae sp4</i>	Provável Mata Atlântica	Folhiço aéreo	Al	K
<i>Blattellidae sp5</i>	Provável Mata Atlântica	Folhiço aéreo	Ap	K
<i>Dasyblatta sp</i>	Neotropical	Folhiço	Al	K
<i>Ischnoptera sp1</i>	Neotropical	Folhiço	Al	K
<i>Xestoblatta sp</i>	Neotropical	Folhiço	Al	K
<i>Xestoblatta sp 1</i>		Folhiço	Al	K
<i>Xestoblatta sp 2</i>		Folhiço	Al	K
<i>Xestoblatta sp 3</i>		Folhiço	Al	K
<i>Xestoblatta sp 4</i>		Folhiço	Al	K
<i>Xestoblatta sp 5</i>		Folhiço	Al	K
Subfamília Nyctiborinae				
<i>Nyctibora sp1</i>	Neotropical	Folhiço aéreo	Al	K
<i>Nyctibora sp2</i>		Folhiço aéreo	Al	K
Subfamília Pseudophyllodromiidae				
<i>Cariblatta sp1</i>	Neotropical	Folhiço aéreo	Al	K
<i>Cariblatta sp2</i>		Folhiço aéreo	Al	K
<i>Cariblatta sp3</i>		Folhiço aéreo	Al	K
<i>Dendroblatta sp1</i>	Neotropical	Folhiço aéreo	Al	K
<i>Dendroblatta sp2</i>		Folhiço aéreo	Al	K
<i>Neoblattella sp1</i>	Neotropical	Folhiço aéreo	Al	K
<i>Neoblattella sp2</i>		Folhiço aéreo	Al	K
<i>Neoblattella sp3</i>		Folhiço aéreo	Al	K
<i>Neoblattella sp4</i>		Folhiço aéreo	Al	K
<i>Trioblattella sp1</i>	Neotropical	Folhiço	Al	K
<i>Trioblattella sp2</i>		Folhiço	Al	K
<i>Trioblattella sp3</i>		Folhiço	Al	K
<i>Trioblattella sp4</i>		Folhiço	Al	K
Família Blaberidae				
Subfamília Epilamprinae				
<i>Epilampra sp1</i>	Neotropical	Folhiço	Al	K
<i>Epilampra sp2</i>		Folhiço	Al	K
<i>Epilampra sp3</i>		Folhiço	Al	K
<i>Epilampra sp4</i>		Folhiço	Al	K
Subfamília Blaberinae				
<i>Minablatta sp1</i>	Mata Atlântica	Buracos nos troncos e húmus	Ap	r
<i>Minablatta sp2</i>		Buracos nos troncos e húmus	Ap	r
<i>Monastria biguttata</i>	Mata Atlântica	Casca de troncos mortos	Ap	K
<i>Petasodes reflexa</i>	Mata Atlântica	Casca solta	Al	K
Subfamília Zetoborinae				
<i>Parasphaeria boleiriana</i>	Sul Neotropical	Troncos mortos	Ap	K
<i>Zetobora sp</i>	Mata Atlântica	Casca solta	Al	r
<i>Zetoborine sp</i>	?	Folhiço	Ap	K
Subfamília Pycnoscelliinae				
<i>Pycnoscelus surinamensis</i>	Cosmopolita, introduzida	Húmus, poeira, solo	Al	K

Philippe Grandcolas



A) *Blattellidae* sp1 - uma espécie com hábito de ficar pousada sobre folhas de plantas vivas do sub-bosque. Adultos machos e fêmeas são alados e capazes de voar.

Philippe Grandcolas



B) *Blattellidae* sp3 - também com hábito de ficar pousada sobre folhas de plantas vivas do sub-bosque. Adultos machos e fêmeas são alados e capazes de voar.

Figura 5. 3. Fotos de diversas espécies de Blattaria em seus respectivos habitats. A, B: espécies que costumam ficar pousadas sobre folhas vivas ou sobre superfícies que ficam entre 0,10 e 1,0 metro de altura do chão florestal; C, D, E, F: algumas das espécies que vivem no litter; G, H, I: aquelas com habitats mais especializados. As barras brancas indicam 1cm.

Philippe Grandcolas



C) *Anisopygia sp5*. A espécie mais abundante vive nas camadas superiores do litter.

Philippe Grandcolas



D) *Anisopygia sp3*, espécie encontrada no litter aéreo. Aqui está sobre a casca de uma árvore viva.

Philippe Grandcolas



E) *Xestoblatta sp1*, que fica a maior parte do tempo sobre o litter, pousada em galhinhos ou em pedaços de folhas, que ficam expostos na superfície.

Philippe Grandcolas



F) *Trioblattella sp4*, outra espécie muito abundante do litter.

Figura 5.3. (continuação). As barras indicam 1 cm.

Philippe Grandcolas



G) Fêmea adulta de *Minablatta* sp1, que vive numa mistura de solo e pó resultante da decomposição de troncos, embaixo destes. Observe as asas curtas.

Philippe Grandcolas

H) Fêmea adulta de *Parasphaeria boleiriana*, que vive em galerias produzidas por elas mesmas, no interior de troncos em decomposição. Observe as asas curtas.



Philippe Grandcolas



I) ninfa de *Petasodes reflexa*, que vive sob a casca de troncos com superfície muito lisa e com a casca bem descolada do tronco. Observe como o corpo é achatado em comparação com as duas espécies apresentadas acima.

Figura 5.3. (continuação). As barras indicam 1 cm.

Sudeste da Ásia e distribuída em diferentes biomas, que vão de savanas a florestas. É considerada uma espécie peridoméstica, pois está associada a habitats com alguma interferência humana direta. Mesmo que não ubíqua, é comum em áreas pouco ou muito perturbadas e em locais construídos pelo homem, como, por exemplo, estufas, galinheiros e plantações (ROTH e WILLIS 1960, GRANDCOLAS *et al.* 1996). Das espécies estudadas, trinta e seis têm fêmeas adultas aladas, enquanto que doze têm fêmeas adultas com asas curtas, o que as caracteriza como incapazes de voar (Figura 5.3; Tabela 5.2).

Numa tentativa de fornecer mais informações sobre as espécies procurou-se enquadrá-las enquanto *r* ou *K* estrategistas. Esta classificação é uma mera aproximação, baseada, sobretudo, no conhecimento empírico da história natural das espécies. No extremo *K* encontram-se espécies como *Monastria biguttata* e *Parasphaeria boleiriana*, as quais têm adultos com tamanho corporal grande, têm ciclo de vida de aproximadamente 2 anos, vivem em habitats mais especializados e utilizam recursos que exigem maior especialização (PELLENS *et al.*, 2002; PELLENS *et al.*, em preparação). No extremo *r* encontram-se as espécies muito pequenas, para as quais é esperado um ciclo de vida muito mais curto. Das espécies aqui estudadas, 41 (85,4%) foram classificadas como *K* estrategistas, enquanto que 7 (14,6%) foram classificadas como *r* estrategistas (Tabela 5.2).

5.3.2. Efeitos da Perturbação Associados à Fragmentação

5.3.2.a. Densidade

A composição específica de cada sítio e uma estimativa da densidade das espécies encontra-se na Tabela 5.3. Neste contexto, é importante lembrar que as amostras correspondem a sessões de coleta de uma hora cada e não a uma medida do número de indivíduos numa dada superfície. Logo, estes dados têm muito mais valor enquanto registro da presença e ausência e enquanto estimativa das abundâncias relativas das espécies que como estimativa de densidade. De qualquer maneira, para 28 espécies, a densidade é significativamente diferente em pelo menos um sítio de estudo, e para 20 espécies não foram registradas diferenças significativas de densidade entre os sítios. Estas últimas são, em geral, aquelas menos abundantes (Tabela 5.3).

Tabela 5.3. Densidade e erro padrão (entre parênteses) das espécies de Blattaria. A densidade corresponde à média do nº e indivíduos obtidos por sessão amostral de 1 hora; ns: diferença não significativa $p \geq 0,05$; *: significativa a $p \leq 0,05$; **: significativa a $p \leq 0,01$;***: significativo a $p \leq 0,001$.

	Área Nuclear			Fragmentos			Kruskal Wallis	
	RBS	RL-MA	RL-E	FPN	FBB	FSP		
<i>Anaplecta sp</i>	-	-	-	0,25	-	0,04	H=22,29	
	-	-	-	0,13	-	0,04	p=0,00	***
<i>Anisopygia sp1</i>	2,58	0,15	0,75	1,08	0,30	2,37	H=43,65	
	(0,47)	(0,07)	(0,25)	(0,53)	(0,12)	(0,55)	p=0,000	***
<i>Anisopygia sp2</i>	0,04	-	-	3,83	1,67	-	H=53,98	
	(0,04)	-	-	(0,90)	(0,50)	-	p=0,000	***
<i>Anisopygia sp3</i>	0,15	-	0,08	0,42	-	0,30	H=14,49	
	(0,12)	-	(0,08)	(0,26)	-	(0,12)	p=0,013	*
<i>Anisopygia sp4</i>	-	-	0,08	1,25	0,07	1,67	H=40,64	
	-	-	(0,08)	(0,48)	(0,05)	(0,63)	p=0,000	***
<i>Anisopygia sp5</i>	19,15	5,93	14,50	3,92	13,30	22,22	H=34,01	
	(2,79)	(0,89)	(2,31)	(1,35)	(1,89)	(3,14)	p=0,000	***
<i>Blattellidae sp1</i>	0,35	-	-	0,58	-	1,37	H=27,35	
	(0,11)	-	-	(0,34)	-	(0,46)	p=0,000	***
<i>Blattellidae sp2</i>	0,27	-	0,42	2,25	0,11	1,00	H=31,95	
	(0,14)	-	(0,19)	(0,70)	(0,08)	(0,34)	p=0,000	***
<i>Blattellidae sp3</i>	0,08	-	0,17	-	0,04	-	H=5,13	
	(0,05)	-	(0,17)	-	(0,04)	-	p=0,401	ns
<i>Blattellidae sp4</i>	-	0,19	1,58	2,92	0,30	-	H=45,86	
	-	(0,08)	(0,53)	(1,37)	(0,20)	-	p=0,000	***
<i>Blattellidae sp 5</i>	-	-	-	-	0,04	-	H=3,85	
	-	-	-	-	(0,04)	-	p=0,571	ns
<i>Cariblatia sp1</i>	0,04	0,04	-	0,50	-	-	H=26,15	
	(0,04)	(0,04)	-	(0,23)	-	-	p=0,000	***
<i>Cariblatia sp2</i>	-	-	-	0,25	-	0,15	H=18,68	
	-	-	-	(0,13)	-	(0,10)	p=0,002	**
<i>Cariblatia sp3</i>	-	-	-	0,17	-	-	H=19,99	
	-	-	-	(0,11)	-	-	p=0,001	***
<i>Dasyblatta sp</i>	-	-	0,08	-	-	0,11	H=7,21	
	-	-	(0,08)	-	-	(0,08)	p=0,206	ns
<i>Dendroblatta sp1</i>	-	-	0,08	0,17	-	-	H=8,99	
	-	-	(0,08)	(0,17)	-	-	p=0,111	ns
<i>Dendroblatta sp2</i>	0,04	-	-	-	-	-	H=4,04	
	(0,04)	-	-	-	-	-	p=0,544	ns
<i>Epilampra sp1</i>	0,31	0,11	0,67	1,08	0,15	1,30	H=21,81	
	(0,15)	(0,06)	(0,26)	(0,29)	(0,09)	(0,54)	p=0,001	**
<i>Epilampra sp2</i>	1,15	2,15	-	-	-	-	H=81,02	
	(0,26)	(0,36)	-	-	-	-	p=0,000	***
<i>Epilampra sp3</i>	0,04	-	-	-	-	0,11	H=5,25	
	(0,04)	-	-	-	-	(0,08)	p=0,387	ns
<i>Epilampra sp3</i>	2,50	1,30	-	0,42	0,48	2,04	H=35,81	
	(0,42)	(0,48)	-	(0,23)	(0,20)	(0,41)	p=0,000	***
<i>Ischnoptera sp</i>	-	0,07	0,25	-	-	0,37	H=12,67	
	-	(0,05)	(0,13)	-	-	(0,23)	p=0,027	*
<i>Latindia sp</i>	-	-	0,08	0,08	-	-	H=8,99	
	-	-	(0,08)	(0,08)	-	-	p=0,111	ns
<i>Minablatta sp1</i>	0,12	-	-	-	-	0,41	H=19,40	
	(0,12)	-	-	-	-	(0,19)	p=0,002	**

Tabela 5.3. (continuação). Densidade e erro padrão (entre parênteses) das espécies de Blattaria. A densidade corresponde à media do nº e indivíduos obtidos por sessão amostral de 1 hora; ns: diferença não significativa $p \geq 0,05$; *: significativa a $p \leq 0,05$; **: significativa a $p \leq 0,01$;***: significativo a $p \leq 0,001$.

	Área Nuclear			Fragmentos			Kruskal Wallis	
	RBS	RL-MA	RL-E	FPN	FBB	FSP		
<i>Minablatta sp 2</i>	-	-	-	-	-	0,04	H=3,85	
	-	-	-	-	-	(0,04)	p=0,571	ns
<i>Monastria biguttata</i>	0,27	0,04	-	0,92	0,07	0,26	H=5,47	
	(0,20)	(0,04)	-	(0,83)	(0,08)	(0,16)	p=0,362	ns
<i>Neoblattella sp1</i>	0,04	-	0,08	-	0,30	-	H=7,23	
	(0,04)	-	(0,08)	-	(0,21)	-	p=0,205	ns
<i>Neoblattella sp2</i>	0,04	-	-	0,17	0,19	0,07	H=4,60	
	(0,04)	-	-	(0,17)	(0,11)	(0,05)	p=0,467	ns
<i>Neoblattella sp3</i>	0,58	0,04	0,42	1,58	0,04	0,63	H=43,13	
	(0,29)	(0,04)	(0,26)	(0,34)	(0,04)	(0,29)	p=0,000	***
<i>Neoblattella sp4</i>	-	-	-	0,33	-	-	H=30,21	
	-	-	-	(0,19)	-	-	p=0,000	***
<i>Nyctibora sp1</i>	0,08	0,04	-	0,17	-	0,04	H=3,30	
	(0,05)	(0,04)	-	(0,17)	-	(0,04)	p=0,654	ns
<i>Nyctibora sp2</i>	0,12	-	-	0,25	-	0,04	H=16,89	
	(0,12)	-	-	(0,13)	-	(0,04)	p=0,005	**
<i>Parasphaeria boleiriana.</i>	0,19	-	-	-	0,30	-	H=16,69	
	(0,10)	-	-	-	(0,12)	-	p=0,005	**
<i>Petasodes reflexa</i>	0,15	-	0,08	-	-	-	H=10,32	
	(0,09)	-	(0,08)	-	-	-	p=0,068	ns
<i>Polyphagidae sp1</i>	-	0,04	0,17	0,25	0,07	0,11	H=10,28	
	-	(0,04)	(0,11)	(0,13)	(0,08)	(0,08)	p=0,069	ns
<i>Pycnoscelus surinamensis</i>	-	-	-	-	-	0,04	H=3,85	
	-	-	-	-	-	(0,04)	p=0,571	ns
<i>Trioblattella sp1</i>	3,19	0,44	0,08	2,00	-	0,04	H=84,27	
	(0,44)	(0,16)	(0,08)	(0,76)	-	(0,04)	p=0,000	***
<i>Trioblattella sp2</i>	0,04	0,96	3,58	1,25	2,22	-	H=57,15	
	(0,04)	(0,38)	(0,84)	(0,58)	(0,51)	-	p=0,000	***
<i>Trioblattella sp3</i>	0,12	0,48	-	0,33	-	-	H=19,73	
	(0,06)	(0,18)	-	(0,26)	-	-	p=0,002	**
<i>Trioblattella sp4</i>	0,15	0,19	-	-	0,04	0,04	H=5,77	
	(0,12)	(0,09)	-	-	(0,04)	(0,04)	p=0,331	ns
<i>Xestoblatta sp</i>	0,65	0,78	0,67	0,08	0,30	1,44	H=8,32	
	(0,24)	(0,35)	(0,28)	(0,08)	(0,12)	(0,52)	p=0,141	ns
<i>Xestoblatta sp 1</i>	-	-	-	-	0,04	0,04	H=2,87	
	-	-	-	-	(0,04)	(0,04)	p=0,719	ns
<i>Xestoblatta sp 2</i>	0,08	-	-	-	0,11	-	H=6,03	
	(0,05)	-	-	-	(0,08)	-	p=0,30	ns
<i>Xestoblatta sp 3</i>	0,27	-	-	-	-	-	H=16,53	
	(0,14)	-	-	-	-	-	p=0,006	**
<i>Xestoblatta sp 4</i>	-	-	-	0,33	-	-	H=40,60	
	-	-	-	(0,14)	-	-	p=0,000	***
<i>Xestoblatta sp 5</i>	-	0,04	0,08	0,08	-	-	H=5,99	
	-	(0,04)	(0,08)	(0,08)	-	-	p=0,308	ns
<i>Zetobora sp</i>	0,12	-	0,42	0,17	-	-	H=15,96	
	(0,06)	-	(0,23)	(0,17)	-	-	p=0,007	**
<i>Zetoborine sp1</i>	-	0,07	-	-	-	-	H=15,96	
	-	(0,05)	-	-	-	-	p=0,007	**

O que fica evidente a partir deste conjunto de dados é que existe um marcado contraste da densidade da maioria das espécies entre a RL-MA, por um lado, e o FPN a RBS, por outro. Na RL-MA, a maioria das espécies encontra-se em baixas densidades, e apenas para cinco delas esta é superior ou da mesma ordem das mais elevadas observadas nos cinco outros sítios. No FPN e na RBS, 18 e 20 espécies, respectivamente, têm densidades entre as mais elevadas de todos os sítios. Entre estes extremos estão o FBB, a RL-E e o FSP, sítios nos quais 7, 12 e 16 espécies, respectivamente, têm densidades superiores ou da mesma ordem das maiores observadas (Tabela 5.4).

Seguindo a mesma tendência da maioria das espécies, a densidade total (Tabela 5.4), bem como o número de espécies capturadas (Fig. 5.1), é menor na RL-MA do que nos demais sítios. Por outro lado, os maiores valores de densidade total foram registrados no FSP, na RBS e, em seguida, no FPN. No FSP e na RBS a composição das densidades totais é muito afetada pela densidade da espécie *Anysopygia sp5*, para a qual foram capturados, em média, 22 e 19 indivíduos, respectivamente, a cada sessão amostral. No FPN, os altos valores de densidade total são devidos a um somatório das importantes densidades de muitas espécies que aí são mais abundantes. Na RL-E e no FBB, tanto os valores de densidade total quanto o número de espécies são intermediários entre os observados na RL-MA e nos três outros sítios (Tabela 5.4).

Tabela 5.4. Densidade total (número médio de indivíduos obtidos a cada sessão amostral) e número de espécies mais abundantes nos respectivos sítios de estudo. Entre parênteses estão os erros-padrão.

	Área Nuclear			Fragmentos		
	RBS	RL-MA	RL-E	FPN	FBB	FSP
Densidade Total	32,9 (2,9)	13,1 (1,2)	24,3 (2,3)	27,1 (3,4)	20,1 (1,9)	36,2 (2,8)
Número de espécies mais abundantes ¹	18	5	12	20	7	16

¹Trata-se do número de espécies cujos valores observados estão no primeiro ou segundo lugar das maiores abundâncias, excluindo-se aquelas só encontradas neste sítio.

Assim, apesar dos menores valores de densidade total e do número de espécies mais abundantes terem sido registrados na RL-MA, não existe uma correlação significativa entre estes dois parâmetros ($R_s = 0,486$, $P > 0,05$, $n = 6$). E isto se deve a algumas diferenças na estrutura da comunidade, que serão analisadas mais adiante. O resultado mais relevante deste conjunto de dados é que não existe uma tendência geral

que sugira que as densidades são maiores ou menores nos fragmentos do que nos sítios da área nuclear. Esta ausência de padrões se deve a importantes contrastes observados no interior de cada um desses conjuntos de sítios, seja nas densidades seja no número de espécies.

5.3.2.b. Riqueza específica

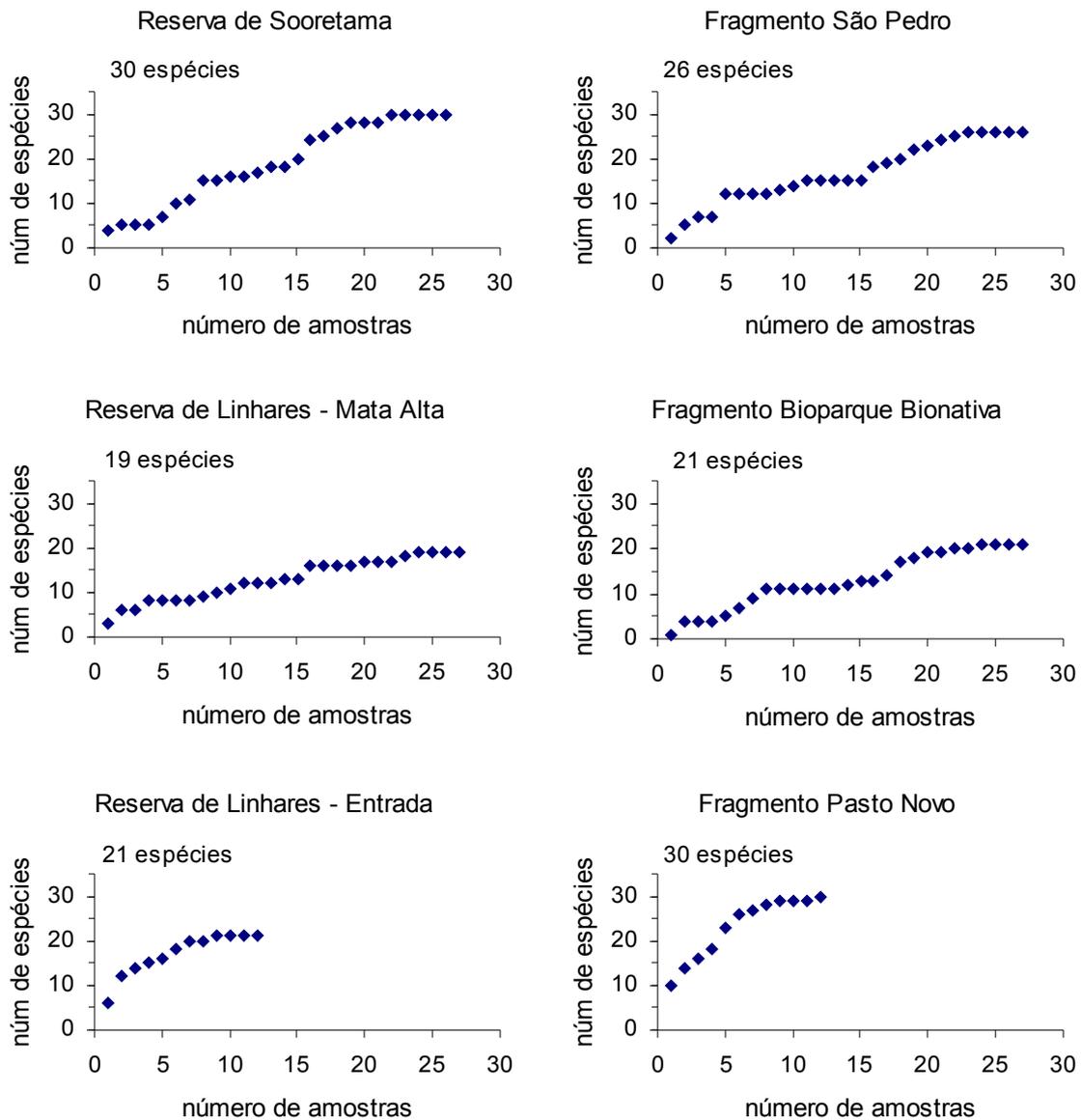


Figura 5.4. Curvas cumulativas de espécies obtidas em cada sítio de estudo. Cada ponto da curva representa uma amostra obtida no campo e a ordem das amostras correspondem à ordem como foram sendo coletadas.

Das 48 espécies coletadas, o número máximo encontrado em um único sítio foi 30, na RBS e no FPN, e o mínimo foi 19, na RL-MA (Fig. 5.4). Considerando-se as curvas cumulativas de espécies elaboradas a partir das amostras ordenadas conforme foram sendo obtidas no campo, observa-se que, exceto para o FPN, não houve inclusão de novas espécies nas últimas quatro amostras. Além disto, o incremento do número de espécies em função do esforço amostral se torna muito lento a partir da 15ª ou 16ª amostra, nos sítios amostrados em duas datas, e a partir da 6ª amostra, nos sítios amostrados apenas em novembro (FPN e RL-E) (Fig. 5.4). No FPN, embora tenha havido a adição de uma espécie na última amostragem, esta foi a única espécie incluída nas últimas quatro amostras. De qualquer maneira, em todos os sítios foi atingido o platô das curvas espécie - esforço amostral, evidenciando que, com o esforço realizado, um significativo percentual das espécies de Blattaria foi capturado.

Na Figura 5.5 estão apresentadas as curvas cumulativas de espécies construídas com as médias e os desvios padrão de 100 estimativas de riqueza obtidas a partir de 100 permutações das amostras feitas com o software Estimate S 5 (COLWELL, 1997). Quando comparadas com as curvas obtidas com os dados brutos, apresentadas na Fig. 5.4, a principal característica destas curvas é que, ao randomizar 100 vezes o número de espécies obtidas para cada valor de n , são eliminados os efeitos da seqüência de amostragem, evitando que a ordem em que as amostras são adicionadas interfira na forma. Assim, as curvas produzidas são mais suaves e a forma da curva obtida representa melhor a distribuição das espécies na comunidade.

A partir delas três características da riqueza específica dos sítios de estudo ficam evidentes. A primeira é que em todos os casos existe a indicação de haver um número máximo de espécies por amostra. A segunda é que o aumento do número de espécies em relação ao esforço amostral diminui marcadamente a partir da 10ª amostra, sendo que em todos os sítios essa curva se estabilizou ou está próxima da estabilidade. Esta estabilidade da curva evidencia que o esforço investido foi suficiente para amostrar um relevante percentual do total das espécies existentes em cada sítio, o que já era indicado na Fig. 5.4, pelas curvas construídas com os dados brutos.

A terceira característica é a marcante peculiaridade de todos os sítios no que diz respeito à riqueza, o que confere formas de curvas bastante distintas entre os sítios (ver também Fig. 5.7). Neste contexto, a RL-MA e o FBB, por um lado, e o FPN, por outro, se destacam pelos extremos valores de riqueza específica. Nos primeiros sítios esta é

muito baixa e no FPN é a mais elevada. Neste último sítio, em apenas 12 amostras foram coletadas tantas espécies quanto na RBS com 27 amostras (Fig. 5.5).

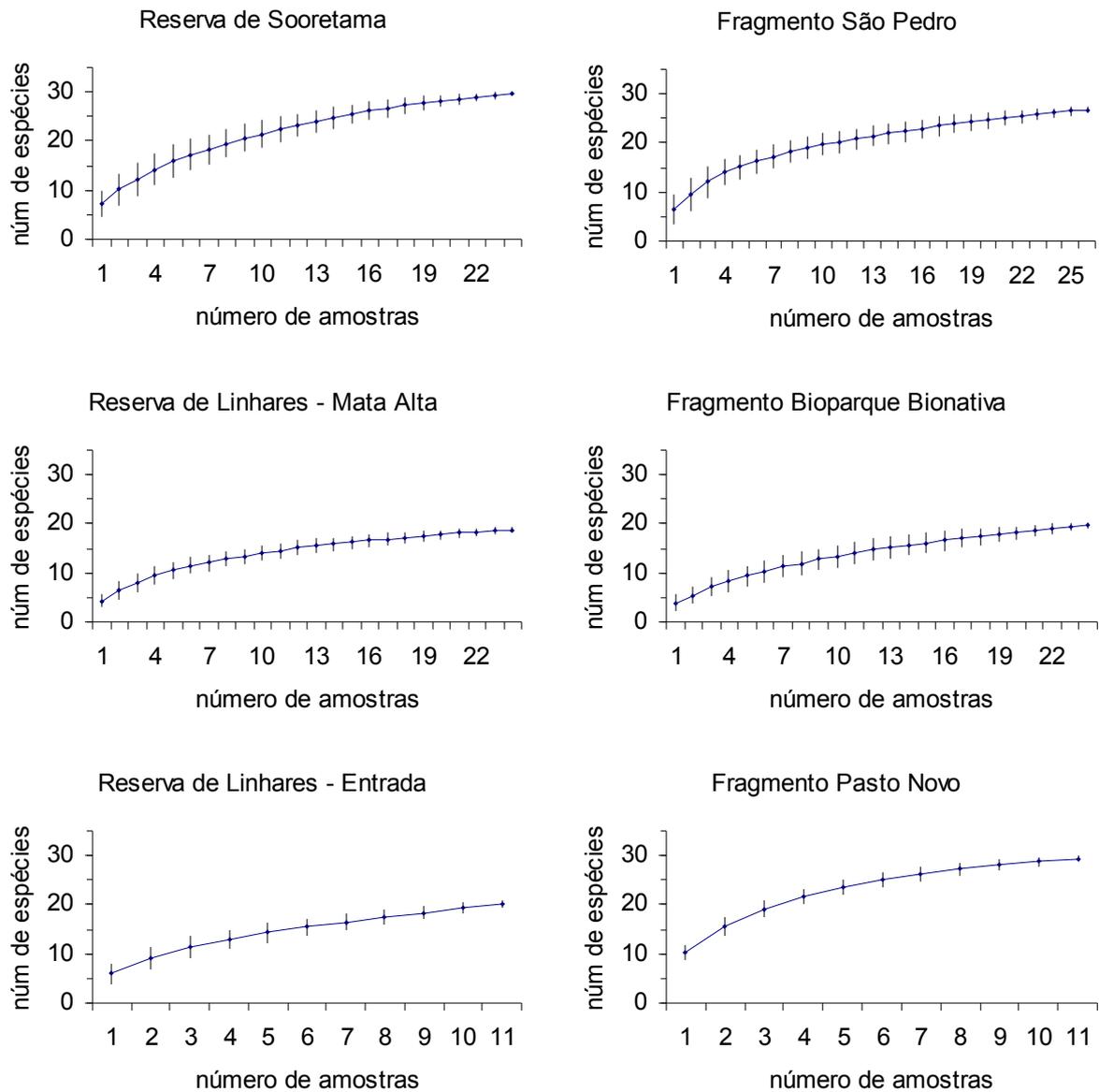


Figura 5.5. Curvas cumulativas das espécies de Blattaria obtidas a partir da randomização da ordem de obtenção das amostras através do modelo de simulação em cada um dos seis sítios de estudo. Cada ponto da curva corresponde à média (e ao desvio padrão) de 100 randomizações da ordem de obtenção das amostras.

Considerando-se os seis sítios, observa-se uma correlação positiva entre a riqueza de espécies e a densidade média por amostra nos diferentes sítios ($R_s=0,794$, $P<0,05$, $n=6$), e entre a riqueza total de espécies e o número de espécies mais

abundantes ($R_s=0,883$, $P<0,01$, $n=6$) (ver também Tabela 5.4). Este aspecto fica bastante evidente quando se observam as diferenças entre a RL-MA, a RL-E e o FBB e o FPN. Nos três primeiros sítios, a maioria das espécies encontra-se em densidade muito baixa, sendo necessárias longas horas de amostragem para capturar mais um indivíduo ou mais uma espécie. No FPN, em contraposição, as espécies parecem ter uma densidade tão alta que em poucas sessões amostrais atinge-se o platô da curva (Fig. 5.6 e Tabela 5.3).

Esta peculiaridade dos sítios com respeito à riqueza específica é corroborada não apenas pelas diferenças das formas das curvas cumulativas de espécies (ver também Fig. 5.8), mas também pelas marcadas diferenças das estimativas de riqueza máxima obtidas com o método Michaelis-Menten (ver Materiais e Métodos item 5.2.3, Quadro 5.1). Com efeito, foram encontradas diferenças significativas de riqueza específica para quase todas as combinações entre os seis sítios de estudo, revelando que tanto entre os sítios da área nuclear quanto entre os fragmentos existem acentuadas diferenças das estimativas de riqueza específica (Tabela 5.5). Das 15 combinações possíveis entre os seis sítios de estudo, os únicos pares para os quais não foram observadas diferenças significativas de riqueza foram FBB vs RL-MA e FBB vs RL-E, que correspondem também aos sítios com menores valores de riqueza (Tabela 5.5).

Tabela 5.5. Comparação da riqueza máxima de espécies estimada pelo modelo de simulação com o método de Michaelis-Menten para cada sítio a partir dos dados de riqueza por amostra obtidos nas amostragens. Teste de U de Mann-Whitney, ns: não significativo $p \geq 0,05$; *: significativo a $p \leq 0,05$; **: significativo a $p \leq 0,01$; ***: significativo a $p \leq 0,001$ ($n = 20$).

Área Nuclear	RBS > RL-MA $p=0,0000$ ***	RBS > RL-E $p=0,0012$ ***	RL-MA < RL-E $p=0,0223$ *
Fragmentos	FSP > FBB $p=0,0000$ ***	FBB < FPN $p=0,0000$ ***	FSP < FPN $p=0,0005$ ***
Fragmentos Vs RBS	FSP < RBS $p=0,0337$ *	FBB < RBS $p=0,0000$ ***	FPN > RBS $p=0,0166$ *
Fragmentos Vs RL-MA	FSP > RL-MA $P=0,0000$ ***	FBB \approx RL-MA $p=0,5075$ ns	FPN > RL-MA $p=0,0000$ ***
Fragmentos Vs RL-E	FSP > RL-E $P=0,0133$ *	FBB \approx RL-E $p=0,0531$ ns	FPN > RL-E $p=0,0001$ ***

Assim, a partir destes resultados fica evidente que existem marcantes diferenças entre os três fragmentos e também entre os três sítios amostrais na floresta contínua, o

que permite concluir que, no que diz respeito à riqueza específica em uma mesma área amostrada, não é possível separar os fragmentos dos sítios amostrais inseridos na floresta contínua da área nuclear.

5.3.2.c. Organização da comunidade

A comunidade dos seis sítios de estudo é caracterizada pela dominância de *Anisopygia sp5*, pelas importantes abundâncias de espécies dos gêneros *Anisopygia*, *Epilampra* e *Trioblattella*, entre as quais destacam-se as espécies *Anisopygia sp2*, *Epilampra sp4*, *Trioblattella sp1* e *Trioblattella sp2*, e pela baixa abundância das demais espécies (Fig. 5.3). Convém lembrar que as espécies que se destacam são encontradas predominantemente no folhicho (ver Tabela 5.2).

Nesta perspectiva, a comunidade do FPN parece um pouco diferente dos demais sítios e isto se deve, sobretudo, à baixa abundância relativa de *Anisopygia sp5* (14%), que é da mesma ordem da estimada para *Anisopygia sp2* (14%) e de *Blattellidade sp4* (11%). Nos demais sítios, a abundância relativa de *Anisopygia sp5* é muito maior: 45% na RL-MA; 58% na RBS; 60% na RL-E; 61% no FSP e 66% no FBB. Logo, no FPN as diferenças de abundância entre as espécies não são tão marcantes quanto nos demais sítios e, certamente, este é um dos fatores que leva à marcante diferença do índice de diversidade registrado neste sítio em relação aos demais (Fig. 5.6).

Porém, as variações das abundâncias relativas das espécies registradas entre os sítios se encontram dentro do mesmo intervalo de confiança de maneira que não diferem significativamente entre os sítios (ANOVA $p=0,937$ Tabela 5.6).

Da mesma forma, os valores do índice de diversidade de Shannon-Weaver são tão marcadamente diferentes entre sítios de uma mesma categoria que não permitem separar, de um lado, os fragmentos e, de outro, os sítios da área nuclear, tenha sido registrado um índice muito maior no FPN do que nos demais sítios.

Assim, a estrutura de abundâncias da comunidade de Blattaria não difere significativamente entre os sítios, o que permite constatar que o conjunto de perturbações associadas à fragmentação florestal não leva a modificações significativas.

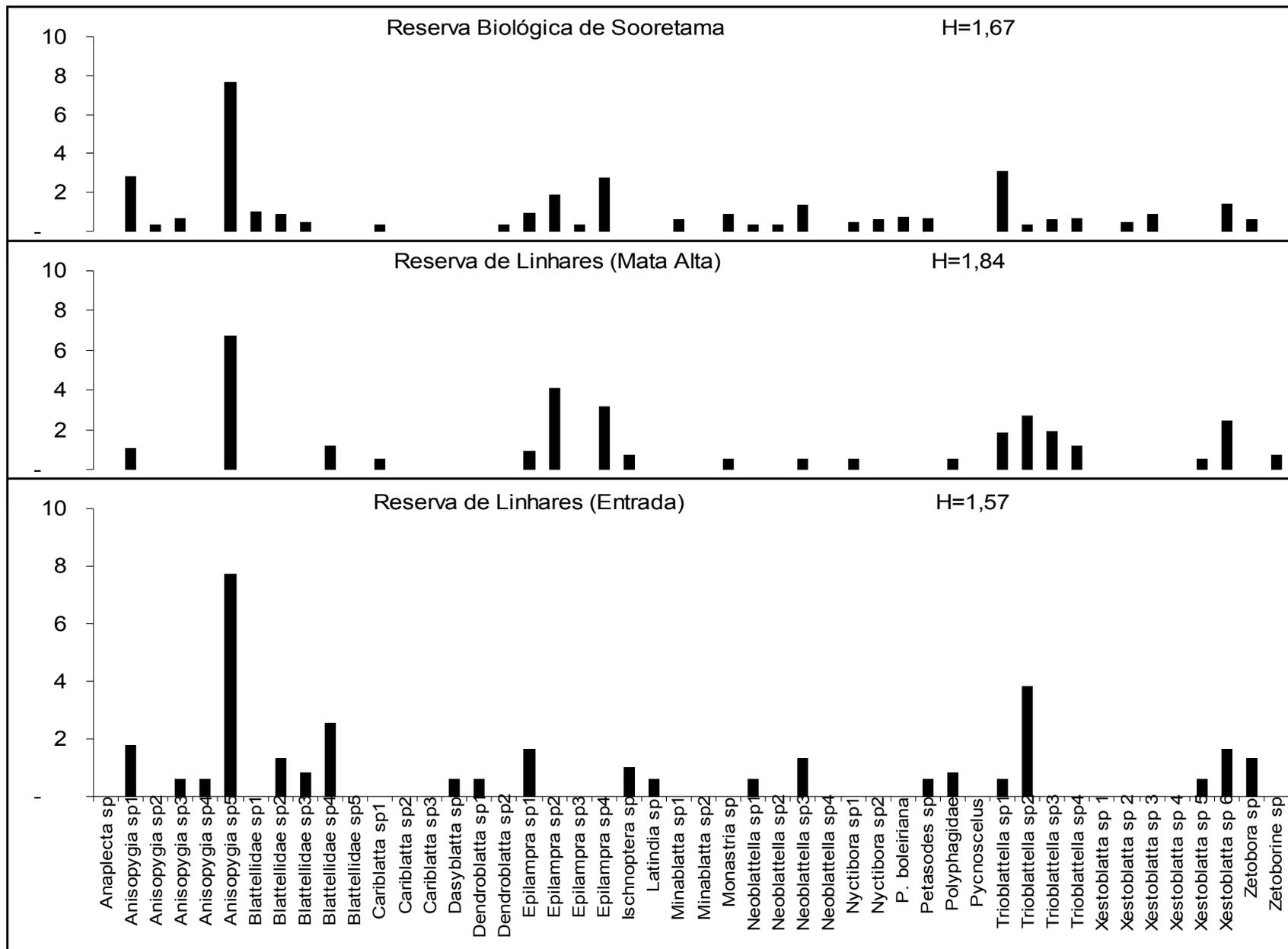


Figura 5.6. Abundância relativa das espécies nos sítios da área nuclear. Eixo x: espécies; eixo y: raiz quadrada do percentual de indivíduos; H= valor do índice de Shannon-Weaver.

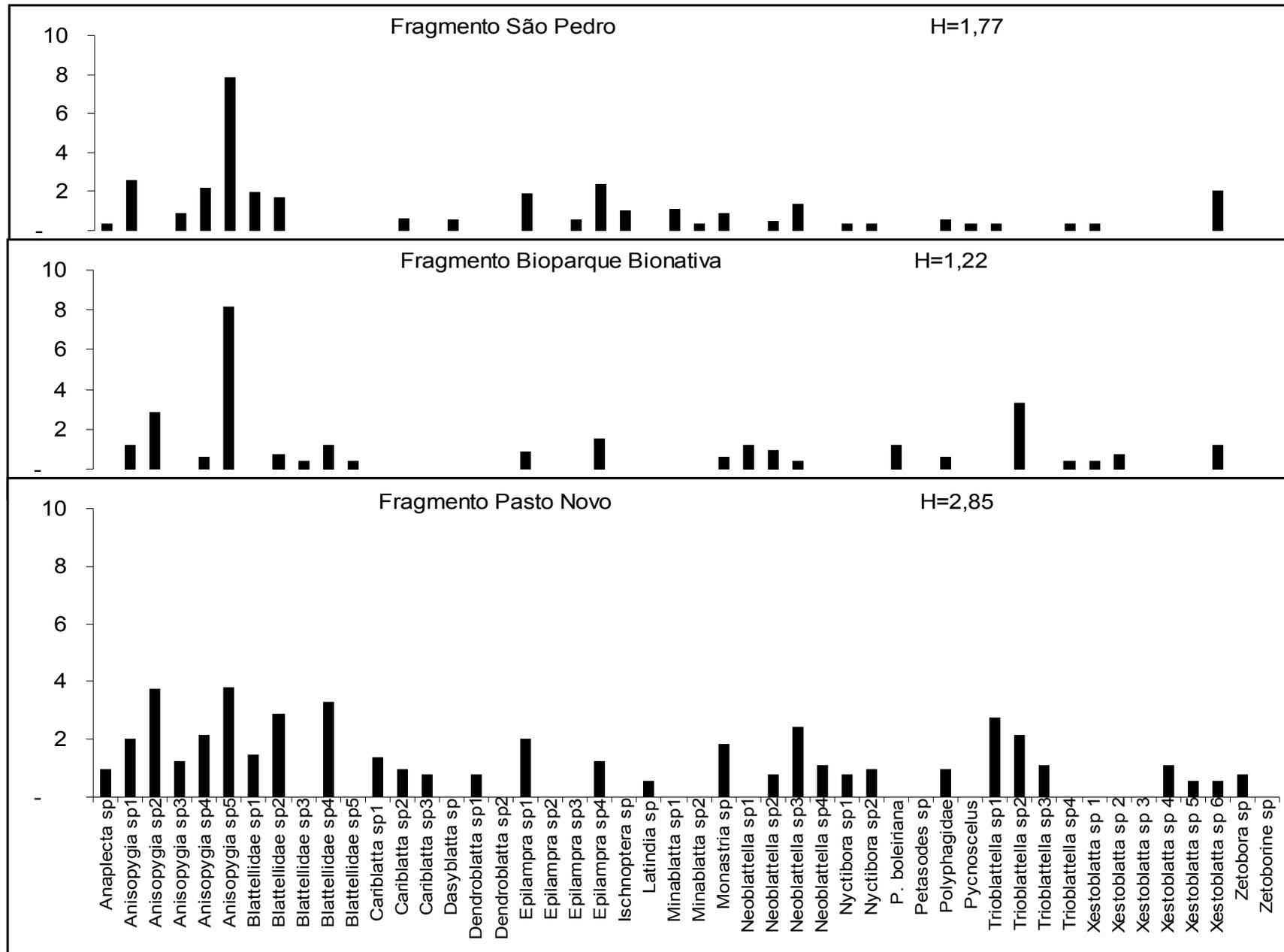


Figura 5.6 (continuação). Abundância relativa das espécies nos fragmentos florestais. Eixo x: espécies; eixo y: raiz quadrada do percentual de indivíduos; H= valor do índice de Shannon-Weaver.

Tabela 5.6. Comparação das abundâncias relativas do conjunto de espécies presentes em distintos sítios de estudo. Foram utilizados os dados apresentados na Fig. 5.6, i.e., normalizados pela transformação raiz quadrada das porcentagens do número de indivíduos das diferentes espécies. Os intervalos de confiança (95%) das abundâncias relativas médias normalizadas para cada sítio são estabelecidos por meio do desvio padrão agrupado. Observa-se que apenas Pasto Novo é levemente diferente.

SÍTIOS	N	Média Normalizada	DP	Intervalo de Confiança de 95%
RBS	54	0,83	1,75	(-----*-----)
RL-MA	54	0,79	1,77	(-----*-----)
RL-E	54	0,77	1,78	(-----*-----)
FSP	54	0,79	1,77	(-----*-----)
FBB	54	0,73	1,79	(-----*-----)
FPN	54	1,07	1,62	(-----*-----)
DP agrupado =		1,748		-----+-----+-----+-----+-----
ANOVA F=0,26; p=0,937; gl=(6-1)				

5.3.2.d. Organização das espécies na comunidade e suas características

Distribuição das espécies nos sítios da área nuclear e nos fragmentos

O percentual de espécies compartilhadas entre os sítios varia entre 22,9% (RL-E vs RL-MA e FBB vs RL-MA) e 39,6% (FPN vs RBS) (Tabela 5.7).

Tabela 5.7. Números de espécies comuns aos diferentes sítios de estudo e respectivos percentuais em relação ao número total de espécies do conjunto de sítios (i.e., 48 espécies).

	RBS	RL-MA	RL-E	FSP	FBB	FPN
RBS		14 – 30%	13 – 27%	17 – 35%	16 – 33%	19 – 40%
RL-MA			11 – 23%	12 – 25%	11 – 23%	15 – 31%
RL-E				12 – 25%	12 – 25%	16 – 33%
FSP					14 – 30%	18 – 38%
FBB						14 – 30%
FPN						

De modo geral, aqueles sítios que têm maior número de espécies compartilham maior número de espécies, e *vice versa*, ou seja, os sítios que têm menor riqueza específica compartilham menor número de espécies. Valores intermediários decorrem

de combinações de sítios com valores extremos como, por exemplo, FPN e RL-E, ou FBB e RBS, que compartilham 33,3% das espécies (Tabela 5.7).

Quando se considera o número de espécies compartilhadas em função do número de espécies presente em cada sítio (Tabela 5.8), verifica-se que o percentual de espécies compartilhadas varia entre 43,3% (RL-E vs RBS) e 78,9% (RL-MA vs FPN). Na maioria das combinações, cerca de metade ou pouco mais das espécies são compartilhadas, sendo que a RBS e o FPN – os dois sítios mais ricos em espécies deste estudo – são os que têm maior percentual de espécies comuns com os demais sítios.

Tabela 5.8. Números de espécies comuns aos diferentes sítios de estudo, respectivos percentuais em relação ao número total de espécies do sítio.

	RBS	RL-MA	RL-E	FSP	FBB	FPN
RBS		14 – 73,7%	13 – 62%	17 – 65%	16 – 76%	19 – 63%
RL-MA	14 – 47%		11 – 53%	12 – 46%	11 – 52%	15 – 50%
RL-E	13 – 44%	11 – 58%		12 – 46%	12 – 57%	16 – 53%
FSP	17 – 57%	12 – 64%	12 – 57%		14 – 67%	18 – 60%
FBB	16 – 53%	11 – 58%	12 – 57%	14 – 54%		14 – 47%
FPN	19 – 63%	15 – 79%	16 – 76%	18 – 69%	14 – 67%	
Número de espécies do sítio	30	19	21	26	21	30

Mesmo no caso destes dois sítios, o percentual de espécies compartilhadas raramente ultrapassa 70%, o que significa que pelo menos 30% das espécies encontradas em qualquer dos sítios são exclusivas. Além disso, o que se pode afirmar a partir destes resultados é que os sítios mais pobres em espécies não são subconjuntos perfeitos dos sítios mais ricos, pois se assim o fossem, compartilhariam 100% de suas espécies. Este fato evidencia, acima de tudo, a importância de cada um dos sítios estudados para a composição do total das espécies de Blattaria desta região.

Caracterização das espécies e sua relação com a fragmentação

Das 48 espécies amostradas neste estudo, 34 (70,8%) foram encontradas tanto em fragmentos quanto em sítios da área nuclear, ou seja, são totalmente ubíquas com respeito ao sistema estudado. Cinco espécies (10,4%) foram encontradas em até dois

sítios amostrados na área nuclear e nove (18,8%), em no máximo dois fragmentos, sendo que 5 e 9 não diferem estatisticamente de 7, que é a média entre os dois valores, $\chi^2 p = 0.445$. Ainda, nenhuma espécie foi registrada em todos os fragmentos ou em todos os sítios da floresta (Tabela 5.9).

Tabela 5.9. Número de espécies encontradas exclusivamente nos sítios da área nuclear ou nos fragmentos.

Sítios de estudo	Número de espécies
Todos os três sítios na área nuclear	0
Até dois sítios na área nuclear	5
Todos os três fragmentos	0
Até dois fragmentos	9
Pelo menos em um sítio na área nuclear e em um fragmento	34

Considerando seis categorias de ubiquidade, sendo 1 correspondente à presença em um único sítio, 2 à presença em dois sítios, ..., e 6 à presença em todos os sítios, verifica-se que todos os sítios contêm um grande número de espécies ubíquas em vários sítios de estudo. De maneira oposta, um número menor de espécies tem distribuição restrita a três sítios ou menos (Tabela 5.10). Além disto, não existem diferenças entre os sítios quanto ao número de espécies pertencentes a cada categoria de ubiquidade ($H=5,32$ g.l. = 5 $p>0,05$) (Tabela 5.11).

Tabela 5.10. Número de espécies pertencentes a seis categorias de ubiquidade em cada sítio. As categorias de ubiquidade são definidas de acordo com o número de sítios onde as espécies estão presentes (1 a 6). A similaridade entre os sítios é significativa (Kruskal-Wallis, $P>0,05$, ver Tabela 5.11).

	1	2	3	4	5	6
RBS	2	6	8	4	5	5
RL-MA	1	1	4	3	5	5
RL-E	0	4	5	4	4	5
FPN	3	4	7	5	6	5
FBB	1	3	3	4	5	5
FSP	2	6	3	4	5	5

Tabela 5.11. Similaridade entre os diferentes sítios com respeito à ubiquidade das espécies. Kruskal-Wallis aplicado aos dados da Tabela 5.10.

Sítio	Núm de obs.	Mediana
RBS	6	5
RL-MA	6	3,5
RL-E	6	4
FPN	6	5
FBB	6	3,5
FSP	6	4,5
Total	36	-
H=5,32	p=0,347	g.l. = (6-1)

Deste modo, não é possível diferenciar fragmentos e os sítios na área nuclear tomando-se em conta a maior frequência de espécies ubíquas. Esta característica permite concluir que, no que tange a composição específica da comunidade, os fragmentos não são peculiares, pois não têm diferente número de espécies ubíquas ou de espécies restritas.

Espécies com fêmeas ápteras vs espécies com fêmeas aladas

Considerando a distribuição de espécies ápteras *versus* espécies aladas, verifica-se que, em ambos os grupos, a maioria das espécies encontra-se distribuída tanto em fragmentos quanto em sítios da área nuclear (Tabela 5.12).

Tabela 5.12. Número de espécies com fêmeas adultas ápteras e aladas encontradas exclusivamente nos sítios da área nuclear ou nos fragmentos.

Sítios de estudo	Nº de espécies ápteras	Nº de espécies aladas
Todos os três sítios na área nuclear	0	0
Até dois sítios na área nuclear	1	3
Todos os três fragmentos	0	0
Até dois fragmentos	2	7
Pelo menos em um sítio na área nuclear e em um fragmento	9	26

As espécies aladas encontram-se distribuídas em todos os sítios, sendo que 3 estão restritas a até dois sítios da área nuclear e 7, em até 2 fragmentos. Por outro lado,

duas espécies ápteras têm sua distribuição restrita a alguns fragmentos e 1 espécie está restrita a um sítio na área nuclear, assinalando que os fragmentos não representam porções de uma área homogênea.

No que diz respeito à ubiquidade das espécies ápteras e espécies aladas, verifica-se que no conjunto total de espécies ápteras encontram-se espécies com todos os graus de distribuição, não sendo significativa a diferença do número de espécies nas categorias 1, 2, 3 vs 4, 5, 6 (Teste U $p > 0,05$). Em contraposição, as espécies aladas tendem a ser ter distribuição mais restrita, de maneira das 36 espécies com fêmeas adultas aladas, 26 (72%) estão presentes em até três sítios de estudo (Teste U $p \leq 0,05$).

Tabela 5.13. Número de espécies com fêmeas adultas ápteras e aladas pertencentes a cada uma das seis categorias de ubiquidade.

	1	2	3	4	5	6
Ápteras	3	2	1	2	1	3
Aladas	6	10	9	4	4	3

Em linhas gerais, esses resultados evidenciam que a presença ou ausência das espécies nos sítios estudados parece não depender da habilidade das fêmeas adultas voarem e recolonizarem os fragmentos.

Espécies r ou K estrategistas

Conforme foi assinalado no início da apresentação dos resultados (item 5.3.1), a classificação em *r* ou *K* estrategista é uma aproximação com o intuito de dar maior informação sobre as espécies estudadas. O número de espécies *K* estrategistas é muito maior do que o correspondente àquelas classificadas como *r* estrategistas (Tabela 5.14).

Tabela 5.14. Número de espécies *r* ou *K* estrategistas encontradas exclusivamente nos sítios da área nuclear ou nos fragmentos.

Sítios de estudo	<i>r</i>	<i>K</i>
Todos os três sítios na área nuclear	0	0
Até dois sítios na área nuclear	0	5
Todos os três fragmentos	0	0
Até dois fragmentos	2	7

Pelo menos em um sítio na área nuclear e em um fragmento	5	29
--	---	----

Destas, duas estão distribuídas em até dois fragmentos, enquanto que 5 outras estão distribuídas tanto em fragmentos quanto em sítios da área nuclear. Em contraposição, as *K* estrategistas encontram-se tanto limitadas a no máximo dois sítios da área nuclear (5 espécies), quanto limitadas a dois fragmentos (7 espécies). Desta maneira, o maior número de espécies (29) encontra-se pelo menos em um fragmento e em um sítio inserido na floresta contínua.

No que diz respeito à ubiquidade, verifica-se que as espécies *K* estrategistas tendem a estar mais concentradas em até três sítios de estudo, sendo que 26 das 41 espécies *K* (63,4%) encontram-se distribuídas em até 3 sítios de estudo e o número de espécies limitadas a até 3 sítios é significativamente maior do que aquele distribuído em quatro ou mais sítios (Teste U $p \leq 0,05$) (Tabela 5.15).

Tabela 5.15. Número de espécies *r* e *K* estrategistas pertencentes a cada uma das seis categorias de ubiquidade.

	1	2	3	4	5	6
<i>r</i>	1	3	1	1	0	1
<i>K</i>	8	9	9	5	6	4

Enfim, este conjunto de resultados permite concluir que os efeitos negativos decorrentes da fragmentação florestal não levam a diferenças, seja na densidade, seja na riqueza, seja na estrutura, seja na composição específica da comunidade de Blattaria, que permitam separar os fragmentos dos sítios amostrados em área contínua da floresta.

5.3.3. Efeitos de Área e de Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem

Uma vez que os resultados obtidos na sessão anterior demonstram que não existem efeitos das perturbações associadas à a fragmentação florestal, pode-se então considerar que esses efeitos são constantes sobre fragmentos e os sítios da área nuclear e, deste modo, analisar o efeito da área e da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem sobre a comunidade. Trata-se, na realidade, de avaliar a heterogeneidade da paisagem enquanto fator determinante de variações quantitativas e qualitativas dos recursos que possibilitam a sobrevivência e a coexistência das populações de Blattaria.

Efeitos de área per se ou de amostragem ao acaso

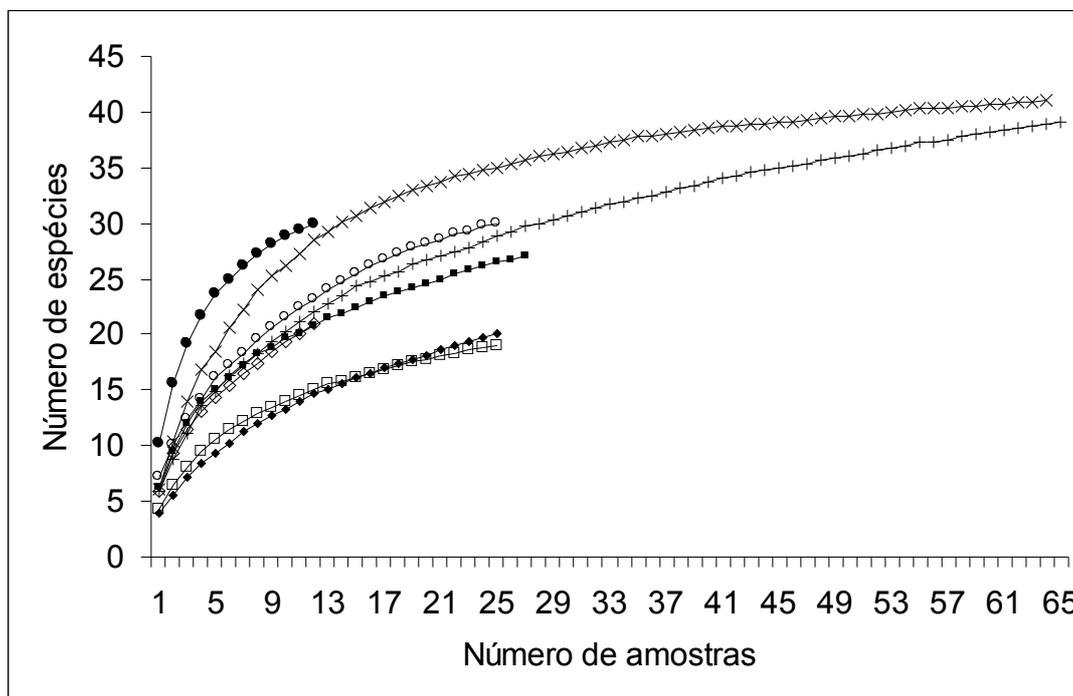


Figura 5.7. Riqueza específica estimada através do modelo de simulação de Michaelis-Menten para o total de amostras obtidas no conjunto dos três sítios de cada categoria e para cada sítio isoladamente. ○—○ RBS; □—□ RL-MA; ◇—◇ RL-E; ●—● FPN; ■—■ FSP; ◆—◆ FBB; +—+ três sítios na área nuclear; x—x três fragmentos.

Tabela 5.16. Comparação da riqueza de espécies estimada através do modelo de simulação de Michaelis-Menten para 64 amostras obtidas nos três sítios de estudo da área nuclear e nos três fragmentos com os resultados obtidos para cada sítio isoladamente. Teste U de Mann-Whitney: **: significativo a $p \leq 0,01$; ***: significativo a $p \leq 0,001$ ($n = 20$).

65 amostras da área nuclear vs sítios da área nuclear	Área nuclear > RBS P= 0,0002 ***	Área nuclear > RL-MA P= 0,0000 ***	Área nuclear > RL-E P= 0,0000 ***
65 amostras da área nuclear vs fragmentos	Área nuclear > FSP P= 0,0001 ***	Área nuclear > FBB P= 0,0000 ***	Área nuclear > FPN P= 0,0110 **
64 amostras dos três fragmentos vs fragmentos	3 fragmentos > FSP P= 0,0000 ***	3 fragmentos > FBB P= 0,0000 ***	3 fragmentos > FPN P= 0,0000 ***
64 amostras dos três fragmentos vs sítios da área nuclear	3 fragmentos > RBS P= 0,0000 ***	3 fragmentos > RL-MA P= 0,0000 ***	3 fragmentos > RL-E P= 0,0000 ***

Trinta e nove espécies foram coletadas no conjunto dos três sítios da área nuclear e 43 foram coletadas nos três fragmentos. As estimativas do número de espécies obtidas

para o conjunto dos três sítios, seja da área nuclear, seja dos fragmentos, são sempre superiores às registradas para qualquer sítio isoladamente (Fig. 5.7, Tabela 5.16). Este resultado evidencia simplesmente que com o aumento da área amostral ocorre um aumento do número de espécies (Fig. 5.7), o que concorda que com o aumento da área existe uma maior probabilidade de amostrar novas espécies.

Quando da comparação das curvas correspondentes, por um lado, à adição das três amostras da área nuclear e, por outra parte, ao conjunto dos resultados correspondentes aos três fragmentos, o modelo de simulação evidencia diferenças tanto no número de máximo de espécies como na intensidade do esforço amostral para alcançar este número (Fig. 5.8).

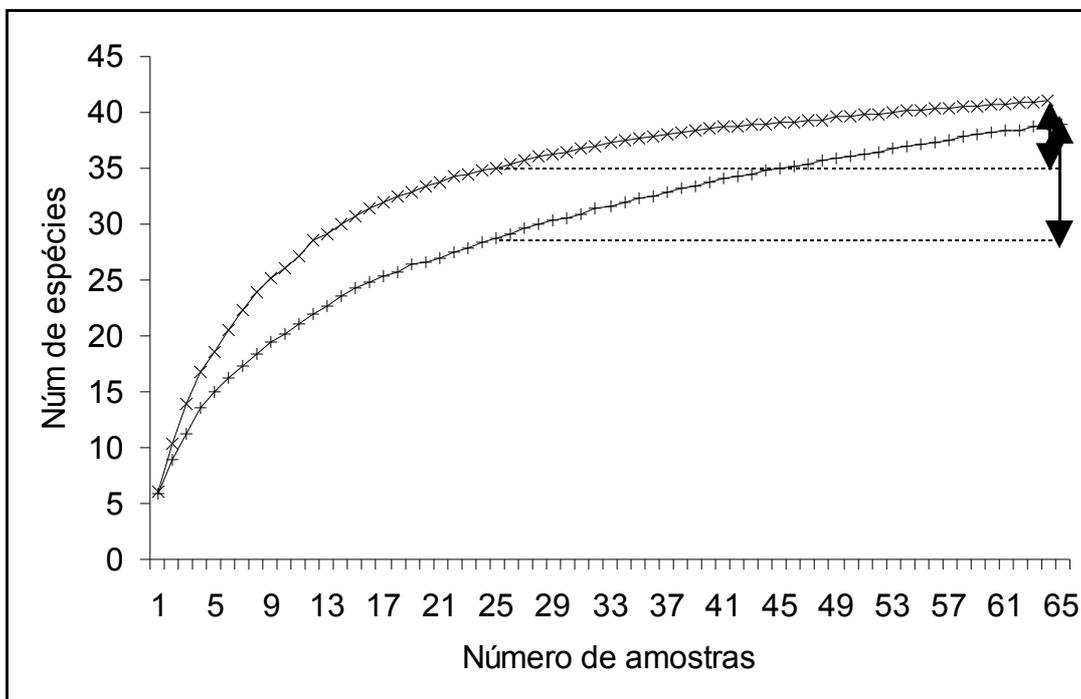


Figura 5.8. Verificação do Efeito de Área per se ou de Amostragem ao acaso sobre a riqueza específica do conjunto de sítios da área nuclear e dos fragmentos através da comparação da riqueza estimada através do modelo de simulação de Michaelis-Menten para o total de amostras obtidas nos três sítios de cada categoria com a riqueza estimada a partir da mistura de amostras dos três sítios para um número de amostras equivalente ao obtido em cada sítio isoladamente +—+ três sítios na área nuclear; x—x três fragmentos.

Com efeito, observa-se que na área nuclear ocorre um aumento progressivo da riqueza específica com o aumento da área, que é proporcional ao número de amostras (65 amostras dos três sítios na área nuclear têm maior número de espécies do que 25 misturadas dos três sítios, Teste U $p = 0,0001$). No conjunto dos fragmentos, em

contraposição, a riqueza estimada para 64 amostras não é significativamente diferente da estimada para 25 (Teste U; $p=0,5074$), o que sugere que a riqueza em espécies encontra-se próxima de um limite máximo (Fig. 5.8).

Este resultado sugere que o efeito de área *per se*, ou de amostragem ao acaso, é importante para explicar o aumento da riqueza na área nuclear, mas não nos fragmentos. Porém, a hipótese de uma maior heterogeneidade de recursos na área nuclear ainda não pode ser refutada.

Efeitos da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem

A comparação da riqueza estimada a partir da mistura das amostras dos três sítios de cada categoria com as estimativas de riqueza obtidas para cada sítio isoladamente (Fig. 5.9) revela que, quando são mantidos fixos os números amostrais (i.e., 25 ou 12 amostras misturadas aleatória e proporcionalmente dos três sítios vs 25 – na RBS, RL-MA, FSP e FBB – ou 12 amostras – na RL-E e do FPN) a riqueza específica da área nuclear é significativamente superior à observada na RL-MA e na RL-E, mas é da mesma ordem da estimada para a RBS (Tabela 5.17). Isto demonstra que, apesar das diferenças de riqueza específica dos sítios da área nuclear, conforme demonstrado no item 5.3.1., estas não são acentuadas de maneira que um conjunto de amostras misturadas dos sítios tenha maior riqueza de espécies do que o sítio mais rico. Assim, este resultado permite refutar a hipótese de que Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem tenha efeito determinante sobre a riqueza específica de Blattaria no total da área nuclear, o que permite concluir que as diferenças de riqueza em espécies observadas entre os sítios da área nuclear (Fig. 5.7, Tabela 5.5) e o aumento progressivo da riqueza à medida que se acrescentam amostras (Fig. 5.8) é resultado do efeito de Área *per se* ou de Amostragem ao Acaso.

Quando comparada com a dos fragmentos, a riqueza obtida ao misturar as amostras dos três sítios da área nuclear é apenas superior à estimada para o FBB, que é o sítio com um dos menores valores de riqueza (ver também Tabela 5.5). É similar à do FSP e menor do que a do FPN (Tabela 5.17). Este dado demonstra que não é a Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem da área nuclear o fator que promove tão marcadas diferenças entre os sítios de estudo, conforme observado a partir das análises realizadas no item 5.3.2. Além disto, também demonstra que o FPN

sozinho detém uma riqueza específica tão alta, que mesmo amostras oriundas de três sítios distintos da área nuclear não chegam a alcançar valor similar.

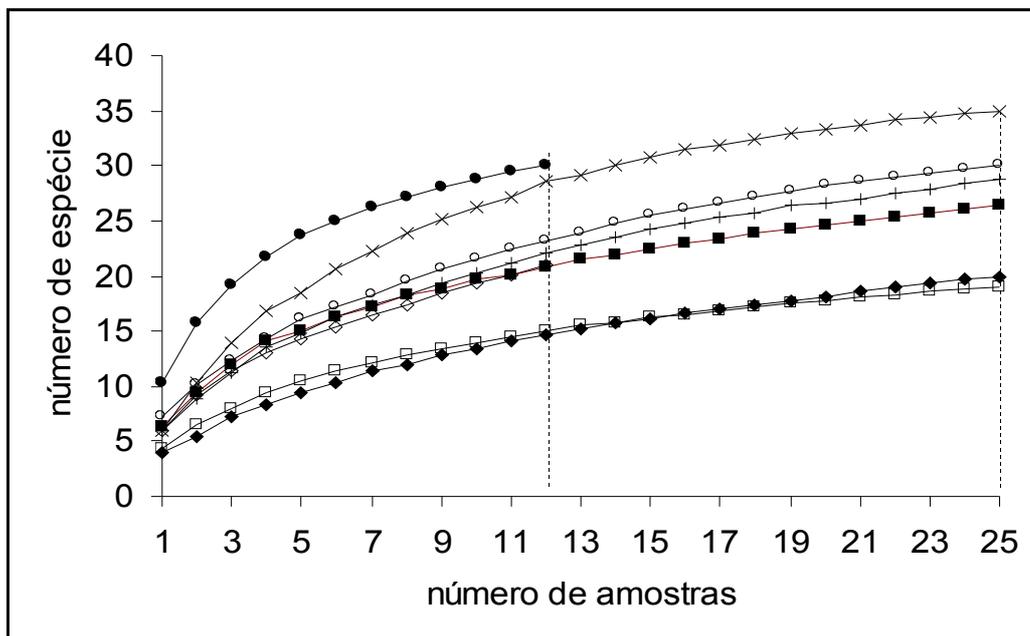


Figura 5.9. Verificação do Efeito de Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem sobre a riqueza em espécies do conjunto dos fragmentos e do conjunto de sítios da área nuclear. A riqueza estimada através do modelo de simulação de Michaelis-Menten para uma mistura aleatória e proporcional das amostras obtidas no conjunto de sítios de cada categoria é comparada com a riqueza estimada para cada sítio de estudo isoladamente. ○—○ RBS; □—□ RL-MA; ◇—◇ RL-E; ●—● FPN; ■—■ FSP; ◆—◆ FBB; +—+ três sítios na área nuclear; x—x três fragmentos.

Tabela 5.17. Comparação da riqueza de espécies estimada com o método Michaelis-Menten para três sítios de estudo de cada categoria (área nuclear e fragmentos) com os resultados obtidos para cada sítio isoladamente. Na comparação com FPN e com RL-E foi utilizada uma estimativa para 12 amostras. Na comparação entre os demais sítios se utilizou uma estimativa para 25 amostras. Valores de U e p do teste de U de Mann-Whitney: ns: não significativo $p \geq 0,05$; *: significativo a $p \leq 0,05$; **: significativo a $p \leq 0,01$; ***: significativo a $p \leq 0,001$ (n =20).

Amostras misturadas da área nuclear vs sítios da área nuclear isoladamente	Área nuclear ≈ RBS P= 0,3867 Ns	Área nuclear > RL-MA P= 0,0000 ***	Área nuclear > RL-E P= 0,0071 **
Amostras misturadas da área nuclear vs fragmentos isoladamente	Área nuclear ≈ FSP P= 0,2616 Ns	Área nuclear > FBB P= 0,0000 ***	Área nuclear < FPN P= 0,0021 **
Amostras misturadas dos três fragmentos vs fragmentos isoladamente	3 fragmentos > FSP P= 0,0000 ***	3 fragmentos > FBB P= 0,0000 ***	3 fragmentos > FPN P= 0,0222 *
Amostras misturadas dos três fragmentos vs sítios da área nuclear	3 fragmentos > RBS P= 0,0000 ***	3 fragmentos > RL-MA P= 0,0000 ***	3 fragmentos > RL-E P= 0,0000 ***

Por outro lado, quando se compara a riqueza estimada para o conjunto dos três fragmentos com a riqueza de cada sítio de estudo, se constata que a riqueza estimada para os três fragmentos é significativamente superior à estimada para qualquer sítio isoladamente (Tabela 5.17; Fig. 5.4). E esta diferença configura claramente o efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem sobre a riqueza específica de *Blattaria* nos fragmentos desta paisagem.

Um outro dado relevante que se pode obter a partir das simulações utilizadas para estimar o número de espécies é a possibilidade de comparar a riqueza total dos fragmentos e dos sítios da área nuclear. Esta comparação permite verificar que, em conjunto, os três fragmentos resguardam uma riqueza específica superior àquela registrada para a mistura dos sítios da área nuclear, seja na estimativa para 25 ($U= 567,0$ $p= 0,0000$ $n=20$), seja na de 64 amostras ($U= 546,0$ $p= 0,0002$ $n=20$ – ver Fig. 5.8).

Na realidade, a riqueza estimada para 25 amostras da combinação dos seis sítios de estudo, embora seja superior à estimada para o mesmo número de amostras misturadas dos três sítios da área nuclear ($U= 574,0$ $p= 0,0000$ $n=20$), não é significativamente diferente da estimada para o conjunto similar dos três fragmentos ($U= 472,0$ $p= 0,0962$ $n= 20$). Este aspecto bem destaca a alta riqueza específica do conjunto dos fragmentos florestais.

5.4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

O conjunto de resultados obtidos no presente capítulo bem demonstra a complexidade do estudo da diversidade biológica em florestas tropicais e a dificuldade de se compreender os efeitos da fragmentação florestal sobre a organização das comunidades biológicas.

O primeiro aspecto que merece ser destacado diz respeito ao elevado número de espécies novas, o que vem, uma vez mais, confirmar as elevadas estimativas da riqueza de insetos para as florestas tropicais (ADIS, 1988; MYERS, 1997; WILSON 1997). Frente à necessidade de entender os efeitos das transformações este aspecto conduz a priorizar a fim de aumentar o conhecimento sobre as espécies da entomofauna neotropical. Sem o conhecimento das espécies presentes, dos fatores evolutivos e ecológicos que se expressam na organização das comunidades a parte de determinismos resultantes de

processos de fragmentação relativamente recentes em paisagens florestais não pode ser avaliada.

Blattaria é uma ordem de insetos com riqueza específica relativamente baixa, e o número de espécies aqui encontrado (48) é um pouco maior do que o número de espécies de mamíferos de médio e grande porte que habitam o norte do Espírito Santo (30; CHIARELLO, 1999; 2000), ou de anfíbios presentes na Amazônia Central (40; TOCHER *et al.*, 1997). Comparada com a de outros grupos de insetos, esta riqueza é um pouco menor do que a da comunidade de besouros coprófagos (58; KLEIN, 1989) ou de térmitas (62; DE SOUZA e BROWN, 1994; DE SOUZA 1995; 1998), na Amazônia Central.

Quando comparado com o número de espécies de Blattaria de outras regiões, a riqueza aqui encontrada é semelhante à observada na Costa Rica (FISK, 1983) e um pouco menor do que aquela registrada na Guiana Francesa (GRANDCOLAS, 1994b).

O fato de ter uma riqueza específica relativamente baixa torna esta ordem um excelente modelo para o estudo da fragmentação florestal, pois permite que os estudos ecológicos estejam baseados em um conhecimento aprofundado da taxonomia e da biologia das espécies, possibilitando tanto a obtenção de resultados mais consistentes como a interpretação destes em função de mecanismos de organização biológica. Além disto, a identificação e descrição das espécies torna-se possível, sendo que os espécimes coletados passam a fazer parte das coleções oficiais de referência facilitando futuras pesquisas. Todas as espécies objetos do presente trabalho foram identificadas e separadas em espécies verdadeiras e não se trata, portanto, de morfo-espécie. Porém, deve-se ainda concluir a etapa da descrição das espécies, que já foi iniciada (GRANDCOLAS e PELLENS, 2002).

5.4.1. Separando os efeitos das perturbações associadas à fragmentação florestal

Conforme discutido no item 5.1.1, em uma paisagem real os fragmentos florestais são submetidos a diversos usos e fazem parte da dinâmica da paisagem. Para os três fragmentos aqui estudados, foi demonstrado que não correspondem a ilhas de floresta isoladas e esquecidas: retirada de madeira, visitação, caça, estradas entrecortando-os são os mais evidentes sinais de que existe uma interação dinâmica dos fragmentos na paisagem (Tabela 3.2).

Em vista disto, conforme proposto no modelo explanatório para estudar os diferentes mecanismos atuantes sobre a fragmentação florestal (cf. 5.1.3), o primeiro passo dado no sentido de estudar os efeitos da fragmentação florestal sobre a comunidade de Blattaria foi detectar se existe um efeito geral e maciço de perturbações causadas pela fragmentação florestal que pode estar afetando esta comunidade. Do ponto de vista metodológico, este efeito foi estudado por meio da comparação de diversos parâmetros relativos à organização da comunidade entre áreas fixas de 1 hectare de floresta e, também, mantendo fixo o n amostral obtido em cada sítio de estudo (cf. 5.2.3.a). Lembremos aqui que, em todos os casos foram escolhidos trechos de floresta que apresentavam visualmente um mínimo de perturbação, escolha que teve como objetivo eliminar fatores de impacto específicos de cada fragmento e isolar as situações de menor grau de modificação, notadamente no interior dos fragmentos.

Os resultados obtidos evidenciam que, para a comunidade de Blattaria, os valores de densidade, o número de espécies mais abundantes, os valores de riqueza, bem como a abundância relativa e a de diversidade – variáveis que não são independentes umas das outras – são muito diferentes entre os sítios de estudo de uma mesma categoria. Diante da amplitude das diferenças registradas em cada grupo de sítios estudados, ou da homogeneidade do conjunto de dados, não foram detectados padrões que permitam separar os sítios da área nuclear, de um lado, e os fragmentos florestais, de outro. A organização da comunidade de Blattaria é semelhante nos fragmentos e na área nuclear e vai contra o esperado pela hipótese das perturbações (SOUSA, 1984; OSMAN, 1977; e MCGUINNESS, 1984a,b), segundo a qual deve ser previsto que comunidades nos fragmentos têm menor riqueza específica ou marcadas diferenças de a estrutura, densidade, números de espécies mais abundantes e diversidade, quando comparadas com sítios inseridos na floresta contínua: estando submetidas a perturbações mais variadas e mais intensas, as populações dos fragmentos estariam mais suscetíveis à extinção local (cf.5.1.1.d).

Estas conclusões também são opostas a resultados existentes para diferentes grupos de artrópodos decompositores, os quais têm demonstrado que as comunidades são, em geral, negativamente afetadas pela fragmentação florestal (KLEIN, 1989; DIDHAM, 1997; DIDHAM *et al.*, 1996; 1998a,b; DE SOUZA e BROWN, 1994; DE SOUZA 1995; 1998).

KLEIN (1989), registrou significativa redução da riqueza específica, diversidade e equitabilidade da comunidade de besouros coprófagos na Amazônia Central, a partir da

floresta contínua até fragmentos florestais de 1ha. Este autor explica seus resultados pela redução das populações de mamíferos e aves, que ocorreu após a fragmentação, reduzindo assim as fezes destes animais, que são recursos alimentares dos besouros. Uma outra explicação se baseia na marcada mudança de microclima que sofrem as florestas com a fragmentação florestal, notadamente mudanças de umidade e temperatura que alteram o desenvolvimento e a sobrevivência das espécies. Tendências similares foram registradas por DE SOUZA e BROWN (1994) e DE SOUZA (1995), que observaram uma marcada redução do número de espécies de cupins com a redução da área dos fragmentos. DIDHAM *et al.* (1998b) evidenciaram que a riqueza específica de besouros do folhiço diminui com a área e aumenta em direção às bordas dos fragmentos.

Uma outra questão que deve ser considerada na análise dos efeitos negativos da fragmentação sobre a comunidade de Blattaria é se, mesmo que os valores de riqueza, densidade e diversidade indiquem a ausência de efeitos negativos da fragmentação florestal sobre as comunidades, uma mudança significativa na composição específica não se acompanha de diferenças na estratégia da população. Ou seja, se não haveria um aumento do número de espécies *supertramp* ou invasoras, tal como proposto por DIAMOND (1975) (cf. 5.1.2).

Neste sentido, o primeiro aspecto a ser examinado é precisar o grau de semelhança entre área nuclear e fragmentos na composição específica. Os resultados evidenciam que o percentual de espécies compartilhadas entre os sítios não chega a 40% do total de espécies. Este valor é baixíssimo quando comparado com resultados obtidos em estudos que registram uma redução da riqueza específica com a fragmentação florestal. KLEIN (1989) demonstrou que de 57% a 70% das espécies de besouros são compartilhadas entre diferentes fragmentos da Amazônia Central. CHIARELLO (1999; 2000) registrou que mamíferos de médio e grande porte compartilham entre 57% e 81% das espécies. Por outro lado, em estudo que demonstra um aumento de espécies de anfíbios após a fragmentação devido a incorporação de espécies da matriz nos fragmentos sem deslocar as espécies originais, TOCHER *et al.* (1997) registraram que o percentual de espécies compartilhadas entre fragmentos de diversos tamanhos (2 de 1ha ; 1 de 10 ha; e 1 de 100 ha) variou entre 25% e 65%.

Infelizmente, a vasta literatura sobre a fragmentação florestal em ecossistemas tropicais é repleta de artigos sem uma listagem da presença e ausência das espécies nos

diferentes sítios estudados, o que torna extremamente difícil a comparação precisa dos diversos resultados.

De qualquer maneira, os poucos dados disponíveis parecem indicar que, quando os fragmentos são subconjuntos concêntricos da área nuclear, e quando o número de espécies registradas corresponde a uma provável perda de espécies ocasionada pelos diversos efeitos da fragmentação florestal, o que parece ser o caso das comunidades estudadas por KLEIN (1989) e por CHIARELLO (1999; 2000), o percentual de espécies compartilhadas é maior. Em contrapartida, quando outros mecanismos, além dos efeitos de área e isolamento, estão atuando, como é o caso do resultado de TOCHER *et al.*, 1997, o número de espécies compartilhadas é menor.

No presente estudo, como o número de espécies compartilhadas entre os sítios é muito baixo e não há um maior número de espécies compartilhadas entre fragmentos ou entre os sítios da área nuclear, fica evidente que as comunidades dos fragmentos não correspondem a subconjuntos concêntricos de qualquer um dos sítios da área nuclear, nem mesmo da RBS, que tem a comunidade mais rica da floresta contínua. Na realidade, os resultados obtidos indicam que as comunidades aqui estudadas mais parecem amostras ao acaso de uma comunidade anteriormente contínua e que todos os sítios têm uma contribuição na riqueza específica total do mosaico estudado, tal como postulado por ANDRÉN (1994b; 1997).

A partir da análise da presença ou ausência das espécies nos seis sítios de estudo, foi possível constatar que: 1) a comunidade dos fragmentos não é diferente da comunidade dos sítios da área nuclear quanto ao número de espécies ubíquas ou de espécies restritas; 2) não existe um grupo de espécies comum a todos os sítios da área nuclear que está ausente nos fragmentos; 3) tampouco existe ao menos uma espécie comum a todos os fragmentos que esteja faltando na área nuclear.

Paralelamente, os resultados obtidos pela análise da distribuição das espécies ápteras e aladas, bem como das espécies *r* e *K* estrategistas, revela que a maioria das espécies destas categorias encontra-se distribuída tanto em fragmentos quanto em sítios da área nuclear. Além disso, não foram detectadas diferenças significativas quanto à ubiquidade destes grupos de espécies. E mesmo que exista uma indicação de que as espécies aladas e as espécies *K* têm maior número de espécies com distribuição restrita a até três sítios de estudo, menos da metade das espécies restritas a até 3 sítios de estudo encontra-se distribuída em apenas 1 ou 2 fragmentos ou em apenas 1 ou 2 sítios na área

nuclear. Ou seja, mais da metade das espécies com distribuição restrita a até 3 sítios pode ser encontrada tanto em fragmentos quanto na área nuclear.

Um outro ponto que merece ser destacado neste sentido, é que seria esperado que as espécies fêmeas adultas aladas fossem mais capazes de se dispersar de um fragmento a outro e recolonizar os fragmentos do que espécies cujas fêmeas adultas são ápteras e, em conseqüência, seriam mais ubíquas. Os resultados aqui encontrados mostram o contrário: as espécies com fêmeas adultas aladas são as que têm distribuição mais restrita. Este padrão de distribuição parece estar de acordo com a possibilidade de as espécies aladas dispersarem e recolonizarem recursos muito localizados.

Além disso, embora não se tenha amostrado com o mesmo critério as plantações que constituem a matriz da paisagem onde se encontram estes fragmentos, a única espécie que pode ser considerada de áreas abertas, e abundante nas plantações, é *Pycnoscelus surinamensis*. Mesmo assim, apenas 1 indivíduo foi registrado na amostragem deste estudo (no FSP). De acordo com PELLENS e GRANDCOLAS (2002), sua presença nos fragmentos não configura uma invasão pois é incapaz de dispersar de um sítio colonizado para um sítio vazio, embora seja capaz de colonizar os lugares onde são introduzidas. Sua distribuição é muito pontual, associada a pontos onde alguma atividade humana, tais como extração de madeira, armadilhas para captura de pequenos mamíferos, foi recentemente realizada, não se caracterizando como uma espécie facilmente encontrada nas áreas mais protegidas dos fragmentos.

Deste modo, fica evidente que não existe um conjunto de espécies que falta ou que é favorecida nos fragmentos, o que conduz a descartar a hipótese de que as comunidades, nestes sítios, são constituídas por espécies predominantemente *tramp* ou invasoras.

Um último aspecto que merece ser verificado neste contexto é o seguinte: se os efeitos das perturbações associadas à fragmentação florestal estariam relacionadas com o isolamento em relação à área nuclear ou com relação ao tamanho dos fragmentos. A resposta é negativa: a riqueza, densidade, número de espécies mais abundantes de cada fragmentos não estão relacionadas com o grau de isolamento dos fragmentos, nem com o tamanho dos fragmentos. Apesar de o sítio mais rico em espécies (FPN) corresponder ao maior e, inclusive, ao que está mais próximo da área nuclear, o fragmento menor e que está mais distante da área nuclear (FSP) não é o mais pobre. Na realidade, o fragmento FBB onde se registraram os menores valores de riqueza específica bem como

os menores valores de densidade e de número de espécies mais abundantes tem tamanho intermediário e está localizado em distância intermediária entre os demais (Tabela 3.2).

Considerando que os diferentes trechos amostrados na área nuclear correspondem a parcelas de trechos de floresta contínua e que, como tal, não são afetados por um conjunto de perturbações associadas à fragmentação (cf. 5.1.1), a amplitude de variação dos diversos parâmetros da comunidade aqui testados indicam que não parece estar ocorrendo mais ou menos extinções ou acréscimos de espécies nos fragmentos do que nos sítios da área nuclear. Tampouco foram registradas modificações significativas da estrutura da comunidade, em função das perturbações que os fragmentos possam estar submetidos. Portanto, é possível rejeitar a hipótese de que as perturbações associadas à fragmentação florestal constituem um mecanismo determinante da riqueza específica nos fragmentos.

5.4.2. Efeitos de Área *per se*, de Amostragem ao Acaso e da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem

Uma vez demonstrado que as diferenças observadas entre os sítios não são decorrentes dos efeitos negativos das perturbações associadas à fragmentação florestal sobre as comunidades, foi possível avaliar se existem fatores relacionados à área que contribuem para diferenciar as comunidades da área nuclear e do conjunto de fragmentos (cf. 5.1.3).

Para isso, um primeiro passo consistiu em demonstrar que tanto a riqueza específica da área nuclear, como a do conjunto dos fragmentos, aumenta com o incremento da área total amostrada. Ou seja, o conjunto de sítios tem maior riqueza do que cada sítio isoladamente. Este aspecto, que é classicamente conhecido pela ecologia de comunidades, pode estar relacionado a três fatores principais: (1) o aumento da probabilidade de amostrar espécies ao acaso, já considerado por ARRHENIUS em 1921; (2) o aumento da área *per se*, o qual atua de maneira a reduzir a probabilidade de extinção e de aumentar a probabilidade de imigração (PRESTON, 1960, 1962a,b; MACARTHUR e WILSON, 1963; 1967); (3) o aumento da probabilidade de incluir novos habitats à medida que se expande a área e com isso incluir mais recursos que possibilitem a coexistência de maior número de espécies (WILLIAMS, 1943). Com este resultado ficou evidente que

existe algum efeito relacionado a área provocando um aumento de espécies à medida que o esforço amostral é aumentado.

O segunda etapa do modelo proposto foi a verificação da relevância do Efeito de Área *per se* ou da Amostragem ao Acaso sobre a riqueza específica das comunidades dos dois conjuntos de sítios comparados. Os resultados obtidos revelaram que na área nuclear ocorre um aumento significativo da riqueza específica com o aumento da área amostral, revelando que na superfície total da floresta contínua remanescente da Mata Atlântica de Tabuleiros o número de espécies de Blattaria deve ser superior ao observado, uma vez que a curva obtida com o modelo de simulação sugere um aumento progressivo do número de espécies. Assim, para a área nuclear, não é possível descartar a contribuição de qualquer um dos três mecanismos associados à área, i.e., Efeito de Área *per se*, Efeito de Amostragem ao Acaso ou Efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem, na organização da comunidade.

Para os fragmentos, os resultados obtidos são bastante surpreendentes, pois demonstram que não existe um aumento do número de espécies com a soma da área dos três fragmentos, revelando que o número de espécies amostradas nos três sítios encontra-se próximo ao limite máximo. Com isto, é possível descartar diretamente as hipóteses de que o Efeito de Área *per se* ou de Amostras ao Acaso sejam os determinantes da riqueza específica obtida neste conjunto de sítios.

A verificação dos efeitos da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem sobre as comunidades também revelou resultados distintos para a área nuclear e para o conjunto dos fragmentos. Na área nuclear, fica evidente que, apesar das diferenças da riqueza específica entre os sítios e da tendência de crescimento progressivo do número de espécies com o aumento do esforço amostral, as diferenças entre as amostras não são significativas ao ponto de evidenciarem a existência de um efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem. Nos fragmentos, em contraposição, a mistura de amostras dos três sítios leva a um aumento significativo do número de espécies. E, uma vez que as demais hipóteses foram sendo descartadas ao longo do processo, pode-se concluir com certeza que a Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem é o mecanismo que determina a elevada riqueza específica deste conjunto de sítios.

Na área nuclear, uma vez eliminada a possibilidade de que os efeitos da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem estejam contribuindo para a

riqueza específica total, duas hipóteses podem explicar a riqueza específica encontrada: a hipótese das amostragens ao acaso e a hipótese de área *per se*. A separação destes mecanismos não é possível com os dados ou com o modelo conceitual proposto no presente trabalho, pois, embora por razões diferentes, os resultados previstos nestes dois modelos são muito similares (cf. 5.1.3; CONNOR e MCCOY, 1979; MCGUINNESS, 1984a,b; ANDRÉN, 1994a,b; 1996; 1999). ANDRÉN (1996), ao tentar detectar os limites dos testes estatísticos para distinguir entre a hipótese das amostragens ao acaso e a hipótese de área *per se*, demonstrou que, onde não existem efeitos do tamanho e do isolamento do fragmento, o hábitat é funcionalmente contínuo e as duas hipóteses darão previsões muito similares.

Mesmo assim, separando-se os efeitos de área *per se* e amostragem ao acaso do efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem já se consegue um avanço muito grande sobre a interpretação dos efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades. Com isso, fica evidente que, por um lado, não é possível descartar a hipótese de que o total da área contínua da Floresta de Tabuleiros preservada na Reserva Florestal de Linhares e na Reserva Biológica de Sooretama abriga maior número de espécies de Blattaria do que a encontrada nos fragmentos, uma vez que o número de espécies cresce à medida que se amplia a área amostrada nas reservas. Por outro lado, os fragmentos, por serem submetidos a diferentes usos são muito distintos entre si. Mas no cômputo total resguardam significativa biodiversidade de Blattaria desta paisagem.

O fato da riqueza específica resguardada nos fragmentos ser resultante da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem aponta imediatamente para a necessidade de verificar que fatores estão promovendo estas importantes diferenças entre os fragmentos e de preservar o conjunto de fragmentos desta paisagem a fim de assegurar a conservação da biodiversidade de Blattaria. É, sem dúvida, extremamente importante evitar a perda de hábitats e intensificar esforços para recuperá-los, como já havia sido concluído por FAHRIG (1997).

6. A POPULAÇÃO DE *MONASTRIA*

BIGUTTATA

6.1. INTRODUÇÃO

Monastria biguttata Thunberg 1826 é uma espécie de Blattaria da subfamília Blaberinae (família Blaberidae). Trata-se de uma subfamília neotropical que, além de ter um gênero que coloniza o folhiço, considerado um hábitat primitivo na filogenia desta subfamília, tem diversos outros gêneros que colonizam hábitats mais especializados, tais como a parte de baixo de troncos de árvores, cavidades diversas, ou abrigos debaixo de rochas (GRANDCOLAS, 1993b).

Monastria é um gênero endêmico da Mata Atlântica com distribuição geográfica que vai da Ilha Grande (município de Angra dos Reis, RJ), na Serra dos Órgãos (a 1400m de altitude em Teresópolis, RJ), até São Mateus (extremo norte do Espírito Santo). Em um levantamento realizado em diversos sítios de Linhares e Sooretama em 1999, a espécie *Monastria biguttata* foi encontrada em absolutamente todos os sítios pesquisados, ou seja, na Mata Alta, Mata de Várzea e Mussununga da Reserva de Linhares; Reserva Biológica de Sooretama; Fragmentos FSP, FBB, FPN, MME, José Pinto.

Troncos de árvores caídos no chão são o micro-hábitat desta espécie. Os indivíduos são encontrados agarrados à parte inferior de troncos, galhos e mesmo cascas soltas de árvores encostadas no chão. Vivem precisamente no espaço entre o tronco e o chão florestal (Fig. 6.1). Não parecem discriminar a espécie vegetal dos troncos, o tipo de casca, ou o diâmetro, mas são encontradas predominantemente em pontos mais úmidos. Em síntese, colonizam um micro-hábitat extremamente comum em qualquer ecossistema florestal, mas raramente observado em plantações, as quais são implantadas em terrenos destituídos da maioria dos tocos, raízes, ou galhos de árvores, para facilitar a mecanização da agricultura (cf. Fig 3.18).

M. biguttata é uma espécie de tamanho grande, sendo que o comprimento do corpo é da ordem de 6cm. É ovovivípara¹. Os indivíduos são muito sedentários e geralmente são encontrados em pequenos grupos, denominados de colônias. A distância máxima entre dois indivíduos de uma mesma colônia, i.e., a distância ao vizinho mais próximo, raramente ultrapassa 5m. Além disto, os indivíduos têm um comportamento de “fingir de morto” quando “se sentem ameaçados”, o que permite capturá-los e marcá-los com facilidade (Fig. 6.1).

Os machos têm asas longas e voam e as fêmeas adultas têm asas curtas e são incapazes de voar (Fig. 6.1.). Como são as fêmeas que carregam as ootecas², elas são as responsáveis pela dispersão da espécie. Assim, uma vez que as fêmeas adultas não são capazes de voar de um fragmento a outro e dificilmente encontram habitats favoráveis na matriz do entorno dos fragmentos, pressupõe-se que se trata de uma espécie que tem um baixo fluxo genético entre as distintas manchas florestais.

Todas estas características sugerem que *M. biguttata* pode ser um bom modelo para o estudo dos efeitos da fragmentação florestal sobre suas populações. Com base nisto, a proposta do presente trabalho é investigar três parâmetros básicos da demografia de suas populações – a densidade das colônias, a razão sexual e a estrutura etária – relacionando-os com o micro-habitat, que parece ser a dimensão do nicho desta espécie mais influenciada pela fragmentação florestal.

Partindo-se do pressuposto que as populações encontradas nos fragmentos são parte de uma população que originalmente se distribuía em toda a área contínua, a hipótese H0 do presente trabalho é que as populações dos fragmentos são amostras ao acaso de uma população originalmente contínua. Neste caso, é esperado que possíveis modificações dos parâmetros acima analisados estejam dentro dos limites de variações registradas ao acaso em uma população. Ou seja, que não existam diferenças significativas entre fragmentos e sítios da área nuclear.

A hipótese alternativa é a de que a fragmentação florestal tem efeitos que levam a modificações nestes parâmetros populacionais analisados. Se os parâmetros analisados

¹ Nas espécies ovovivíparas os ovos fertilizados são retidos no corpo da mãe, mas não são nutridos por ela.

² Uma cápsula protetora para os ovos. Nas baratas é um estojo quitinoso que contém uma série de compartimentos para abrigar os ovos, tais como cartuchos em uma cartucheira. Dizer que possui ooteca, significa dizer que está com ovos.



Ao lado, macho adulto; abaixo fêmea adulta com uma ninhada recém-eclodida. Observe que o macho tem asas longas e que a fêmea tem asas curtas.



Abaixo, uma ninfa fazendo a muda, i.e., trocando de pele; ao lado desta, uma ninfa mais jovem próxima de um escorpião. Note como a borda do corpo desta ninfa está grudada no tronco. Esta estratégia é parte de um comportamento de fingir de morto para escapar dos prováveis predadores.



Figura 6.1. Caracterização de *Monastria biguttata* em diversos estágios de desenvolvimento. Todos os indivíduos estavam agarrados à parte inferior dos troncos, a qual foi virada para ser fotografada. As barras indicam 1 cm.

nos fragmentos forem significativamente distintos dos da área nuclear, esta hipótese pode ser corroborada.

6.2. MATERIAIS E MÉTODOS

6.2.1. Sítios de Estudo

O estudo da população de *Monastria biguttata* foi realizado em dois sítios da área nuclear – a Reserva Biológica de Sooretama (RBS) e a Mata Alta da Reserva Florestal de Linhares (RL-MA) – e em dois fragmentos – o Fragmento São Pedro (FSP) e Fragmento Bioparque Bionativa (FBB).

Este estudo foi realizado em seis datas: Agosto e Novembro de 2000; e Fevereiro, Maio, Agosto e Outubro de 2001, compreendendo todo um ciclo anual.

Em Novembro de 2000 foi feito um levantamento a fim de verificar a presença de indivíduos de *M. biguttata* em troncos caídos existentes nas plantações do entorno destes fragmentos.

6.2.2. A Amostragem das Colônias

Como os indivíduos de *M. biguttata* vivem sob troncos de árvores encostados no chão (Fig. 6.1), a amostragem das colônias foi feita tomando-se como referência os troncos e galhos de árvores caídos. Assim, a unidade amostral deste estudo é o hábitat, ou seja, o tronco, ou o conjunto de troncos, caído no chão, que, na amostragem realizada em Agosto de 2000, continha pelo menos um indivíduo.

Em Agosto de 2000 foi realizada uma amostragem para encontrar as colônias de *M. biguttata*, que foram estudadas a partir de então. Como a distribuição de troncos e galhos caídos no interior de florestas e fragmentos é muito heterogênea, a procura por colônias foi realizada a partir de caminhadas no interior de cada sítio de estudo. O ponto de partida destas caminhadas era decidido aleatoriamente, usando como referência o número de entradas possíveis, já abertas e conhecidas, naquele sítio.

Os troncos encontrados em uma diagonal de pelo menos 10m e até 500m destes caminhos no interior da floresta eram então pesquisados. Toda vez que um tronco, ou um conjunto de troncos, caído no chão era avistado, procurava-se por indivíduos. Todos os indivíduos encontrados eram coletados e colocados rapidamente em frascos limpos,

que eram fechados e colocados cuidadosamente no mesmo local onde os indivíduos foram capturados, para posteriormente anotar de maneira precisa o local onde se encontravam. Esse procedimento ia sendo repetido até que todos os troncos de um mesmo agrupamento fossem examinados e todos os indivíduos encontrados estivessem dentro de seus respectivos frascos.

Após a verificação da presença de *M. biguttata*, todos os troncos do grupamento eram marcados com uma etiqueta que indicava o “nome” da colônia e o número do tronco (por exemplo, A1, A2, ..., An, para a colônia A). Em seguida, anotava-se as medidas de comprimento e diâmetro do tronco. Uma vez concluída a caracterização dos troncos passava-se ao estudo dos indivíduos coletados, que será descrito no item 6.2.3. Ao concluir o estudo dos indivíduos, iniciava-se a procura de uma nova colônia, procurando o tronco mais próximo ou o grupamento mais próximo, seguindo na mesma direção.

Na primeira amostragem, realizada em Agosto de 2000, três dias de trabalho foram suficientes para amostrar todos os troncos disponíveis (i.e., todos os troncos dentro dos limites de tamanho que podem ser manipulados e virados por apenas uma pessoa) no fragmento FSP, que é o menor fragmento. Com base nisto, decidiu-se padronizar a pesquisa, utilizando como referência três dias de trabalho em cada sítio.

Todos os troncos marcados nesta amostragem, realizada em Agosto de 2000, foram examinados nas cinco datas de estudo subseqüentes.

6.2.3. O Estudo dos Indivíduos de *Monastria biguttata*

Uma vez concluída a caracterização dos troncos, os indivíduos de *M. biguttata* que, permaneciam nos frascos até este momento, eram estudados e os indivíduos a partir do 2º estágio de desenvolvimento (2º instar) eram marcados. As marcações eram feitas com combinações de cortes no pronoto e nos tergitos. Os indivíduos recém eclodidos, por serem muito frágeis e poderem morrer em função da marcação, nunca foram marcados.

Em todas as datas, as seguintes informações eram anotadas:

- a) identificação (dados da marcação do indivíduo) – exceto para os recém eclodidos;
- b) localização (nº do tronco em que se encontrava);

- c) duas medidas do pronoto¹ (comprimento e largura máximos);
- d) sexo;
- e) se jovem ou adulto;
- f) presença ou ausência de ooteca nas fêmeas adultas;
- g) quando uma fêmea adulta era encontrada com uma ninhada, anotava-se o número de filhotes e o comprimento e largura do pronoto de um dos filhotes.

Após a marcação e obtenção destas informações, os indivíduos eram liberados no mesmo local onde foram capturados e a posição definitiva após a liberação era anotada.

Para todos os indivíduos capturados em cada uma dessas amostragens eram tomadas todas as informações descritas acima. Indivíduos que não haviam sido marcados nas excursões anteriores eram também marcados e liberados.

6.2.4. Análise dos Dados

Os dados obtidos com este estudo foram analisados no sentido de comparar o número de indivíduos, a razão sexual e a estrutura etária das colônias, tanto entre fragmentos e os sítios da área nuclear como entre as datas de amostragem.

Deste modo, verificou-se primeiramente se estes parâmetros estão correlacionados com o hábitat das espécies, i.e., se são correlacionados com o número de troncos disponíveis em cada colônia ou com a soma do comprimento dos troncos. No caso da estrutura etária, verificou-se também se existe relação entre esta e o número de indivíduos. A relação entre esses parâmetros foi estudada através da correlação de Spearman, a qual não parte de pressupostos de normalidade ou linearidade das correlações paramétricas (SIEGEL, 1975).

Uma vez estabelecida esta relação, os dados foram então estandardizados em função do número de indivíduos por colônia

ponderados e a comparação do número de indivíduos, da razão sexual e da estrutura etária das colônias, entre fragmentos e os sítios da área nuclear e entre as datas foi feita com uma ANOVA tipo 2, usando o software Minitab 10.5. A fim de evitar afastamentos de uma distribuição normal os dados utilizados na ANOVA foram transformados em raiz quadrada.

¹ Placa quitinosa protoráxica que recobre, total ou parcialmente, a cabeça das baratas.

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Caracterização do habitat de *Monastria biguttata*

Na pesquisa por colônias, realizada durante três dias de trabalho em cada sítio em agosto de 2000, foram encontradas 13 colônias na RBS, 09 na RL-MA, 07 no FBB e 06 no FSP, perfazendo um total de 35 colônias (Tabela 6.1). Como no FSP foram pesquisados todos troncos suscetíveis de serem utilizados pela população, o número de colônias investigadas neste sítio na primeira data parece corresponder a uma amostragem bem significativa do número total de colônias existentes neste sítio. Na pesquisa por colônias realizadas nos troncos encontrados nas plantações do entorno dos fragmentos e da área nuclear, realizada em Novembro de 2000, nenhum indivíduo de *M. biguttata* foi encontrado.

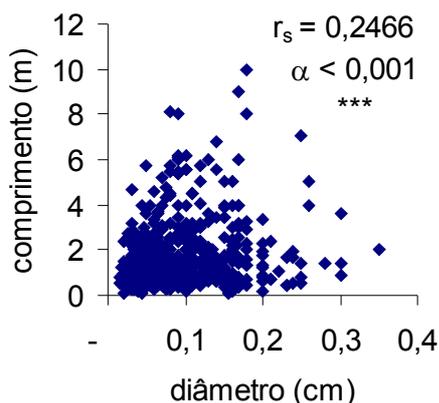


Figura 6.2. Relação entre o comprimento e o diâmetro dos troncos, em metros.

Um total 685 troncos foram pesquisados em busca de *M. biguttata* nas 35 colônias estudadas. O comprimento médio destes troncos é da ordem de $1,56\text{m} \pm 0,05\text{m}$ e o diâmetro médio é $8,8\text{cm} \pm 2\text{cm}$. O comprimento mínimo e máximo foi $0,06\text{m}$ e $10,0\text{m}$, respectivamente; e o diâmetro mínimo e máximo foi $1,5\text{cm}$ e 35cm . Os tamanhos mínimos correspondem aos menores galhos encontrados nos sítios. Os tamanhos máximos, no entanto, correspondem a uma limitação técnica, pois troncos maiores não são possíveis de serem manipulados. Além disso, a maior parte dos troncos estudados corresponde a pedaços de troncos, que se quebraram ao cair e ao serem decompostos.

Mesmo assim, existe uma correlação positiva e significativa entre o comprimento e o diâmetro dos troncos (Fig. 6.2).

O número de troncos e a soma do comprimento dos troncos em cada colônia podem ser considerados estimativas do habitat desta espécie. Como pode ser observado na Tabela 6.1. e na Fig. 6.3, estes dois parâmetros têm uma altíssima correlação positiva nas 35 colônias pesquisadas. Este dado revela que tanto um parâmetro quanto outro pode representar uma boa indicação do habitat disponível. Com base nisso, optou-se por utilizar apenas o número de troncos como uma medida de habitat.

Tabela 6.1. Número) de troncos (nº) e soma do comprimento (Σ)dos troncos por colônia.

Colônia	Área Nuclear						Fragmentos					
	RBS		RL-MA				FBB			FSP		
nº	Σ	Colonia	nº	Σ	Colonia	nº	Σ	Colonia	nº	Σ		
RS1	32	49,6	MA1	18	39,9	BB1	29	45,2	SP1	2	9,0	
RS2	5	12,4	MA2	16	22,0	BB2	56	89,7	SP2	16	18,9	
RS3	4	9,8	MA3	106	115,7	BB3	14	26,2	SP3	2	4,1	
RS4	2	9,4	MA4	41	46,1	BB4	11	32,2	SP4	8	11,7	
RS5	5	16,6	MA5	5	8,8	BB5	61	69,0	SP5	16	18,2	
RS6	22	54,4	MA6	6	7,0	BB6	8	11,0	SP6	1	3,0	
RS7	12	31,8	MA7	5	18,1	BB7	5	9,1				
RS8	16	22,0	MA8	23	49,7							
RS9	5	9,0	MA9	10	17,2							
RS10	15	22,2										
RS11	6	10,7										
RS12	9	15,9										
RS13	14	20,1										
Média	11,3	21,8		25,6	36,1		26,3	40,3		7,5	10,8	
Erro padrão	(2,4)	(4,1)		(10,8)	(11,2)		(8,8)	(11,3)		(2,9)	(2,8)	

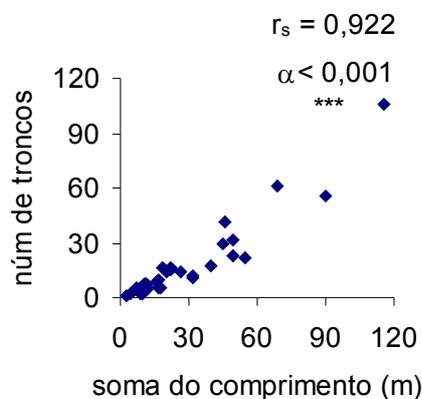


Figura 6.3. Relação entre o número de troncos e a soma do comprimento dos tronco nas colônias.

O número médio de troncos nas 35 colônias estudadas é $17,3 \pm 3,5$. Mas o número de troncos por colônia é extremamente variável: foram registradas colônias em

significativamente menor do que nos demais sítios (Teste U, $p \geq 0,05$ em todas as comparações).

6.3.2. Relação entre o número de indivíduos e o hábitat

O número total bruto de indivíduos estudados nos quatro sítios varia entre 98 (Outubro de 2001) e 405 (Novembro de 2000). De maneira geral, os menores números de indivíduos foram observados no FSP – o que corresponde ao sítio com menor número de troncos por colônia – e os maiores números de indivíduos foram registrados na RL-MA e no FBB – que são os sítios com os maiores números de troncos por colônia. Na RBS, o número de indivíduos estudados está entre estes extremos (Tabelas 6.4 e 6.1). Em todos os sítios, o maior número de indivíduos foi registrado em Novembro e o menor em Outubro de 2001 (Tabela 6.4).

Tabela 6.4. Número de indivíduos estudados em cada data.

	Área Nuclear		Fragmentos		Total
	RBS	RL-MA	FBB	FSP	
Ago 00	42	75	44	26	187
Nov 00	80	125	167	33	405
Fev 01	50	93	95	22	260
Mai 01	52	54	48	24	178
Ago 01	34	50	37	11	132
Out 01	21	38	31	8	98

O número de indivíduos observados nas colônias é positivamente correlacionado com o número de troncos por colônia (Fig. 6.4). A única exceção a este padrão geral foi registrada no mês de Novembro, quando, conforme veremos adiante (Fig. 6.6), foram encontradas muitas ninhadas recém-eclodidas. No entanto, conforme pode ser verificado na Fig. 6.4., estas correlações não são lineares, o que indica que existem outros fatores, além do número de troncos que determinam o número de indivíduos mas que há uma maior possibilidade de encontrar colônias maiores em grandes aglomerados de troncos disponíveis nestes sítios. Os resultados evidenciam igualmente que as variações sazonais das populações de *M. biguttata* não são diferentes entre os sítios.

Com base nestes dados, e considerando que o tamanho das colônias é bastante distinto de um sítio para outro, parece dividir o número de indivíduos pelo número de troncos a fim de poder comparar o número de indivíduos por colônia entre os sítios de

estudo. Com isto, na realidade, obtém-se uma medida da densidade das colônias nos troncos estudados.

6.3.3. Comparação do número de indivíduos

Na Tabela 6.5 estão apresentados os números médios de indivíduos por colônia, a densidade média das colônias (i.e., os números médios de indivíduos por colônia divididos pelo número de troncos) e os resultados da ANOVA comparando as densidades das colônias. Os números médios de indivíduos por colônia são mais elevados nos sítios que têm colônias em maiores números de troncos, ou seja na RL-MA e no FBB, e são muito parecidos na RBS e no FSP, sítios com menores números de troncos por colônia. Quando se compara a densidade média das colônias, verifica-se que esta tende a aumentar nos fragmentos, sendo mais elevada no FSP, que é o menor fragmento.

Tanto no que diz respeito ao número total de indivíduos por colônia quanto à densidade registrou-se uma importante variação dos efetivos entre as datas (Tabela 6.5). Este fato está, sobretudo, associado ao ciclo anual desta espécie, o que será analisado em detalhe no item 6.3.5.

Os resultados da ANOVA comparando a densidade dos indivíduos de *M. biguttata* entre os sítios da área nuclear e os fragmentos confirmam as tendências observadas. Esta análise revela que (1) a densidade é marcadamente diferente entre fragmentos e os sítios da área nuclear; (2) existe uma leve diferença do número de indivíduos entre as datas; (3) não existe interação entre sítios e datas, o que significa claramente que um destes fatores não está interferindo sobre o outro, permitindo separar, sem ambigüidade, os efeitos de cada um desses fatores sobre o número de indivíduos (Tabela 6.5).

Assim, os resultados obtidos permitem concluir com clareza que existe um efeito da fragmentação florestal sobre a densidade dos indivíduos nas colônias. Este efeito, ao

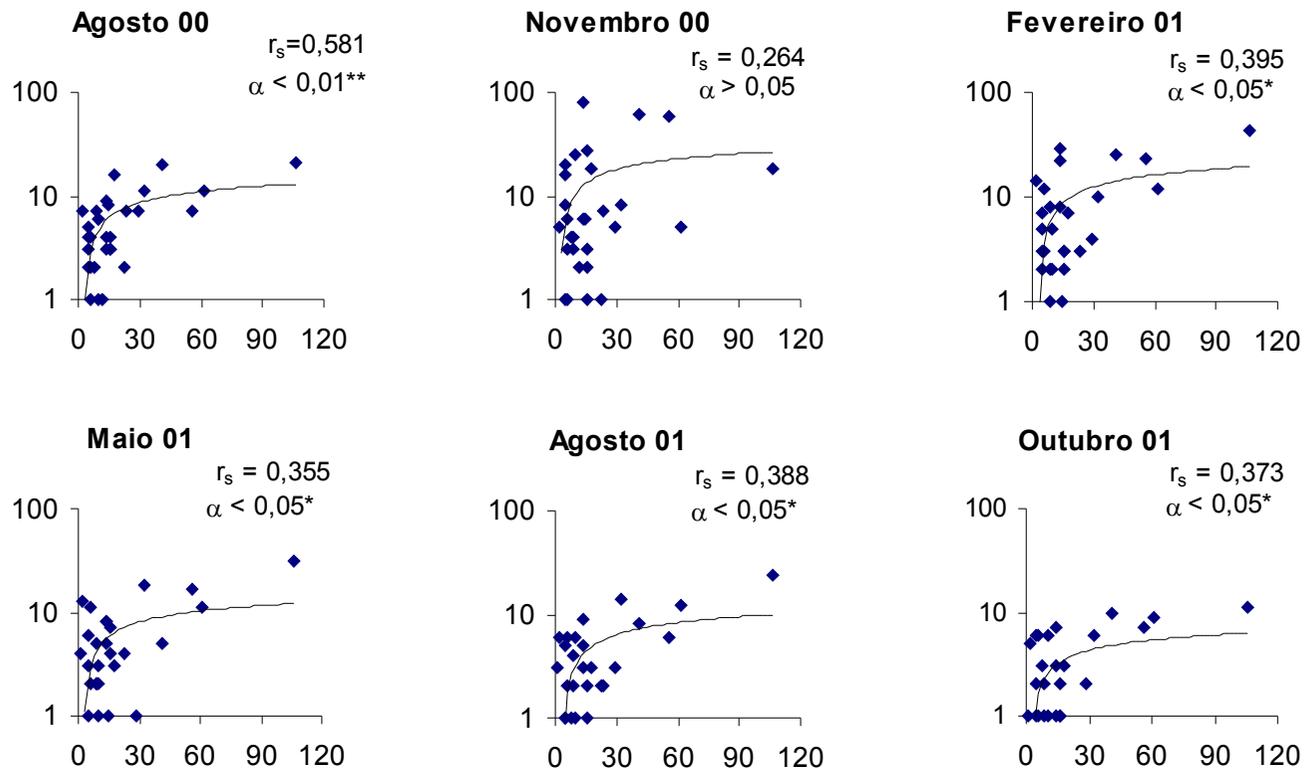


Figura 6.4. Relação entre o número de indivíduos (y) observados nas colônias em cada data e o número de troncos (x) por colônia (n=35).

contrário do que poderia ser esperado, promove uma concentração de indivíduos nas colônias o que pode ser explicado pela existência de um menor número de habitats.

Tabela 6.5. Número médio, e respectivos erros padrão entre parênteses, de indivíduos por colônia em cada sítio e data. Resultado da Análise de Variância tipo 2 comparando os fragmentos com os sítios da área nuclear, as datas em cada conjunto de sítios e a interação entre sítios e datas; ns: diferença não significativa p 0,05; ***: significativo a p 0,001.

	Area Nuclear		Fragmentos	
	RBS	RL-MA	FBB	FSP
Número médio de indivíduos por colônia				
Ago 00	3,23 (0,99)	8,33 (2,76)	6,29 (1,21)	4,33 (1,05)
Nov 00	6,15 (2,28)	13,89 (6,40)	23,86 (12,06)	5,50 (3,97)
Fev 01	3,85 (1,15)	10,33 (4,89)	13,57 (4,22)	3,67 (2,23)
Mai 01	4,00 (1,49)	6,00 (3,20)	6,86 (2,28)	4,00 (1,91)
Ago 01	2,62 (1,08)	5,56 (2,47)	5,29 (1,55)	1,83 (0,95)
Out 01	1,62 (0,58)	4,22 (1,41)	4,43 (1,23)	1,33 (0,76)
Densidade das colônias por tronco				
Ago 00	0,32 (0,11)	0,42 (0,08)	0,39 (0,12)	1,28 (0,63)
Nov 00	0,77 (0,32)	0,67 (0,32)	1,60 (0,98)	2,53 (2,03)
Fev 01	0,47 (0,15)	0,38 (0,13)	0,83 (0,33)	1,61 (1,15)
Mai 01	0,32 (0,09)	0,26 (0,11)	0,35 (0,11)	1,98 (1,09)
Ago 01	0,24 (0,07)	0,26 (0,10)	0,27 (0,10)	1,03 (0,62)
Out 01	0,18 (0,05)	0,25 (0,12)	0,22 (0,08)	0,68 (0,40)
	N=13	N=9	N=7	N=6
ANOVA				
	GL	F	P	
Sítios	1	9,01	0,003	***
Datas	5	2,26	0,050	*
Interação Sítios e datas	5	0,16	0,978	ns

Para a realização da ANOVA os dados foram ponderados quanto ao número de troncos por colônia, ou seja, o número de indivíduos, obtido em cada colônia e data, foi dividido pelo número de troncos da respectiva colônia. Os valores assim obtidos foram transformados em raiz quadrada para ajustar aos pressupostos de distribuição da análise.

6.3.4. Comparação da razão sexual

A razão sexual corresponde à proporção de indivíduos de cada sexo na população. Na elaboração das análises pode-se considerar seja o percentual de um sexo, seja o de outro, sendo que foi escolhido o percentual de fêmeas. Na Tabela 6.6

apresentam-se os percentuais de fêmeas registrados em cada sítio para cada data de estudo e os resultados da ANOVA, que compara estes percentuais.

O conjunto de dados revela que, nos sítios da área nuclear a razão sexual é muito balanceada, com aproximadamente 50% dos indivíduos de cada sexo: na RBS, a média das porcentagens de fêmeas obtidas em cada colônia e data é 51,6%; na RL-MA, 55,2% dos indivíduos são fêmeas. Nos fragmentos, em contrapartida, a porcentagem de fêmeas é mais elevada, sendo da ordem de 60% (59,1% no FSP e 60,4% no FBB, respectivamente). Assim, conforme evidenciado pelos resultados da ANOVA, a razão sexual é significativamente diferente entre os fragmentos e os sítios da área nuclear, indicando que existem mais fêmeas na população dos fragmentos do que machos (Tabela 6.6).

Tabela 6.6. Porcentagem de fêmeas em cada sítio e data. Resultado da Análise de Variância tipo 2 comparando fragmentos com os sítios da área nuclear, as datas em cada sítio, e a interação entre sítios e datas; ns: diferença não significativa $p > 0,05$; *: significativa a $p \leq 0,05$.

	Área Nuclear		Fragmentos	
	RBS	RL-MA	FBB	FSP
Ago 00	57,1	46,7	56,8	50,0
Nov 00	63,9	57,0	56,3	71,4
Fev 01	50,0	57,0	65,3	54,5
Mai 01	48,1	51,9	52,1	45,8
Ago 01	23,5	58,0	51,4	45,5
Out 01	66,7	60,5	80,6	87,5
	N=13	N=9	N=7	N=6
ANOVA				
	GL	F	P	
Sítios	1	4,53	0,035	*
Datas	5	0,31	0,909	ns
Interação Sítios * datas	5	1,02	0,409	ns

Os percentuais foram calculados excluindo-se os indivíduos recém eclodidos. Os valores foram transformados em raiz quadrada para ajustar aos pressupostos de distribuição da ANOVA.

Em todos os sítios são registradas variações da porcentagem de indivíduos de cada sexo de uma data à outra. Este fato parece estar relacionado com a variação sazonal do número total de indivíduos por colônias, o que pode dar uma distorção nos percentuais. Mas, a despeito destas variações, não existem diferenças significativas da razão sexual entre as datas e tampouco há evidência de interações significativas entre os valores obtidos para os sítios e para as datas (Tabela 6.6).

No total, todos estes resultados evidenciam que, no que diz respeito à razão sexual, existem diferenças significativas entre os fragmentos e os sítios da área nuclear. A ausência de efeitos de interação entre sítios e datas revela ainda que os resultados obtidos para um destes fatores não são decorrentes do outro.

6.3.5. Comparação estrutura etária

O estudo da estrutura etária foi realizado tomando como referência as medidas do pronoto dos indivíduos de *M. biguttata*, uma vez que, a cada muda², o pronoto cresce proporcionalmente ao tamanho do indivíduo (ver indivíduo fazendo muda na Fig. 6.1).

Como ocorre em várias espécies de Blattaria (ver, por exemplo, PELLENS *et al.*, 2002), existe uma correlação linear significativa entre o comprimento e a largura do pronoto de *M. biguttata* (Fig. 6.5). Portanto, considerando que a largura é a medida com maior amplitude, esta será usada no presente estudo.

Do conjunto total de indivíduos estudados, a largura mínima do pronoto registrada é 0,4 cm. Os indivíduos recém-eclodidos encontram-se nesta classe de tamanho. Após a primeira muda a largura média do pronoto é 0,6 cm. Este fato revela que a diferença mínima de largura do pronoto é 0,2 cm. A máxima largura de pronoto registrada foi é 2,4 cm. Mas, se na primeira classe de largura encontram-se com certeza os indivíduos recém eclodidos, nas últimas classes não se encontram necessariamente apenas indivíduos adultos. Nesta espécie é comum uma variabilidade do tamanho dos adultos, de modo que algumas ninfas³ podem atingir tamanho superior a estes. Tomando-se como referência estas informações, foram definidas 11 classes de 0,2 cm largura do pronoto, cujos pontos médios variam entre 0,4 cm e 2,4 cm (Fig. 6.5).

² Mudança de pele sofrida pelos insetos depois que saem do ovo.

³ Forma larval dos insetos hemimetábolos, i.e., dos insetos cujas larvas, ao sair dos ovos, são muito parecidas com os adultos, sendo distintos apenas pela ausência de asas, pela coloração, pelo tamanho e pelo aparelho reprodutor que ainda não está desenvolvido. A ninfa sofre mudança de pele várias vezes e, a cada muda, os caracteres do adulto vão progressivamente tomando forma.

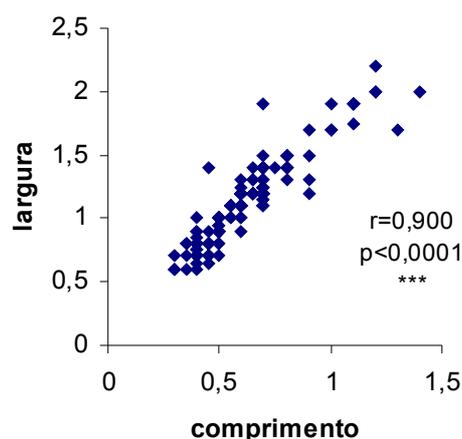


Figura 6.5. Relação entre a largura e o comprimento (em centímetros) do pronoto dos indivíduos de *M. biguttata*, estudados no mês de agosto de 2000 (n=187).

A análise da distribuição do número de indivíduos nas diferentes classes etárias ao longo das seis datas de amostragem revela três características principais da demografia populacional de *M. biguttata* (Fig. 6.6).

A primeira delas é que é comum encontrar indivíduos de diferentes classes etárias na população, inclusive em uma mesma colônia, conforme pode ser observado no exemplo dado na Tabela 6.7. Este aspecto indica que a população é composta por vários coortes⁴ sobrepostos, o que evidencia que a reprodução não é restrita a uma única data. Apesar disto, existe um período do ano no qual aumenta a probabilidade de encontrar adultos, especialmente fêmeas adultas com ou sem ooteca, bem como de encontrar ninhadas.

Os adultos são encontrados predominantemente no período que vai de agosto a fevereiro, o que foi constatado tanto no ano de 2000 quanto no ano de 2001. Em Agosto de 2000, das 11 fêmeas adultas estudadas, 7 estavam fecundadas, i.e., possuíam ootecas. Em novembro de 2000, 15 fêmeas adultas foram registradas e, destas, 11 encontravam-se com ninhadas recém-eclodidas. Em fevereiro de 2001 ainda foram encontradas fêmeas adultas, sendo que uma delas estava com ninhada e duas tinham ooteca.

⁴ Grupos de indivíduos nascidos em um mesmo intervalo de tempo.

Reserva Biológica de Sooretama

Reserva de Linhares–Mata Alta

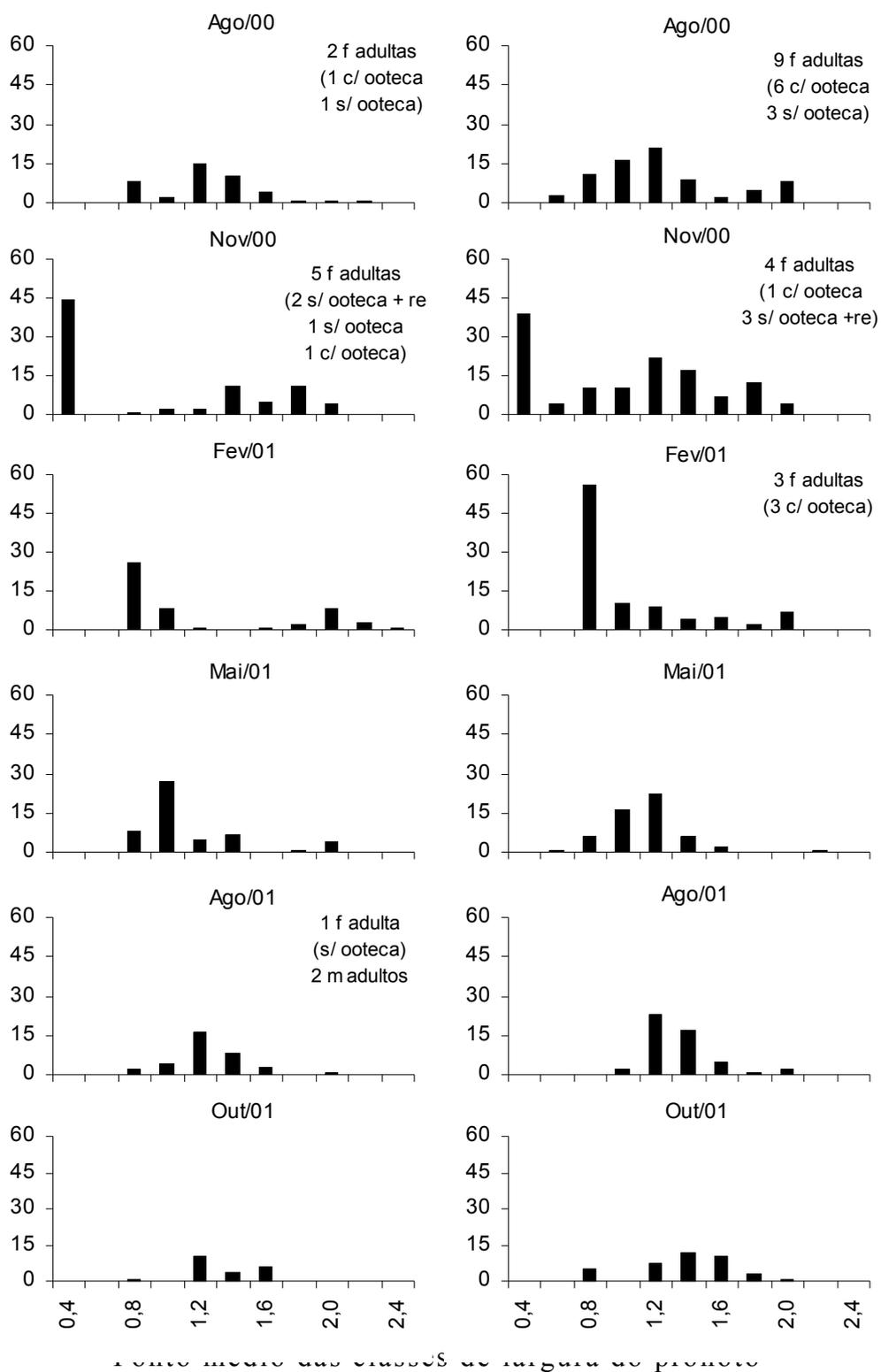
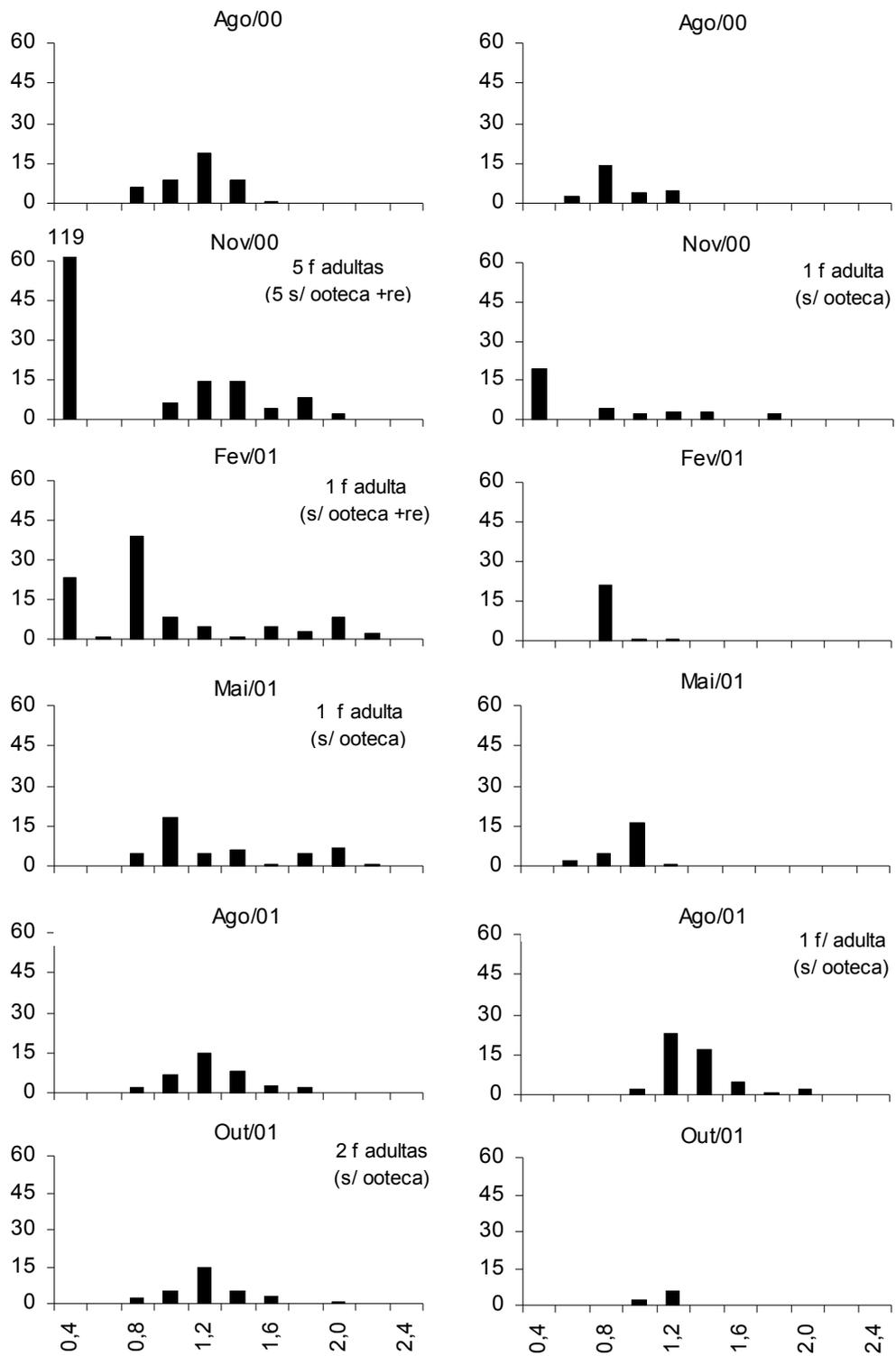


Figura 6.6. Variação sazonal da estrutura etária das populações de *M. biguttata*.
 f= fêmea; m= machos; re=ninfas recém eclodidas, as quais encontram-se na classe de largura do pronoto de 0,4 cm.

Fragmento Bioparque Bionativa

Fragmento São Pedro



Ponto médio das classes de largura do pronoto

Figura 6.6. (continuação) Variação sazonal da estrutura etária das populações de *M. biguttata*. f= fêmea; m= machos; re=ninfas recém eclodidas, as quais encontram-se na classe de largura do pronoto de 0,4 cm.

Estes dados sugerem que, mesmo que sejam encontrados indivíduos de diversas classes etárias em todos os sítios de estudo, a espécie tende a ter um período reprodutivo marcado. Este se inicia em agosto, quando aparecem os primeiros adultos nas amostras e algumas fêmeas já estão fecundadas, e se estende até fevereiro, última data na qual foi registrada uma ninhada recém-eclodida (Fig. 6.6).

Dos indivíduos adultos estudados, as fêmeas correspondem quase à totalidade: foram registrados apenas 2 machos adultos para um total de 34 fêmeas adultas. Este aspecto indica que 1) as fêmeas adultas são muito mais residentes do que os machos adultos; 2) que o período em que os pares ficam juntos para o acasalamento é muito curto, sendo que os machos desaparecem logo após a fecundação das fêmeas. Entretanto, não há como saber se dispersam ou morrem.

Ao acompanhar a variação do número de indivíduos do coorte nascido em novembro de 2000, observa-se que, em todos os sítios, o período transcorrido entre a passagem de uma classe etária a outra é bastante similar, sendo que o grupo recém nascido em novembro encontra-se com metade do tamanho máximo (1,2 cm de largura do pronoto) em agosto do ano seguinte. Assim, a partir destes resultados pode-se estimar que os indivíduos de *M. biguttata* levam cerca de dois anos entre a eclosão e a fase adulta (Fig. 6.6).

Tabela 6.7. Número de indivíduos registrados em cada classe etária nas colônias da RL-MA em agosto de 2000.

Colônias	Classes de largura média do pronoto										
	0,4	0,6	0,8	1,0	1,2	1,4	1,6	1,8	2,0	2,2	2,4
MA1			5	4	6	1					
MA2						1	1	1			
MA3		1	1	6	7	2		1	3		
MA4		2	2	4	1	3		3	5		
MA5						1	1				
MA6			1		1						
MA7				1	2						
MA8			2	1	4						
MA9						1					

De maneira geral, o período reprodutivo, a predominância de fêmeas entre os adultos e o tempo de desenvolvimento dos indivíduos são bastante semelhantes nos quatro sítios de estudo e não há diferenças que indiquem que as populações dos fragmentos sejam distintas das da área nuclear a este respeito. Mesmo assim, no FBB as

variações sazonais são menos marcadas, e tanto adultos quanto recém eclodidos são encontrados em mais datas do que em qualquer outro sítio (Fig. 6.6).

A segunda característica da estrutura etária de *M. biguttata* é que o número de classes etárias por colônia é positivamente correlacionado com o número de indivíduos nas mesmas, o que revela que colônias maiores tendem a abrigar mais coortes. Todavia, a relação entre estas duas variáveis não é linear e isto se deve a dois aspectos, que ficam evidentes a partir da análise da dispersão destes dados (Fig. 6.7).

O primeiro deles é que existe um limite mínimo e máximo nesta relação. É necessário que a população tenha um número mínimo de indivíduos para que tenha indivíduos de todas as classes etárias, i.e., seriam necessários pelo menos 12 indivíduos para registrar 12 classes etárias na população. O limite máximo é determinado pelo próprio número de mudas que os indivíduos fazem desde a eclosão até a fase adulta (e que no presente trabalho ficou definido como 12 classes etárias). O segundo aspecto que exclui a linearidade entre o número de indivíduos e o número de classes etárias está relacionado ao fato de que em nenhuma colônia é registrado o número máximo de classes determinadas no presente estudo (12), o que parece estar de acordo com uma certa sazonalidade reprodutiva, como foi demonstrado na Fig 6.6. Assim, se, por um lado, estes dados deixam evidente que populações maiores tenderão a abrigar maior número de coortes, o que lhes assegura uma permanência a mais longo período, por outro lado, o número de coortes que podem coexistir na população ou na colônia é determinado por características intrínsecas da espécie.

Em todos os sítios o número de coortes é bastante variável entre as datas em um mesmo sítio de estudo: o número máximo foi registrado no FBB em fevereiro (10) e o número mínimo (2) foi registrado no FSP em outubro de 2001 (Fig. 6.6). Na Tabela 6.8 estão apresentados os números médios das classes etárias por colônia, os valores destes números divididos pelo número de troncos e pelo número de indivíduos das colônias, e o resultado da ANOVA comparando estes últimos valores. Com base nestes resultados, verifica-se que não há diferença entre fragmentos e sítios da área nuclear no que diz respeito ao número de classes etárias por colônias. Mas que existe uma significativa diferença deste parâmetro entre as datas de estudo. A ausência de interação entre sítios e datas revela que um dos fatores não está interferindo sobre o outro.

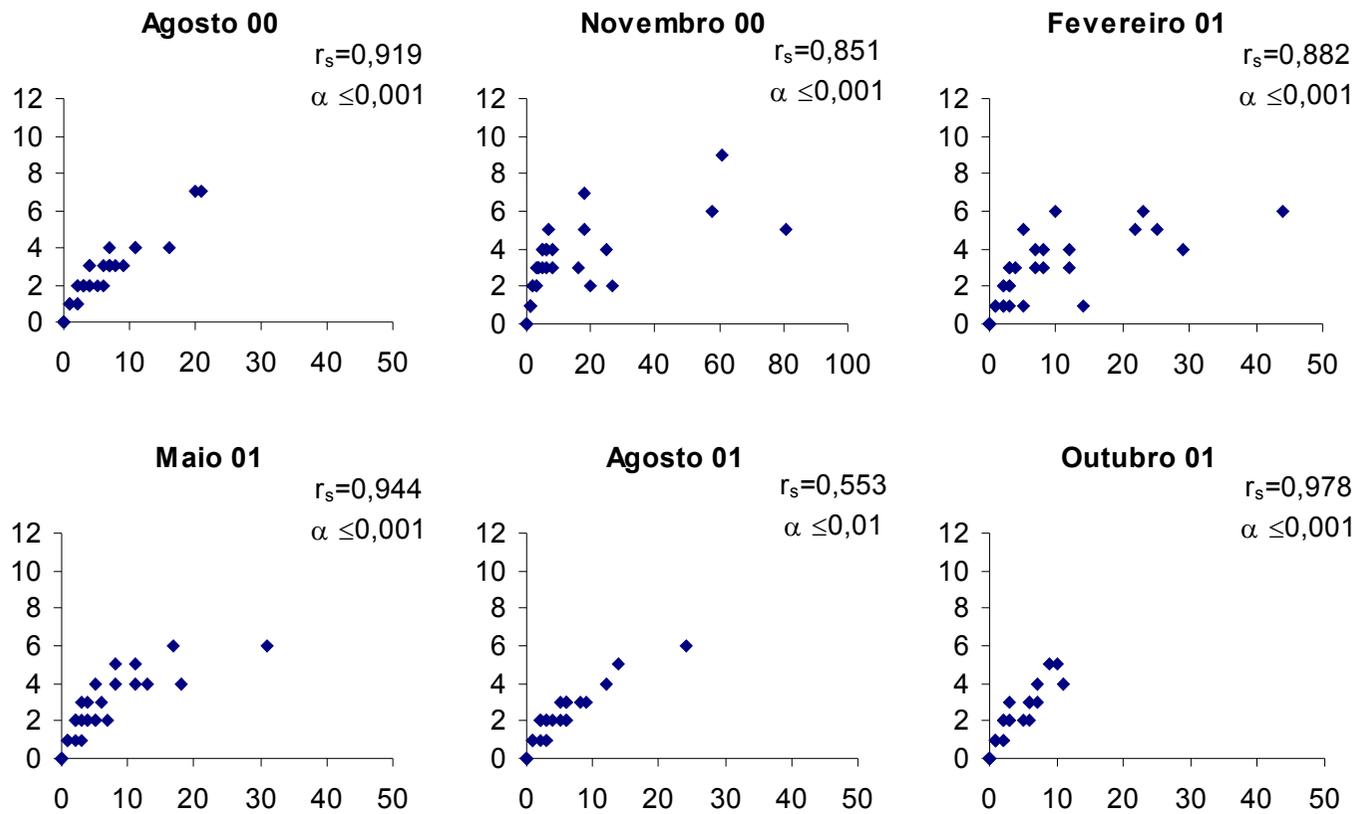


Figura 6.7. Relação entre o número de indivíduos observados nas colônias em cada data (x) e o número de classes etárias (y) (n=35).

Tabela 6.8. Número médio de classes etárias por colônia em cada sítio e data. Entre parênteses estão os erros padrão. Resultado da Análise de Variância tipo 2 comparando os sítios, as datas em cada sítio e a interação entre sítios e datas; ns- diferença não significativa $p \geq 0,05$; ***- significativo a $p \leq 0,001$.

	Área Nuclear		Fragmentos	
	RBS	RL-MA	FBB	FSP
Nº de classes por colônia				
Ago 00	1,62 (0,40)	3,44 (0,73)	2,57 (0,37)	2,17 (0,54)
Nov 00	2,08 (0,40)	3,78 (1,04)	4,00 (0,44)	1,83 (0,75)
Fev 01	1,85 (0,49)	3,00 (0,62)	4,00 (0,76)	0,83 (0,31)
Mai 01	1,46 (0,39)	2,22 (0,64)	3,43 (0,84)	1,83 (0,60)
Ago 01	1,31 (0,41)	2,11 (0,59)	2,29 (0,47)	1,00 (0,37)
Out 01	1,08 (0,31)	2,11 (0,59)	2,43 (0,65)	0,83 (0,31)
		(N/T)/S †		
Ago 00	0,05 (0,01)	0,08 (0,03)	0,04 (0,01)	0,11 (0,05)
Nov 00	0,06 (0,02)	0,06 (0,03)	0,04 (0,01)	0,10 (0,06)
Fev 01	0,08 (0,03)	0,05 (0,02)	0,04 (0,03)	0,03 (0,02)
Mai 01	2,26 (1,16)	2,07 (0,74)	5,16 (3,98)	1,79 (1,28)
Ago 01	0,07 (0,03)	0,04 (0,02)	0,06 (0,03)	0,17 (0,10)
Out 01	0,10 (0,04)	0,05 (0,02)	0,03 (0,01)	0,35 (0,17)
	N=13	N=9	N=7	N=6
		ANOVA		
	GL	F	P	
Sítios	1	0,46	0,498	ns
Datas	5	19,97	0,000	***
Interação Sítios * datas	5	0,28	0,925	ns

† (N/T)/S = o número de classes (N), obtido em cada colônia e data, foi dividido pelo número de troncos (T) em cada sítio e, posteriormente, pelo número de indivíduos em cada colônia e data (S). A ANOVA foi realizada com os dados assim ponderados e transformados em raiz quadrada para ajustar aos pressupostos de distribuição da análise.

6.4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A partir dos três parâmetros populacionais analisados no presente trabalho fica evidente que apenas a densidade das colônias por tronco (cf. 6.3.3. Tabela 6.5) e a razão sexual apresentam modificações que podem ser atribuídas à fragmentação

florestal. Em contraposição, a estrutura etária das populações varia pouco de um sítio a outro, não parecendo ser afetada pela fragmentação florestal.

As diferenças de densidade entre fragmentos e os sítios da área nuclear indicam que a população fica mais agregada nos habitats disponíveis nos fragmentos, sendo que esta maior agregação leva a um aumento da densidade nos troncos onde foram encontradas colônias.

Esta característica parece ser típica de populações confinadas, e foi demonstrada, por exemplo, por GLIWICZ (1980). Em uma revisão de grande número de trabalhos sobre populações de roedores confinadas, esta autora demonstrou que, em ilhas, quando a população não é marcadamente reduzida por fatores ambientais externos, que se tornam mais acentuados com a redução do tamanho da ilha, ou pela constante emigração, a densidade das populações pode aumentar marcadamente. Assim, quanto menor o tamanho da ilha, maior a densidade da população.

Considerando que o aumento da densidade da população de *M. biguttata* nos fragmentos é ainda mais marcante no fragmento menor, que é o FSP, dois aspectos podem ser relacionados para corroborar a hipótese de que o confinamento leva a este aumento da agregação nos habitats favoráveis. O primeiro deles é a estreita relação da população com os troncos onde são encontrados os indivíduos. Este aspecto foi demonstrado pela estreita correlação entre o número de indivíduos e o número de troncos nas colônias e pela existência de colônias maiores nos sítios em que foram encontrados maiores agregados de troncos. Na realidade, os troncos caídos e em decomposição, além de representarem os micro-habitats e proporcionarem condições microclimáticas bastante tamponadas, proporcionam também condições para o desenvolvimento de microorganismos que, juntamente com micro pedaços dos troncos em decomposição, parecem constituir a dieta desta espécie (obs pessoal).

O segundo aspecto está relacionado com a baixa permeabilidade da matriz (cf. 2.1. *sensu* FORMAN e GODRON, 1986) a esta espécie, promovendo uma resistência ao fluxo dos indivíduos entre uma área florestada e outra. Para a implantação das plantações que constituem a matriz que envolve os fragmentos, os terrenos são arados e raramente algum tronco permanece (Fig. 3.16, na descrição dos sítios de estudo). Além disto, os poucos troncos aí encontrados estão submetidos a variações mais extremas de umidade, pois não têm a proteção da copa das árvores. Logo, estas plantações não parecem

proporcionar condições favoráveis à população, forçando um confinamento nos fragmentos.

Troncos caídos no chão fazem parte da dinâmica dos ecossistemas florestais. Em função disto, o tanto o número quanto a distribuição espacial dos troncos parecem ser aleatórios (BROKAW, 1985 e PICKETT e WHITE, 1985). Sendo assim, o número de troncos caídos no chão florestal parece ser um fator dependente da área. Portanto, a partir destes resultados é coerente supor que o aumento da densidade das populações nos fragmentos é resultado da redução de habitats favoráveis, que, por sua vez, está relacionado com a redução da área dos fragmentos.

No que diz respeito à razão sexual, as diferenças observadas entre os fragmentos e os sítios da área nuclear parecem a estar associadas a diferenças de mobilidade entre os sexos. Em geral, as fêmeas tendem a ser mais residentes e são recapturadas nas mesmas colônias em sucessivas datas (dados não publicados). Embora os dados sobre movimento desta espécie ainda não tenham sido analisados com detalhe, um dado que evidencia as diferenças de tempo de permanência entre fêmeas e machos nas colônias é a diferença entre o número de machos e fêmeas adultas estudados (2 vs 34) (Fig. 6.6). Estas diferenças de mobilidade parecem estar de acordo com o dimorfismo sexual desta espécie, uma vez que os machos adultos têm asas longas e são capazes de voar enquanto que as fêmeas têm asas curtas e se movimentam menos.

Com base nisto, duas hipóteses podem ser levantadas para explicar o baixo percentual de machos nos fragmentos. A primeira delas é que, como se movem mais, os machos estariam emigrando dos fragmentos. A segunda hipótese é que, ao se moverem mais, estariam mais expostos às condições microclimáticas mais extremas dos fragmentos, e mesmo de sua periferia. Em função disto, estariam submetidos a uma maior taxa de mortalidade. Como não foi encontrado nenhum indivíduo de *M. biguttata* sob os troncos caídos existentes nas plantações do entorno dos fragmentos, pode-se supor que, mesmo que haja uma emigração de machos dos fragmentos, esta deve ser bastante baixa. Este fato permite concluir que os machos, por terem características que os forcem a sair de seu micro-habitat ideal tendem a ser mais suscetíveis à mortalidade nos fragmentos florestais do que as fêmeas.

Os resultados obtidos da análise da variação do número de indivíduos em cada classe etária revelam, primeiramente, que, embora possam ocorrer nascimentos durante todo o ano, uma vez que em todas as populações existem indivíduos de diversas classes

etárias, existe uma sazonalidade do período reprodutivo. Esta sazonalidade, marcada pelo elevado número de eclosões das ninhadas em novembro e fevereiro, coincide com a estação chuvosa regional (cf. Figs. 3.4 e 3.7). Um resultado semelhante a este foi registrado para a população de *Parasphaeria boleiriana* nos mesmos sítios de estudo (PELLENS *et al.*, 2002). Ambos os resultados evidenciam uma estreita relação da variação sazonal de ambas populações com as condições climáticas da região e demonstram a necessidade de umidade para assegurar o desenvolvimento dos indivíduos de ambas as espécies. Nesta perspectiva, a maior amplitude do período reprodutivo no FBB parece também ser um indicador da necessidade de umidade para esta espécie, pois, conforme demonstrado na Tabela 3.2 (sítios de estudo), existem dois riachos no interior deste fragmento. As colônias estudadas neste sítio estavam sempre próximas (no máximo 150m) a um destes riachos, o que permite levantar a hipótese de que estavam submetidas a menores variações sazonais de umidade do que as colônias estudadas nos demais sítios, as quais nunca estavam tão próximas a quaisquer corpos d'água.

Deste modo, a maior amplitude do período reprodutivo no sítio que aparentemente é mais úmido, e a concentração da maior parte das eclosões na estação chuvosa nos demais sítios revela uma profunda dependência da população de *M. biguttata* às condições de umidade.

Mesmo assim, não foram registradas diferenças entre fragmentos e sítios da área nuclear no que diz respeito ao número de classes etárias. Este aspecto evidencia que, embora existam algumas pequenas diferenças locais (como a maior amplitude do período reprodutivo registrada no FBB) e mesmo com a marcada redução do número de colônias e do número total de indivíduos estudados no FSP, as características gerais da dinâmica das populações são mantidas.

Na realidade, o que fica evidente com os resultados obtidos para *M. biguttata* é que a população parece ter mecanismos para se ajustar à redução da área, otimizando a utilização dos micro-habitats disponíveis. Desta maneira, mesmo que o tamanho total da população fique reduzido com a fragmentação, conforme foi demonstrado pela existência de um menor número de colônias registradas nos fragmentos com um mesmo esforço amostral, a população fica mais agregada nos pontos favoráveis dos fragmentos.

Um resultado diferente foi observado para as populações de *Parasphaeria boleiriana* (GRANDCOLAS *et al.* em prep.). Esta espécie se alimenta de madeira e vive no interior do tronco de algumas espécies arbóreas, em geral de madeira mole. Suas

maiores colônias foram encontradas em troncos de boleira *Joannesia princeps* (daí a origem do nome *boleiriana* – GRANDCOLAS e PELLENS, 2002). A densidade populacional de *P. boleiriana* é cerca de 10 vezes maior no FBB, do que em qualquer outro sítio da Floresta de Tabuleiros, e este aspecto parece ser fortemente explicado pelo altíssimo número de troncos de boleira disponíveis no chão florestal deste fragmento. Este elevado número de troncos é decorrente da densidade das populações de boleira, que é a espécie dominante deste sítio, e também pelo fato de que, por serem de madeira mole, os troncos de boleira têm pouca utilidade para os habitantes locais, que precisam de madeira para lenha, para pequenas construções e para a produção de cabos de ferramentas (AGAREZ, 2002). Logo, a maioria dos troncos boleira, cortados ou caídos naturalmente, permanece no fragmento, sendo então colonizados por *P. boleiriana* e favorecendo, assim, a existência de altas densidades destas populações (PELLENS *et al.*, 2002; GRANDCOLAS e PELLENS, 2002; GRANDCOLAS *et al.* em prep.).

Resultados contrastantes para dois grupos taxonomicamente próximos também foram registrados por MARGULES *et al.* (1994). Estes autores estudaram comparativamente os efeitos da fragmentação florestal sobre as populações do escorpião *Cercophonius squama* e de uma espécie de Amphipoda. Demonstraram que estes animais são afetados de maneiras muito distintas pela fragmentação, sendo que, 5 anos após a fragmentação, suas respostas são marcadamente contrastantes. Os escorpiões não foram afetados, enquanto que Amphipoda teve sua população marcadamente reduzida. As distintas respostas destes organismos foram atribuídas à própria biologia e ecologia das espécies, pois enquanto os escorpiões têm um conjunto de características que os tornam resistentes ao ressecamento e até ao fogo, Amphipoda necessita de condições de umidade muito constantes, o que os torna bastante sensíveis às mudanças no ambiente causadas pela fragmentação florestal. Portanto, enquanto Amphipoda responde da maneira esperada com a Teoria da Biogeografia de Ilhas, os escorpiões respondem de maneira totalmente distinta.

As diferenças de respostas das populações de *M. biguttata* e *P. boleiriana*, bem como as registradas por MARGULES *et al.* (1994), evidenciam que as respostas das populações à fragmentação florestal podem ser múltiplas e que dependem da maneira como a população explora o ambiente. No caso de *P. boleiriana*, o aumento da população no FBB parece resultar da grande disponibilidade de um recurso, o qual é mais concentrado neste sítio do que em qualquer outro na região. Para *M. biguttata* o

aumento da densidade dos indivíduos por colônia nos fragmentos, e em especial no menor fragmento, parece indicar um ajuste ecológico da população a um recurso que ocorre aleatoriamente no chão florestal, mas cuja disponibilidade está relacionada com a área.

Retomando-se aqui os quatro modelos teóricos disponíveis para explicar a riqueza específica – (1) a Hipótese da Amostragem ao Acaso; (2) a Hipótese da Diversidade de Hábitats; (3) a Teoria de Biogeografia de Ilhas ou do Equilíbrio Insular, também conhecida como Hipótese da Área *per se*; (4) a Hipótese das Perturbações – explicitadas em detalhes capítulo 5.1.1, constata-se que as possibilidades de separação destes efeitos sobre as densidades populacionais são distintas no caso de *P. boleiriana* e de *M. biguttata*.

Para *P. boleiriana* fica logo evidente que as diferenças de densidade entre os sítios estão associadas às diferenças de disponibilidade de troncos com características bastante específicas. Logo, a presença e ausência desta espécie em determinado fragmento dependem da existência deste recurso, cuja distribuição depende de outros fatores (como a própria distribuição das espécies vegetais na paisagem e o tipo de uso do fragmento, por exemplo). E a distribuição desta espécie nos distintos fragmentos que compõem a paisagem depende da distribuição espacial do tipo de tronco em que colonizam. Deste modo, o principal efeito da fragmentação florestal sobre a população de *P. boleiriana* parece ser a redução da diversidade dos hábitats disponíveis.

Em contraposição, o caso de *M. biguttata* mostra que, quando a espécie depende de um recurso que ocorre aleatoriamente e cuja disponibilidade é principalmente dependente de área, é impossível separar qualquer um dos efeitos sobre suas populações. Com a redução da área da floresta ocasionada pela fragmentação florestal diminui a probabilidade de encontrar indivíduos ao acaso, diminui a diversidade de hábitats e aumenta a probabilidade da espécie ser submetidas a perturbações. Ou seja, os diferentes ocasionados pela fragmentação florestal se confundem.

Como *P. boleiriana* utiliza um recurso cuja alta densidade no FBB é resultante do tipo de uso das espécies vegetais nesta floresta (AGAREZ, 2002), esta espécie pode representar um indicador de como a biodiversidade pode se ajustar a determinados usos da floresta. *M. biguttata*, por sua vez, parece indicar um ajuste da população a um dos efeitos gerais da fragmentação florestal, subsumido tanto na hipótese da amostragem ao acaso, quanto na teoria da biogeografia de ilhas ou na hipótese da diversidade de hábitat,

ou das perturbações que é o fato de com a fragmentação florestal ocorre uma redução de micro-habitats disponíveis e, com isso, o tamanho populacional tende a ser menor.

7. CONCLUSÕES

O conjunto dos resultados obtidos revela que, nos remanescentes florestais da Mata Atlântica de Tabuleiros, os macroartrópodos do subsistema decompositor são caracterizados pela considerável variabilidade de suas populações à escala da paisagem. Evidenciada em todos os níveis ecológicos de organização da biodiversidade examinados, esta variabilidade demonstra claramente a necessidade de considerá-la nas pesquisas sobre os efeitos da fragmentação florestal em relação, notadamente, com a heterogeneidade da paisagem.

No estudo da comunidade de macroartrópodos edáficos foram identificados grupos taxonômicos afetados pela fragmentação tanto positivamente, i. e., os fitófagos Homoptera e Hemiptera, como negativamente, o caso de Hymenoptera. Um terceiro conjunto de grupos taxonômicos apresenta, em geral, densidades muito baixas somente num fragmento, o FBB, mostrando marcadas diferenças da comunidade entre este fragmento e os demais sítios. Porém, um último conjunto de grupos taxonômicos se caracteriza por possuir densidades similares entre os três sítios de estudo, floresta primária e fragmentos. Para estes, é muito difícil dissociar a total ausência de efeitos da fragmentação florestal de problemas resultantes da inadequação resultante do tipo de amostragem que engloba simultaneamente tantos táxons (GARAY, 1989). Para os grupos que se encontram em baixas densidades ou formando agregados em poucas amostras são necessários, de fato, estudos mais detalhados e com metodologias específicas, tal como é evidenciado pela pesquisa sobre a comunidade de Blattaria.

De qualquer maneira, as diferenças apresentadas pela comunidade de artrópodos decompositores, comunidade de caráter taxonômico, possibilitam concluir que o efeito da fragmentação não se exerce nem da mesma maneira nem com a mesma intensidade sobre a comunidade como um todo. Como conseqüência, emerge a necessidade de se considerar os distintos mecanismos que podem estar atuando sobre as diversas populações, os quais certamente estão associados tanto à ecologia e à história natural de

cada uma delas quanto aos tipos ou à intensidade da interferência antrópica sofrida pelos fragmentos.

Sob esta perspectiva, é possível evidenciar pelo menos três tipos de mecanismos, ligados à fragmentação florestal, em relação à organização da comunidade estudada. O primeiro dos mecanismos a ser considerado é o que se pode denominar de efeitos gerais da fragmentação florestal, ou seja, alterações diretamente ocasionadas pelo fato do fragmento representar uma porção separada de uma área florestal originalmente contínua. De forma geral, elas implicam na redução da área de vida das populações e em impactos causados pelos efeitos de borda e pelos contrastes entre o fragmento e a matriz na qual o fragmento encontra-se inserido. Estes efeitos gerais da fragmentação florestal parecem produzir impactos drásticos sobre as populações de Hymenoptera, notadamente de Formicidae, uma das famílias mais representativas de insetos nas florestas tropicais. Nos fragmentos, as densidades de Formicidae estão extremamente reduzidas.

O segundo mecanismo que possibilita interpretar os resultados obtidos diz respeito aos efeitos em cascata da fragmentação florestal sobre diferentes comunidades biológicas devido às interações entre organismos, o que pode, por exemplo, conduzir a efeitos indiretos sobre as populações de artrópodos. Considerando que tanto Homoptera quanto Hemiptera têm interações muito estreitas com as plantas hospedeiras, esta é certamente a melhor explicação para as altas densidades de fitófagos nos fragmentos. Esta hipótese encontra respaldo nos resultados de AGAREZ (2002) que demonstrou que, além de uma significativa perda de espécies arbóreas da família Myrtaceae, existe, nos fragmentos, um segundo efeito geral resultante da modificação da cobertura vegetal: o marcado aumento da densidade de espécies florestais pioneiras ou secundárias iniciais. Esta mudança nas características da vegetação pode, sem dúvida, facilitar a explosão populacional de insetos que se alimentam destas plantas. Assim, diferenças registradas para Homoptera e Hemiptera entre os fragmentos e os sítios da área nuclear podem estar relacionadas positivamente com o aumento da densidade de certas espécies vegetais nos fragmentos.

Um terceiro mecanismo que diz respeito à interferência antrópica nos fragmentos pode ser postulado a partir dos resultados constatados para os detritívoros e predadores, grupos funcionais que pertencem àquelas classes e ordens de macroartrópodos exclusivos da teia trófica de decompositores e cujas densidades, no FBB, correspondem sempre às menores registradas no total de sítios analisados.

De maneira geral, as diferenças evidenciadas para os detritívoros e os predadores estão correlacionadas com diferenças tanto da cobertura vegetal quanto da quantidade mínima de matéria orgânica acumulada (Tabela 7.1). Com efeito, a cobertura arbórea do FPN é muito semelhante à da RBS no que se refere à riqueza, à diversidade e à área basal da vegetação arbórea. No FBB, o estado da cobertura arbórea é bastante contrastante: a vegetação é menos densa, a riqueza e a diversidade específica são menores (cf. 3.2, Tabela 3.3 e AGAREZ, 2002). Além disto, no FBB a camada de restos foliares que recobre o solo parece ficar muito fina em certas estações do ano, enquanto que no FPN e na RBS o acúmulo foliar é sempre bastante elevado (KINDEL, 2001). A baixa quantidade de matéria orgânica resulta, certamente, em menor disponibilidade de micro-habitats e de alimentos para toda a gama de organismos edáficos que vivem neste ambiente.

Tabela 7.1. Densidade de predadores e de decompositores no verão (v) e no inverno (i), número de espécies arbóreas, índice de diversidade vegetação arbórea, área basal e a menor quantidade de matéria orgânica registrada: ^a dados de AGAREZ (2002); ^b segundo KINDEL (2001); ^c dados não publicados.

	RBS	FPN	FBB
Densidade de Predadores (v)	190	280	90
(i)	380	300	150
Densidade de Decompositores (v)	140	310	120
(i)	600	560	160
Área basal (m ² /ha) ^a	30	27	18
Número de espécies arbóreas ^a	130	129	119
Índice de Diversidade H ^a	4,51	4,66	4,41
Quantidade mínima de folhço (ton/ha) ^b	5,4	4,9	3,1 ^c

Na medida que a qualidade dos aportes oriundos da vegetação e a quantidade de matéria orgânica acumulada sobre o solo constituem os fatores que afetam mais diretamente a fauna edáfica (SWIFT *et al.*, 1979; GARAY, 1989; PELLENS e GARAY, 1999a,b), estes dados sugerem, em primeira aproximação, a existência de uma estreita associação entre os componentes do subsistema produtor e do subsistema decompositor, entre os quais as populações de artrópodos. Segundo AGAREZ (2002) as diferenças da cobertura vegetal entre os fragmentos são, sobretudo, provocadas pelas distintas formas e intensidade de uso dos fragmentos pela população local. Em último termo, as modificações dos diversos componentes do ecossistema seriam resultantes das atividades humanas e, mais precisamente, proporcionais à intensidade destas atividades.

Com base neste conjunto de resultados e das pertinentes hipóteses explicativas, pode-se concluir que o conjunto de macroartrópodos exclusivos do subsistema decompositor se manifesta mais sensível a perturbações que venham afetar o funcionamento do ecossistema que a efeitos estritamente associados ao processo de fragmentação florestal. Numa óptica funcional, os macroartrópodos detritívoros e predadores são passíveis de constituírem importantes indicadores dos efeitos causados pelos distintos tipos de uso dos fragmentos sobre o subsistema decompositor e, em particular, sobre a biodiversidade de decompositores em geral.

Em síntese, o estudo da comunidade de macroartrópodos edáficos permite explicitar duas questões gerais: a primeira diz respeito ao valor explicativo de uma análise comparativa, no nível de classes e ordens, das densidades das populações que integram uma comunidade taxonômica, como no caso da comunidade de artrópodos do solo. Em determinadas condições, os resultados podem indicar quais os principais mecanismos responsáveis pelo status da biodiversidade resguardada no conjunto de remanescentes florestais que conformam a paisagem.

A segunda questão geral se refere à existência de mecanismos variados e complexos susceptíveis de induzir as diferenças observadas na comunidade de decompositores dos fragmentos. Este aspecto enfatiza a necessidade de aprofundar o estudo dos mecanismos envolvidos no determinismo da organização das comunidades, o que exige delimitar tanto o grupo taxonômico como precisar os aspectos funcionais a fim de identificar de maneira mais precisa os efeitos da fragmentação florestal sobre as populações. Com este objetivo foi escolhida a ordem Blattaria, grupo de insetos saprófagos que integram a teia trófica dos decompositores.

O estudo da comunidade de Blattaria revelou em primeiro lugar a existência de um considerável número de espécies, em sua maioria ainda não conhecidas pela ciência. A comparação da densidade, do número de espécies mais abundantes, da riqueza específica, da abundância relativa e da diversidade das espécies demonstrou a existência de significativas amplitudes de diferença no interior do conjunto de sítios correspondentes aos fragmentos e ao núcleo de floresta contínua. Estas amplitudes, bem como o baixo número de espécies compartilhadas entre os sítios, a inexistência de espécies exclusivas de fragmentos ou de sítios na área nuclear, a alta similaridade entre os sítios com respeito à ubiquidade das espécies, seja do total das espécies, seja das espécies aladas e ápteras, seja das espécies *r* e *K* estrategistas, permitiram concluir que

existe uma marcante variabilidade da organização da comunidade, na escala da paisagem.

Com base nisto e na verificação das diferentes teorias que podem explicar a riqueza específica nos diferentes sítios, constatou-se que os efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades nesta região não se resumem em efeitos relacionados aos processos de colonização e extinção postulados na Teoria da Biogeografia de Ilhas Ilhas (MACARTHUR e WILSON, 1963; 1967), que é classicamente utilizada para explicar os efeitos da fragmentação florestal sobre as comunidades evolutivas. Deste modo, foi necessário elaborar um modelo conceitual que considere os diversos mecanismos determinantes da organização da comunidade de Blattaria e identificar os efeitos da fragmentação florestal. Como corolário, ficou clara a necessidade de considerar *a priori* a heterogeneidade da paisagem não somente para o estudo dos efeitos da fragmentação florestal, mas também para caracterizar a organização da comunidade com fins, notadamente, de avaliação da biodiversidade.

Baseado neste modelo, foi demonstrado, em primeiro lugar, que, para a comunidade de Blattaria, não existem efeitos de perturbações associadas à fragmentação florestal que permitam separar, de um lado, o conjunto de fragmentos e, de outro, os sítios da área nuclear.

A verificação dos efeitos de área, realizada na segunda etapa de aplicação do modelo proposto, revelou que, segundo o conjunto de sítios considerados, distintos determinismos podem ser responsáveis pelas grandes amplitudes das diferenças registradas na riqueza em espécies: na área nuclear, as diferenças existentes entre os sítios seriam resultantes tanto dos efeitos de Área *per se* como de Amostragem ao Acaso, os quais não são passíveis de serem separados com a metodologia utilizada. Quanto aos fragmentos, as diferenças da diversidade de espécies são seguramente devidas à Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem.

O Efeito de Área *per se* ou de Amostragem ao Acaso, evidenciado quando do estudo das amostras da área nuclear pode corresponder a características inerentes à própria distribuição das comunidades em um ambiente heterogêneo (ANDRÉN, 1999). Este efeito sugere que existe uma heterogeneidade própria da floresta que induz variações na distribuição das populações, as quais, por sua vez, podem apresentar variações aleatórias da distribuição espacial.

À base desta heterogeneidade própria da Mata Atlântica de Tabuleiros encontra-se certamente a topografia, que gera diferenças de fluxos hídricos e, por conseguinte, de condições microclimáticas (CASTRO JR, 2002). Todavia, não se pode descartar a hipótese de que perturbações oriundas de usos da floresta ao longo de distintos períodos históricos contribuam também para o determinismo das diferenças observadas.

Resultados anteriores demonstram que existem significativas diferenças na estrutura das camadas orgânicas do solo entre a Mata Alta da Reserva de Linhares e a da Reserva de Sooretama, sendo que o acúmulo total de matéria orgânica, i.e. de folhas em diferentes estágios de decomposição, de fração fina e de galhos das camadas holorgânicas, são significativamente maiores na floresta da RBS do que na RL-MA (KINDEL, 2001; CASTRO JR, 2002). A abundância e a heterogeneidade de recursos dentro de um mesmo sítio, representadas pelo folhiço acumulado, bem como pelos galhos, troncos em decomposição e folhiço suspenso, constituem o principal hábitats das espécies de Blattaria (Tabela 5.2, Fig. 5.3). Desta maneira, pode se considerar que a diferença nestes estoques explica as diferenças de riqueza específica entre os sítios da área nuclear uma vez que constitui um fator maior que possibilita a coexistência das espécies deste táxon.

Neste contexto, não se pode eliminar a hipótese de que os fragmentos já tivessem riqueza e composição específica distintas antes mesmo do processo de isolamento da floresta contínua. Os dados que demonstram que 71% das espécies foram encontradas tanto em fragmentos quanto nas reservas, que nenhuma espécie foi registrada em todos os fragmentos ou em todos os sítios da área nuclear e que pelo menos 30% das espécies de cada sítio são exclusivas (Tabela 5.8 e 5.9) convergem igualmente para evidenciar a importância da heterogeneidade espacial original da floresta e sua provável contribuição na distribuição atual das espécies nos fragmentos.

Entretanto, o significativo efeito de Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem demonstrado para o conjunto dos fragmentos pelo modelo de distribuição das espécies utilizado permite, em primeiro lugar, deduzir que as diferenças entre os fragmentos são mais acentuadas do que as existentes entre os sítios da área nuclear. Estas marcantes diferenças entre as comunidades dos fragmentos sugerem, por sua vez, que a fragmentação promove uma mais acentuada concentração e agregação de recursos, de maneira que, ao misturar amostras de distintos sítios, encontram-se diferenças de

riqueza específica não somente entre as distintas amostras, mas também nos valores limites teóricos da riqueza previstos pelo modelo.

A heterogeneidade própria da distribuição da comunidade, expressa no presente modelo pela análise do Efeito de Área *per se* ou de Amostragem ao Acaso, não constitui um fator excludente no determinismo da organização da comunidade de Blattaria mas ele resulta ser complementar do efeito da Heterogeneidade de Recursos na Escala da Paisagem, acrescido seguramente por modificações antrópicas ligadas ao próprio processo de fragmentação. Inversamente, as diferenças desta comunidade entre fragmentos são resultantes não apenas da heterogeneidade, mas da soma deste efeito com os efeitos de isolamento e de redução da área de vida das populações e dos distintos usos e intensidade de uso dos fragmentos. A dupla consideração da heterogeneidade e variabilidade biológica intrínseca ao mosaico florestal e aquela heterogeneidade que provem das atividades humanas, indissociáveis do processo de fragmentação, possibilitam integrar estes resultados àqueles obtidos para os macroartrópodos exclusivos da teia trófica de decompositores – os detritívoros e os predadores – e, ainda, a dados de vegetação e formas de húmus correspondentes a vários fragmentos desta paisagem (KINDEL, 2001; CASTRO JR, 2002; AGAREZ, 2002).

Assim, o modelo elaborado para o estudo dos efeitos da fragmentação florestal sobre a comunidade de Blattaria se revelou bastante consistente para separar os efeitos dos distintos mecanismos atuantes sobre esta comunidade evolutiva na paisagem da Mata Atlântica de Tabuleiros do norte do Estado do Espírito Santo.

Com o estudo da população de *Monastria biguttata* foi demonstrado um aspecto específico do efeito da fragmentação florestal, que é o aumento da agregação da população nos micro-habitats favoráveis em função da redução do número destes micro-habitats com a redução do tamanho dos fragmentos.

Com efeito, a análise da população de *Monastria biguttata* revelou um aumento da agregação nas colônias encontradas nos fragmentos, sobretudo no fragmento FSP, que é o menor de todos, uma redução da proporção de machos e a inexistência de diferenças quanto ao número de classes etárias entre fragmentos e sítios da área nuclear. Estes parâmetros permitiram detectar que esta população é afetada pela fragmentação florestal através da redução dos micro-habitats proporcionados pelos troncos caídos no chão. Quanto à menor proporção de machos, a explicação mais provável é que eles estariam mais expostos às variações micro-climáticas em função de serem menos

sedentários, sendo que estas variações são, em princípio, mais acentuadas em fragmentos menores e com grau de interferência maior.

Considerando que estes dois fatores são dependentes de área e se acentuam marcadamente em fragmentos pequenos (BROKAW, 1985; PICKETT e WHITE, 1985; SAUNDERS *et al.*, 1991), os resultados obtidos para *Monastria biguttata* revelam que o principal efeito da fragmentação florestal sobre esta população está relacionado com a redução da área, a qual tem, acima de tudo, o efeito de reduzir o número de habitats potencialmente utilizáveis pela espécie. A possibilidade da população se concentrar nos poucos habitats favoráveis que encontra, por sua vez, revela a existência de uma plasticidade da espécie, o que a possibilita a permanecer em fragmentos muito pequenos.

Enfim, com base no conjunto de resultados obtidos para os diferentes níveis de organização da biodiversidade de macroartrópodos do subsistema decompositor pode-se concluir claramente que, na escala da paisagem, a heterogeneidade espacial é o principal fator determinante da organização das comunidades e das populações, sendo que esta heterogeneidade é determinada tanto por fatores mesológicos que marcam a organização da comunidade no tempo evolutivo, quanto por fatores associados aos distintos usos atuais dos remanescentes florestais.

A análise da comunidade taxonômica de macroartrópodos forneceu, sobretudo, informações relacionadas ao funcionamento do ecossistema e à importância dos distintos usos da floresta sobre a heterogeneidade de distribuição desta comunidade. Neste nível de análise pode-se concluir que, uma vez que existem estreitas relações entre a comunidade de macroartrópodos edáficos, os estoques orgânicos acumulados sobre o solo e a vegetação arbórea, a qual por sua vez é profundamente afetada pelos distintos usos da floresta, a recuperação da cobertura vegetal dos fragmentos pode contribuir significativamente para a conservação da biodiversidade de decompositores.

No estudo da comunidade evolutiva de Blattaria, os diversos mecanismos determinantes da heterogeneidade de distribuição da comunidade na escala da paisagem puderam ser evidenciados. Neste contexto, merece ser sublinhado que cada trecho de floresta remanescente, seja ele um pequeno fragmento ou uma importante área contínua, é crucial para a conservação da biodiversidade de decompositores na paisagem. Com base nisto, fica evidente a importância de delinear estratégias de gestão da biodiversidade que propiciem a conservação dos distintos fragmentos.

No estudo da população de *Monastria biguttata* ficou evidente que, mesmo diante de certas perturbações ocasionadas pela fragmentação, algumas populações podem se ajustar, evitando a extinção local. No caso específico desta população, uma primeira estratégia de conservação poderia ser simplesmente a permanência dos troncos no chão florestal.

Para a Geografia, os conhecimentos obtidos com a presente tese de doutorado são de extrema relevância, na medida em que demonstram que a biodiversidade de um grupo de organismos tão importante para o ecossistema, como os macroartrópodos edáficos, não se concentra apenas nos grandes remanescentes florestais. Ao contrário disto, cada pequeno fragmento de floresta constitui uma importante peça para o total da biodiversidade preservada na paisagem. Desta maneira, considerando que apenas no município de Sooretama existem 213 fragmentos recobrimdo uma superfície total de cerca de 3.600 ha (AGAREZ, 2002) e que a maioria destes fragmentos encontra-se em propriedades particulares, fica evidente a necessidade de levar em conta os proprietários rurais com seus modos de uso do solo quando da elaboração de políticas de gestão da biodiversidade.

Além disto, é importante destacar que as atividades humanas sobre os remanescentes florestais são importantes geradoras de heterogeneidade da distribuição da biodiversidade na paisagem, pois ora promove condições para a coexistência de elevado número de espécies, e ora estimula a perda da biodiversidade de decompositores. Deste modo, é importante considerar que a diversidade de fragmentos na paisagem é, em si, indicadora de diferentes formas de conhecimento e uso da floresta pela população local. Com base no conhecimento dos efeitos que os distintos usos podem causar sobre diferentes componentes da biodiversidade, estas práticas locais podem e devem ser estudadas, resgatadas e valorizadas a fim de contribuir para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica.

8. REFERÊNCIAS

- Adis J. 1988. On the abundance and density of terrestrial arthropods in Central Amazonian dryland forests. *Journal of Tropical Ecology*, 4:19-22.
- Agarez F.V. 2002. *Contribuição para a gestão de fragmentos florestais com vista à conservação da biodiversidade em Floresta Atlântica de Tabuleiros*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Geografia – UFRJ, 237p.
- Aguirre A. 1951. *Sooretama: estudo sobre o parque de reserva, refúgio e criação de animais silvestres “Sooretama”, no município de Linhares, Estado do Espírito Santo*. Serviço de Informação Agrícola do Ministério da Agricultura, 50p.
- Albagli S. 1998. Geopolítica da Biodiversidade. IBAMA, 273 p.
- Andrén H. 1994a. Can one use nested subset pattern to reject the random sample hypothesis? Examples from boreal bird communities. *Oikos* 70(3): 489-491.
- Andrén H. 1994b. Effect of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportion of suitable habitat: a review. *Oikos* 71(3): 355-366.
- Andrén H. 1996. Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sampling hypothesis. *Oikos* 76(2): 235-242.
- Andrén H. 1997. Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. *Oikos* 80(1): 193-196.
- Andrén H. 1999. Habitat fragmentation, the random sample hypothesis and critical thresholds. *Oikos* 84(2): 306-308.
- Arrhenius O. 1921. Species and area. *Journal of ecology*, 9:95-99.
- Bandeira A. G. 1991. Térmitas (Insecta: Isoptera) consumidores de liteira na ilha de Maracá, Roraima. *Acta Amazônica*, 21:15-23.
- Barbault R. 1981. *Écologie des populations et des peuplements: des théories aux faits*. Masson, Paris. 200p.
- Becker B.K. 1969. *O norte do Espírito Santo: região periférica em transformação*. Tese de Concurso para Livre Docência. Instituto de Geociências – UFRJ, 130p.
- Becker B.K. 2001. Amazônia: construindo o conceito e a conservação da biodiversidade na prática. In: Garay, I e Dias B. (orgs.) *Conservação da Biodiversidade em Ecossistemas Tropicais: avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento*. Ed. Vozes, Petrópolis, pp. 92-101.
- Becker P., Moure J.S. e Peralta F.J.A. 1991. More about Euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 23: 586-591.

- Bierregaard Jr. *et al.* 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments: a prospective comparison of fragments and continuous forest. *BioScience* 42(11): 859-866.
- Brokaw N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In Pickett S.T.A. e White P.S. (org.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Inc. Londres. pp 53-69.
- Brown V.H. e Kodrick Brown A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58:445-449.
- Brown K.S. Jr. e Hutchings R.W. 1997. Disturbance, fragmentation and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. In: Laurance W.F. & Bierregaard Jr., R. O. (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 91-110). The University of Chicago Press, 616+XV p.
- Cam E. *et al.* 2000. Inferences about nested subsets structure when not all species are detected. *Oikos* 91(3): 428-434.
- Camargo J.L.C. e Kapos V. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11:205-211.
- Castro Jr, 2002. Valor indicador da fauna de macroartrópodes edáficos em fragmentos primários e secundários do ecossistema de Floresta Atlântica de Tabuleiros, ES. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Geografia – UFRJ, 185p.
- Chiarello A.G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological conservation* 89(1):71-82.
- Chiarello A.G. 2000. Density and population size of Mammals in remnants of Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology* 14(6):1649-1657.
- Coleman B.D. 1981. On random placement and species area relations. *Mathematical Bioscience* 54:191-215.
- Colwell R. K. 1997. Estimate S 5. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell R. K. e J. A. Coddington 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 345: 101-118.
- Connor E.F. e McCoy E.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*. 113 (6):791-833.
- Cosson J.F., Pons J.M. e Masson D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of tropical ecology* 15:515-534.
- Crome F.H.J. Researching tropical forest fragmentation: shall we keep on doing what we're doing? In: Laurance W.F. & Bierregaard Jr., R. O. (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 485-501). The University of Chicago Press, 616+XV p.

- Dale V.H. e Pearson S.M. 1997. Quantifying habitat fragmentation due to land use change in Amazônia. In: Laurance W.F. & Bierregaard Jr., R. O. (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 400-409). The University of Chicago Press, 616+XV p.
- De Souza O. 1995. Efeitos da fragmentação de ecossistemas em comunidades de cupins. In: Berti Filho E. & Fontes L.R. (eds). *Biologia e controle de cupins*. Piracicaba, FEALQ 19-27.
- De Souza O. 1998. How does habitat fragmentation affect a sedentary species: termites as a case study. In: Bierregaard Jr R.O., Gascon C., Lovejoy T.E. and Santos A.A. (eds.) *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Cap 21.
- De Souza O. e Brown V.K. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10:197-206.
- Diamond J.M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M.L. e Diamond J.M. (eds) *Ecology and evolution of communities*. Cambridge (Mass), Belknap Press, Cap. 14:342-444.
- Didham R. 1997a. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in central Amazonia. In: Laurance W.F. & Bierregaard Jr., R. O. (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 55-70). The University of Chicago Press, 616+XV p.
- Didham R. 1997b. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. In: Whatt A.D., Stork N.E. e Hunter M.D. (eds.) *Forest and insects* (pp. 303-320). Chapman & Hall, London, UK.
- Didham R., et al. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *TREE* 11 (6): 255-259.
- Didham R. et al. 1998a. Beetles species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, 68(3): 295-323.
- Didham R. et al. 1998b. Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 353:437-451.
- Didham R. e Lawton J.H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in Microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31 (1):17-30.
- Drumond J.A. 1999. A legislação ambiental brasileira de 1934 a 1988: comentários de um cientista ambiental simpático ao conservacionismo. *Ambiente e Sociedade Nepam/Unicamp* 3-4:127-149.
- Egler W.A. 1951. A zona pioneira ao norte do Rio Doce. *Revista Brasileira de Geografia* 2: 224-263.
- EMBRAPA. 1999. Sistema Brasileiro de Classificação dos Solos. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro. 412p.

- Estrada A., Coates-Estrada R. e Merritt Jr. D. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain Forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, México. *Ecography* 16:309-318.
- Fahrig L. 1997. Relative effect of habitat loss and fragmentation on population extinction. *J. Wildl. Manage.* 61:603-610.
- Fisk F.W. 1983. Abundance and diversity of arboreal Blattaria in moist tropical forests of the Panama canal area and Costa Rica. *Trans. Amer. Entomol. Soc.* 108:479-490.
- Forman T.T. e Godron M. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York. 619p.
- Garay I. 1989. Relations entre l'hétérogénéité des litières et l'organisation des peuplements d'arthropodes édaphiques, Doctor Thesis, Publ. Lab. Zool. E.N.S., 35, Paris, 192 p.
- Garay I. 2001. Avaliação do status da biodiversidade a nível de ecossistema. In: Garay, I e Dias B. (orgs.) *Conservação da Biodiversidade em Ecossistemas Tropicais: avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento*. Ed. Vozes, Petrópolis, pp.399-411.
- Garay I., Mollon A. e Flogaitis E. 1986. Étude d'une litière forestière mixte à charme (*Carpinus betulus* L.) et chêne (*Quercus sessiliflora* Smith). II. - Succession des macroarthropodes au cours de la décomposition, *Acta OEcologica* 7: 263-288.
- Garay I. e Silva B.A. 1995. Húmus florestais: síntese e diagnóstico das interações vegetação/solo. In: Esteves, F. (ed.) *Oecologia Brasiliensis: Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas*. Rio de Janeiro, pp. 19-46.
- Garay I. e Kindel A. 2001. Diversidade funcional em fragmentos de floresta atlântica. Valor indicador das formas de húmus florestais. *Conservação da Biodiversidade em Ecossistemas Tropicais: avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento*. Ed. Vozes, Petrópolis. pp. 350-368.
- Garay I., Kindel A. e Jesus R.M. 1995. Diversity of humus forms in the Atlantic Forest ecosystems (Brazil): The Table-land Atlantic Forest. *Acta OEcologica* 16:553-570.
- Gascon C. & Lovejoy T. 1998. Ecological impacts of forest fragmentation in central Amazonia. *Zoology* 101: 273-280.
- Gascon C., Laurence W. e Lovejoy T. 2001. In: Garay, I e Dias B. (orgs.), *Conservação da Biodiversidade em Ecossistemas Tropicais: avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento*. Editora Vozes, RJ.
- Gentry A.H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance, *Oikos* 63: 19-28.
- Gilpin M.E. e Diamond J.M. 1984. Are species co-occurrences on islands non random, and are null hypothesis useful in community ecology? in: Strong D.R., Simberloff D., Abele L.G. e Thistle A.B. (eds) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, pp 296-315.

- Gliwicz J. 1980. Island population of rodents: their organization and functioning. *Biol. Reve.* 55:109-138.
- Grandcolas, P., 1991. *Les Blattes de Guyane Française: structure du peuplement et étude éco-éthologique des Zetoborinae*. Thèse, Université Rennes I, 295 pp.
- Grandcolas, P., 1993a. Habitats of solitary and gregarious species in the neotropical Zetoborinae (Insecta, Blattaria). *Stud. Neotrop. Fauna Env.*, 28: 179-190.
- Grandcolas, P., 1993b. The origin of biological diversity in a tropical cockroach lineage: a phylogenetic analysis of habitat choice and biome occupancy. *Acta Oecologica*, 14: 259-270.
- Grandcolas, P., 1994a. Les Blattes de la forêt tropicale de Guyane Française: structure du peuplement (Insecta, Dictyoptera, Blattaria). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 119: 59-67.
- Grandcolas, P., 1994b. La richesse spécifique des communautés de Blattes du sous-bois en forêt tropicale de Guyane Française. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 49: 139-150.
- Grandcolas, P., 1995. Bionomics of a desert cockroach, *Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936 after the spring rainfalls in Saudi Arabia (Insecta, Blattaria, Polyphaginae). *J. Arid Environ.*, 31: 325-334.
- Grandcolas, P., 1996a. Habitat and population structure of *Polyphaga aegyptiaca*. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, 32: 201-205.
- Grandcolas, P., 1997a. *Gyna gloriosa*, a scavenger cockroach dependent on driver ants in Gabon. *Afr. J. Ecol.*, 35: 167-171.
- Grandcolas, P., 1997b. Habitat use and population structure of a polyphagine cockroach, *Ergaula capensis* (Saussure 1893) (Blattaria Polyphaginae) in Gabonese rainforest. *Trop. Zool.*, 10: 215-222.
- Grandcolas, P., 1998. The evolutionary interplay of social behavior, resource use and anti-predator behavior in Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diplopterinae cockroaches: a phylogenetic analysis. *Cladistics*, 14: 117-127.
- Grandcolas, P., 1999. El origen de la diversidad en las cucarachas: perspectiva filogenética de su gregarismo, reproducción, comunicación y ecología. *Bol. S.E.A.*, 26:397-420.
- Grandcolas, P. and Deleporte, P., 1994. Escape from predation by Army Ants in *Lanxoblatta* cockroach larvae (Insecta, Blattaria, Zetoborinae). *Biotropica*, 26: 469-472.
- Grandcolas, P., Dejean, A. and Deleporte, P. 1996. The invading parthenogenetic cockroach: a natural history comment on Parker and Niklasson's study. - *J. Evol. Biol.* 9: 1023-1026.
- Grandcolas P. e Pellens R. 2002. A new species of the cockroach genus *Parasphaeria* (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae) from the Atlantic forest in Brazil. *Transaction of the American Entomological Society*. 128(1) 23-29.
- Gullan P.J. e Cranston P.S. 1996. *The insects: an outline of entomology*. Chapman & Hall. London. 491+x pp.
- Haila Y. 1983. Land birds on northern islands: a sampling metaphor for insular colonization. *Oikos*, 41:334-351.

- Harper, L.H. 1989. Birds and army ants (*Erciton burchelli*): observations on their ecology in undisturbed forest and isolated reserves. *Acta Amazonica* 19: 249-63.
- Hendrix P.F. *et al.* 1990. Soil biota as components of sustainable agroecosystems, in: *Sustainable Agricultural Systems, Soil Water Conservation Society*, Iowa, pp 637-654.
- Hoekstra M.J. *et al.* 1995. Soil arthropod abundance in coast redwood forest: effect of selective timber harvest, *Environmental Entomology* 24: 246-252.
- Holzer W. 1999. Paisagem, imaginário, identidade: alternativas para o estudo geográfico. In: Rosendahl Z. e Corrêa R.L. (orgs) *Manifestações da Cultura no Espaço*. pp 149-168. Editora UERJ, Rio de Janeiro. 247p.
- Honnay O. Hermy M. e Coppin P. 1998. Nested plant communities in deciduous forest fragments: species relaxation or nested habitats? *Oikos* 84(1): 119-129.
- Hugget R.J. 1995. *Geoecology: and evolutionary approach*. Routledge, London. 320p.
- IBDF e FBCN. 1981. *Reserva Biológica de Sooretama: plano de manejo*. Brasília, DF 69p.
- IBGE. 1940. Censo Agropecuário do Estado do Espírito Santo.
- IBGE. 1950. Censo Agropecuário do Estado do Espírito Santo.
- IBGE. 1960. Censo Agrícola do Estado do Espírito Santo.
- IBGE. 1970. Censo Agrícola do Estado do Espírito Santo.
- IBGE. 1980. Censo Agrícola do Estado do Espírito Santo.
- IBGE. 1985. Censo Agrícola do Estado do Espírito Santo.
- IBGE. 1995-1996. Censo Agrícola do Estado do Espírito Santo.
- IBGE. 1993. Mapa da Vegetação do Brasil. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, Brasil.
- Jesus R.M. 1987. Mata Atlântica de Linhares: aspectos florestais. In: *Seminário sobre Desenvolvimento Econômico e Impacto Ambiental em áreas do trópico úmido brasileiro: a experiência da CVRD*, Rio de Janeiro, pp 35-71.
- Kapos V. 1989. Effects of isolation on the water status of forests patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.
- Keating K.A. 1998. Estimating species richness: the Michaelis-Menten model revisited. *Oikos* 81(2): 411-416.
- Kindel A. 2001. *A fragmentação real: heterogeneidade de remanescentes florestais e valor indicador das formas de húmus*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Geografia – UFRJ. 188p.
- Kindel A. *et al.* 1999. Efeito do extrativismo seletivo de espécies arbóreas da Floresta Atlântica de Tabuleiros na matéria orgânica e outros atributos do solo. *R. Bras. Ci. Solo* 23:465-474.
- Kindel A. e Garay I. 2001. Caracterização de ecossistemas da Floresta Atlântica de Tabuleiros por meio das formas de húmus. *R. Bras. Ci. Solo* 25:551-563.

- Kindel A. e Garay I. 2002. Humus form in ecosystems of the Atlantic Forest, Brazil. *Geoderma* 108:101-118.
- Klein B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70:1715-1725.
- Lavelle P. e Kohlmann B. 1984. Étude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas), *Pedobiologia* 27: 377-393.
- Laurance W.F. e Bierregaard Jr., R. O. (eds.). 1997. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 502-514). The University of Chicago Press, 616+XV p.
- Laurance W. F. *et al.* 1997a. Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamic discipline. In: Laurance W.F. and Bierregaard Jr., R. O. (eds.) 1997a. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 502-514). The University of Chicago Press, 616+XV p.
- Laurance W. F. *et al.*, 1997b. Biomass collapse in Amazonian Forest Fragments. *Science* 278:1117-1118.
- Leitner W.A. e Rozenzweig M. 1997. Nested species-area curves and stochastic sampling: a new theory. *Oikos* 79(3): 503-512.
- Lovejoy, T.E. *et al.* 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soulé M. (ed.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Massachusetts, pp. 257-285.
- Louzada M.A.P. *et al.* 1997. O aporte de matéria orgânica ao solo: quantificação, fenologia e suas relações com a composição específica em área de Floresta Atlântica de Tabuleiros, *Leandra* 12:27-32.
- MacArthur R.H. e Wilson E. O. 1963. An equilibrium theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur R.H. e Wilson E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NY. 203p.
- Malcolm J.R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. In: Laurance W.F. & Bierregaard Jr., R. O. (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 207-221). The University of Chicago Press, 616+XV p.
- Margules C.R., Milkovits G.A. e Smith G.T. 1994. Contrasting effects of habitat fragmentation on the scorpion *Cercophonius squama* and an amphipod. *Ecology* 75:2033-2042.
- McGuinness K.A. 1984a. Equations and explanations in the study of species-area curves. *Biol. Rev.* 59:423-440.
- McGuinness K.A. 1984b. Species-area relations of communities on intertidal boulders: testing the null hypothesis. *Journal of Biogeography* 38: 127-138.
- Metzger J.P. 1999. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *An. Acad. Bras. Ci.* 71 3(1):446-463.

- Mikkelsen G.M. 1993. How do food webs fall apart? A study of changes in trophic structure during relaxation on habitat fragments. *Oikos* 67:537-547.
- Mittermeier R. 1997. Diversidade de primatas e a floresta tropical: estudos de casos do Brasil e de Madagascar e a importância dos países de megadiversidade. In: Wilson E.O. (org.). *Biodiversidade*. Ed. Nova Fronteira 657p.
- MMA/SBF, 2000. *Avaliação de ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos*. Brasília, DF 40p.
- Morellatto L.P.C. e Haddad C.B.F. 2000. The Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 32 (4b):786-792.
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree* 10(2): 58-62.
- Myers N. 1997. Florestas tropicais e suas espécies — sumindo... sumindo. In: Wilson E.O. (org.). *Biodiversidade*. Ed. Nova Fronteira 657p.
- Myers N. *et al.* 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(24) 853-858.
- Naveh Z. e Lieberman A.S. 1993. *Landscape ecology: theory and application*. Springer-Verlag, New York. 358p.
- Odum E.P. 1971. *Fundamentos de Ecologia*. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa, 927 p.
- Oliveira-Filho A.T. e Fontes M.A. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32 (4b):793-810.
- Osman R. 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecological Monographs* 47:37-63.
- Patterson B.D. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. *Oikos* 59(3): 330-342.
- Patterson B.D. e Atmar W. 1986. Nested subset and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol. J. Linn. Soc.* 28:65-82.
- Peixoto A.L. e Gentry A. 1990. A diversidade e a composição florística da Mata de Tabuleiros na reserva florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Rev. Bras. Bot.* 13(1):19-25.
- Peixoto A.L., Rosa M.M.T. e Joels L.C.M. 1995. Diagramas de perfil e de cobertura de um trecho da floresta de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil), *Acta Bot. Bras.* 9:177-193.
- Pellens R. e Garay I. 1999a. A Comunidade de macroartrópodos edáficos em uma plantação de *Coffea robusta* Linden (Rubiaceae) e em uma floresta primária em Linhares, Espírito Santo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16 (1): 245-258.
- Pellens R. e Garay I. 1999b. Edaphic macroarthropod communities in fast-growing plantations of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maid (Myrtaceae) and *Acacia mangium* Wild (Leguminosae) in Brazil. *European Journal of Soil Biology*, 35(2):77-89.

- Pellens R. e Grandcolas P. 2002. Are successful colonizers necessarily invasive species? The case of the so-called invading parthenogenetic cockroach, *Pycnoscelus surinamensis*, in the Brazilian Atlantic forest. *Revue d'Ecologie* – aceito.
- Pellens R., Grandcolas P. e Silva-Neto I. 2002. A new and independently evolved case of xylophagy and intestinal flagellates in cockroaches: *Parasphaeria boleiriana* from the remnants of Brazilian Atlantic Forest (Insecta, Dictyoptera, Zetoborinae). *Canadian Journal of Zoology* 80:350-359.
- Pianka E. R. 1982. *Ecología evolutiva*. Omega, Barcelona, 365p.
- Pickett S.T.A. e White P.S. 1985. Patch dynamics: a synthesis. In Pickett S.T.A. e White P.S. (org.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Inc. Londres. pp 371-385.
- Powell A.H. e Powel G.V.N. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19:176-179.
- Preston F.W. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* 41:785-790.
- Preston F.W. 1962a. The canonical distribution of commonness and rarity. I. *Ecology* 43, 185-215.
- Preston F.W. 1962b. The canonical distribution of commonness and rarity. II. *Ecology* 43, 410-432.
- Princis, K., 1962-71. *Blattariae*. In: M. Beier (ed.) *Orthopterorum Catalogus*. Junk, 's-Gravenhage: 1-1224.
- Raven P. 1997. Nossas decrescentes florestas tropicais. In: Wilson E.O. (org.). *Biodiversidade*. Ed. Nova Fronteira 657p.
- Rizzini C.M. 2000. *Diversidade funcional do estrato arbóreo como indicador do status da biodiversidade em Floresta Atlântica de Tabuleiros (Linhares – ES)*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Geografia – UFRJ. 149p.
- Rizzini C.M., Aduan R.E., Jesus R.M., Garay I. 1997. Floresta Pluvial de Tabuleiro, Linhares, ES, Brasil: sistemas primários e secundários, *Leandra* 12: 54-76.
- Rizzini C.T. 1979. Tratado de Fitogeografia do Brasil, aspectos sociológicos e florísticos 2, HUCITEC-EDUSP, São Paulo, 374pp.
- Reid W.V. 1998. Biodiversity hotspots. *TREE* 13(7) 275-280.
- Roth, L. M. and E. R. Willis 1960. The biotic associations of cockroaches. *Smithson. Misc. Coll.* 141: 1-470.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. e Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- Schoener T.W. 1989. Food webs from the small to large. *Ecology* 70, 1559-1589.
- Seastedt T.R. e Crossley Jr. D.A. 1988. The influence of arthropods on ecosystems. *Bioscience* 34:157-161.
- Schal C. e Bell W. J. 1986. Vertical community structure and resource utilization in neotropical forest cockroaches. *Ecol. Entomol.*, 11: 411-423.

- Shahabuddin G. e Terborgh J.W. 1999. Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effects of isolation. *Journal of Tropical Ecology* 15:703-722.
- Siegel S. 1975. *Estatística não Paramétrica para as Ciências do Comportamento*. Makron Books do Brasil Editora Ltda., São Paulo. 350p.
- SOS Mata Atlântica/INPE/ISA 1998. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da mata atlântica no período de 1990-1995. São Paulo, 58p.
- SOS Mata Atlântica/ISA 2002. Atlas dos remanescentes da Mata Atlântica 2000. <http://www.sosmatatlantica.org.br/atlas2001/>
- Sousa W.P. 1984. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. In: Pickett S.T.A. e White P.W. (eds.) *Natural disturbance: and evolutionary perspective* (orgs.) Academic Press. 540p.
- Suguio K., Martin L. e Dominguez J.M.L. 1982. Evolução da planície costeira do Rio Doce (ES) durante o quaternário: influência das flutuações no nível do mar. *Atas do Simpósio do Quaternário no Brasil*, 93-116.
- Swift M.J., Heal O.W. e Anderson, J.M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Oxford, Blackwell Scientific Publications 372p.
- Tocher M.D., Gascon C. & Zimmerman B.L. 1997. Fragmentation effects on a central Amazonian frog community: a ten-year study. In: Laurance W.F. & Bierregaard Jr., R. O. (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 124-137). The University of Chicago Press, 616+XV p.
- Troll C. 1996. A paisagem geográfica e sua investigação. *Espaço e Cultura* 4:1-7. Tradução do original “Die geographische Landschaft und ihre Erforschung” publicado em *Studium Generale*, 4-5, 1950.
- Turner I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of applied ecology* 33: 200-209.
- Weishampel J.F., Shugart H.H. e Westman W.E. 1997. Phenetic variation in insular populations of a rainforest centipede. In: Laurance W.F. & Bierregaard Jr., R. O. (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 111-123). The University of Chicago Press, 616+XV p.
- Whitmore T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: Laurance W.F. & Bierregaard Jr., R. O. (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (pp. 3-12). The University of Chicago Press, 616+XV p.
- Williams C.B. 1943. Area and the number of species. *Nature* 152: 264-267.
- Wilson E.O. 1997. A situação atual da diversidade biológica. In: Wilson E.O. (org.). *Biodiversidade*. Ed. Nova Fronteira 657p.
- Worthen W.B. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos* 76(3): 417-426.