**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Co-ocorrência, interações tróficas e distribuição potencial da onça-pintada
(*Panthera onca*) no bioma Amazônia**

Francesca Belem Lopes Palmeira

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora em
Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção em:
Conservação de Ecossistemas Florestais

**Piracicaba
2015**

Francesca Belem Lopes Palmeira
Bióloga

Co-ocorrência, interações tróficas e distribuição potencial da onça-pintada (*Panthera onca*) no bioma Amazônia

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientadora:

Profa. Dra. **KATIA MARIA PASCHOALETTO MICCHI DE BARROS FERRAZ**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora em
Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção em:
Conservação de Ecossistemas Florestais

Piracicaba
2015

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP**

Palmeira, Francesca Belem Lopes

Co-ocorrência, interações tróficas e distribuição potencial da onça-pintada (*Panthera onca*) no bioma Amazônia / Francesca Belem Lopes Palmeira. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2015.
135 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2015.

1. Controle *top-down* 2. Co-ocorrência 3. Distribuição potencial 4. Liberação mesopredador 5. Predador de topo 6. Rede trófica I. Título

CDD 639.979
P172c

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Aos filhotes...

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Katia Maria P. M. B. Ferraz, que me resgatou do campo e ofereceu esta oportunidade dentro do seu projeto de modelagem de distribuição de felídeos neotropicais, possibilitando o meu ingresso no Doutorado.

Ao meu amor Cristiano, pelo companheirismo e pelas sugestões a cada etapa deste estudo. Foi o responsável pelo trabalho de campo apresentado no Capítulo 2 (Projeto “Jaguar Jurena”) e, por dois anos consecutivos (2010 e 2011), instalou e vistoriou sozinho todas as armadilhas fotográficas. Triou as fotografias, organizou o banco de dados em planilhas sistematizadas, elaborou as ilustrações das espécies de felídeos y otras cositas más...

À Liz Claiborne Art Ortenberg Jaguar Small Grant da Panthera Foundation, ao People’s Trust for Endangered Species (PTES), ao Jaguar Conservation Program da Wildlife Conservation Society (WCS) pelo fundo concedido e à Idea Wild por ceder parte das armadilhas fotográficas ao Projeto “Jaguar Juruena”.

Ao Projeto Poço de Carbono Florestal da Peugeot-Citröen e do Office National des Forêts (ONF Brasil e ONF International) que autorizou e apoiou a realização do Projeto “Jaguar Juruena” na Fazenda São Nicolau.

A todos os funcionários da ONF Brasil e da Fazenda São Nicolau pela ajuda em todas as questões logísticas necessárias para a realização do trabalho de campo do Projeto “Jaguar Juruena”.

À CAPES pela bolsa concedida.

Ao SISBIOTA/CNPq e à FAPESP pelo apoio ao projeto temático “Predadores de topo” (FAPs N°. 47/2010 / Processo CNPq 563299/2010-0) do qual o Capítulo 4 faz parte.

Ao CENAP/ICMBio, especialmente ao Dr. Ronaldo G. Morato, pela gentileza em ceder o banco de dados e a todos os pesquisadores citados na lista de colaboradores do Plano de Ação Nacional (PAN) da onça-pintada (vide Apêndice B do Capítulo 4) que, generosamente, autorizaram o uso dos seus dados.

Ao colega Lucas G. da Silva, pelo altruísmo em ceder parte do banco de dados compilado ao longo do seu doutorado e utilizado no Capítulo 4.

Aos Profs. PC, Paulo Inácio e Miltinho pelas sugestões durante o meu exame de qualificação que contribuíram para o enriquecimento deste estudo.

Ao Prof. Miúdo pelas sugestões e por esclarecer algumas dúvidas no Capítulo 3.

À secretária do Programa de Recursos Florestas da EALQ/USP Giovana, profissional sempre disposta a ajudar, mas também, amiga, conselheira e psicóloga de plantão.

Aos colegas do LEMaC e LMQ pelas conversas, esclarecimento de dúvidas e repasse de bibliografias, especialmente às gateiras Érica, Maísa e Renata.

Aos familiares, especialmente, minha mãe Benvida B. Lopes, minha irmã Julia B. L. Palmeira e os sogros Ana Maria T. Trinca e Walter Trinca pelo apoio fraternal e incondicional ao longo de todas as nossas aventuras.

Aos amigos Camila e Cêe, pelas sugestões valiosas ao longo de todo o meu o percurso na Biologia.

Aos amigos Elisangela e Normando pelas inúmeras visitas que nos fizeram durante a nossa estadia em Piracicaba e por estarem presentes em muitos momentos importantes da minha vida.

“... every interpretation of any observation always requires a model, that is, a simplification of the system, so that everybody who offers an explanation of anything has in fact a model, whether he or she knows it or not.”

KÉRY, M.; SCHAUB, M. Bayesian population analysis using WinBugs: a hierarchical perspective, p. 24, 2012.

SUMÁRIO

RESUMO.....	11
ABSTRACT.....	13
1 INTRODUÇÃO.....	15
Referências.....	20
2 CO-OCORRÊNCIA ESPAÇO-TEMPORAL DA ONÇA-PINTADA COM ESPÉCIES DE MESOPREDADORES.....	23
Resumo.....	23
Abstract.....	23
2.1 Introdução.....	24
2.2 Material e Métodos.....	26
2.2.1 Área de estudo.....	26
2.2.2 Armadilhamento fotográfico.....	27
2.2.3 Modelo de co-ocorrência.....	29
2.2.4 Padrão e sobreposição de atividade.....	35
2.3 Resultados.....	36
2.3.1 Armadilhamento fotográfico.....	36
2.3.2 Modelo de co-ocorrência.....	36
2.3.3 Padrão e sobreposição de atividade.....	42
2.4 Discussão.....	45
2.5 Conclusões.....	47
Referências.....	47
Apêndices.....	53
Anexos.....	63
3 ESTRUTURA E DINÂMICA DA REDE DE INTERAÇÃO TRÓFICA DA ONÇA-PINTADA.....	77
Resumo.....	77
Abstract.....	77
3.1 Introdução.....	77
3.2 Material e Métodos.....	79
3.2.1 Área de estudo.....	79
3.2.2 Base de dados.....	80
3.2.3 Rede de 2 níveis tróficos.....	80

3.2.4 Rede de múltiplos níveis tróficos.....	81
3.3 Resultados.....	82
3.3.1 Rede de 2 níveis tróficos.....	82
3.3.2 Rede de múltiplos níveis tróficos.....	84
3.4 Discussão.....	85
3.5 Conclusões.....	86
Referências.....	86
Anexos.....	89
4 ESPAÇO AMBIENTAL E DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DA ONÇA-PINTADA NO BIOMA AMAZÔNIA.....	97
Resumo.....	97
Abstract.....	97
4.1 Introdução.....	98
4.2 Material e Métodos.....	100
4.2.1 Área de estudo.....	100
4.2.2 Base de dados.....	101
4.2.3 Reamostragem dos pontos.....	102
4.2.4 Seleção de variáveis ambientais.....	103
4.2.5 Espaço ambiental.....	106
4.2.6 Modelo de distribuição.....	108
4.3 Resultados.....	110
4.3.1 Espaço ambiental.....	110
4.3.2 Modelo de distribuição.....	112
4.4 Discussão.....	116
4.5 Conclusões.....	117
Referências.....	117
Apêndices.....	121
Anexo.....	127
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	131
Referências.....	134

RESUMO

Co-ocorrência, interações tróficas e distribuição potencial da onça-pintada (*Panthera onca*) no bioma Amazônia

Predadores de topo desempenham um papel importante na manutenção dos sistemas em que eles ocorrem porque influenciam diretamente a estrutura e a dinâmica de comunidades. Desta forma, este estudo descreveu alguns mecanismos de co-ocorrência espaço-temporal entre a onça-pintada (*Panthera onca*) e duas espécies de mesopredadores (*Puma concolor* e *Leopardus pardalis*), o seu controle *top-down* na comunidade de mamíferos e os requerimentos ambientais que determinam a sua distribuição no bioma Amazônia. Para as análises de co-ocorrência espaço-temporal foram utilizados o modelo de ocupação e a densidade de Kernel utilizando os registros de armadilhamento fotográfico (2008-2011). Para descrever o controle *top-down* foi elaborada uma rede trófica utilizando os itens alimentares consumidos pelas espécies e disponíveis na literatura (1983-2014). Para indicar quais as áreas mais adequadas foi utilizado o modelo de distribuição de espécies utilizando as localizações geográficas de ocorrência da espécie que foram compiladas de três diferentes bases de dados (2000-2013). A ocorrência das duas espécies de mesopredadores não foi diferente nos sítios com e sem a onça-pintada nas quatro temporadas de amostragem. A probabilidade de detecção da jaguatirica foi maior nos sítios com a presença da onça-pintada em apenas uma temporada de amostragem. A sobreposição no período de atividade das espécies de mesopredadores com a onça-pintada foi baixa, com cerca de 55% de sobreposição. Também ocorreu uma mudança razoável no período de atividade das espécies entre as temporadas de amostragem, com mínima de 32% e máxima de 56% de sobreposição. As maiores diferenças na detecção e na sobreposição temporal ocorreram na terceira temporada quando teve o maior número de capturas e recapturas da onça-pintada. A rede trófica apresentou seis níveis e grande riqueza de espécies e densidade de interações. Após a remoção da onça-pintada, houve a perda de um nível trófico e de aproximadamente 20% de interações. Quando comparada a distribuição atual da onça-pintada com a histórica, foi possível constatar a perda de espaço ambiental em áreas mais frias ($< 6,3^{\circ}\text{C}$), mais secas ($< 288\text{ mm}$), mais úmidas ($> 7517\text{ mm}$) e com maior elevação ($> 3597\text{ m}$). O modelo de distribuição também indicou que muitas áreas potenciais estão disponíveis à ocorrência da onça-pintada e que algumas merecem atenção, especialmente, nas porções leste e sul da Amazônia onde a espécie corre maior risco de desaparecimento local devido à antropização acelerada. Este estudo forneceu significativa contribuição para a compreensão da população de onça-pintada na Amazônia, bioma que ainda possui a maior lacuna de conhecimento sobre a biologia e ecologia da espécie. Demonstrou o efeito da sua presença na detectabilidade e no período de atividade de outras espécies. Também demonstrou seu papel ecológico como predador de topo exclusivo porque foi a única espécie que predou todas as outras de níveis tróficos inferiores. Descreveu o espaço ambiental originalmente ocupado (distribuição histórica) e o perdido (distribuição atual). Indicou as áreas mais adequadas à sua ocorrência e aquelas potenciais ao seu desaparecimento.

Palavras-chave: Controle *top-down*; Co-ocorrência; Distribuição potencial; Liberação mesopredador; Predador de topo; Rede trófica

ABSTRACT

Co-occurrence, trophic interactions and potential distribution of jaguar (*Panthera onca*) in the Amazon biome

Apex predators play an important role in the maintenance of systems in which occur because they directly influence the structure and dynamics of communities. Thus, this thesis aims to describe some of the mechanisms of spatio-temporal co-occurrence between the jaguar (*Panthera onca*) and mesopredators (*Puma concolor* and *Leopardus pardalis*), their top-down control on the community and environmental requirements that determine their distribution. To the analyses of spatio-temporal co-occurrence were used the occupancy model and the Kernel density with records derived from camera trapping (2008-2011). To the analysis of trophic networks was used a foodweb model with prey spectra of felids compiled from the available literature (1983-2014). To indicate the most suitable areas to its occurrence was used a species distribution model with geographic location of the species compiled from three different databases. The occupation of the two species of mesopredators was not different among sites with and without jaguar. The probability of detection was different for ocelot, with higher detection on sites with than without jaguar. The overlap in the activity pattern among jaguar and mesopredators was low, with approximately 55% of overlapping. Also there was a reasonable change in the overlap between sampling seasons, with a minimum of 32% and maximum of 56% of the difference in the activity pattern. The differences in the detection and temporal overlap occurred in the third season when occurred the highest number of jaguar captures and recaptures. The trophic network presented six levels and, a high species richness and links density. After removal of the jaguar, a trophic level and approximately 20% of links were lost. When compared historical and current distributions, the loss of environmental space occurred in areas colder ($< 6.3^{\circ}\text{C}$), drier ($< 288\text{ mm}$), wetter ($> 7517\text{ mm}$) and at higher elevation ($> 3597\text{ m}$). The distribution model also indicated that there is many potential suitable areas available to the jaguar occurrence and, some of them deserve attention, particularly, in eastern and southern portions of Amazonia where the species is most at risk of local extinction. This study provided a significant contribution to the knowledge of the population of jaguar in the Amazon biome which still has the largest gap of information on the biology and ecology of the species. It demonstrated the effect of the presence of the species in the detectability and the activity pattern of others. Also, it demonstrated their ecological role as an apex predator exclusive because it was the only one that ate all other species of lower trophic levels. It described the environmental space originally occupied (historical distribution) and lost (current distribution). It indicated potential suitable areas to its occurrence and threatened areas to its disappearance.

Keywords: Top-down control; Co-occurrence; Potential distribution; Mesopredator release; Apex predator; Trophic network

1 INTRODUÇÃO

Predadores de topo desempenham um papel importante na manutenção dos sistemas em que eles ocorrem porque podem influenciar a estrutura e a dinâmica de comunidades (SERGIO et al., 2008; ORDIZ et al., 2013). Ocupam o topo da posição trófica e regulam todas as demais espécies em níveis inferiores (TERBORGH; ESTES, 2010). São considerados predadores de topo porque podem consumir todas as espécies de uma comunidade, mas não são consumidos por nenhuma outra (RITCHIE; JOHNSON, 2009), com exceção de seres humanos (CARVALHO; PEZZUTTI, 2010). Exercem forte predação intraguildd, especialmente, sobre as espécies da mesma família e/ou grupo taxonômico (DONADIO; BUSKIRK, 2006). Apresentam um comportamento de caça oportunista (EMMONS, 1987), controlam diretamente as populações mais abundantes (HOLLING, 1959), previnem a monopolização de recursos (PAINE, 1966), facilitam o uso destes para outras espécies (BRUNO et al., 2003, WILMERS et al., 2003a,b) e regulam a distribuição de espaço entre as presas favorecendo o aumento da diversidade local em sistemas diversos (SPIGHT, 1967).

O desaparecimento de predadores de topo deve-se a fato destes serem extremamente sensíveis à perda de habitats (CROOKS, 2002), especialmente, em ambientes heterogêneos. A remoção de predadores de topo pode desencadear o efeito cascata na cadeia trófica (TERBORGH; ESTES, 2010), alterando a estrutura e a dinâmica de comunidades a partir da posição de topo até os níveis basais (controle *top-down*) (AMARAL; OTTINO, 2004; PROULX et al., 2005). Também pode alterar as interações intraguildd causando o surto populacional de mesopredadores (RITCHIE; JOHNSON, 2009) e o desaparecimento de espécies indiretamente favorecidas pela sua presença (RIPPLE et al., 2014).

A hipótese da liberação mesopredador, fundamentada no conceito de efeito cascata e no controle *top-down*, supõe que com o declínio ou o desaparecimento de predadores de topo ocorra um aumento na abundância de mesopredadores que tendem a impactar negativamente a diversidade de presas silvestres (CROOKS; SOULÉ, 1999; PRUGH et al., 2009; RITCHIE; JOHNSON, 2009). Existem dois mecanismos distintos em que predadores de topo podem afetar a abundância de mesopredadores, através de encontros letais diretos e de mudanças no comportamento de forrageamento e na distribuição destas espécies. A motivação para matar mesopredadores pode ser causada para a aquisição de comida ou para a eliminação de um potencial competidor ecológico (RITCHIE; JOHNSON, 2009). Algumas espécies como a onça-parda (*Puma concolor*) e o coiote (*Canis latrans*) podem atuar como mesopredadores na presença do predador e na sua ausência ocupar a posição de topo (RITCHIE; JOHNSON,

2009). Com o declínio da onça-pintada (*Panthera onca*) na Costa Rica, outros felídeos como a onça-parda e a jaguatirica (*Leopardus pardalis*) passaram a consumir presas de maior porte ocupando a posição de predadores de topo (MORENO et al., 2006).

A complexidade do habitat também influencia as interações de competição e predação, sendo que a baixa disponibilidade de recursos pode aumentar os efeitos negativos destas interações. A expansão da agropecuária tende a afetar negativamente as populações de predadores de topo e, ao contrário, pode favorecer positivamente as de mesopredadores que são mais tolerantes às alterações antrópicas. O aumento das populações de raposa-vermelha (*Vulpes vulpes*) esteve positivamente associado com o declínio das populações de lobo (*Canis lupus*) e lince-euro-asiático (*Lynx lynx*) ao longo de 90 anos de expansão agrícola na Suécia (ELMHAGEN et al., 2007). A sobrevivência de espécies de marsupiais terrestres esteve extremamente associada com os locais de alta densidade de dingos (*C. lupus dingo*) e o seu desaparecimento tem sido o fator crítico para o declínio destas espécies na Austrália (JOHNSON et al., 2007). Da mesma forma, o declínio da avifauna foi associado ao desaparecimento do coiote aliado à fragmentação da paisagem natural na América do Norte (CROOKS; SOULÉ, 1999). A questão central é saber se em caso de evidência da liberação mesopredador, este efeito é uma consequência de interações tróficas ou de mudanças na paisagem, ou ainda, pelo efeito combinado destes dois fatores.

Evidências da liberação mesopredador têm sido frequentemente constatadas em sistemas insulares ou temperados e ainda são escassas em sistemas tropicais (RITCHIE; JOHNSON, 2009). A comprovação da hipótese da liberação mesopredador tem sido difícil, especialmente, em florestas tropicais onde ainda existe uma extensa lacuna de informações sobre as possíveis interações entre espécies, reflexo da complexidade de sistemas com grande diversidade filogenética (LLOYD, 2007). Em um sistema mais complexo com múltiplas espécies de predadores de topo, mesopredadores e presas, o declínio ou a remoção de uma espécie de predador de topo não apresenta de imediato um efeito tão forte como ocorre em um sistema dominado por poucas espécies (PRUGH et al., 2009). A alta diversidade de espécies associada com o amplo nicho de predadores de topo e mesopredadores podem enfraquecer a liberação mesopredador, que será mais dramática apenas quando as interações entre as espécies forem fortes.

Portanto, o objetivo geral deste estudo foi caracterizar o papel da onça-pintada como predador de topo e avaliar como a sua ocorrência pode alterar a estrutura e a dinâmica da comunidade de mamíferos no bioma Amazônia. Também descreveu a extensão do espaço

ambiental ocupado pela espécie e sua distribuição potencial. Compreendeu três metodologias completamente distintas e utilizou uma abordagem que transitou na interface da ecologia de populações e de comunidades. Os objetivos específicos foram:

- 1) Descrever os mecanismos espaço-temporal de co-ocorrência entre a onça-pintada e duas espécies de mesopredadores;
- 2) Avaliar os efeitos da remoção da onça-pintada na estrutura e dinâmica da rede trófica da comunidade de mamíferos terrestres;
- 3) Descrever o espaço ambiental ocupado pela espécie e identificar as áreas potenciais à sua ocorrência.

Ainda existem muitas lacunas de conhecimento sobre a biologia e ecologia da onça-pintada no bioma Amazônia (SANDERSON et al., 2012), muito maior é a falta de informação sobre como funcionam os mecanismos de coexistência com outras espécies, especialmente, em áreas que vem sofrendo perda acelerada de habitat devido às ações antrópicas. A onça-pintada é considerada o principal mamífero predador de topo na floresta tropical e que pode exercer predação intraguilda unidirecional sobre as outras espécies de carnívoros, especialmente as da mesma família. Devido a este potencial, todas as outras espécies de carnívoros foram consideradas mesopredadores. Também foi assumido que tanto o predador de topo como os mesopredadores compartilharam os mesmos recursos, contudo o predador de topo foi a única espécie com capacidade de consumir presas de grande porte na fase adulta (Figura 1.1).

Figura 1.1 – Sistema simplificado da rede trófica da onça-pintada operado pelo controle *top-down*. As setas representam o recurso (presas) indo para o consumidor (predadores). As setas pontilhadas indicam que o consumo de presas pode ocorrer nos estágios iniciais de vida (filhotes e jovens) mas é infrequente na fase adulta.

Desta forma, supondo que a competição é assimétrica e o predador de topo exerce o controle *top-down* sobre as demais espécies de uma comunidade, as hipóteses testadas neste estudo foram:

Hipótese 1 (Capítulo 2): A ocorrência e o período de atividade das espécies de mesopredadores serão dependentes da ocorrência do predador de topo;

Hipótese 2 (Capítulo 3): A remoção do predador de topo afetará a estrutura e a dinâmica da comunidade de mamíferos causando a perda de riqueza, níveis tróficos e de interações;

O Capítulo 2 utilizou dados de ocorrência da onça-pintada e das espécies de mesopredadores para avaliar a co-ocorrência espaço-temporal entre as espécies. Foi parte do Projeto “Jaguar Juruena” que amostrou a comunidade de mamíferos de médio e grande porte utilizando o armadilhamento fotográfico durante quatro temporadas consecutivas (2008-2011). Também utilizou os horários registrados nas fotografias para comparar a sobreposição no período de atividade das espécies. O Capítulo 3 utilizou dados sobre os hábitos alimentares disponíveis na literatura (1983-2014) para elaborar a rede de interação trófica destas espécies. O Capítulo 4 utilizou as localizações geográficas (2000-2013) compiladas de três diferentes bases de dados para descrever o espaço ambiental, identificar as lacunas de conhecimento e prever a distribuição potencial da espécie. Foi parte do Sub-projeto 8 “Adequabilidade ambiental dos biomas brasileiros à ocorrência de felinos neotropicais” um dos componentes do Projeto Temático “Predadores de topo de cadeia alimentar” apoiado pelo SISBIOTA/CNPq e realizado juntamente com os Planos de Ação Nacional para a Conservação (PANs) do CENAP/ICMBio. O Capítulo 5 apresentou uma síntese geral dos três capítulos descritos acima (Capítulos 2, 3 e 4) com as considerações finais e conclusões deste estudo (Figura 1.2).

Figura 1.2 – Organização dos principais capítulos (2, 3 e 4) deste estudo

Referências

- AMARAL, L.A.N.; OTTINO, J.M. Complex networks. **The European Physical Journal B-Condensed Matter and Complex Systems**, Heidelberg, v. 38, n. 2, p. 147-162, 2004. DOI: 10.1140/epjb/e2004-00110-5.
- BRUNO, J.F.; STACHOWICZ, J.J.; BERTNESS, M.D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 18, n. 3, p. 119-125, 2003. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)
- CARVALHO, E.A.; PEZZUTI, J.C. Hunting of jaguars and pumas in the Tapajós–Arapuins Extractive Reserve, Brazilian Amazonia. **Oryx**, Cambridge, v. 44, n. 4, p. 610-612, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S003060531000075X>
- CROOKS, K.R.; SOULÉ, M.E. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. **Nature**, London, v. 400, p. 563-566, 1999. doi:10.1038/23028
- CROOKS, K.R. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. **Conservation Biology**, Malden, v. 16, n. 2, p. 488-502, 2002. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2002.00386.x
- DONADIO, E.; BUSKIRK, S.W. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. **The American Naturalist**, Chicago, v. 167, n. 4, p. 524-536, 2006.
- ELMHAGEN, B.; RUSHTON, S.P. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? **Ecology Letters**, Malden, v. 10, n. 3, p. 197-206, 2007. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.01010.x
- EMMONS, L.H. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 20, n. 4, p. 271-283, 1987.
- HOLLING, C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. **The Canadian Entomologist**, Cambridge, v. 91, n. 7, p. 385-398, 1959. DOI: <http://dx.doi.org/10.4039/Ent91385-7>
- JOHNSON, C.N.; ISAAC, J.L.; FISHER, D.O. Rarity of a top predator triggers continent-wide collapse of mammal prey: dingoes and marsupials in Australia. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 274, p. 341-346, 2007. DOI: 10.1098/rspb.2006.3711
- LLOYD, P. Predator control, mesopredator release, and impacts on bird nesting success: a field test. **African Zoology**, Stellenbosch, v. 42, n. 2, p. 180-186, 2007.
- MORENO, R.S.; KAYS, R.W.; SAMUDIO JUNIOR, R. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 87, n. 4, p. 808-816, 2006. doi: <http://dx.doi.org/10.1644/05-MAMM-A-360R2.1>
- ORDIZ, A.; BISCHOF, R.; SWENSON, J.E. Saving large carnivores, but losing the apex predator? **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 168, p. 128-133, 2013. [doi:10.1016/j.biocon.2013.09.024](http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2013.09.024)

PAINE, R.T. A note on trophic complexity and community stability. **The American Naturalist**, Chicago, v. 103, n. 929, p. 91-93, 1969.

PROULX, S.R.; PROMISLOW, D.E.L.; PHILLIPS, P.C. Network thinking in ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, Special Issue: Bumper book review, v. 20, n. 6, p. 345-353, 2005. [doi:10.1016/j.tree.2005.04.004](https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.004)

PRUGH, L.R.; STONER, C.J.; EPPS, C.W.; BEAN, W.T.; RIPPLE, W.J.; LALIBERTE, A.S.; BRASHARES, J.S. The rise of the mesopredator. **BioScience**, Oxford, v. 59, n. 9, p. 779-791, 2009. doi: 10.1525/bio.2009.59.9.9

RIPPLE, W.J.; ESTES, J.A.; BESCHTA, R.L.; WILMERS, C.C.; RITCHIE, E.G.; HEBBLEWHITE, M.; BERGER, J.; ELMHAGEN, B.; LETNIC, M.; NELSON, M.P.; SCHMITZ, O.J.; SMITH, D.W.; WALLACH, A.D.; WIRSING, A.J. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. **Science**, Washington, v. 343, n. 6167, 1241484, 2014. DOI: 10.1126/science.1241484

RITCHIE, E.G.; JOHNSON, C.N. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. **Ecology Letters**, Malden, v. 12, n. 9, p. 982-998, 2009. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x

SANDERSON, E.W.; REDFORD K.H.; CHETKIEWICZ C.L.B.; MEDELLIN R.A.; RABINOWITZ A.R.; ROBINSON J.G.; TABER A.B. Planning to save a species: the jaguar as a model. **Conservation Biology**, Malden, v. 16, n. 1, p. 58-72, 2002. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2002.00352.x

SERGIO, F.; CARO, T.; BROWN, D.; CLUCAS, B.; HUNTER, J.; KETCHUM, J.; MCHUGH, K.; HIRALDO, F. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. **Annual Review Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 39, p. 1-19, 2008. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173545

SPIGHT, T.M. Species diversity: a comment on the role of the predator. **The American Naturalist**, Chicago, v. 101, n.922, p. 467-474, 1967.

TERBORGH, J.; ESTES, J.A. (Ed.). **Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature**. Washington: Island Press, 2010. 452 p.

WILMERS, C.C.; CRABTREE, R.L.; SMITH, D.W.; MURPHY, K.M.; GETZ, W.M. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 72, n. 6, p. 909-916, 2003a. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2003.00766.x

WILMERS, C.C.; STAHLER, D.R.; CRABTREE, R.L.; SMITH, D.W.; GETZ, W.M. Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf and hunter killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. **Ecology Letters**, Malden, v. 6, n. 11, p. 996-1003, 2003b. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00522

2 CO-OCORRÊNCIA ESPAÇO-TEMPORAL DA ONÇA-PINTADA COM ESPÉCIES DE MESOPREDADORES

Resumo

A competição é um dos fatores que determinam quais as espécies coexistem em um habitat e a estrutura de comunidades ecológicas. Portanto, o objetivo deste estudo foi avaliar a co-ocorrência entre uma espécie de predador de topo (*Panthera onca*) e duas espécies de mesopredadores (*Puma concolor* e *Leopardus pardalis*), utilizando os registros obtidos por armadilhamento fotográfico em quatro temporadas de amostragem (2008-2011) em uma fazenda no sul da Amazônia. O particionamento espacial foi avaliado através de um modelo de co-ocorrência que incorporou a detecção imperfeita e as co-variáveis dos sítios e das observações nas probabilidades de ocorrência e detecção das espécies. O particionamento temporal foi avaliado através da densidade de Kernel que comparou a sobreposição no padrão de atividade das espécies. Em nenhuma das temporadas de amostragem existiu diferença significativa na ocorrência das espécies de mesopredadores nos sítios com a presença e a ausência do predador de topo. Na terceira temporada, existiu diferença na probabilidade de detecção da jaguatirica, que foi mais detectada nos sítios com a presença do que com a ausência do predador de topo. O padrão de atividade entre o predador de topo e a espécies de mesopredadores foi baixo com cerca de 55% de sobreposição entre as espécies, sugerindo um considerável particionamento temporal entre as espécies. Mesopredadores apresentaram variação no período de atividade entre as temporadas de amostragem e foram mais noturnos quando o predador de topo foi mais diurno. Ambas as espécies apresentaram uma significativa redução de atividade por volta do meio dia (12h00). Estes resultados sugerem que o particionamento temporal foi o mecanismo mais importante para a coexistência das espécies do que o espacial. Provavelmente, a divergência de requerimentos ecológicos entre as espécies, a alta disponibilidade de recursos compartilhados e facilitação trófica promovida pela presença do predador de topo podem reduzir a competição intraguilda entre estas espécies no bioma Amazônia.

Palavras-chave: Coexistência; Competição; Detecção imperfeita; Modelo de ocupação; Padrão de atividade; Probabilidade de detecção

Abstract

The competition is one of the factors that determine which species coexist in a habitat and the structure of ecological communities. Thus, this study aimed to evaluate the spatiotemporal co-occurrence among an apex predator (*Panthera onca*) and two species of mesopredators (*Puma concolor* and *Leopardus pardalis*) using records obtained by photo-trapping in four sampling seasons (2008-2011) in the southern Brazilian Amazonia. To assess the spatial occurrence among the species was used a co-occurrence model incorporating the imperfect detection and site-observational covariates. To compare the temporal overlap was used the non-parametric analysis of Kernel density using the activity pattern of the species. The results showed no significant difference in probabilities of occurrence of mesopredators in sites with and without of the apex predator. However, in the third season there was a difference in the probability of detection of ocelot which was more detected at the sites with the apex predator. The activity pattern among the apex predator and mesopredators was low with about 55% overlap showing a considerable temporal avoidance among the species. Mesopredators showed a variation in the activity pattern among the sampling seasons being extremely nocturnal when the apex predator was most diurnal. Both species showed a significant reduction of the activity around midnight. These results suggest that the temporal partitioning was the most important mechanism for the coexistence of the species than the

spatial. Probably, divergence of ecological requirements among these species, high availability of shared resources, and trophic facilitation promoted by the apex predator might reduce competition among Amazonian felids.

Keywords: Coexistence; Competition; Imperfect detection; Occupancy model; Activity pattern; Detection probability

2.1 Introdução

A competição é um fenômeno que afeta negativamente as espécies de consumidores que compartilham pelo menos um recurso limitado. Em situações intensas de competição interespecífica, uma espécie competidora superior pode eliminar a inferior caracterizando-se como o princípio da competição por exclusão (GAUSE, 1932). Por causa deste potencial, a competição é um dos fatores que determinam quais as espécies que coexistem em um habitat e a estrutura de comunidades ecológicas. Em populações naturais, a competição ao longo do processo evolutivo leva a diferenciação de nicho, o que minimiza a competição entre as espécies (HUTCHINSON, 1959).

De acordo com a hipótese da competição assimétrica, é esperado que as espécies de maior porte sejam competidoras superiores a todas as outras espécies de menor porte (LAWTON; HASSELL, 1981). Por esta razão, predadores de topo podem afetar a abundância de mesopredadores através de encontros letais e de mudanças no comportamento e na distribuição das espécies (RITCHIE; JOHNSON, 2009), que podem se tornar mais ou menos conspicuas (e.g. visíveis) diante da sua presença (CROOKS; SOULÉ, 1999). A motivação para o predador de topo matar mesopredadores pode ser causada para a aquisição de alimento ou para a eliminação de um potencial competidor (RITCHIE; JOHNSON, 2009). Como a predação intraguilda entre carnívoros é muito intensa (PALOMARES; CARO, 1999; DONADIO; BUSKIRK, 2006; OLIVEIRA; PEREIRA, 2014), é esperado que a ocorrência das espécies de mesopredadores seja menor nos sítios com a presença do predador de topo. Cães domésticos (*Canis familiaris*) e lobos (*Canis lupus*) apresentam três diferentes tipos de competição, a de exploração (diferenciação no comportamento de forrageamento), a de interferência (exclusão espacial, perseguição e predação intraguilda) e a aparente (sensibilidade para compartilhar predadores/parasitas) (LESCUREUX; LINNELL, 2014).

Para permitir a coexistência entre as espécies é necessária certa divergência de requerimentos ecológicos e de uso do espaço ao longo do tempo. A segregação espaço-temporal é um mecanismo que pode facilitar a coexistência das espécies de consumidores que compartilham os recursos (HARMSSEN et al., 2009; LUCHERINI et al., 2009). Espécies que

se sobrepõem muito na fenologia, utilização de recursos e dimensão do nicho não poderiam coexistir sem uma certa diferenciação nas morfologias corporal e trófica, o que lhes permitem explorar diferentes recursos. Muitas espécies simpátricas de carnívoros compartilham os mesmos hábitos alimentares, áreas de uso e padrões de atividade e, por isso, precisam utilizar diferentes mecanismos para evitar a concorrência durante a exploração de recursos (SCOGNAMILLO et al., 2003; HARMSSEN et al., 2009; HORNE et al., 2009). O particionamento de uso dos recursos alimentares desempenha o maior papel na mediação da convivência entre as espécies de felídeos neotropicais (SOLLMANN et al., 2012; FOSTER et al., 2013). Tigres (*Panthera tigris*) e leopardos (*Panthera pardus*) apresentaram uma grande sobreposição nos hábitos alimentares e, provavelmente, sua coexistência foi facilitada pela segregação espaço-temporal entre as espécies (LOVARI et al., 2015). A partição espaço-temporal também é um dos mecanismos que tem permitido a coexistência da comunidade de carnívoros africanos (SCHUETTE et al., 2013).

A heterogeneidade ambiental também pode influenciar o nível de co-ocorrência entre as espécies de predadores de topo, mesopredadores e presas (CROOKS; SOULÉ, 1999; COVE et al., 2012). Em adição, impactos antropogênicos podem causar mudanças nas interações intraguilda entre a onça-pintada (*Panthera onca*) e a onça-parda ao longo suas distribuições simpátricas (HAINES, 2006). Em áreas com alto uso humano, a onça-parda, o lince-pardo (*Lynx rufus*) e o coiote (*Canis latrans*) diminuíram suas atividades diurnas e aumentaram a noturna, o que resultou na redução do particionamento temporal entre estas espécies (WANG et al., 2015). Leopardos também apresentaram um padrão espaço-temporal ajustado à presença de humanos (CARTER et al., 2015).

Portanto, este capítulo teve o objetivo geral de avaliar a co-ocorrência espaço-temporal de uma espécie de predador de topo (*P. onca*) com duas espécies de mesopredadores (*P. concolor* e *Leopardus pardalis*) no Sul da Amazônia. A co-ocorrência foi investigada espacialmente por meio da ocorrência e da detecção de mesopredadores nos sítios com e sem o predador de topo e, também, temporalmente, por meio da comparação da sobreposição no período de atividade das espécies. Mais especificamente, respondeu às seguintes questões:

- 1) Existe um padrão não-aleatório de co-ocorrência ou as espécies ocorrem ao acaso?
- 2) Qual é a taxa de sobreposição no período de atividade das espécies?
- 3) Qual o mecanismo mais importante para a coexistências das espécies, o particionamento espacial, o temporal, ambos ou nenhum deles?

Foi assumida a existência de competição assimétrica entre as espécies (*P. onca* > *P. concolor* > *L. pardalis*), sendo o predador de topo um competidor superior às outras duas espécies de mesopredadores.

Desta forma, a hipótese testada neste estudo foi:

Hipótese: As espécies de mesopredadores apresentarão menores probabilidades de ocorrência e sobreposição no período de atividade na presença do predador de topo.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Área de estudo

A Fazenda São Nicolau (FSN), do Grupo PSA Peugeot Citroën e gerenciada pelo Office National des Fôrets (ONF Brasil), está localizada no Município de Cotriguaçu, noroeste do Estado de Mato Grosso (MT), Sul da Amazônia (Figura 2.1). A FSN tem uma área de 10.000 ha situada às margens do Rio Juruena, sendo 70% de floresta e 30% de áreas alteradas formadas por reflorestamento com espécies nativas e exóticas e por pastagens. Boa parte do reflorestamento foi realizada em consórcio com diferentes espécies intercaladas em uma mesma parcela, entre as quais destacam-se a teca (*Tectona grandis*), a figueira branca (*Ficus* sp.), o ipê-roxo (*Handroanthus impetiginosus*) e o jambolão (*Syzygium cumini*).

Desde o Protocolo de Kyoto, a Peugeot Citroën tenta reduzir e compensar as emissões dos motores dos carros produzidos com a instalação de um poço de carbono (CO₂) na Floresta Amazônica. Iniciado em 1999 em parceria com a Pro-Natura, o projeto “Poço de CO₂” avalia o impacto da plantação de árvores de grande porte sobre o CO₂ presente na atmosfera. A viabilidade do projeto é assegurada graças a um controle rigoroso do fluxo de CO₂ e de metodologias de medição dos seus estoques na biomassa. O projeto antecipará os problemas decorrentes das tentativas de se reflorestar áreas de pastagens com espécies nativas e exóticas visando a eficiência no balanço de CO₂. Em 2010, a FSN criou a Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Peugeot-ONF Brasil, uma área protegida de 1.781 ha às margens do Rio Juruena.

Figura 2.1 - Localização dos sítios amostrados por estações de armadilhamento fotográfico (1-12) na Fazenda São Nicolau, Município de Cotriguaçu, Noroeste do Estado de Mato Grosso, Sul da Amazônia

2.2.2 Armadilhamento fotográfico

Armadilhas fotográficas foram instaladas em 12 sítios (Figura 2.1) utilizando o método de estações (*trap-stations*), que são pares de máquinas fotográficas colocadas uma de frente para a outra e acionadas com sensor de calor e movimento. Funcionaram por 94 ± 4 dias consecutivos (amostragem primária) durante quatro temporadas (2008-2011), totalizando 3655 dias de amostragem. Foi assumido que a temporada de amostragem (amostragem primária) teve uma duração suficientemente curta para que a ocorrência das espécies tenha sido fixa em cada sítio satisfazendo o pressuposto de população fechada (OTIS et al., 1978) conforme proposto em outros estudos com a onça-pintada (NOSS et al., 2013; TOBLER; POWELL, 2013). Também foram estabelecidas oito ocasiões de amostragem (amostragem secundária) com duração de $11,5 \pm 2,9$ dias relativos ao intervalo das visitas aos sítios amostrados para verificar o funcionamento dos equipamentos e, quando necessário, realizar a reposição de filmes, cartões de memória e pilhas. O esforço amostral foi calculado multiplicando o número de pontos amostrados pelas horas de amostragem depois de subtrair os dias de mau funcionamento das estações (Tabela 2.1).

As armadilhas fotográficas de diferentes marcas (APÊNDICE A) foram amarradas em árvores ou mourões de cerca a aproximadamente 40 cm do solo e programadas para tirar uma foto com um minuto de intervalo uma da outra. Foram posicionadas em estradas, trilhas e carreiros de animais onde a vegetação nas proximidades do sensor foi mantida limpa. Durante cada visita foi batida uma foto teste para avaliar o funcionamento de cada equipamento. A seleção dos pontos de amostragem foi feita utilizando um mapa digitalizado considerando um buffer de 1500 m em torno de cada estação e uma distância média de aproximadamente 1,8 km entre si (ArcGis 9.3.1; ESRI, 2008) (Figura 2.1).

Como este estudo foi delineado para atender as premissas dos estudos de captura e recaptura de indivíduos marcados (KARANTH; NICHOLS, 1998), foi assumido uma potencial correlação espacial entre os sítios amostrados. Todos os indivíduos de onça-pintada e jaguatirica foram identificados em um estudo anterior que utilizou o modelo de captura e recaptura espacialmente explícito (SECR) para estimar a densidade destas espécies (TRINCA, 2014). Para este estudo de co-ocorrência, apenas foi necessário utilizar a presença/ausência das espécies sem considerar os indivíduos. Para reduzir o viés causado pela potencial correlação espacial entre os sítios, apenas foi considerada a estimativa de cada sítio e descartada aquela gerada para toda a área de amostragem (BRODIE; GIORDANO, 2013), visto que existiu mais de uma *trap-station* dentro do território de um único indivíduo de ambas as espécies.

Tabela 2.1 – Número de sítios amostrados, dias de amostragem e horas de funcionamento das armadilhas fotográficas a cada temporada de amostragem (1-4)

Amostragem primária (Ano)	Período inicial e final	Pontos amostrados	Dias de amostragem	Esforço amostral em horas¹
1 (2008)	09/08 – 01/11	11 ²	904	21.482
2 (2009)	25/07 – 31/10	10 ³	973	23.080
3 (2010)	23/09 – 29/12	10 ³	840	19.533
4 (2011)	18/09 – 16/12	10 ³	839	19.831

⁽¹⁾ excluindo os dias de mau funcionamento das estações de amostragem

⁽²⁾ estação 3 não-funcionou

⁽³⁾ estações 5 e 10 não-funcionaram

2.2.3 Modelo de co-ocorrência

Neste estudo, o modelo de co-ocorrência reparametrizado por WADDLE et al., 2010 foi utilizado para avaliar se as probabilidades de ocorrência e detecção de mesopredadores diferem na presença e na ausência do predador de topo incorporando a heterogeneidade ambiental e as co-variáveis das observações. O modelo de co-ocorrência pertence a uma classe de modelos hierárquicos de regressão logística que incorporam a probabilidade de detecção para minimizar o viés da detecção imperfeita. É uma extensão do modelo de ocupação para uma espécie durante uma temporada de amostragem (*single-species, single-season*) desenvolvido por MACKENZIE et al., 2002, e que compara a diferença entre a ocorrência e a detecção de duas ou mais espécies incorporando seus potenciais determinantes ecológicos MACKENZIE et al., 2004; 2006. Utiliza variáveis latentes apenas para a espécie dominante, que é adicionada como co-variável da(s) espécie(s) subordinada(s) (*multiple-species, single-season*) (WADDLE et al., 2010; KÉRY; SCHAUB, 2014). Neste modelo, é assumido que a interação entre as espécies é inteiramente assimétrica, significando que a ocorrência da espécie dominante poderá afetar a ocorrência e a probabilidade de detecção da(s) espécie(s) subordinada(s), mas não vice-versa (WADDLE et al., 2010; KÉRY; SCHAUB, 2014). Ou seja, a ocorrência das espécies subordinadas depende da espécie dominante, mas a presença da dominante é independente da ocorrência das subordinadas. No sentido biológico, essas diferenças nas probabilidades de ocorrência e detecção podem ser induzidas pelo possível comportamento críptico das espécies de mesopredadores na tentativa de evitar os sítios ocupados pelo predador de topo. Um exemplo bem conhecido para este pressuposto é a interação predador-presa, além de ter aplicações para outros tipos de interações ecológicas como a predação intraguilda (WADDLE et al., 2010).

Três parâmetros foram usados para modelar a ocorrência das espécies A e B (mesopredadores) e C (predador de topo), z^A , z^B e z^C respectivamente, denominadas como variáveis binárias aleatórias para a ocorrência (*occupancy state*), onde $z = 1$ espécie presente e $z = 0$ espécie ausente:

- 1) $\psi^C = \Pr(z^C = 1)$ = probabilidade de ocorrência do predador de topo;
- 2) $\psi^{A,B|C} = \Pr(z^{A,B} = 1 \mid z^C = 1)$ = probabilidade condicional de ocorrência dos mesopredadores na presença do predador de topo;

- 3) $\psi^{A,B|\bar{C}} = \Pr(z^{A,B} = 1 \mid z^C = 0)$ = probabilidade condicional de ocorrência dos mesopredadores na ausência do predador de topo.

Usando estes três parâmetros, a probabilidade de ocorrência das espécies foi expressa como uma função de suas probabilidades de ocorrências marginal e condicional desde que $\Pr(z^{A,B}, z^C) = \Pr(z^{A,B}|z^C)\Pr(z^C)$. Portanto, essa junção resultou em um produto dos dois processos Bernoulli:

$$z^C \mid \psi^C \sim \text{Bernoulli}(\psi^C) \quad (1)$$

$$z^{A,B} \mid z^C, \psi^{A,B|C}, \psi^{A,B|\bar{C}} \sim \text{Bernoulli}(z^C \psi^{A,B|C} + (1 - z^C) \psi^{A,B|\bar{C}}) \quad (2)$$

Desta maneira, a ocorrência dos mesopredadores dependeu explicitamente do predador de topo. Esta construção implicou que os mesopredadores tiveram uma probabilidade de ocorrência ($\psi^{A,B|C}$) na presença do predador de topo e outra ($\psi^{A,B|\bar{C}}$) na sua ausência. Quando a ocorrência dos mesopredadores não dependeu do predador de topo foi assumido que $\psi^{A,B|C} = \psi^{A,B|\bar{C}}$.

Para modelar a detecção imperfeita, foi assumido que as ocasiões de amostragem foram independentes uma das outras. As ocasiões de amostragem forneceram as informações necessárias para se estimar as probabilidades de ocorrência e detecção das espécies. Desta forma, o $y = (y_1, y_2, y_3, y_4, y_5, y_6, y_7 \text{ e } y_8)$ de cada espécie foi extraído do histórico binário de detecção (1 = espécie detectada, 0 = não-detectada) das oito ocasiões de amostragem ($J=8$) que indicaram quando as espécies foram detectadas ou não-detectadas em 12 sítios ($n=12$) (ANEXO A). Desta forma, a detecção de cada espécie foi incorporada no modelo, a começar pelo predador de topo (C):

$$y^C \mid z^C, p^C \sim \text{Bernoulli}(z^C p^C) \quad (3)$$

onde, $p^C = \Pr(y^C = 1 \mid z^C = 1)$ foi a probabilidade do predador ser detectado durante uma única observação em um sítio amostral, dado que a espécie estava presente. Portanto, foi assumido que a espécie teve uma probabilidade (p^C) de ser detectada a cada ocasião de amostragem e quando o sítio estava desocupado ($z^C = 0$) a probabilidade de não-detecção do predador de topo ($y^C = 0$) foi um.

Foi assumido que a probabilidade de detecção dos mesopredadores dependeu do predador de topo. Estas diferenças na detecção foram atribuídas ao comportamento resposta dos mesopredadores, sendo mais difícil detectá-los na presença do predador. Dois parâmetros foram incluídos na probabilidade de detecção dos mesopredadores:

1) $p^{A,B|C} = \Pr(y^{A,B} = 1 \mid z^{A,B} = 1, z^C = 1)$ = probabilidade condicional dos mesopredadores serem detectados durante uma única observação em um sítio amostral, dado que ambas as espécies (mesopredadores e o predador de topo) estavam presentes;

2) $p^{A,B|C} = \Pr(y^{A,B} = 1 \mid z^{A,B} = 1 \mid z^C = 0)$ = probabilidade condicional dos mesopredadores serem detectados durante uma única observação em um sítio amostral, dado que os mesopredadores estavam presentes e o predador de topo ausente.

Desta forma, cada elemento do histórico de detecção foi modelado como:

$$y^{A,B} \mid z^{A,B}, z^C \sim \text{Bernoulli}(z^{A,B} \{z^C p^{A,B|C} + (1 - z^C) p^{A,B|C}\}) \quad (4)$$

onde, os mesopredadores foram detectados com probabilidades ($p^{A,B|C}$ ou $p^{A,B|C}$), durante cada observação, dependendo da presença/ausência do predador de topo. Quando a detecção dos mesopredadores não do predador foi assumido que $p^{A,B|C} = p^{A,B|C}$. Quando o sítio estava desocupado pelas espécies de mesopredadores ($z^{A,B} = 0$) a probabilidade de não-deteção destas espécies ($y^{A,B} = 0$) foi 1.

Além de depender do predador de topo, as probabilidades de ocorrência e detecção de mesopredadores também podem depender da heterogeneidade ambiental de cada sítio amostrado e variar para cada espécie. Por isso, essa parametrização incluiu os efeitos de co-variáveis dos sítios e das observações (Tabela 2.2) sobre as probabilidades de ocorrência e detecção das espécies. A localização geográfica e o tipo de habitat (0=áreas alteradas e 1=floresta nativa) foram adicionados como co-variáveis dos sítios (ANEXO B). Para reduzir o viés do processo observacional, o esforço amostral (em horas) das *trap-stations* durante cada ocasião de amostragem (ANEXO C) foi inserido como co-variável das observações visto que os equipamentos fotográficos apresentaram diferentes desempenhos (e.g. mau funcionamento).

Tabela 2.2 - Co-variáveis dos sítios e das observações incorporadas nas probabilidades de ocorrência e detecção das espécies

Co-variável	Amplitude	Descrição
<i>coor</i>	357769 - 8908010	Localizações geográficas (UTM) de cada sítio
<i>hab</i>	0 - 1	0 = área alterada (reflorestamento e pastagem) e 1 = floresta nativa
<i>esf</i>	0 – 509	Esforço amostral (em horas) excluindo o mau funcionamento das <i>trap-stations</i>

As co-variáveis localização geográfica e esforço amostral foram convertidas para média zero e variância um. Todas as co-variáveis foram formuladas como parâmetros na escala logit. Os sítios foram representados por ($i = 1, \dots, n$) e as ocasiões de amostragem por j ($j = 1, \dots, J$). A variável binária aleatória para ocorrência do predador de topo foi representada por z_i^C em um sítio i e a probabilidade de ocorrência por ψ_i^C em um sítio i . O efeito da localização geográfica e do habitat sobre ψ_i^C foram formulados como:

$$\text{logit}(\psi_i^C) = \beta_{01}^C \text{hab}_i + \beta_{02}^C (1 - \text{hab}_i) + \beta_{11}^C \text{coor}_i \quad (5)$$

onde, hab_i indicou o habitat (0 = área alterada e 1 = floresta nativa) e coor_i indicou a localização geográfica em um sítio i . Os parâmetros β_{01}^C e β_{02}^C foram interpretados como as probabilidades de ocorrência do predador de topo na floresta nativa e na área alterada, respectivamente, conforme a localização do sítio. O mesmo modelo foi desenvolvido para os mesopredadores, além de incluir a sua dependência do predador de topo. A probabilidade de ocorrência dos mesopredadores foi representada por $\psi_i^{A,B}$ em um sítio i . Os efeitos da ocorrência do predador de topo e do habitat sobre $\psi_i^{A,B}$ foram formulados como:

$$\text{logit}(\psi_i^{A,B}) = \beta_{01}^{A,B} z_i^C \text{hab}_i + \beta_{02}^{A,B} (1 - z_i^C) \text{hab}_i + \beta_{11}^{A,B} z_i^C (1 - \text{hab}_i) + \beta_{12}^{A,B} (1 - z_i^C) (1 - \text{hab}_i) \quad (6)$$

onde, $\beta_{01}^{A,B}$ e $\beta_{02}^{A,B}$ corresponderam às parametrizações das probabilidades de ocorrência dos mesopredadores na floresta nativa com e sem o predador de topo, respectivamente. Similarmente, $\beta_{11}^{A,B}$ e $\beta_{12}^{A,B}$ corresponderam às parametrizações na área alterada com e sem o predador de topo, respectivamente.

A probabilidade condicional de detecção do predador de topo durante a ocasião j no sítio amostral i foi representada por p_{ij}^C . Os efeitos do habitat e do esforço amostral foram incluídos como parâmetros da probabilidade de detecção:

$$\text{logit}(p_{ij}^C) = \alpha_{01}^C \text{hab}_i + \alpha_{02}^C (1 - \text{hab}_i) + \alpha_{01}^C \text{esf}_{ij} \quad (7)$$

onde, esf_{ij} indicou o esforço amostral de cada ocasião de amostragem (j) por sítio amostral (i). Os parâmetros α_{01}^C e α_{02}^C foram interpretados como as probabilidades de detecção do predador de topo na floresta nativa e na área alterada, respectivamente, conforme o esforço amostral médio obtido durante toda a amostragem. O mesmo modelo foi formulado para os mesopredadores além de incluir a sua dependência do predador de topo no sítio i :

$$\text{logit}(p_{ij}^{A,B}) = \alpha_{01}^{A,B} z_i^C + \alpha_{02}^{A,B} (1 - z_i^C) + \alpha_{01}^{A,B} \text{esf}_{ij} \quad (8)$$

onde, $\alpha_{01}^{A,B}$ e $\alpha_{02}^{A,B}$ corresponderam as probabilidades de detecção das espécies de mesopredadores com e sem o predador de topo, respectivamente, conforme o esforço amostral médio obtido durante toda a amostragem.

O modelo de co-ocorrência pode ser ajustado utilizando as inferências da Estimativa da Máxima Verossimilhança (MLE) (COOCH; WHITE, 2006) e Bayesiana (WADDLE et al., 2010). Neste estudo, optou-se em utilizar o ajuste da inferência Bayesiana seguindo o material suplementar fornecido por WADDLE et al., 2010 que reparametrizou os modelos propostos por MACKENZIE et al., 2004. Dezesesseis parâmetros foram estimados pelo modelo (Tabela 2.3). As probabilidades de ocorrência e detecção do predador de topo e dos mesopredadores obedeceram uma distribuição à priori (*priors*) que foi uniforme e variou de 0 a 1. A cadeia Markov Monte Carlo (MCMC *settings*) foi fixada em: i) três cadeias (nc=3), ii) com 6000 mil interações cada (ni=6000), iii) com as 2000 mil primeiras descartadas (nb=2000) e iv) quatro espaçamentos entre os pontos amostrados (nt=4).

Tabela 2.3 - Parâmetros inseridos no modelo de co-ocorrência conforme proposto por WADDLE et al. (2010)

Parâmetro	Descrição
ψ^C	Probabilidade de ocorrência do predador de topo
$\psi^{A,B C}$	Probabilidade condicional de ocorrência dos mesopredadores com o predador
$\psi^{A,B \bar{C}}$	Probabilidade condicional de ocorrência dos mesopredadores sem o predador
p^C	Probabilidade de detecção do predador de topo
$p^{A,B C}$	Probabilidade condicional de detecção dos mesopredadores com o predador
$p^{A,B \bar{C}}$	Probabilidade condicional de detecção dos mesopredadores sem o predador
β_{01}^C	Probabilidade de ocorrência do predador de topo na floresta nativa com a localização geográfica média
β_{02}^C	Probabilidade de ocorrência do predador de topo na área alterada com a localização geográfica média
$\beta_{01}^{A,B}$	Probabilidade condicional de ocorrência dos mesopredadores com o predador na floresta nativa
$\beta_{02}^{A,B}$	Probabilidade condicional de ocorrência dos mesopredadores sem o predador na floresta nativa
$\beta_{11}^{A,B}$	Probabilidade condicional de ocorrência dos mesopredadores com o predador na área alterada
$\beta_{12}^{A,B}$	Probabilidade condicional de ocorrência dos mesopredadores sem o predador na área alterada
α_{01}^C	Probabilidade de detecção do predador de topo na floresta nativa com o esforço amostral médio
α_{02}^C	Probabilidade de detecção do predador de topo na área alterada com o esforço amostral médio
$\alpha_{01}^{A,B}$	Probabilidade condicional de detecção dos mesopredadores com o predador e o esforço amostral médio
$\alpha_{02}^{A,B}$	Probabilidade condicional de detecção dos mesopredadores sem o predador e o esforço amostral médio

Após ajustar os modelos (Tabela 2.4), foram comparadas: 1) as co-ocorrências estimada e a observada e 2) as diferenças nas probabilidades de ocorrência e detecção das espécies de mesopredadores entre os sítios com e sem a onça-pintada. Quando o zero (0)

estava dentro dos 95% do Intervalo de Confiança (IC) no eixo x do histograma, a interação entre as espécies foi considerada aleatória (KÉRY; SCHAUB, 2014). Os modelos de co-ocorrência foram ajustados utilizando o pacote ‘R2jags’ (SU; YAJIMA, 2015) no ambiente R (R CORE TEAM, 2014).

Tabela 2.4 – Quatro principais modelos candidatos

Modelos Candidatos	Descrição
$\psi^{A,B C} = \psi^{A,B C}$	A ocorrência dos mesos é igual nos sítios com a e sem o predador
$\psi^{A,B C} \neq \psi^{A,B C}$	A ocorrência dos mesos é diferente nos sítios com e sem o predador
$p^{A,B C} = p^{A,B C}$	A detecção dos mesos é igual nos sítios com e sem o predador
$p^{A,B C} \neq p^{A,B C}$	A detecção dos mesos é diferente nos sítios com e sem o predador

2.2.4 Padrão e sobreposição de atividade

Os horários de atividade (00h01-23h59) de cada espécie foram extraídos das fotografias e convertidos para o formato circular (0 a 1) (ANEXO D). Foi assumido que o horário é uma amostragem aleatória de uma distribuição circular contínua e que descreve a probabilidade de uma espécie ser registrada nas armadilhas fotográficas a qualquer horário do dia. O padrão de atividade das espécies é, na verdade, a probabilidade da função de densidade desta distribuição que pressupõe que o animal deverá ser fotografado igualmente em todos os horários dentro do seu período de atividade (RIDOUT; LINKIE, 2009; LINKIE; RIDOUT, 2011).

O padrão e a sobreposição de atividade entre as espécies foram quantificados utilizando a análise não-paramétrica da densidade de Kernel (RIDOUT; LINKIE, 2009; LINKIE; RIDOUT, 2011). O padrão de atividade de cada espécie foi quantificado separadamente utilizando todo o conjunto de dados (2008-2011). A sobreposição no período de atividade das espécies também foi quantificada separadamente e utilizando todo o conjunto de dados. Para calcular a sobreposição no padrão de atividade entre as distribuições estimadas para as duas espécies foi utilizado o coeficiente de sobreposição delta (Δ), conforme revisado por LINKIE; RIDOUT (2011). O coeficiente variou de 0 (sem sobreposição) para 1 (completa sobreposição), definido pela área dentro da curva que foi formada pegando o mínimo das duas funções de densidade em cada ponto. Para qualquer horário do dia, a probabilidade que uma armadilha fotográfica aleatória teve para fotografar diferiu entre as duas distribuições por $< 1 - \Delta$. Apesar de existir pelo menos cinco maneiras alternativas de se estimar Δ (de 1 a 5), neste

estudo apenas foi considerado o Δ_1 recomendado para pequenas amostras (LINKIE; RIDOUT, 2011). Os Intervalos de Confiança (IC 95%) foram obtidos com 999 reamostragens *bootstrap*. Para analisar o padrão e a sobreposição de atividade das espécies foi utilizado o pacote ‘overlap’ (MEREDITH; RIDOUT, 2014a,b) no ambiente R (R CORE TEAM, 2014). O pacote também dependeu de outros dois pacotes adicionais (‘boot’ e ‘circular’) que complementaram as análises dos dados circulares.

2.3 Resultados

2.3.1 Armadilhamento fotográfico

Foram obtidos 303 eventos nas quatro temporadas de amostragem (Tabela 2.5), representados por 10 indivíduos de onças-pintadas, 24 de jaguatiricas e um número indeterminado de onças-pardas que não foram identificadas individualmente. Foram registradas 31 espécies de mamíferos pertencentes a 7 ordens (APÊNDICE B). Do total de espécies registradas, 11 foram da ordem Carnivora (APÊNDICE C).

Tabela 2.5 – Número de eventos do predador de topo (C) e das espécies de mesopredadores (A e B) entre as temporadas de amostragem (1-4)

Amostragem primária	Onça-pintada (C)	Onça-parda (A)	Jaguaririca (B)
Total	90	72	141
1	3	36	32
2	5	20	54
3	61	8	27
4	21	8	28

2.3.2 Modelo de co-ocorrência

A localização geográfica não teve efeito na ocorrência do predador de topo na primeira temporada de amostragem, mas foi importante nas temporadas subsequentes. O habitat não apresentou efeito significativo na ocorrência das espécies na floresta nativa e na área alterada. O habitat também não apresentou efeito significativo na probabilidade de detecção das espécies na floresta nativa e na área alterada. O esforço amostral foi a co-variável mais importante na detecção das espécies e influenciou positivamente as estimativas (Tabela 2.6).

Tabela 2.6 – Efeito dos parâmetros nas probabilidades de ocorrência e detecção do predador de topo (C) e das espécies de mesopredadores (A e B) entre as temporadas de amostragem (1-4)

Parâmetro	$\bar{X}$ 1 (CI 95%)	$\bar{X}$ 2 (CI 95%)	$\bar{X}$ 3 (CI 95%)	$\bar{X}$ 4 (CI 95%)
a1Esf.pred	8,12 (-7,59-22,32)	7,79 (0,41-19,14)	-1,00 (-6,83-4,04)	2,55(-14,94-19,19)
a1Esf.mesoA	-0,50 (-3,36-2,02)	3,08 (-0,29-7,53)	7,69 (-1,12-21,98)	6,19 (-3,93-18,66)
a1Esf.mesoB	-3,48 (-6,97-0,59)	-1,08 (-3,88-1,53)	0,18 (-3,84-3,75)	-2,80 (-9,18-1,74)
b1Coor.pred	-0,46 (-16,9-17,5)	6,27 (-0,33-20,12)	3,84 (-0,52-11,94)	7,81 (0,34-22,13)
pHab.pred	0,29 (0,01-0,89)	0,26 (0,01-0,84)	0,80 (0,37-1,00)	0,62 (0,19-0,95)
pAlt.pred	0,32 (0,01-0,93)	0,32 (0,07-0,69)	0,74 (0,19-0,99)	0,15 (0,00-0,81)
pComPred.mesoA	0,40 (0,03-0,92)	0,50 (0,18-0,84)	0,43 (0,01-0,97)	0,37 (0,04-0,83)
pComPred.mesoB	0,29 (0,02-0,90)	0,45 (0,16-0,77)	0,35 (0,01-0,94)	0,39 (0,09-0,76)
pSemPred.mesoA	0,38 (0,07-0,75)	0,40 (0,09-0,79)	0,33 (0,02-0,89)	0,40 (0,05-0,89)
pSemPred.mesoB	0,20 (0,03-0,52)	0,58 (0,24-0,89)	0,24 (0,05-0,57)	0,34 (0,07-0,78)
ψ Hab.pred	0,41 (0,01-0,96)	0,46 (0,01-0,97)	0,43 (0,04-0,89)	0,46(0,03-0,95)
ψ Alt.pred	0,34 (0,01-0,95)	0,43 (0,02-0,96)	0,14 (0,00-0,54)	0,41 (0,01-0,97)
ψ ComPredHab.mesoA	0,38 (0,01 -0,95)	0,42 (0,02-0,95)	0,39 (0,02-0,93)	0,43 (0,02-0,96)
ψ ComPredHab.mesoB	0,54 (0,03 -0,98)	0,62 (0,09-0,98)	0,41 (0,02-0,94)	0,67 (0,16-0,99)
ψ ComPredAlt.mesoA	0,60 (0,04-0,99)	0,75 (0,31-0,99)	0,37 (0,02-0,92)	0,61 (0,09-0,98)
ψ ComPredAlt.mesoB	0,55 (0,03-0,98)	0,67 (0,23-0,99)	0,45 (0,02-0,96)	0,44 (0,05-0,94)
ψ SemPredHab.mesoA	0,31 (0,01-0,87)	0,69 (0,21-0,99)	0,31 (0,01-0,92)	0,30 (0,01-0,89)
ψ SemPredAlt.mesoB	0,56 (0,04-0,98)	0,66 (0,19-0,98)	0,56 (0,09-0,97)	0,48 (0,08-0,93)
ψ SemPredAlt.mesoA	0,78 (0,21-0,99)	0,42 (0,02-0,96)	0,45 (0,07-0,95)	0,63 (0,13-0,98)
ψ SemPredAlt.mesoB	0,69 (0,13-0,99)	0,61 (0,12-0,98)	0,61 (0,14-0,97)	0,58 (0,10-0,98)
Deviance	56,3 (48,32 -67,3)	65,83 (56,06-78,17)	27,36 (16,48-42,16)	43,51 (34,86-54,27)
DIC	68,40	82,10	48,90	56,20

As médias observadas não diferiram das estimadas para a ocorrência dos mesopredadores na presença (1) e na ausência (0) do predador de topo (Tabelas 2.7 e 2.8). Também não existiu diferença nas probabilidades de ocorrência das espécies de mesopredadores nos sítios com e sem o predador de topo durante as quatro temporadas de amostragem (2008-2011) (Figuras 2.2 e 2.3).

Tabela 2.7 - Comparação das co-ocorrências observada e estimada entre a onça-pintada e a onça-parda nas quatro temporadas de amostragem (1-4)

Amostragem primária	Onça- pintada	Onça- parda	N	Observada $\bar{X} \pm SD$	Estimada $\bar{X} \pm SD$	IC 2,5-97,5%
1	0	0	3	1,63 $\pm$ 1,13	1,63 $\pm$ 1,14	0-3
	1	0	0	0,98 $\pm$ 1,05	0,99 $\pm$ 1,06	0-3
	0	1	5	1,48 $\pm$ 1,64	1,49 $\pm$ 1,64	0-5
	1	1	3	6,89 $\pm$ 1,68	6,90 $\pm$ 1,68	3-9
2	0	0	2	0,93 $\pm$ 0,78	0,94 $\pm$ 0,79	0-2
	1	0	0	0,14 $\pm$ 0,40	0,14 $\pm$ 0,40	0-1
	0	1	6	6,06 $\pm$ 1,90	6,07 $\pm$ 1,90	0-8
	1	1	2	2,85 $\pm$ 1,69	2,86 $\pm$ 1,70	2-8
3	0	0	2	1,49 $\pm$ 0,69	1,49 $\pm$ 0,69	0-2
	1	0	3	1,81 $\pm$ 1,14	1,82 $\pm$ 1,15	0-4
	0	1	2	2,16 $\pm$ 0,82	2,17 $\pm$ 0,83	0-4
	1	1	3	4,51 $\pm$ 1,25	4,52 $\pm$ 1,25	3-7
4	0	0	2	1,01 $\pm$ 0,80	1,02 $\pm$ 0,81	0-2
	1	0	4	3,42 $\pm$ 1,53	3,42 $\pm$ 1,53	0-6
	0	1	2	1,61 $\pm$ 1,09	1,61 $\pm$ 1,09	0-4
	1	1	2	3,94 $\pm$ 1,69	3,94 $\pm$ 1,70	2-8

Tabela 2.8 - Comparação das co-ocorrências observada e estimada entre a onça-pintada e a jaguatirica nas quatro temporadas de amostragem (1-4)

Amostragem primária	Onça- pintada	Jaguatirica	N	Observada $\bar{X} \pm SD$	Estimada $\bar{X} \pm SD$	IC 2,5-97,5%
1	0	0	2	$0,88 \pm 0,78$	$0,88 \pm 0,79$	0-2
	1	0	0	$0,58 \pm 0,71$	$0,58 \pm 0,72$	0-2
	0	1	6	$2,44 \pm 1,55$	$2,45 \pm 1,56$	0-6
	1	1	3	$7,08 \pm 1,44$	$7,09 \pm 1,44$	4-10
2	0	0	1	$0,64 \pm 0,47$	$0,64 \pm 0,48$	0-1
	1	0	0	$0,19 \pm 0,39$	$0,20 \pm 0,40$	0-1
	0	1	7	$4,95 \pm 2,24$	$4,95 \pm 2,24$	1-7
	1	1	2	$4,20 \pm 2,18$	$4,21 \pm 2,18$	2-8
3	0	0	1	$0,50 \pm 0,49$	$0,51 \pm 0,50$	0-1
	1	0	3	$2,87 \pm 0,53$	$2,87 \pm 0,53$	1-4
	0	1	3	$3,39 \pm 0,56$	$3,40 \pm 0,56$	2-4
	1	1	3	$3,22 \pm 0,56$	$3,22 \pm 0,56$	3-5
4	0	0	1	$0,62 \pm 0,48$	$0,63 \pm 0,48$	0-1
	1	0	1	$0,90 \pm 0,61$	$0,91 \pm 0,62$	0-2
	0	1	3	$1,72 \pm 1,27$	$1,73 \pm 1,28$	0-4
	1	1	5	$6,73 \pm 1,34$	$6,74 \pm 1,34$	5-9

Figura 2.2 - Diferenças nas probabilidades de ocorrência (ψ) e detecção (p) da onça-parda nos sítios com e sem a onça-pintada nas quatro temporadas de amostragens (1-4). A presença do zero (linha pontilhada azul) dentro dos 95% do Intervalo de Confiança (linha contínua vermelha) representado pelo eixo x do histograma indica que a interação entre as espécies foi aleatória.

Figura 2.3 - Diferenças nas probabilidades de ocorrência (ψ) e detecção (p) da jaguatirica nos sítios com e sem a onça-pintada nas quatro temporadas de amostragens (1-4). A presença do zero (linha pontilhada azul) dentro dos 95% do Intervalo de Confiança (linha contínua vermelha) representado pelo eixo x do histograma indica que a interação entre as espécies foi aleatória. Destaque para a terceira temporada que apresentou uma diferença significativa na probabilidade de detecção da jaguatirica nos sítios com e sem a onça-pintada

Também não existiu diferença nas probabilidades de detecção das espécies, exceto para a jaguatirica na terceira temporada (2010), quando houve um aumento na detecção da espécie nos sítios com a presença do predador de topo (Figura 2.4).

Figura 2.4 – Probabilidades de ocorrência (psi) e detecção (p) das espécies de mesopredadores nos sítios com e sem o predador de topo nas quatro temporadas de amostragem (1-4). Destaque para a terceira temporada que teve a probabilidade de detecção da jaguatirica positivamente associada com a presença do predador de topo

2.3.3 Padrão e sobreposição de atividade

Apenas metade do total de eventos fotográficos ($n = 156$; 51,48%) registraram os horários (44 de onça-pintada, 31 de onça-parda e 81 de jaguatirica). O predador de topo apresentou um padrão de atividade catemeral e foi a espécie mais ativa ao longo de todo o ciclo circadiano (24 h), com picos ao amanhecer (6h00-9h00) e ao anoitecer (18h00-21h00). As espécies de mesopredadores apresentaram um padrão de atividade predominantemente noturno, com picos por volta da meia-noite. Ambas as espécies apresentaram uma extrema redução no período de atividade por volta do meio dia (Figura 2.5).

Figura 2.5 – Padrão geral do período de atividade do predador de topo e das duas espécies de mesopredadores utilizando os dados das quatro temporadas de amostragem (1-4)

Houve pouca sobreposição no período de atividade das espécies de mesopredadores com o predador de topo quando analisado os dados das quatro temporadas de amostragem (1-4), sendo 55% (IC 39-72%) com a onça-parda e 56% (IC 41-71%) com a jaguatirica. Houve uma diferença considerável do padrão de atividade das espécies entre as temporadas de amostragem. A onça-parda apresentou maior a variação no período de atividade em relação ao predador de topo, com máxima de 55% e mínima de 37% de sobreposição. A jaguatirica apresentou as menores variações no período de atividade, com mínima de 46% e máxima de 54% de sobreposição com o predador de topo (Figura 2.6).

Figura 2.6 - Sobreposição no padrão de atividade das espécies para cada temporada de amostragem (2-4), exceto para a primeira temporada (1) que teve dados insuficientes devido ao baixo número de capturas e recapturas do predador de topo. O padrão de atividade do predador de topo está representado pela linha pontilhada azul (----) e o das espécies de mesopredadores pela linha contínua preta (—). As setas vermelhas indicam o aumento e a diminuição do período de atividade dos mesopredadores em relação ao padrão de atividade do predador de topo

2.4 Discussão

Este estudo não constatou a interferência da presença do predador de topo sobre a ocorrência das espécies de mesopredadores como outros estudos demonstraram. Em um estudo similar no Cerrado, a ocorrência da onça-parda teve uma fraca associação com a presença da onça-pintada, sugerindo que as espécies se evitaram espacialmente sendo a onça-pintada um competidor dominante (SOLLMANN et al., 2012). O particionamento espacial também foi um importante mecanismo para a coexistência da jaguatirica e do lince-pardo que utilizaram diferentes estruturas de habitats na América do Norte (HORNE et al., 2009). As mudanças na composição de presas e no uso do habitat também foram mecanismos utilizados pela onça-parda para evitar a competição de interferência quando houve aumento populacional de lobos (BARTNICK et al., 2013). Lobos também controlam a distribuição e a abundância de coiotes que mudaram seus níveis de atividade e ocuparam ambientes mais abertos conforme a proximidade com uma matilha (MILLER et al., 2012). Devido às interações competitivas, a presença da raposa-vermelha (*Vulpes vulpes*) foi o principal fator limitante para a recolonização da raposa ártica fino-escandinava (*Vulpes lagosus*) no norte da Noruega (HAMEL et al., 2013). Provavelmente, o mecanismo de particionamento espacial deve ser importante em sistemas com maior limitação de recursos, forte competição e grande chance de predação intraguilda.

Apesar da ocorrência das espécies de mesopredadores não ter sido diferente nos sítios com e sem o predador de topo, a probabilidade de detecção da jaguatirica foi maior nos sítios com a presença do predador de topo durante uma das temporadas de amostragem. Estes resultados sugerem que existiu uma grande tolerância entre as espécies e uma possível facilitação de recursos proporcionada pela presença constante do predador de topo. Muitas espécies modificam o ambiente local e, de forma direta ou indireta, facilitam recursos para outras simplesmente por meio da sua presença (BRUNO et al., 2003). O que se torna possível apenas em sistemas com grande abundância de recursos e níveis reduzidos de competição, favorecendo a coexistência e o aumento da riqueza de espécies. Um estudo similar em Belize também constatou que a atividade da jaguatirica foi positivamente associada com a presença da onça-pintada, atribuindo este padrão ao papel da onça-pintada como uma espécie guarda-chuva para pequenos carnívoros (DAVIS et al., 2010). A facilitação de recursos pelo predador de topo pareceu não apenas favorecer a jaguatirica mas também urubus-rei (*Sarcoramphus papa*) que foram observados seguindo a onça-pintada e se alimentando dos restos de carniças abatidas por ela (SCHLEE, 2007). A onça-parda também disponibilizou carcaças e facilitou a disponibilidade de recursos para outras espécies de carnívoros e de aves necrofágas (ALLEN

et al., 2015). O mesmo padrão foi constatado com lobos que determinaram a quantidade de carniças disponíveis para as espécies necrofágas contribuindo com o aumento da diversidade em Yellowstone (WILMERS et al., 2003a). O sucesso da facilitação também dependeu do limite e da variação espaço-temporal de recursos (WILMERS et al., 2003b).

O predador de topo apresentou um padrão de atividade catemeral enquanto as espécies de mesopredadores apresentaram um padrão noturno. O padrão de atividade catemeral apresentado pela onça-pintada também foi constatado na Amazônia peruana (EMMONS, 1987), na Mata Atlântica argentina (BITETTI et al., 2010), assim como observado para outras espécies de predadores de topo como o tigre (LINKIE; RIDOUT, 2011), o leopardo-das-neves (*Panthera uncia*) e para a maioria da espécies do Ártico (BENNIE et al., 2014). Provavelmente, algumas espécies de predadores de topo mantêm-se ativas ao longo do dia para aumentar as chances de forrageamento de recursos, de reprodução e de defesa do seu território. O particionamento temporal não foi um mecanismo generalizado de coexistência entre a onça-pintada e a onça-parda que apresentaram uma sobreposição significativa de aproximadamente 86% ao longo da sua distribuição (FOSTER et al., 2013). Contudo, este estudo apresentou as menores taxas de sobreposição (~55%) no período de atividade das espécies quando comparado com outros estudos. As espécies de mesopredadores procuraram evitar o predador de topo por pelo menos metade dos seus períodos de atividade. Entre os anos, também foi possível constatar a mudança no padrão de atividade dos mesopredadores que se tornaram ainda mais noturnos diante da presença da onça-pintada. Possivelmente, a separação temporal reduziu uma potencial predação intraguildd exercida pela onça-pintada sobre as espécies de mesopredadores. A segregação temporal foi o principal mecanismo utilizado pelas onça-pintada e pela onça-parda para evitar utilizar os mesmos sítios ao mesmo tempo, apresentando 65% de sobreposição no período de atividade na floresta tropical de Belize (HARMSEN et al., 2009). Também foi importante para felídeos no chaco Boliviano (ROMERO-MUÑOZ et al., 2010) e carnívoros nos Andes, sugerindo uma diminuição na predação intraguildd para a espécie considerada subordinada (*Leopardus jacobita*) (LUCERINI et al., 2009). Felídeos da ilha de Sumatra com tamanho corporal e presas similares apresentaram a menor sobreposição temporal sugerindo a segregação das espécies (SUNARTO et al., 2015). Geralmente, espécies morfologicamente semelhantes apresentam menores sobreposições no período de atividade do que aquelas que possuem maior diferenciação fenológica e de nicho (BITETTI et al., 2010; ROMERO-MUÑOZ et al., 2010).

Portanto, o particionamento temporal foi o mecanismo mais importante para a coexistência das espécies do que o espacial. As espécies de mesopredadores utilizaram os mesmos sítios que o predador de topo mas apresentaram diferentes padrões de atividade. Em adição, a presença constante do predador de topo influenciou positivamente a detecção da jaguatirica que se tornou mais conspícua em uma das temporadas de amostragem. O que reforçou a importância de se realizar temporadas de amostragens consecutivas para poder descrever a dinâmica desta interação. Mudanças nos níveis de recursos entre as estações determinaram as táticas espaciais e comportamentais utilizadas pelas espécies carnívoros africanos na aquisição de recursos (VANAK et al., 2013). Mudanças causadas pelas ações antrópicas também podem influenciar a coexistência de espécies. Contudo, ainda existe uma lacuna de conhecimento sobre o funcionamento dos mecanismos de coexistência e como eles podem ser afetados pela alteração de áreas naturais.

2.5 Conclusões

- A presença do predador de topo não afetou a ocorrência das espécies de mesopredadores, entretanto, influenciou positivamente a detecção da jaguatirica em uma das quatro temporadas amostradas;
- As espécies de mesopredadores apresentaram as menores taxas de sobreposição temporal com o predador de topo quando comparado com outros estudos. Também apresentaram uma mudança razoável no padrão de atividade em relação ao predador de topo;
- Conclui-se que o particionamento temporal foi o mecanismo mais importante para as espécies de mesopredadores evitarem o predador de topo do que o particionamento espacial.

Referências

ALLEN, M.L.; ELBROCH, L.M.; WILMERS, C.C.; WITTMER, H.U. The comparative effects of large carnivores on the acquisition of carrion by scavengers. **The American Naturalist**, Chicago, v. 185, n. 6, p. 822-833, 2015.

BARTNICK, T.D.; VAN DEELEN, T.R.; QUIGLEY, H.B.; CRAIGHEAD, D. Variation in cougar (*Puma concolor*) predation habits during wolf (*Canis lupus*) recovery in the southern Greater Yellowstone Ecosystem. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 91, n. 2, p. 82-93, 2013. 10.1139/cjz-2012-0147

BENNIE, J.J.; DUFFY, J.P.; INGER, R.; GASTON, K.J. Biogeography of time partitioning in mammals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 111, n. 38, p. 13727-13732, 2014. doi: 10.1073/pnas.1216063110

BITETTI, M.S. di; DE ANGELO, C.D. de; BLANCO, Y.E. di; PAVIOLO, A. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. **Acta Oecologica**, Amsterdam, v. 36, n. 4, p. 403-412, 2010. [doi:10.1016/j.actao.2010.04.001](https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.04.001)

BRODIE, J.F.; GIORDANO, A. Lack of trophic release with large mammal predators and prey in Borneo. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 163, p. 58-67, 2013. [doi:10.1016/j.biocon.2013.01.003](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.003)

BRUNO, J.F.; STACHOWICZ, J.J.; BERTNESS, M.D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 18, n. 3, p. 119-125, 2003. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)

CARTER, N.; JASNY, M.; GURUNG, B.; LIU, J. Impacts of people and tigers on leopard spatiotemporal activity patterns in a global biodiversity hotspot. **Global Ecology and Conservation**, Amsterdam, v. 3, p. 149-162, 2015. [doi:10.1016/j.gecco.2014.11.013](https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.11.013)

COOCH, E.; WHITE, G. (Ed.). **Program MARK**: a gentle introduction. 14th ed. Available online with the MARK programme, 8.0, 2015. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>

COVE, M.V.; NIVA, L.M.; JACKSON, V.L. Use of probability of detection when conducting analyses of surveys of mesopredators: a case study from the Ozark Highlands of Missouri. **The Southwestern Naturalist**, Washington, v. 57, n. 3, p. 257-261, 2012. doi: <http://dx.doi.org/10.1894/0038-4909-57.3.257>

CROOKS, K.R.; SOULÉ, M.E. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. **Nature**, London, v. 400, p. 563-566, 1999. doi:10.1038/23028

DAVIS, M.L.; KELLY, M.J.; STAUFFER, D.F. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. **Animal Conservation**, Malden, v. 14, n. 1, p. 56-65, 2011. DOI: 10.1111/j.1469-1795.2010.00389.x

DONADIO, E.; BUSKIRK, S.W. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. **The American Naturalist**, Chicago, v. 167, n. 4, p. 524-536, 2006.

EMMONS, L.H. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 20, n. 4, p. 271-283, 1987.

ENVIRONMENTAL SYSTEMS RESEARCH INSTITUTE. **ArcGIS Desktop**: Release 9.3.1. Redlands: Environmental Systems Research Institute, 2008.

FOSTER, V.C.; SARMENTO, P.; SOLLMANN, R.; TÔRRES, N.; JÁCOMO, A.T.; NEGRÕES, N.; FONSECA, C.; SILVEIRA, L. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. **Biotropica**, Malden, v. 45, n. 3, p. 373-379, 2013. DOI: 10.1111/btp.12021

GAUSE, G.F. Experimental studies on the struggle for existence I. Mixed population of two species of yeast. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 9, n. 4, p. 389-402, 1932.

HAINES, A.M. Is there competition between sympatric jaguar *Panthera onca* and puma *Puma concolor*?. **Dong wu xue bao [Acta zoologica Sinica]**, Beijing, v. 52, n. 6, p. 1142-1147, 2005.

HAMEL, S.; KILLENGREEN, S.T.; HENDEN, J.A.; YOCCOZ, N.G.; IMS, R.A. Disentangling the importance of interspecific competition, food availability, and habitat in species occupancy: Recolonization of the endangered Fennoscandian arctic fox. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 160, p. 114-120, 2013. [doi:10.1016/j.biocon.2013.01.011](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.011)

HARMSSEN, B.J.; FOSTER, R.J.; SILVER, S.C.; OSTRO, L.E.; DONCASTER, C.P. Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a neotropical forest. **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 90, n. 3, p. 612-620, 2009. <http://dx.doi.org/10.1644/08-MAMM-A-140R.1>

HORNE, J.S.; HAINES, A.M.; TEWES, M.E.; LAACK, L.L. Habitat partitioning by sympatric ocelots and bobcats: implications for recovery of ocelots in southern Texas. **The Southwestern Naturalist**, Washington, v. 54, n. 2, p. 119-126, 2009. doi: <http://dx.doi.org/10.1894/PS-49.1>

HUTCHINSON, G.E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. **The American Naturalist**, Chicago, v. 93, n. 870, p. 145-159, 1959.

KARANTH, K.U.; NICHOLS, J.D. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. **Ecology**, Ithaca, v. 79, n. 8, p. 2852-2862, 1998. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2852:EOTDII\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2852:EOTDII]2.0.CO;2)

KÉRY, M.; SCHAUB, M. **Introductory Bayesian population analysis using WinBUGS & JAGS**. Porto Alegre, 2014. 322 p.

LAWTON, J.H.; HASSELL, M.P. Asymmetrical competition in insects. **Nature**, London, v. 289, p. 793-795, 1981; doi:10.1038/289793a0

LESCUREUX, N.; LINNELL, J.D. Warring brothers: the complex interactions between wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*) in a conservation context. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 171, p. 232-245, 2014. [doi:10.1016/j.biocon.2014.01.032](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.01.032)

LINKIE, M.; RIDOUT, M.S. Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests. **Journal of Zoology**, Malden, v. 284, n. 3, p. 224-229, 2011. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2011.00801.x

LOVARI, S.; POKHERAL, C.P.; JNAWALI, S.R.; FUSANI, L.; FERRETTI, F. Coexistence of the tiger and the common leopard in a prey-rich area: the role of prey partitioning. **Journal of Zoology**, Malden, v. 295, n. 2, p. 122-131, 2015. DOI: 10.1111/jzo.12192

LUCHERINI, M.; REPPUCCI, J.I.; WALKER, R.S.; VILLALBA, M.L.; WURSTTEN, A.; GALLARDO, G.; IRIARTE, A.; VILLALOBOS, R.; PEROVIC, P. Activity pattern

segregation of carnivores in the high Andes. **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 90, n. 6, p. 1404-1409, 2009. doi: <http://dx.doi.org/10.1644/09-MAMM-A-002R.1>

MACKENZIE, D.I.; NICHOLS, J.D.; ROYLE, J.A.; POLLOCK, K.H.; BAILEY, L.L.; HINES, J.E. (Ed.). **Occupancy estimation and modeling**. Burlington: Academic Press, 2006. 324 p.

MACKENZIE, D.I.; BAILEY, L.L.; NICHOLS, J.D. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 73, n. 3, p. 546-555, 2004. DOI: 10.1111/j.0021-8790.2004.00828.x

MACKENZIE, D.I.; NICHOLS, J.D.; LACHMAN, G.B.; DROEGE, S.; ROYLE, J.A.; LANGTIMM, C.A. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. **Ecology**, Ithaca, v. 83, n. 8, p. 2248-2255, 2002. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2248:ESORWD\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2)

MEREDITH, M.; RIDOUT, M. **Package ‘overlap’**. 2014a. Disponível em: <<http://cran.us.r-project.org/web/packages/overlap/overlap.pdf>>. Acesso em: 23 dez. 2014a. 18 p.

MEREDITH, M.; RIDOUT, M. **Overview of the overlap package**. 2014b. Disponível em: <<http://cran.cs.wvu.edu/web/packages/overlap/vignettes/overlap.pdf>>. Acesso em: 23 set. 2014b. 9 p.

MILLER, B.J.; HARLOW, H.J.; HARLOW, T.S.; BIGGINS, D.; RIPPLE, W.J. Trophic cascades linking wolves (*Canis lupus*), coyotes (*Canis latrans*), and small mammals. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 90, n. 1, p. 70-78, 2012. 10.1139/z11-115.

NOSS, A.; POLISAR, J.; MAFFEI, L.; GARCIA, R.; SILVER, S. **Evaluating jaguar densities with camera traps**. New York: Jaguar Conservation Program; Latin America and Caribbean Program; Wildlife Conservation Society, 2013. 78 p.

OLIVEIRA, T.G.; PEREIRA, J.A. Intraguild predation and interspecific killing as structuring forces of carnivorous communities in South America. **Journal of Mammalian Evolution**, New York, v. 21, p. 427-436, 2014. DOI 10.1007/s10914-013-9251-4

OTIS, D.L.; BURNHAM, K.P.; WHITE, G.C.; ANDERSON, D.R. Statistical inference from capture data on closed animal populations. **Wildlife Monographs**, New Jersey, v. 72, p. 3-135, 1978.

PALOMARES, F.; CARO, T.M. Interspecific killing among mammalian carnivores. **The American Naturalist**, Chicago, v. 153, n. 5, p. 492-508, 1999.

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna, R Foundation for Statistical Computing, 2014. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 2 nov. 2014.

RITCHIE, E.G.; JOHNSON, C.N. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. **Ecology Letters**, Malden, v. 12, n. 9, p. 982-998, 2009. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x

RIDOUT, M.S.; LINKIE, M. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. **Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics**, New York, v. 14, n. 3, p. 322-337, 2009. 10.1198/jabes.2009.08038

ROMERO-MUÑOZ, A.; MAFFEI, L.; CUÉLLAR, E.; NOSS, A.J. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 26, n. 3, p. 303-311, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467410000052>

SCHLEE, M.A. King vultures (*Sarcoramphus papa*) follow jaguar in the Serranía de la Cerbatana, Venezuela. **Vulture News**, Grahamstown, v. 57, p. 4-16, 2007.

SCHUETTE, P.; WAGNER, A.P.; WAGNER, M.E.; CREEL, S. Occupancy patterns and niche partitioning within a diverse carnivore community exposed to anthropogenic pressures. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 158, p. 301-312, 2013. DOI: [doi:10.1016/j.biocon.2012.08.008](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.008)

SCOGNAMILLO, D.; MAXIT, I.E.; SUNQUIST, M.; POLISAR, J. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan Llanos. **Journal of Zoology**, Malden, v. 259, n. 3, p. 269-279, 2003. DOI:10.1017/S0952836902003230

SOLLMANN, R.; FURTADO, M.M.; HOFER, H.; JÁCOMO, A.T.; TÔRRES, N.M.; SILVEIRA, L. Using occupancy models to investigate space partitioning between two sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**, Amsterdam, v. 77, n. 1, p. 41-46, 2012. DOI: 10.1111/btp.12021

SU, Y.S.; YAJIMA, M. **Package ‘R2jags’**. 2015. Disponível em: <<ftp://64.50.236.52/.1/cran/web/packages/R2jags/R2jags.pdf>>. Acesso em: 9 jan. 2015. 12 p.

SUNARTO, S.; KELLY, M.J.; PARAKKASI, K.; HUTAJULU, M.B. Cat coexistence in central Sumatra: ecological characteristics, spatial and temporal overlap, and implications for management. **Journal of Zoology**, Malden, v. 296, n. 2, p. 104-115, 2015. DOI: 10.1111/jzo.12218

TOBLER, M.W.; POWELL, G.V. Estimating jaguar densities with camera traps: Problems with current designs and recommendations for future studies. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 159, p. 109-118, 2013. DOI: [doi:10.1016/j.biocon.2012.12.009](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.009)

TRINCA, C.T. **Densidade populacional de felídeos e riqueza de mamíferos terrestres no sul da Amazônia**. 2014. 90p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2014.

VANAK, A.T.; FORTIN, D.; THAKER, M.; OGDEN, M.; OWEN, C.; GREATWOOD, S.; SLOTOW, R. Moving to stay in place: behavioral mechanisms for coexistence of African large carnivores. **Ecology**, Ithaca, v. 94, n. 11, p. 2619-2631, 2013. <http://dx.doi.org/10.1890/13-0217.1>

WADDLE, J.H.; DORAZIO, R.M.; WALLS, S.C.; RICE, K.G.; BEAUCHAMP, J.; SCHUMAN, M.J.; MAZZOTTI, F.J. A new parameterization for estimating co-occurrence of interacting species. **Ecological Applications**, Ithaca, v. 20, n. 5, p. 1467-1475, 2010.
<http://dx.doi.org/10.1890/09-0850.1>

WANG, Y.; ALLEN, M.L.; WILMERS, C.C. Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 190, p. 23-33, 2015.
[doi:10.1016/j.biocon.2015.05.007](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.007)

WILMERS, C.C.; CRABTREE, R.L.; SMITH, D.W.; MURPHY, K.M.; GETZ, W.M. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 72, n. 6, p. 909-916, 2003a. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2003.00766.x

WILMERS, C.C.; STAHLER, D.R.; CRABTREE, R.L.; SMITH, D.W.; GETZ, W.M. Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf and hunter killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. **Ecology Letters**, Malden, v. 6, n. 11, p. 996-1003, 2003b. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00522

APÊNDICES

APÊNDICE A

Marca e quantidade de armadilhas fotográficas utilizadas neste estudo

Armadilha fotográfica	Tipo	Quantidade (n)
Total	---	46
Night Hawk (NH)	35 mm	20
Leaf River C1 (LR)	35 mm	07
Stealth Cam MC2-GV (SC)	35 mm	06
Deer Cam DC-100 (DC)	35 mm	01
Moultrie Cam MFH-DGW-4.0 (MC)	digital	02
Cuddeback Capture (CB)	digital	08
Bushnell Trophy XLT (BS)	digital	02

APÊNDICE B

Lista de todas as espécies de mamíferos registradas nas armadilhas fotográficas de 2008 a 2011 na Fazenda São Nicolau, Sul da Amazônia

Ordem	Família	Espécie	Nome popular	Biomassa(*)
Marsupialia	Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	Gambá-da-orelha-preta	565-1,610 g
		<i>Metachirus spp.</i>	Mucura-quatro-olhos (NI)	300-480 g
		<i>Marmosops spp.</i>	Cuíca (NI)	55-85 g
Xenarthra	Dasypodidae	<i>Priodontes maximus</i>	Tatu-canastra	30 kg
		<i>Dasypus kappleri</i>	Tatu-quinze-quilos	8,5-11,8 kg
		<i>Dasypus novemcinctus</i>	Tatu-galinha	2,7-6,3 kg
		<i>Cabassous unicinctus</i>	Tatu-de-rabo-mole	1,6-4,8 kg
	Myrmecophagidae	<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	Tamanduá-bandeira	22-39 kg
		<i>Tamandua tetradactyla</i>	Tamanduá-mirim	3,6-8,4 kg
Primate	Cebidae	<i>Sapajus apella</i>	Macaco-prego	1,7-4,5 kg
		<i>Saimiri sciureus</i>	Mico-de-cheiro	480-1,400 g
Carnívora	Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	Irara	2,7-7 kg
	Procyonidae	<i>Procyon cancrivorus</i>	Mão-pelada	3,1-7,7 kg
		<i>Nasua nasua</i>	Coati	3-7,2 kg
	Canidae	<i>Atelocynus microtis</i>	Cachorro-da-orelha-curta	6,5-9 kg
		<i>Cerdocyon thous</i>	Cachorro-do-mato	3,6-7,9 kg
		<i>Speothos venaticus</i>	Cachorro-vinagre	5-7 kg
	Felidae	<i>Panthera onca</i>	Onça-pintada	31-158 kg
		<i>Leopardus pardalis</i>	Jaguaririca	8-12 kg
		<i>Leopardus wiedii</i>	Gato-maracajá	3-9 kg
		<i>Puma concolor</i>	Onça-parda	29-120 kg
		<i>Puma yagouaroundi</i>	Gato-mourisco	4,5-9 kg
Perissodactyla	Tapiridae	<i>Tapirus terrestris</i>	Anta	227-250 kg
Artiodactyla	Tayassuidae	<i>Tayassu pecari</i>	Queixada	25-45 kg
		<i>Pecari tajacu</i>	Cateto	17-35 kg
	Cervidae	<i>Mazama americana</i>	Veado-mateiro	24-48 kg
		<i>Mazama nemorivaga</i>	Veado-cinza	11-25 kg
Rodentia	Hydrochaeridae	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	Capivara	35-65 kg
	Dayproctidae	<i>Dasyprocta spp.</i>	Cotia (NI)	3-5,2 kg
	Agoutidae	<i>Cuniculus paca</i>	Paca	5-13 kg
	Echimyidae	<i>Proechimys spp.</i>	Sauia	150-550 g

(*) Biomassa média de indivíduos adultos.

Fonte: EMMONS, L.H.; FEER, F. **Neotropical rainforest mammals: a field guide**. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. 307p.

APÊNDICE C

Mamíferos carnívoros (Ordem Carnívora) registrados nas armadilhas fotográficas na Fazenda São Nicolau

Irara (*Eira barbara*)

Mão-pelada (*Procyon cancrivorus*)

Coati (*Nasua nasua*)

Cachorro-da-orelha-curta (*Atelocynus microtis*)

Cachorro-do-mato (*Cerdocyon thous*)

11/22/2011 7:29 AM

Cachorro-vinagre (*Speothos venaticus*)

Onça-pintada (*Panthera onca*)

Jagatrica (*Leopardus pardalis*)

Gato-maracajá (*Leopardus wiedii*)

Onça-parda (*Puma concolor*)

Gato-mourisco (*Puma yagouaroundi*)

ANEXOS

ANEXO A

Matriz de captura e recaptura (1 = detectada, 0 = não-detectada) das três espécies estudadas (Po: *Panthera onca*; Pc: *Puma concolor*; Lp: *Leopardus pardalis*) no ano de 2008

Sítio	Po1	Po2	Po3	Po4	Po5	Po6	Po7	Po8	Pc1	Pc2	Pc3	Pc4	Pc5	Pc6	Pc7	Pc8	Lp1	Lp2	Lp3	Lp4	Lp5	Lp6	Lp7	Lp8
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0

Matriz de captura e recaptura (1 = detectada, 0 = não-detectada) das três espécies estudadas (Po: *Panthera onca*; Pc: *Puma concolor*; Lp: *Leopardus pardalis*) no ano de 2010

Sítio	Po1	Po2	Po3	Po4	Po5	Po6	Po7	Po8	Pc1	Pc2	Pc3	Pc4	Pc5	Pc6	Pc7	Pc8	Lp1	Lp2	Lp3	Lp4	Lp5	Lp6	Lp7	Lp8
1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	1	1	1	1	1	NA	1	0	0	0	0	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0	NA	0
3	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
4	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
6	0	0	0	1	0	0	0	NA	1	0	0	0	0	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0	NA
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
12	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1

(NA) mau funcionamento do par de armadilhas fotográficas na estação durante toda a ocasião de amostragem

Matriz de captura e recaptura (1 = detectada, 0 = não-detectada) das três espécies estudadas (Po: *Panthera onca*; Pc: *Puma concolor*; Lp: *Leopardus pardalis*) no ano de 2011

Sítio	Po1	Po2	Po3	Po4	Po5	Po6	Po7	Po8	Pc1	Pc2	Pc3	Pc4	Pc5	Pc6	Pc7	Pc8	Lp1	Lp2	Lp3	Lp4	Lp5	Lp6	Lp7	Lp8
1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0	NA	0	0	0	1	1	1	0	NA
7	0	0	0	0	1	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0	NA	0	0	0	0	0	0	0	NA
8	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
12	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1

(NA) mau funcionamento do par de armadilhas fotográficas na estação durante toda a ocasião de amostragem

ANEXO B

Co-variáveis do sítio (2008 – 2011)

Sítio	X	Y	Habitat¹
1	358597	8914064	1
2	360498	8913916	0
3	362555	8913760	0
4	362500	8912302	0
5	361631	8910940	0
6	359707	8911736	0
7	357769	8910418	1
8	359181	8909180	1
9	360702	8908010	1
10	362913	8908888	0
11	366270	8909418	0
12	364688	8911574	0

(¹) Habitat (0 = área alterada e 1 = floresta nativa)

ANEXO C

Co-variáveis da observação (esforço amostral em horas) – 2008

Sítio	esf1	esf2	esf3	esf4	esf5	esf6	esf7	esf8
1	241	221	287	262	330	175	224	272
2	241	218	289	262	314	191	238	257
4	241	146	311	262	312	193	38	254
5	215	215	311	264	313	191	237	241
6	233	215	316	260	313	192	238	241
7	214	232	314	262	313	192	238	241
8	239	234	316	260	315	189	238	241
9	238	235	316	261	315	189	238	240
10	72	194	313	48	311	190	204	238
11	241	212	310	262	314	189	245	261
12	241	212	309	263	314	189	246	260

Co-variáveis da observação (esforço amostral em horas) – 2009

Sítio	esf1	esf2	esf3	esf4	esf5	esf6	esf7	esf8
1	285	293	264	263	313	330	263	335
2	285	292	288	239	313	329	264	336
3	254	293	264	265	313	329	264	336
4	286	292	264	48	308	330	264	323
6	268	288	264	282	311	294	305	311
7	285	290	263	266	311	311	285	332
8	290	280	269	264	311	311	310	308
9	286	284	264	263	311	317	311	308
11	264	288	280	263	311	317	243	335
12	266	288	280	263	310	318	260	316

Co-variáveis da observação (esforço amostral em horas) – 2010

Sítio	esf1	esf2	esf3	esf4	esf5	esf6	esf7	esf8
1	289	215	190	245	337	283	261	509
2	289	213	192	246	334	289	NA	501
3	290	218	186	241	338	291	257	508
4	271	236	188	247	335	280	267	141
6	262	219	213	149	144	48	120	NA
7	260	217	215	216	335	287	287	493
8	263	215	96	217	103	52	96	144
9	262	214	216	217	336	312	264	96
11	170	217	191	255	318	287	288	227
12	269	216	191	255	318	287	287	502

(NA) mau funcionamento do par de armadilhas fotográficas na estação durante toda a ocasião de amostragem

Co-variáveis da observação (esforço amostral em horas) – 2011

Sítio	esf1	esf2	esf3	esf4	esf5	esf6	esf7	esf8
1	238	240	239	240	455	336	222	162
2	238	239	239	239	455	335	222	162
3	237	239	239	239	455	168	224	162
4	237	240	243	238	453	316	241	162
6	237	240	257	220	482	330	172	NA
7	237	240	120	221	474	24	176	NA
8	237	120	258	72	462	353	176	189
9	237	240	258	219	456	353	176	144
11	235	240	196	241	470	318	96	170
12	236	244	241	241	447	342	211	169

(NA) mau funcionamento do par de armadilhas fotográficas na estação durante toda a ocasião de amostragem

ANEXO D

Horários em formato circular (0 a 1) utilizados nas análises da densidade de Kernel para se estimar a sobreposição no período de atividade das espécies

(continua)

ID	Onça-pintada (n=44)	Onça-parda (n=31)	Jagatirica (n=81)
1	0,73	0,75	0,90
2	0,27	0,02	1,00
3	0,17	0,97	0,86
4	0,13	0,01	0,87
5	0,81	0,94	0,85
6	0,10	0,83	0,81
7	0,01	0,12	0,08
8	0,79	0,91	0,56
9	0,91	0,12	0,07
10	0,27	0,79	0,82
11	0,34	0,26	0,69
12	0,70	0,01	0,13
13	0,84	0,81	0,16
14	0,63	0,78	0,08
15	0,32	0,78	0,87
16	0,31	0,84	0,07
17	0,31	0,96	0,93
18	0,21	0,08	0,95
19	0,73	0,22	0,91
20	0,43	0,15	0,16
21	0,30	0,07	0,97
22	0,05	0,57	0,84
23	0,30	0,03	0,80
24	0,36	0,84	0,21
25	0,40	0,93	0,20
26	0,37	0,05	0,08
27	0,83	0,95	0,20
28	0,90	0,82	0,99
29	0,83	0,80	0,03

Horários em formato circular (0 a 1) utilizados nas análises da densidade de Kernel para se estimar a sobreposição no período de atividade das espécies

(continuação)

ID	Onça-pintada (n=44)	Onça-parda (n=31)	Jaguatirica (n=81)
30	0,29	0,14	0,88
31	0,21	0,93	0,16
32	0,04	NA	0,80
33	0,27	NA	0,00
34	0,83	NA	0,18
35	0,24	NA	0,97
36	0,32	NA	0,25
37	0,25	NA	0,05
38	0,85	NA	0,27
39	0,69	NA	0,86
40	0,23	NA	0,84
41	0,27	NA	0,04
42	0,79	NA	0,15
43	0,34	NA	0,97
44	0,79	NA	0,11
45	NA	NA	0,96
46	NA	NA	0,96
47	NA	NA	0,02
48	NA	NA	0,01
49	NA	NA	0,91
50	NA	NA	0,18
51	NA	NA	0,25
52	NA	NA	0,25
53	NA	NA	0,26
54	NA	NA	0,01
55	NA	NA	0,95
56	NA	NA	0,20
57	NA	NA	1,00
58	NA	NA	0,99
59	NA	NA	0,07

Horários em formato circular (0 a 1) utilizados nas análises da densidade de Kernel para se estimar a sobreposição no período de atividade das espécies

(conclusão)			
ID	Onça-pintada (n=44)	Onça-parda (n=31)	Jagatirica (n=81)
60	NA	NA	0,86
61	NA	NA	0,19
62	NA	NA	0,44
63	NA	NA	0,33
64	NA	NA	0,15
65	NA	NA	0,93
66	NA	NA	0,10
67	NA	NA	0,93
68	NA	NA	0,13
69	NA	NA	0,92
70	NA	NA	0,07
71	NA	NA	0,78
72	NA	NA	0,24
73	NA	NA	0,97
74	NA	NA	0,92
75	NA	NA	0,11
76	NA	NA	0,20
77	NA	NA	0,30
78	NA	NA	0,14
79	NA	NA	0,75
80	NA	NA	0,90
81	NA	NA	0,82

3 ESTRUTURA E DINÂMICA DA REDE DE INTERAÇÃO TRÓFICA DA ONÇA-PINTADA

Resumo

A predação (assim como a competição, a herbivoria ou o mutualismo) é um dos quatro processos biológicos que controlam a diversidade e abundância de espécies e organizam a estrutura e a dinâmica de comunidades. Portanto, este estudo teve o objetivo de descrever a rede trófica da onça-pintada (*Panthera onca*) ao longo de sua distribuição atual utilizando dados secundários. Também foi simulada a remoção da espécie para avaliar a estrutura de rede na sua ausência. Os itens alimentares consumidos pela onça-pintada e pelas demais espécies de mamíferos da cadeia trófica foram listados em uma matriz binária (1 = consumiu, 0 = não-consumiu). A rede trófica apresentou seis níveis tróficos e grande riqueza de espécies e densidade de interações. Após a remoção do predador de topo, houve a perda de um nível trófico e de aproximadamente 20% das interações. A conectância e as frações de intermediários, onívoros e herbívoros continuaram similares. A remoção do predador causou impacto apenas nos dois níveis tróficos mais próximos e não afetou de imediato as demais espécies da rede.

Palavras-chave: Cadeia alimentar; Controle *top-down*; Efeito cascata; Interações interespecíficas; Predação intraguilda; Predador de topo

Abstract

Predation (as well as the competition, herbivory or mutualism) is one of four biological processes that control the diversity and abundance of species and organize the structure and dynamic of communities. Therefore, this chapter aimed to describe the trophic network of jaguar (*Panthera onca*) throughout their distribution using data compiled from the literature. It was also simulated the removal of jaguar to evaluate the network structure in the absence of the species. Food items consumed by the apex predator and the other species of mammals were listed in a binary matrix (1 = consumed, 0 = non-consumed). The food web of the apex predator presented six trophic levels and, a high richness of species and density of links. After removal of the apex predator, there was the loss of a trophic level and approximately 20% of links. Connectance and fractions of intermediate, omnivorous and herbivores were almost the same. Predator removal has impacted only on two proximal trophic levels and did not affect immediately others species of network.

Keywords: Food web; Top-down control; Cascade effect; Interspecific interactions; Intraguild predation; Apex predator

3.1 Introdução

A predação (assim como a competição, a herbivoria ou o mutualismo) é um dos quatro processos biológicos que controlam a diversidade e abundância de espécies e organizam a estrutura e a dinâmica de comunidades (KREBS, 2009). É uma interação que fornece efeito positivo para o consumidor e negativo para o recurso utilizado. Existem vários tipos de interações em um mesmo sistema, entre elas as predações inter e intraguilda (DONADIO; BUSKIRK, 2006). A predação intraguilda é o resultado da interação direta entre duas espécies da mesma guilda trófica, podendo ser bidirecional ou unidirecional como ocorre com

a maioria das espécies de mamíferos carnívoros na América do Sul (OLIVEIRA; PEREIRA, 2014). Cerca de 60% das interações entre predadores e mesopredadores estão estruturadas de forma linear e 40% de forma triangular. Na interação linear o predador de topo e o mesopredador consomem diferentes itens alimentares mas o predador de topo, raramente, se utiliza das presas menores que são preferencialmente consumidas pelo mesopredador. Ao contrário, na interação triangular o predador de topo e o mesopredador compartilham o mesmo tipo de presa, além do predador de topo também consumir o mesopredador (BRASHARES et al., 2010).

A transferência de energia e materiais entre consumidores de uma comunidade (p.ex. de plantas para herbívoros e carnívoros) pode ser representada por uma rede de interação trófica (AMARAL; OTTINO, 2004; PROUXL et al., 2005). A posição trófica de maior nível é formada por predadores de topo porque potencialmente consomem todas as outras espécies e não são consumidos por nenhuma outra (com exceção dos seres humanos). Supõe-se que o predador de topo regula o ecossistema pelo controle *top-down* e sua presença pode afetar positivamente a diversidade de espécies. Ao contrário, a sua remoção pode causar a perda de diversidade e de interações entre espécies.

Muitos estudos têm demonstrado os efeitos negativos da remoção de predadores de topo na estrutura e dinâmica de comunidades, especialmente, em sistemas aquáticos marinhos e continentais (RITCHIE; JOHNSON, 2009). Ainda há uma grande lacuna de informações de como esse sistema está organizado na floresta tropical. Em um sistema mais complexo que possui muitas espécies de predadores de topo, mesopredadores e presas, o declínio ou a remoção de uma espécie pode não apresentar um efeito tão forte como ocorre em um sistema dominado por poucas espécies (PRUGH et al., 2009).

Portanto, este estudo teve como objetivo caracterizar a estrutura e a dinâmica da rede de interação trófica da onça-pintada (*Panthera onca*) e avaliar os efeitos da sua remoção na comunidade de mamíferos. Também respondeu às seguintes perguntas:

- 1) Como se caracteriza o padrão de conectividade entre as espécies?
- 2) Quanto as espécies interagem e qual a força desta interação?
- 3) Quantas interações foram perdidas com a remoção do predador de topo?

Desta forma, a hipótese testada neste estudo foi:

H: A rede de interação trófica será estruturada de forma linear e apresentará uma relação filogenética assim como ocorre em redes mutualísticas simbióticas.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Área de estudo

A área estudada abrangeu toda a distribuição histórica da onça-pintada ao longo do continente americano, com exceção das ilhas (Figura 3.1). Os ambientes também foram diversificados compreendendo a floresta de araucária, campina/campinarana, floresta densa, floresta semi-decídua, savanas alagadas, campos e áreas abertas, planície litorânea, dunas, mangue, restinga, floresta de encosta, floresta secundária, áreas de silvicultura, altiplano boliviano, llanos venezuelanos, estepe andino, entre outros. A maior parte destas áreas estava situada dentro de áreas protegidas como parques nacional e estadual, estação ecológica, floresta de preservação, entre outras.

Figura 3.1 - Localização dos estudos sobre os hábitos alimentares das espécies ao longo das distribuições histórica e atual da onça-pintada (Fonte: adaptado de MARIEB, 2006; ZELLER, 2007)

3.2.2 Base de dados

Toda a informação sobre os itens consumidos pelo predador de topo e pelas demais espécies de carnívoros que fazem parte da rede foram compilados a partir da literatura disponível sobre a ecologia alimentar destas espécies. Foram consultados artigos, dissertações, teses, livros e capítulos de livros no período de 1983 a 2014. Foram utilizadas várias bases de busca *online* (Tabela 3.1) inserindo as palavras “feeding ecology of felids”, “foraging ecology of felids”, “felids food habitats”, “prey spectra of felids” e “diet of felids”. As mesmas palavras foram utilizadas substituindo “felids” por “carnivores”. Os nomes científicos das espécies também foram utilizados. A busca foi realizada em Inglês, Português e Espanhol. Foram considerados apenas estudos de vida livre ‘*in situ*’, excluindo estudos desenvolvidos em cativeiro ‘*ex situ*’. Foram excluídas as espécies domésticas e exóticas listadas como itens alimentares de carnívoros. Registros de situações artificiais (p.ex. predação oportunística em redes de captura), infanticídio e canibalismo também foram excluídos. Em adição, as ordens Chiroptera e Cetacea e as famílias Otariidae (Ordem Carnivora) e Trichechidae (Ordem Sirenia) não foram incluídas na rede.

Tabela 3.1 - Bases de busca online que foram consultadas para reunir todas as informações sobre os hábitos alimentares de mamíferos carnívoros

Base de busca online	Fonte
Scholar Google	https://scholar.google.com.br
Cat Digital Library (IUCN/SSC/CSG)	http://www.catsg.org/catsglib
Carnivore Conservation	http://www.carnivoreconservation.org

No total foram selecionados 25 estudos sobre os hábitos alimentares das espécies de carnívoros (ANEXO A). Os critérios utilizados para a identificação dos itens alimentares foram variados sendo os mais comuns a análise de fezes, a identificação de carcaças abatidas, a análise de conteúdo estomacal e a observação direta.

3.2.3 Rede de 2 níveis tróficos

Foi criada uma matriz binária assimétrica de interação trófica entre as espécies, onde 1 representou o consumo da espécie e 0 o não-consumo (ANEXO B). A partir desta matriz foram caracterizados o padrão de conectividade entre predadores e presas (interações observadas e possíveis), o grau de conectância $\langle k \rangle = C / (N - 1)$ e a sua distribuição $P(K) =$

Freq(k) / N. O número de interações foi dado pela fórmula ($\sim N(N - 1) / 2$). Também foi avaliado o quanto as espécies interagem, qual a força desta interação, como as interações se sobrepõem e se agrupam, qual o papel das espécies (espécies hub da rede, hub do módulo, conectoras e/ou periféricas) e quais os aspectos ecológicos mais importantes para a estrutura e a dinâmica dessa rede.

Para determinar o padrão estrutural e caracterizar a dinâmica de interação entre as espécies foi utilizado o pacote ‘bipartite’ (DORMANN et al., 2014), no ambiente R (R CORE TEAM, 2014), conforme adotado em estudos de redes mutualísticas de dois níveis tróficos (animal-planta).

3.2.4 Rede de múltiplos níveis tróficos

Foi criada uma matriz binária simétrica de interação entre as espécies, onde 0 não consumiu e 1 consumiu (ANEXO C). Foram calculados a riqueza de espécies, a conectância, o número e a densidade de links, o número de níveis tróficos, o nível trófico de cada espécie, a fração de espécies de herbívoros, onívoros e de topo e a razão entre predador e presa (PERDOMO, 2014).

A riqueza foi calculada utilizando o número total de espécies que formaram a rede. A conectância foi calculada como a soma de todas as células da matriz binária representada pelo número total de links. A densidade de links foi calculada dividindo o número total de links pelo número de espécies (riqueza). O número de níveis tróficos foi calculado a partir do número de elementos distintos nas linhas que contêm os níveis tróficos das espécies. O nível trófico foi determinado pela distância da espécie de topo ao recurso mais basal (THOMPSON et al., 2007; PERDOMO, 2014). O nível trófico 0 foi atribuído para as espécies de herbívoros que não consumiram qualquer outra espécie na rede. Desta forma, qualquer espécie que consumiu as espécies de nível trófico basal (herbívoros) foi classificada no nível trófico 1 (intermediários). As que consomem espécies de nível 1 foram classificadas no nível 2, e assim sucessivamente até o nível do predador de topo, formado por espécies que não foram consumidas por nenhuma outra da rede. A fração de espécies foi calculada pelo número relativo de espécies na rede. A razão entre predador e presa foi calculada dividindo o número total de espécies de herbívoros e intermediários pelo número de predadores.

Para criar uma representação gráfica tri-dimensional (3D) dos links tróficos e calcular os parâmetros da rede trófica foi utilizado o pacote ‘foodweb’ (PERDOMO, 2014; PERDOMO et al., submitted) também no ambiente R (R CORE TEAM, 2014).

3.3 Resultados

3.3.1 Rede de 2 níveis tróficos

O número de interações foi 32, 28 e 23 para a onça-pintada, a onça-parda e a jaguatirica, respectivamente. O grau variou de 1 a 3, sendo que quatro espécies de grande porte apresentaram grau 1 porque foram consumidas apenas pelo predador de topo. As espécies de pequeno porte apresentaram grau 3 porque foram consumidas pelo predador de topo e também pelos mesopredadores. A conectância foi 8,64, o número de links por espécies 2,37 e a densidade de links 1,54. O aninhamento foi 46,09, a assimetria da rede -8,28 e o caminho médio da rede 1,77. A taxa de variação do número total de espécies (= densidade de indivíduos) foi 9,21. A força das espécies foi 14,16, 10,16 e 7,16 e a força de interação 0,41, 0,32 e 0,29 para a onça-pintada, a onça-parda e a jaguatirica, respectivamente. A sobreposição de nicho foi 8,90 e a associação das espécies 6,77.

O predador de topo consumiu predominantemente as espécies de maior porte (~ 30 - 250 kg) e os mesopredadores as de menor porte (~ 50 g - 30 kg). A anta (*Tapirus terrestris*), o cervo-do-pantanal (*Blastocerus dichotomus*), o tatu-canastra (*Priodontes maximus*) e o tamanduá-bandeira (*Myrmecophaga tridactyla*) foram espécies consumidas exclusivamente pela onça-pintada. A paca (*Cuniculus paca*), o tapeti (*Sylvagus brasiliensis*), o tamanduá-mirim (*Tamandua tetradactyla*), além de várias espécies de gambás, pequenos roedores, cotias, veados, tatus, bichos-preguiças e primatas foram as espécies mais importantes da rede porque foram consumidas tanto pelo predador de topo como pelos mesopredadores (Figura 3.2).

Figura 3.2 - Rede de 2 níveis tróficos

3.3.2 Rede de múltiplos níveis tróficos

A rede trófica com a presença do predador de topo apresentou riqueza de 49 espécies e 215 interações (Figura 3.3). Com a remoção do predador de topo, foi perdido um nível trófico, o número de interações diminuiu em aproximadamente 20% e a razão presa:predador aumentou razoavelmente (Tabela 3.2).

Figura 3.3 - Rede de 6 níveis tróficos formada pelo predador de topo (vermelho) e pelas espécies de mesopredadores (amarelo, azul, laranja), intermediários (roxo) e herbívoros (verde)

Tabela 3.2 - Rede trófica com a presença e a ausência do predador de topo

Rede trófica	Predador de topo presente	Predador de topo ausente
Níveis tróficos	6	5
Riqueza de espécies	49	48
Número de interações	215	167
Densidade de links	4,39	3,48
Conectância	0,09	0,07
Razão presa:predador	3,70	3,91
Fração predador de topo	0,02	0,02
Fração onívoros	0,14	0,12
Fração intermediários	0,24	0,23
Fração basais (herbívoros)	0,73	0,75

3.4 Discussão

A onça-pintada ocupou sozinha a posição de predador de topo porque foi a única espécie que consumiu todas as outras e não foi consumida por nenhuma delas. Todas as outras espécies se posicionaram em níveis tróficos inferiores ao do predador de topo. O predador de topo pode impactar presas de grande porte em todos os seus estágios da vida enquanto os mesopredadores só podem impactar as mesmas espécies apenas quando estas são filhote ou jovens (RUSSELL et al., 2009). Como o consumo do predador de topo foi predominantemente sobre espécies intermediárias e herbívoras, as espécies de onívoros foram indiretamente favorecidas como ocorreu em outros sistemas. Contudo, é necessário se ter cautela na realização de prognósticos sobre como uma comunidade pode responder ao controle *top-down* até os níveis basais. A existência de links fracos pode ser o principal fator facilitador da persistência em longo prazo de espécies em redes mutualísticas (REZENDE et al., 2007). Links fracos também foram constatados em redes tróficas com alta diversidade e foram considerados os responsáveis pela estabilidade da teia alimentar (BANASEK-RICHTER et al., 2009).

A remoção do predador de topo causou a perda de espécies diminuindo a diversidade de espécies e o número de interações. Na ausência do predador de topo, as espécies competidoras que eram inferiores podem atingir tamanhos corporais maiores e, conseqüentemente, consumir presas de maior porte (MORENO et al., 2006). A erradicação do gato feral (*Felis catus*) em ilhas se tornou bastante contraditória, sendo recomendado mantê-los com a finalidade de controlar roedores e favorecer a reprodução da avifauna insular (COURCHAMP et al., 1999), e mais recentemente, sugerindo que sua remoção traz mais benefícios do que os impactos negativos causado pelo aumento na abundância de roedores. Efeitos em longo prazo ainda são inesperados devido a lacuna de informação sobre estas interações. Ainda existe a possibilidade de atraso nas possíveis conseqüências em outros níveis tróficos inferiores. Co-extinções não aleatórias em efeito cascata foram constatadas em redes mutualísticas onde perdeu-se mais diversidade taxonômica do que o esperado (REZENDE et al., 2007).

Apesar da quantidade de estudos disponíveis sobre a ecologia alimentar da onça-pintada ainda existe uma lacuna de informação para a espécie no bioma Amazônia, assim como para outras espécies de níveis tróficos inferiores (p.ex. pequenos carnívoros). A resolução taxonômica, o recorte especial geográfico e a limitação temporal foram fatores que limitaram a estrutura e a dinâmica da rede trófica neste estudo. A resolução pobre de

taxonomia entre grupos de presas afetou as estimativas de conectância, especialmente para as espécies de pequenos mamíferos. O recorte espacial adotado e o comprimento de tempo destes dados também foram fatores limitantes. A variação individual na dieta não foi considerada e também pode influenciar a estrutura de redes tróficas (PIRES et al., 2011; TINKER et al., 2012). A preferência individual na seleção de presas pareceu ser bem comum entre populações de onça-pintada no Pantanal, onde os indivíduos se especializaram sobre diferentes espécies de presas como antas, queixadas, jacarés ou bovinos domésticos (CRASHAW; QUIGLEY, 1984). Mais recentemente, com a descoberta dos hábitos arborícolas da espécie durante a estação da cheia em Mamirauá (FRÓIS, 2014) sugere que a espécie possa apresentar variação cultural na seleção e no consumo de alimentos influenciando a estrutura e a dinâmica da rede trófica dependendo da região da Amazônia.

3.5 Conclusões

- A onça-pintada foi a única espécie que ocupou a posição de predador de topo e sua remoção teve efeito somente sobre os dois níveis tróficos mais próximos;
- A onça-pintada consumiu o maior espectro de presas com a biomassa variando de 50 gr a 250 kg e foi o predador exclusivo de quatro espécies de maior porte (~30-250 kg).

Referências

AMARAL, L.A.N.; OTTINO, J.M. Complex networks. **The European Physical Journal B-Condensed Matter and Complex Systems**, Heidelberg, v. 38, n. 2, p. 147-162, 2004. DOI: 10.1140/epjb/e2004-00110-5.

BANAŠEK-RICHTER, C.; BERSIER, L.F.; CATTIN, M.F.; BALTENSPERGER, R.; GABRIEL, J.P.; MERZ, Y.; ULANOWICZ, R.E.; TAVARES, A.F.; WILLIAMS, D.D.; RUITER, P.C. de; WINEMILLER, K.O.; NAISBIT, R.E. Complexity in quantitative food webs. **Ecology**, Ithaca, v. 90, n. 6, p. 1470-1477, 2009. <http://dx.doi.org/10.1890/08-2207.1>

BRASHARES, J.S.; PRUGH, L.R.; STONER, C.J.; EPPS, C.W. Ecological and conservation implications of mesopredator release. In: TERBORGH, J.; ESTES, J.A. (Ed.). **Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature**. Washington: Island Press, 2010. chap. 13, p. 221-240.

COURCHAMP, F.; LANGLAIS, M.; SUGIHARA, G. Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 68, n. 2, p. 282-292, 1999. DOI: 10.1046/j.1365-2656.1999.00285.x

CRAWSHAW JUNIOR, P.G.; QUIGLEY, H.B. **A ecologia da onça-pintada no Pantanal:**

estudos bioecológicos no Pantanal, parte I. Brasília: Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal (IBDF), 1984.

DONADIO, E.; BUSKIRK, S.W. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. **The American Naturalist**, Chicago, v. 167, n. 4, p. 524-536, 2006.

DORMANN, C.F.; FRUEND J.; GRUBER, B. **Package ‘bipartite’**. 2014. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/web/packages/bipartite/bipartite.pdf>>. Acesso em: 22 dez. 2014. 154 p.

FRÓIS, C. 2014. Onça que dá em árvore. **Horizonte Geográfico**, v. 155, n. 27, p. 30-39, 2014.

KREBS, C.J. (Ed.). **Ecology**: the experimental analysis of distribution and abundance. 6th ed. San Francisco: Benjamin, 2009. 655 pp.

MARIEB, K. **Jaguars in the new millennium data set update**. New York: Wildlife Conservation Society, 2006. 80p. WCS Working Paper. Disponível em: <<http://databasin.org/>>. Acesso em: 10 nov. 2014.

MORENO, R.S.; KAYS, R.W.; SAMUDIO JUNIOR, R. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 87, n. 4, p. 808-816, 2006. doi: <http://dx.doi.org/10.1644/05-MAMM-A-360R2.1>

OLIVEIRA, T.G.; PEREIRA, J.A. Intraguild predation and interspecific killing as structuring forces of carnivoran communities in South America. **Journal of Mammalian Evolution**, New York, v. 21, p. 427-436, 2014. DOI 10.1007/s10914-013-9251-4

PERDOMO G.; SUNNUCKS, P.; THOMPSON, R.M. food web: an open-source program for the visualisation and analysis of compilations of complex food webs. **Environmental Modelling & Software**, Amsterdam, *submitted*.

PERDOMO, G. **Package ‘foodweb’**. 2014. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/web/packages/foodweb/foodweb.pdf>>. Acesso em: 22 dez. 2014. 11p.

PIRES, M.M.; GUIMARÃES JUNIOR, P.R.; ARAÚJO, M.S.; GIARETTA, A.A.; COSTA, J.C.L.; REIS, S.F. de. The nested assembly of individual resource networks. **Journal of Animal Ecology**, London v. 80, n. 4, p. 896-903, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01818.x

PROULX, S.R.; PROMISLOW, D.E.L.; PHILLIPS, P.C. Network thinking in ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, Special Issue: Bumper book review, v. 20, n. 6, p. 345-353, 2005. doi:10.1016/j.tree.2005.04.004

PRUGH, L.R.; STONER, C.J.; EPPS, C.W.; BEAN, W.T.; RIPPLE, W.J.; LALIBERTE, A.S.; BRASHARES, J.S. The rise of the mesopredator. **BioScience**, Oxford, v. 59, n. 9, p. 779-791, 2009. doi: 10.1525/bio.2009.59.9.9

R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna, R Foundation for Statistical Computing, 2014. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 2 nov. 2014.

REZENDE, E.L.; LAVABRE, J.E.; GUIMARÃES JUNIOR, P.R. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. **Nature**, Londo, v. 448, p. 925-929, 2007. doi:10.1038/nature05956

RITCHIE, E.G.; JOHNSON, C.N. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. **Ecology Letters**, Malden, v. 12, n. 9, p. 982-998, 2009. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x

RUSSELL, J.C.; LECOMTE, V.; DUMONT, Y.; LE CORRE, M. Intraguild predation and mesopredator release effect on long-lived prey. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 220, n. 8, 1098-1104, 2009. [doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.01.017](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.01.017)

THOMPSON, R.M.; HEMBERG, M.; STARZOMSKI, B.M.; SHURIN, J.B. Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. **Ecology**, Ithaca, v. 88, n. 3, p. 612-617, 2007. <http://dx.doi.org/10.1890/05-1454>

TINKER, M.T., GUIMARÃES JUNIOR, P.R.; NOVAK, M.; MARQUITTI, F.M.D.; BODKIN, J.L.; STAEDLER, M.; BENTALL, G.; ESTES, J.A. Structure and mechanism of diet specialisation: testing models of individual variation in resource use with sea otters. **Ecology Letters**, Malden, v. 15, n. 5, p. 475-483, 2012. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01760.x

ZELLER, K. **Jaguars in the new millennium data set update**: the state of the Jaguar in 2007. New York: Wildlife Conservation Society, 2007. 82p. WCS Report.

ANEXOS

ANEXO A

Literatura utilizada na compilação de dados dos hábitos alimentares da onça-pintada, mesopredadores e presas

ABREU, K.C.; MORO-RIOS, R.F.; SILVA-PEREIRA, J.E.; MIRANDA, J.; JABLONSKI, E.F.; PASSOS, F.C. Feeding habits of ocelot (*Leopardus pardalis*) in Southern Brazil.

Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde, Amsterdam, v. 73, n. 5, p. 407-411, 2008. doi:[10.1016/j.mambio.2007.07.004](https://doi.org/10.1016/j.mambio.2007.07.004)

AZEVEDO, F.C.C. de; MURRAY, D.L. Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in a floodplain forest. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 137, n. 3, p. 391-402, 2007. doi:[10.1016/j.biocon.2007.02.022](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.02.022)

AZEVEDO, F.C.C. de. Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguacu National Park area, south Brazil. **Biotropica**, Malden, v. 40, n. 4, p. 494-500, 2008. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2008.00404.x

BIANCHI, R.C.; MENDES, S.L.; MARCO JUNIOR, P. de. Food habits of the ocelot, *Leopardus pardalis*, in two areas in southeast Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Oxfordshire, v. 45, n. 3, p. 111-119, 2010. DOI: 10.1080/01650521.2010.514791

BIANCHI, R.D.C.; ROSA, A.F.; GATTI, A.; MENDES, S.L. Diet of margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarundi, *Puma yagouaroundi*, (Carnivora: Felidae) in Atlantic Rainforest, Brazil. **Zoologia**, Curitiba, v. 28, n. 1, p. 127-132, 2011. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-46702011000100018>

CAVALCANTI, S.M.C.; GESE, E.M. Kill rates and predation patterns of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil. **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 91, n. 3, p. 722-736, 2010. doi: <http://dx.doi.org/10.1644/09-MAMM-A-171.1>

CRAWSHAW JUNIOR, P.G.; QUIGLEY, H.B. Hábitos alimentares del jaguar y el puma en el Pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación. In: MEDELLÍN R.A.; EQUIHUA, C.; CHETKIEWICZ, C.L.B.; CRAWSHAW JUNIOR, P.G.; RABINOWITZ, A.; REDFORD K.H.; ROBINSON J.G.; SANDERSON E.W.; TABER A.B. (Ed.). **El jaguar en el nuevo milenio**. México: Fondo de Cultura Econômica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, 2002. p. 223-235.

DELIBES, M.; CALZADA, J.; CHÁVEZ, C.; REVILLA, E.; RIBEIRO, B.A.; PRADO, D.; PALOMARES, F. Unusual observation of an ocelot (*Leopardus pardalis*) eating an adult Linnaeus's two-toed sloth (*Choloepus didactylus*). **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**, Amsterdam, v. 76, n. 2, p. 240-241, 2011. doi:[10.1016/j.mambio.2010.08.006](https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.08.006)

DEUTSCH, L.A. An encounter between bush dog (*Speothos venaticus*) and paca (*Agouti paca*). **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 64, p. 532-533, 1983.

EMMONS, L.H. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 20, n. 4, p. 271-283, 1987.

FARRELL, L.E.; ROMAN, J.; SUNQUIST, M.E. Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. **Molecular Ecology**, Malden, v. 9, n. 10, p. 1583-1590, 2000. DOI: 10.1046/j.1365-294x.2000.01037.x

GATTI, A.; BIANCHI, R.; ROSA, C.R.X.; MENDES, S.L. Diet of two sympatric carnivores, *Cerdocyon thous* and *Procyon cancrivorus*, in a restinga area of Espírito Santo State, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 22, n. 2, p. 227-230, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467405002956>

MANZANI, P.R.; MONTEIRO-FILHO, E.L.A. Notes on the food habits of the jaguarundi, *Felis yagouaroundi* (Mammalia: Carnivora). **Mammalia**, Berlin, v. 53, n. 4, p. 659-660, 1989.

MARTINS, R.; QUADROS, J.; MAZZOLLI, M. Food habits and anthropic interference on the territorial marking activity of *Puma concolor* and *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) and other carnivores in the Juréia-Itatins Ecological Station, São Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 25, n. 3, p. 427-435, 2008. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752008000300007>

MOURTHÉ, Í. Reactions of White-Bellied Spider monkeys to a predation attempt by a Cougar. **Neotropical Primates**, Washington, v. 18, n. 1, p. 28-29, 2011.

PERES, C.A. Observations on hunting by small-eared (*Atelocynus microtis*) and bush dogs (*Speothos venaticus*) in central-western Amazonia. **Mammalia**, Berlin, v. 55, n. 4, p. 635-639, 1991.

RINALDI, A.R. **Dieta de pequenos felinos silvestres (Carnivora, Felidae), em área antropizada de Mata Atlântica de Interior, Alto Rio Paraná, Paraná, Brasil**. 2010. 44 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2010.

ROCHA, V.J.; AGUIAR, L.M.; SILVA-PEREIRA, J.E.; MORO-RIOS, R.F.; PASSOS, F.C. Feeding habits of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora: Canidae), in a mosaic area with native and exotic vegetation in Southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 25, n. 4, p. 594-600, 2008. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752008000400003>

ROCHA-MENDES, F.; MIKICH, S.B.; QUADROS, J.; PEDRO, W.A. Feeding ecology of carnivores (Mammalia, Carnivora) in Atlantic forest remnants, southern Brazil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 10, n. 4, p. 21-30, 2010. <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032010000400001>

SILVA-PEREIRA, J.E.; MORO-RIOS, R.F.; BILSKI, D.R.; PASSOS, F.C. Diets of three sympatric Neotropical small cats: Food niche overlap and interspecies differences in prey consumption. **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**, Amsterdam, v. 76, n. 3, p. 308-312, 2011. [doi:10.1016/j.mambio.2010.09.001](http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2010.09.001)

SOUSA, K.S.; BAGER, A. Feeding habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in southern Brazil. **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**, Amsterdam, v. 73, n. 4, p. 303-308, 2008. [doi:10.1016/j.mambio.2007.04.001](http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2007.04.001)

SCOGNAMILLO, D.; MAXIT, I.E.; SUNQUIST, M.; POLISAR, J. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan Llanos. **Journal of Zoology**, Malden, v. 259, n. 3, p. 269-279, 2003. DOI:10.1017/S0952836902003230

TÓFOLI, C. F.; ROHE, F.; SETZ, E.Z.F. Jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) (Geoffroy, 1803) (Carnivora, Felidae) food habits in a mosaic of Atlantic Rainforest and eucalypt plantations of southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 69, n. 3, p. 871-877, 2009. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842009000400015>

WANG, E. Diets of ocelots (*Leopardus pardalis*), margays (*L. wiedii*), and oncillas (*L. tigrinus*) in the Atlantic rainforest in southeast Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Oxfordshire, v. 37, n. 3, p. 207-212, 2002. DOI: 10.1076/snfe.37.3.207.8564

WOLFF, F. **Vertebrate ecology in caatinga**: A. Distribution of wildlife in relation to water. B. Diet of pumas (*Puma concolor*) and relative abundance of felids. 2001. 65 p. Thesis (Masters of Science in Biology) - University of Missouri, St. Louis, 2001.

ANEXO B

Matriz assimétrica de interações (1 = consumiu, 0 = não consumiu) da rede de dois níveis tróficos (bipartite)

Espécies de presas	Onça-pintada	Onça-parda	(continua)
			Jaguatirica
<i>Opossums</i>	1	1	1
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	1	0	0
<i>Tamandua tetradactyla</i>	1	1	1
<i>Bradypus spp.</i>	1	1	1
<i>Choloepus spp.</i>	1	1	1
<i>Euphractus sexcintus</i>	1	1	1
<i>Cabassous unicinctus</i>	1	1	1
<i>Dasypus. spp</i>	1	1	1
<i>Dasypus kappleri</i>	1	1	0
<i>Priodontes maximus</i>	1	0	0
<i>Capuchin monkeys</i>	1	1	1
<i>Saimi spp.</i>	1	1	1
<i>Micos</i>	1	1	1
<i>Tamarins</i>	1	1	1
<i>Callicebus spp.</i>	1	1	1
<i>Ateles spp.</i>	1	1	1
<i>Alouatta spp.</i>	1	1	1
<i>Sylvagus brasiliensis</i>	1	1	1
<i>Tapirus terrestris</i>	1	0	0
<i>Pecari tajacu</i>	1	1	1
<i>Tajacu pecari</i>	1	1	0
<i>Blastocerus dichotomus</i>	1	0	0
<i>Mazama spp.</i>	1	1	0
<i>Odocoileus virginianus</i>	1	1	0
<i>Squirrels</i>	1	1	1
<i>Rats</i>	1	1	1
<i>Cavia spp.</i>	1	1	1

Matriz assimétrica de interações (1 = consumiu, 0 = não consumiu) da rede de dois níveis tróficos (bipartite)

Espécies de presas	(conclusão)		
	Onça-pintada	Onça-parda	Jagatirica
<i>Cuniculus paca</i>	1	1	1
<i>Dasyprocta spp.</i>	1	1	1
<i>Myoprocta spp.</i>	1	1	1
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	1	1	0
<i>Porcupines</i>	1	1	1

ANEXO C

Vista parcial da matriz simétrica de interações (1 = consumiu, 0 = não consumiu) da rede de múltiplos níveis tróficos (foodweb). A planilha original contém 49 X 49 linhas por colunas. Os nomes das espécies estão abreviados pelas iniciais do seu nome científico (Po = *Panthera onca*, Py = *Puma yagouaroundi*, Pc = *Puma concolor*, entre outros)

Spp.	Po	Py	Pc	Lw	Lt	Lp	Am	Ct	Sv	Eb	Gv	Nn	Pf	Pc
Po	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Py	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Pc	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lw	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lt	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lp	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Am	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ct	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Sv	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eb	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Gv	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Nn	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Pf	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Pc	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

4 ESPAÇO AMBIENTAL E DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DA ONÇA-PINTADA NO BIOMA AMAZÔNIA

Resumo

Dos cinco biomas brasileiros onde a onça-pintada (*Panthera onca*) ocorre, a Amazônia é o que tem a maior lacuna de conhecimento. Portanto, este estudo teve o objetivo de descrever o espaço ambiental ocupado pela onça-pintada e avaliar a adequabilidade ambiental do bioma Amazônia à ocorrência da espécie. Foram compilados dados secundários de ocorrência da onça-pintada no bioma Amazônia (n=530) a partir do ano 2000. Para descrever o espaço ambiental ocupado pela espécie foram utilizadas variáveis climáticas e da paisagem. Também foram gerados 10.000 pontos aleatórios sobre o mapa de distribuição histórica da onça-pintada para extrair os valores dessas variáveis. Posteriormente, esses pontos foram cortados para a área de distribuição atual da onça-pintada e para o bioma Amazônia. Da mesma forma, os valores dessas variáveis foram extraídos para os pontos de ocorrência da espécie. Por meio da Análise de Componentes Principais (PCA), apenas foram selecionadas aquelas variáveis que não estavam correlacionadas para evitar a multicolineariedade no modelo final. O modelo de distribuição potencial (atual) foi elaborado no MaxEnt a partir dos dados de ocorrência (coordenadas geográficas) da espécie e das variáveis climáticas, topográficas, da paisagem e antrópicas. Os resultados sugerem que a onça-pintada vem perdendo os extremos do espaço ambiental originalmente ocupado. Ou seja, quando comparado o espaço ambiental da distribuição histórica com o da atual, foi possível constatar a perda de espaço em áreas mais frias ($< 6,3\text{ }^{\circ}\text{C}$), mais secas ($< 288\text{ mm}$) ou mais úmidas ($> 7517\text{ mm}$) e com maior elevação ($> 3597\text{ m}$). O espaço ambiental disponível no bioma apresentou temperatura média de $25,89 \pm 0,91\text{ }^{\circ}\text{C}$, precipitação de $2244 \pm 437,56\text{ mm}$ e elevação de $170 \pm 123,86\text{ m}$. O modelo gerado apresentou AUC satisfatório ($0,81 \pm 0,02$), foi significativo ($p < 0,01$) e teve baixo erro de omissão baixo (2%). As variáveis mais importantes para o modelo foram a sazonalidade da temperatura (24%), a elevação (23%), a porcentagem de cobertura arbórea (16%), a precipitação do mês mais chuvoso (15%), que somadas representaram quase 80% de contribuição. O modelo final indicou as áreas potenciais (atuais) à ocorrência da onça-pintada e as lacunas de conhecimento por ecoregião amazônica. O total de área adequada representou 92% da área total do bioma. As áreas mais adequadas (acima de 70% de adequabilidade) foram nas florestas úmidas e de várzea. Provavelmente, a Amazônia apresentou alta adequabilidade à ocorrência da espécie devido à pouca variação climática no bioma.

Palavras-chave: Adequabilidade ambiental; bioma Amazônia; Distribuição potencial; Espaço ambiental; Modelo de Distribuição de Espécie; Nicho ecológico

Abstract

Of the five biomes where the jaguar (*Panthera onca*) occurs, the Amazon is the one with the most knowledge gap. Therefore, this chapter aimed to describe the environmental footprint of the jaguar and assess the environmental suitability of Amazon biome to the species. Secondary data of occurrence of the jaguar were compiled in the Amazon (n=530) from the year 2000. To describe the environmental space of the occurrence area of the species and the Amazon biome were used variables of climate, topographical and landscape. Also 10.000 random points were generated on the historical distribution map of the jaguar to extract the values of these variables. Thereafter, the points were cut for the current range of the jaguar and the Amazonia biome. The values of these variables were extracted for the points of species occurrence. The potential distribution model (current) was prepared using the occurrence of data (geographic coordinates) of species with climate and landscape

variables. Through the Principal Component Analysis (PCA) were selected only those variables that were not correlated to avoid multicollinearity in the final model. The models were generated in MaxEnt that estimates the distribution of the species based on the principle of maximum entropy. The results suggest that the jaguar is losing the extremes of environmental space originally occupied. When comparing the environmental space of historical distribution with the current, there has been the loss of space in colder areas ($< 6.3^{\circ}\text{C}$), drier ($< 288\text{ mm}$) or more humid ($> 7517\text{ mm}$) and a higher elevation ($> 3597\text{ m}$). The environmental space available in the biome presented average temperature of $25.89 \pm 0.91^{\circ}\text{C}$, precipitation of $2244 \pm 437.56\text{ mm}$ and elevation of $170 \pm 123.86\text{ m}$. The generated model was significant ($p < 0.01$) showed satisfactory AUC (0.81 ± 0.02) and low omission error (2%), using the minimum threshold. The most important variables for the model were the temperature seasonality (24%), elevation (23%), percentage of tree cover (16%), precipitation of wettest month (15%), which together accounted for almost 80% contribution. The final model indicated potential areas (current) of occurrence of the jaguar and the knowledge gap by Amazon ecoregion. The total of suitable area represented 92% of the total area of the biome. The most suitable areas (over 70% of suitability) were in the humid forests and floodplain. Probably, Amazonia showed high suitability to the species due to poor climatic variation in the biome.

Keywords: Environmental suitability; Amazon biome; Potential distribution; Environmental space; Species Distribution Model; Ecological niche

4.1 Introdução

A distribuição de espécies tem sido um dos principais focos da biogeografia que busca identificar todos os padrões de variação geográfica na natureza ao longo de gradientes como área, isolamento, latitude, elevação, entre outros (LOMOLINO et al., 2006). É dinâmica e depende de processos evolutivos (capacidade de dispersão, especiação, colonização e extinção) aliado a fatores geográficos (barreiras geográficas), bióticos (competição, predação, parasitismo e mutualismo) e abióticos (variáveis climáticas) (SOBERÓN; PETERSON, 2005).

A existência, a abundância e a distribuição de uma espécie em um ecossistema é limitada pela sua habilidade de se adaptar à parâmetros abióticos e será controlada por aqueles fatores ambientais que a espécie tem menor tolerância conforme explicado pela Lei da Tolerância proposta por Shelford's (AUSTIN, 2007). Organismos amplamente distribuídos tendem a apresentar maior tolerância à fatores climáticos limitantes do que aqueles mais restritivos (e.g. espécies endêmicas). Em adição, a interação entre fatores bióticos e abióticos resulta no nicho potencial de cada espécie, que é o hipervolume n-dimensional representado pelo intervalo de condições ambientais como temperatura, umidade, salinidade, pH, disponibilidade de alimentos, locais para nidificação, luminosidade, predação, densidade populacional, entre outras (HUTCHINSON, 1957).

Para prever a distribuição de uma espécie é necessário conhecer o espaço ambiental que ela pode ocupar (PETERSON, 2006; ELITH et al., 2011). O espaço geográfico (*G-space*) é um espaço bidimensional de coordenadas (X, Y) e o espaço ambiental (*E-space*) é potencialmente multi-dimensional definido por um conjunto de preditores ambientais (ELITH; LEATHWICK, 2009). Desta forma, para cada ponto no espaço geográfico existe um ponto correspondente no espaço ambiental e que pode ser representado por mais de um ponto no espaço geográfico (PETERSON et al., 2011).

Recentemente, muitos modelos de distribuição de espécies (SDM) têm sido desenvolvidos para prever a distribuição potencial da onça-pintada (*Panthera onca*) em diversas localidades desde o norte da Argentina até o Sul dos Estados Unidos (APÊNDICE A). A maioria destes modelos avaliou a adequabilidade ambiental de biomas à ocorrência da espécie. Outros avaliaram a distribuição potencial da espécie em relação às mudanças climáticas, ao risco de predação sobre rebanhos domésticos e à densidade populacional. Apesar do excesso de modelos de distribuição desenvolvidos para a espécie ainda existe uma lacuna de conhecimento a respeito do espaço ambiental requerido pela espécie, incluindo o espaço ocupado ao longo da sua distribuição histórica e atual.

Atualmente, a pressão antrópica tem sido o fator limitante principal da distribuição de espécies, especialmente, daquelas menos tolerantes às mudanças na paisagem natural. Os grandes felídeos do gênero *Panthera* são algumas das espécies mais afetadas pela perda e alteração de habitat em diversas países. No Brasil, a onça-pintada vem perdendo grandes extensões territoriais, especialmente, no bioma Amazônia (OLIVEIRA et al., 2013) que ainda possui a maior população da espécie (SANDERSON et al., 2002). Contudo, ainda não há um consenso sobre a distribuição da espécie no bioma (SANDERSON et al., 2002; CASO et al., 2008; RABINOWITZ; ZELLER, 2010), que é uma das regiões de ocorrência da onça-pintada onde se tem menos pesquisadores e, conseqüentemente, menos informações da espécie do que em outras regiões das Américas do Sul e Central (SANDERSON et al., 2002).

Portanto, este estudo teve o objetivo de descrever o espaço ambiental ocupado pela onça-pintada e avaliar a adequabilidade ambiental do bioma Amazônia à ocorrência da espécie considerando as variáveis climáticas, topográficas e da paisagem como determinantes da sua distribuição. Mais especificamente, pretendeu responder às seguintes questões:

- 1) Qual é o espaço ambiental ocupado pela onça-pintada ao longo de sua distribuição?
- 2) Qual é a adequabilidade ambiental do bioma Amazônia à ocorrência da espécie?
- 3) Qual é a lacuna de conhecimento sobre a ocorrência da espécie nas ecoregiões amazônicas?

Conhecer o espaço ambiental que uma espécie ocupa ou que um bioma oferece pode auxiliar na identificação de áreas com alta e baixa similaridade ambiental. Também se tornou um passo preliminar para a construção do modelo de distribuição de espécies assegurando a robustez dos resultados, especialmente, quando estes servirão como base de informação para subsidiar ações de conservação (FERRAZ et al., 2012a). Descrever o espaço ambiental ocupado pela espécie e identificar quais as áreas adequadas à sua ocorrência também pode gerar hipóteses à posteriori e direcionar futuros estudos.

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Área de estudo

A Panamazônia compreende toda a área do bioma Amazônia distribuída por nove países da América do Sul (Brasil, Bolívia, Peru, Colômbia, Equador, Venezuela, Guiana, Guiana Francesa e Suriname), sendo que a maior parte dela (64%) encontra-se em território brasileiro. Possui seis bacias hidrográficas, a maior delas é a Bacia Amazônica com área de aproximadamente 6,5 milhões km² formada pelo rio Amazonas e seus tributários. Abriga a maior rede hidrográfica do planeta, ocupa 5% da superfície terrestre e 60% do território brasileiro (IBGE, 2004). Outras bacias que também compõe o bioma em menor escala são as Bacias do Atlântico Norte/Nordeste, do Rio Tocantins, do Rio Paraná, do Orinoco e das Guianas (RAISG, 2012; SANTOS et al., 2013). Possui 46 ecoregiões de heterogeneidade ambiental distintas (Figura 4.1). A definição de ecoregião adotada neste estudo será a mesma da WWF (*World Wildlife Foundation*) que a classifica como uma grande unidade de terra delimitada por uma comunidade distinta de espécies naturais e com alto valor representativo (OLSON et al., 2001).

Figura 4.1 – Pontos de ocorrência (n=530) da onça-pintada nas ecoregiões amazônicas (FU – Floresta Úmida, FS – Floresta Seca, FM – Floresta de Montana, FE – Floresta Estacional, FP – Floresta Pantanosa, VA – Várzea, SAV - Savana) (Fonte: OLSON, 2001)

4.2.2 Base de dados

Foram obtidos 553 pontos de ocorrência da onça pintada (Figura 4.1) fornecidos por três diferentes instituições (APÊNDICE B). A maioria destas ocorrências foi proveniente de

estudos de campo (p. ex. telemetria, armadilhamento fotográfico, identificação molecular, rastros, fezes e observação direta) e dados de coleções biológicas depositadas em museus. Foram consideradas todas as ocorrências a partir do ano 2000 (2000-2013) e excluídas aquelas (n=154; 20%) registradas antes deste período (1905-1999), conforme proposto por outros estudos que apenas utilizaram registros recentes (SANDERSON et al., 2002; FERRAZ et al., 2012b; FERRAZ et al., 2013). O banco de dados do CENAP/ICMBio foi estruturado para o Plano de Ação Nacional para a Conservação (PAN) da onça-pintada (PAULA et al., 2013). O banco de dados da WCS foi estruturado para o Projeto Jaguar no Novo Milênio (SANDERSON et al., 2002) e foi disponibilizado pelo DATABASIN <<http://databasin.org/>> (MARIEB, 2006). O banco de dados da PUCRS foi compilado durante a tese de doutorado “Análise da distribuição espacial do melanismo da família Felidae em função de condicionantes ambientais” (SILVA, 2014) (Tabela 4.1)

Tabela 4.1 - Base de dados utilizada neste estudo

Banco de dados	Data de coleta	Total de pontos	Fonte
Total	2000-2013	553	---
CENAP/ICMBio	2000-2012	208	PAULA et al., 2013
WCS	2000-2006	195	MARIEB, 2006
PUCRS	2000-2013	150	SILVA, 2014

4.2.3 Reamostragem dos pontos

Os pontos de ocorrência em graus decimais (latitude e longitude) foram plotados em um mapa para assegurar que todos estavam inseridos dentro da área estudada. Também foi realizada uma busca para remover as ocorrências duplicadas (n=23) entre as três diferentes bases de dados. Posteriormente, foi realizada uma reamostragem dos pontos para uma grade de amostragem de 1 km², na tentativa de evitar um possível viés de amostragem causado pela dependência espacial das ocorrências muito próximas (sub-amostragens de uma mesma área de estudo). Optou-se pela reamostragem mesmo assumindo que isto reduziu muito o número de registros para uma área pouco amostrada e, também, desconsiderou que a densidade de pontos possa ser reflexo da adequabilidade ambiental de certas áreas à ocorrência da espécie (HIJMANS; ELITH, 2014). Após a reamostragem, restaram 181 pontos (ANEXO A) que foram utilizados no modelo de distribuição (Figura 4.2). Foi utilizando o pacote ‘maptools’, ‘sdm’ (HIJMANS; ELITH, 2014) no ambiente R (R CORE TEAM, 2014).

Figura 4.2 – Reamostragem dos pontos de ocorrência a cada 1 km². Todos os pontos (n=530) estão representados pelos círculos transparentes e os reamostrados (n=181) pelos círculos vermelhos

4.2.4 Seleção de variáveis ambientais

Foram selecionadas apenas as variáveis climáticas, topográficas e da paisagem consideradas preditores funcionalmente relevantes para a espécie (ELITH; LEATHWICK, 2009), seguindo a literatura de estudos anteriores com a onça-pintada. Desta forma, as variáveis climáticas escolhidas foram representadas pelos limites máximo e mínimo de temperatura (Bios 5 e 6) e precipitação (Bios 13 e 14) e suas respectivas sazonalidades (Bios 4 e 15). As variáveis topográficas foram a elevação e a distância vertical à drenagem mais próxima (HAND 500 pixels). As da paisagem foram a porcentagem de cobertura arbórea e a cobertura e o uso do solo (Tabela 4.3).

Tabela 4.2 - Variáveis ambientais selecionadas

Tipo de variável	Variáveis ambientais	Resolução espacial	Escala temporal
Topográfica	Elevação	~ 90 m	2000
	HAND 500 (Height Above the Nearest Drainage)	~ 90 m	2000
Climática	Bio 4 - Sazonalidade da temperatura	~ 1 km	1950-2000
	Bio 5 - Temperatura máxima do mês mais quente		
	Bio 6 - Temperatura mínima do mês mais frio		
	Bio 13 - Precipitação do mês mais chuvoso		
	Bio 14 - Precipitação do mês mais seco		
	Bio 15 - Sazonalidade da precipitação		
Paisagem	Uso e cobertura do solo	~ 250 m	2014
	Porcentagem de cobertura arbórea	~ 500 m	2000-2001

A elevação foi obtida do modelo digital de elevação da NASA/SRTM (v. 1 ou 2) <<http://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>> (FARR et al., 2007). A distância vertical à drenagem mais próxima (HAND 500 pixels) representou o desnível em relação à drenagem mais próxima (o caminho preferencial da água no terreno até a drenagem mais próxima) e foi disponibilizada pelo AMBDATA/INPE <<http://www.dpi.inpe.br/Ambdata/download.php>> (RENNÓ et al., 2008). As variáveis climáticas (Bios) foram geradas através da interpolação da média mensal de dados climáticos (p. ex. precipitação e temperatura) provenientes de estações de medição meteorológicas do WorldClim v 1.4 <<http://www.worldclim.org/>> (HIJMANS et al., 2005). O uso e cobertura do solo foi extraída do GLCN (Global Land Cover Share) uma iniciativa da FAO em parceria com a UNEP <http://www.glcen.org/databases/lc_glcshare_en.jsp> (LATHAM et al., 2014). A porcentagem de cobertura arbórea indicou a porção de cobertura do dossel florestal derivada de sete bandas do sensor MODIS (MODerate-resolution Imaging Spectroradiometer) à bordo do satélite TERRA da NASA e foi disponibilizada pelo GLCF (Global Land Cover Facility) <<http://glcf.umd.edu/data/vcf/>> (HANSEN et al., 2002).

Todas as variáveis foram projetadas no sistema de coordenadas geodésicas de graus decimais (latitude e longitude), DATUM WGS1984, com resolução espacial de 30 arcos de segundos que equivale a 0,008333 (~ 1 km). Imagens menores de ~1 km como a elevação, a

declividade, a HAND, a porcentagem de cobertura arbórea e o Global Land Cover Share foram reamostradas para a resolução de ~ 1 km. Também foram recortadas de acordo com os limites do Panamazônia (WWF).

Para reduzir a multicolinearidade das variáveis selecionadas foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando o pacote 'stats' (HOLLAND, 2008) no ambiente R. A PCA permitiu selecionar as variáveis que trouxeram uma maior variação aos dados. Desta forma, apenas sete variáveis climáticas, topográficas e da paisagem foram escolhidas para serem utilizadas nos modelos, sendo as Bios 4, 13, 14 e 15, a elevação, a cobertura florestal e a cobertura e uso do solo (Figura 4.3).

Figura 4.3 - Seleção de variáveis ambientais que foram utilizadas no modelo de distribuição

4.2.5 Espaço ambiental

Antes de iniciar os procedimentos de modelagem, foi realizada uma análise exploratória do espaço ambiental ocupado pela onça-pintada em sua área de distribuição histórica e atual (ZELLER, 2007), assim como do espaço ambiental no Panamazônia. O espaço ambiental dos pontos de ocorrência da espécie também foi analisado para, desta forma, poder avaliar o gradiente ambiental disponível no bioma com aquele amostrado pelos pesquisadores.

Para explorar o espaço ambiental foram utilizados os mapas da distribuição histórica e atual da onça-pintada (adaptado de MARIEB, 2006; ZELLER, 2007), além do Panamazônia e suas ecoregiões. As variáveis climáticas utilizadas foram temperatura média anual (Bio 1), precipitação anual (Bio 12) e amplitude térmica anual (Bio 7). Também foram utilizadas a temperatura máxima do mês mais quente (Bio 5), a temperatura mínima do mês mais frio (Bio 6) e a precipitação do mês mais seco (Bio 14).

Utilizando o ArcGis 9.3 (ESRI, 2008), foram gerados 10.000 pontos aleatórios sobre o mapa de distribuição histórica da onça-pintada e extraído os valores das variáveis para cada ponto. Posteriormente, os pontos aleatórios foram recortados para a distribuição atual da onça-pintada e para o Panamazônia, resultando em 5838 e 3391 pontos, respectivamente (Figura 4.4). As mesmas variáveis foram extraídas para os 530 pontos de ocorrência da espécie.

As análises exploratórias das variáveis ($\bar{X} \pm SD$) foram realizadas no ambiente R 2.15.2 (2012-06-22) (R CORE TEAM, 2014) <<http://www.R-project.org>>. Os gráficos de dispersão 3D para descrever o espaço ambiental foram realizados utilizando o pacote ‘scatterplot3d’ (LIGGES; MÄCHLER, 2003).

Figura 4.4 – Pontos aleatórios (n=10.000) gerados ao longo da distribuição histórica da onça-pintada e recortados para a distribuição atual (n=5838) e o bioma Amazônia (n=3391) e pontos de ocorrência (n=530) da espécie. (Fonte: adaptado de MARIEB, 2006; ZELLER, 2007)

4.2.6 Modelo de distribuição

Para gerar o modelo de distribuição, os pontos de ocorrência da espécie foram cruzados com as variáveis climáticas, topográficas e da paisagem (Figura 4.5). O modelo foi gerado utilizando o programa MaxEnt 3.3.3k (Maximum Entropy Modeling) (PHILLIPS et al., 2006), disponível no sítio <<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>>.

O MaxEnt é um algoritmo determinístico com um comportamento previsível, isto é, apresenta sempre a mesma saída e o mesmo ponto de partida. Estimou a distribuição da espécie ao longo de um espaço geográfico (PHILLIPS et al., 2006; PHILLIPS; DUDÍK, 2008) e comparou as probabilidades de densidade, baseado no princípio da máxima entropia. Também gerou um gradiente de probabilidade de distribuição que somou 1 estimando assim uma média empírica de distribuição (PHILLIPS et al., 2004; PHILLIPS et al., 2006). Utilizou várias classes de funções que variaram de linear a quadrática e cujo objetivo foi realizar uma interpolação de dados para os espaços do *background*.

O modelo preditivo gerado foi convertido em um modelo binário (1 = adequado à ocorrência da espécie, 0 = não-adequado) através de um valor de limite de corte (*threshold*) acima do qual a espécie foi prevista como presente (FIELDING; BELL, 1997; PEARSON, 2007). A validação estatística foi feita através dos valores do coeficiente de AUC (Area Under the Receiver Operating Characteristic Curve), teste binomial de duas proporções (significância do modelo), sucesso preditivo e taxa de erro de omissão (pontos de ocorrência da espécie não prevista pelo modelo) (FIELDING; BELL, 1997; PEARSON, 2007). Os valores de AUC foram interpretados como fraco (0,5-0,7), razoável/satisfatório (0,7-0,9) e excelente (0,9-1,0) (SWETS, 1988). O limite de corte adotado foi o mínimo e o modelo selecionado apresentou o menor erro de omissão, AUC satisfatório ou excelente (>0,7; $p < 0,05$) que melhor representou as áreas adequadas à ocorrência da espécie.

Figura 4.5 - Resumo do processo de modelagem utilizado neste estudo

4.3 Resultados

4.3.1 Espaço ambiental

O espaço ambiental ocupado historicamente pela onça-pintada possuía temperatura média anual de $22,33 \pm 5,07$ °C, com mínima de -4,1 e máxima de 28,9 °C, precipitação anual de $1512 \pm 880,24$ mm, com mínima de 11 e máxima de 7889 mm e amplitude térmica anual de $18,56 \pm 6,87$ °C, com mínima de 6,1 e máxima de 40 °C (Figuras 4.6 e 4.7).

O espaço ambiental ocupado atualmente pela espécie apresentou temperatura média anual de $25,01 \pm 2,36$ °C, com mínima de 3,9 e máxima de 28,8 °C, precipitação anual de $1979 \pm 744,71$ mm, com mínima de 298 e máxima de 7889 mm e amplitude térmica anual de $15,2 \pm 4,16$ °C, com mínima de 7,9 e máxima de 38,7 °C. O espaço ambiental perdido ocorreu, principalmente, em áreas mais frias ($< 6,3$ °C), mais secas (< 288 mm) ou mais úmidas (> 7517 mm) (Figuras 4.6 e 4.7).

O espaço ambiental do Panamazônia teve temperatura média anual de $25,56 \pm 1,94$ °C, com mínima de 6 e máxima de 27,9 °C, precipitação anual de $2294 \pm 536,57$ mm, com mínima de 487 e máxima de 6026 mm e amplitude térmica anual de $13,36 \pm 2,85$ °C, com mínima de 8 e máxima de 22,9 °C (Figuras 4.6 e 4.7).

O espaço ambiental dos pontos de ocorrência da espécie apresentou temperatura média de $25,78 \pm 1,41$ °C, com mínima de 10,7 e máxima de 28 °C, precipitação anual de $2379 \pm 542,48$ mm, com mínima de 963 e máxima de 4349 mm e amplitude térmica anual de $13,17 \pm 2,8$ °C, com mínima de 7,7 e máxima de 20,2 °C. O espaço ambiental do bioma não amostrado pelos pontos abrangeu áreas com temperatura média de 20 a 24 °C e precipitação anual de 1500 a 2000 mm (Figuras 4.6 e 4.7).

Figura 4.6 - Espaço ambiental (Bios 1, 7 e 12) das distribuições histórica (vermelho) e atual (azul) da onça-pintada, do Panamazônia (verde) e dos pontos de ocorrência (preto)

Figura 4.7 - Espaço ambiental (Bios 5, 6 e 14) das distribuições histórica (vermelho) e atual (azul) da onça-pintada, do Panamazônia (verde) e dos pontos de ocorrência (preto)

4.3.2 Modelo de distribuição

O modelo que melhor representou a distribuição da espécie apresentou valor de AUC satisfatório ($0,81 \pm 0,02$), baixo erro de omissão (2%) e foi significativo ($p < 0,01$) (Figura 4.8). Os modelos de limite de corte de 10 % e limite de corte máximo apresentaram erros de omissão maior do que o modelo de limite de corte mínimo e não conseguiram prever a adequabilidade de muitas áreas onde a ocorrência da espécie é conhecida.

Figura 4.8 - Modelo de distribuição da onça-pintada considerando o limite mínimo de corte (*Threshold* 0,07; $p < 0,01$) e um erro de omissão de 2% em relação aos pontos de ocorrência da espécie

As variáveis mais importantes para o modelo foram a sazonalidade da temperatura (24%), a elevação (23%), a porcentagem de cobertura arbórea (16%), a precipitação do mês mais chuvoso (15%), que somadas representaram quase 80% de contribuição (Tabela 4.3).

Tabela 4.3 - Contribuição de cada variável ambiental para o modelo de distribuição potencial da onça-pintada gerado pelo MaxEnt

Variáveis ambientais	Contribuição (%)
Total	100,00
Bio 4 - Sazonalidade da temperatura	24,31
Elevação	23,34
Porcentagem de cobertura arbórea	16,05
Bio 13 - Precipitação do mês mais chuvoso	15,06
Bio 15 - Sazonalidade da precipitação	8,18
Bio 14 – Precipitação do mês mais seco	6,91
Global Land Cover Share 2014	6,10

As florestas úmidas representaram a maior porção de áreas adequadas (~70%) à ocorrência da espécie equivalente ao tamanho total desta ecoregião no bioma (Figura 4.9).

Figura 4.9 – Adequabilidade ambiental das Florestas Úmidas (FU) à ocorrência da onça-pintada

As várzeas representaram a segunda ecoregião mais adequada à ocorrência da espécie e também foi a segunda região mais representativa no bioma (Figura 4.10).

Figura 4.10 - Adequabilidade ambiental das Várzeas (VA) à ocorrência da onça-pintada

O páramo e a puna foram as ecoregiões com maior proporção de áreas não-adequadas (Figura 4.11).

Figura 4.11 - Adequabilidade ambiental das outras ecoregiões à ocorrência da onça-pintada

Os pontos de ocorrência da espécie foram localizados em 29 das 46 ecoregiões existentes no Panamazônia (ANEXO B). A maior concentração de pontos foi nas ecoregiões formadas pelas florestas úmidas e a segunda maior foi nas ecoregiões formadas pelas várzeas. O páramo e a puna foram as ecoregiões não-amostradas que apresentaram a maior proporção de áreas não-adequadas (Tabela 4.4).

Tabela 4.4 – Porcentagem de áreas adequadas e não-adequadas por tipo de ecoregião amazônica

Tipo de ecoregião	N	Pontos de ocorrência	Pontos reamostrados	% Ecoregião	% adequada	% não- adequada
Total	46	530	181	100.00	92.14	7.86
Floresta Úmida						
(FU)	17	399	138	76.64	70.35	4.85
Várzea	5	62	18	6.94	6.08	0.59
Floresta de						
Montana (FM)	4	9	4	1.52	0.83	0.5
Floresta Seca (FS)	4	1	0	0.21	1.26	0.3
Floresta Pantanosa						
(FP)	2	0	0	0.28	2.13	0.2
Páramo	2	0	0	0.03	0.0007	0.02
Puna	2	0	0	0.05	0.003	0.04
Savana (SAV)	2	20	10	3.46	3.28	0.18
Yungas	2	14	4	3.01	0.6	0.93
Campinarana	1	13	1	1.46	1.39	0.03
Cerrado	1	0	0	0.08	0.08	0.0003
Floresta Estacional						
(FE)	1	10	4	5.31	5.2	0.17
Llanos	1	0	0	0.25	0.23	0
Mangue	1	0	0	0.001	0.001	0
Pantepui	1	2	2	0.77	0.71	0.04

4.4 Discussão

A redução da distribuição da onça-pintada refletiu na perda de grandes extensões climáticas do espaço ambiental. A distribuição potencial da espécie no bioma Amazônia foi determinada, principalmente, pelas sazonalidade da temperatura, elevação, porcentagem de cobertura arbórea e precipitação do mês mais chuvoso. A variável de cobertura e uso do solo foi a que menos contribuiu para prever a distribuição da espécie, provavelmente, porque a espécie ocorreu em diferentes fisionomias incluindo ambientes com diferentes graus de antropização. Outros estudos também demonstraram que as variáveis da paisagem foram tão importantes quanto as climáticas e topográficas, uma vez que a alteração da paisagem afeta diretamente a ocorrência da espécie. Ainda assim, é necessário entender quais as variáveis que melhor explicam a distribuição da espécie ao longo de sua distribuição. Uma alternativa eficaz é usar o conhecimento da biologia da espécie para incorporar no modelo as variáveis mais relevantes incluindo os fatores limitantes da sua distribuição (ELITH; LEATHWICK, 2009).

O bioma Amazônia apresentou cerca de 90% de área adequada à ocorrência da onça-pintada, similar às estimativas obtidas em outros estudos no bioma (FERRAZ et al., 2013). Também foi muito maior do que às de outros biomas em que a espécie ocorre (MORATO et al., 2014). O modelo gerado neste estudo demonstrou que muitas áreas adequadas à ocorrência da espécie encontram-se em áreas antropizadas onde a sobrevivência da espécie é baixa. É comum que áreas muito adequadas tenham baixa abundância de onça-pintada, contudo, áreas com alta abundância se restringiram às áreas onde a adequabilidade ambiental foi maior (TÔRRES et al., 2012).

Além do viés amostral (causado pela sociologia da amostragem, método de coleta e esforço de amostragem), também existiu o viés temporal e espacial na coleta desses dados, afinal a qualidade dos dados utilizados na modelagem pode influenciar os resultados. Os pontos de ocorrência não estavam bem distribuídos no espaço geográfico e, portanto, não representaram o espaço ambiental do bioma. Também existiu a tendência de estudos com felídeos serem realizados em unidade de conservação ou em áreas de fácil acesso por estradas ou rios. Com dados observacionais (ou banco de dados) sem amostragem controlada não tem como se aproximar do nicho ecológico da espécie. Portanto, ainda é necessário preencher as lacunas do conhecimento sobre a ocorrência da espécie. No entanto, a dificuldade maior tem sido levantar dados de ausência da espécie para inserir como suplemento nos modelos (como confirmar ausências confiáveis?). Além disso, o modelo de distribuição não incorpora o viés

da detecção imperfeita da espécie, assim como ocorre nos modelos de ocorrência. Incorporar tal viés seria determinante na robustez dos resultados obtidos neste tipo de estudo.

4.5 Conclusões

- A perda de espaço geográfico ao longo das distribuições histórica e atual da onça-pintada refletiu na perda de espaço ambiental representado pelos extremos climáticos. O espaço ambiental do bioma Amazônia apresentou pouca variação quando comparado com o da distribuição da espécie;

- Sua distribuição foi determinada, principalmente, pelas variáveis sazonalidade da temperatura, elevação, porcentagem de cobertura arbórea e precipitação do mês mais chuvoso. A variável de cobertura e uso do solo foi a que menos contribui para predizer a distribuição da espécie, provavelmente, porque a espécie ocorreu em diferentes fisionomias incluindo ambientes com diferentes graus de antropização;

- A maior parte da Amazônia foi adequada (~90%) à ocorrência da espécie, possivelmente, devido à pouca variação no espaço ambiental do bioma. As florestas úmidas e as várzeas representaram a maior parte das áreas adequadas equivalente ao tamanho total destas ecoregiões no bioma.

Referências

AUSTIN, M. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 200, p. 1-19, 2007. [doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.07.005](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.07.005)

CASO, A.; LOPEZ-GONZALEZ, C.; PAYAN, E.; EIZIRIK, E.; OLIVEIRA, T. de; LEITE-PITMAN, R.; KELLY, M.; VALDERRAMA, C. *Panthera onca*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. 2008. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on: 15 Jan. 2015.

ELITH, J.; PHILLIPS, S.J.; HASTIE, T.; DUDÍK, M.; CHEE, Y.E.; YATES, C.Y. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Diversity and Distributions**, Malden, v. 17, n. 1, p. 43-57, 2011. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x

ELITH, J.; LEATHWICK, J.R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 40, p. 677-697, 2009. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159

ENVIRONMENTAL SYSTEMS RESEARCH INSTITUTE. **ArcGIS Desktop**: Release 9.3.1. Redlands: Environmental Systems Research Institute, 2008.

FARR, T.G.; ROSEN, P.A.; CARO, E.; CRIPPEN, R.; DUREN R.; HENSLEY, S.; KOBRICK, M.; PALLER, M.; RODRIGUEZ, E.; ROTH, L.; SEAL, D.; SHAFFER, S.; SHIMADA, J.; UMLAND, J.; WERNER, M.; OSKIN, M.; BURBANK, D.; ALSDORF, D. The shuttle radar topography mission. **Reviews of Geophysics**, Malden, v. 45, n. 2, 2007. doi:10.1029/2005RG000183.

FERRAZ, K.M.P.M.B.; FERRAZ, S.F.B.; PAULA, R. C. de.; BEISIEGEL, B.; BREITENMOSER, C. Species distribution modeling for conservation purposes. **Natureza & Conservação**, Amsterdam, v. 10, n. 2, p. 214-220. 2012a.

FERRAZ, K.M.P.M.B.; BEISIEGEL, B.; PAULA, R.C. de; SANA, D.A.; CAMPOS, C.B.; OLIVEIRA, T.G.; DESBIEZ, A.L.J. How species distribution models could improve cat species conservation? A case of jaguars in Brazilian biomes. **Cat News**, Bougy, Special Issue Jaguar in Brazil, v. 7, p. 38-42, 2012b.

FERRAZ, K.M.P.M.B.; PAULA R.C. de; CAMPOS, C.B.; BEISIEGEL B.; MORAES JUNIOR, E.A.; CAVALCANTI S.M.C.; OLIVEIRA T.G. Distribuição potencial e adequabilidade ambiental dos biomas brasileiros à ocorrência da onça-pintada. In: PAULA, R.C. de; DESBIEZ, A.; CAVALCANTI, S. (Org.). **Plano de ação nacional para a conservação da onça-pintada**. Brasília: ICMBio, 2013. p. 125-155. (Série Espécies Ameaçadas).

FIELDING, A.H.; BELL, J.F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. **Environmental Conservation**, Cambridge, v. 24, n. 1, p. 38–49, 1997. DOI: <http://dx.doi.org/>

HANSEN, M.C.; DEFRIES, R.S.; TOWNSHEND, J.R.G.; SOHLBERG, R.; DIMICELI, C.; CARROLL, M. Towards an operational MODIS continuous field of percent tree cover algorithm: examples using AVHRR and MODIS data. **Remote Sensing of Environment**, Amsterdam, v. 83, n. 1/2, p. 303-319, 2002. doi:10.1016/S0034-4257(02)00079-2

HIJMANS, R.J.; ELITH, J. **Species distribution modeling with R**. 2014. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/sdm.pdf>>. Acesso em: 23 set. 2014. 78p.

HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES, P.G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, Malden, v. 25, n. 15, p. 1965-1978, 2005. DOI: 10.1002/joc.1276

HOLLAND, S.M. **Principal Components Analysis (PCA)**. 2008. Disponível em: <<http://strata.uga.edu/software/pdf/pcaTutorial.pdf>>. Acesso em: 2 fev. 2013.

HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, New York, v. 22, p. 415–427, 1957. doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de Biomas do Brasil (1: 5.000.000)**. <<http://www.ibge.gov.br>>. 2004.

LATHAM, J.; CUMANI, R. ROSATI, I.; BLOISE, M. **GLC-Share**: Global Land Cover SHARE: database Beta-release Version 1.0. Rome: FAO, 2014. 39p.

LIGGES, U.; MÄCHLER, M. Scatterplot3d - an R package for visualizing multivariate data. **Journal of Statistical Software**, Los Angeles, v. 8, n. 11, p. 1-20, 2003. <<http://cran.r-project.org/web/packages/scatterplot3d/vignettes/s3d.pdf>>.

LOMOLINO, M.V.; RIDDLE, B.R.; WHITTAKER, R.J.; BROWN, J.H. (Ed.). **Biogeography**. 4th.ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2010. 764p.

MARIEB, K. **Jaguars in the new millennium data set update**. New York: Wildlife Conservation Society, 2006. 80p. WCS Working Paper. Disponível em: <<http://databasin.org/>>. Acesso em: 10 nov. 2014.

MORATO, R.G.; FERRAZ, K.M.P.M.B.; PAULA, R.C. de; CAMPOS, C.B. Identification of priority conservation areas and potential corridors for Jaguars in the Caatinga biome, Brazil. **PLOS ONE**, Cambridge, v. 9, n. 4, e92950, 2014. DOI: 10.1371/journal.pone.0092950

OLIVEIRA, T.G.; RAMALHO, E.E.; PAULA, R.C. de. Amazônia. In: PAULA, R.C. de; DESBIEZ, A.; CAVALCANTI, S. (Org.). **Plano de ação nacional para a conservação da onça-pintada**. Série Espécies Ameaçadas. Brasília: ICMBio, 2013. p. 35-42.

OLSON, D.M.; DINERSTEIN, E.; WIKRAMANAYAKE, E.D.; BURGESS, N.D.; POWELL, G.V.N.; UNDERWOOD, E.C.; D'AMICO, J.A.; ITOUA, I.; STRAND, H.E.; MORRISON, J.C.; LOUCKS, C.J.; ALLNUTT, T.F.; RICKETTS, T.H.; KURA, Y.; LAMOREUX, J.F.; WETTNGEL, W.W.; HEDAO, P.; KASSEM, K.R. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. **BioScience**, Oxford, v. 51, n. 11, p. 933-938, 2001.

PAULA, R.C. de; DESBIEZ, A.; CAVALCANTI, S. (Org.). **Plano de ação nacional para a conservação da onça-pintada**. Brasília: ICMBio, 2013. (Série Espécies Ameaçadas).

PEARSON, R.G. **Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners**. New York: American Museum of Natural History, 2007. 50p. Synthesis. Disponível em <<http://ncep.amnh.org>>. Acesso em: 2 fev. 2013.

PETERSON, A.T.; SOBERÓN, J.; PEARSON, R.G.; ANDERSON, R.P.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; NAKAMURA, M.; ARAÚJO, M.B. (Ed.). **Ecological niches and geographic distributions**. New Jersey: Princeton University Press, 2011. 316p. (Monographs in Population Biology, 49).

PETERSON, A.T. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. **Biodiversity Informatics**, Lawrence, v. 3, p. 59-72, 2006.

PHILLIPS, S.J.; DUDÍK, M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. **Ecography**, Lund, v. 31, n. 2, p. 161-175, 2008. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x

PHILLIPS, S.J.; ANDERSON, R.P.; SCHAPIRE, R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 190, n. 3/4, p. 231-259, 2006. [doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026)

PHILLIPS, S.J.; DUDÍK, M.; SCHAPIRE, R.E. A maximum entropy approach to species distribution modeling. **Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning**, New York, p. 655-662, 2004.

R CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna, R Foundation for Statistical Computing, 2014. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 2 nov. 2014.

RABINOWITZ, A.; ZELLER, K.A. A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 143, n. 4, p. 939-945, 2010. [doi:10.1016/j.biocon.2010.01.002](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.01.002)

RED AMAZÓNICA DE INFORMACIÓN SOCIOAMBIENTAL GEORREFERENCIADA. **Red Amazônica de Informação Socioambiental Georreferenciada**. <<http://raisg.socioambiental.org/>>. 2012.

RENNÓ, C.D.; NOBRE, A.D.; CUARTAS, L.A.; SOARES, J.V.; HODNETT, M.G.; TOMASELLA, J.; WATERLOO, M.J. HAND. A new terrain descriptor using SRTM-DEM: mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. **Remote Sensing of Environment**, Amsterdam, v. 112, n. 9, p. 3469-3481, 2008. [doi:10.1016/j.rse.2008.03.018](https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.03.018)

SANDERSON, E.W.; REDFORD K.H.; CHETKIEWICZ C.L.B.; MEDELLIN R.A.; RABINOWITZ A.R.; ROBINSON J.G.; TABER A.B. Planning to save a species: the jaguar as a model. **Conservation Biology**, Malden, v. 16, n. 1, p. 58-72, 2002. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2002.00352.x

SANTOS, D.; PEREIRA, D.; VERÍSSIMO, A. **O Estado da Amazônia**: uso da terra. Belém: Imazon, 2013. 65p.

SILVA, L.G. **Análise da distribuição espacial do melanismo na família Felidae em função de condicionantes ambientais**. 2014. 138p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre, 2014.

SOBERÓN, J.; PETERSON, A.T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. **Biodiversity Informatics**, Lawrence, v. 2, p. 1–10, 2005.

SWETS, J.A. Measuring the accuracy of diagnostic systems. **Science**, Washington, v. 240, n. 4857, p. 1285-1293, 1988.

TÔRRES, N.M.; MARCO, P. de; SANTOS, T.; SILVEIRA, L.; JÁCOMO, A.T.A.; DINIZ-FILHO, J.A. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. **Diversity and Distributions**, Malden, v. 18, n. 6, p. 615-627, 2012. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00892.x

ZELLER, K. **Jaguars in the new millennium data set update**: the state of the Jaguar in 2007. New York: Wildlife Conservation Society, 2007. 82p. WCS Report.

APÊNDICES

APÊNDICE A

Revisão dos modelos de distribuição da onça-pintada ao longo de sua distribuição geográfica atual

(continua)

Local	Variáveis preditoras	Total de variáveis	Número de pontos	Data dos registros	Algoritmos utilizados	Obs.	Referência
EUA (Arizona)	vegetação, elevação, declividade (<i>terrain ruggedness</i>), distância de cursos d'água e densidade humana	5	25	últimos 100 anos	?	---	HATTEN et al., 2005
EUA (Novo México)	densidade humana, vegetação, distância de cursos d'água, disponibilidade de presas naturais e declividade (<i>terrain ruggedness</i>)	5	7	1900-1996	?	---	MENKE; HAYNES, 2004
México (Sierra de Tamaulipas)	elevação, declividade, distância de cursos d'água, tipo de vegetação e cobertura vegetal	5	33	8 anos	?	---	ORTEGA-HUERTA; MEDLEY, 1999
México (Nordeste de Sonora)	elevação, tipo de vegetação, distância de estradas, distância de cursos d'água, declividade e (<i>aspects</i>)	6	45	1999-2004	MaxEnt	risco de predação	ROSAS-ROSAS et al., 2010
México	vegetação, densidade humana, distância de estradas, elevação, declividade e presença de presas naturais	6	197 e 104 (p/validar modelos)	1990-2008 e 2000-2008 (p/validar os modelos)	ENFA, MD e MaxEnt	---	RODRÍGUEZ-SOTO et al., 2011
México (Guerrero)	8 variáveis bioclimáticas, 10 de cobertura vegetal e 2 topográficas	20	39	> 1990	MaxEnt	mudanças climáticas (cenário 2000-2024)	CUERVO-ROBAYO; MONROY-VILCHIS, 2012
México (Oaxaca)	19 variáveis bioclimáticas e topográficas (elevação, declividade, orientação e gradiente)	23	26	1990 - 2009	MaxEnt	---	BRIONES-SALAS; LIRA-TORRES, 2012
México	2 variáveis da paisagem, 2 do manejo de bovinos e 2 antropogênicas (elevação e declividade, tipo de vegetação, cobertura vegetal, densidade bovina e porcentagem de pastagem, densidade humana, distância de estradas,	8	222 (152 jaguar e 70 puma)	1990-2010	ANN, ED, GARP (best subsets e single-run), SVM, ENFA (ENFA e ENFA openModeller) e MaxEnt and Maximum Entropy (openModeller)	risco de predação	ZARCO-GONZÁLEZ et al., 2013

Revisão dos modelos de distribuição da onça-pintada ao longo de sua distribuição geográfica atual

(conclusão)

Local	Variáveis preditoras	Total de variáveis	Número de pontos	Data dos registros	Algoritmos utilizados	Obs.	Referência
Brasil	10 variáveis bioclimáticas e 2 topográficas	12	1409	?	BIOCLIM, MD, DOMAIN, MaxEnt, CTA, RF, GBM, MARS, MDA, ANN e GARP	adequabilidade vs. densidade	TÓRRES et al., 2012
Brasil	6 variáveis bioclimáticas, e 2 topográficas (elevação e declividade)	8	1053	1998-2008	GARP, MaxEnt, MD,	mudanças climáticas (passado, presente e futuro)	TÓRRES et al., 2008
Brasil	cobertura vegetal, altitude, distância d'água e 7 variáveis bioclimáticas (bios 1, 2, 5, 6, 12, 13 e 14)	10	?	> 2000	MaxEnt	---	FERRAZ et al., 2012
Brasil (Mata Atlântica e Caatinga)	cobertura vegetal, altitude, distância d'água e 7 variáveis bioclimáticas (bios 1, 2, 5, 6, 12, 13 e 14)	10	118 e 57	> 2000	MaxEnt	---	FERRAZ et al., 2012
Brasil, Paraguai e Argentina - Alto Paraná (Mata Atlântica)	variáveis da paisagem e antrópicas	23	95	2002-2008	ENFA	---	ANGELO et al., 2011

APÊNDICE B

Lista dos colaboradores que cederam pontos de ocorrência da onça-pintada no bioma Amazônia a partir do ano 2000

		(continua)
Instituição	Pesquisador	Pontos
(Banco de Dados)		(n)
	Total	553
¹ CENAP (PAN)	Subtotal	208
	Alexandre Reis Pecequillo	2
	Alfredo P. Santos Jr.	2
	André Botelho	3
	Beatriz Beisegel	7
	Bento Carlos de Arruda Neto	1
	Clarissa Pimenta	8
	Cristiano T. Trinca	1
	Elildo Carvalho Jr.	27
	Emil Hernandez	1
	Emiliano Esterce Ramalho	3
	Francesca B. L. Palmeira e Cristiano T. Trinca	42
	Fernando Lima	11
	Igor Pfeifer Coelho	13
	João A. Valsecchi	3
	Jorge Luis Araujo Martins	6
	Maria Renata Pereira Leite Pitman	6
	Micheline Vergara	6
	Miriam L. L. Perilli	18
	Pedro de Araújo Lima Constantino	2
	Rogério Cunha de Paula	18
	Silvio Marchini	2
	Torbjorn Hugaasen	10
	Whaldener Endo	8
	Wilson Roberto Spironello	8
² WCS (Updated)	Subtotal	195

Revisão dos modelos de distribuição da onça-pintada ao longo de sua distribuição geográfica atual

(conclusão)

Instituição (Banco de Dados)	Pesquisador	Pontos (n)
	Alicia Kuroiwa	4
	Antonio Gonzalez-Fernandez	1
	Armando Valdes-Velasquez	4
	Benoit DeThoisy	12
	Burton Lim	2
	Claudia Silva	10
	Damian Rumiz	16
	Duane Desfritas	8
	Emiliano Esterici Ramalho	12
	Esteban Payan	8
	François Catzefflis	18
	Galo Zapata-Rios	19
	James Sanderson	1
	Julio Dalponte	3
	Louise Emmons	11
	Malu Messias	12
	Renata Pereira Leite	15
	Ricardo Boulhosa	4
	Richard Bodmer	8
	Rob Wallace	10
	Tadeu Gomes de Oliveira	6
	Victor Utreras	14
³ PUCRS	Subtotal	150
	Lucas G. da Silva	150

(¹) Dados referentes apenas aos pesquisadores que autorizaram o uso de seus dados até a data do presente estudo (janeiro de 2015)

(²) MARIEB, K. **Jaguars in the New Millennium Data Set Update**. WCS Working Paper. Wildlife Conservation Society, 2006. 80p. WCS Working Paper. Disponível em: <<http://databasin.org/>>. Acesso em: 10 nov. 2014.

(³) SILVA, L.G. **Análise da distribuição espacial do melanismo na família Felidae em função de condicionantes ambientais**. 2014. 138 p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre, 2014.

ANEXOS

ANEXO A

Planilha parcial inserida como input no MaxEnt 3.3.3.k para gerar o modelo de distribuição da onça-pintada. A planilha original contém 181 pontos de ocorrência (pontos reamostrados) da espécie

Espécie	Longitude	Latitude
<i>Panthera onca</i>	-58,22	-4,6
<i>Panthera onca</i>	-62,09	-1,03
<i>Panthera onca</i>	-59,92	-2,38
<i>Panthera onca</i>	-62,37	-4,15
<i>Panthera onca</i>	-62,27	-4,47
<i>Panthera onca</i>	-52,32	-2,53
<i>Panthera onca</i>	-50,35	-1,04
<i>Panthera onca</i>	-52,66	-3,76
<i>Panthera onca</i>	-55,12	-3,1
<i>Panthera onca</i>	-46,77	-3,48
<i>Panthera onca</i>	-55,74	-10,98
<i>Panthera onca</i>	-71,99	-8,76
<i>Panthera onca</i>	-53,42	-4,96
<i>Panthera onca</i>	-54,35	-5,43
<i>Panthera onca</i>	-53,86	-7,08
<i>Panthera onca</i>	-53,37	-5,55
<i>Panthera onca</i>	-56,31	-4,55
<i>Panthera onca</i>	-55,36	-3,43
<i>Panthera onca</i>	-57,28	-6,25
<i>Panthera onca</i>	-56,46	-1,56
<i>Panthera onca</i>	-56,89	-0,88
<i>Panthera onca</i>	-72,04	-9,26
<i>Panthera onca</i>	-55,3	-6,1
<i>Panthera onca</i>	-55,13	-6,21
<i>Panthera onca</i>	-55,38	-5,47
<i>Panthera onca</i>	-51,25	3,24
<i>Panthera onca</i>	-60,96	-8,42
<i>Panthera onca</i>	-61,47	-9,63
<i>Panthera onca</i>	-61,85	-10,14

ANEXO B

Número de pontos de ocorrência de onça-pintada e tamanho da área (km²) das ecoregiões no Panamazônia (FU – Floresta Úmida, FS – Floresta Seca, FM – Floresta de Montana, FE – Floresta Estacional, FP - Floresta Pantanosa, VA – Várzea, SAV - Savana) (Fonte: OLSON, 2001)

(continua)				
ID	Nome da ecoregião	Pontos de ocorrência	Pontos reamostrados	Área (km²)
Total	---	*530	181	6.731.916,97
	MANGUE Amazônia-			
1	Orinoco-Sul Caribe	0	0	94,98
2	FS Apure-Villavicencio	0	0	8.011,65
3	SAV Beni	14	8	128.128,27
4	FSM Boliviana	1	0	1.422,39
5	Iungas Boliviana	13	3	92.770,23
6	FU Caquetá	4	2	196.605,42
7	Puna Andina Central	0	0	40,31
8	Puna Seca Andina Central	0	0	3.005,05
9	Cerrado	0	0	5.506,15
10	FS Chiquitano	0	0	906,92
11	Páramo Cordilheira Central	0	0	432,03
12	FM Cordilheira Oriental	0	0	21.725,12
13	FM Real Cordilheira Leste	9	4	79.349,95
14	FP Guianense	0	0	7.689,33
15	FU de Altitude Guianense	8	5	147.340,36
16	FU Guianense	58	21	476.753,69
17	FUL Piedmont Guianense	1	1	233.360,24
18	SAV Guianense	6	2	104.872,55
19	VA Gurupá	0	0	9.911,90
20	VA Iquitos	5	2	124.559,13
21	FU Japurá-Solimões-Negro	7	4	274.881,55
22	FU Juruá-Purus	6	3	248.274,80
23	Llanos	0	0	16.558,71
24	FU Madeira-Tapajós	83	22	719.874,86

Número de pontos de ocorrência de onça-pintada e tamanho da área (km²) das ecoregiões no Panamazônia (FU – Floresta Úmida, FS – Floresta Seca, FM – Floresta de Montana, FE – Floresta Estacional, FP - Floresta Pantanosa, VA – Várzea, SAV - Savana) (Fonte: OLSON, 2001)

				(conclusão)
ID	Nome da ecoregião	Pontos de ocorrência	Pontos reamostrados	Área (km²)
25	FM Vale Magdalena	0	0	963,88
26	VA Marajó	8	5	82.913,67
27	FS Marañón	0	0	4.096,93
28	FE de Mato Grosso	10	4	357.634,36
29	VA Monte Alegre	22	5	66.848,39
30	FU Napo	33	9	279.761,85
31	FU Negro-Branco	15	4	208.251,17
32	Páramo Norte Andino	0	0	1.380,48
33	FM Noroeste Andino	0	0	199,26
34	FP Orinoco Delta	0	0	10.913,68
35	Pantepui	2	2	51.516,91
36	Iungas Peruanas	1	1	109.912,73
37	VA Purus	27	6	183.052,34
38	FU Purus-Madeira	7	4	7.629,52
39	Campinarana Rio Negro	13	1	98.185,73
40	FU Solimões-Japurá	8	6	177.870,75
41	FU Sudoeste da Amazônia	65	24	788.271,55
42	FU Tapajós-Xingu	17	11	335.686,03
43	FU Tocantis/Pindare	20	4	198.073,93
44	FU Uatumã-Trombetas	51	12	470.932,51
45	FU Ucaiali	0	0	127.741,64
46	FU Xingu-Tocantins-Araguaia	16	6	268.004,08

(*) excluídos 23 pontos de ocorrência que eram duplicados entre o banco de dados das três instituições

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os principais resultados sugerem que a onça-pintada (*Panthera onca*) pode influenciar a dinâmica dos sítios em que ocorreu e regular o sistema através do controle *top-down*. A onça-pintada controlou as populações de presas mais abundantes e, conseqüentemente, facilitou o uso dos recursos para a jaguatirica (*Leopardus pardalis*), que apresentou as maiores probabilidades de detecção na presença do predador de topo. Também modificou o período de atividade das espécies de mesopredadores, especialmente, na temporada (2010) em que sua ocorrência foi mais freqüente.

Foi o único mamífero carnívoro que ocupou a posição trófica de predador de topo porque consumiu todas as outras espécies, inclusive as de competidores mais próximos (p. ex. predação intraguilda). É a espécie de felídeo que tem a maior força na mordida quando comparado com outros grandes gatos (HUNTER, 2011), por isso, consumiu exclusivamente quatro espécies de mamíferos de grande porte em sua fase adulta. Sua remoção causou perda de um nível trófico e de aproximadamente 20% do total de interações. Apresentou impacto apenas nos próximos dois níveis tróficos.

Também ocupou um espaço ambiental extremamente heterogêneo ao longo de sua distribuição original (histórica), atual e no bioma Amazônia. Já perdeu o espaço ambiental representado pelos extremos climáticos da sua distribuição. Sua distribuição potencial no bioma não foi aleatória e dependeu principalmente das variáveis topográficas, climáticas e da paisagem. A adequabilidade do bioma à ocorrência da espécie foi maior nas ecoregiões de Florestas Úmidas e Várzeas.

Portanto, este estudo contribuiu para solucionar questões ecológicas sobre como e quando a presença da onça-pintada pode afetar as probabilidades de ocorrência e detecção de outras espécies e quais os efeitos negativos causados após a sua remoção. Esclareceu aspectos obscuros e lacunas de conhecimento sobre a onça-pintada no bioma Amazônia que ainda apresenta a maior lacuna de conhecimento sobre a biologia e ecologia da espécie quando comparada com outros biomas como o Pantanal e a Mata Atlântica. Apresentou originalidade no tema abordado e na utilização das metodologias selecionadas para responder as principais questões deste estudo. As metodologias foram distintas e complementares para descrever o papel do predador de topo ao longo de sua distribuição potencial.

Conclui-se que através destes resultados foi possível complementar as informações de estudo anteriores sobre: a sua distribuição potencial, os mecanismos de coexistência com outras espécies e seu papel como predador de topo (Figura 5.1).

Figura 5.1 – Dos fatos observados (resultados) à teoria abordada neste estudo

A partir deste estudo foi possível estabelecer novas metas para futuros estudos sobre o papel ecológico do predador de topo e o seu controle *top-down*. Desta forma, os próximos estudos poderiam ser direcionados para:

- Aumentar a extensão do uso de armadilhamento fotográfico para estudar a co-ocorrência espaço-temporal de espécies de mamíferos carnívoros, que tem sido extremamente eficiente para se registrar a interação das espécies do que outros métodos como a telemetria e a observação direta. Predadores de topo necessitam de extensas áreas e são relativamente raros, aumentando a dificuldade de implementar experimentos e de replicá-los;

- Incluir a facilitação de recursos nos modelos populacionais (p. ex. competição e predação) como proposto por BRUNO et al., (2003);

- Incorporar a detecção imperfeita (CHEN et al., 2013; COMTE; GRENOUILLET, 2013) e a co-ocorrência (POLLOCK et al., 2014) nos modelos de distribuição de espécies aumentando a robustez dos resultados de distribuição potencial em função do viés da observação e de processos evolutivos (interações bióticas) que limitam a distribuição das espécies;

- Desenvolver um modelo populacional integrado (IPM) como proposto por KÉRY; SCHAUB (2012) para integrar o modelo de co-ocorrência com o modelo espacialmente explícito de captura e recaptura (SECR) a fim de demonstrar que apesar da detecção da jaguatirica ter aumentado nos sítios com a presença do predador de topo, isto pode ser um artefato causado pela redução de área utilizada na presença da onça-pintada. Modelos populacionais integrados permitem a utilização de um único framework, diminuem o viés das estimativas dos parâmetros e podem aumentar a robustez dos resultados. No estudo realizado por TRINCA (2014) foi possível constatar a utilização do espaço por indivíduos de onça-pintada e jaguatirica durante as quatro temporadas (2008-2011), sendo que para a onça-pintada apenas foi possível estimar a área de uso durante uma temporada (2010) quando o número de captura e recapturas foi maior. Além disso, foi demonstrado que as espécies apresentaram oscilações nas taxas de abundância entre os anos reforçando a importância de se realizar longos períodos de amostragem para se obter estimativas confiáveis da dinâmica da população em função da dependência da densidade (Figura 5.2);

Figura 5.2 – Models espacialmente explícito de captura e recaptura (SECR) da onça-pintada (azul) e jaguaririca (verde) durante as quatro temporadas de amostragem. Adaptado do estudo realizado por TRINCA (2014)

Referências

- BRUNO, J.F.; STACHOWICZ, J.J.; BERTNESS, M.D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 18, n. 3, p. 119-125, 2003. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)
- CHEN, G.; KÉRY, M.; PLATTNER, M.; MA, K.; GARDNER, B. Imperfect detection is the rule rather than the exception in plant distribution studies. **Journal of Ecology**, London, v. 101, n. 1, p. 183-191, 2013. DOI: 10.1111/1365-2745.12021
- COMTE, L.; GRENOUILLET, G. Species distribution modelling and imperfect detection: comparing occupancy versus consensus methods. **Diversity and Distributions**, Malden, v. 19, n. 8, p. 996-1007, 2013. DOI: 10.1111/ddi.12078

HUNTER, L. (Ed.). **Carnivores of the world**. New Jersey: Princeton University Press, 2011. 240 p.

KÉRY, M.; SCHAUB, M. (Ed.). **Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective**. Waltham: Academic Press, 2012. 535 p.

POLLOCK, L.J.; TINGLEY, R.; MORRIS, W.K.; GOLDING, N.; O'HARA, R.B.; PARRIS, K.M.; VESK, P.A.; MCCARTHY, M.A. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). **Methods in Ecology and Evolution**, London, v. 5, n. 5, p. 397-406, 2014. DOI: 10.1111/2041-210X.12180

TRINCA, C.T. **Densidade populacional de felídeos e riqueza de mamíferos terrestres no sul da Amazônia**. 2014. 90p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2014.