

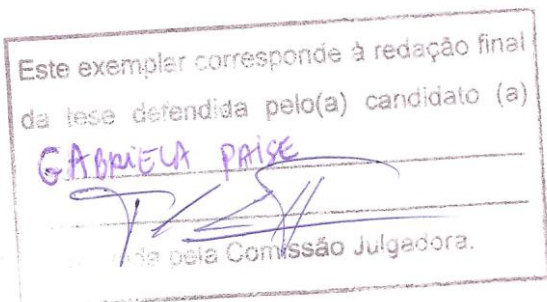
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



GABRIELA PAISE

**“EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO DE HABITAT SOBRE A
COMUNIDADE DE PEQUENOS MAMÍFEROS DE MATA
ATLÂNTICA NO ESTADO DE SÃO PAULO”**



Tese apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do Título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Inácio de Knecht López de Prado

Co-Orientador: Prof. Dr. Emerson Monteiro Vieira

Campinas, 2010

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

P166e

Paise, Gabriela

Efeitos da fragmentação de habitat sobre a comunidade de pequenos mamíferos de Mata Atlântica no Estado de São Paulo / Gabriela Paise. – Campinas, SP: [s.n.], 2010.

Orientadores: Paulo Inácio de Knecht López de Prado, Emerson Monteiro Vieira.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Paisagem. 2. Habitat antrópico. 3. Matriz de habitat. 4. Micro-habitat. 5. Escala espacial. I. Prado, Paulo Inácio de Knecht López de, 1968. II. Vieira, Emerson Monteiro. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Effects of habitat fragmentation on community of the Atlantic forest small mammals in São Paulo State.

Palavras-chave em inglês: Landscape; Anthropogenic habitat; Matrix habitat; Microhabitat; Spatial scale.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Doutorado em Ecologia.

Banca examinadora: Paulo Inácio de Knecht López de Prado, Jean Paul Walter Metzger, Marcus Vinícius Vieira, Sérgio Furtado dos Reis, Wesley Rodrigues Silva.

Data da defesa: 30/03/2010.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

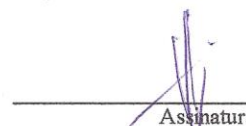
Campinas, 30 de março de 2010

BANCA EXAMINADORA


Prof. Dr. Paulo Inácio de Knecht López de Prado
(Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. Jean Paul Walter Metzger


Assinatura

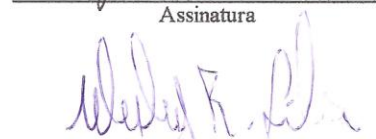
Prof. Dr. Marcus Vinícius Vieira


Assinatura


Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis


Assinatura

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva


Assinatura


Prof. Dr. Glauco Machado


Assinatura

Profa. Dra. Eleonore Zelnara Freire Setz


Assinatura

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas


Assinatura

A uma pessoa que me ensinou que a vida só vale a pena ser vivida se pudermos ajudar ao
próximo e compartilhar as belezas deste mundo

Ao Rafa

"Há mais pessoas que desistem do que pessoas que fracassam"

Henry Ford

Agradecimentos

Agradeço imensamente a minha família, especialmente a Alzira, minha mãe, que sempre esteve ao meu lado, me apoiando e incentivando. A minha irmã Juliana e meu cunhado Leonardo que sempre me apoiaram e me incentivaram a lutar e seguir em frente. Ao meu amor e companheiro de tantas lutas, vitórias e derrotas, Rafa, por sempre cuidar de mim e mesmo estando longe estar sempre presente em todos os momentos da minha vida. Obrigada pela cumplicidade, compreensão e por vivenciar comigo cada etapa desta tese. Sua ajuda e companheirismo foram imprescindíveis em todos os momentos, desde o incentivo a prestar a seleção de doutorado, instalação das armadilhas, coleta e análise de dados e discussões sempre tão sensatas e coerentes. Obrigada por crescer profissionalmente junto comigo.

Aos amigos de tantos anos Gabriela Mendes, Margarete Pereira, Bruno Zago que sempre me acompanharam e incentivaram durante a tese. Aos colegas e amigos mais novos da Unicamp Natália Leiner, Christini Caselli, Christiane Corrêa, Paulo Enrique Cardoso Peixoto, Maria Rosa Darrigo, Franciele Araujo, Tadeu José Guerra, Lucas Kaminski, João Costa, Adriano Azambuja, Liliam Patrícia Pinto obrigada pela parceria e pelos momentos de alegria e descontração.

Aos amigos que me receberam em Campinas e me ajudaram durante a fase de instalação em Barão Geraldo, Carlos Guilherme Becker, Flávio Ramos, Aluana Abreu, Danilo Ribeiro. A Dalva que foi uma mãe para mim durante minha estadia em Barão Geraldo, obrigada por cuidar de mim e me ensinar um pouco da cultura, história e culinária paulista.

A todos os participantes do projeto “Biodiversidade e processos sociais em São Luiz do Paraitinga, SP”, Pedro Silveira, Allan Monteiro, Luciano Alves dos Anjos, Patrícia Torres, Marianne Oliveira, Carlos Guilherme Becker, Guilherme Aguirre, Érica Speglich, Tatiana

Figueira por me receberem tão bem e me incluírem no projeto, já na etapa final. Obrigada por esclarecerem minhas dúvidas e me ensinarem mais sobre a paisagem de São Luiz do Paraitinga.

Ao meu ajudante de campo e biólogo nato, Benedito Divino Aparecido de Alvarenga dos Santos, sem o qual esta tese não existiria. Sua dedicação, curiosidade e amor a natureza, tanto a fauna quanto a flora, me incentivaram diariamente a observar e analisar padrões ecológicos que fazem da natureza esta grandiosidade de formas, cores e comportamentos. Obrigado pelo companheirismo, profissionalismo e pela amizade. A todos os ajudantes de campo, que foram muitos, que me auxiliaram na instalação, manutenção e retirada das armadilhas, meu muito obrigado.

A todos os proprietários de terras onde foi realizado o estudo em São Luiz do Paraitinga, obrigada por permitirem a minha entrada e utilização de suas terras. Obrigada pela troca de experiências, ensinamentos sobre a vida no campo e conversas sobre as formas de utilização da paisagem. Obrigada pela hospitalidade e cordialidade típicas dos moradores do interior paulista, por me mostrarem sua cultura (a Folia de Reis, a Congada, a Festa do Divino), por sempre me receberem em suas casas como “minha filha” e por tornarem os dias de campo sempre agradáveis. Obrigada pela amizade.

A Laura Naxara por me apresentar a algumas espécies de pequenos mamíferos “paulistas”, a Ana Paula Carmignotto pela confirmação da identificação dos marsupiais, a Silvia Pavani, Yuri Leite e Alexandre Percequillo pela confirmação da identificação dos roedores.

Ao meu orientador Paulo Inácio de Knecht López de Prado por acreditar e confiar em mim desde o início, meu muito obrigado. Obrigada pelos ensinamentos de estatística e de redação científica. Obrigada pela sua disposição, atenção e companheirismo durante todos esses anos de estudo. Obrigada ao meu co-orientador Emerson Monteiro Vieira por me iniciar na pesquisa

mastozoológica e por me apoiar e incentivar em todas as fases de crescimento profissional. Aos membros da pré-banca e banca pela disposição em ler e contribuir para a melhoria da tese.

A Secretária da pós-graduação Maria Célia Duarte Pio, por ter me ajudado com toda a burocracia e pelo papel fundamental para que tudo desse certo do início ao fim do meu doutorado. A Unicamp por proporcionar um estudo de pós-graduação de qualidade gratuito.

Finalmente agradeço ao IBAMA pelas licenças concedidas, a FUNCAMP, BRITISH ECOLOGICAL SOCIETY e FAPESP pelo auxílio financeiro e a CAPES e ao CNPq pelas bolsas de estudo.

Índice

Resumo	01
Abstract	02
Introdução Geral	03
Referências Bibliográficas	07
 Capítulo I	
A matriz é realmente inóspita? Uso de uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica por pequenos mamíferos	13
Resumo	14
Introdução	15
Metodologia	19
Resultados	26
Discussão	39
Referências Bibliográficas	46
 Capítulo II	
Modelando padrões de utilização de micro-habitats por pequenos mamíferos em uma paisagem fragmentada de Floresta Atlântica, Brasil	57
Resumo	58
Introdução	59
Metodologia	62
Resultados	70
Discussão	79
Referências Bibliográficas	86

Capítulo III

Espécies generalistas de habitat são afetadas pela fragmentação das florestas? Um teste de similaridade em múltiplas escalas com *Akodon montensis* e *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia, Cricetidae) 96

Resumo 97

Introdução 98

Metodologia 102

Resultados 108

Discussão 116

Referências Bibliográficas 123

Conclusão Geral 131

Resumo

Os efeitos negativos da fragmentação de habitats sobre pequenos mamíferos são amplamente reconhecidos. Entretanto, a intensidade desses efeitos depende de diversos fatores como o padrão de fragmentação, a escala avaliada, a permeabilidade de diferentes tipos de matrizes e a plasticidade comportamental de diferentes grupos de espécies. Neste estudo avaliamos os efeitos da fragmentação, em uma paisagem extremamente fragmentada de Mata Atlântica, na comunidade de pequenos mamíferos (i) através do uso diferencial de habitats pela comunidade e por guildas de espécies que usam habitats florestais, áreas abertas ou ambos (generalistas); (ii) através dos padrões de utilização de micro-habitats; (iii) através da similaridade na utilização da paisagem, entre sexos e espécies generalistas de habitat, em diferentes escalas espaciais. Nós utilizamos armadilhas de intercepção e queda em seis sítios de amostragem, nos quais avaliamos cinco habitats: floresta com rio, floresta sem rio, borda de floresta, matriz de pasto com rio e matriz de pasto sem rio. Nós detectamos que o habitat mais antrópico e inóspito, a matriz sem rio, suportou menor abundância de espécies. As guildas de espécies responderam diferentemente aos habitats da paisagem. Houve menor tolerância das espécies florestais ao habitat matriz sem rio. Até mesmo as espécies generalistas sofrem os efeitos negativos da matriz sem rio, diminuindo em abundância. Um pequeno aumento na estrutura da vegetação, como observado nas matrizes ripárias, mitigam o efeito negativo da matriz, tornando a abundância, riqueza e diversidade da matriz com rio comparável aos habitats florestais. A riqueza e abundância das guildas de espécies associadas à macro-habitats foram em geral influenciadas pela estrutura da vegetação em escala de micro-habitats e revelam um alto grau de especificidade de micro e macro-habitat. Esta especificidade mostra que, mesmo em paisagens altamente fragmentadas e alteradas, não ocorre a invasão das áreas florestais pela guilda de espécies de áreas abertas e que guildas de espécies florestais são incapazes de utilizar micro-habitats extremamente modificados. Nossos resultados indicam que a similaridade na utilização da paisagem varia entre espécies e sexos, entre diferentes escalas espaciais e pode ser fortemente dependente do padrão de fragmentação. O manejo das paisagens fragmentadas requer a existência de matrizes permeáveis, como a matriz de pasto com rio, as quais poderão funcionar como habitats potenciais, diminuindo a divisão da paisagem e facilitando a manutenção da comunidade original na paisagem fragmentada.

Abstract

The negative effects of habitat fragmentation on small-mammals are widely recognized. Nevertheless, the intensity of these effects depend on multiple factors such as the pattern of fragmentation, the evaluated scale, the permeability of different types of matrices, and the behavioral plasticity of different groups of species. In this study, we evaluated the effects of fragmentation on the community of small-mammals in a severely fragmented landscape of Brazilian Atlantic forest (i) through the differential use of habitats by the small-mammal community and by small-mammal guilds that use forest habitats, open areas or both (generalists); (ii) through the patterns of utilization of micro-habitats by small-mammal guilds; (iii) through the similarity in the use of the landscape, between sexes and generalist species in different space scales. We used pitfall traps installed in six sites. In each site, we sampled five habitats: forest fragments with streams, forest fragments without streams, forest edge, pasture matrix with streams, and pasture matrix without streams. We have detected that the pasture matrix without streams harbored lower species abundance than all other landscape units. The guilds responded differently to the different landscape units. The pasture matrix without streams is inhospitable for forest species which, even for generalists, suffer their effect, decreasing in abundance. A slight increase in the complexity of the vegetation, as observed in riparian matrices, mitigates its negative effect, making the abundance, richness and diversity of matrices with streams comparable to forest habitats. The richness and the abundance of macro-habitat-related guilds were, in general, influenced by the complexity of vegetation into the micro-habitat's scale and revealed a high degree of specificities of the macro- and micro-habitats. This specificity shows that, even in highly fragmented and altered landscapes, the invasion of forest habitats by open-area dwellers does not occur and that the forest dwellers are incapable to use the severely altered micro-habitats. Our results also indicate that in highly fragmented landscapes, the similarity in the use of the landscape varies between species and sexes, among different space scales, and can be strongly dependent on the pattern of fragmentation. The management of fragmented landscapes requires the existence of permeable matrices, as the pasture matrix with stream, which may function as potential habitat, decreasing the division of the landscape and facilitating the maintenance of the original community in the fragmented landscape.

Introdução Geral

Os efeitos negativos da fragmentação - aqui definida como um processo no qual a perda de habitat resulta na divisão de habitats amplos e contínuos em habitats pequenos e isolados (Ranta et al. 1998; Franklin et al. 2002) - sobre diferentes aspectos da biodiversidade têm sido mostrado por um grande número de estudos teóricos e empíricos, em diferentes ambientes e para uma infinidade de taxa (Fahrig 2003). O estudo da fragmentação tem suas raízes na teoria clássica de biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson 1967) que enfatiza os efeitos da área e do isolamento na exclusão das estruturas da paisagem (Laurance e Cochrane 2001). Desenvolvimentos teóricos na teoria espacial (Forman 1997) e macroecologia (Gaston e Blackburn 2000) dizem que a partir da década 1980 a teoria de biogeografia de ilhas foi substituída pela ecologia da paisagem, com um foco novo de arranjo espacial dos fragmentos e da estrutura da matriz (Laurance e Cochrane 2001; Haila 2002). A base do conceito de biogeografia de ilhas ainda permanece relevante para a teoria da fragmentação, no entanto, novas teorias têm incorporado princípios da ecologia da paisagem para superar lacunas do modelo clássico (Polis et al. 1997).

Em paralelo as mudanças de paradigmas que suportam estudos de fragmentação de habitat, a década de 1990 mostrou uma explosão na quantidade e tipos de estudos (Figura 1). Estudos mais complexos, em nível de comunidade e comparações entre espécies foram mais frequentes refletindo a possibilidade de impulsionar a avaliação de um amplo conjunto de dados com análises estatísticas multivariadas. Nesta época estudos experimentais como o Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais que foi desenvolvido na Amazônia (Bierregaard et al. 1992; Laurance et al. 2002) tornaram-se mais comuns (Debinski e Holt 2000; McGarigal e Cushman 2002) e a escala de investigação passou a variar de microcosmos

(Gonzalez e Chaneton 2002) ao globo inteiro (Riitters et al. 1995). Avanços em disciplinas associadas como a ecologia molecular permitem nesta época a investigação de impactos genéticos históricos (Fischer et al. 2001) e sub-letais (O’Ryan et al. 1998) e a aplicação de novas tecnologias como marcadores de isótopos estáveis que permitem o rastreamento de animais muito pequenos através do tempo e do espaço (Caudill 2003).

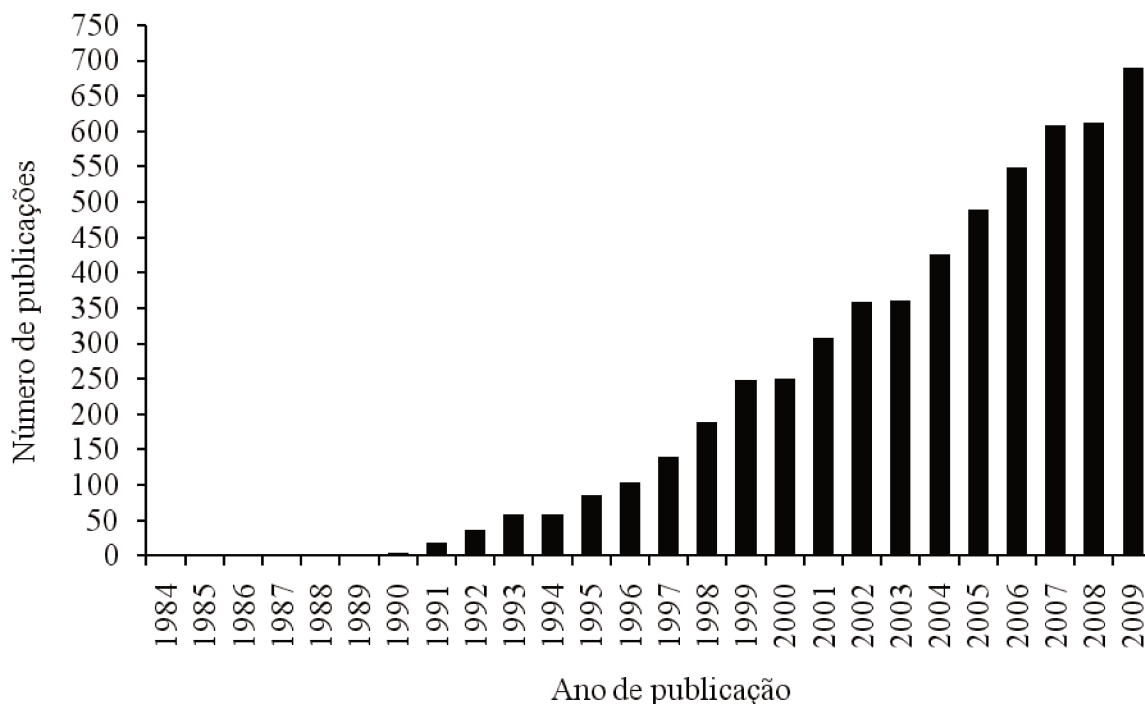


Figura 1. Número de registros de artigos científicos por ano no portal ISI Web of Science utilizando a palavra-chave: “habitat fragmentation”. Total de registros no dia 02/02/2010: 5,624.

Em meados da década de 1990 ecólogos incorporam nos estudos de fragmentação de habitat os efeitos da heterogeneidade da matriz. Esses pesquisadores observaram que os fragmentos de habitat são freqüentemente cercados por um complexo mosaico de habitats diferentes do habitat original e que podem diferir na sua permeabilidade - aqui definida como capacidade de facilitar fluxos biológicos (Metzger 2003) - ao movimento dos indivíduos entre

fragmentos (Medellin e Equihua 1998; Gascon et al. 1999; Ricketts 2001; Wijesinghe e Brooke 2005; Umetsu e Pardini 2007). Alguns autores também discutem nessa época a conectividade da paisagem - grau no qual uma paisagem facilita ou restringe o movimento entre fragmentos (Taylor et al. 1993), e evidenciam a importância de corredores e *stepping-stones* naturais entre os fragmentos para a manutenção da biota local (Fahrig e Merriam 1994; Haddad 1999; Laurance e Laurance 1999; Baum et al. 2004). Aliado a estes fatores da paisagem estudos têm demonstrado que o grau com que a estrutura da paisagem influencia a incidência das espécies pode depender de processos que ocorrem em diversas escalas da paisagem considerando tanto a extensão da paisagem quanto a sua granulação (Levin 1992; Fuhlendorf et al. 2002; Meyer e Thuiller 2006). Conclui-se, portanto, que a matriz tem uma função crucial na manutenção da diversidade em paisagens fragmentadas agindo como um mosaico de permeabilidade para diferentes espécies (Umetsu e Pardini 2007) e que abordagens em várias escalas espaciais podem descrever melhor a relação das espécies com o meio (Lindenmayer 2000; Graf et al. 2005).

Os avanços na busca pela compreensão da dinâmica das paisagens fragmentadas continuam e no início de 2000 são incorporados conceitos de outras áreas, como a ecologia vegetal, que contribuiu para que a paisagem fragmentada não mais fosse concebida como paisagem binária de habitat e matriz, mas sim como um gradiente de estados graduais de alteração da vegetação (Manning et al. 2004). A partir 2005, estudos refinam a concepção de paisagem contínua e reconhecem a importância de mudanças graduais em variáveis ecológicas relacionadas com o espaço (McGarigal e Cushman 2005; Fischer e Lindenmayer 2006). Além disso, estudos empíricos comprovam que existe uma variabilidade ampla de respostas aos habitats alterados, não somente entre grupos taxonômicos distintos (Gascon et al. 1999), mas

também dentro de uma mesma guilda trófica (Antogiovanni e Metzger 2005) ou mesmo entre espécies filogeneticamente relacionadas (Ricketts 2001). Portanto, diferentes organismos percebem e respondem ao ambiente fragmentado de formas diferentes (Ricketts 2001; Schooley e Branch 2005; Forrero-Medina e Vieira 2009; Hansbauer et al. 2009).

Com base nesse histórico de descobertas e com o intuito de contribuir para o desenvolvimento de propostas e estratégias orientadas a conservar e garantir a sobrevivência de comunidades naturais em áreas de habitat originais, que ainda restam, nós desenvolvemos este estudo. A tese se propõe a investigar os efeitos da fragmentação na diversidade de pequenos mamíferos em uma paisagem extremamente alterada na Floresta Atlântica. A tese está dividida em três capítulos. No primeiro capítulo nós investigamos o uso de diferentes habitats disponíveis na paisagem fragmentada pela comunidade e por guildas de espécies de pequenos mamíferos associadas a habitats. Além de avaliar o uso de diferentes habitats por pequenos mamíferos, esse capítulo também testa se guildas de espécies relacionadas a habitats alteram seu padrão de ocorrência original em função de uma paisagem extremamente alterada. No segundo capítulo nós investigamos os padrões de utilização de micro-habitats pelos pequenos mamíferos em uma escala local de apenas 500 metros. Além de avaliar a utilização de micro-habitats esse capítulo também testa se guildas de espécies relacionadas ao habitat em uma escala maior são afetadas por características de micro-habitat em uma escala menor. No terceiro e último capítulo nós investigamos, através de padrões de similaridade na abundância entre espécies e entre sexos de uma mesma espécie, se pequenos mamíferos generalistas de habitat são negativamente afetados pela fragmentação de habitats em diversas escalas espaciais, em uma paisagem extremamente fragmentada, heterogênea e dividida.

Ao responder tais questões nós poderemos avaliar a utilização da paisagem fragmentada pelos pequenos mamíferos, sob diferentes enfoques: para comunidade; para diferentes grupos de espécies; em diferentes escalas espaciais; para espécies e sexos de uma mesma espécie. Através deste estudo nós poderemos avaliar os efeitos da descaracterização do habitat original na fauna de pequenos mamíferos e subsidiar práticas de manejo de paisagens extremamente fragmentadas, contribuindo positivamente para a conservação da fauna original da Floresta Atlântica.

Referências bibliográficas

- Antongiovanni M, Metzger JP (2005) Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 122:441-451
- Baum KA, Haynes KJ, Dilleuth FP, Cronin JT (2004) The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85:2671-2676
- Bierregaard RO, Lovejoy TE, Kapos V, Santos AA, Hutchings RW (1992) The biological dynamics of tropical forest fragments. A prospective comparison of fragments and continuous forest. *Bioscience* 42:859-866
- Caudill CC (2003) Measuring dispersal in a metapopulation using stable isotope enrichment: high rates of sex-biased dispersal between patches in a mayfly metapopulation. *Oikos* 101:624-630
- Debinski DM, Holt RD (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14:342-355

- Fahrig L, Merriam G (1994) Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50-59
- Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation Biodiversity. *Annual Review Ecological Evolution System* 34:487-515
- Fischer MC, Koenig GL, White TJ, San-Blas G, Negroni R, Alvarez IG, Wanke B, Taylor JW (2001) Biogeographic range expansion into South America by *Coccidioides immitis* mirrors New World patterns of human migration. *Proceedings of the National Academy of Science* 98:4558-4562
- Fischer J, Lindenmayer DB (2006) Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112:473-480
- Forero-Medina GA, Vieira MV (2009) Perception of a fragmented landscape by neotropical marsupials: effects of body mass and environmental variables. *Journal of Tropical Ecology* 25:53-62
- Forman RTT (1997) *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franklin AB, Noon BR, George TL (2002) What is habitat fragmentation? In: George TL, Dobkin DS (eds) *Effects of habitat fragmentation on birds in western landscapes: contrasts with paradigms from the eastern United States*. *Studies in Avian Biology* 25 Cooper Ornithological Society, Norman, pp 20-29
- Fuhlendorf SD, Woodward AJW, Leslie DM, Shackford JS (2002) Multi-scale effects of habitat loss and fragmentation on lesser prairie-chicken populations of the US Southern Great Plains. *Landscape Ecology* 17:617-628

- Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard RO, Malcom JR, Stouffer PC, Vasconcelos HL, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M, Borges S (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229
- Gaston KJ, Blackburn TM (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford
- Gonzalez A, Chaneton EJ (2002) Heterotroph species extinction, abundance and biomass dynamics in an experimentally fragmented microecosystem. *Journal of Animal Ecology* 71:594-602
- Graf RF, Bollmann K, Suter W, Bugmann H (2005) The importance of spatial scale in habitat models: capercaillie in the Swiss Alps. *Landscape Ecology* 20:703-717
- Haddad NM (1999) Corridor and distance effects on interpatch movements: a landscape experiment with butterflies. *Ecological Applications* 9:612-622
- Haila Y (2002) A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12:321-334
- Hansbauer MM, Storch I, Knauer F, Pilz S, Kuchenhoff H, Végvári Z, Pimentel RG, Metzger JP (2009) Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of grey. *Landscape Ecology*, in press (on line first)
- Laurance SG, Laurance WF (1999) Tropical wildlife corridors: use of linear rainforest remnants by arboreal mammals. *Biological Conservation* 91:231-239
- Laurance WF, Cochrane MA (2001) Synergistic effects in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 15:1488-1489

- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, Bruna EM, Didham RK, Stouffer PC, Gascon C, Bierregaard RO, Laurance SG, Sampaio E (2002) Ecosystem decay of Amazonian Forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943–1967
- Lindenmayer DB (2000) Factors at multiple scales affecting distribution patterns and their implications for animal conservation - Leadbeater's Possum as a case study. *Biodiversity and Conservation* 9:15-35
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton
- Manning AD, Lindenmayer DB, Nix HA (2004) Continua and umwelt: Novel perspectives on viewing landscapes. *Oikos* 104:621-628
- McGarigal K, Cushman SA (2002) Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12:335-345
- McGarigal K, Cushman SA (2005) The gradient concept of landscape structure. In: Wiens JA, Moss MR (eds) *Issues and perspectives in landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 112-119
- Metzger JP (2003) Estrutura da paisagem: o uso adequado de métricas. In: Cullen L Jr., Rudran R, Valladares-Padua C (eds) *Métodos de estudos em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre*. Universidade Federal do Paraná, Curitiba
- Medellin RA, Equihua M (1998) Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology* 35:13-

- Meyer CB, Thuiller W (2006) Accuracy of resource selection functions across spatial scales. *Diversity and Distribution* 12:288-297
- O’Ryan C, Harley EH, Bruford MW, Beaumont M, Wayne RK, Cherry MI (1998) Microsatellite analysis of genetic diversity in fragmented South African buffalo populations. *Animal Conservation* 1:85-84
- Polis GA, Anderson WB, Holt RD (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:289-316
- Ranta P, Blom T, Niemela J, Joensuu E, Siitonen M (1998) The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7:385-403
- Ricketts TH (2001) The matrix matters: effective isolation in fragments landscapes. *The American Naturalist* 158:87-99
- Riitters KH, O’Neill RV, Hunsaker CT, Wicham JD, Yankee DH, Timmins SP, Jones HB, Jackson BL (1995) A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landscape Ecology* 10:23-39
- Schooley RL, Branch LC (2005) Limited perceptual range and anemotaxis in marsh rice rats *Oryzomys palustris*. *Acta Theriologica* 50:59-66
- Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-573
- Umetsu F, Pardini R (2007) Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats – evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology* 22:517-530

Wijesinghe MR, Brooke ML (2005) Impact of habitat disturbance on the distribution of endemic species of small mammals and birds in a tropical rain forest in Sri Lanka. *Journal of Tropical Ecology* 21:661-668

Capítulo I

A matriz é realmente inóspita? Uso de uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica por pequenos mamíferos

Resumo

A matriz de habitats alterados nas quais os fragmentos florestais estão inseridos em paisagens fragmentadas tem sido considerada homogênea e inóspita. Entretanto, esta concepção pode mudar se levarmos em consideração os habitats e as espécies avaliadas. Guildas de espécies de pequenos mamíferos que utilizam habitats florestais, habitats de áreas abertas ou ambos (espécies generalistas) podem alterar seu habitat de preferência em função de uma paisagem extremamente alterada. Nós investigamos: (1) A comunidade de pequenos mamíferos utiliza diferentemente os habitats da paisagem? (2) Guildas de espécies relacionadas ao habitat alteram o seu padrão de uso de habitat em função de uma paisagem extremamente alterada? Este estudo foi conduzido em uma paisagem extremamente fragmentada de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Foram utilizadas armadilhas de intercepção e queda instaladas em seis sítios de amostragens. Em cada sítio foram amostrados cinco habitats: matriz sem rio, matriz com rio, borda de floresta, floresta com rio e floresta sem rio. Nós avaliamos a abundância, riqueza, diversidade e composição da comunidade e de guildas de pequenos mamíferos relacionadas a diferentes habitats. Nós observamos uma alta similaridade na composição da comunidade nos habitats florestais e na matriz com rio. A matriz sem rio suportou menor abundância de espécies. As guildas de espécies responderam diferentemente aos habitats da paisagem. Entretanto, em geral as guildas seguem o esperado, menor tolerância das espécies florestais a matriz sem rio. A matriz sem rio é inóspita para as espécies florestais e até mesmo as espécies generalistas sofrem seus efeitos negativos, diminuindo em abundância. Um pequeno aumento na estrutura da vegetação, como observado nas matrizes ripárias, mitigam o seu efeito negativo, fazendo a abundância, riqueza e diversidade da matriz com rio comparável aos habitats florestais. Estes resultados indicam que fragmentos pequenos e isolados estão imersos em uma matriz antrópica heterogênea e variável quanto a sua permeabilidade. Características específicas de habitat como a presença de rios podem facilitar o uso da matriz contribuindo para a manutenção da comunidade original na paisagem fragmentada.

Palavras-chave: ambiente antrópico, uso de habitat, guildas de espécies, presença de rios, permeabilidade.

Introdução

O desmatamento e a degradação ambiental iniciaram 20,000 anos atrás e ainda persistem atualmente (Brown e Brown 1992; FAO 2005). No Brasil, a Floresta Atlântica foi o primeiro bioma a ser afetado e no final do século passado, praticamente desapareceu (Rodrigues et al. 2009). O entendimento de como a fauna e a flora são afetadas pela fragmentação e quais são os fatores mais importantes para a manutenção da biodiversidade original são um dos maiores desafios para a ecologia. Dentro desse cenário de intensa fragmentação e devido à extensiva aplicação da teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson 1967), que considera as manchas de fragmentos florestais como ilhas dentro de uma matriz não habitável, o tamanho do fragmento e o grau de isolamento eram usualmente considerados os fatores mais importantes na determinação da composição, abundância e riqueza de espécies (Lovejoy et al. 1986; Newmark 1987; Fischer e Lindenmayer 2006). Entretanto, estudos empíricos têm demonstrado que populações em fragmentos florestais são influenciadas não somente pelo tamanho e isolamento dos fragmentos, mas também pela qualidade da matriz do entorno. A influência da qualidade da matriz na persistência das espécies na paisagem fragmentada está sendo considerada atualmente, um dos fatores mais importantes na estruturação das populações e comunidades em paisagens fragmentadas (Gascon et al. 1999; Manning et al. 2004; Antogiovanni e Metzger 2005; Umetsu e Pardini 2007; Umetsu et al. 2008).

Atualmente, o modelo de paisagem contínua (“continuum model” - McGarigal e Cushman 2005; Fischer e Lindenmayer 2006) difere do tradicional modelo de fragmentação (baseado na teoria de biogeografia de ilhas - MacArthur e Wilson 1967), pois reconhece mudanças graduais, ao longo de um contínuo, em variáveis ecológicas relacionadas com o

espaço como disponibilidade de alimento, abrigo e condições climáticas. Este modelo também reconhece que diferentes organismos percebem e respondem ao ambiente de formas diferentes, fato já comprovado empiricamente (Gascon et al. 1999; Zolner e Lima 1999; Ricketts 2001; Schooley e Branch 2005; Forero-Medina e Vieira 2009; Hansbauer et al. 2009). Kupfer et al. (2006) também defende uma mudança no foco dos estudos, propondo que existam gradientes de condições de habitat: a matriz pode servir tanto como habitat favorável, habitat de passagem, como uma barreira ou filtro para espécies nativas florestais e para as espécies invasoras. Assim, o grau de uso de um determinado habitat por uma espécie varia geralmente de forma contínua e não de forma categórica como habitat e não habitat. Estas diferenças no gradiente de uso de diferentes habitats pelas espécies determinam a distribuição das mesmas nos fragmentos florestais e na matriz do entorno.

Diferentes tipos de habitats, encontrados atualmente em paisagens fragmentadas, são conseqüências dos processos dinâmicos de uso da paisagem e do histórico humano de uso da terra (Fernández-Juricic 2002). Alterações antrópicas variadas nos fragmentos florestais e na matriz do entorno ocorrem devido a diferentes tipos de subsistência humana exercida pelos proprietários das terras como agricultura, criação de gado e plantio de monoculturas florestais (Cabral e Ficzon 2004). A agricultura, entre os diferentes tipos de subsistência humana, pode gerar fontes adicionais de alimento e algum tipo de abrigo para animais silvestres, permitindo a dispersão ou ocupação da matriz (Silva et al. 2005; Anderson et al. 2007). Por outro lado, fazendas de criação de gado com extensivas áreas de pasto podem não oferecer abrigo ou alimento e a estrutura da floresta, principalmente da borda da floresta, pode ser drasticamente alterada se o gado adentrar os fragmentos (Maron e Lill 2005). Estes fatores, aliados à caça, ao corte seletivo de madeira, ao fogo, à predação por animais domésticos e ao forte aumento do

efeito de borda induzido causado pela expansão das atividades humanas são fatores contínuos que modificam e caracterizam os diferentes elementos da paisagem (habitats).

Pequenos mamíferos (roedores e marsupiais) são especialmente convenientes para o estudo de conseqüências das alterações ambientais na fauna silvestre e do uso dos habitats dessa fauna em paisagens fragmentadas por serem abundantes, relativamente fáceis de capturar e por compreenderem o grupo de mamíferos neotropical mais diverso ecologicamente (Bonvicino et al. 2002; Costa et al. 2005). Além disso, atuam como dispersores de sementes (Cáceres 2002), dispersores de fungos micorrízicos (Janos et al. 1995) e polinizadores de plantas (Vieira et al. 1991). Esses processos ecológicos podem afetar a dinâmica sucessional da floresta (facilitar a regeneração) e influenciar fortemente, em longo prazo, a composição florística (Sánchez-Cordero e Martinez-Gallardo 1998). Atuam também como predadores de artrópodes (Carvalho et al. 2005) e constituem a base alimentar para aves, répteis e mamíferos maiores (Wright et al. 1994).

Espécies de pequenos mamíferos respondem diferentemente a fragmentação de habitat, particularmente na Floresta Atlântica do Brasil (Olifiers 2002; Pardini 2004; Viveiro de Castro e Fernandez 2004; Pardini et al. 2005, 2009; Püttker et al. 2008). A maioria das espécies endêmicas da Floresta Atlântica não ocupa habitats antropogênicos, requerendo vegetação nativa para persistir na paisagem fragmentada (Umetsu e Pardini 2007; Umetsu et al. 2008; Pardini et al. 2009). Isto sugere que espécies endêmicas de Floresta Atlântica utilizam mais áreas florestadas (habitat) do que áreas antrópicas abertas (não-habitat). Entretanto, esta utilização pode não obedecer a uma categorização (habitat e não-habitat), mas sim a um gradiente ambiental que está presente na heterogeneidade de habitats existentes em paisagens fragmentadas. Esta hipótese baseia-se em: 1) a matriz é heterogênea; 2) cada espécie tem um

grau distinto de tolerância aos diferentes elementos da matriz. Para entender como ocorre a utilização de diferentes habitats na paisagem fragmentada e promover um suporte maior para ações de manejo e conservação da Floresta Atlântica, a utilização de habitats e a diversidade de respostas de diferentes grupos de espécies frente à fragmentação em gradientes ambientais precisam ser investigadas.

De fato, a variabilidade de respostas aos habitats alterados é ampla, não somente entre grupos taxonômicos distintos (Gascon et al. 1999), mas também dentro de uma mesma guilda trófica, como por exemplo de aves (Antogiovanni e Metzger 2005) ou mesmo entre espécies filogeneticamente relacionadas, como para borboletas (Ricketts 2001). Entre os pequenos mamíferos, em relação ao uso do habitat, há guildas de espécies que são facilmente identificáveis. Pode-se classificar esses animais em (Emmons e Feer 1997; Oliveira e Bonvicino 2006; Rossi et al. 2006; Bonvicino et al. 2008): espécies que utilizam preferencialmente ambientes florestais; espécies que utilizam preferencialmente ambientes abertos; e espécies que utilizam ambos os ambientes. Entretanto, esta especificidade esperada pode ainda ser modificada em função de uma paisagem extremamente alterada pelo processo de fragmentação (e.g. guildas de espécies de áreas abertas podem não mais utilizar somente ambientes abertos, mas também, ambientes florestais em função da alta degradação da floresta). Neste contexto, nós investigamos o uso de diferentes habitats em uma paisagem extremamente fragmentada por espécies de pequenos mamíferos. Nós nos propomos a responder as seguintes questões: 1) A comunidade de pequenos mamíferos utiliza diferentemente os habitats da paisagem? 2) Guildas de espécies relacionadas ao habitat alteram o seu padrão de uso de habitat em função de uma paisagem extremamente alterada?

Metodologia

Área de estudo

Realizamos o estudo em uma paisagem intensamente fragmentada de Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Densa Montana) na região sudeste do Brasil, município de São Luiz do Paraitinga, SP. Essa área encontra-se no domínio do bioma Mata Atlântica (Veloso et al. 1991), sendo uma das áreas mais alteradas do Brasil pela agricultura, fazendas de criação de animais e urbanização (Morellato e Haddad 2000). Esse município está localizado no Vale do Paraíba, entre a Serra do Mar e a Serra da Mantiqueira (23° 13' S e 45° 20' W).

A cobertura vegetal original da área de estudo sofreu intenso processo de fragmentação e, desde 1930 é dominada por uma matriz de pastos (atualmente 59,8% da cobertura), que ocupa as áreas mais acessíveis e mais produtivas da paisagem. Os fragmentos florestais, que cobrem apenas 11,8% da paisagem, são pequenos (variando entre 10 e 240 ha). As outras classes de cobertura mais comuns da paisagem são as capoeiras (21,4%, formadas por vegetação herbácea e arbustiva baixa), eucaliptais (3,7%) e áreas urbanas (3,3%). A paisagem escolhida para estudo possui 24,376 ha com altitudes variando de 756 a 1,080 m, apresentando 69 fragmentos florestais. Os fragmentos estão localizados nas partes mais altas do relevo (altitude média dos fragmentos: 843,54 m \pm 7,95 SE, N = 100; altitude média dos pastos 815,81 m \pm 7,74 SE, N = 100 – Becker 2007). A precipitação média anual é de 1,277 mm com uma estação chuvosa iniciando em novembro e terminando em março, sendo a máxima de 209 mm em janeiro e a precipitação mínima é de 26 mm em agosto (SIGRH 2008). A temperatura média anual é de 20 °C com a menor média (12 °C) em julho e a mais alta média (27 °C) em fevereiro (Radambrasil 1983).

Desenho amostral

Para avaliar o uso da paisagem fragmentada pelos pequenos mamíferos, nós selecionamos seis sítios de amostragem, cada qual composto por um fragmento florestal e pela matriz de pasto do entorno. Os fragmentos florestais eram pequenos e possuíam tamanhos similares (tamanho médio: 39,80 ha; mínimo: 12,50 ha e máximo: 126,90 ha). Localizavam-se a uma distância de 1 e 15 km entre si. Em três sítios de amostragem, cada fragmento possuía um rio no seu interior e não possuía rio na matriz do entorno. Nos três sítios de amostragem restantes, os fragmentos florestais não possuíam rio no seu interior, no entanto, cada matriz de pasto do entorno possuía um rio. Nestes seis sítios de amostragem, nós amostramos pequenos mamíferos em cinco habitats disponíveis na paisagem de estudo (Figura 1): 1) Interior de floresta sem rio: habitat localizado no interior e geralmente nas partes mais altas dos fragmentos. Dossel com altura máxima de 19 m sendo os gêneros arbóreos mais comuns *Ocotea*, *Eugenia* e *Myrcia* (Myrtaceae) e arbustos do gênero *Miconia* (Melastomataceae), além de bambus (Aguirre 2008); 2) interior de floresta com rio: difere do habitat anterior por apresentar um curso d'água pequeno, com 0,45 – 2,00 m de largura e 10 – 50 cm de profundidade, localizado no interior de um fragmento florestal. A faixa florestal de 4 m da margem de cada lado do curso d'água possui solo nitidamente úmido; 3) borda da floresta: área de transição entre o fragmento florestal e a matriz de pasto adjacente, definida como uma faixa de 5 – 8 m entre a borda e o interior do fragmento. Árvores espaçadas, em média com 12 m de altura, os gêneros arbóreos comuns são *Croton* (Euphorbioaceae), *Piptadenia* (Leguminosae) e *Cupania* (Sapindaceae) (Aguirre 2008), arbustos raros e ervas dicotiledôneas abundantes; 4) matriz de pasto sem rio: área de pasto localizada no entorno do fragmento. Possui vegetação rasteira, com aproximadamente 15 cm de altura, formada principalmente por

gramíneas introduzidas como a *Brachiaria* spp.. Arbustos e árvores raros e esparsos; 5) matriz de pasto com rio: habitat localizado na matriz do entorno dos fragmentos nas regiões mais baixas do relevo. Possui uma faixa de 2 – 3 m de cada lado do rio com vegetação herbáceo-arbustiva abundante e esparsas árvores como *Luehea* (Tiliaceae) e *Sapium* (Euphorbiaceae) que ocorrem somente ao longo dos rios, que são pequenos vales de 0,45 – 2,50 m de largura e 15 – 50 cm de profundidade.

Para determinar a posição das armadilhas nos cinco habitats, nós identificamos e selecionamos locais respeitando os seguintes critérios: 1) Interior de floresta sem rio: As armadilhas do interior da floresta sem rio deveriam estar a 100 m da borda em direção ao interior do fragmento e distantes no mínimo 100 m das armadilhas da floresta com rio; 2) interior de floresta com rio: As armadilhas da floresta com rio deveriam estar no mínimo a 100 m de distância da borda em direção ao interior do fragmento; 3) borda da floresta: As armadilhas da borda deveriam estar a 5 m da borda em direção ao interior do fragmento; 4) matriz de pasto sem rio: as armadilhas da matriz sem rio deveriam estar distantes 100 m da borda do fragmento mais próximo; 5) matriz de pasto com rio: As armadilhas da matriz com rio deveriam estar no mínimo a 100 m da borda e a 100 m das armadilhas da matriz sem rio, sendo instaladas no lado do rio voltado ao fragmento florestal. As armadilhas dos rios deveriam estar no máximo a 1 m de distância do rio com a lona plástica orientada pela linha de contorno do rio. Em um mesmosítio de amostragem, todas as armadilhas deveriam estar no mínimo 100 m distantes umas das outras.

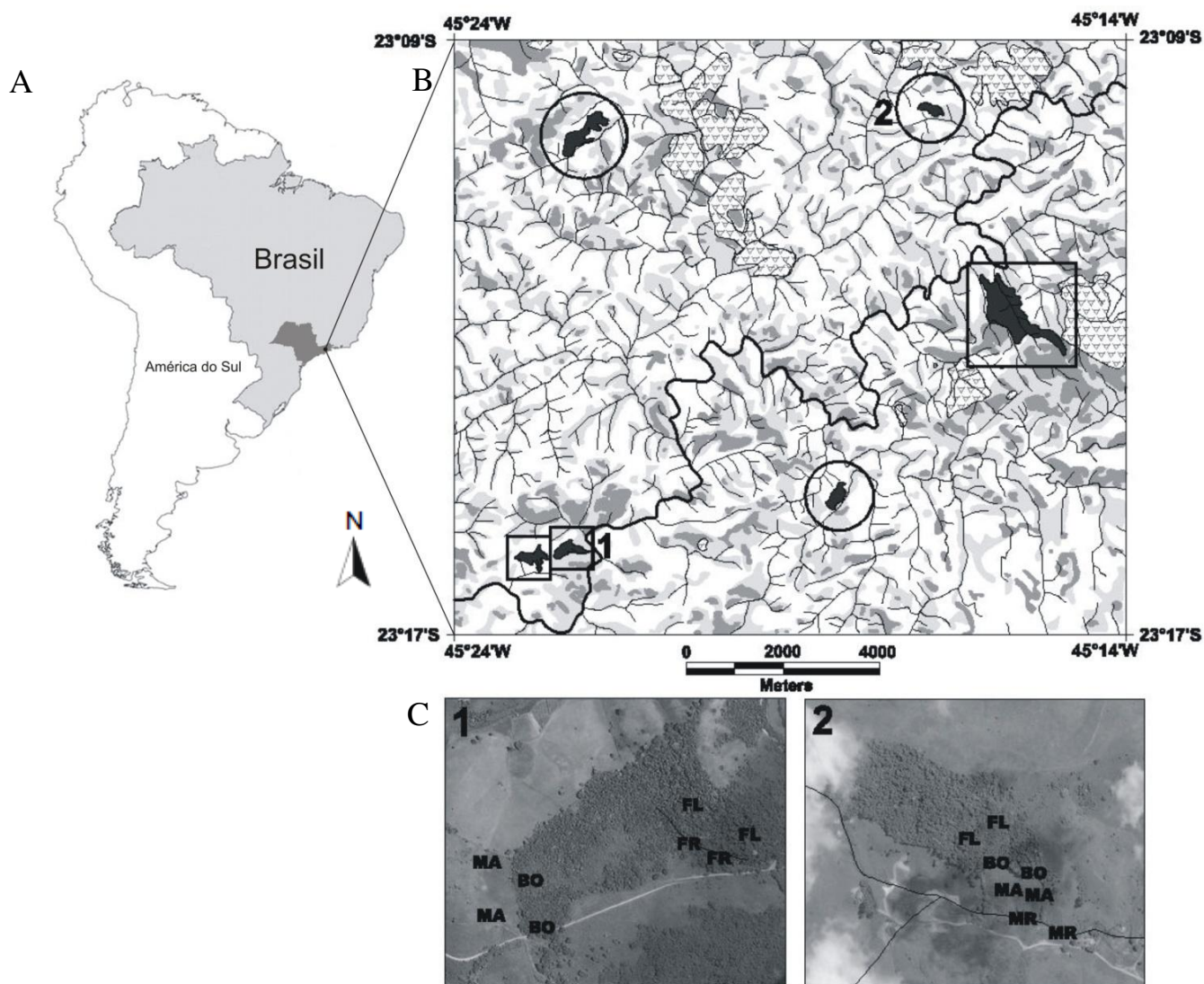


Figura 1. (A) Localização da área de estudo em São Paulo, Brasil, América do Sul. (B) Localização dos seis fragmentos estudados (■) em uma paisagem fragmentada na Floresta Atlântica Brasileira. Os círculos representam os fragmentos sem rio na floresta e com rio na matriz; os quadrados representam os fragmentos com rio na floresta e sem rio na matriz. (∧) Representam as drenagens; (□) matriz de pasto; (▽) monocultura de eucalipto; (▨) floresta com crescimento secundário; (■) floresta. (C) 1 - Esquema de um dos três fragmentos com rio na floresta e sem rio na matriz, com a localização das armadilhas em cinco categorias de habitat: FL, floresta sem rio; FR, floresta com rio; BO, borda de floresta; MA, matriz sem rio. 2 - Esquema de um dos três fragmentos sem rio na floresta e com rio na matriz, com a localização das armadilhas em cinco categorias de habitat: FL, floresta sem rio; BO, borda de floresta; MA, matriz sem rio; MR, matriz com rio.

Captura dos animais

Nós amostramos os pequenos mamíferos utilizando armadilhas de intercepção e queda (Halliday 1996). Cada armadilha consistia em uma lona plástica com 45 m de comprimento e 0,6 m de altura esticada em linha reta, sustentada por estacas de madeira. A lona plástica atravessava quatro baldes plásticos de 60 l, enterrados a cada 15 m. Todas as armadilhas na matriz foram isoladas com cerca de arame farpado de três fios com 1,70 m de altura para evitar acidentes com gado ou cavalos. O desenho amostral compreendeu duas armadilhas por habitat e oito armadilhas por sítio de amostragem, totalizando 48 armadilhas na área de estudo. As sessões de captura ocorreram de novembro de 2006 a fevereiro de 2007 e de novembro de 2007 a fevereiro de 2008, que correspondem à estação quente e chuvosa. A cada mês realizamos 10 dias consecutivos de captura totalizando 80 dias de captura. O método utilizado foi o de captura-marcação-e-recaptura (Gentile e Fernandez 1999). A forma de captura e manuseio das espécies esteve de acordo com as recomendações publicadas pela American Society of Mammalogists Animal Care and Use Committee (1998). A licença para captura e coleta dos exemplares foi emitida pelo IBAMA proc. 02027.002755/2004-16, N. 567/05; proc. 42831494, N. 12739-1. Para todos os indivíduos capturados registramos sua espécie, local de captura, sexo e peso. Os indivíduos foram marcados com anilhas de metal numeradas (nº 5, National Band Tag Co., Newport, KY, USA, Monel tags nbr. 001) e soltos no local de captura logo após seus dados terem sido registrados. Os 64 espécimes coletados e taxidermizados para testemunho foram depositados no Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas e no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Análise de dados

Nós avaliamos a variação no uso dos diferentes habitats pelos pequenos mamíferos através da comparação do número de indivíduos e espécies capturados, da diversidade e da composição da comunidade e das guildas de espécies relacionadas aos habitats nos diferentes ambientes amostrados. As unidades amostrais utilizadas nas análises foram as armadilhas. Utilizamos o índice de Simpson (Krebs 1999), calculado no programa Past (Hammer et al. 2001), para expressar a diversidade de espécies em cada habitat. Nós classificamos as espécies de pequenos mamíferos em três guildas quanto ao habitat preferencial, com os dados disponíveis na literatura (Gomes 1991; Emmons e Feer 1997; Hershkovitz 1998; Voss et al. 2005; Oliveira e Bonvicino 2006; Rossi et al. 2006; Bonvicino et al. 2008), salvo atualizações de especialistas: 1) Florestais; 2) de áreas abertas; e 3) generalistas – espécies que utilizam áreas florestadas e áreas abertas.

Para testar possíveis diferenças na abundância, riqueza e diversidade entre habitats usamos uma análise de comparação de médias com blocos (Simon 1997), pois as armadilhas não são amostras independentes dos habitats, mas estão agregadas nas seis áreas amostrais. Como o delineamento não é balanceado e as variáveis não cumpriam as premissas dos testes paramétricos, usamos um teste de permutação (Manly 2000), com o seguinte algoritmo: (1) Calculamos a média geral da abundância por armadilha para todos os habitats reunidos (soma de todos os indivíduos, espécies e diversidade/número total de armadilhas); (2) calculamos o desvio absoluto da média para cada habitat em relação à média geral; (3) somamos todos os desvios absolutos dos cinco habitats avaliados, que expressa a diferença média entre habitats, sendo esta a estatística de interesse; (4) para criar uma distribuição da estatística de interesse sob a hipótese nula de ausência de diferença entre habitats, os valores de cada armadilha foram

permutados ao acaso, dentro de cada bloco. Estas aleatorizações foram repetidas 10,000 vezes; (5) a significância da estatística de interesse foi estimada pela proporção de aleatorizações que tiveram um valor igual ou superior ao observado.

Nos casos em que o valor das somas dos desvios foi significativo, investigamos as diferenças par a par, com testes de permutação que têm a mesma lógica das comparações *a posteriori* em análises de variância (Zar 1999). Para isto, repetimos os mesmos procedimentos acima, mas com uma permutação separada para cada par de habitats. A comparação entre floresta com rio e matriz com rio (FR e MR) não pôde ser realizada, pois nenhum dos blocos tinha estes dois habitats. Como se tratam de testes múltiplos, o nível de significância foi corrigido pelo ajuste de Holm (1979), que leva em consideração o número de comparações feitas com o mesmo conjunto de dados. As análises foram realizadas no programa Resampling Stats ® (Simon 1997).

Com o objetivo de comparar a composição da comunidade e das guildas de espécies capturadas entre os habitats, par a par, nós utilizamos o índice de similaridade (1-D) de Bray-Curtis (IBC). Este índice varia de zero, se as duas assembléias não tem nenhuma espécie em comum, até um, se as duas assembléias tem as mesmas espécies nas mesmas abundâncias absolutas (Valentin 2000). Para testar se os valores deste índice diferem do esperado caso as espécies não tivessem preferência de habitats utilizamos um teste de permutação (Manly 2000). Nesta análise, em particular, aleatorizamos as capturas de cada espécie por armadilha, nos cinco habitats amostrados, dentro de cada bloco. Para verificar a significância do índice de similaridade observado, o valor original do índice foi comparado ao valor do índice obtido por aleatorização (10,000 valores do índice obtidos através de um modelo nulo de distribuição das capturas). A significância do índice de similaridade foi estimada pela proporção de

aleatorizações que tiveram um valor igual ou superior ao observado. Como se tratam de testes múltiplos, o nível de significância foi corrigido pelo ajuste de Holm (1979). As análises foram realizadas no programa Resampling Stats ® (Simon 1997).

Para realizarmos uma análise exploratória da relação entre os habitats quanto à composição da comunidade, nós executamos uma análise multivariada de correspondência (AC; Ter Braak 1995) no programa Canoco 5.1 (Ter Braak e Smilauer 1998). Para esta análise, em particular, utilizamos uma matriz de abundância das espécies com mais de cinco capturas. Excluimos as espécies com menos ou com cinco capturas porque sua influência nesta análise é muito forte e pode criar artefatos devido a variações fortuitas (Gauch 1982).

Resultados

Diferenças na abundância total, riqueza, diversidade e composição entre habitats da comunidade de pequenos mamíferos

Nós capturamos durante o estudo, com um esforço de 3,840 armadilhas-dia, 633 indivíduos pertencentes a 20 espécies de pequenos mamíferos: 12 roedores cricetídeos e 8 marsupiais didelfídeos (Tabela 1), resultando em um sucesso total de 652 capturas (17 %). As recapturas representaram menos que 3% do total de capturas e para todas as análises consideramos somente a primeira captura dos indivíduos. Assim, a medida de abundância absoluta utilizada foi o número de indivíduos capturados de cada espécie em cada armadilha ou habitat. A comunidade esteve dominada por duas espécies de roedores: *Oligoryzomys nigripes* (n = 269 indivíduos) e *Akodon montensis* (n = 154 indivíduos), que juntas representaram mais da metade (67 %) do total de indivíduos capturados. Entre as espécies remanescentes, espécies com pelo menos sete indivíduos capturados representaram 11

espécies e 30 % dos indivíduos capturados e as espécies raras ($n \leq 5$ capturas representaram sete espécies e 3 % dos indivíduos capturados). Dentre os marsupiais, *Monodelphis scalops* foi a espécie com maior número de indivíduos capturados ($n = 16$) seguido de *Gracilinanus microtarsus* ($n = 12$; Tabela 1).

Tabela 1. Espécies de pequenos mamíferos (roedores e marsupiais didelphídeos), habitat de preferência: espécies florestais (F - utilizam preferencialmente áreas de floresta), espécies generalistas (G - que utilizam habitats florestais e abertos) e espécies de área aberta (A - que utilizam preferencialmente áreas abertas); e número de indivíduos capturados em cinco tipos de habitat (FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio; MR – matriz com rio) em uma paisagem de Mata Atlântica extremamente fragmentada, São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. O habitat de preferência das espécies foi determinado com base em Gomes (1991); Hershkovitz (1998); Emmons e Feer (1997); Voss et al. (2005); Oliveira e Bonvicino (2006); Rossi et al. (2006); Bonvicino et al. (2008), salvo atualizações de especialistas.

Espécies	Habitat de preferência	Habitats					Total
		FL	FR	BO	MA	MR	
<i>Brucepattersonius soricinus</i>	F	9	7	6	2	6	30
<i>Monodelphis scalops</i> *	F	12	2	2			16
<i>Juliomys pictipes</i>	F	4	5	6			15
<i>Blarinomys breviceps</i>	F	3	1	4	3	1	12
<i>Gracilinanus microtarsus</i> *	F	9		1	1	1	12
<i>Monodelphis americana</i> *	F	3	4	3			10
<i>Monodelphis sp.</i> *	F	2		4		1	7
<i>Thaptomys nigrita</i>	F	1	2	1		1	5
<i>Bibimys labiosus</i>	F	1			1	1	3
<i>Phyllomys nigrispinus</i>	F	1		1			2
<i>Caluromys philander</i> *	F			1			1
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	G	52	57	54	28	78	269
<i>Akodon montensis</i>	G	54	30	37	8	25	154
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	G	1		1	9	9	20
<i>Didelphis aurita</i> *	G	3	4	2	1		10
<i>Monodelphis sorex</i> *	G					1	1
<i>Necromys lasiurus</i>	A	6	6	4	5	11	32
<i>Calomys tener</i>	A	1	1	1	23	3	29

<i>Cryptonanus agricolai</i> *	A			1	1	2	4
<i>Holochilus brasiliensis</i>	A				1		1
Total de indivíduos		162	119	129	83	140	633
Total de espécies		16	11	17	12	13	20
Número de armadilhas		12	6	12	12	6	48

* marsupiais didelphídeos

A comunidade de pequenos mamíferos variou muito na utilização dos cinco habitats avaliados em relação à abundância de espécies (Figura 2). O valor original da soma dos desvios no número de capturas entre todos os habitats foi 25,81, mas das 10,000 aleatorizações nenhum valor foi igual ou maior do que este, ($p \leq 0,0001$). A matriz sem rio apresentou a menor abundância de espécies em relação à floresta com rio ($p = 0,0040$). Os habitats borda, floresta sem rio e matriz com rio, apresentaram valores intermediários e não diferiam significativamente (Tabela 2). Entretanto, em relação à riqueza, os habitats matriz sem rio; borda; matriz com rio; floresta sem rio e floresta com rio não diferiram significativamente ($p = 0,0810$). O mesmo padrão ocorreu para a diversidade de espécies, ($p = 0,2290$; Figura 2).

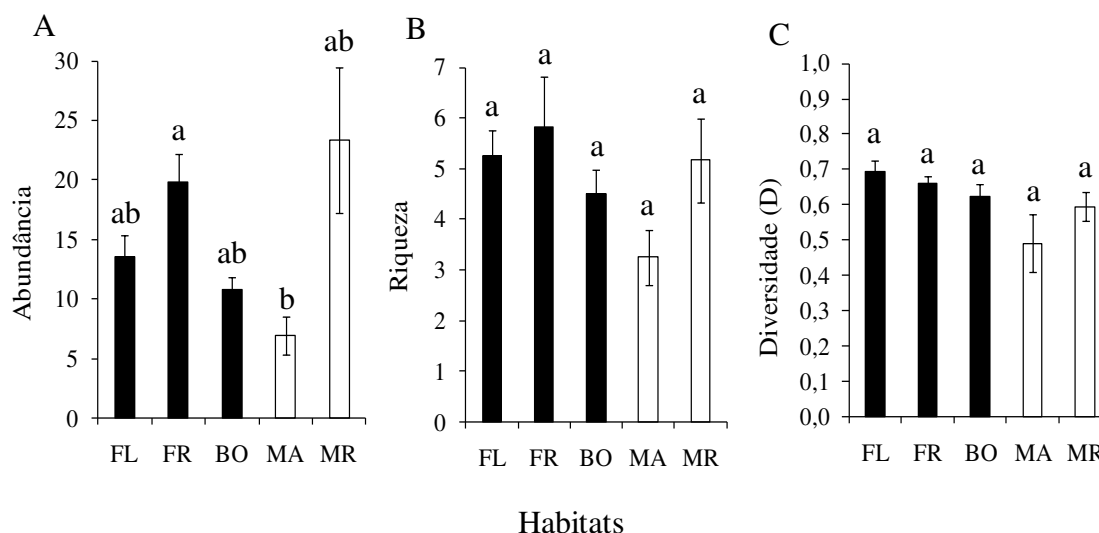


Figura 2. Média e erro padrão da abundância (número de indivíduos - A), riqueza (número de espécies - B) e (C) diversidade de Simpson (D) das espécies de pequenos mamíferos nos cinco habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio. Barras pretas indicam ambiente de floresta e barras vazias ambiente de matriz. Linhas verticais representam \pm SE. Acima das barras de erro, letras iguais indicam ausência de diferenças significativas e letras diferentes indicam diferenças significativas entre os pares contrastados ($p < 0,05$, já considerando o ajuste pelo critério de Holm para testes múltiplos - ver tabela 2).

Tabela 2. Diferenças médias entre habitats (comparações *a posteriori*, par a par, dos resultados do delineamento em blocos) na análise da abundância da comunidade de pequenos mamíferos em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. Habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio. p = proporção de 10,000 aleatorizações que tiveram um valor da diferença média igual ou mais extremo que o observado. * Resultados do critério de Holm para testes múltiplos com nível crítico $\alpha = 0,05$. Os níveis de significância observados em cada teste foram ordenados do maior para o menor sendo que os valores de significância observados devem ser menores do que o nível crítico dividido pelo número de testes realizados menos o número de testes restantes.

Habitats	Diferença média	p	0,05/(m + i - 1)*	Significância
FR - MA	12,92	0,0040	0,0056	sim
FR - BO	9,08	0,0045	0,0063	não
FL - MA	6,58	0,0169	0,0071	não
MA - MR	16,42	0,0194	0,0083	não
BO - MR	12,58	0,0305	0,0100	não
BO - MA	3,83	0,0680	0,0125	não
FL - FR	6,33	0,0854	0,0167	não
FL - MR	9,83	0,1144	0,0250	não
FL - BO	6,33	0,1820	0,0500	não

Quanto à composição da comunidade, nas comparações dos habitats florestais e da matriz com rio com o habitat matriz sem rio, a similaridade observada não diferiu do esperado caso as capturas se distribuíssem ao acaso entre habitats (para todas as comparações $p > 0,1204$; Tabela 3). No entanto, para os habitats floresta sem rio, floresta com rio, borda e matriz com rio a similaridade na composição das comunidades foi maior do que o esperado (Índice de Bray-Curtis $> 0,64$ para todas as comparações; Tabela 3). A maior similaridade observada entre habitats ocorreu entre a floresta com rio e a borda. Para este par de habitats o valor original do Índice de Bray-Curtis foi 0,88, mas das 10,000 aleatorizações nenhum valor foi igual ou maior do que este ($p \leq 0,0001$).

Tabela 3. Índice de similaridade de Bray-Curtis (IBC) na análise da composição da comunidade de pequenos mamíferos nos habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio, em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. IBC médio é o valor médio das aleatorizações de IBC. p = proporção de 10,000 aleatorizações que tiveram um valor de IBC igual ou mais extremo que o observado. * Resultados do critério de Holm para testes múltiplos com nível crítico $\alpha = 0,05$. Os níveis de significância observados em cada teste foram ordenados do maior para o menor sendo que os valores de significância observados devem ser menores do que o nível crítico dividido pelo número de testes realizados menos o número de testes restantes.

Habitats	IBC	IBC médio	p	$0,05/(m + i - 1)^*$	Significância
FR - BO	0,88	0,43	0,0000	0,0050	sim
MR - FR	0,75	0,41	0,0000	0,0056	sim
FL - FR	0,78	0,43	0,0000	0,0063	sim
BO - FL	0,82	0,55	0,0000	0,0071	sim
MR - BO	0,71	0,43	0,0004	0,0083	sim
FL - MR	0,64	0,43	0,0064	0,0100	sim
MA - MR	0,53	0,43	0,1204	0,0125	não
FR - MA	0,46	0,43	0,4018	0,0167	não
MA - BO	0,47	0,54	0,8704	0,0250	não
FL - MA	0,42	0,54	0,9727	0,0500	não

A análise multivariada de correspondência (AC) não mostrou uma separação clara dos cinco habitats avaliados quanto à composição da comunidade (Figura 3). Os eixos 1 e 2

explicaram juntos 58,50 % do total da variação. O eixo 1 (42,40 %) separou parcialmente o habitat matriz sem rio dos habitats restantes, porque a maioria (23 de 29) das capturas de *Calomys tener* ocorreu na matriz sem rio. Já no eixo 2 (16,10 %), houve uma separação parcial dos habitats florestados (floresta com rio, floresta sem rio e borda) e dos habitats de matriz (matriz com rio e matriz sem rio).

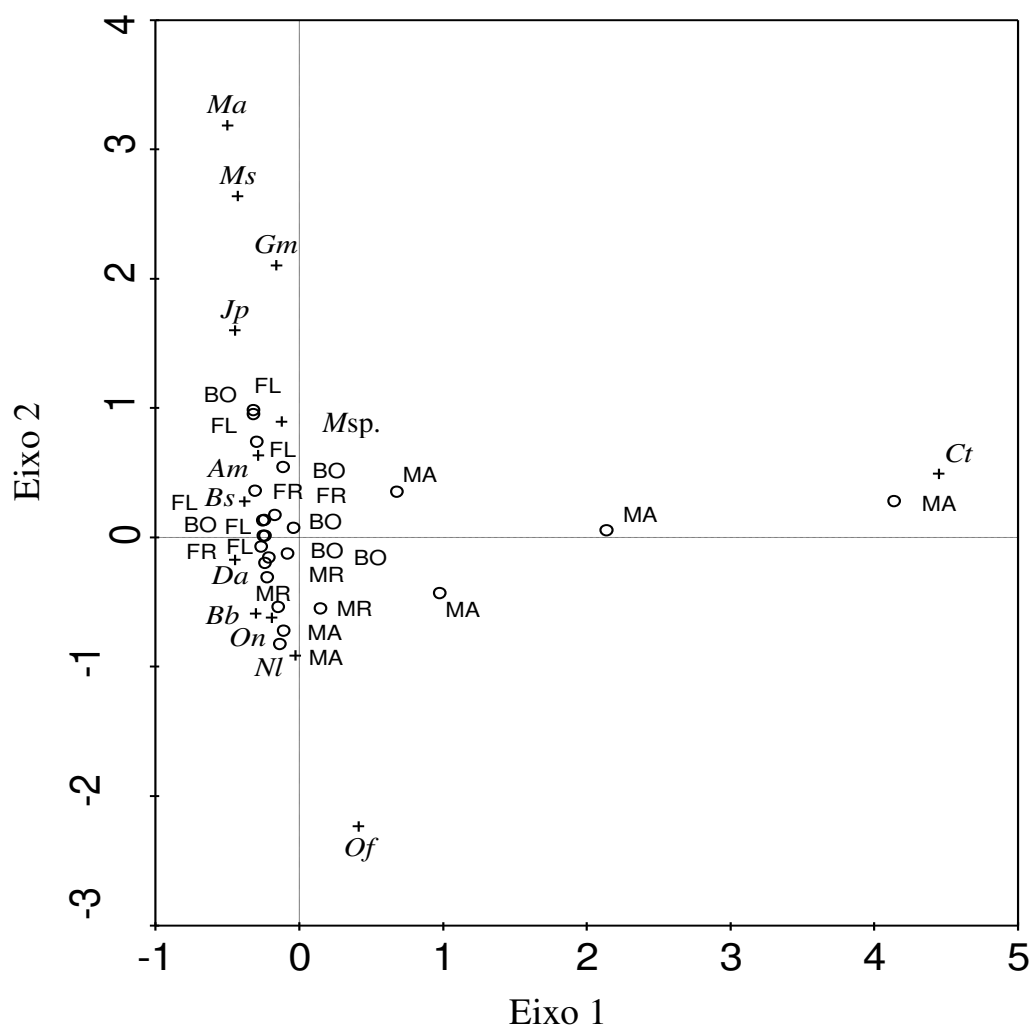


Figura 3. Análise de Correspondência (AC) avaliando a relação entre habitats quanto à composição da comunidade de pequenos mamíferos no município de São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. Espécies raras ($n \leq 5$ indivíduos) não foram incluídas na análise. As cruzes indicam as espécies com suas iniciais (e.g. *Ct*: *Calomys tener*). Círculos abertos indicam os cinco habitats avaliados: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio; MR – matriz com rio.

Respostas das guildas de espécies quanto ao habitat preferencial

Dentre as 20 espécies capturadas, 11 são espécies florestais, cinco ocorrem tanto em habitat florestal como em áreas abertas e quatro são de áreas abertas (Tabela 2). A abundância das espécies pertencentes à guilda de espécies florestais variou muito entre os habitats (Figura 4). Na comparação entre todos os habitats, a soma dos desvios do número de capturas foi 4,89, sendo que somente 308 das 10,000 aleatorizações geraram valores iguais ou maiores do que este, ($p = 0,0308$). Devido à existência de diferenças entre pelo menos um par de habitats, realizamos comparações *a posteriori* entre cada par de habitats. A matriz sem rio apresentou menor abundância, riqueza e diversidade em relação à floresta sem rio (Figura 4; Tabela 4). Os habitats matriz com rio, borda e floresta com rio apresentaram abundâncias, riquezas e diversidades intermediárias e não diferiram significativamente (Tabela 4).

A composição das espécies pertencentes à guilda de espécies florestais diferiu muito entre habitats. As espécies florestais apresentaram similaridade significativamente menor do que o esperado pela hipótese nula de que as capturas se distribuíram aos acaso entre os habitats floresta sem rio e matriz sem rio. Entretanto, entre os habitats restantes a similaridade observada não diferiu do esperado por esta hipótese nula (Tabela 5).

A abundância das espécies pertencentes à guilda de espécies generalistas variou muito entre os habitats (Figura 4). Na comparação geral entre os habitats, o valor da soma dos desvios foi 22,62, o que foi significativamente maior do que o esperado pela hipótese nula ($p = 0,0001$). Nas comparações *a posteriori* entre cada par de habitat, a matriz sem rio apresentou menor abundância em relação à floresta com rio ($p = 0,0021$). Os habitats borda; floresta sem rio e matriz com rio apresentaram abundâncias intermediárias e não diferiram significativamente (Tabela 4). Entretanto, em relação à riqueza, os habitats matriz sem rio;

matriz com rio; borda; floresta sem rio e floresta com rio não diferiram significativamente ($p = 0,0899$). O mesmo padrão ocorreu para a diversidade de espécies, ($p = 0,1708$; Figura 4).

A composição das espécies pertencentes à guilda de espécies generalistas mostrou ser similar entre alguns habitats. As espécies generalistas apresentaram significativamente maior similaridade do que o esperado pela hipótese nula na composição de espécies entre os habitats floresta com rio e borda; e entre borda e floresta sem rio. Entretanto, entre os habitats restantes a similaridade observada não diferiu do esperado caso as capturas se distribuíssem aos acaso entre habitats (Tabela 5).

A abundância das espécies pertencentes à guilda de espécies de áreas abertas variou muito entre os habitats (Figura 4). Na comparação geral entre os habitats, o valor da soma dos desvios foi 4,29 o que foi significativamente maior do que o esperado pela hipótese nula ($p = 0,0032$). Nas comparações *a posteriori* entre cada par de habitat, a matriz sem rio apresentou maior abundância em relação à borda ($p = 0,0208$). Os habitats floresta sem rio; floresta com rio e matriz com rio apresentaram abundâncias intermediárias e não diferiram significativamente (Tabela 4).

A riqueza das espécies pertencentes à guilda de espécies de áreas abertas variou pouco entre os habitats ($p = 0,0101$; Figura 4). Entretanto, as significâncias das diferenças médias calculadas par a par foram fortuitas, pois resultaram de testes múltiplos (vários pares de habitat). Observamos que não houve diferenças significativas entre todos os pares de habitats avaliados (Tabela 4). Assim como, em relação à diversidade de espécies, os habitats borda; floresta com rio; floresta sem rio; matriz sem rio e matriz com rio não diferiram significativamente ($p = 0,1900$).

A composição das espécies pertencentes à guilda de espécies de áreas abertas mostrou ser similar entre alguns habitats. As espécies de áreas abertas apresentaram maior similaridade do que o esperado pela hipótese nula na composição de espécies entre os habitats floresta com rio e floresta sem rio. Entretanto, entre os habitats restantes a similaridade observada não diferiu do esperado caso as capturas se distribuíssem aos acaso entre habitats (Tabela 5).

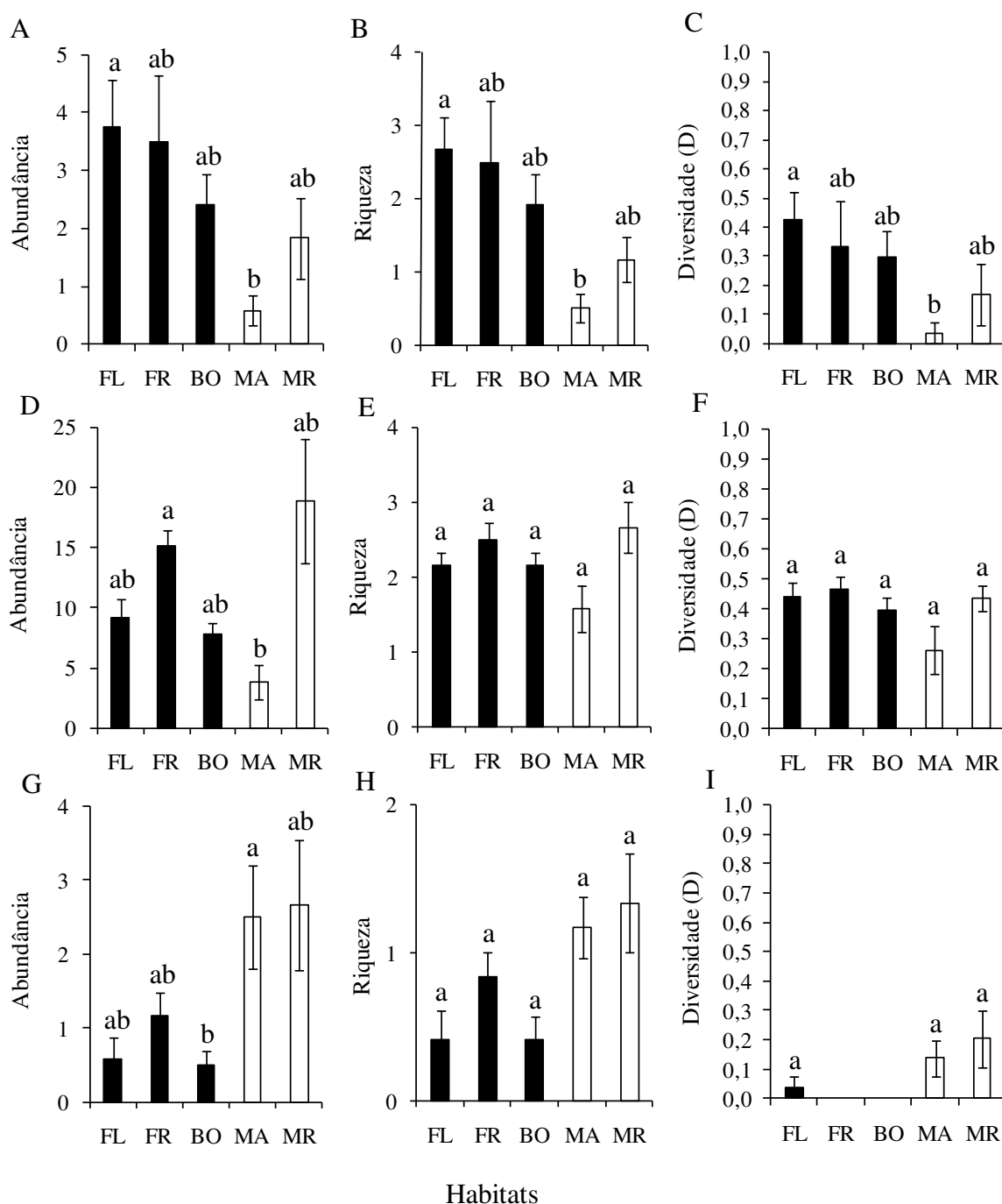


Figura 4. Média e erro padrão da abundância, riqueza e diversidade de Simpson (D) das espécies de pequenos mamíferos nos cinco habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – Borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio, em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. Gráficos: A, B e C representam a guilda de espécies florestais; D, E e F representam a guilda de espécies generalistas; G, H e I a guilda de espécies de áreas abertas. Barras pretas indicam ambiente de floresta e barras vazias ambiente de matriz. Linhas verticais representam \pm SE. Acima das barras de erro, letras iguais indicam ausência de diferenças significativas e

letras diferentes indicam diferenças significativas entre os pares contrastados ($p < 0,05$, já considerando o ajuste pelo critério de Holm para testes múltiplos - ver tabela 4).

Tabela 4. Diferenças médias entre habitats (comparações *a posteriori*, par a par, dos resultados do delineamento em blocos) quanto ao número de indivíduos capturados, riqueza e diversidade de Simpson das guildas de espécies de pequenos mamíferos, classificadas por seu habitat preferencial, em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. Habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio. p = proporção de 10,000 aleatorizações que tiveram um valor da diferença média igual ou mais extremo que o observado. * Resultados do critério de Holm para testes múltiplos com nível crítico $\alpha = 0,05$. Os níveis de significância observados em cada teste foram ordenados do maior para o menor sendo que os valores de significância observados devem ser menores do que o nível crítico dividido pelo número de testes realizados menos o número de testes restantes.

dividiado pelo número de testes realizados menos o número de testes restantes.

Guildas	Habitats	Diferença média	p	0,05/(m + i - 1)*	Significância
Espécies florestais					
Abundância	FL - MA	3,17	0,0021	0,0056	sim
	BO - MA	1,83	0,0085	0,0063	não
	FR - MA	2,92	0,0098	0,0071	não
	FL - BO	1,33	0,1519	0,0083	não
	MA - MR	1,25	0,1788	0,0100	não
	FL - MR	1,92	0,2031	0,0125	não
	FR - BO	1,08	0,2903	0,0167	não
	BO - MR	0,58	0,5720	0,0250	não
	FL - FR	0,25	0,9152	0,0500	não
Riqueza	FL - MA	2,17	0,0013	0,0056	sim
	BO - MA	1,42	0,0099	0,0063	não
	FR - MA	2,00	0,0132	0,0071	não
	FL - MR	1,50	0,0563	0,0083	não
	FL - BO	0,75	0,2627	0,0100	não
	BO - MR	0,75	0,3095	0,0125	não
	MA - MR	0,67	0,3317	0,0167	não
	FR - BO	0,58	0,5241	0,0250	não
	FL - FR	0,17	0,8912	0,0500	não
Diversidade de Simpson					
Simpson	FL - MA	0,39	0,0017	0,0056	sim
	BO - MA	0,26	0,0341	0,0063	não
	FL - MR	0,26	0,0711	0,0071	não
	FR - MA	0,30	0,0860	0,0083	não
	MA - MR	0,13	0,2553	0,0100	não
	FL - BO	0,13	0,2569	0,0125	não

Espécies generalistas		FL - FR	0,09	0,4170	0,0167	não
		BO - MR	0,13	0,4639	0,0250	não
		FR - BO	0,04	0,7783	0,0500	não
	Abundância	FR - MA	11,33	0,0035	0,0056	sim
		FR - BO	7,33	0,0056	0,0063	não
		FL - MA	5,33	0,0217	0,0071	não
		MA - MR	15,00	0,0219	0,0083	não
		BO - MR	11,00	0,0228	0,0100	não
		BO - MA	4,00	0,0419	0,0125	não
		FL - MR	9,67	0,0506	0,0167	não
FL - FR		6,00	0,0924	0,0250	não	
FL - BO		1,33	0,5210	0,0500	não	
Espécies de áreas abertas						
Abundância	BO - MA	2,00	0,0030	0,0056	sim	
	FL - MA	1,92	0,0168	0,0063	não	
	BO - MR	2,17	0,0276	0,0071	não	
	FL - MR	2,08	0,0853	0,0083	não	
	FR - BO	0,67	0,1103	0,0100	não	
	FL- FR	0,58	0,2316	0,0125	não	
	FR - MA	1,33	0,2928	0,0167	não	
	FL - BO	0,08	0,6498	0,0250	não	
	MA - MR	0,17	0,9302	0,0500	não	
Riqueza	BO - MA	0,75	0,0208	0,0056	não	
	FL- MA	0,75	0,0383	0,0063	não	
	BO - MR	0,92	0,0426	0,0071	não	
	FR - BO	0,42	0,0831	0,0083	não	
	FL- FR	0,42	0,1193	0,0100	não	
	FL - MR	0,92	0,1748	0,0125	não	
	FR - MA	0,33	0,4124	0,0167	não	
	MA - MR	0,17	0,7112	0,0250	não	
	FL - BO	0,00	0,7361	0,0500	não	

Tabela 5. Índice de similaridade de Bray-Curtis (IBC) para o número de indivíduos capturados de cada espécie, por guilda de espécies de pequenos mamíferos nos habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio, em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. As guildas representam grupos de espécies relacionadas quanto ao habitat preferencial: florestais; generalistas; de áreas abertas. IBC médio é o valor médio das aleatorizações de IBC. p = proporção de 10,000 aleatorizações que tiveram um valor de IBC igual ou mais extremo que o observado. * Resultados do critério de Holm para testes múltiplos com nível crítico $\alpha = 0,05$. Os níveis de significância observados em cada teste foram ordenados do maior para o menor sendo que os valores de significância observados devem ser menores do que o nível crítico dividido pelo número de testes realizados menos o número de testes restantes.

Guildas	Habitats	IBC	IBC médio	p	$0,05/(m + i - 1)^*$	Significância
Espécies florestais						
	FL - MA	0,27	0,57	0,0007	0,0050	sim
	FR - BO	0,72	0,45	0,0067	0,0056	não
	MA - BO	0,33	0,57	0,0071	0,0063	não
	FR - MA	0,21	0,44	0,0178	0,0071	não
	FR - FL	0,55	0,44	0,1986	0,0083	não
	MR - MA	0,56	0,46	0,2178	0,0100	não
	BO - FL	0,62	0,57	0,3325	0,0125	não
	MR - FR	0,50	0,43	0,3517	0,0167	não
	MR - BO	0,50	0,46	0,3985	0,0250	não
	MR - FL	0,39	0,46	0,7358	0,0500	não
Espécies generalistas						
	FR - BO	0,93	0,69	0,0010	0,0050	sim
	BO - FL	0,90	0,56	0,0009	0,0056	sim
	FR - FL	0,85	0,56	0,0073	0,0063	não
	MR - FR	0,80	0,55	0,0233	0,0071	não
	MR - BO	0,77	0,55	0,0397	0,0083	não
	MR - FL	0,70	0,59	0,2160	0,0100	não
	MR - MA	0,57	0,55	0,4839	0,0125	não
	FL - MA	0,49	0,57	0,7491	0,0167	não
	MA - BO	0,54	0,69	0,9389	0,0250	não
	FR - MA	0,54	0,69	0,9432	0,0500	não
Espécies de áreas abertas						
	FR - FL	1,00	0,42	0,0002	0,0050	sim
	FR - BO	0,77	0,42	0,0316	0,0056	não
	MR - FR	0,61	0,42	0,1838	0,0063	não
	MR - FL	0,61	0,47	0,2210	0,0071	não
	MR - BO	0,55	0,47	0,3297	0,0083	não
	MR - MA	0,39	0,47	0,6900	0,0100	não
	FR - MA	0,32	0,42	0,6903	0,0125	não
	BO - FL	0,77	0,56	0,8610	0,0167	não

MA - BO	0,33	0,56	0,9408	0,0250	não
FL - MA	0,32	0,56	0,9471	0,0500	não

Discussão

Respostas da comunidade de pequenos mamíferos

Nossos resultados mostraram que a comunidade de pequenos mamíferos utilizou diferentemente os habitats da paisagem. Tanto os fragmentos como a matriz antrópica não possuem habitats homogêneos quanto à vegetação. Pelo contrário, podemos observar nos fragmentos e na matriz, habitats diferenciados e distribuídos ao longo de um contínuo, baseados na fisionomia geral da vegetação e na presença de outros elementos como o rio (hipótese da paisagem contínua - McGarigal e Cushman 2005; Fischer e Lindenmayer 2006). Esta diferenciação de habitats permitiu identificar padrões de uso de habitat por pequenos mamíferos diferentes do tradicional modelo de fragmentação (Haila 2002) baseado na teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson 1967) no qual os fragmentos florestais são considerados como ilhas dentro de uma matriz não habitável. Neste estudo, nós observamos que habitats de floresta e de matriz não se separam somente em dois grupos de habitat e não-habitat, mas que existe somente um habitat extremo na matriz, a matriz de pasto sem rio, que é muito diferente do habitat floresta com rio, sendo os demais equivalentes quanto ao uso pela comunidade de pequenos mamíferos. Habitats abertos e extremamente alterados como a matriz de pasto sem rio atuam como barreiras seletivas e, portanto, não são utilizadas (deslocamento e/ou reprodução) pela maioria das espécies. Este padrão também foi observado em Floresta Atlântica para pequenos mamíferos (Stevens e Husband 1998; Olifiers et al. 2005; Lira et al. 2007; Umetsu e Pardini 2007; Umetsu et al. 2008) e na Floresta Amazônica para diferentes grupos taxonômicos (Offerman et al. 1995; Gascon et al. 1999) nos quais o

fragmento, interior e borda, são mais freqüentemente utilizados do que a matriz de pasto sem rio. O uso da terra em pequenas propriedades rurais, como no local de estudo, na forma de pastagens para a criação de gado, impediu o uso deste habitat pela maioria das espécies da comunidade de pequenos mamíferos.

Nossos resultados mostraram também que existe uma alta similaridade na composição da comunidade de pequenos mamíferos na matriz com rio e nos habitats florestais (borda, floresta sem rio e floresta com rio). Esta alta similaridade deve-se em parte à alta abundância de *Calomys tener* (espécie que utiliza preferencialmente áreas abertas) somente na matriz sem rio, diferenciando este habitat em particular. Além disso, a maioria das espécies utilizou tanto os habitats florestais como a matriz com rio, sugerindo que a matriz com rio é um habitat natural que sofreu alterações antrópicas em níveis inferiores a matriz sem rio. Em matrizes antrópicas, como no local de estudo, nas quais existem diferentes tipos de habitats como a matriz sem rio e a matriz com rio, diferenças na estrutura e cobertura da vegetação podem resultar em um gradiente de permeabilidade para pequenos mamíferos. Este gradiente pode variar de uma matriz permeável (alta capacidade de facilitar fluxos biológicos) e similar aos habitats florestais podendo facilitar o deslocamento e a reprodução das espécies, a uma matriz impermeável (baixa capacidade de facilitar fluxos biológicos – Metzger 2003) e com relativamente baixa estrutura florestal oferecendo potencialmente maiores riscos de mortalidade através da predação e falta de recursos alimentares (Miller e Russell 2004; Russell et al. 2007). Neste estudo a matriz com rio é um habitat permeável a comunidade de pequenos mamíferos, pois assemelha-se aos habitats florestais quanto a abundância, riqueza, diversidade e composição de pequenos mamíferos. Entretanto, isto não significa que os fragmentos florestais possam ser substituídos por matrizes ripárias. Assim como faixas de vegetação

ripárias de 30 m de largura, em cada margem do rio, previstas pela legislação ambiental, não podem ser substituídas por faixas de 2 - 3 m de largura como as encontradas no local de estudo. A estreita faixa de vegetação ripária presente neste estudo propiciou a utilização de pequenos mamíferos de um tipo diferenciado de matriz, a matriz com rio, sendo que esta utilização deve-se possivelmente a proximidade e ligação aos fragmentos florestais. A presença de pequenos mamíferos na matriz com rio foi possivelmente temporária. A função de corredores de fauna e a permanência das espécies na matriz com rio não foram objetos deste estudo e ainda precisam ser avaliadas.

Respostas das guildas de espécies quanto ao habitat preferencial

Nós encontramos respostas diferenciadas na abundância, riqueza, diversidade e composição de espécies entre as três guildas de espécies nos habitats avaliados. Entretanto, o padrão geral observado segue o esperado: menor tolerância da guilda de espécies florestais ao habitat mais alterado, a matriz de pasto sem rio. O número de indivíduos capturados de espécies florestais e generalistas na matriz sem rio foi menor. Há possivelmente uma redução populacional de espécies de ambas as guildas devido aos efeitos negativos da matriz sem rio, sendo este, portanto, um habitat inóspito para estas espécies. O menor número de indivíduos de espécies florestais capturados na matriz sem rio corrobora estudos anteriores, nos quais espécies especialistas de habitat florestal ou espécies restritas a Floresta Atlântica possuem respostas predominantemente negativas a modificação do habitat natural (Feliciano et al. 2002; Mabry et al. 2003; Umetsu e Pardini 2007; Naxara 2008; Umetsu et al. 2008), sendo este grupo de espécies mais vulnerável a fragmentação e alteração de habitat (Gascon et al.

1999). Este padrão também foi observado em Floresta Atlântica para pteridófitas, anfíbios, lagartos, borboletas, aves e morcegos (Pardini et al. 2009).

Mesmo para a guilda de espécies generalistas, capazes de ocupar uma grande variedade de habitats, houve menos indivíduos capturados na matriz sem rio em relação aos outros habitats avaliados. Este resultado difere do padrão esperado e observado em estudos anteriores, nos quais as espécies não especialistas de habitat florestal ou não restritas a Floresta Atlântica possuem geralmente respostas positivas a modificação do habitat natural (Feliciano et al. 2002; Mabry et al. 2003; Umetsu e Pardini 2007; Naxara 2008; Umetsu et al. 2008). Nossos resultados sugerem que até mesmo a guilda de espécies generalistas de habitat possuem respostas negativas a matriz sem rio sendo este habitat raramente utilizado, extremo e inóspito para estas espécies.

Contrariamente à guilda de espécies florestais e generalistas de habitat, a guilda de espécies de áreas abertas apresentou maior abundância no habitat mais alterado, a matriz sem rio. Este padrão geral segue o esperado, uma vez que espécies de áreas abertas são oriundas de contribuições demográficas de imigrantes originados de outras áreas abertas próximas (Brown e Kodric-Brown 1977). Embora a matriz de pasto sem rio possua algumas espécies características de áreas abertas a diversidade de espécies observada não é comparada a diversidade esperada para áreas abertas naturais (Vieira 1999; Lacher e Alho 2001). Este padrão mostra que a matriz antrópica de pasto sem rio não sustenta espécies florestais, espécies generalistas nem mesmo uma comunidade característica de áreas abertas. Portanto, nós sugerimos que a transformação da vegetação florestal nativa em matrizes de pasto sem rio torna este habitat possivelmente impermeável e/ou não permite a permanência tanto de espécies florestais como de espécies generalistas de habitat, sendo a guilda de espécies

florestais a mais afetada pela perda e alteração de habitat devido aos seus requerimentos ecológicos específicos e ao seu comportamento inibidor de forragear em ambientes abertos (Wegner e Merriam 1979; Heske 1995; Olifiers 2002; Fischer e Lindenmayer 2006).

Além disso, nos fragmentos estudados, não capturamos espécies de roedores florestais como *Delomys sublineatus* e *Euryoryzomys russatus*, as quais estão entre as espécies mais comuns em áreas contínuas de Floresta Atlântica e que estão entre as mais vulneráveis à fragmentação e redução de habitat (Bonvicino et al. 2002; Vieira e Monteiro-Filho 2003; Pardini et al. 2005; Umetsu e Pardini 2007; Püttker et al. 2008). A riqueza de pequenos mamíferos florestais nos fragmentos estudados (tamanho: 12 – 127 ha), também foi menor ($S = 11$) do que em áreas contínuas de Floresta Atlântica (tamanho: 9,400 ha; $S = 13 - 14$; Pardini et al. [2005]; Naxara et al. [2009]). Tanto a ausência de espécies florestais que ocorrem na Floresta Atlântica como a menor riqueza na área de estudo, quando comparado com áreas contínuas de floresta, demonstra possivelmente a ocorrência de extinções estocásticas locais de pequenas populações causadas pela impermeabilidade da matriz, alteração e redução do habitat original, fato também observado para aves (Martensen et al. 2008), anfíbios (Rocha et al. 2008) e pequenos mamíferos (Viveiros de Castro e Fernandez 2004) na Floresta Atlântica.

A aplicação do modelo de paisagem contínua (continuum model)

Neste estudo mostramos que habitats da matriz podem variar quanto à utilização de pequenos mamíferos, sendo que alguns deles (e.g. matriz com rio) possuem comunidades equivalentes às de habitats florestais. Este resultado concorda com a perspectiva do modelo de paisagem contínua (*continuum model* – McGarigal e Cushman 2005; Fischer e Lindenmayer 2006) e difere do tradicional modelo de fragmentação (Haila 2002) baseado na

teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson 1967) no qual a matriz é considerada como um “oceano” de não-habitat. Além disso, a semelhança dos habitats de borda em relação aos habitats do interior da floresta também indica que a fauna que ainda resta nesta paisagem usa indiscriminadamente a maioria dos habitats, exceto os habitats extremos, representados pela matriz sem rio. Portanto a única grande distinção entre habitats ocorreu somente entre a matriz sem rio e os habitats restantes, o que indica que parte da matriz e os habitats florestais são igualmente favoráveis a comunidade original de pequenos mamíferos.

Além disso, o modelo de paisagem contínua prevê que espécies respondam diferentemente ao gradiente de habitats. Neste estudo guildas de espécies relacionadas a habitats responderam diferentemente ao gradiente de habitats da paisagem. Para as espécies florestais a impermeabilidade da matriz sem rio e a inexistência da matriz com rio possivelmente causará o isolamento das populações florestais, endocruzamentos e colapsos populacionais estocásticos. O mesmo padrão pode ser observado para a guilda de espécies generalistas, formada por espécies que possuem parte da sua distribuição na Floresta Atlântica. No entanto, devido a sua ampla distribuição geográfica e devido ao fato de serem espécies que ocorrem em vários tipos de habitat, embora sua abundância seja menor em matrizes de pasto sem rio, são negativamente menos afetadas em relação às espécies florestais na paisagem fragmentada. Já para a guilda de espécies de áreas abertas a presença da matriz sem rio é benéfica sendo a guilda com maiores chances de proliferação caso a matriz de pastagens aumente em extensão. Na área de estudo, a maioria dos fragmentos florestais está ligada à matriz com rio através de pequenas faixas de floresta e de cercas rurais que possuem árvores isoladas. De acordo com o modelo contínuo esta variação de habitats modificados e não totalmente destruídos, como a matriz com rio, pode desencadear processos regenerativos

naturais e uma nova matriz de pasto com atributos florestais pode ser desenvolvida. É possível também que a matriz com rio esteja sendo utilizada para trânsito e/ou sustente populações residentes de espécies florestais e generalistas de pequenos mamíferos (Maisonneuve e Rioux 2001; Naxara 2008). Como a vegetação ripária forma naturalmente faixas de vegetação florestal na paisagem e como são protegidas por lei, a simples observância desta lei poderia ter um elevado impacto sobre a conectividade na escala de paisagem. Portanto, a preservação da vegetação ripária, assim como a conservação de árvores isoladas em diferentes densidades ou dispostas em linha ao longo de cercas rurais pode ser uma das opções para aumentar a conectividade em áreas de pastagens tradicionais (Harvey et al. 2004; Naxara 2008; Uezu et al. 2008).

Conclusões

A paisagem estudada reflete o elevado grau de destruição ao qual a Floresta Atlântica está submetida. Fragmentos pequenos e isolados estão imersos em uma matriz antrópica heterogênea e variável quanto a sua permeabilidade. No local de estudo a vegetação dos fragmentos florestais está altamente alterada tornando os habitats floresta com rio, floresta sem rio e borda similares quanto à abundância, riqueza, diversidade e composição de espécies associadas a florestas. Além disso, os fragmentos florestais encontram-se imersos em uma matriz de pasto sem rio inóspita à guilda de espécies florestais e também à guilda de espécies generalistas. Não houve nem mesmo ocorrência de comunidades de pequenos mamíferos normalmente associadas às áreas abertas naturais, revelando o quão inóspita é a matriz de pasto sem rio. Em meio a este cenário de destruição, a matriz com rio torna-se um habitat permeável e essencial à sobrevivência das espécies nativas, sendo possivelmente um corredor

de fauna capaz de abrigar temporariamente as espécies de pequenos mamíferos. Embora a matriz com rio não possa substituir um habitat florestal. Pequenas modificações na estrutura da vegetação da matriz de pasto causadas pela presença de rios, assim como matrizes antrópicas com algum grau de estratificação vertical (e.g. monoculturas florestais nativas, sombreamento de plantações de cacau, vegetação em estágio intermediário de regeneração – Umetsu e Pardini 2007; Fonseca et al. 2009; Pardini et al. 2009) são elementos essenciais para o restabelecimento da conexão entre os fragmentos e para a conservação de pequenos mamíferos.

Referências Bibliográficas

- Aguirre GH (2008) Caracterização da vegetação arbustivo-arbórea de fragmentos de Floresta Ombrófila Densa Montana. Dissertação, Universidade Estadual de Campinas.
- Anderson J, Rowcliffe JM, Cowlishaw G (2007) Does the matrix matter? A forest primate in a complex agricultural landscape. *Biological Conservation* 135:212-222
- Animal Care and Use Committee (1998) Guidelines for the capture, handling and care of mammals as approved by the American Society of Mammalogists. *Journal of Mammalogy* 79:1416-1431
- Antongiovanni M, Metzger JP (2005) Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 122:441-451
- Becker CG (2007) Desconexão de habitat e o declínio global dos anfíbios. Dissertação, Universidade Estadual de Campinas

- Bonvicino CR, Lindbergh SM, Maroja LS (2002) Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic Forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Brazilian Journal of Biology* 62:764-774
- Bonvivino CR, Oliveira JA, D'Andrea PS (2008) Guia dos roedores do Brasil, com chave para gêneros baseados em caracteres externos. Centro Pan-Americano de Febre Aftosa OPAS/OMS, Rio de Janeiro
- Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology* 58:445-449
- Brown KS, Brown GG (1992) Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In: Whitmore TC, Sayer JA (eds) *Tropical Deforestation and Species Extinction*. Chapman & Hall, London, pp 119-142
- Cabral DC, Ficzon JT (2004) Padrões sócio-culturais de desflorestamento e suas implicações para a fragmentação florestal: estudo de caso na bacia do Rio Macau, RJ. *Scientia Forestalis* 66:13-24
- Cáceres NC (2002) Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum, *Didelphis albiventris*, in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37:97-104
- Carvalho FMV, Fernandez FAS, Nessimian JL (2005) Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mammalian Biology* 70:366-375
- Costa LP, Leite YLR, Mendes SL, Ditchfiels AD (2005) Mammal conservation in Brazil. *Conservation Biology* 19:672-679

- Emmons LH, Feer F (1997) Neotropical rainforest mammals: a Field Guide. 2nd edn. University of Chicago Press, Chicago
- FAO - Food and Agriculture Organization (2005) State of the world's forests. Forestry Department/FAO, Roma
- Feliciano BR, Fernandez FAS, Freitas D, Figueiredo MSL (2002) Population dynamics of small rodents in grassland between fragments of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Mammalian Biology* 67:304-314
- Fernández-Juricic, E (2002) Can human disturbance promote nested ness? A case study with breeding birds in urban habitat fragments. *Oecologia* 131:269-278.
- Fischer J, Lindenmayer DB (2006) Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112:473-480
- Fonseca CR, Ganade G, Baldissera R, Becker CG, Boelter CR, Brescovit AD, Campos LM, Fleck T, Fonseca VS, Hartz SM, Joner F, Kaffer MI, Leal-Zanchet AM, Marcelli MP, Mesquita AS, Mondin CA, Paz CP, Petry MV, Piovensan FN, Putzke J, Stranz A, Vergara M, Vieira EM (2009) Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic forest. *Biological Conservation* 142:1209-1219
- Forero-Medina GA, Vieira MV (2009) Perception of a fragmented landscape by Neotropical marsupials: effects of body mass and environmental variables. *Journal of Tropical Ecology* 25:53-62
- Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard RO, Malcom JR, Stouffer PC, Vasconcelos HL, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M, Borges S (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229

- Gauch HGJr (1982) Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press, Cambridge
- Gentile R, Fernandez FAS (1999) A field comparison of two capture-mark-recapture estimators of small mammal populations. *Revista Brasileira de Zoologia* 16:1109-1114
- Gomes NF (1991) Revisão sistemática do gênero *Monodelphis* (Didelphidae: Marsupialia). Dissertação, Universidade de São Paulo
- Haila Y (2002) A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12: 321-334
- Halliday TR (1996) Amphibians. In: Sutherland WJ (ed) *Ecological Census Techniques: a handbook*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 205-216
- Hammer Y, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Eletrônica* 4:1-9
- Hansbauer MM, Storch I, Knauer F, Pilz S, Kuchenhoff H, Végvári Z, Pimentel RG, Metzger JP (2009) Landscape perception by forest understory birds in the Atlantic Rainforest: black-and-white versus shades of grey. *Landscape Ecology*, in press (on line first).
- Harvey CA, Tucker NIJ, Estrada A (2004) Live fences, isolated trees, and windbreaks? Tools for conserving biodiversity in fragmented tropical landscape. In: Schorth G, Fonseca G, Harvey C, Claude G, Vasconcelos H, Izac AN (eds) *Agroforestry and biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington, pp 261-289
- Hershkovitz P (1998) Report on some sigmodontinae rodents collected in southeastern Brazil with descriptions of a new genus and six new species. *Bonnner Zoologische Beiträge* 47:193-256

- Heske EJ (1995) Mammalian abundances on forest-farm edges versus forest interiors in southern Illinois: is there an edge effect? *Journal of Mammalogy* 76:562-568
- Holm S (1979) A simple sequential rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6:65-70
- Janos DP, Sahley CT, Emmons LH (1995) Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in amazonian Peru. *Ecology* 76:1852-1858
- Krebs C J (1999) *Ecological methodology*. Harper and How, New York
- Kupfer JA, Malanson GP, Franklin SB (2006) Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on the forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15:8-20
- Lacher TEJr, Alho CJR (2001) Terrestrial small mammal richness and habitat associations in an Amazon Forest-Cerrado contact zone. *Biotropica* 33:171-181
- Lira PK, Fernandez FAS, Carlos HSA, Curzio PL (2007) Use of fragmented landscape by three species of opossum in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23:427-435
- Lovejoy TE, Bierregaard ROJr, Rylands AB, Malcom JR, Quintela CE, Harper LH, Brown KSJr, Powell AH, Powell GVN, Schubart HOR, Hays MB (1986) Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soulé ME (ed) *Conservation Biology The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, pp 257-285

- Mabry KE, Dreelin EA, Barrett GW (2003) Influence of landscape elements on population densities and habitat use of three small-mammal species. *Journal of Mammalogy* 84:20-25
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton
- McGarigal K, Cushman SA (2005) The gradient concept of landscape structure. In: Wiens JA, Moss MR (eds) *Issues and perspectives in landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 112-119
- Maisonneuve C, Rioux S (2001) Importance of riparian habitats for small mammal and herpetofaunal communities in agricultural landscape of southern Québec. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83:165-175
- Manly BFJ (2000) *Statistics for environment science and management*. West Inc., Cheyenne
- Manning AD, Lindenmayer DB, Nix HA (2004) Continua and umwelt: Novel perspectives on viewing landscapes. *Oikos* 104:621-628
- Maron M, Lill A (2005) The influence of livestock grazing and weed invasion on habitat use by birds in grassy woodland remnants. *Biological Conservation* 124:439-450
- Martensen AC, Pimentel RG, Metzger JP (2008) Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation* 141:2184-2192
- Metzger JP (2003) Estrutura da paisagem: o uso adequado de métricas. In: Cullen LJr, Rudran R, Valladares-Padua C (eds) *Métodos de estudos em biologia da conservação & manejo da vida silvestre*. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, pp 423-453

- Miller MS, Russell RE (2004) Sharp edges, matrix permeability, and individual behaviour: considerations for improving estimates of landscape connectivity. In: Swihart RK, Moore JE (eds) *Conserving biodiversity in agricultural landscapes: model-based planning tools for systems with sharp edges*. Purdue University Press, West Lafayette, pp 103-121
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32:786-792
- Naxara LRC (2008) Importância dos corredores ripários para a fauna – pequenos mamíferos em manchas de floresta, matriz do entorno e elementos lineares em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica. Dissertação, Universidade de São Paulo
- Naxara L, Pinotti BT, Pardini R (2009) Seasonal microhabitat selection by terrestrial rodents in an old-growth Atlantic forest. *Journal of Mammalogy* 90:404-415
- Newmark WD (1987) A land-bridge island perspective on mammalian extinctions in Western North American parks. *Nature* 325:430-432
- Offerman HL, Dale VH, Pearson SM, Bierregaard ROJr, Neill RV (1995) Effects of forest fragmentation on neotropical fauna: current research and data availability. *Environmental Review* 3:191-211
- Olifiers N (2002) Fragmentação, habitat e as comunidades de pequenos mamíferos da Bacia do Rio Macau, RJ. Dissertação, Universidade Federal de Minas Gerais
- Olifiers N, Gentile R, Fizon JT (2005) Relation between small-mammal species composition and anthropic variables in the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Biology* 65:495-501

- Oliveira JA, Bonvicino C (2006) Ordem Rodentia. In: Reis N, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (eds) Mamíferos do Brasil. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, pp 347-424
- Pardini R (2004) Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 13:2567-2586
- Pardini R, Souza SM, Braga-Neto R, Metzger JP (2005) The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic Forest landscape. *Biological Conservation* 124:253-266
- Pardini R, Faria D, Accacio GM, Laps RR, Mariano E, Paciência PA, Dixo M, Baumgarten J (2009) The challenge of maintaining Atlantic Forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation* 142:1178-1190
- Püttker T, Pardini R, Meyer-Lucht Y, Sommer S (2008) Response of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. *BMC Ecology* 8:9
- Radambrasil – Ministério de Minas e Energia (1983) Projeto Radambrasil: Levantamento de Recursos Naturais. IBGE, Brasília
- Ricketts TH (2001) The matrix matters: effective isolation in fragments landscapes. *The American Naturalist* 158:87-99
- Rocha CFD, Hatano FH, Vrcibradic D, Van Sluys M (2008) Frog species richness, composition and β diversity in coastal Brazilian restinga habitats. *Brazilian Journal of Biology* 68:101-107

- Rodrigues RR, Lima RAF, Gandolfi S, Nave AG (2009) On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142:1242-1251
- Rossi RV, Bianconi GV, Pedro WA (2006) Ordem Didelphimorphia. In: Reis N, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (eds) *Mamíferos do Brasil*. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, pp 27-66
- Russell RE, Swihart RK, Craig BA (2007) The effects of matrix structure on movement decisions of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy* 88:573-579
- Sánchez-Cordero V, Martinez-Gallardo R (1998) Postdispersal fruit and seed removal by Forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in México. *Journal of Tropical Ecology* 14:139-151
- Schooley RL, Branch LC (2005) Limited perceptual range and anemotaxis in marsh rice rats *Oryzomys palustris*. *Acta Theriologica* 50:59-66
- SIGRH (2008) Sistema de Informações para o Gerenciamento de Recursos Hídricos do Estado de São Paulo. Disponível em <http://www.sigrh.sp.gov.br> (acessado em Março de 2008)
- Silva M, Hartling L, Opps SB (2005) Small mammals in agricultural landscapes of Prince Edward Island (Canada): effects of habitat characteristics at three different spatial scales. *Biological Conservation* 126:556-568
- Simon JL (1997) *Resampling: The New Statistics*, Resampling Stats Inc., Arlington
- Stevens SM, Husband TP (1998) The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 85:1-8

- Ter Braak CJF (1995) Ordination. In: Jogman RHG, Ter Braak CJF, Van Tongeren OFR (eds) Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge, pp 91-173
- Ter Braak CJF, Smilauer P (1998) Canoco: Reference manual and user's guide to Canoco for windows. Software for Canonical Community Ordination (version 5.1). Microcomputer Power Ithaca, New York.
- Uezu A, Beyer DD, Metzger JP (2008) Can agroforest woodlots work as stepping Stones for birds in the Atlantic Forest region? Biodiversity and Conservation 17:1907-1922
- Umetsu F, Pardini R (2007) Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats – evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. Landscape Ecology 22:517-530
- Umetsu F, Metzger JP, Pardini R (2008) Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. Ecography 31:359-370
- Valentin JL (2000) Ecologia Numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos. Interciência, Rio de Janeiro
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro
- Vieira EM (1999) Small mammal communities and fire in the Brazilian Cerrado. Journal of Zoology 249:75-81
- Vieira EM, Monteiro-Filho ELA (2003) Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain Forest of south-eastern Brazil. Journal of Tropical Ecology 19:501-507

- Vieira MF, Carvalho-Okano RM, Sazima M (1991) The common opossum (*Didelphis marsupialis*), as a pollinator of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). *Ciência e Cultura* 43:390-393
- Viveiros de Castro EB, Fernandez FAS (2004) Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 119:73-80
- Voss RS; Lunde DP; Jansa SA (2005) On the contents of *Gracilinanus* Gradner and Creighton, 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small Didelphid marsupials. *The American Museum of Natural History* 3482:1-34
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey
- Zolner PA, Lima SL (1999) Illumination and the perception of remote habitat patches by white-footed mice. *Animal Behaviour* 58:489-500
- Wegner JF, Merriam G (1979) Movements by birds and small mammals between a wood and adjoining farmland habitats. *The Journal of Applied Ecology* 16:349-357
- Wright SJ, Gomper ME, Deleon B (1994) Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71:279-294

Capítulo II

Modelando padrões de utilização de micro-habitats por pequenos mamíferos em uma paisagem fragmentada de Floresta Atlântica, Brasil

Resumo

O grau com que a fragmentação de habitats afeta a ocorrência de grupos de espécies de pequenos mamíferos que utilizam habitats específicos (guilda de espécies florestais, guildas de espécies de área abertas ou guildas de espécies generalistas) pode variar de acordo com a escala espacial. Nossos objetivos foram investigar se (1) existem diferenças estruturais no micro-habitat de pequenos mamíferos dentro de uma escala local e se (2) a riqueza e abundância de guildas de espécies relacionadas ao macro-habitat são influenciadas pela estrutura da vegetação em escala de micro-habitat em uma paisagem extremamente alterada na Floresta Atlântica Brasileira. Nós avaliamos seis sítios de amostragem com cinco habitats: matriz com rio, matriz sem rio, borda de floresta, floresta sem rio e floresta com rio. Nós avaliamos a variação na complexidade da estrutura da vegetação através de uma análise de coordenadas principais (PCO) e testamos se a riqueza e abundância de pequenos mamíferos são influenciadas pela estrutura da vegetação utilizando o critério de *Deviance* para diferentes modelos. Nós observamos diferenças estruturais no micro-habitat dentro de uma escala local de apenas 500 metros. A riqueza e abundância das guildas de espécies associadas à macro-habitats são em geral influenciadas pela estrutura da vegetação em escala de micro-habitats e revelam um alto grau de especificidade de micro e macro-habitat. Esta especificidade mostra que, mesmo em paisagens altamente fragmentadas e alteradas, não ocorre à invasão das áreas florestais pela guilda de espécies de áreas abertas e que guildas de espécies florestais são incapazes de utilizar micro-habitats extremamente modificados. A presença de rios na matriz de pasto propiciou um aumento na complexidade da vegetação capaz de atenuar a hostilidade da matriz para as espécies generalistas de habitat. Mesmo que em elevado grau de descaracterização, a manutenção da estratificação vertical florestal dentro dos fragmentos e na matriz adjacente é essencial para a manutenção da fauna original de pequenos mamíferos.

Palavras-chave: guilda de espécies, gradiente ambiental, escalas espaciais, complexidade da vegetação, presença de rios

Introdução

A ocupação humana da Floresta Atlântica causou não só a perda e fragmentação dos habitats naturais (Fahrig 2003), mas também a sua alteração, gerando ciclos de distúrbios e regeneração (Chazdon 2003). De fato, todas as florestas tropicais têm experimentado pelo menos algum grau de distúrbio antrópico fazendo com que todas estejam atualmente em diversos estágios de regeneração (Clark 1996; Wright 2005). Os fragmentos de Floresta Atlântica que ainda restam atualmente são, em sua maioria, pequenos (83% são < 50 ha - Ribeiro et al. 2009) e estão submetidos a diferentes estágios de alteração e regeneração causados principalmente pelo corte seletivo de madeira, pisoteio do gado, fogo e caça (Olifiers et al. 2005). Estas alterações ambientais ocorrem em diversas escalas tanto espaciais quanto temporais e afetam diretamente a distribuição da biota na paisagem.

Nas paisagens ocupadas por pequenas propriedades rurais, como as encontradas na Mata Atlântica, os fragmentos florestais e a matriz do entorno são expostos a diversos tipos de alterações da estrutura da vegetação, em função da intensa ação humana, direta ou indireta (Peres e Michalski 2006). Estes processos de alterações e regenerações contínuas da paisagem criam diferentes estágios sucessionais da vegetação, que vão desde capoeiras que crescem em pastagens até interiores de florestas em graus mais avançados de regeneração, passando por bordas, que possuem condições intermediárias (Silveira 2008). Estes processos dinâmicos da paisagem formam gradientes ambientais de complexidade da vegetação (*sensu* August 1983) que podem ou não sustentar a fauna original.

A fauna possui tolerâncias e preferências distintas quanto a aspectos do habitat (escala maior) e do micro-habitat (escala menor) que mudam ao longo deste gradiente. Este padrão já foi observado em mamíferos (Medellin e Equihua 1998; Gascon et al. 1999; Bellows et al.

2001; Umetsu e Pardini 2007; Püttker et al. 2008), répteis e anfíbios (Fischer et al. 2005; Urbina-Cardona et al. 2006) e aves (Saab 1999; Antogiovanni e Metzger 2005). Diferenças na capacidade de dispersão (Ferrero-Medina e Vieira 2007), padrões de forrageamento (Steffan-Dewenter et al. 2002) e tamanho de áreas de vida (Bowman et al. 2002) entre outros, determinam a escala com que as espécies animais respondem as modificações da estrutura da paisagem. Pequenos mamíferos possuem ciclos de vida curtos, são abundantes e fáceis de capturar, possuem pequenas áreas de vida (variando de 1 a 0,5 ha para maioria das espécies de Floresta Atlântica – Bergallo e Magnusson 2004) e baixa capacidade de dispersão, em comparação com mamíferos de maior porte (Bowman et al. 2002), além de serem bons indicadores de distúrbio de habitat (Wijesinghe e Brooke 2005; Lambert et al. 2006; Umetsu e Pardini 2007). Estas características fazem dos pequenos mamíferos um grupo potencialmente adequado para o estudo e modelagem de padrões de utilização de micro-habitat. Além disso, utilizam alguns micro-habitats mais freqüentemente do que outros, sendo este tópico muito analisado para pequenos mamíferos e há abundante evidência de que as espécies percebem diferenças de micro-habitat e respondem a elas (Múrua e González 1982; Dueser e Porter 1986; Simonetti 1989; Tomblin e Adler 1998; Dalmagro e Vieira 2005; Püttker et al. 2008; Naxara et al. 2009). Pequenos mamíferos também é um grupo heterogêneo quanto às respostas a variação na estrutura da vegetação. É possível identificar espécies especialistas de ambientes florestais, que preferem micro-habitats com maior estrutura florestal (altura, estratificação e densidade da vegetação) e espécies não-especialistas de ambientes florestais, que utilizam áreas de vegetação em estágios sucessionais iniciais (Wijesinghe e Brooke 2005; Püttker et al. 2008).

Entre os pequenos mamíferos, há guildas de espécies que são facilmente identificáveis quanto ao uso de habitat (escala maior). Pode-se classificar esses animais em (Emmons e Feer 1997; Oliveira e Bonvicino 2006; Rossi et al. 2006; Bonvicino et al. 2008): espécies que utilizam preferencialmente ambientes florestais; espécies que utilizam preferencialmente ambientes abertos; e espécies que utilizam ambos os ambientes. Entretanto, devido ao elevado grau de modificação antrópica dos habitats naturais, em paisagens fragmentadas e extremamente alteradas, guildas de espécies que utilizam diferentes habitats podem não ser influenciadas pela variação na estrutura da vegetação em escala de micro-habitat. O elevado grau de descaracterização da vegetação pode tornar os diferentes habitats da paisagem parcialmente homogêneos quanto à presença de micro-habitats, fazendo com que as espécies não respondam mais a diferenças de micro-habitat, mas sejam influenciadas somente por escalas espaciais maiores (regionais ou biogeográficas).

Neste contexto, diante de um cenário de intensa destruição e de descaracterização da Floresta Atlântica, em um gradiente de complexidade estrutural da vegetação em uma escala de aproximadamente 500 m, nós nos propomos a analisar os padrões de utilização de micro-habitats pelos pequenos mamíferos. Mais especificamente, nós nos propomos a responder as seguintes questões: 1- Existem diferenças estruturais importantes que compõem o micro-habitat de pequenos mamíferos em um gradiente de complexidade da vegetação, numa escala de 500 m, em uma paisagem extremamente fragmentada? 2- Guildas de espécies relacionadas ao habitat (escala maior) são influenciadas pela estrutura da vegetação em escala de micro-habitat (escala menor)?

Metodologia

Área de estudo

Realizamos o estudo em uma paisagem intensamente fragmentada de Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Densa Montana) na região sudeste do Brasil, município de São Luiz do Paraitinga, SP. Essa área encontra-se no domínio do bioma Mata Atlântica (Veloso et al. 1991), sendo uma das áreas mais alteradas do Brasil pela agricultura, fazendas de criação de animais e urbanização (Morellato e Haddad 2000). Esse município está localizado no Vale do Paraíba, entre a Serra do Mar e a Serra da Mantiqueira (23° 13' S e 45° 20' W).

A cobertura vegetal original da área de estudo sofreu intenso processo de fragmentação e, desde 1930 é dominada por uma matriz de pastos (atualmente 59,80% da cobertura), que ocupa as áreas mais acessíveis e mais produtivas da paisagem. Os fragmentos florestais, que cobrem apenas 11,80% da paisagem, são pequenos (variando entre 10 e 240 ha). As outras classes de cobertura mais comuns da paisagem são as capoeiras (21,40%, formadas por vegetação herbácea e arbustiva baixa), eucaliptais (3,70%) e áreas urbanas (3,30%). A paisagem escolhida para estudo possui 24,376 ha com altitudes variando de 756 a 1,080 m, apresentando 69 fragmentos florestais. Os fragmentos estão localizados nas partes mais altas do relevo (altitude média dos fragmentos: 843,54 m \pm 7,95 SE, N = 100; altitude média dos pastos 815,81 m \pm 7,74 SE, N = 100 – Becker 2007). A precipitação média anual é de 1,277 mm com uma estação chuvosa iniciando em novembro e terminando em março, sendo a máxima de 209 mm em janeiro e a precipitação mínima é de 26 mm em agosto (SIGRH 2008). A temperatura média anual é de 20 °C com a menor média (12 °C) em julho e a mais alta média (27 °C) em fevereiro (Radambrasil 1983).

Desenho amostral

Para investigar a utilização de micro-habitat por pequenos mamíferos nós selecionamos seis sítios de amostragem, cada qual composto por um fragmento florestal e pela matriz de pasto do entorno. Esses fragmentos florestais eram pequenos e possuíam tamanhos similares (tamanho médio: 39,80 ha; mín: 12,53 ha e máx: 126,93 ha). A distância entre esses fragmentos variava entre 1 e 15 km. Os sítios de amostragem possuíam cinco habitats distintos que variavam na sua disponibilidade na paisagem de estudo. Em três sítios de amostragem cada fragmento possuía um rio no seu interior e não possuía rio na matriz do entorno. Nos três sítios de amostragem restantes os fragmentos florestais não possuíam rio no seu interior, no entanto, cada matriz de pasto do entorno possuía um rio. Nestes seis sítios de amostragem, nós amostramos os seguintes habitats, que formam um gradiente visual de complexidade da vegetação (Figura 1):

- Matriz de pasto sem rio (MA): vegetação rasteira, formada principalmente por gramíneas introduzidas como *Brachiaria* que formam uma cobertura contínua de vegetação com aproximadamente 15 cm de altura. Arbustos e árvores raros e esparsos.
- Matriz de pasto com rio (MR): matriz situada nas partes mais baixas do relevo. A vegetação é herbáceo-arbustiva, em geral adensada e com altura entre 0,5 e 2,5 m, formada por gramíneas forrageiras (*Brachiaria* spp.) e nativas (*Andropogon* spp., *Aristida longiseta*), ervas dicotiledôneas, arbustos e esparsas árvores que ocorrem somente ao longo dos rios em uma faixa estreita de aproximadamente 2 - 3 m de largura de cada lado do rio. Os rios da matriz são todos pequenos de segunda ordem localizados em pequenos vales com 0,45 – 2,50 m de largura e 15 – 50 cm de profundidade.
- Borda (BO): ecótono florestal localizado entre a floresta sem rio e a matriz de pasto sem rio adjacente, aqui definido como a faixa florestada de 5 - 8 m de largura nas margens dos fragmentos. Árvores espaçadas, em média com 12 m de altura, arbustos

raros e ervas dicotiledôneas abundantes. Os gêneros arbóreos comuns são *Croton* (Euphorbiaceae), *Piptadenia* (Leguminosae) e *Cupania* (Sapindaceae) (Aguirre 2008).

- Floresta com rio (FR): faixa de 10 m de largura no interior de fragmento da floresta cortada por um curso de água, de solo nitidamente úmido. Os rios da floresta eram todos pequenos de primeira ou segunda ordem com 0,45 – 2,00 m de largura e 10 – 50 cm de profundidade.
- Interior de florestas sem rio (FL): trechos de floresta no interior dos fragmentos, geralmente localizada nas partes mais altas dos fragmentos. Dossel com altura máxima de 19 m sendo os gêneros arbóreos mais comuns *Ocotea*, *Eugenia* e *Myrcia* (Myrtaceae) e arbustos do gênero *Miconia* (Melastomataceae), além de bambus *Parodiolyra micrantha* (Poaceae) (Aguirre 2008).

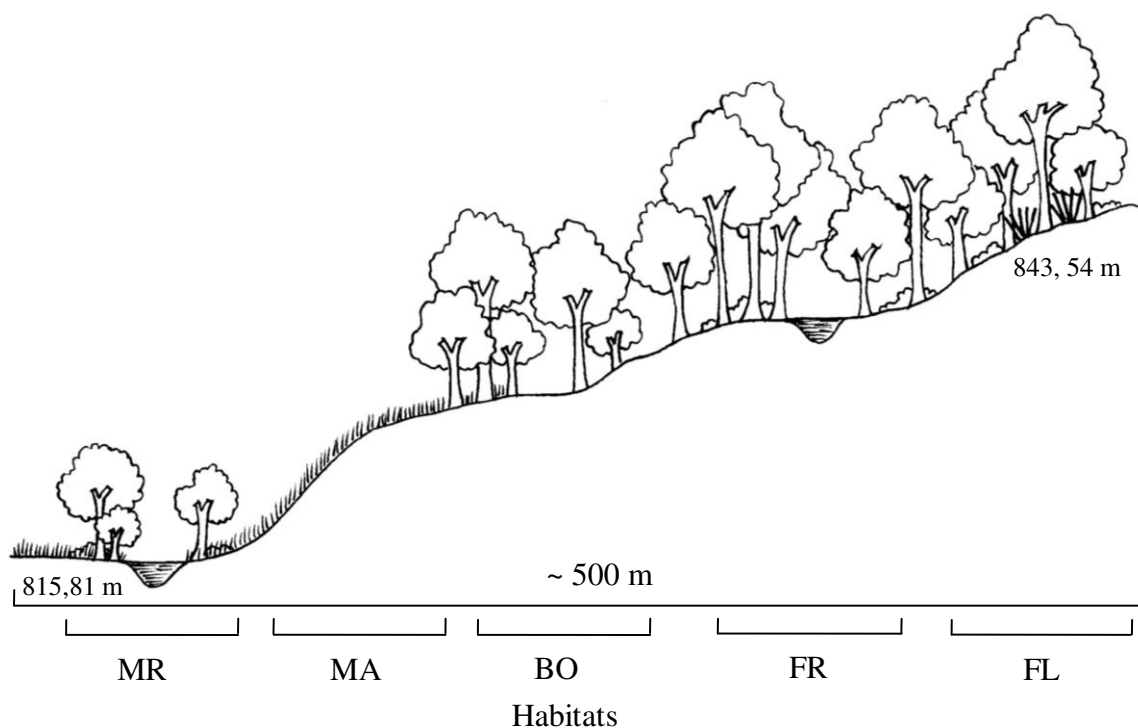


Figura 1. Estrutura e posição dos cinco habitats avaliados em um perfil topográfico típico no local de estudo. A disponibilidade dos habitats variou entre os seis sítios de amostragem. A depressão na matriz com rio (MR) e na floresta com rio (FR) representa a presença de pequeno rio permanente.

Captura de mamíferos

Nós amostramos os pequenos mamíferos utilizando armadilhas de intercepção e queda (Halliday 1996). Cada armadilha consistia em uma lona plástica com 45 m de comprimento e 0,60 m de altura esticada em linha reta, sustentada por estacas de madeira. A lona plástica atravessava quatro baldes plásticos de 60 l enterrados a cada 15 m. Todas as armadilhas na matriz foram isoladas com cerca de arame farpado de três fios com 1,70 m de altura para evitar acidentes com gado ou cavalos. O desenho amostral compreendeu duas armadilhas por habitat e oito armadilhas por sítio de amostragem, totalizando 48 armadilhas na área de estudo. As sessões de captura ocorreram de novembro de 2006 a fevereiro de 2007 e de novembro de 2007 a fevereiro de 2008, que correspondem à estação quente e chuvosa. A cada mês realizamos 10 dias consecutivos de captura totalizando 80 dias de captura. O método utilizado foi o de captura-marcação-e-recaptura (Gentile e Fernandez 1999). A forma de captura e manuseio das espécies esteve de acordo com as recomendações publicadas pela American Society of Mammalogists Animal Care and Use Committee (1998). A licença para captura e coleta dos exemplares foi emitida pelo IBAMA proc. 02027.002755/2004-16, N. 567/05; proc. 42831494, N. 12739-1. Para todos os indivíduos capturados registramos sua espécie, local da captura, sexo e peso. Os indivíduos foram marcados com anilhas de metal numeradas (nº 5, National Band Tag Co., Newport, KY, USA, Monel tags nbr. 001) e soltos no local de captura logo após seus dados terem sido registrados. Os 64 espécimes coletados e taxidermizados para testemunho foram depositados no Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas e no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Análise de micro-habitat

Nós medimos 12 variáveis de micro-habitat que poderiam potencialmente influenciar a distribuição espacial de pequenos mamíferos, relacionadas à altura, estratificação e densidade da vegetação, além de densidade de sítios para abrigo (Tabela 1). Todas as variáveis foram medidas uma única vez no período de Novembro 2007 a Fevereiro de 2008, em pontos centrados em dois baldes sorteados dos quatro de cada armadilha. Cada ponto definiu o centro de uma parcela de 10 x 10 m, dividida em 4 setores de 25 m² nos quais tomamos as medidas.

Tabela 1. Variáveis de micro-habitat medidas em cada um dos quatro setores das parcelas centradas nos baldes, em seis sítios de amostragem, na Mata Atlântica, em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. *d.a.p. = diâmetro a altura do peito.

Variáveis	Descrição das variáveis de micro-habitat
COPA	Porcentagem de cobertura de copa medida através de um densiômetro côncavo a 1,50 m de altura
ALTU	Altura da copa estimada com uma vara graduada em metros
NARV	Número de árvores com d.a.p.* $\geq 6,40$ cm
DAP	Diâmetro das árvores com d.a.p. $\geq 6,40$ cm
VEG5	Densidade da vegetação a 0,5 m de altura, estimadas horizontalmente, com um barbante graduado em uma escala de 1 a 5: 1 indica 20% do estrato específico é coberto por plantas e 5 indica 81 – 100% do estrato específico é coberto por plantas
VEG1	Densidade da vegetação a 1,00 m de altura
VEG2	Densidade da vegetação a 2,00 m de altura
FOLH	Profundidade de folhiço medida em cm, com uma vareta graduada (diâmetro de 0,50 cm)
SOLO	Porcentagem de solo coberto, estimativa da cobertura de plantas ≤ 20 cm de altura, medida com de um quadrado de 1m ² , subdividido em 100 quadrado de 10 cm ²
BAMB	Cobertura de bambu estimada em 4 quadrados de 2,50 m ² baseada em uma escala de 1 a 4: 1 representa 25 % de cobertura de bambu e 4 representa de 76 – 100%
ABPO	Número de potenciais abrigos (tocas no solo)
TRON	Número de galhos caídos com perímetro ≥ 20 cm

Nós consideramos a média aritmética das medidas obtidas nos oito quadrantes como o valor de cada variável para cada armadilha. Todas as variáveis expressas em porcentagem

foram transformadas para arcoseno (Zar 1999). Para as medidas número de potenciais abrigos e número de galhos caídos nós consideramos a soma de oito medidas (dois baldes) como um valor da variável para cada armadilha.

Análise de dados

Comparação da estrutura da vegetação entre habitats

Para sintetizar as mudanças da estrutura da vegetação entre os habitats, reduzimos as 12 variáveis da vegetação em duas coordenadas principais, com uma análise de coordenadas principais (PCO). A PCO é uma generalização da Análise de Componentes Principais (PCA), na qual os autovalores são extraídos de uma matriz de similaridade, distâncias ou correlações qualquer (Manly 1994; Jogman et al. 1995). Como numa PCA, os eixos são combinações lineares das variáveis, e são ortogonais, o que permite interpretá-los como as principais tendências de variação nos dados. Usamos correlações de Spearman, pois as relações entre as variáveis não eram lineares. As unidades amostrais utilizadas nas análises foram as armadilhas.

O primeiro eixo da PCO foi suficiente para captar o gradiente de complexidade (ver resultados). Para testar a diferença no escore médio dos habitats neste eixo usamos uma análise de comparação de médias com blocos (Simon 1997), pois os sítios de amostragem não são independentes, mas estão agregados nas seis áreas amostrais. Como o delineamento não é balanceado e as variáveis não cumpriam as premissas dos testes paramétricos, usamos um teste de permutação (Manly 2000), com o seguinte algoritmo: (1) Calculamos a média geral dos escores de todos os habitats (soma de todos os escores/número total de armadilhas); (2) calculamos o desvio absoluto da média de cada habitat em relação à média

geral; (3) somamos todos os desvios absolutos dos cinco habitats avaliados, que expressa a diferença entre habitats, sendo esta a estatística de interesse; (4) para criar uma distribuição da estatística de interesse sob a hipótese nula de ausência de diferença entre habitats, os valores de cada armadilha foram permutados ao acaso, dentro de cada bloco. Estas aleatorizações foram repetidas 10,000 vezes; (5) a significância da estatística de interesse foi estimada pela proporção de aleatorizações que tiveram um valor igual ou superior ao observado.

Nos casos em que o valor das somas dos desvios foi significativo, investigamos as diferenças par a par, com testes de permutação que têm a mesma lógica das comparações *a posteriori* em análises paramétricas (Zar 1999). Para isto, repetimos os mesmos procedimentos acima, mas com uma permutação separada para cada par de habitats. A comparação entre floresta e matriz com rio (FR e MR) não pôde ser realizada, pois nenhum dos blocos tinha estes dois habitats. Como se tratam de testes múltiplos, o nível de significância foi corrigido pelo ajuste de Holm (1979). As análises foram realizadas no programa Resampling Stats ® (Simon 1997).

Diferenças nas abundâncias e riquezas de pequenos mamíferos em relação à estrutura da vegetação

Para investigarmos se a dependência de ambientes florestais das espécies de pequenos mamíferos afeta sua abundância e riqueza ao longo do gradiente de complexidade da vegetação nós classificamos as espécies de pequenos mamíferos em três guildas quanto ao habitat preferencial, com os dados disponíveis na literatura (Gomes 1991; Emmons e Feer 1997; Hershkovitz 1998; Voss et al. 2005; Oliveira e Bonvicino 2006; Rossi et al. 2006;

Bonvicino et al. 2008): 1) Florestais; 2) De áreas abertas; e 3) Generalistas – espécies que utilizam áreas florestadas e áreas abertas. Para avaliar o efeito da estrutura da vegetação sobre a riqueza e abundância de cada um destas guildas, utilizamos modelos lineares generalizados mistos (GLMM) uma extensão dos modelos de regressão tradicionais, para dados que não atendem a suas premissas, e.g., sem variância constante e/ou distribuição muito diferente da normal (Crawley 2007). Os GLMMs podem usar a distribuição Poisson para representar a variável resposta (Bolker 2008), o que é mais adequado para capturas de pequenos mamíferos, uma vez que são contagens com médias baixas nas quais a variância das capturas aumenta com a média. Neste estudo, modelamos o número de capturas e de espécies como variáveis Poisson, sob a premissa de que cada captura é um evento independente. Os GLMMs aqui usados incluem efeitos fixos (habitat) e efeitos aleatórios ou de tipo II (Bolker et al. 2008), que são as armadilhas em cada habitat e também cada sítio de amostragem. Com isto, é possível estimar os efeitos dos diferentes habitats sobre as variáveis-resposta, descontando as eventuais variações aleatórias entre armadilhas dentro de um mesmo habitat e de um mesmo bloco.

Após o ajuste dos modelos, nós utilizamos uma seleção de modelos baseada no critério do teste de *Deviance* (D), ou de razões de verossimilhança (*Likelihood ratio test* - LRT), que avalia se há ganho significativo de verossimilhança com o acréscimo de coeficientes ao modelo (Johnson e Omland 2004). A quantidade “*deviance*” equivale a duas vezes a log-verossimilhança negativa, e sua diferença aproxima-se de uma distribuição de qui-quadrado, cujos graus de liberdade são a diferença no número de parâmetros dos modelos comparados. Com isto, é possível testar se um modelo com menos graus de

liberdade (maior número de parâmetros) fornece um ganho significativo de ajuste, em relação a um modelo reduzido (com menor número de coeficientes) (Johnson e Omland 2004; Crawley 2007). Este teste é válido apenas para uma hierarquia de modelos, na qual os modelos mais simples são subconjuntos de efeitos dos modelos mais complexos (Posada e Crandall 2001; Johnson e Omland 2004). Os modelos são comparados nesta hierarquia, partindo do modelo menos saturado e testando-se seqüencialmente o acréscimo de cada parâmetro (Crawley 2007).

Utilizamos a seguinte hierarquia de modelos competidores: 1) Modelo constante: Este modelo prevê que não há efeito do gradiente de vegetação sobre as variáveis-resposta (número de capturas e riqueza). Neste modelo diferenças nas variáveis-resposta devem-se apenas à variância entre blocos e entre armadilhas. 2) Modelo monotônico: Este modelo acrescenta a variação ao acaso pelos blocos e armadilhas ao efeito fixo da estrutura da vegetação, permitindo uma resposta monotônica das variáveis-resposta às variáveis de vegetação. 3) Modelo unimodal: Este modelo acrescenta um termo quadrático ao efeito das variáveis de vegetação, o que permite que a resposta tenha um ponto máximo em algum dos componentes da estrutura da vegetação, e caia nos demais. Para os três modelos nós mantivemos a função de ligação log que é a recomendada para variáveis do tipo Poisson (Crawley 2007). As análises foram realizadas no programa R 2.8.0 (R Development Core Team 2008) e com o pacote lme4 (Bates et al. 2008).

Resultados

Capturamos 633 indivíduos pertencentes a 20 espécies de pequenos mamíferos. A guilda de espécies florestais apresentou maior número de espécies (11): *Brucepattersonius*

soricinus, *Monodelphis scalops*, *Juliomys pictipes*, *Gracilinanus microtarsus*, *Blarinomys breviceps*, *Monodelphis americana*, *Monodelphis macae*, *Thaptomys nigrita*, *Bibimys labiosus*, *Phyllomys nigrispinus*, *Caluromys philander*, totalizando 113 indivíduos. A guilda de espécies generalistas apresentou o segundo maior número de espécies (5): *Oligoryzomys nigripes*, *Akodon montensis*, *Oligoryzomys flavescens*, *Didelphis aurita*, *Monodelphis sorex*, totalizando 454 indivíduos. Já a guilda de espécies de áreas abertas foi a que apresentou o menor número de espécies (4): *Necromys lasiurus*, *Calomys tener*, *Cryptomys agricolai*, *Holochilus brasiliensis*, totalizando 66 indivíduos. O sucesso de captura total foi de 17 %. Para as análises consideramos somente a primeira captura dos indivíduos (recapturas < 3 %).

Variação da estrutura de micro-habitat

Os dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais (PC1 e PC2) responderam por 79,40 % da variância dos dados (eixo 1: 68,00 % e eixo 2: 11,40 %; Tabela 2). A correlação de cada variável da vegetação com o eixo PC1 (“pesos” das variáveis) permite interpretar este eixo como um fator de complexidade estrutural decorrente do aumento da densidade da vegetação nos habitats avaliados. A única variável com peso negativo neste eixo foi a cobertura de solo, pois houve um aumento na complexidade da estrutura da vegetação (e.g. densidade da vegetação a 2 m, profundidade de folhio, cobertura e altura de copa, número e diâmetro de árvores, entre outras), em oposição a um decréscimo da cobertura de solo (gramíneas) nos habitats florestados (Tabela 2). O eixo PC2 reflete pequenas diferenças na estrutura da vegetação entre os habitats florestais. Variáveis como: Cobertura de bambu, cobertura de solo e densidade de vegetação a 0,50 m, 1 m e 2 m estiveram correlacionadas com o habitat floresta sem rio, enquanto que as variáveis como números de troncos caídos,

cobertura e altura de copa, diâmetro e número de árvores estiveram correlacionadas com o habitat floresta com rio (Tabela 2; Figura 2).

Tabela 2. Correlações de cada variável (*Factor loadings*) com o eixo PC1 e PC2 na análise de Coordenadas Principais (PCO). Autovalores, variância explicada e variância cumulativa da Análise de Coordenadas Principais (PCO).

Variáveis de micro-habitat (abreviação)	PC1	PC2
Cobertura de copa (Copa)	0,30	-0,27
Altura de copa (Altu)	0,30	-0,22
Número de árvores (Narv)	0,30	-0,02
Densidade da vegetação 0,5 m (Veg5)	0,30	0,32
Densidade da vegetação 1 m (Veg1)	0,30	0,36
Densidade da vegetação 2 m (Veg2)	0,31	0,24
Profundidade de folhiço (Folh)	0,31	0,03
Cobertura de solo (Solo)	-0,28	0,35
Abrigos potenciais (Abpo)	0,30	0,05
Troncos caídos (Tron)	0,26	-0,43
Diâmetro das árvores a altura do peito (Dap)	0,26	-0,19
Cobertura de bambu (Bamb)	0,23	0,49
Autovalores	8,18	1,36
Variância explicada (%)	68,00	11,40
Variância cumulativa (%)	68,00	79,40

escores em média negativos, no entanto, mais altos do que a matriz sem rio (Figura 2). Os cinco habitats avaliados podem ser ordenados de forma crescente pela complexidade estrutural (média dos escores do PC1) em: MA (média: $-4,06 \pm 0,17$ SE) < MR (média: $-1,91 \pm 0,57$ SE) < BO (média: $1,30 \pm 0,29$ SE) \leq FR (média: $2,28 \pm 0,26$ SE) \leq FL (média: $2,58 \pm 0,14$ SE), sendo que não houve diferenças significativas entre os habitats borda e floresta com rio; floresta com rio e floresta sem rio (Tabela 3). Assim, o primeiro eixo da PCO mostra uma clara separação entre pastos na matriz sem rio, que tem estrutura muito simples, até o interior dos fragmentos, conforme se esperaria. Mais importante, os pontos de matriz próxima a rio e bordas de fragmentos estão em posição intermediária neste eixo, indicando que de fato a paisagem forma um contínuo de complexidade da vegetação e, portanto, de estrutura de micro-habitats para os pequenos mamíferos. Por esta razão, usamos os escores no primeiro eixo do PCO como uma medida de posição de cada ponto de amostragem ao longo deste contínuo.

Tabela 3. Diferenças médias dos escores do primeiro eixo (PC1) da Análise de Coordenadas Principais entre habitats (comparações *a posteriori*, par a par, dos resultados do delineamento em blocos) na análise da variação de micro-habitats em seis sítios de amostragens em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. Habitats: MA: matriz sem rio; MR: matriz com rio; BO: borda de floresta; FR: floresta com rio; FL: floresta sem rio. p = a proporção de 10,000 randomizações que tiveram um valor da diferença média igual ou mais extremo que o observado. * Resultados do critério de Holm para testes múltiplos com nível crítico $\alpha = 0,05$. Os níveis de significância observados em cada teste foram ordenados do maior para o menor sendo que os valores de significância observados devem ser menores do que o nível crítico dividido pelo número de testes realizados menos o número de testes restantes.

Habitats	Diferença média	p	$0,05/(m + i - 1)^*$	Significância
FL - BO	1,28	0,0000	0,0056	sim
FL - MA	6,65	0,0000	0,0063	sim
BO - MA	5,37	0,0001	0,0071	sim
FL - MR	4,50	0,0045	0,0083	sim
FR - MA	6,35	0,0046	0,0100	sim
MA - MR	2,15	0,0049	0,0125	sim
BO - MR	3,22	0,0056	0,0167	sim
FR - BO	0,98	0,0538	0,0250	não
FL - FR	0,30	0,3485	0,0500	não

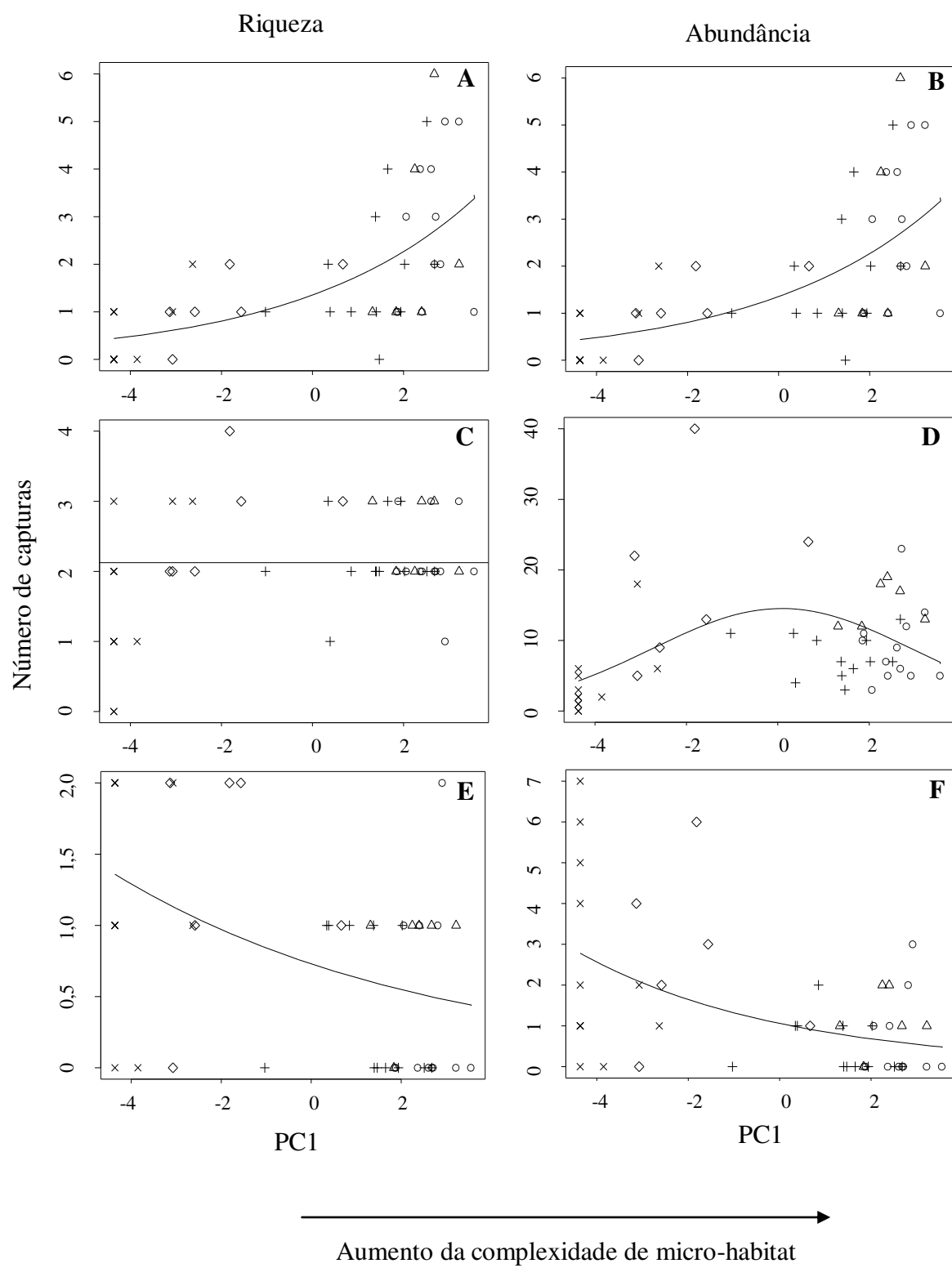
Respostas das guildas à variação de micro-habitat

Em geral, a riqueza e a abundância das três guildas de habitat foram influenciadas pela estrutura da vegetação em escala de micro-habitat (Figura 3). Os modelos indicaram também um aumento na riqueza e na abundância da guilda de espécies florestais em locais onde a complexidade da vegetação apresentou os maiores valores (Figura 3A e 3B). Para a riqueza da guilda de espécies florestais o teste de *Deviance* (D) indicou um ganho significativo de ajuste do modelo constante ($D = 67,91$) para o modelo monotônico ($D = 38,58$, d.f. = 1, $p < 0,001$), mas não houve ganho significativo do modelo monotônico para o modelo unimodal ($D = 38,55$, d.f. = 1, $p = 0,875$). Observamos o mesmo padrão monotônico para a abundância das espécies florestais (Tabela 4).

Entretanto, para a guilda de espécies generalistas, a riqueza não esteve relacionada com a estrutura da vegetação (Figura 3C). O teste de *Deviance* não indicou um ganho significativo

de ajuste do modelo constante ($D = 18,92$) para o modelo monotônico ($D = 17,42$, d.f. = 1, $p = 0,221$). Da mesma forma, não houve ganho significativo do modelo monotônico para o modelo unimodal ($D = 15,16$, d.f. = 1, $p = 0,133$). Porém, para a abundância da guilda de espécies generalistas de habitat observamos um aumento no número de indivíduos em uma região intermediária da complexidade da vegetação. As menores abundâncias ocorreram nos pontos extremos da variação na estrutura da vegetação (Figura 3D). O teste de *Deviance* indicou um ganho significativo de ajuste do modelo constante ($D = 258,64$) para o modelo monotônico ($D = 237,92$, d.f. = 1, $p < 0,001$) e para o modelo unimodal ($D = 205,42$, d.f. = 1, $p < 0,001$), sendo que o modelo unimodal apresentou menor valor de *Deviance*.

Já quando consideramos a riqueza da guilda de espécies de áreas abertas, houve um aumento no número de espécies em locais onde a complexidade da vegetação apresentou os menores valores (Figura 3E). O teste de *Deviance* indicou um ganho significativo de ajuste do modelo constante ($D = 42,71$) para o modelo monotônico ($D = 36,01$, d.f. = 1, $p = 0,010$), mas não houve ganho significativo do modelo monotônico para o modelo unimodal ($D = 35,73$, d.f. = 1, $p = 0,597$). Em relação à abundância de espécies dessa guilda, observamos o mesmo padrão monotônico (Tabela 4; Figura 3F).



x matriz sem rio; \diamond matriz com rio; + borda; \circ floresta sem rio; Δ floresta com rio

Figura 3. Relação entre o número de capturas de pequenos mamíferos e a complexidade da estrutura da vegetação (PC1) descrita pelo modelo com melhor ajuste de uma hierarquia de modelos de complexidade crescente (constante, monotônico e unimodal, comparados pelo teste de *Deviance*). A linha representa o valor médio esperado de capturas previsto para toda a paisagem (efeito fixo) pelo modelo selecionado, já descontada a variação entre fragmentos e armadilhas (efeitos randômicos). Os dados se distribuem em torno deste valor médio esperado de acordo com uma distribuição de Poisson. Riqueza (gráficos da esquerda) e abundância (gráficos da direita) das guildas de espécies florestais (A e B), guilda de espécies generalistas (C e D) e guilda de espécies de áreas abertas (E e F), em seis sítios de amostragem em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil.

Tabela 4. Sumário das estatísticas de seleção de modelos para os modelos que descrevem as relações entre o número de capturas de pequenos mamíferos e as variações na estrutura da vegetação para a riqueza e abundância das guildas de espécies florestais, generalistas e de áreas abertas em seis sítios de amostragem, em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. Parâmetros: número de coeficientes adicionados ao modelo. *Deviance*: duas vezes a log-verossimilhança negativa de cada modelo. *Chisquare*: diferença dos valores de *Deviance* de dois modelos, que se aproxima de uma distribuição de Qui-quadrado. df: graus de liberdade obtidos pela diferença no número de parâmetros utilizados em cada modelo. p: valor de significância ($\alpha < 0,05$). Ver texto para maiores detalhes.

Guildas	Modelos	Parâmetros	<i>Deviance</i>	<i>Chisquare</i>	df	p
Riqueza de espécies florestais	Constante	2	67,91			
	Monotônico	3	38,58	29,33	1	< 0,001
	Unimodal	4	38,55	0,02	1	0,875
Abundância de espécies florestais	Constante	2	106,07			
	Monotônico	3	62,72	43,35	1	< 0,001
	Unimodal	4	62,65	0,07	1	0,797
Riqueza de espécies generalistas	Constante	2	18,92			
	Monotônico	3	17,42	1,50	1	0,221
	Unimodal	4	15,16	2,26	1	0,133
Abundância de espécies generalistas	Constante	2	258,64			
	Monotônico	3	237,92	20,73	1	< 0,001
	Unimodal	4	205,42	32,49	1	< 0,001
Riqueza de espécies de áreas abertas	Constante	2	42,71			
	Monotônico	3	36,01	6,70	1	0,010
	Unimodal	4	35,73	0,28	1	0,597

Abundância de
espécies de áreas
abertas

Constante	2	96,85				
Monotônico	3	69,84	27,02	1	< 0,001	
Unimodal	4	69,80	0,04	1	0,853	

Discussão

Variação da estrutura de micro-habitat

Nossos resultados mostraram que a estrutura dos micro-habitats varia intensamente dentro de uma escala local de poucas centenas de metros, devido à modificação de habitats florestais para matrizes não florestadas. No entanto, a matriz do entorno dos fragmentos é um ambiente heterogêneo, sendo que a matriz com rio possui complexidade estrutural da vegetação intermediária e diferencia-se dos habitats extremos da vegetação: matriz sem rio e habitats florestais. Diferenças altitudinais entre a matriz com rio e os habitats florestais (em média: 28 m, Figura 1) possivelmente não afetaram a estrutura da vegetação, embora possam existir diferenças na composição florestal. Este padrão também foi observado em Mata Atlântica em faixas altitudinais próximas (50 – 250 m) por Moreno et al. (2003). A presença de rios na matriz de pasto propicia um micro-habitat mais complexo estruturalmente e, portanto, menos inóspito e possivelmente mais favorável para as espécies de pequenos mamíferos. Este padrão também foi observado em áreas de agricultura na Floresta Atlântica (Naxara 2008), Canadá (Maisonneuve e Rioux 2001) e Estados Unidos (Chapman e Ribic 2002). Isto evidencia que, para manter uma alta diversidade de espécies e de grupos de espécies de pequenos mamíferos, é preciso manter diferentes tipos de micro-habitats na matriz antrópica (Maisonneuve e Rioux 2001) e preferencialmente micro-habitats com maior similaridade ao habitat remanescente (Brady et al. 2009). A manutenção da estratificação

florestal vertical em micro-habitats antrópicos é favorável para a manutenção da fauna original de pequenos mamíferos e, portanto, deveriam ocorrer estímulos governamentais à regeneração florestal nas áreas de proteção permanente, em particular ao longo dos rios.

Além da variação entre habitats florestados e a matriz, nossos resultados mostraram que, em geral, não existe diferença entre a complexidade estrutural dos habitats florestais (borda, floresta sem rio e floresta com rio). Há apenas pequenas variações entre a floresta sem rio e a floresta com rio. Esta similaridade na complexidade da vegetação florestal deve-se possivelmente ao longo histórico de desmatamento da Floresta Atlântica como também pela elevada taxa de alteração e degradação ambiental atual (e.g. extração de madeira e pisoteio de gado). Esses fatores causaram uniformidade na estrutura da vegetação e impedem que exista um efeito de borda pronunciado em pequenos fragmentos florestais secundários (12 a 127 ha) como os utilizados neste estudo. Este padrão também foi observado em pequenos fragmentos florestais secundários (de 18 a 36 ha) localizados em outras regiões da Floresta Atlântica (Naxara 2008) e diferem do padrão encontrado em pequenos fragmentos florestais primários (1 a 100 ha) da Amazônia Central (Laurance et al. 2002). Nossos resultados sugerem que em pequenos fragmentos secundários de Floresta Atlântica não há um efeito de borda claro sobre a estrutura da vegetação e que a matriz do entorno é um ambiente heterogêneo que precisa ser manejado para possibilitar a utilização da matriz pelas espécies de pequenos mamíferos.

Respostas das guildas de habitat preferencial a variação de micro-habitat

Em geral, a riqueza e a abundância das três guildas de espécies de pequenos mamíferos associadas a diferentes tipos de habitat (escala maior) foram influenciadas pela estrutura da vegetação em escala de micro-habitat (escala menor). Observamos que a ocorrência da guilda

de espécies florestais é influenciada pela vegetação com maior complexidade estrutural localizada nos habitats borda, floresta com rio e floresta sem rio. Este padrão mostra que, mesmo em paisagens altamente fragmentadas, espécies associadas mais estritamente ao habitat florestal (escala maior) preferem e utilizam micro-habitats mais complexos estruturalmente. Esta associação com micro-habitats mais complexos e a escassez desta guilda de espécies em micro-habitats mais alterados e menos complexos (e.g. matriz com rio e matriz sem rio) sugere que espécies especialistas de habitats florestais sejam sensíveis a modificações de habitats florestais originais e que são incapazes de invadir micro-habitats extremamente modificados. Este mesmo padrão foi observado para pequenos mamíferos em fragmentos florestais secundários de Floresta Atlântica (Püttker et al. 2008) e em florestas tropicais da Austrália (Wijesinghe e Brooke 2005) e para aves na Floresta Amazônica (Antogiovanni e Metzger 2005), florestas tropicais da Austrália (Wijesinghe e Brooke 2005) e em Florestas da África do Sul (Whetered e Lawes 2003). O mecanismo que restringe a distribuição das espécies especialistas de habitat (escala maior) às florestas é a dependência de certos aspectos de micro-habitat (escala menor) que só são encontrados em florestas. A dependência de certos aspectos de micro-habitat causa a utilização restrita de certos habitats florestais e em uma escala geográfica maior a distribuição restrita geograficamente à Mata Atlântica.

Ao contrário das espécies florestais, as espécies generalistas de habitat não responderam as variações de micro-habitat em termos de riqueza, sendo esse resultado já esperado, uma vez que são espécies generalistas. No entanto, surpreendentemente, houve maior abundância de espécies generalistas em locais onde a complexidade da vegetação foi intermediária (matriz com rio). Este padrão mostra que a guilda de espécies generalistas de habitat possuem um padrão distinto de preferência de micro-habitat da guilda de espécies

florestais. Os componentes da guilda de espécies generalistas de habitat podem ser considerados, especialistas de condições intermediárias, pois são muito abundantes em micro-habitats intermediários existentes na matriz antropizada. O padrão observado neste estudo difere de estudos anteriores em que espécies de pequenos mamíferos mais versáteis (mais generalistas) de habitat são igualmente abundantes em vários tipos de micro-habitat ou não mostram forte relação de abundância com variáveis de micro-habitat medidas em escalas de 15 – 20 m (Tomblin e Adler 1998; Dalmagro e Vieira 2005). Entretanto, se considerarmos variáveis de micro-habitat medidas em escalas maiores como as utilizadas neste estudo (> 100 m) estas podem influenciar a abundância de espécies generalistas, assim como observado por Moura et al. (2005) em marsupiais generalistas da Mata Atlântica. No presente estudo espécies generalistas de habitat podem ser consideradas especialistas de condições intermediárias devido possivelmente ao fato de serem essencialmente florestais, mas com tolerância a estágios sucessionais florestais iniciais e por serem competitivamente inferiores às espécies especialistas de florestas maduras. A habilidade demonstrada pela guilda de espécies generalistas em utilizar micro-habitats intermediários propicia a utilização de habitats antrópicos alterados, desde que estes possuam algum grau de complexidade estrutural.

A alta abundância de espécies generalistas de habitat observada em micro-habitats intermediários pode estar relacionada não somente à complexidade (variação vertical na estrutura da vegetação), como também à heterogeneidade (variação horizontal da estrutura da vegetação) de micro-habitats (*sensu* August 1983). Micro-habitats intermediários, que variam em função da presença de rios (e.g. matriz com rio) apresentam possivelmente maior heterogeneidade estrutural quando comparados à matriz sem rio. De fato, tanto a complexidade quanto a heterogeneidade da vegetação estão geralmente positivamente

associados à abundância, riqueza e diversidade de artrópodos (Brose et al. 2003), lêmures (Ganzhorn et al. 1997), roedores (Cramer e Willig 2000; Williams et al. 2002), aves (Thiollay 1990; Poulsen 2002), anfíbios (Atauri e Lucio 2001) e répteis (Pianka 1967), embora sendo este padrão variável de acordo com a escala espacial utilizada e grupo de espécies avaliado (ver revisão Tews et al. 2004). Neste estudo tanto a complexidade como possivelmente a heterogeneidade de micro-habitats existentes na matriz antrópica propiciaram a utilização de habitats intermediários pela guilda de espécies generalistas de habitat.

Diferentemente da abundância da guilda de espécies generalistas de habitat, a riqueza dessa mesma guilda não esteve relacionada com a estrutura da vegetação. Estas espécies estão presentes ao longo de todo o gradiente, mas à sua abundância muda ao longo do gradiente. A riqueza de espécies generalistas de habitat foi influenciada possivelmente por outros fatores que atuam simultaneamente na escolha de micro-habitats, além da estrutura da vegetação. Este padrão deve-se possivelmente a fatores relacionados a interações com outras espécies e dependentes da densidade (Falkenberg e Clarke 1998): 1) A predação de pequenos mamíferos em áreas abertas, como a matriz de pasto sem rio, é possivelmente intensa devido à falta de cobertura e abrigos potenciais (complexidade estrutural da vegetação é baixa se comparada às áreas de floresta) e à conseqüente exposição acentuada aos predadores visualmente orientados como corujas, gaviões e graxains (Múrua e González 1982; Schleiber e Christoff 2007); 2) competições interespecíficas por alimento (Vieira 2003) e por micro-habitat (Lacher et al. 1989) também podem ocorrer, sendo que possivelmente micro-habitats específicos (mais complexos ou menos complexos), estejam sendo mais utilizados por guildas de espécies especialistas de habitats florestais e por guildas de espécies especialistas de áreas abertas, aumentando assim a competição nestes locais.

Ao contrário do que ocorreu quando consideramos as guildas de espécies florestais e generalistas de habitat, nós observamos que a ocorrência da guilda de espécies de áreas abertas foi influenciada pela vegetação com menor complexidade estrutural, localizada na matriz sem rio. Este padrão mostra que, em paisagens altamente fragmentadas, espécies associadas a habitats de áreas abertas (escala maior) preferem e utilizam micro-habitats estruturalmente menos complexos. Em geral, a não utilização de micro-habitats mais complexos como os encontrados nos habitats florestais surpreende, uma vez que devido à alta taxa de destruição e descaracterização da vegetação florestal original poderia ocorrer a invasão dos habitats florestais pelas espécies associadas a habitats abertos. Este resultado sugere que até o momento, espécies de pequenos mamíferos alóctones associadas a habitats de áreas abertas não utilizam micro-habitats florestais localizados em fragmentos secundários. Este padrão também foi observado para pequenos mamíferos em fragmentos secundários de Floresta Atlântica (Umetsu e Pardini 2007; Naxara 2008), em Florestas tropicais do México (Hovárth et al. 2001) e por espécies de plantas em florestas do EUA (Brothers e Spingarn 1992) e em florestas da Bélgica (Honnay et al. 2002).

No presente estudo observamos um padrão geral de um alto grau de especificidade de micro-habitats, previsíveis pelos padrões de ocorrência em macro-habitats pelas espécies de pequenos mamíferos, tanto por espécies florestais quanto espécies de áreas abertas. Padrões de utilização de macro e micro-habitats por pequenos mamíferos variam de acordo com a paisagem avaliada. Em paisagens antrópicas, com alta proporção de florestas tropicais originais próximas, as espécies florestais são capazes de adentrar matrizes antrópicas com algum grau de regeneração (e.g. campos de cultivos agrícolas abandonados [Medellin e Equihua 1998] ou pastagens em regeneração [Gascon et al. 1999]). No entanto, estudos

realizados em paisagens com alto grau de distúrbios como em florestas tropicais da Austrália (Wijesinghe e Brooke 2005) e do México (Hovárth et al. 2001) sugerem que espécies especialistas de áreas florestais ou de áreas abertas segregam amplamente na utilização de macro e micro-habitats. A especificidade observada no nosso estudo mostra que mesmo em paisagens altamente fragmentadas, espécies nativas (florestais) ou generalistas de habitat (espécies que possuem parte da sua distribuição na Floresta Atlântica) dependem da estratificação vertical da vegetação. A não invasão da guilda de espécies de áreas abertas em habitats florestais pode estar beneficiando a manutenção da fauna original (através da diminuição da competição - Dueser e Porter 1986) e a manutenção dos micro-habitats florestais (através da diminuição na taxa de predação de sementes florestais [Donoso et al. 2003] e na dispersão de espécies de savana [Magnusson e Sanaiotti 1987] como gramíneas invasoras).

Conclusões

Paisagens fragmentadas não se resumem a manchas discretas de habitat e não-habitat. A ação humana sobre habitats naturais cria um contínuo como o gradiente ambiental estudado, em que diferenças marcantes na estrutura da vegetação ocorrem dentro de uma escala local de apenas 500 metros. A presença de rios, por exemplo, aumenta a complexidade da vegetação não só pela disponibilidade de água, mas pelas restrições ao corte da vegetação ciliar impostas pela legislação ambiental. Com isto, atenua-se a hostilidade da matriz para algumas espécies de pequenos mamíferos. Por outro lado, a similaridade na complexidade estrutural da vegetação entre os habitats florestados (borda de floresta, floresta com rio e floresta sem rio) oblitera o efeito de borda, devido o elevado grau de descaracterização dos pequenos

fragmentos florestais secundários de Floresta Atlântica. Portanto, a ação humana está tão presente no interior dos fragmentos como na matriz.

Os efeitos deste contínuo são evidentes sobre as guildas de pequenos mamíferos. Espécies associadas a habitats em escalas maiores também são em geral influenciadas pela estrutura da vegetação correspondente em escala de micro-habitats e revelam um alto grau de especificidade de micro e macro-habitat. Esta especificidade mostra que, mesmo em paisagens altamente fragmentadas e alteradas, não ocorre a invasão das áreas florestais pela guilda de espécies de áreas abertas e que guildas de espécies florestais são incapazes de utilizar micro-habitats extremamente modificados. Mesmo com os fragmentos florestais estando em elevado grau de descaracterização, a manutenção da estratificação vertical florestal dentro dos fragmentos e na matriz adjacente é essencial para a manutenção da fauna original de pequenos mamíferos.

Referências Bibliográficas

- Aguirre GH (2008) Caracterização da vegetação arbustivo-arbórea de fragmentos de Floresta Ombrófila Densa Montana. Dissertação, Universidade Estadual de Campinas
- Animal Care and Use Committee (1998) Guidelines for the capture, handling and care of mammals as approved by the American Society of Mammalogists. *Journal of Mammalogy* 79:1416-1431
- Antongiovanni M, Metzger JP (2005) Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 122:441-451

- Atauri JA, Lucio JV (2001) The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16:147–159
- August PV (1983) The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507
- Bates D, Maechler M, Dai B (2008) lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-28. Disponível em <http://lme4.r-forge.r-project.org/> (acessado em 30 de Março de 2008)
- Becker CG (2007) Desconexão de habitats e o declínio global de anfíbios. Dissertação, Universidade Estadual de Campinas
- Bellows AS, Pagles JF, Mitchell JC (2001) Macrohabitat and microhabitat affinities of small mammals in a fragmented landscape on the upper Coastal Plain of Virginia. *American Midland Naturalist* 146:345-360
- Bergallo HG, Magnusson WE (2004) Factors affecting the use of space by two rodent species in Brazilian Atlantic forest. *Mammalia* 68:121-132
- Bolker B (2008) *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press, Princeton
- Bolker B, Brooks ME, Clark JC, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JS (2008) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24:127-235
- Bonvicino CR, Oliveira JA, D'Andrea PS (2008) Guia dos roedores do Brasil, com chave para gêneros baseados em caracteres externos. Centro Pan-Americano de Febre Aftosa OPAS/OMS, Rio de Janeiro

- Bowman J, Jaeger JAG, Fahrig L (2002) Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* 83:2049-2055
- Brady MJ, McAlpine CA, Miller CJ, Possingham HP, Baxter GS (2009) Habitat attributes of landscape mosaics along a gradient of matrix development intensity: matrix management matters. *Landscape Ecology* 24:879-891
- Brose U, Martinez ND, Williams RJ (2003) Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* 84:2364-2377
- Brothers ST, Spingarn A (1992) Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6:91-100
- Chapman EW, Ribic CA (2002) The impact of buffer strips and stream-side grazing on small mammals in southwestern Wisconsin. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 88:49-59
- Chazdon RL (2003) Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71
- Clark DB (1996) Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology* 12:735-739
- Cramer MJ, Willig MR (2002) Habitat heterogeneity, habitat associations, and rodent species diversity in a sandhills-oak landscape. *Journal of Mammalogy* 83:743-753
- Crawley MJ (2007) *The R Book*. John Wiley & Sons, New York
- Dalmagro A, Vieira EM (2005) Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria Forest in Southern Brazil. *Austral Ecology* 30:353-362
- Donoso DS, Grez AA, Simonetti JA (2003) Effects of Forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115:63-70

- Dueser RD, Porter JH (1986) Habitat use by insular small mammals: relative effects of competition and habitat structure. *Ecology* 67:195-201
- Emmons LH, Feer F (1997) Neotropical rainforest mammals. A field guide. The University of Chicago Press, Chicago
- Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation Biodiversity. *Annual Review Ecological Evolution System* 34:487-515
- Falkenberg JC, Clarke JA (1998) Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks. *Journal of Mammalogy* 79:558-568
- Ferrero-Medina G, Vieira MV (2007) Conectividade funcional e a importância da interação organismo-paisagem. *Oecologia Brasiliense* 11:493-502
- Fischer J, Lindenmayer DB, Barry S, Flowers E (2005) Lizard distribution patterns in the Tumut fragmentation Natural Experiment in south-eastern Australia. *Biological conservation* 123:301-315
- Ganzhorn JU, Malcomber S, Andrianantoanina O, Goodman SM (1997) Habitat characteristics and lemur species richness in Madagascar. *Biotropica* 29:331-343
- Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard RO, Malcom JR, Stouffer PC, Vasconcelos HL, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M, Borges S (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229
- Gentile R, Fernandez FAS (1999) A field comparison of two capture-mark-recapture estimators of small mammal populations. *Revista Brasileira de Zoologia* 16:1109-1114
- Gomes NF (1991) Revisão sistemática do gênero *Monodelphis* (Didelphidae: Marsupialia). Dissertação, Universidade de São Paulo

- Halliday TR (1996) Amphibians. In: Sutherland WJ (ed) Ecological Census Techniques: a handbook. Cambridge University Press, Cambridge, pp 205-216
- Herskovitz P (1998) Report on some sigmodontinae rodents collected in southeastern Brazil with descriptions of a new genus and six new species. *Bonnener Zoologische Beiträge* 47:193-256
- Holm S (1979) A simple sequential rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6:65-70
- Honnay O, Verheyen K, Hermy M (2002) Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161:109-122
- Hovářth A, March IJ, Wolf JDH (2001) Rodent diversity and land use in Montebello, Chiapas, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36:169-176
- Jogman RHG, Ter Braak CJF, Van Tongeren OFR (1995) Data analysis in community and landscape ecology, 2nd edn. University Press, Cambridge
- Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19:101-108
- Lacher TE, Mares MA, Alho CJR (1989) The structure of a small mammal community in a Central Brazilian savanna. In: Redford KH, Eisenberg JF (eds) *Advances in Neotropical Mammalogy*. The Saindhill Crane Press, Gainesville, pp 137-162
- Lambert, TD, Malcom, JR, Zimmerman BL (2006) Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. *Journal of Mammalogy* 87:766-776

- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, Bruna EM, Didham RK, Stouffer PC, Gascon C, Bierreggard RO, Laurance SG, Sampaio E (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618
- Magnusson WE, Sanaiotti TM (1987) Dispersal of *Miconia* seeds by the rat *Bolomys lasiurus*. *Journal of Tropical Ecology* 3:277-278
- Maisonneuve C, Rioux S (2001) Importance of riparian habitats for small mammal and herpetofaunal communities in agricultural landscape of southern Québec. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83:165-175
- Manly BFJ (1994) *Multivariate statistical methods: a primer*, 2nd edn. Chapman & Hall, London
- Manly BFJ (2000) *Statistics for environment science and management*. West Inc., Cheyenne
- Medellin RA, Equihua M (1998) Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology* 35:13-23
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32:786-792
- Moreno MR, Nascimento MT, Kurtz BC (2003) Estrutura e composição florística do estrato arbóreo em duas zonas altitudinais na Mata Atlântica de encosta da região do Imbé, RJ. *Acta Botanica Brasilica* 17:371-386
- Moura CM, Caparelli AC, Freitas SR, Vieira MV (2005) Scale-dependent habitat selection in three didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21:337-342

- Múrua R, González LA (1982) Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia* 52:12-15
- Naxara LRC (2008) Importância dos corredores ripários para a fauna – pequenos mamíferos em manchas de floresta, matriz do entorno e elementos lineares em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica. Dissertação, Universidade de São Paulo
- Naxara L, Pinotti BT, Pardini R (2009) Seasonal microhabitat selection by terrestrial rodents in an old-growth Atlantic forest. *Journal of Mammalogy* 90:404-415
- Olifiers N, Gentile R, Fiszor JT (2005) Relation between small-mammal species composition and anthropic variables in the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Biology* 65:495-501
- Oliveira JA, Bonvicino C (2006) Ordem Rodentia. In: Reis N, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (eds) Mamíferos do Brasil. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, pp 347-424
- Peres CA, Michalski F (2006) Synergetic effects of habitat disturbance and hunting in Amazonian Forest fragment. In: Laurance WF, Peres CA (eds) *Emerging Threats to Tropical Forests*. University of Chicago Press, Chicago, pp 105-127
- Pianka ER (1967) On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* 48: 333–351
- Posada D, Crandall KA (2001) Selecting the best-fit model of nucleotide substitution. *Systems Biology* 50:580-601
- Poulsen BO (2002) Avian richness and abundance in temperate Danish forests: tree variables important to birds and their conservation. *Biodiversity and Conservation* 11:1551-1566

- Püttker T, Pardini R, Meyer-Lucht Y, Sommer S (2008) Response of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. *BMC Ecology* 8: 9
- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. Disponível em <http://www.R-project.org> (acessado em 30 de Março de 2008)
- Radambrasil – Ministério de Minas e Energia (1983) Projeto Radambrasil: Levantamento de Recursos Naturais. IBGE, Brasília
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining Forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141-1153
- Rossi RV, Bianconi GV, Pedro WA (2006) Ordem Didelphimorphia. In: Reis, N, Peracchi A L, Pedro WA, Lima IP (eds) *Mamíferos do Brasil*. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, pp 27-66
- Saab V (1999) Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forests: a hierarchical analysis. *Ecological Applications* 9:135-151
- Schleiber DR, Christoff AU (2007) Habitat associations of small mammal in southern Brazil and use of regurgitated pellets of birds of prey for a inventorying a local fauna. *Brazilian Journal of Biology* 67:619-625
- SIGRH (2008) Sistema de Informações para o Gerenciamento de Recursos Hídricos do Estado de São Paulo. Disponível em <http://www.sigrh.sp.gov.br> (acessado em 01 Março de 2008)
- Silveira PCB (2008) *Etnografia da paisagem: natureza, cultura e hibridismo em São Luiz do Paraitinga*. Tese, Universidade Estadual de Campinas

- Simon JL (1997) Resampling: The New Statistics, Resampling Stats Inc., Arlington
- Simonetti JA (1989) Microhabitat use by small mammals in Central Chile. *Oikos* 56:309-318
- Steffan-Dewenter I, Monzenberg U, Bürger C, Thies C, Tschardt T (2002) Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421-1432
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichman MC, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92
- Thiollay JM (1990) Comparative diversity of temperate and tropical forest bird communities – the influence of habitat heterogeneity. *Acta Oecologia* 11:887-911
- Tomblin DC, Adler GH (1998) Differences in habitat use between two morphologically similar tropical forest rodents. *Journal of Mammalogy* 79:953-961
- Umetsu F, Pardini R (2007) Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats – evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology* 22:517-530
- Urbina-Cardona JN, Olivares-Pérez M, Reynoso VH (2006) Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 32:61-75
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro
- Vieira MV (2003) Seasonal niche dynamics in coexisting rodents of the Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:7-15

- Voss RS, Lunde DP, Jansa SA (2005) On the contents of *Gracilinanus* Gradner and Creighton, 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small Didelphid marsupials. *The American Museum of Natural History* 3482:1-34
- Whetered R, Lawes MJ (2003) Matrix effects on birds assemblages in fragmented Afromontane forests in South Africa. *Biological Conservation* 114:327-340
- Wijesinghe MR, Brooke ML (2005) Impact of habitat disturbance on the distribution of endemic species of small mammals and birds in a tropical rain forest in Sri Lanka. *Journal of Tropical Ecology* 21:661-668
- Williams SE, Marsh H, Winter J (2002) Spatial scale, species diversity, and habitat structure: Small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology* 83:1317-1329
- Wright SJ (2005) Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20:553-560
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey

Capítulo III

Espécies generalistas de habitat são afetadas pela fragmentação das florestas? Um teste de similaridade em múltiplas escalas com *Akodon montensis* e *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia, Cricetidae)

Resumo

Neste estudo avaliamos a similaridade no uso da paisagem em diferentes escalas espaciais por duas espécies de roedores generalistas de habitat *Akodon montensis* e *Oligoryzomys nigripes*, em uma paisagem severamente fragmentada (< 12 % de cobertura florestal) na Floresta Atlântica brasileira. Nós investigamos: (1) Existe variação na abundância de cada espécie ou sexo entre habitats? (2) Existe similaridade no padrão espacial de abundâncias entre espécies e sexos de uma mesma espécie no uso da paisagem? Seis sítios formados por cinco habitats foram amostrados: Floresta sem rio, floresta com rio, borda de floresta, matriz de pasto sem rio e matriz com rio, através de armadilhas de intercepção e queda. Testamos os padrões de associação/segregação de espécies e sexos em três diferentes escalas espaciais (armadilhas, habitats e fragmentos) através de modelos nulos. Nossos resultados indicam que em paisagens altamente fragmentadas até mesmo espécies generalistas de habitat necessitam de habitats florestais para ocorrer. *A. montensis* mostrou maior seletividade por habitats florestais do que *O. nigripes*. A similaridade interespecífica ocorreu em escala intermediária (habitat) adequando-se possivelmente a dieta onívora e a baixa capacidade de deslocamento de ambas as espécies. Para *A. montensis*, fêmeas utilizaram mais os habitats florestais enquanto que machos utilizaram amplamente a paisagem. Para *O. nigripes* ambos os sexos utilizaram amplamente a paisagem mostrando o potencial de plasticidade comportamental desta espécie em paisagens altamente fragmentadas. A similaridade entre sexos de ambas as espécies ocorreu na escala do habitat e para *O. nigripes* também na escala do fragmento. Para ambas as espécies e sexos não houve agregação ou segregação na menor escala espacial, da armadilha. As diferenças observadas nos padrões de similaridade em diversas escalas espaciais enfatizam a necessidade de utilizar avaliações em múltiplas escalas. Em paisagens altamente fragmentadas espécies generalistas de habitat podem ser negativamente afetadas pela fragmentação da mesma maneira do que as espécies especialistas.

Palavras-chave: escalas espaciais, uso de habitat, sexos, pequenos mamíferos, Mata Atlântica

Introdução

Os fatores negativos da fragmentação de habitats são bem documentados para as espécies que necessitam de florestas para completar seu ciclo de vida (e.g. Opdam 1991; Andrén 1994; Hargis et al. 1999; Urbina-Cardona et al. 2006). No entanto, pouco se conhece sobre a consequência desse processo para outras espécies que usam diversos tipos de habitat. Devido o hábito generalista, podemos prever que espécies com maior amplitude no uso de habitat (generalistas) ou com preferência por paisagens em mosaico (e.g. florestas e clareiras) sejam favorecidas pela fragmentação de habitats. Evidências empíricas para esta hipótese têm sido demonstradas para mamíferos (Bright 1993; Moore et al. 1999; Wijesinghe e Brooke 2005; Umetsu e Pardini 2007). Entretanto, as respostas das espécies à fragmentação podem ser uma consequência do padrão de fragmentação (grau de agregação ou dispersão dos fragmentos, *sensu* Kotliar e Wiens [1990] ou heterogeneidade e divisão da paisagem, *sensu* Addicott et al. [1987]) e não exclusivamente ligada ao mecanismo do histórico de vida das espécies como generalista vs especialista.

Entre os pequenos mamíferos neotropicais, existem duas espécies que dominam em paisagens fragmentadas, o rato-do-campo *Akodon montensis* (Thomas, 1913) e o rato-do-arroz *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818). Estas espécies são tipicamente generalistas de habitat e sobrevivem em uma variedade de ambientes ao longo das suas amplas distribuições (Eisenberg e Redford 1999). Ocorrem comumente no Brasil, em formações florestais e em formações vegetais abertas, na Mata Atlântica (Stallings et al. 1991; Gentile e Fernandez 1999; Pardini 2004; Umetsu et al. 2008; Umetsu e Pardini 2007) e em biomas abertos vizinhos (Mares et al. 1986; Vieira e Marinho-Filho 1998; Fonseca et al. 1996; Oliveira e Bonvicino 2006). Ao longo de sua distribuição, estas espécies são comuns (i.e. ocorrem com alta

freqüência em levantamentos de fauna de pequenos mamíferos), abundantes (com um grande número de indivíduos capturados) e não são restritas quanto ao uso de habitats (estão presentes tanto em áreas de vegetação conservadas como em alteradas - Bonvicino et al. 2002).

Além disso, são bastante similares nos seus hábitos (Emmons e Feer 1997). O padrão de atividade é bicrepuscular para *A. montensis* (Graipel et al. 2003) e bicrepuscular para *O. longicaudis* (Iriarte et al. 1989), espécie congênere de *O. nigripes*. O período de reprodução de *O. nigripes* e *A. montensis*, no sudeste do Brasil, ocorre ao longo de todo o ano com picos reprodutivos nos meses chuvosos e de maiores temperaturas (Fonseca e Kierulff 1988; Pereira et al. 1993; Talamoni e Dias 1999). Ambas as espécies são animais solitários (Eisenberg e Redford 1999) e não possuem dimorfismo sexual (Paise 2005). Diferenciam-se, entretanto, pela dieta, sendo *O. nigripes* frugívoro-onívoro e *A. montensis* insetívoro-onívoro (Vieira et al. 2006; Talamoni et al. 2008); e pela locomoção, pois *O. nigripes* é uma espécie escansorial (Fonseca et al. 1996; Eisenberg e Redford 1999; Vieira e Monteiro-Filho 2003) e *A. montensis* é uma espécie cursorial (Quadros e Cáceres 2001).

Aparentemente, o uso da paisagem tanto por *A. montensis* quanto por *O. nigripes* não é prejudicado, na Floresta Atlântica, pela fragmentação das florestas resultante da formação de áreas de agricultura (plantações de vegetais), criação de animais (pastos) e monoculturas florestais. Esses animais podem até ter maior abundância e se beneficiar pelo novo mosaico de habitats criado (Paglia et al. 1995; D'Andrea et al. 1999; Umetsu e Pardini 2007; Umetsu et al. 2008; Pires et al. 2002; Naxara 2008). Nestas regiões a paisagem pode ser considerada heterogênea mas não dividida (*sensu* Addicott et al. 1987) ou de pequenos habitats na paisagem fragmentada (Kotliar e Wiens 1990) onde estes diferentes habitats são apropriados e possivelmente complementares para ambas as espécies. Isto deve acontecer principalmente

em locais de transição entre plantações e florestas como nas bordas de florestas. Nesses locais a heterogeneidade aumenta a probabilidade de encontrar alimento (e.g. plantações de vegetais e pastos) e abrigos (monoculturas florestais e fragmentos florestais) simultaneamente.

Diferenças na utilização do espaço, na morfologia e no modo de forrageamento são consideradas mecanismos de coexistência entre espécies simpátricas (Pianka 1973; Vitt e Zani 1998). Padrões de segregação e sintopia em pequenos mamíferos no Brasil têm sido pouco investigados, sendo este tópico geralmente avaliado somente em função da utilização de habitats ou micro-habitats (Mares et al. 1986; Lacher et al. 1989; Henriques e Alho 1991; Gentile e Fernandez 1999; Vieira 2003; Dalmagro e Vieira 2005). Além disso, poucos estudos levam em consideração que estes padrões podem resultar de processos que ocorrem em diferentes escalas temporais e espaciais.

O uso de uma paisagem fragmentada e heterogênea além de variar em diferentes escalas espaciais para diferentes espécies pode variar também entre sexos, o que pode afetar a organização social e os sistemas de acasalamento (Gaulin e Fitzgerald 1988; Pires et al. 1999). Estudos realizados com pequenos mamíferos no Brasil têm demonstrado que geralmente machos possuem áreas de vida maiores do que fêmeas, utilizam diversos tipos de habitats e acasalam com várias fêmeas enquanto que fêmeas utilizam e provavelmente defendem somente áreas com maior oferta de alimento e recursos para a construção de ninhos (Magnusson et al. 1995; Grelle 1996; Gentile et al. 1997; Pires et al. 1999; Leiner e Silva 2009).

Em paisagens fragmentadas, uma paisagem heterogênea mas não dividida pode se tornar uma paisagem heterogênea e dividida (Addicott et al. 1987) ou assim chamada fragmentação com menor agregação dos fragmentos e maior contraste de habitats (Kotliar e

Wiens 1990). Esta situação ocorre em algumas regiões do Brasil, como no local de estudo, onde fragmentos florestais muito pequenos, em média: 30 ha, localizados em paisagens extremamente alteradas, são separados por uma matriz campestre fortemente antropizada e inóspita, formada por pastos limpos, a qual domina a paisagem (60%). No presente estudo, nós nos propusemos a investigar a utilização da paisagem em diferentes escalas espaciais, por duas espécies de pequenos mamíferos e sexos de uma mesma espécie, generalistas quanto ao uso de habitats, em uma região severamente fragmentada na Floresta Atlântica, Brasil. Nessa região, há a existência de um mosaico de habitats formado por áreas florestais (interior de floresta, floresta com rio e borda) e ambientes abertos de matriz (pasto com rio e pasto sem rio).

Devido ao fato que *A. montensis* e *O. nigripes* são muito comuns em paisagens fragmentadas e que essas espécies se assemelham em atributos morfológicos, comportamentais e ecológicos podemos hipotetizar que há algum mecanismo que reduza a sua sintopia. A previsão é de que haja dissimilaridade no padrão espacial de abundâncias, sendo que em alguns locais as duas espécies não sejam igualmente abundantes. Esta segregação espacial das abundâncias pode ser causada por três mecanismos: (a) exclusão competitiva: segregação na escala local devido a interações entre os indivíduos; (b) diferenças de uso de habitats; (c) diferenças regionais de abundância, como agregação em áreas diferentes da paisagem. A previsão para os sexos é de que também haja dissimilaridade no padrão espacial de abundâncias devido às diferenças nas estratégias reprodutivas. Em particular, nós testamos: (1) Existe variação na abundância de cada espécie ou sexo entre habitats? (2) Existe similaridade no padrão espacial de abundâncias entre espécies e sexos de uma mesma espécie no uso da paisagem?

Metodologia

Área de estudo

Realizamos o estudo em uma paisagem intensamente fragmentada de Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Densa Montana) na região sudeste do Brasil, município de São Luiz do Paraitinga, SP. Essa área encontra-se no domínio do bioma Mata Atlântica (Veloso et al. 1991), sendo uma das áreas mais alteradas do Brasil pela agricultura, fazendas de criação de animais e urbanização (Morellato e Haddad 2000). Esse município está localizado no Vale do Paraíba, entre a Serra do Mar e a Serra da Mantiqueira (23° 13' S e 45° 20' W).

A cobertura vegetal original da área de estudo sofreu intenso processo de fragmentação e, desde 1930 é dominada por uma matriz de pastos (atualmente 59,8% da cobertura), que ocupa as áreas mais acessíveis e mais produtivas da paisagem. Os fragmentos florestais, que cobrem apenas 11,8% da paisagem, são pequenos (variando entre 10 e 240 ha). As outras classes de cobertura mais comuns da paisagem são as capoeiras (21,4%, formadas por vegetação herbácea e arbustiva baixa), eucaliptais (3,7%) e áreas urbanas (3,3%). A paisagem escolhida para estudo possui 24,376 ha com altitudes variando de 756 a 1,080 m, apresentando 69 fragmentos florestais. Os fragmentos estão localizados nas partes mais altas do relevo (altitude média dos fragmentos: 843,54 m \pm 7,95 SE, N = 100; altitude média dos pastos 815,81 m \pm 7,74 SE, N=100 – Becker 2007). A precipitação média anual é de 1,277 mm com uma estação chuvosa iniciando em novembro e terminando em março, sendo a máxima de 209 mm em janeiro e a precipitação mínima é de 26 mm em agosto (SIGRH 2008). A temperatura média anual é de 20 °C com a menor média (12 °C) em julho e a mais alta média (27 °C) em fevereiro (Radambrasil 1983).

Desenho amostral

Para avaliar o uso da paisagem fragmentada pelos pequenos mamíferos, nós selecionamos seis sítios de amostragem, cada qual composto por um fragmento florestal e pela matriz de pasto do entorno. Os fragmentos florestais eram pequenos, possuíam tamanhos similares (tamanho médio: 39,8 ha; mínimo: 12,5 ha e máximo: 126,9 ha), e localizavam-se a uma distância de 1 e 15 km entre si. Em três sítios de amostragem, cada fragmento possuía um rio no seu interior e não possuía rio na matriz do entorno. Nos três sítios de amostragem restantes, os fragmentos florestais não possuíam rio no seu interior, no entanto, cada matriz de pasto do entorno possuía um rio. Neste conjunto de seis sítios, nós amostramos cinco habitats disponíveis na paisagem de estudo: 1) Interior de floresta sem rio - FL: habitat localizado no interior dos fragmentos, a 100 m de distância da borda, formado por floresta em estágio secundário inicial a médio. Dossel com altura máxima de 19 m sendo os gêneros arbóreos mais comuns *Ocotea*, *Eugenia* e *Myrcia* (Myrtaceae) e arbustos do gênero *Miconia* (Melastomataceae), além de bambus (Aguirre 2008); 2) Interior de floresta com rio - FR: faixa de 4 m da margem de cada lado de um curso d'água pequeno com 0,45 – 2,00 m de largura e 10 – 50 cm de profundidade no interior de um fragmento florestal, a 100 m de distância do interior de floresta sem rio. Possuía solo nitidamente úmido, com acúmulo de matéria orgânica e vegetação herbácea típica de áreas úmidas e sombreadas. 3) Borda da floresta - BO: área de transição entre o fragmento florestal e a matriz de pasto adjacente, definida como a faixa de 5 - 8 m entre a borda e o interior do fragmento. Árvores espaçadas, em média com 12 m de altura, arbustos raros e ervas dicotiledôneas abundantes; 4) Matriz de pasto sem rio - MA: área de pasto localizada no entorno do fragmento, a 100 m de distância da borda do fragmento. Possuía vegetação rasteira, de aproximadamente 15 cm de altura, formada por gramíneas

forrageiras exóticas, principalmente o capim-braquiária (*Baccharis* spp.) e nativas (*Andropogon* spp., *Aristida longiseta* - Aguirre 2008). Arbustos e árvores raros e esparsos; 5) Matriz de pasto com rio - MR: faixa de 2 - 3 m de largura das margens de cada lado de um curso d'água que corta a matriz de pasto, localizada a 100 m de distância da matriz de pasto sem rio. Possuía vegetação herbáceo-arbustiva abundante e densa e esparsas árvores que ocorrem somente ao longo dos rios que são pequenos vales de 0,45 – 2,50 m de largura e 15 – 50 cm de profundidade.

Captura dos animais

Nós amostramos os pequenos mamíferos utilizando armadilhas de intercepção e queda (Halliday 1996). Cada armadilha consistia em uma lona plástica com 45 m de comprimento e 0,6 m de altura esticada em linha reta, sustentada por estacas de madeira. A lona plástica atravessava quatro baldes plásticos de 60 l, enterrados a intervalos de 15 m. Todas as armadilhas na matriz foram isoladas com cerca de arame farpado de três fios com 1,70 m de altura para evitar acidentes com gado ou cavalos. Instalamos duas armadilhas por habitat e oito armadilhas por sítio de amostragem, totalizando 48 armadilhas na área de estudo. As sessões de captura ocorreram de novembro de 2006 a fevereiro de 2007 e de novembro de 2007 a fevereiro de 2008, que correspondem à estação quente e chuvosa. A cada mês realizamos 10 dias consecutivos de captura totalizando 80 dias de captura. O método utilizado foi o de captura-marcação-e-recaptura (Gentile e Fernandez 1999). A forma de captura e manuseio das espécies esteve de acordo com as recomendações publicadas pela American Society of Mammalogists Animal Care and Use Committee (1998). A licença para captura e coleta dos exemplares foi emitida pelo IBAMA proc. 02027.002755/2004-16, N. 567/05; proc.

42831494, N. 12739-1. Para todos os indivíduos capturados registramos sua espécie, local da captura, sexo e peso. Os indivíduos foram marcados com anilhas de metal numeradas (nº 5, National Band Tag Co., Newport, KY, USA, Monet tags nbr. 001) e soltos no local de captura logo após seus dados terem sido registrados.

Análise de dados

Comparações do número de capturas de pequenos mamíferos entre habitats

Para testar a diferença no número de capturas de *A. montensis* e *O. nigripes* e de fêmeas e machos de ambas as espécies entre habitats usamos uma análise de comparação de médias com blocos (Simon 1997), pois as armadilhas não são amostras independentes dos habitats, mas estão agregadas nas seis áreas amostrais. Como o delineamento não é balanceado e as variáveis não cumpriam as premissas dos testes paramétricos, usamos um teste de permutação (Manly 2000), com o seguinte algoritmo: (1) Calculamos a média geral do número de capturas por armadilha, que é a soma de todas as capturas/número total de armadilhas; (2) calculamos o desvio absoluto do total de capturas em cada habitat em relação à média geral; (3) somamos todos os desvios absolutos dos cinco habitats avaliados, o que expressa a diferença média entre habitats, sendo esta a estatística de interesse; (4) para criar uma distribuição da estatística de interesse sob a hipótese nula de ausência de diferença no número de capturas entre habitats, mantendo-se a estrutura em blocos, os valores de cada armadilha foram permutados ao acaso, dentro de cada bloco. Estas aleatorizações foram repetidas 10,000 vezes; (5) a significância da estatística de interesse foi estimada pela proporção de aleatorizações que tiveram um valor da estatística de interesse igual ou superior ao observado.

Nos casos em que o valor das somas dos desvios foi significativo, investigamos as diferenças par a par, com testes de permutação que têm a mesma lógica das comparações *a posteriori* em análises de variância (Zar 1999). Para isto, repetimos os mesmos procedimentos acima, mas com uma permutação separada para cada par de habitats. A comparação entre florestas com rio e matriz com rio (FR e MR) não pôde ser realizada, pois nenhum dos blocos tinha estes dois habitats. Como se tratam de testes múltiplos, o nível de significância foi corrigido pelo ajuste de Holm (1979), que leva em consideração o número de comparações feitas com o mesmo conjunto de dados.

Associação espacial entre espécies e sexos

Para avaliar se existe similaridade entre espécies e entre sexos de uma mesma espécie na utilização da paisagem em diferentes escalas espaciais, usamos o índice $(1-D)$ de Bray-Curtis (IBC). O índice IBC expressa o quanto a abundância de uma espécie, aqui avaliada através do número de capturas, é similar a da outra espécie por unidade amostral, no caso as armadilhas. Para todas as análises consideramos somente a primeira captura dos indivíduos. O IBC varia de zero, se as duas espécies não tem abundância em comum, até um, se as duas espécies tem os mesmos valores de abundâncias nas mesmas unidades amostrais (Valentin 2000). As unidades amostrais utilizadas foram as armadilhas. Para testar se os valores deste índice diferem do esperado caso as espécies ou sexos não fossem afetados pela segregação ou associação em diferentes escalas: local ou armadilha, habitat e fragmento, utilizamos três testes de permutação (Manly 2000) com o seguinte algoritmo: (1) Calculamos o índice IBC entre espécies e entre sexos, sendo esta a estatística de interesse. Esse índice possui valor único, pois utilizamos as mesmas unidades amostrais para as três escalas avaliadas; (2) para

criar uma distribuição da estatística de interesse sob a hipótese nula de ausência de segregação/associação das espécies e sexos em três escalas espaciais diferentes os valores de cada armadilha foram permutados ao acaso. Os testes em diferentes escalas diferem quanto à restrição imposta ao embaralhamento, que simula diferentes modelos nulos para testar uma hierarquia de escalas, nas quais o efeito de escalas inferiores é testado dentro das escalas superiores. As escalas testadas, hipóteses nulas e respectivos algoritmos são: (A) Associação na escala da armadilha - as espécies ocorrem de maneira independente entre armadilhas do mesmo habitat e sítio de amostragem (composto por um fragmento florestal e pela matriz de pasto do entorno). Este cenário nulo foi simulado embaralhando as capturas entre armadilhas do mesmo habitat e sítio de amostragem. (B) Associação na escala do habitat - as espécies ocorrem de maneira independente entre habitats dentro do mesmo sítio de amostragem: embaralham-se capturas entre armadilhas do mesmo sítio de amostragem, independente do habitat. (C) Associação na escala do sítio de amostragem - as espécies ocorrem de maneira independente entre sítios de amostragem, mantidas eventuais diferenças no uso de habitats: embaralham-se armadilhas entre sítios de amostragem, mas mantendo-se sempre o mesmo número de armadilhas por habitat em cada sítio de amostragem. (3) As aleatorizações em cada escala foram repetidas 10,000 vezes. (4) A significância da estatística de interesse foi estimada pela proporção de aleatorizações que tiveram um valor da estatística de interesse mais extremos que o observado. Valores obtidos nas permutações inferiores ao observado indicam associação positiva, e superiores indicam segregação. Todas as análises foram realizadas no programa Resampling Stats ® (Simon 1997).

Resultados

Durante o estudo, com um esforço de 3,840 armadilhas-dia, nós obtivemos um sucesso geral de captura de 17 %. Nós capturamos 154 indivíduos de *A. montensis* e 269 indivíduos de *O. nigripes*. Estes dois roedores representaram 67% do total de indivíduos capturados ($n = 633$). As recapturas de ambas as espécies representaram menos de 2 % do total de capturas. A lista completa de espécies foi publicada em outro estudo (ver cap. 1). As duas espécies foram capturadas em todos os sítios de amostragem e habitats avaliados, sendo que somente em 23% das armadilhas *A. montensis* ou *O. nigripes* não foram capturados.

Variação na abundância de pequenos mamíferos entre habitats

As duas espécies avaliadas variaram muito na utilização dos cinco habitats (Figura 1). Para *A. montensis* o valor original da soma dos desvios no número de capturas entre todos os habitats foi 6,70. Houve uma diferença significativa quanto à utilização dos habitats por essa espécie, pois das 10,000 aleatorizações, somente seis valores foram iguais ou maiores do que este, ($p = 0,0006$). Para *O. nigripes*, também houve diferença significativa quanto à utilização dos habitats ($p = 0,0001$). O habitat matriz sem rio foi menos utilizado por ambas as espécies, sendo que para *A. montensis* o habitat matriz sem rio foi significativamente menos utilizado em relação a todos os habitats florestais e para *O. nigripes* o habitat matriz com rio foi significativamente menos utilizado somente em relação a floresta com rio (Figura 1; Tabela 1).

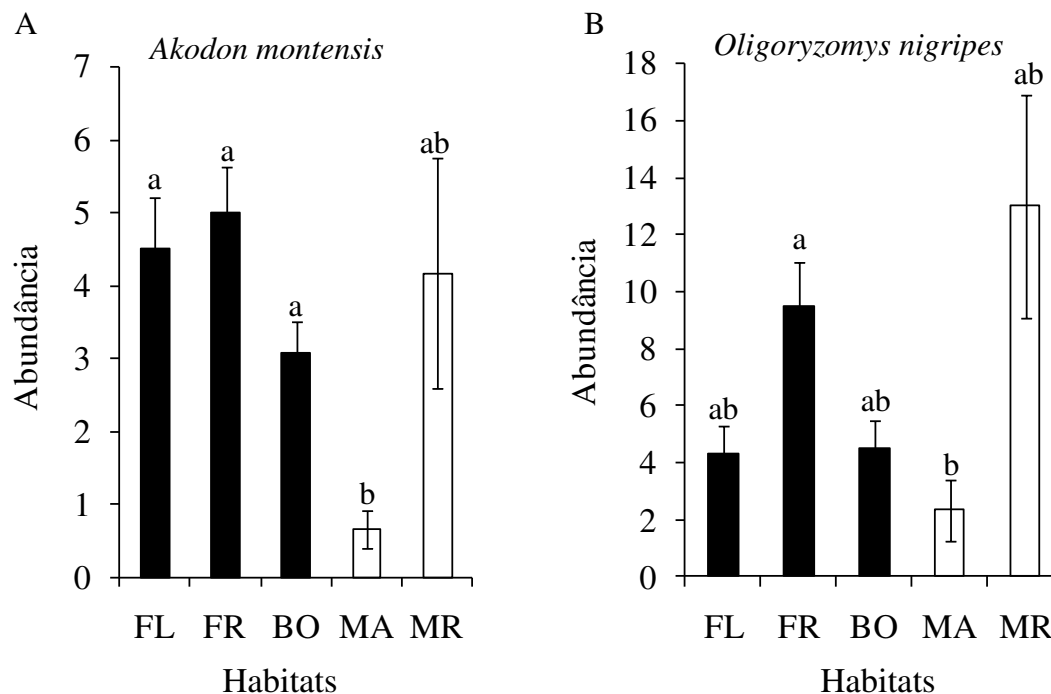


Figura 1. Média e erro padrão da abundância (número de indivíduos) de duas espécies de pequenos mamíferos generalistas de habitat *Akodon montensis* (A) e *Oligoryzomys nigripes* (B), nos cinco habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio. Barras pretas indicam ambiente de floresta e barras vazias ambiente de matriz. Linhas verticais representam \pm SE. Acima das barras de erro, letras iguais indicam ausência de diferenças significativas e letras diferentes indicam diferenças significativas entre os pares contrastados ($p < 0,05$, já considerando o ajuste pelo critério de Holm para testes múltiplos - ver tabela 1).

Tabela 1. Diferenças médias entre habitats (comparações *a posteriori*, par a par, dos resultados do delineamento em blocos) na análise da abundância de duas espécies de pequenos mamíferos generalistas de habitat *Akodon montensis* e *Oligoryzomys nigripes* em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. Habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio. p = proporção de 10,000 randomizações que tiveram um valor da diferença média igual ou mais extremo que o observado. * Resultados do critério de Holm para testes múltiplos com nível crítico $\alpha = 0,05$. Os níveis de significância observados em cada teste foram ordenados do maior para o menor sendo que os valores de significância observados devem ser menores do que o nível crítico dividido pelo número de testes realizados menos o número de testes restantes.

Espécie	Habitat	Diferença média	p	0,05/(m + i - 1)*	Significância
<i>Akodon montensis</i>	BO - MA	2,42	0,0001	0,0056	sim
	FL - MA	3,83	0,0006	0,0063	sim
	FR - MA	4,33	0,0037	0,0071	sim

	FR - BO	1,92	0,0179	0,0083	não
	MA - MR	3,50	0,0272	0,0100	não
	FL - BO	1,42	0,0791	0,0125	não
	BO - MR	1,08	0,3923	0,0167	não
	FL - FR	0,50	0,7973	0,0250	não
	FL - MR	0,33	0,8559	0,0500	não
<i>Oligoryzomys</i>					
<i>nigripes</i>	FR - MA	7,17	0,0048	0,0056	sim
	FR - BO	5,00	0,0097	0,0063	não
	BO - MR	8,50	0,0218	0,0071	não
	MA - MR	10,67	0,0328	0,0083	não
	FL - MR	8,67	0,0345	0,0100	não
	FL - FR	5,17	0,0622	0,0125	não
	FL - MA	2,00	0,1737	0,0167	não
	BO - MA	2,17	0,1934	0,0250	não
	FL - BO	0,17	0,9525	0,0500	não

A utilização da paisagem variou muito entre sexos para *A. montensis* (Figura 2). Para as fêmeas de *A. montensis* o valor original da soma dos desvios no número de capturas entre todos os habitats foi 3,45. Houve uma diferença significativa quanto à utilização dos habitats por essa espécie, pois das 10,000 aleatorizações somente 45 valores foram iguais ou maiores do que este, ($p = 0,0045$). As fêmeas utilizaram mais os habitats florestais (floresta com rio média: $2,83 \pm 0,39$ SE, $p = 0,0036$; floresta sem rio média: $2,50 \pm 0,18$ SE, $p = 0,0004$; borda média: $2,16 \pm 0,08$ SE, $p = 0,0006$) do que a matriz sem rio (média: $0,41 \pm 0,42$ SE) e mostraram serem mais seletivas na utilização de habitats do que os machos (Figura 2A e B). O habitat matriz com rio (média: $2,00 \pm 0,05$ SE) não diferiu significativamente dos habitats restantes, sendo um habitat de utilização intermediário (Tabela 2). Já os machos utilizaram mais o habitat floresta sem rio (média: $1,83 \pm 0,19$ SE) do que a matriz sem rio (média: $0,16 \pm 0,28$ SE; $p = 0,0049$), sendo os habitats restantes, habitats de utilização intermediários: floresta

com rio (média: $1,83 \pm 0,28$ SE), borda (média: $0,83 \pm 0,09$ SE) e matriz com rio (média: $1,66 \pm 0,21$ SE; Tabela 2).

Para *O. nigripes* fêmeas e machos variaram pouco na utilização de habitats (fêmeas $p = 0,0051$; machos $p \leq 0,0001$; Figura 2C e D). Entretanto, as significâncias das diferenças médias calculadas par a par foram fortuitas, pois resultaram de testes múltiplos (vários pares de habitat). Observamos que não houve diferenças significativas para as fêmeas entre os pares de habitats: matriz sem rio (média: $1,25 \pm 0,52$ SE); borda (média: $2,66 \pm 0,11$ SE); floresta sem rio (média: $2,83 \pm 0,06$ SE); floresta com rio (média: $4,33 \pm 0,51$ SE) e matriz com rio (média: $6,66 \pm 1,47$ SE; Tabela 2). Assim como para os machos: matriz sem rio (média: $1,00 \pm 0,34$ SE); floresta sem rio (média: $1,25 \pm 0,27$ SE); borda (média: $1,58 \pm 0,17$ SE); floresta com rio (média: $4,83 \pm 1,08$ SE); matriz com rio (média: $5,00 \pm 1,14$ SE; Tabela 2).

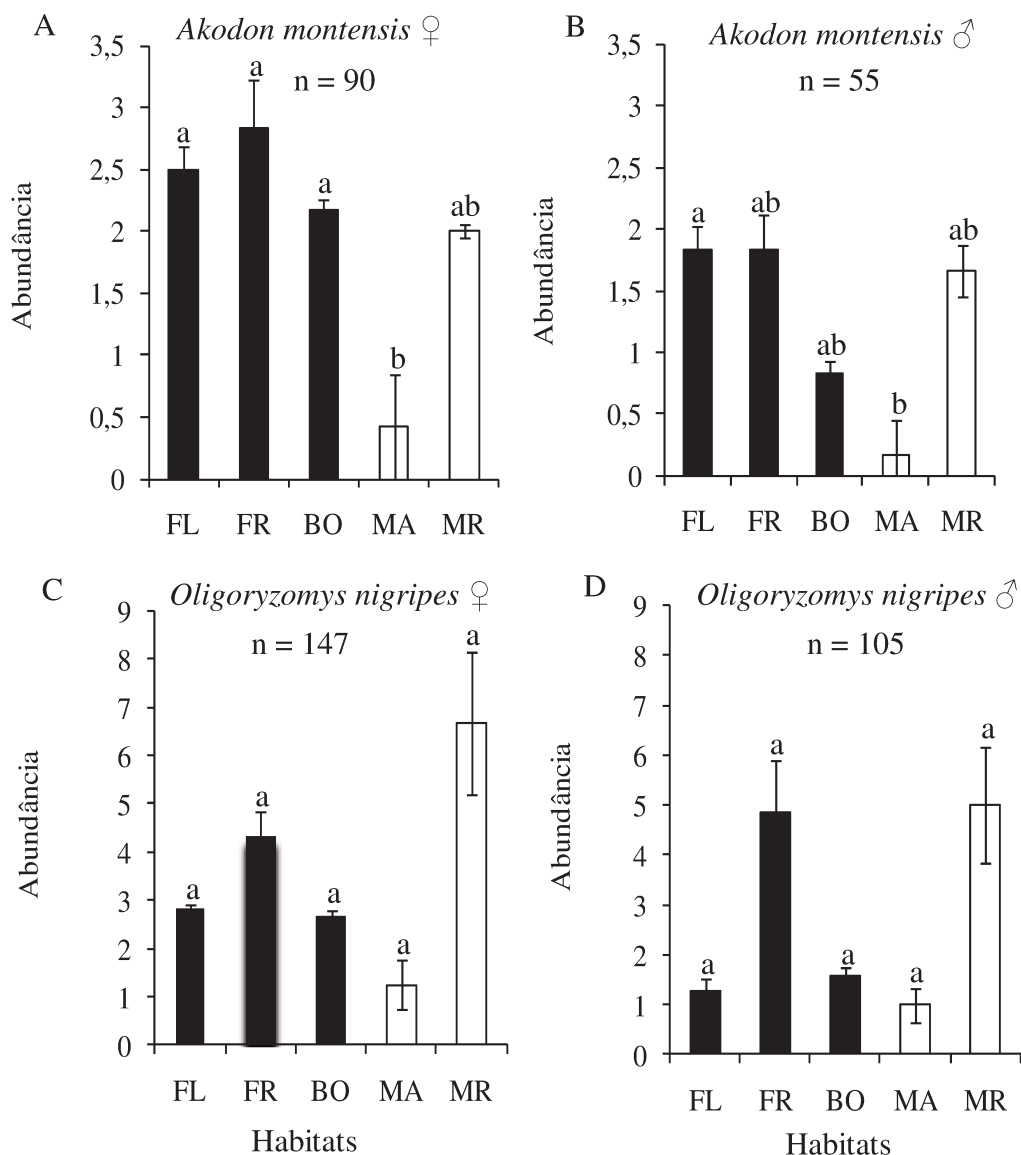


Figura 2. Média e erro padrão da abundância de duas espécies de pequenos mamíferos generalistas de habitat *Akodon montensis* e *Oligoryzomys nigripes*, nos cinco habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – Borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio, em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. Gráficos: A (fêmeas) e B (machos) representam a abundância de *A. montensis*; C (fêmeas) e D (machos) representam a abundância de *O. nigripes*. Barras pretas indicam ambiente de floresta e barras vazias ambiente de matriz. Linhas verticais representam \pm SE. Acima das barras de erro, letras iguais indicam ausência de diferenças significativas e letras diferentes indicam diferenças significativas entre os pares contrastados ($p < 0,05$, já considerando o ajuste pelo critério de Holm para testes múltiplos - ver tabela 2).

Tabela 2. Diferenças médias entre habitats (comparações *a posteriori*, par a par, dos resultados do delineamento em blocos) na análise da abundância entre machos e fêmeas duas espécies de pequenos mamíferos generalistas de habitat, *Akodon montensis* (fêmeas n = 90 e machos n = 55) e *Oligoryzomys nigripes* (fêmeas n = 147 e machos n = 105), em São Luiz do Paraitinga, SP, Brasil. Habitats: FL – floresta sem rio; FR – floresta com rio; BO – borda; MA – matriz sem rio e MR – matriz com rio. p = proporção de 10,000 randomizações que tiveram um valor da diferença média igual ou mais extremo que o observado. * Resultados do critério de Holm para testes múltiplos com nível crítico $\alpha = 0,05$. Os níveis de significância observados em cada teste foram ordenados do maior para o menor sendo que os valores de significância observados devem ser menores do que o nível crítico dividido pelo número de testes realizados menos o número de testes restantes.

Espécie Sexo	Habitat	Diferença média	p	0,05/(m + i - 1)*	Significância
<i>Akodon</i>					
<i>montensis</i> ♀	FL - MA	2,08	0,0004	0,0056	sim
	BO - MA	1,75	0,0006	0,0063	sim
	FR - MA	2,42	0,0036	0,0071	sim
	MA - MR	1,58	0,0155	0,0083	não
	FR - BO	0,67	0,2509	0,0100	não
	FL - BO	0,33	0,6186	0,0125	não
	FL - MR	0,50	0,6238	0,0167	não
	FL - FR	0,33	0,7310	0,0250	não
	BO - MR	0,17	0,8087	0,0500	não
<i>Akodon</i>					
<i>montensis</i> ♂	FL - MA	1,67	0,0049	0,0056	sim
	BO - MA	0,67	0,0072	0,0063	não
	FR - MA	1,67	0,0140	0,0071	não
	FR - BO	1,00	0,0796	0,0083	não
	MA - MR	1,50	0,0811	0,0100	não
	FL - BO	1,00	0,0950	0,0125	não
	BO - MR	0,83	0,2908	0,0167	não
	FL - MR	0,17	0,8813	0,0250	não
	FL - FR	0,00	1,0000	0,0500	não
<i>Oligoryzomys</i>					
<i>nigripes</i> ♀	FR - MA	3,08	0,0082	0,0056	não
	MA - MR	5,42	0,0305	0,0063	não
	BO - MR	4,00	0,0550	0,0071	não
	FL - MR	3,83	0,0576	0,0083	não
	FL - MA	1,58	0,1209	0,0100	não
	FR - BO	1,67	0,1461	0,0125	não

	FL - FR	1,50	0,1772	0,0167	não
	BO - MA	1,42	0,1947	0,0250	não
	FL - BO	0,17	0,9332	0,0500	não
<i>Oligoryzomys</i>					
<i>nigripes</i> ♂	FR - MA	3,83	0,0077	0,0056	não
	FL - MR	3,75	0,0176	0,0063	não
	BO - MR	3,42	0,0190	0,0071	não
	FR - BO	3,25	0,0253	0,0083	não
	FL - FR	3,58	0,0365	0,0100	não
	FL - BO	0,33	0,0365	0,0125	não
	MA - MR	4,00	0,0500	0,0167	não
	BO - MA	0,58	0,4917	0,0250	não
	FL - MA	0,25	0,7575	0,0500	não

Associação espacial

Houve maior similaridade do que o esperado entre *A. montensis* e *O. nigripes* somente para o teste de efeito da escala do habitat (IBC= 0,58; $p = 0,0011$; Tabela 3). Nos testes de associação na escala das armadilhas, a similaridade observada não diferiu do esperado caso as capturas se distribuíssem ao acaso entre armadilhas do mesmo habitat e sítio de amostragem. Isto indica que descontados os eventuais efeitos de habitat e sítios de amostragem o número de capturas de uma espécie não afetou o da outra espécie. No entanto, para a escala de habitat a similaridade na abundância de *A. montensis* e *O. nigripes* foi maior do que o esperado caso as capturas se distribuíssem ao acaso entre armadilhas de diferentes habitats. Isto indica que descontadas eventuais diferenças entre sítios de amostragem, habitats onde houve maior captura de *A. montensis* são os que tiveram maior captura também de *O. nigripes*. Sob o modelo nulo na escala do sítio de amostragem, a similaridade observada não diferiu do esperado caso as capturas se distribuíssem ao acaso entre sítios de amostragem. Isto indica que descontados os eventuais efeitos de preferência de habitats, o número de capturas de uma

espécie em cada sítio de amostragem não teve efeito perceptível sobre o número de capturas da outra espécie (Tabela 3).

Tabela 3. Simulação de diferentes modelos nulos para testar o índice de similaridade de Bray-Curtis (IBC) entre espécies, em uma hierarquia de escalas, nas quais o efeito de escalas inferiores é testado dentro das escalas superiores: 1) Armadilhas dentro de habitats e sítios de amostragem; 2) habitats dentro de sítios de amostragem e 3) sítios de amostragem dentro de habitats. O valor do índice de Bray-Curtis (IBC) para duas espécies de pequenos mamíferos generalistas de habitat *Akodon montensis* e *Oligoryzomys nigripes* foi de 0,58. IBC médio é o valor médio das aleatorizações de IBC. p = proporção de 10,000 aleatorizações que tiveram um valor de similaridade igual ou mais extremo que o observado.

Escalas	IBC médio	p
Armadilhas dentro de habitats e sítios de amostragem	0,56	0,2099
Habitats dentro de sítios de amostragem	0,48	0,0011
Sítios de amostragem dentro de habitats	0,55	0,1085

Quanto à similaridade na abundância entre fêmeas e machos de *A. montensis* houve maior similaridade do que o esperado entre os sexos somente na escala do habitat (IBC = 0,60; p = 0,0015; Tabela 4). Já para *O. nigripes* houve maior similaridade do que o esperado entre os sexos (IBC = 0,66) na escala do habitat (p = 0,0001) e na escala do sítio de amostragem (p = 0,0013; Tabela 4). Para ambas as espécies nos testes de associação na escala das armadilhas, na escala local, a similaridade observada não diferiu do esperado caso as capturas de ambos os sexos se distribuíssem ao acaso entre armadilhas do mesmo habitat e sítio de amostragem. Nos testes de associação, na escala do sítio de amostragem, a similaridade observada não diferiu do esperado caso as capturas se distribuíssem ao acaso entre armadilhas do mesmo habitat para *A. montensis*. No entanto, para *O. nigripes*, na escala do sítio de amostragem, a similaridade foi maior do que o esperado caso as capturas se distribuíssem ao acaso nas armadilhas de mesmo habitat. Isto indica que descontadas eventuais diferenças entre habitats, sítios de amostragem onde houve maior captura de fêmeas são os que tiveram também maior captura de machos de *O. nigripes* (Tabela 4).

Tabela 4. Simulação de diferentes modelos nulos utilizados para testar o índice de similaridade de Bray-Curtis (IBC) entre sexos, em uma hierarquia de escalas, nas quais o efeito de escalas inferiores é testado dentro das escalas superiores: 1) Armadilhas dentro de habitats e sítios de amostragem; 2) habitats dentro de sítios de amostragem e 3) sítios de amostragem dentro de habitats. O valor do índice de Bray-Curtis (IBC) para fêmeas (♀ n = 90) e machos (♂ n = 55) de *Akodon montensis* foi de 0,60; para fêmeas (♀ n = 147) e machos (♂ n = 105) de *Oligoryzomys nigripes* foi de 0,66. IBC médio é o valor médio das aleatorizações de IBC. p = proporção de 10,000 aleatorizações que tiveram um valor de similaridade igual ou mais extremo que o observado.

Espécies	Escalas	IBC médio	p
<i>Akodon montensis</i> ♀ - ♂	Armadilhas dentro de habitats e sítios de amostragem	0,6068	0,6056
	Habitats dentro de sítios de amostragem	0,4736	0,0015
	Sítios de amostragem dentro de habitats	0,5543	0,1067
<i>Oligoryzomys nigripes</i> ♀ - ♂	Armadilhas dentro de habitats e sítios de amostragem	0,6069	0,0740
	Habitats dentro de sítios de amostragem	0,4528	0,0001
	Sítios de amostragem dentro de habitats	0,5466	0,0013

Discussão

Uso de habitats e associação espacial entre espécies

No nosso estudo, observamos que a matriz contém habitats de qualidades diferentes até mesmo para espécies generalistas de habitat. Nossos resultados mostraram que *A. montensis* e *O. nigripes* foram menos abundantes no habitat matriz sem rio. A matriz de pasto sem rio é um habitat inóspito (menos propício) para espécies de pequenos mamíferos generalistas de habitat. Esses resultados indicam que mesmo espécies generalistas de habitat são negativamente afetadas pela fragmentação em escala de habitat. Estes resultados indicam também que em paisagens altamente fragmentadas, mesmo espécies teoricamente mais resistentes a alterações do habitat, como *A. montensis* e *O. nigripes*, por serem generalistas de habitat, são mais abundantes em habitats mais favoráveis como os florestais (e.g. fragmentos mesmo que em tamanhos pequenos) e em matrizes heterogêneas (e.g. matriz com rio). Porém,

estas espécies podem utilizar, em densidades mais baixas, habitats menos favoráveis (e.g. matriz sem rio). De fato, a heterogeneidade da matriz na paisagem fragmentada parece favorecer a abundância de *A. montensis* e *O. nigripes* em outras regiões da Floresta Atlântica, sendo que ambas as espécies são mais abundantes em habitats antropogênicos (monoculturas de *Eucalyptus* spp., *Pinus* spp., áreas rurais, áreas de agricultura e pasto abandonado) do que em remanescentes florestais (Umetsu et al. 2008; Naxara 2008). Entretanto, naqueles locais a heterogeneidade da matriz e a proximidade dos remanescentes florestais propiciaram a utilização de diversos tipos de cobertura da vegetação, sendo que cada espécie exhibe possivelmente diferentes respostas a cada uma delas (Bender e Fahrig 2005). Naquele caso, o mosaico de habitats presente na paisagem, criado pela heterogeneidade da matriz e a não-divisão da paisagem, propiciou a utilização de toda a paisagem. Diferentemente no nosso estudo, houve uma maior abundância nos habitats florestais e na matriz com rio do que nos habitats restantes. Além disso, houve menor número de capturas em um único habitat, a matriz de pasto sem rio. Esse habitat em particular causou a divisão da paisagem. Criou-se, portanto, um mosaico de habitats diferenciados devido a existência de habitats qualitativamente diferentes em uma paisagem heterogênea e dividida.

Neste estudo, *A. montensis* foi mais abundante nos habitats florestais do que na matriz sem rio. Já *O. nigripes* utilizou vários tipos de habitats indicando menor preferência por habitats específicos (florestais ou abertos). Em geral, *A. montensis* utiliza frequentemente habitats florestais e ecótonos de floresta e campos abertos, já *O. nigripes* utiliza campos cultivados, bordas de floresta e florestas com crescimento secundário (Eisenberg e Redford 1999). O padrão de utilização diferenciado de ambas as espécies pode estar também relacionado com a amplitude de distribuição geográfica de cada espécie. *A. montensis* possui

1/3 da extensão da distribuição geográfica de *O. nigripes* (Eisenberg e Redford 1999; Bonvicino et al. 2008). *Oligoryzomys nigripes* é capaz de ocupar diferentes tipos de habitats o que permite a essa espécie possuir ampla distribuição geográfica quando comparado a *A. montensis*.

Neste estudo *A. montensis* e *O. nigripes* apresentaram similaridade de uso de habitat, resultando em uma associação espacial na escala dos habitats. Ambas as espécies foram afetadas por processos que ocorrem na escala do habitat. Esta associação espacial não diferiu do esperado sob os cenários nulos de falta de interação na escala local, da armadilha, ou de agregação/segregação na escala da paisagem (entre sítios de amostragem). Já na escala intermediária (habitat) as espécies tendem a utilizar de maneira similar os habitats mais do que o esperado ao acaso, o que pode se dever a preferências compartilhadas de habitat. Este padrão também foi observado em floresta de galeria no Rio de Janeiro, onde *A. cursor*, espécie congênere de *A. montensis*, e *O. nigripes* tendem a ocupar os mesmos habitats (Gentile e Fernandez 1999). Além disso, as espécies avaliadas possuem tamanhos médios corporais pequenos: 27 g para *A. montensis* e 18 g para *O. nigripes* (dados deste estudo). De acordo com seus pequenos tamanhos corporais e capacidades de deslocamento limitadas, deslocam-se possivelmente pouco na paisagem de estudo (área de vida < 0,5 ha para a maioria dos roedores da Floresta Atlântica – Bergallo e Magnusson 2004). Essa baixa capacidade de deslocamento faz com que sejam afetadas por características como estrutura da vegetação e disponibilidade de alimento presentes na escala do habitat. Este mesmo padrão também foi observado para aves na Floresta Atlântica, onde espécies com áreas de vida maiores são afetadas por características da paisagem em escalas espaciais maiores do que espécies com áreas de vida menores (Boscolo e Metzger 2009).

Uso de habitats e associação espacial entre sexos

Nossos resultados mostraram que para *A. montensis* fêmeas são mais seletivas do que machos quanto ao uso de habitats e são mais abundantes em habitats florestais do que na matriz sem rio. Já os machos desta espécie são menos seletivos quanto ao uso de habitats utilizando tanto habitats abertos e florestais intermediariamente. Estes padrões corroboram estudos realizados com espécies do gênero *Akodon* (*A. cursor* - Gentile et al. 1997; *A. olivaceous* - Fulk 1975; *A. azarae* - Bonaventura et al. 1992), os quais sugerem que machos possuem maior área de vida do que fêmeas, especialmente durante a estação reprodutiva. A menor área de vida de fêmeas de pequenos mamíferos está geralmente relacionada à provável defesa de locais de nidificação e de sua prole contra potenciais intrusos que cometem infanticídios (Wolff 1993). Entretanto, o tamanho da área provavelmente defendida pode variar de acordo com a densidade populacional, disponibilidade de alimento, abrigo e proximidade de indivíduos com diferentes graus de parentesco (Wolff 1993; Ostfeld 1985; Bergallo e Magnusson 2004). No nosso estudo, fêmeas de *A. montensis* foram mais abundantes em habitats florestais. Por estes possuírem visivelmente maior cobertura de dossel e vegetação arbustiva quando comparados aos habitats de matriz, estes habitats devem propiciar maiores oportunidades de abrigo, evitando assim riscos quanto à predação e infanticídio, o que também foi registrado para roedores de deserto (Brown 1989). No nosso estudo fêmeas e machos de *A. montensis* foram afetados por processos que ocorrem na escala do habitat. Nesta escala intermediária fêmeas e machos tendem a utilizar de maneira similar os habitats mais do que o esperado ao acaso. A similaridade na utilização de habitats mais favoráveis (e.g. florestais), pode se dever a disponibilidade de fêmeas nestes locais. Habitats

florestais possivelmente propiciam maior oferta de recursos alimentares e abrigo para a prole quando comparados aos habitats de matriz aumentando assim a presença de fêmeas em período reprodutivo e a atração de machos para estes locais. Isso levaria a uma maior similaridade na abundância de fêmeas e de machos nestes habitats.

Por outro lado, para *O. nigripes*, nossos resultados indicam que não houve diferenças na utilização de habitats tanto para machos quanto para fêmeas. Ambos os sexos utilizaram igualmente todos os habitats disponíveis na paisagem. Isto sugere que para esta espécie o risco de forragear, acasalar e nidificar em habitats alterados abertos (e.g. matriz de pasto) onde geralmente a predação é maior (Moenting e Morris 2006) pode ser recompensado pela maior oferta de alimento na forma de gramíneas, sendo que para esta espécie sementes pequenas ($\leq 2,5$ mm - Vieira et al. 2006), além de folhas e raízes são responsáveis por 95,1% da sua dieta (Talamoni et al. 2008). Este padrão também foi observado para gerbis granívoros de deserto em Israel, para os quais a falta de abrigo (vegetação arbustiva) e o maior risco de predação podem ser recompensados pelo aumento na disponibilidade de alimento (Koltier e Blaustein 1995).

Além disso, no nosso estudo houve maior similaridade entre a abundância de fêmeas e de machos de *O. nigripes* nas armadilhas do que o esperado se houvesse independência no número de capturas na escala de habitats e de sítios de amostragem. Ambos os sexos foram afetados por processos que ocorrem em escalas intermediárias (habitats) e grandes (sítios de amostragem). Na escala do sítio de amostragem, a similaridade na abundância de ambos os sexos em determinados sítios de amostragem depende das taxas de extinções populacionais locais e da acessibilidade dos indivíduos aos fragmentos na paisagem (Hanski 1994; Lindenmayer et al. 1999). Na área de estudo, a ausência de habitats como a matriz com rio em

alguns sítios de amostragem pode diferenciá-los quanto a possibilidade de conexão entre fragmentos fazendo com que alguns sítios de amostragem sejam mais utilizados por ambos os sexos do que outros. A similaridade na utilização da paisagem em escalas médias e grandes além da ampla distribuição geográfica da espécie indica uma maior plasticidade comportamental tanto de fêmeas como de machos de *O. nigripes* frente à fragmentação florestal.

Neste estudo, para ambas as espécies e sexos de cada espécie não houve evidências de segregação ou associação espacial por processos que ocorrem na menor escala espacial (armadilha). Não houve segregação ou agregação de indivíduos na escala das armadilhas. Isso indica que possivelmente indivíduos de *A. montensis* e *O. nigripes* não interagem diretamente. Indícios de falta de interações negativas entre *A. montensis* e *O. nigripes* na escala das armadilhas também foram observados em Mata de Araucária, no extremo sul do bioma Mata Atlântica, embora variações temporais ou em diferentes escalas espaciais não tenham sido avaliadas (Dalmagro e Vieira 2005). A falta de interações positivas ou negativas entre as duas espécies na escala da armadilha pode ocorrer devido a diferenças ecológicas na dieta e na locomoção. Portanto, as respostas das espécies a fragmentação florestal varia entre espécies e sexos, entre escalas espaciais e pode ser fortemente dependente do padrão de fragmentação. Em paisagens heterogêneas e divididas, espécies generalistas de habitat podem ser negativamente afetadas pela fragmentação florestal da mesma maneira do que as espécies especialistas.

Conclusões

Nossos resultados indicam que pequenos mamíferos generalistas de habitat, como *A. montensis* e *O. nigripes*, embora sejam abundantes em paisagens fragmentadas e usam diferentes habitats, ainda mostram preferência por habitats com elementos arbóreos ou arbustivos, em detrimento de habitats campestres antropizados, como pastos limpos. Isto sugere que em paisagens altamente fragmentadas e divididas até mesmo espécies generalistas de habitat, necessitam de habitats florestais, mesmo estes estando em diferentes estágios sucessionais, e não divididos para ocorrer. Isso porque são menos abundantes em habitats altamente alterados. *Akodon montensis* mostrou maior seletividade por habitats florestais do que *O. nigripes*, além de ambas as espécies possuírem maior similaridade de abundância na utilização da paisagem na escala do habitat. A similaridade interespecífica ocorreu em escala intermediária (habitat) adequando-se possivelmente a dieta onívora e a baixa capacidade de deslocamento de ambas as espécies.

A abundância de fêmeas e de machos nos diferentes habitats variou entre espécies, sendo que para *A. montensis*, fêmeas utilizaram mais os habitats florestais devido possivelmente a maior disponibilidade de recursos enquanto que machos utilizaram amplamente a paisagem. Para *O. nigripes*, ambos os sexos utilizaram amplamente a paisagem, mostrando o potencial de plasticidade comportamental dessa espécie em paisagens altamente fragmentadas. A similaridade entre sexos de ambas as espécies ocorreu na escala do habitat e para *O. nigripes* também na escala do sítio de amostragem. As diferenças observadas nos padrões de similaridade em diversas escalas espaciais salientam a razão porque modelos em múltiplas escalas são mais acurados e apresentam mais alta explanação na variância de processos ecológicos do que uma única escala espacial. O manejo de paisagens heterogêneas e

divididas requer a avaliação de processos ecológicos em diversas escalas espaciais, a preservação de fragmentos florestais e a existência de matrizes heterogêneas permeáveis, como a matriz com rio, as quais poderão funcionar como habitats potenciais, diminuindo a divisão da paisagem e facilitando a utilização de toda a paisagem pelas espécies generalistas de habitats.

Referências bibliográficas

- Addicott JF, Alho JM, Antolin MF, Padilla DK, Richardson JS, Soluk DA (1987) Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49:340-346
- Aguirre GH (2008) Caracterização da vegetação arbustivo-arbórea de fragmentos de Floresta Ombrófila Densa Montana. Dissertação, Universidade Estadual de Campinas
- Andrén H (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355-366
- Animal Care and Use Committee (1998) Guidelines for the capture, handling and care of mammals as approved by the American Society of Mammalogists. *Journal of Mammalogy* 79:1416-1431
- Becker CG (2007) Desconexão de habitats e o declínio global de anfíbios. Dissertação, Universidade Estadual de Campinas
- Bender DJ, Fahrig L (2005) Matrix structure obscures the relationships between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86:1023-1033
- Bergallo HG, Magnusson WE (2004) Factors affecting the use of space by two rodent species in Brazilian Atlantic forest. *Mammalia* 68:121-132

- Bonaventura SM, Kravetz FO, Suarez OV (1992) The relationship between food availability, space use and territoriality in *Akodon azarae* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalia* 56:407-417
- Bonvicino CR, Lindbergh SM, Maroja LS (2002) Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic Forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Brazilian Journal of Biology* 62:764-774
- Bonvicino CR, Oliveira JA, D'Andrea PS (2008) Guia dos roedores do Brasil, com chave para gêneros baseados em caracteres externos. Centro Pan-Americano de Febre Aftosa OPAS/OMS, Rio de Janeiro
- Boscolo D, Metzger JP (2009) Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology* 24:907-918
- Bright PW (1993) Habitat fragmentation: problems and predictions for British mammals. *Mammal Review* 23:101-111
- Brown JS (1989) Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59:1-20
- Dalmagro A, Vieira EM (2005) Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria Forest in Southern Brazil. *Austral Ecology* 30:353-362
- D'Andrea PS, Gentile R, Cerqueira R, Grelle CEV, Horta C, Rey L (1999). Ecology of small mammals in a Brazilian rural area. *Revista Brasileira de Zoologia* 16:611-620
- Eisenberg JF, Redford KH (1999) Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. University of Chicago Press, Chicago
- Emmons LH, Feer F (1997) Neotropical rainforest mammals. A field guide. The University of Chicago Press, Chicago

- Fonseca GAB, Kierulff MCM (1988) Biology and natural history of Brazilian Atlantic Forest small mammals. *Bulletin of the Florida State Museu Biological Sciences* 34:99-152
- Fonseca GAB, Hermann G, Leite Y LR., Mittermeier RA, Rylands AB, Paton JL (1996) Lista anotada dos mamíferos do Brasil. *Occasional Papers in Conservation Biology* 4:1-38
- Fulk GW (1975) Population ecology of rodents in the semiarid shrublands of Chile. *Occasional Papers The Museum Texas Tech University* 33:1-40
- Gaulin SJC, Fitzgerald RW (1988) Home range size as a predictor of mating systems in *Microtus*. *Journal of Mammalogy* 69:311-319
- Gentile R, D'Andrea PS, Cerqueira R (1997) Home range of *Philander frenata* and *Akodon cursor* in a Brazilian Restinga (Coastal Shrubland). *Mastozoologia Neotropical* 4:105-112
- Gentile R, Fernandez FAS (1999) A field comparison of two capture-mark-recapture estimators of small mammal populations. *Revista Brasileira de Zoologia* 16:1109-1114
- Graipel ME, Miller PRM, Glock L (2003) Padrão de atividade de (*Akodon montensis*) e (*Oryzomys russatus*) na Reserva Volta Velha, Santa Catarina, Sul do Brasil. *Mastozoologia Neotropical* 10: 255-260
- Grelle CEV (1996) Análise tridimensional de uma comunidade de pequenos mamíferos. Dissertação. Universidade Federal de Minas Gerais
- Halliday TR (1996) Amphibians. In: Sutherland WJ (ed) *Ecological Census Techniques: a handbook*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 205-216
- Hanski I (1994) A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63:151-162

- Hargis CD, Bissonette J, Turner DL (1999) The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology* 36:157-172
- Henriques RPB, Alho CJR (1991) Microhabitat selection by two rodent species in the cerrado of Central Brazil. *Mammalia* 55:49-56
- Holm S (1979) A simple sequential rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6:65-70
- Iriarte JA, Contreras LC, Jaksic FM (1989) A long-term study of a small-mammal assemblage in the Central Chilean matorral. *Journal of Mammalogy* 70:79-87
- Kotliar NB, Wiens JA (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253-260
- Kotliar BP, Blaustein L (1995) Titrating food and safety in a heterogeneous environment: when are the risky and safe patches of equal value? *Oikos* 74:251-258
- Lacher TE, Mares MA, Alho CJR (1989) The structure of a small mammal community in a Central Brazilian savanna. In: Redford KH, Eisenberg JF (eds) *Advances in Neotropical Mammalogy*. The Saindhill Crane Press, Gainesville, pp 137-162
- Leiner NO, Silva WR (2009) Territoriality in females of the slender opossum (*Marmosops paulensis*) in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 25:671-675
- Lindenmayer DB, McCarthy MA, Pope ML (1999) Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *Oikos* 84:99-109
- Magnusson WE, Francisco AL, Sanaiotti TM (1995) Home-range size and territoriality in *Bolomys lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savannah. *Journal of Tropical Ecology* 11:179-188

- Manly BFJ (2000) Statistics for environment science and management. West Inc., Cheyenne
- Mares MA, Ernest KA, Gettinger DD (1986) Small mammal community structure and composition in the Cerrado province of central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 2:289-300
- Moenting A, Morris DW (2006) Disturbance and habitat use: is edge more important than area? *Oikos* 115:23-32
- Moore N, Whiterow A, Kelly P, Garthwaite D, Bishop J, Langton S, Cheeseman C (1999) Survey of badger *Meles meles* damage to agriculture in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* 36:974-988
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32:786-792
- Naxara LRC (2008) Importância dos corredores ripários para a fauna – pequenos mamíferos em manchas de floresta, matriz do entorno e elementos lineares em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica. Dissertação, Universidade de São Paulo
- Oliveira JA, Bonvicino C (2006) Ordem Rodentia. In: Reis N, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (eds) Mamíferos do Brasil. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, pp 347-424
- Opdam P (1991) Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding birds studies. *Landscape Ecology* 5:93-106
- Ostfeld RS (1985) Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalist* 126:1-15
- Pardini R (2004) Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 13:2567-2586

- Pereira LA, Chagas WA, Costa JE (1993) Ecologia de pequenos mamíferos silvestres da Mata Atlântica, Brasil. I. Ciclos reprodutivos de (*Akodon cursor*), (*Nectomys squamipes*) e (*Oryzomys nigripes*) (Rodentia, Cricetidae). Revista Brasileira de Zoologia 10:389-398
- Paglia AP, De Marco PJr, Costa FM, Pereira RF, Lessa G (1995) Heterogeneidade estrutural e diversidade de pequenos mamíferos em um fragmento de mata secundária de Minas Gerais, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 12:67-79
- Paise G (2005) A Influência do clima e da disponibilidade de recursos alimentares em uma comunidade de pequenos mamíferos no sul do Brasil. Dissertação, Universidade do Vale do Rio dos Sinos.
- Pianka ER (1973) The structure of lizard communities. Annual Review Ecological Systems 4:53-74
- Pires AS, Fernandez FAS, Freitas D (1999) Patterns of use of space by *Micoureus demerarae* (Marsupialia: Didelphidae) in a fragment of Atlantic Forest in Brazil. Mastozoologia Neotropical 6:5-12
- Pires AS, Lira PK, Fernandez FAS, Schittini GM, Oliveira LC (2002) Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. Biological Conservation 108:229-237
- Quadros J, Cáceres NC (2001) Ecologia e conservação de mamíferos na Reserva Volta Velha, Estado de Santa Catarina, Brasil. Acta Biologica Leopoldensia 23:213-224
- Radambrasil – Ministério de Minas e Energia (1983) Projeto Radambrasil: Levantamento de Recursos Naturais. IBGE, Brasília

- SIGRH (2008) Sistema de Informações para o Gerenciamento de Recursos Hídricos do Estado de São Paulo. Disponível em <http://www.sigrh.sp.gov.br> (acessado em 01 de Março de 2008)
- Simon JL (1997) Resampling: The New Statistics, Resampling Stats Inc., Arlington
- Stallings JR, Fonseca GAB, Pinto LPS, Aguiar LMS, Sábato EL (1991) Mamíferos do Parque Florestal Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 7:663-677
- Talamoni SA, Dias MM (1999) Population and community ecology of small mammals in southeastern Brazil. *Mammalia* 63:167-181
- Talamoni SA, Couto D, Cordeiro Júnior DA, Diniz FM (2008) Diet of some species of Neotropical small mammals. *Mammalian Biology* 73:337-341
- Urbina-Cardona JN, Olivares-Pérez M, Reynoso VH (2006) Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 32:61-75
- Umetsu F, Pardini, R (2007) Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats – evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology* 22:517-530
- Umetsu F, Metzger JP, Pardini R (2008) Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography* 31:359-370
- Valentin JL (2000) *Ecologia Numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos*. Interciência, Rio de Janeiro

- Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro
- Vieira EM, Marinho Filho J (1998) Pre and Post-Fire habitats utilization by rodents of Central Brazil. *Biotropica* 30: 491-496
- Vieira EM, Monteiro-Filho ELA (2003) Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain Forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:501-507
- Vieira EM, Paise G, Damasceno PH (2006) Feeding of small rodents on seeds and fruits: a comparative analysis of three species of rodents of the Araucaria forest, southern Brazil. *Acta Theriologica* 51:311-318
- Vieira MV (2003) Seasonal niche dynamics in coexisting rodents of the Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:7-15
- Vitt LJ, Zani PA (1998) Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest in the northern Amazon of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14:63-86
- Wijesinghe MR, Brooke ML (2005) Impact of hábitat disturbance on the distribution of endemic species of small mammals and birds in a tropical rain forest in Sri Lanka. *Journal of Tropical Ecology* 21:661-668
- Wolff JO (1993) Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68:364-370
- Zar JH (1996) Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey

Conclusão Geral

No presente estudo, observamos que a matriz de habitats que cerca os fragmentos florestais de Mata Atlântica é heterogênea e variável quanto à estrutura da vegetação, sendo que um dos elementos, que é a matriz de pasto sem rio, é particularmente inóspito aos pequenos mamíferos. Diferentemente do padrão proposto pelo tradicional modelo de fragmentação, baseado na teoria de biogeografia de ilhas, no qual os fragmentos florestais são considerados como ilhas dentro de uma matriz não habitável, a paisagem de estudo mostrou possuir um gradiente espacial de habitats que variam nas condições de alteração da paisagem. Atributos da comunidade, de grupos de espécies e de espécies de pequenos mamíferos responderam a esta heterogeneidade.

Em paisagens severamente fragmentadas, como no local de estudo, o habitat matriz de pasto sem rio mostrou ser inóspito tanto para a comunidade de pequenos mamíferos quanto para as guildas de espécies florestais e generalistas de habitat. A guilda de espécies florestais possivelmente seja a guilda mais negativamente afetada pela fragmentação devido aos seus requerimentos ecológicos específicos e a intolerância a habitats extremamente alterados. Diferentemente da matriz sem rio, a matriz de pasto com rio, que é uma parte da matriz, é um habitat possivelmente permeável e/ou possibilita a permanência da comunidade de pequenos mamíferos, pois se assemelha aos habitats florestais quanto à abundância, riqueza, diversidade e composição de pequenos mamíferos. Entretanto, isto não significa que a matriz com rio possa substituir um habitat florestal original. A presença de pequenos mamíferos na matriz com rio foi possivelmente temporária. A função de corredores de fauna e a permanência das espécies na matriz com rio ainda precisam ser avaliadas.

Além da diferenciação de habitats na paisagem, a estrutura dos micro-habitats variou intensamente dentro de uma escala local de poucas centenas de metros. Isso ocorreu devido à modificação de habitats florestais para matrizes não florestadas. Observamos que a matriz do entorno dos fragmentos é um ambiente heterogêneo quanto a características de habitat e de micro-habitat, sendo que a matriz com rio possui complexidade estrutural da vegetação intermediária e diferencia-se dos habitats extremos da vegetação: matriz sem rio e habitats florestais. A presença de rios na matriz de pasto propiciou um micro-habitat mais complexo estruturalmente e, portanto, menos inóspito e mais favorável para as espécies de pequenos mamíferos em relação à matriz sem rio. No local de estudo, além da matriz com rio, devem existir outros habitats intermediários quanto à estrutura da vegetação como capoeiras resultantes de pastos abandonados, embora não tenham sido avaliados neste estudo. Apesar de existir variação na estrutura da vegetação entre habitats florestados e a matriz, nossos resultados sugerem que em pequenos fragmentos secundários de Floresta Atlântica não há um efeito de borda claro sobre a estrutura da vegetação florestal. A similaridade na complexidade da vegetação florestal entre os habitats borda, floresta com rio e floresta sem rio, deve-se possivelmente ao longo histórico de desmatamento da Floresta Atlântica e a elevada taxa de alteração e degradação ambiental atual.

Além disso, encontramos evidências de um alto grau de especificidade de micro-habitats, pelas espécies de pequenos mamíferos, previsíveis pelos padrões de ocorrência em macro-habitats tanto por espécies florestais quanto espécies de áreas abertas. Já as espécies generalistas de habitat, neste estudo, podem ser consideradas especialistas de micro-habitats com complexidade estrutural da vegetação intermediária devido possivelmente ao fato de serem essencialmente florestais, mas com tolerância a estágios sucessionais florestais iniciais e

por serem competitivamente inferiores as espécies especialistas de florestas maduras. A habilidade demonstrada pela guilda de espécies generalistas em utilizar micro-habitats intermediários propicia a utilização de habitats antrópicos alterados, desde que estes possuam algum grau de complexidade estrutural.

Encontramos evidências que a matriz contém habitats de qualidades diferentes até mesmo para espécies generalistas de habitat. A matriz de pasto sem rio é um habitat inóspito para espécies de pequenos mamíferos generalistas de habitat como *Akodon montensis* e *Oligoryzomys nigripes*. A matriz de pasto sem rio causou a divisão da paisagem. Criou-se, portanto, na área de estudo, um mosaico de habitats diferenciados devido à existência de habitats qualitativamente diferentes em uma paisagem heterogênea e dividida. *Akodon montensis* e *O. nigripes* assim como ambos os sexos foram afetados por processos que ocorreram na escala intermediária, de habitat, não sendo afetados por escalas menores, da armadilha. Este resultado está de acordo com seus pequenos tamanhos corporais e capacidades de deslocamento limitadas sendo ambas as espécies afetadas por características como estrutura da vegetação e possivelmente disponibilidade de alimento presentes na escala do habitat. Além disso, fêmeas e machos de *O. nigripes* foram afetados por processos que ocorrem em escala maior, a dos sítios de amostragem. Isso indica que embora pequenos mamíferos possuam pequenas áreas de vida também são influenciados por processos ecológicos em grandes escalas, como extinções populacionais locais e diferenças de acessibilidade aos fragmentos. Tais padrões revelam que para se ter um entendimento da dinâmica de uso da paisagem é importante realizar avaliações em diferentes escalas espaciais.

Dessa maneira, nós sugerimos que em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica ocorra um aumento na fiscalização do cumprimento da lei de proteção aos habitats ripários

para que ocorra a preservação de matrizes ripárias e aumente a conectividade de habitats florestais na escala da paisagem. Sugerimos também que matrizes heterogêneas e não divididas, formadas por diferentes tipos de micro-habitats, preferencialmente micro-habitats com estruturas florestais sejam mantidas e priorizadas, pois possibilitarão a manutenção da diversidade de pequenos mamíferos na paisagem fragmentada. Plantios de monoculturas florestais nativas, conservação de árvores ao longo de cercas em pastagens, manutenção de árvores e arbustos para sombreamento de cultivos agrícolas, preservação da vegetação natural em estágio intermediário de regeneração, assim como, a preservação da vegetação arbórea em matrizes ripárias são ações de manejo que favorecem a conexão da paisagem e a conservação de pequenos mamíferos.