Fabiana Umetsu

**Efeito do contexto da paisagem em diferentes escalas sobre a
distribuição de pequenos mamíferos em cultivos agrícolas e
em remanescentes florestais**

São Paulo

2010

Fabiana Umetsu

**Efeito do contexto da paisagem em diferentes escalas sobre a
distribuição de pequenos mamíferos em cultivos agrícolas e
em remanescentes florestais**

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de
Zoologia.

Orientadora: Prof. Dra. Renata
Pardini

São Paulo

2010

FICHA CATALOGRÁFICA

Umetsu, Fabiana

Efeito do contexto da paisagem em diferentes escalas sobre a distribuição de pequenos mamíferos em cultivos agrícolas e em remanescentes florestais, 88 pp.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. ambientes antropogênicos 2. pequenos mamíferos 3. qualidade da matriz 4. fragmentação de habitat 5. paisagens agrícolas 6. conservação da biodiversidade
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr(a).

Prof. Dr(a).

Prof. Dr(a).

Prof. Dr(a).

Prof. Dra. Renata Pardini
Orientadora

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado no período inicial (142544/2006-0) e pelo financiamento concedido ao Projeto BioCAPSP - Biodiversity conservation in fragmented landscapes at the Atlantic Plateau of São Paulo, dentro do Programa de Cooperação Brasil-Alemanha - Ciência e Tecnologia para a Mata Atlântica (CNPq 690144/01-6) e Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF 01LB0202A1).

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa de doutorado no período posterior (06/57003-8) e pelo financiamento concedido ao Projeto Jovem Pesquisador - Diversidade de mamíferos em paisagens fragmentadas do Planalto Atlântico de São Paulo (05/56555-4).

À Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia pelo suporte logístico.

Agradeço à Prof. Dra. Renata Pardini pela orientação. Ao Prof. Dr. Jean Paul Metzger pela participação no capítulo 2.

Ao Prof. Paulo Inácio e Bruno T. Pinotti, pela ajuda imprescindível nas análises estatísticas no programa R. À Christoph Knogge, pela coordenação do projeto de Cooperação Brasil-Alemanha citado acima.

Agradeço também aos mastozoólogos Ana Paula Carmignotto, da UFSCar, João A. de Oliveira e Pablo Gonçalves, através do Museu Nacional do Rio de Janeiro e Rogério Rossi, através do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, pelo auxílio na identificação das espécies de pequenos mamíferos.

A todos que prestaram um auxílio imprescindível no trabalho de campo: Adriano Francisco de Macedo e seu irmão Ricardo, Bastião, Diogo Drigo, e em especial, Gustavo Oliveira, que contribuiu enormemente e em tempo integral para a coleta de dados. Sua ajuda foi fundamental para o projeto.

Aos colegas de laboratório Bruno T. Pinotti, Thomas Püttker, Camila S. de Barros, Gustavo de Oliveira, Natalia Rossi, Camilla P. Pagotto, Thais K. Martins, Enrico Frigeri, Adriana A. Bueno, Laura R. C. Naxara, Karina D. Espartosa, Fabiano A. Fernandes, Flávia Sant'Anna e Camila Cassano. A todos os integrantes do laboratório LEPAC (Laboratório de Ecologia de Paisagem e Conservação): Paula Lira, Cristina Banks, Marcelo Awade, Carlos Cândia-Gallardo, especialmente Leandro T. Tambosi e Milton Ribeiro pela ajuda com o ArcView e o programa R.

Aos proprietários que permitiram o acesso aos sítios de estudo em Ribeirão Grande, Capão Bonito, Tapiraí, Piedade, Cotia e Ibiúna, SP. Ao IBAMA, pelas licenças concedidas.

À minha família e ao meu namorado Tiago Böer Breier pelo apoio e carinho.

ÍNDICE

Capítulo 1. Introdução geral	1
Introdução geral	2
Referências bibliográficas	8
Capítulo 2. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic Forest small mammals	16
Abstract	17
Resumo	17
Introduction	18
Material and methods	21
Results	24
Discussion	26
References	31
Tables	36
Figures	40
Capítulo 3. Diversidade de pequenos mamíferos em cultivos agrícolas: efeito do contexto da paisagem em diferentes escalas e dos requerimentos de habitat das espécies	42
Resumo	43
Abstract	44
Introdução	45
Material e métodos	48
Resultados	53
Discussão	55
Referências bibliográficas	61
Tabelas	70
Figuras	75
Conclusões Gerais	79
Referências bibliográficas	81
Resumo	83
Abstract	86

Capítulo 1

Introdução geral

Estudos sobre fragmentação de habitats: da escala local para a escala da paisagem

Os estudos de fragmentação de habitats tiveram sua base na teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson 1967), que considera que a área da ilha e a distância da mesma ao continente determinam a riqueza de espécies e que as espécies não diferem quanto ao requerimento de habitat ou capacidade de dispersão (Fahrig 2003; Ewers & Didham 2006). Assim, os estudos iniciais nesta área tiveram um enfoque local, nas características de tamanho e isolamento das manchas de habitat remanescente, e desconsideraram as particularidades entre as espécies (Haila 2002). No entanto, o acúmulo de trabalhos tornou evidentes as incongruências entre a teoria e os resultados empíricos em paisagens fragmentadas, advindas justamente das diferenças marcantes (1) entre os ambientes alterados onde se inserem as manchas de habitat no continente e o oceano homogêneo e inóspito que circunda as ilhas, e (2) entre as espécies (Bowers & Matter 1997; Bender et al. 1998; Debinski & Holt 2000; Connor et al. 2000; Watling & Donnelly 2006). Ficou clara a importância de se considerar, além da área e da distância da mancha medidas localmente, a natureza (contexto) da paisagem que circunda os fragmentos em uma escala mais ampla (Fahrig 2001; Haila 2002; Fahrig 2003; Radford et al. 2005; Bennet et al. 2006; Ewers & Didham 2006; Bennett & Radford 2007; Fischer & Lindenmayer 2007; Bueno 2008; Laurance 2008), e as diferenças ecológicas entre espécies ou grupos de espécies (Gascon et al. 1999; Ewers & Didham 2006; Bueno 2008; Lindenmayer et al. 2008).

Dentre os múltiplos fatores relacionados ao contexto da paisagem, dois têm sido considerados fundamentais para a manutenção de espécies nativas em paisagens fragmentadas: a quantidade total e configuração do habitat remanescente (Andrén 1994; Fahrig 2001; Fahrig 2003; Radford et al. 2005; Bennet et al. 2006; Fischer & Lindenmayer 2007; Bueno 2008; Lindenmayer et al. 2008) e a qualidade e heterogeneidade dos ambientes alterados do entorno (chamados coletivamente de matriz) juntamente com os efeitos abióticos e bióticos destes sobre os fragmentos (efeitos de borda) (Haila 2002; Ewers & Didham 2006; Kupfer et al. 2006; Laurance 2008; Gardner et al. 2009). No entanto, os fatores relacionados ao contexto da paisagem geralmente interagem, o que requer delineamentos amostrais que levem em consideração múltiplos fatores ou controlem parte dos fatores que variam entre paisagens (Tscharntke et al. 2005; Ewers & Didham 2006; Laurance 2008; Lindenmayer et al. 2008; Gardner et al. 2009).

A quantidade total de habitat remanescente na paisagem tem uma influência forte e consistente sobre a persistência dos organismos nativos, já que apresenta uma relação não linear com as características das manchas de habitat como tamanho da maior mancha, número de manchas e distância média entre manchas (Andrén 1994; Fahrig 2003; Bennett & Radford 2007). Já a qualidade e heterogeneidade da matriz de ambientes alterados do entorno definem não só as taxas

de dispersão, mas também as taxas de sobrevivência e de colonização (Vandermeer & Carvajal 2001; Brotons et al. 2003; Jules & Shahani 2003; Murphy & Lovett-Doust 2004; Umetsu & Pardini 2007; Pardini et al. 2009), tornando a separação binária em habitat e não-habitat uma avaliação muito superficial do uso dos ambientes pelos organismos (Lindenmayer 2000; Lindenmayer et al. 2003; Manning et al. 2004). Assim, não apenas a distância entre remanescentes (definida pela quantidade total e configuração de habitat remanescente na escala da paisagem), mas também a permeabilidade dos ambientes da matriz, tem influência sobre a conectividade da paisagem (Taylor et al. 1993; Aberg et al. 1995; Jules & Shahani 2003; Murphy & Lovett-Doust 2004; Kupfer et al. 2006), definida como a capacidade da mesma de facilitar os fluxos de organismos, sementes ou grãos de pólen (Urban & Shugart 1986).

Estudos com foco na matriz de ambientes alterados do entorno: dos remanescentes para as áreas agrícolas, e da escala local para a escala da paisagem

Os estudos que abordam a matriz de ambientes alterados do entorno inicialmente também foram realizados em escalas locais e abordaram apenas o papel da matriz para a manutenção das espécies que habitam os remanescentes de habitat, focando (1) nas diferenças, em termos de ocorrência, abundância ou riqueza de espécies nativas, entre manchas de diferentes ambientes alterados e fragmentos (Medellín et al. 2000; Daily et al. 2003; Petit & Petit 2003; Wijesinghe & Brooke 2005; Harvey et al. 2006), ou (2) nos efeitos de diferentes ambientes que compõe a matriz sobre a movimentação de organismos entre fragmentos (Pither & Taylor 1998; Hokit et al. 1999; Ricketts 2001; Antongiovanni & Metzger 2005). Os estudos mais recentes, no entanto, começam a explorar a importância da manutenção da biodiversidade e dos serviços do ecossistema nas próprias áreas alteradas da matriz, dada a importância para a produtividade e controle de pragas e doenças em áreas agrícolas (Groot et al. 2002; Kremen 2005; Tscharntke et al. 2005; Manning 2007; Mooney 2007; Norris 2008; Perfecto & Vandermeer 2008).

Nessa nova abordagem, estão estudos que comparam a diversidade biológica localmente entre agricultura orgânica ou sistema agroflorestal em relação à agricultura convencional (Schulze et al. 2004; Harvey et al. 2006; revisões em Bengtsson et al. 2005, Hole et al. 2005 e Tscharntke et al. 2005). Apesar dos avanços em relação aos estudos com foco nos remanescentes de habitat nativo, estes trabalhos apresentam problemas, pois desconsideram escalas espaciais mais amplas (Benton et al. 2003; Tscharntke et al. 2005; Fischer et al. 2006; Cramer 2007). É necessário controlar o efeito do contexto onde estão inseridos os sistemas agrícolas, pois frequentemente há uma dependência espacial entre sistema implantado e contexto da paisagem (Kleijn & Sutherland 2003; Holzschuh et al. 2007). Sistemas agrícolas tidos como menos impactantes à biodiversidade

(agricultura orgânica, sistema silviculturais, entre outros) tendem a estar presentes em paisagens com maior quantidade de habitat nativo, ou paisagens mais diversificadas em relação aos usos de solo. Por outro lado, sistemas agrícolas tidos como mais impactantes (monoculturas) tendem a estar presentes em paisagens com maior homogeneização do uso do solo e menor quantidade de habitat nativo. Como forma de considerar a importância do contexto, alguns estudos recentemente tem começado a englobar escalas mais amplas. Estes estudos comparam o valor das áreas de agricultura inseridas em diferentes contextos de paisagem, considerando o efeito da estrutura da paisagem (heterogeneidade em relação ao número e diversidade de coberturas de solo, proporção na paisagem de cada cobertura de solo) sobre a distribuição das espécies e serviços ambientais (Weibull et al. 2000; Benton et al. 2003; Schmidt et al. 2005; Faria et al. 2007; Gardiner et al. 2009). Entre estes estudos, no entanto, o estudo de Faria et al. (2007), realizado nos trópicos, é o único que amostrou áreas agrícolas considerando escalas bastante amplas e vários sítios de amostragem por paisagem.

Produtividade e manejo de paisagens agrícolas

Os sistemas agrícolas convencionais são homogêneos, levando a uma simplificação das paisagens agrícolas, e são caracterizados pela produção intensiva, ambos relacionados à degradação da biodiversidade, da água e do solo (Thrupp 2000). Esta degradação leva à diminuição da produtividade e põe em risco o fornecimento de alimento e matérias-primas no longo prazo (Thrupp 2000). O uso excessivo de fertilizantes e pesticidas sintéticos nos sistemas agrícolas convencionais altera a microfauna do solo, que posteriormente se torna menos fértil pela falta de ciclagem dos nutrientes. Além disso, as doenças e pestes se tornam cada vez mais resistentes aos pesticidas, o que leva a surtos mais constantes e intensos, requerendo investimentos crescentes na produção da mesma quantidade de alimento (Davies 1994). Finalmente, o uso constante de pesticidas elimina os inimigos naturais que controlam a população das pragas agrícolas (Davies 1994).

Por outro lado, estudos indicam que sistemas agrícolas não-convencionais são alternativas melhores em relação à monocultura intensiva e seus impactos associados, pois mantem a biodiversidade e serviços do ecossistema (Thrupp 2000; Holzschuh 2007). Em uma revisão de estudos empíricos sobre a biodiversidade em paisagens rurais, a comparação em uma escala local entre cultivos orgânicos e convencionais indicou maior biodiversidade nos primeiros, para aves, artrópodes, organismos de solo e ervas, tanto na Europa quanto na América do Norte (Benton et al. 2003). Adicionalmente, em áreas agrícolas que adotaram vários tipos de manejo na tentativa de aumentar a diversidade de espécies nativas (os chamados esquemas agro-ambientais), foi obtido de fato um aumento na riqueza ou abundância para 54% dos grupos de espécies examinados, e 17% dos grupos mostraram aumentos para algumas espécies e diminuição para outras (Kleijn & Sutherland 2003). Além disso, uma compilação de centenas de conjuntos de dados publicados sobre

a produção agrícola de alimentos obtida através de sistemas orgânico e não-orgânico demonstra que a produção orgânica média foi apenas um pouco menor que a convencional nos países em desenvolvimento para a maioria das categorias de alimento, tendo ultrapassado a produção obtida pela agricultura convencional nos países desenvolvidos (Badgley et al. 2007). Neste mesmo estudo, os dados compilados sugerem que a quantidade de fertilizante capaz de ser produzido por fixação de nitrogênio por leguminosas é suficiente para substituir fertilizantes sintéticos atualmente em uso. Estes resultados mostram que a agricultura não-convencional é viável tanto no sentido da produção de alimentos e matérias-primas quanto ecologicamente.

A discussão sobre o manejo de paisagens agrícolas tem focado a contraposição de tipos de sistemas agrícolas (convencional e não-convencional). Os sistemas convencionais, por serem mais intensivos, necessitariam de menos área para uma mesma quantidade de produção, e permitiriam poupar áreas de habitat nativo para a conservação. Por outro lado, sistemas não-convencionais, apesar de serem menos impactantes à biodiversidade, precisariam ocupar áreas maiores, e como resultado, menos áreas seriam poupadas para a conservação (Balmford et al. 2005; Green et al. 2005; Tscharntke et al. 2005; Vandermeer & Perfecto 2007; Fischer et al. 2008; Ewers et al. 2009; Rudel et al. 2009). Este debate, no entanto, está centrado em escalas locais e desconsidera o contexto da paisagem: paisagens mais heterogêneas ou que abriguem maior quantidade de habitat nativo podem favorecer o incremento ou a manutenção da biodiversidade em paisagens agrícolas, mesmo em sistemas mais convencionais de produção.

De fato, a heterogeneidade da paisagem é considerada benéfica para as espécies nativas em paisagens agrícolas (Weibull et al. 2000; Benton et al. 2003; Hole et al. 2005; Tscharntke et al. 2005; Bennett et al. 2006; Norris 2008) e para manutenção dos serviços ambientais (Schröter et al. 2005). Dado que a homogeneização da paisagem causa redução da riqueza, parece necessário diminuir a dominância espacial exercida pelas monoculturas, subdividindo-as e intercalando-as com outras culturas ou usos do solo (Benton et al. 2003; Lindenmayer & Fischer 2006). Os trabalhos empíricos em escalas espaciais mais amplas mostram que a diversidade ou abundância dos grupos estudados são maiores em paisagens heterogêneas ou com maior porcentagem de habitats remanescentes (Weibull et al. 2000; Schmidt et al. 2005; Faria et al. 2007). A intensidade e estabilidade dos serviços de polinização de cultivos fornecidos por abelhas nativas também dependem da proporção de habitats naturais no entorno das áreas agrícolas (Kremen et al. 2004), e o controle de pestes depende da presença de aves (Kellermann et al. 2008), e a frutificação da diversidade de abelhas, em plantações de café (Klein et al. 2003).

Importância do bioma Mata Atlântica na produção agrícola

Cerca de 70% da área na região tropical é ocupada por pastagem, agricultura, ou uma

mistura de paisagens manejadas (Perfecto & Vandermeer 2008). Na Mata Atlântica, 88.3% da cobertura original foi perdida no processo histórico de ocupação da região atualmente mais populosa do país para a produção agropecuária associada, restando apenas 11.7% da vegetação original (Ribeiro et al. 2009). Neste bioma, mais de 100 milhões de pessoas vivem hoje em áreas que anteriormente eram cobertas por extensas florestas, incluindo algumas das maiores cidades do mundo, como São Paulo e Rio de Janeiro (SOS Mata Atlântica & INPE 2002). No Cerrado, mais da metade dos seus dois milhões de quilômetros quadrados foram transformados em pastagem, agricultura e outros usos nos últimos 35 anos (Klink & Machado 2005).

As paisagens destes dois biomas tropicais concentram a produção agrícola que abastece uma parte considerável do consumo interno brasileiro, sendo uma quantia grande da produção também destinada ao mercado externo (Klink & Machado 2005). Na região da Mata Atlântica, é gerado mais de 80% do Produto Interno Bruto do país, e ela abriga os maiores centros industriais e de silvicultura do Brasil (Pinto & Brito 2005). Subsídios do governo brasileiro aceleraram a expansão da agricultura e estimularam a superprodução agrícola na região da Mata Atlântica, incluindo o açúcar, café e soja (Tabarelli et al. 2005). No Cerrado, a área ocupada pela cultura da soja tem aumentado enormemente, sendo que a área destinada ao plantio desta cultura no país praticamente dobrou de tamanho de 1998 para 2008 (IBGE 2010). Não obstante, o Ministério da Agricultura tem a perspectiva de utilização de aproximadamente 100 milhões de hectares adicionais para a expansão da agricultura (Machado et al. 2004).

Pequenos mamíferos não-voadores em paisagens agrícolas da Mata Atlântica

Alguns estudos sugerem que há uma associação forte de habitat e uma segregação clara das espécies entre habitats abertos e florestas nas assembléias de pequenos mamíferos não-voadores tropicais (Horvath et al. 2001; Wijesinghe & Brooke 2005). Na Mata Atlântica, estudos anteriores demonstraram uma clara segregação desta assembléia entre habitats: algumas espécies usam exclusivamente a floresta nativa, outras - espécies mais características de biomas abertos adjacentes que estão invadindo a Mata Atlântica - usam preferencialmente ambientes antropogênicos, e poucas espécies são generalistas, sendo capazes de ocupar todos os ambientes (Naxara 2008; Umetsu & Pardini 2007). Espécies invasoras como *Necromys lasiurus* e generalistas, como *Akodon montensis* e *Oligoryzomys nigripes*, são reservatório de patógenos causadores de doenças humanas graves (Katz et al. 2001; Suzuki et al. 2004; Figueiredo et al. 2009; Owen et al. 2010), sendo *O. nigripes* o principal reservatório do vírus causador de hantavirose humana na Mata Atlântica (Suzuki et al. 2004). *Oligoryzomys* e *Akodon*, juntamente com *Calomys*, são gêneros considerados pragas agrícolas em outros países da América do Sul (Stenseth et al 2003).

Apesar dos estudos já realizados mostrarem que estas espécies generalistas e invasoras ocupam os ambientes antropogênicos e oferecem riscos à saúde humana ou às plantações, pouco se sabe sobre quais os fatores que definem a distribuição e abundância destas espécies em paisagens modificadas pelo homem. Em particular, pouco se sabe sobre a importância da quantidade e qualidade dos ambientes antropogênicos para distribuição destas espécies entre os remanescentes de florestas, ou sobre a importância da quantidade de floresta remanescente na escala da paisagem sobre a distribuição destas espécies nas áreas agrícolas.

Estrutura da tese

Dado que a biodiversidade não será conservada apenas em reservas (Bengtsson et al. 2003; Chazdon et al. 2009), e que a pressão agrícola aumentará nos próximos anos (Green et al. 2005; Tscharntke et al. 2005), é fundamental gerar conhecimento que permita embasar o manejo e conservação da biodiversidade em paisagens produtivas. Em particular, é essencial obter informações sobre a distribuição de espécies nativas e invasoras não só entre diferentes tipos de ambientes alterados (Chandrasekar-Rao & Sunquist 1996; Wijesinghe & Brooke 2005; Umetsu & Pardini 2007), mas principalmente entre fragmentos circundados por diferentes ambientes alterados, e em ambientes alterados inseridos em diferentes contextos de paisagem.

Esta tese está inserida no projeto Jovem Pesquisador “Diversidade de mamíferos em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo (FAPESP 05/56555-4)”, coordenado pela Dra. Renata Pardini. Este trabalho está dividido em dois capítulos centrais, sendo que o primeiro corresponde a um artigo já publicado em 2008, que aborda a importância da qualidade da matriz para a distribuição de pequenos mamíferos em remanescentes florestais em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica nos municípios de Ibiúna e Cotia, SP. Através do estudo de 20 fragmentos florestais e de 16 áreas nos quatro tipos principais de ambientes alterados do entorno, este capítulo visa investigar se a inclusão de índices simples da qualidade da matriz como habitat melhoram o poder de modelos que preveem a distribuição das espécies entre os remanescentes.

O capítulo posterior procura contribuir para o debate atual sobre estratégias para aliar aumento de produção agrícola e conservação da biodiversidade, através da comparação de áreas agrícolas em duas paisagens que diferem quanto à proporção de florestas remanescentes, localizadas nos municípios de Tapiraí e Piedade, e nos município de Ribeirão Grande e Capão Bonito, no Estado de São Paulo. Através do estudo de 36 sítios de amostragem em áreas agrícolas nestas duas paisagens, este capítulo teve como objetivo investigar qual a importância da quantidade de floresta remanescente na escala da paisagem e da quantidade e configuração de áreas abertas na escala local para a distribuição de espécies de pequenos mamíferos restritas a biomas florestais,

espécies não restritas a estes biomas e espécies invasoras provenientes de outros ambientes em cultivos agrícolas.

Referências bibliográficas

- Aberg, J., Jansson, G., Swenson, J. E. & Andelstam, P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of Hazel Grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. - *Oecologia* 103: 265-269.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. - *Oikos* 71: 355-366.
- Antongiovanni, M. & Metzger, J. P. 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. - *Biological Conservation* 122: 441-451.
- Badgley, C., Moghtader, J., Quintero, E., Zakem, E., Chappell, M. J., Avilés-Vázquez, K., Samulon, A. & Perfecto, I. 2007. Organic agriculture and the global food supply. - *Renewable Agriculture and Food Systems*. 22: 86-108.
- Balmford, A., Green, R. E., & Scharlemann, J. P. W. 2005. Sparing land for nature: exploring the potential impact of changes in agricultural yield on the area needed for crop production. - *Global Change Biology* 11: 1594-1605.
- Bender, D. J., Contreras, T. A & Fahrig, L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. - *Ecology* 79: 517-533.
- Bengtsson, J., Angelstam, P., Elmquist, T., Emanuelsson, U., Forbes, C., Ihse, M., Moberg, F. & Nyström, M. 2003. Reserves, resilience and dynamic landscapes. - *Ambio* 32: 389-396.
- Bengtsson, J., Ahnström, J. & Weibull, A.-C. 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. - *Journal of Applied Ecology* 42: 261-269.
- Bennett, A. F., Radford, J. Q. & Haslem, A. 2006. Properties of land mosaic: implications for nature conservation in agricultural environments. - *Biological Conservation* 133: 250-264.
- Bennett, A. F. & Radford, J. Q. 2007. Emergent properties of land mosaics: implications for land management and biodiversity conservation. - In: Lindenmayer, D. B. & Hobbs, R. J. (eds), *Managing and designing landscapes for conservation: moving from perspectives to principles*. Blackwell Publishing, pp. 201-214.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? - *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Bowers, M. A. & Matter, S. F. 1997. Landscape ecology of mammals: relationships between density and patch. - *Journal of Mammalogy* 78: 999-1013.

- Brotons, L., Monkkonen, M. & Martin, J. L. 2003. Are fragments islands? Landscape context and density-area relationships in boreal forest birds. - *The American Naturalist* 162: 343-357.
- Bueno, A. A. 2008. Pequenos mamíferos da Mata Atlântica do Planalto Atlântico Paulista: uma avaliação da ameaça de extinção e da resposta a alterações no contexto e tamanho dos remanescentes. Tese de doutorado. Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Chandrasekar-Rao, A. & Sunquist, M. E. 1996. Ecology of small mammals in tropical forest habitats of southern India. - *Journal of Tropical Ecology* 12: 561-571.
- Chazdon, R. L., Harvey, C. A., Komar, O., Griffith, D. M., Ferguson, B. G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M. & Philpott, S. M. 2009. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. - *Biotropica* 41: 142-153.
- Connor, E. F., Courtney, A. C. & Yoder, J. M. 2000. Individuals-area relationships: the relationship between animal population density and area. - *Ecology* 81: 734-748.
- Cramer, V. A. 2007. Managing disturbance across scales: an essential consideration for landscape management and design. In: Lindenmayer, D. B. & Hobbs, R. J. (eds.), *Managing and designing landscapes for conservation: moving from perspectives to principles*. Blackwell Publishing, pp.376-389.
- Daily, G. C., Ceballos, G., Pacheco, J., Suzan, G. & Sanchez-Azofeifa, A. 2003. Countryside biogeography of neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. - *Conservation Biology* 17: 1814-1826.
- Davies, J. B. 1994. Sixty years of onchocerciasis vector control – a chronological summary with comments on eradication, reinvasion, and insecticide resistance. - *Annual Review of Entomology* 39: 23-45.
- Debinski, D. M. & Holt, R. D. 2000. Review: a survey and overview of habitat fragmentation experiments. - *Conservation Biology* 14: 342-355.
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. - *Biological Reviews* 81: 117-142.
- Ewers, R. M., Scharlemann, J. P. W., Balmford, A. & Green, R. E. 2009. Do increases in agricultural yield spare land for nature? - *Global Change Biology* 15: 1716-1726.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? - *Biological Conservation* 100: 65-74.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. - *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 34: 487-515.

- Faria, D., Paciencia, M. L. B., Dixo, M., Laps, R. R. & Baumgarten, J., 2007. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. - *Biodiversity and Conservation* 16: 2335-2357.
- Figueiredo, L. T. M., Moreli, M. L., Sousa, R. L. M., Borges, A. A., Figueiredo, G. G., Machado, A. M., Bisordi, I., Nagasse-Sugahara, T. K., Suzuki, A., Pereira, L. E., Souza, R. P., Souza, L. T. M., Braconi, C. T., Harsi, C. M., Zanotto, P. M. A. & the Viral Diversity Genetic Network Consortium. 2009. Hantavirus pulmonary syndrome, Central Plateau, Southeastern, and Southern Brazil. - *Emerging Infectious Diseases* 15: 561-567.
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B. & Manning, A. D. 2006. Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. - *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 80-86.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. - *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280.
- Fischer, J., Brosi, B., Daily, G. C., Ehrlich, P. R., Goldman, R., Goldstein, J., Lindenmayer, D. B., Manning, A. D., Mooney, H. A., Pejchar, L., Ranganathan, J. & Tallis, H. 2008. Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? - *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 380-385.
- Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G. E. & DiFonzo, C. D. 2009. Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. - *Diversity and Distributions* 15: 554-564.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A. & Sodhi, N. S. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. - *Ecology Letters* 12: 561-582.
- Gascon, C., Lovejoy, T. E., Bierregaard, R. O., Malcolm, J. R., Stouffer, P. C., Vasconcelos, H. L., Laurance, W. F., Zimmerman, B., Tocher, M. & Borges, S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. - *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. P. W. & Balmford, A. 2005. Farming and the fate of wild nature. - *Science* 307: 550-555.
- Groot, R. S., Wilson, M. A. & Boumans, R. M. J. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. - *Ecological Economics* 41: 393-408.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. - *Ecological Applications* 12: 321-334.

- Harvey, C. A., Medina, A., Sánchez, D. M., Vílchez, S., Hernández, B., Saenz, J. C., Maes, J. M., Casanoves, F. & Sinclair, F. L. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. - *Ecological Applications* 16: 1986-1999.
- Hokit, D. G., Stith, B. M. & Branch, L. C. 1999. Effects of landscape structure in Florida scrub: a population perspective. - *Ecological Applications* 9: 124-134.
- Hole, D. G., Perkins, A. J., Wilson, J. D., Alexander, I. H., Grice, P. V. & Evans, A. D. 2005. Does organic farming benefit biodiversity? - *Biological Conservation* 122: 113-130.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. & Tscharntke, T. 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. - *Journal of Applied Ecology* 44: 41-49.
- Horvath, A., March, I. J. & Wolf, J. H. D. 2001. Rodent diversity and land use in Montebello, Chiapas, Mexico. – *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36: 169-176.
- IBGE. 2010. IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br>
- Jules, E. S. & Shahani, P. 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. - *Journal of Vegetation Science* 14: 459-464.
- Katz, G., Williams, R. J., Burt, M. S., Souza, L. T. M., Pereira, L. E., Mills, J. N., Suzuki, A., Ferreira, I. B., Souza, R. P., Alves, V. A. F., Bravo, J. S., Yates, T. L., Meyer, R., Shieh, W., Ksiazek, T. G., Zaki, S. R., Khan, A. S. & Peters, C. J. 2001. Hantavirus pulmonary syndrome in the State of São Paulo, Brazil, 1993-1998. - *Vector Borne and Zoonotic Diseases* 1: 181-190.
- Kellermann, J. L., Johnson, M. D., Stercho, A. M. & Hackett, S. C. 2008. Ecological and economic services provided by birds on Jamaican blue mountain coffee farms. - *Conservation Biology* 22: 1177-1185.
- Kleijn, D. & Sutherland, W. J. 2003. How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? - *Journal of Applied Ecology* 40: 947-969.
- Klein, A., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. – *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 955-961.
- Klink, C. A. & Machado, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. - *Conservation Biology* 19: 707-713.
- Kremen, C., Williams, N. M., Bugg, R. L., Fay, J. P. & Thorp, R. W. 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. - *Ecology Letters* 7: 1109-1119.

- Kremen, C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? - *Ecology Letters* 8: 468-479.
- Kupfer, J. A., Malanson, G. P. & Franklin, S. B. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. - *Global Ecology and Biogeography* 15: 8-20.
- Laurance, W. F. 2008. Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. - *Biological Conservation* 141: 1731-1744.
- Lindenmayer, D. B. 2000. Factors at multiple scales affecting distribution patterns and their implications for animal conservation - Leadbeater's possum as a case study. - *Biodiversity and Conservation* 9: 15-35.
- Lindenmayer, D. B., McIntyre, S. & Fischer, J. 2003. Birds in eucalypt and pine forests: landscape alteration and its implications for research models of faunal habitat use. - *Biological Conservation* 110: 45-53.
- Lindenmayer, D. B. & Fischer, J. 2006. The matrix and landscape heterogeneity. In: Lindenmayer, D. B. & Fischer, J. (eds), *Habitat fragmentation and landscape change – an ecological and conservation synthesis*. Island Press, pp. 142-150.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R. J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M., Cale, P., Calhoun, A., Cramer, V., Cullen, P., Driscoll, D., Fahrig, L., Fischer, J., Franklin, J., Haila, Y., Hunter, M., Gibbons, P., Lake, S., Luck, G., MacGregor, C., McIntyre, S., Nally, R. M., Manning, A., Miller, J., Mooney, H., Noss, R., Possingham, H., Saunders, D., Schmiegelow, F., Scott, M., Simberloff, D., Sisk, T., Tabor, G., Walker, B., Wiens, J., Woinarski, J. & Zavaleta, E. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. - *Ecology Letters* 11: 78-91.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Machado, R. B., Ramos Neto, M. B., Pereira, P. G. P., Caldas, E., Gonçalves, D. A., Santos, N. S., Tabor, K. & Steininger, M. 2004. Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. Relatório técnico não-publicado. - *Conservação Internacional*.
- Manning, A. D., Lindenmayer, D. B. & Nix H. A. 2004. Continua and umwelt: novel perspectives on viewing landscapes. - *Oikos* 104: 621-628.
- Manning, A. D. 2007. Ecosystems, ecosystem processes and global change: implications for landscape design. In: Lindenmayer, D. B. & Hobbs, R. J. (eds.), *Managing and designing landscapes for conservation: moving from perspectives to principles*. Blackwell Publishing, pp. 349-364.

- Medellín, R. A., Equihua, M. & Amin, M. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. - *Conservation Biology* 14:1666-1675.
- Mooney, H. A. 2007. The costs of losing and of restoring ecosystem services. In: Lindenmayer, D. B. & Hobbs, R. J. (eds.), *Managing and designing landscapes for conservation: moving from perspectives to principles*. Blackwell Publishing, pp. 365-375.
- Murphy, H. T. & Lovett-Doust, J. 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? - *Oikos* 105: 3-14.
- Naxara, L. 2008. Importância dos corredores ripários para a fauna – pequenos mamíferos em manchas de floresta, matriz do entorno e elementos lineares em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica. Dissertação de mestrado. Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Norris, K. 2008. Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks. - *Conservation Letters* 1: 2-11.
- Owen, R. D., Goodin, D. G., Koch, D. E., Chu, Y. & Jonsson, C. B. 2010. Spatiotemporal variation in *Akodon montensis* (Cricetidae: Sigmodontinae) and hantaviral seroprevalence in a subtropical forest ecosystem. - *Journal of Mammalogy* 91: 467-481.
- Pardini, R., Faria, D., Accacio, G. M., Laps, R. R., Mariano, E., Paciencia, M. L. B., Dixo, M. & Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining Atlantic forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of an agro-forestry mosaic in southern Bahia. - *Biological Conservation* 142: 1178-1190.
- Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: a new conservation paradigm. - *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134: 173-200.
- Petit, L. J. & Petit, D. R. 2003. Evaluating the importance of human-modified lands for Neotropical bird conservation. - *Conservation Biology* 17: 687-694.
- Pinto, L. P. & Brito, M. C. W. 2005. Dinâmica da perda da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira: uma introdução. In: Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (eds.), *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. Fundação SOS Mata Atlântica, Conservação Internacional, pp. 27-30.
- Pither, J. & Taylor, P. D. 1998. An experimental assessment of landscape connectivity. - *Oikos* 83: 166-174.
- Radford, J. Q., Bennett, A. F. & Cheers, G. J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. - *Biological Conservation* 124: 317-337.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. - *Biological Conservation* 142: 1141-1153.

- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. - *American Naturalist* 158: 87-99.
- Rudel, T. K., Schneider, L., Uriarte, M., Turner, B. L. II, DeFries, R., Lawrence, D., Geoghegan, J., Hecht, S., Ickowitz, A., Lambin, E. F., Birkenholtz, T., Baptista, S. & Grau, R. 2009. Agricultural intensification and changes in cultivated areas, 1970–2005. - *PNAS* 106: 20675-20680.
- Schmidt, M. H., Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. - *Journal of Applied Ecology* 42: 281-287.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, C., Araújo, M. B., Arnell, N. W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T. R., Gracia, C. A., Vega-Leinert, A. C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J. I., Kankaanpää, S., Klein, R. J. T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M. J., Meyer, J., Mitchell, T. D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M. T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S. & Zier, B. 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. - *Science* 310: 1333-1337.
- Schulze, C. H., Waltert, M., Kessler, P. J. A., Pitopang, R., Shahabuddin, Veddeler, D., Mühlenberg, M., Gradstein, S. R., Leuschner, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. - *Ecological Applications* 14: 1321-1333.
- SOS Mata Atlântica & INPE. 2002. Atlas da evolução dos remanescentes florestais da Mata Atlântica no período de 1995-2000. - Fundação SOS Mata Atlântica.
- Stenseth, N. C., Leirs, H., Skonhøft, A., Davis, S. A., Pech, R. P., Andreassen, H. P., Singleton, G. R., Lima, M., Machang'u, R. S., Makundi, R. H., Zhang, Z., Brown, P. R., Shi, D. & Wan, X. 2003. Mice, rats, and people: the bio-economics of agricultural rodent pests. - *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 367-375.
- Suzuki, A., Bisordi, I., Levis, S., Garcia, J., Pereira, L. E., Souza, R. P., Sugahara, T. K. N., Pini, N., Enria, D. & Souza, L. T. M.. 2004. Identifying rodent hantavirus reservoirs, Brazil. - *Emerging Infectious Diseases* 10: 2127-2134.
- Tabarelli, M., Pinto, L. P., Silva, J. M. C., Hirota, M. M. & Bedê, L. C. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. - *Megadiversidade* 1: 132-138.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. - *Oikos* 68: 571-573.

- Thrupp, L. A. 2000. Linking agricultural biodiversity and food security: the valuable role of sustainable agriculture. - *International Affairs* 76: 265-281.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. - *Ecology Letters* 8: 857-874.
- Umetsu, F. & Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants anthropogenic habitats: evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. - *Landscape Ecology* 22: 517-530.
- Urban, D. L. & Shugart, H. H., 1986. Avian demography in mosaic landscapes: modeling paradigm and preliminary. In: Verner, M. L., Morrison, M. L., Ralph, C. J. (eds), *Wildlife 2000 - modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. The University of Wisconsin Press, pp. 273-279.
- Vandermeer, J. & Carvajal, R. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. - *The American Naturalist* 158: 211-220.
- Vandermeer, J. & Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. - *Conservation Biology* 21: 274-277.
- Watling, J. I. & Donnelly, M. A. 2006. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. - *Conservation Biology* 20: 1016-1025.
- Weibull, A.-C., Bengtsson, J., & Nohlgren, E. 2000. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. - *Ecography* 23: 743-750.
- Wijesinghe, M. R. & Brooke, M. D. 2005. Impact of habitat disturbance on the distribution of endemic species of small mammals and birds in a tropical rain forest in Sri Lanka. - *Journal of Tropical Ecology* 21: 661-668.

Capítulo 2

Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic Forest small mammals

Trabalho publicado

Umetsu, F., Metzger, J. P. & Pardini, R. 2008. Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. - *Ecography* 31: 359-370.

Abstract

Information to guide decision making is especially urgent in human dominated landscapes in the tropics, where urban and agricultural frontiers are still expanding in an unplanned manner. Nevertheless, most studies that have investigated the influence of landscape structure on species distribution have not considered the heterogeneity of altered habitats of the matrix, which is usually high in human dominated landscapes. Using the distribution of small mammals in forest remnants and in the four main altered habitats in an Atlantic forest landscape, we investigated (1) how explanatory power of models describing species distribution in forest remnants varies between landscape structure variables that do or do not incorporate matrix quality and (2) the importance of spatial scale for analyzing the influence of landscape structure. We used standardized sampling in remnants and altered habitats to generate two indices of habitat quality, corresponding to the abundance and to the occurrence of small mammals. For each remnant, we calculated habitat quantity and connectivity in different spatial scales, considering or not the quality of surrounding habitats. The incorporation of matrix quality increased model explanatory power across all spatial scales for half the species that occurred in the matrix, but only when taking into account the distance between habitat patches (connectivity). These connectivity models were also less affected by spatial scale than habitat quantity models. The few consistent responses to the variation in spatial scales indicate that despite their small size, small mammals perceive landscape features at large spatial scales. Matrix quality index corresponding to species occurrence presented a better or similar performance compared to that of species abundance. Results indicate the importance of the matrix for the dynamics of fragmented landscapes and suggest that relatively simple indices can improve our understanding of species distribution, and could be applied in modeling, monitoring and managing complex tropical landscapes.

Resumo

Informações para guiar a tomada de decisões são especialmente urgentes em paisagens dominadas pelo homem nos trópicos, onde as fronteiras urbanas e agrícolas ainda estão se expandindo de forma não-planejada. Ainda assim, a maioria dos estudos que investigaram a influência da estrutura da paisagem sobre a distribuição de espécies não considerou a heterogeneidade dos habitats alterados da matriz, que geralmente é alta nas paisagens dominadas pelo homem. Usando a distribuição de pequenos mamíferos em remanescentes florestais e em quatro principais habitats alterados em uma paisagem de Mata Atlântica, investigamos (1) como o poder explanatório dos modelos que descrevem a distribuição das espécies em fragmentos florestais varia entre as variáveis da estrutura da paisagem que incorporam ou não a qualidade da matriz e (2) a importância da escala espacial para analisar a influência da estrutura da paisagem. Usamos amostragens padronizadas em

remanescentes e em habitats alterados para gerar dois índices de qualidade de habitat, correspondentes à abundância e à ocorrência de pequenos mamíferos. Para cada remanescente, calculamos a quantidade de habitat e a conectividade em diferentes escalas espaciais, considerando ou não a qualidade dos habitats ao redor. A incorporação da qualidade da matriz aumentou o poder explanatório dos modelos para todas as escalas espaciais para metade das espécies que ocorreram na matriz, mas apenas quando consideramos a distância entre as manchas de habitat (conectividade). Estes modelos de conectividade de habitat também foram menos afetados pela escala espacial que os modelos de quantidade de habitat. As poucas respostas consistentes em relação à variação nas escalas espaciais indicam que, apesar do seu porte pequeno, pequenos mamíferos percebem características da paisagem em escalas espaciais grandes. O índice de qualidade da matriz correspondente à ocorrência das espécies mostrou-se melhor ou similar em comparação ao índice de abundância das espécies. Os resultados indicam a importância da matriz para a dinâmica de paisagens fragmentadas e sugere que índices relativamente simples podem melhorar nosso entendimento sobre a distribuição das espécies, e poderiam ser aplicados na modelagem, monitoramento e manejo de paisagens tropicais complexas.

Introduction

Modeling, monitoring and managing complex human dominated landscapes is a major concern, though a difficult goal in applied conservation sciences. This is especially the case in the tropics, since biodiversity or ecosystem services cannot be conserved in the long run only by protecting isolated and sparse reserves (DeFries et al. 2005, Soares-Filho et al. 2006). The understanding of processes and patterns in fragmented landscapes requires taking into account the suitability of altered habitats around remnants (i.e. the matrix habitats) for the occurrence or dispersal of organisms. This often involves, however, detailed and long term data on the biology of species, which, particularly in the tropics, are not available and are time-consuming to gather. Moreover, few empirical studies have investigated if simple indices of matrix quality can improve the explanatory power of landscape structure variables in relation to the distribution of species in fragmented tropical forest landscapes.

Habitat loss and habitat subdivision or fragmentation (Fahrig 2003) occur simultaneously in real landscapes and lead to changes in landscape connectivity, defined as the capacity of the landscape to facilitate biological fluxes (Tischendorf & Fahrig 2000). Although landscape connectivity depends on several factors, the suitability of matrix habitats surrounding remnants for the occurrence or dispersal of organisms has been comparatively less studied than the role of corridors. This is, in part, because the matrix of altered habitats has been considered initially as

homogeneous and inhospitable by island biogeography and metapopulation theories (Vandermeer & Carvajal 2001, Haila 2002, Jules & Shahani 2003, Kupfer et al. 2006).

Recent simulation studies, however, have shown that in more heterogeneous landscapes, patch size and isolation are poor predictors of patch immigration rate (Bender & Fahrig 2005), that spatial arrangements of habitat patches of varying quality influence the probability of species survival and dispersal, and that frequently used models of dispersal may have a poor performance in highly fragmented landscapes (Gardner & Gustafson 2004). Simple metrics of area and, most commonly, of isolation, such as the often used patch size and the euclidean distance among habitats, may present low explanatory power for species richness or abundance (Debinski & Holt 2000, Winfree et al. 2005) and colonization or dispersal (Moilanen & Nieminen 2002, Bender et al. 2003, Tischendorf et al. 2003, Winfree et al. 2005).

Empirical studies have clearly demonstrated that the matrix works as a mosaic of units with different degrees of suitability for the occurrence of different species (Perfecto & Vandermeer 2002, Daily et al. 2003, Pardini 2004, Antongiovanni & Metzger 2005, Wijesinghe & Brooke 2005, Umetsu & Pardini 2007) or for the dispersal of individuals (Ricketts 2001, Gobeil & Villard 2002, Revilla et al. 2004, Schooley & Wiens 2004, Stevens et al. 2004). In fact, the variability of responses to altered habitats is broad not only among distinct taxonomic groups (Gascon et al. 1999), but also within one guild (Antongiovanni & Metzger 2005) or even among closely-related species (Ricketts 2001). Nevertheless, most empirical studies on the influence of landscape structure on populations or communities did not consider the quality of matrix habitats (Jules & Shahani 2003, Bender & Fahrig 2005).

Another fundamental aspect for understanding the influence of landscape structure on ecological patterns and processes is the spatial scale considered (Vos et al. 2001). Differences in the capacity of dispersal (Bowman et al. 2001, Bowman et al. 2002, Bender et al. 2003), foraging patterns (Steffan-Dewenter et al. 2002), seed dispersal syndromes (Metzger 2000), among others, determine the scale at which species respond to landscape structure. Metrics that account for adequate scales have a better explanatory capacity in comparison to those that use inappropriate spatial scales or that disregard them (Moilanen & Nieminen 2002, Bender et al. 2003).

Incorporating matrix quality and considering the importance of spatial scale in modeling is particularly urgent in tropical landscapes, where urban and agricultural frontiers are still expanding in a largely unplanned manner, with potential negative and irreversible effects on biodiversity and ecosystem processes (Soares-Filho et al. 2006, Oliveira Filho & Metzger 2006). Non-flying small mammals (small-bodied rodents and marsupials with less than 1 kg) comprise the most diversified ecological group of neotropical mammals (Fonseca et al. 1996, Costa et al. 2005). They are good indicators both of habitat disturbance (Pardini 2004, Wijesinghe & Brooke 2005, Lambert et al.

2006, Umetsu & Pardini 2007) and fragmentation (Castro & Fernandez 2004, Pardini et al. 2005) and play an important role in forest regeneration (Brewer & Rejmanek 1999). On the other hand, some generalist species which benefit from deforestation (Umetsu & Pardini 2007) are important vectors of human diseases (Katz et al. 2001). Their short life cycles, easy capture and relatively well-known taxonomy make small mammals a potential group for studying and modeling the effects of human activities on biodiversity in tropical forest landscapes.

There is no available information on the scale tropical small mammal species respond to landscape structure. Daily movements vary among species, but for most of them distances around 50 m are frequent, while long-distance movements (longer than 100 m) are rare (Gentile & Cerqueira 1995, Pires et al. 2002). The average long-distance movements for small mammal species in a temperate region varied from 224 to 370 m, values which are close to the scale of species response to landscape structure (133 and 533 m; Bowman et al. 2001) or the scale of variation (between 250 and 1,000 m) in population density of these species (Bowman et al. 2001).

Home ranges of tropical small mammals are small, varying from 1 ha for the largest-bodied marsupials to less than 0.5 ha for most rodents in the Atlantic forest (Bergallo 1994, Bergallo 1995, Bergallo & Magnusson 2004), indicating, based on the relationship of distance of dispersal to the squared root of home range size in mammals (Bowman et al. 2002), that the dispersal ability of these animals is low. Moreover, the majority of these species are able to occupy forests under some degree of disturbances (Pardini 2004, Pardini et al. 2005). Thus, it is reasonable to assume that the occurrence of populations in altered habitats of the matrix would have a more important role for the connectivity of small mammal populations than the periodic dispersal of individuals among remnants through the matrix.

In this study, using the distribution and abundance of small mammals in 20 forest remnants and 16 sites in the four main altered habitats of the matrix in a fragmented Atlantic forest landscape, we investigated how the explanatory power of models describing species distribution in forest remnants varies between landscape structure variables that do or do not incorporate matrix quality. We assumed that information on the relative abundance of species, gathered through standardized sampling in different habitat types of a heterogeneous landscape, is useful as an index of matrix quality. Additionally, we investigated the importance of spatial scale for analyzing the influence of landscape structure. We hypothesized that the inclusion of matrix quality will increase the explanatory power of the models of landscape structure on small mammal distribution and that the scale to which species respond to landscape structure will vary among small mammal species.

Material and methods

Study area and sites

The Atlantic forest, the second largest tropical rainforest in the American continent, covered an area of more than 1.5 million km² distributed mainly along the Brazilian coast and has been reduced to less than 7% of its original area (Tabarelli et al. 2005).

The study area is located in the Ibiúna Plateau, municipality of Ibiúna, State of São Paulo, Brazil (Fig. 1). The altitude in the region ranges from 850 to 1,100 m (Ross & Moroz 1997). The mean maximum temperature is 27°C and the mean minimum temperature is 11°C. Rainfall is about 1,300-1,400 mm/year and is seasonally variable, with the driest and coldest months between April and September. Vegetation in the region is a transition between the coastal Atlantic rain forest and the Atlantic semi-deciduous forest, classified as 'Lower Montane Atlantic Rain Forest' by Oliveira-Filho & Fontes (2000).

The fragmented landscape under study comprises 10,000 ha and harbors 31% of native forest (native secondary vegetation in intermediate stages of regeneration). Surrounding forest remnants, areas of agriculture (38% of the landscape), rural and urban areas with buildings (14.5%), native vegetation in initial stages of regeneration (7.5%), and homogeneous pine and eucalyptus plantations (7%) are the predominant habitat types (Fig. 1). Mining areas and water bodies cover a small area of the studied landscape.

The small mammal community was sampled at 36 sites, 20 of which were located in forest remnants and 16 in the altered habitats of the matrix (Fig. 1). To assure a large range of forest remnant size, we first selected the five largest forest remnants of the landscape (> 50 ha, $X = 150.48$ ha; $SD = 83.73$). Among smaller remnants, we selected sites based on presence/ absence of forest corridors to large remnants, remnant size (small - < 5 ha, and medium-sized - 10 to 50 ha), and distance to large remnants (Pardini et al. 2005). The 20 forest remnants included a wide variation in size (2 to 275 ha) and in the four predominant types of surrounding matrix habitats. Considering an 800-m radius circumference around sampling sites in remnants, proportion of native forest varied from 11.0 to 77.6% ($X = 37.5$; $SD = 16.9$), areas of agriculture from 14.5 to 72.3% ($X = 38.0$; $SD = 12.7$), rural and urban areas with buildings from 2.4 to 29.9% ($X = 13.5$; $SD = 7.1$), native vegetation in initial stages of regeneration from 0.5 to 11.8% ($X = 6.6$; $SD = 2.8$), and homogeneous pine and eucalyptus plantations from 0.8 to 12.3% ($X = 4.4$; $SD = 3.5$).

Among the sites in the matrix, we selected four in each of the four predominant types of matrix habitats surrounding forest remnants: areas used for agriculture that at the time of sampling were cultivated (plantations of vegetables or corn) or fallow for less than a year; rural areas where buildings, such as houses, greenhouses and storages are located; native vegetation in initial stages of regeneration, represented by shrubby vegetation; and homogeneous eucalyptus plantations with

no or sparse native understory (Umetsu & Pardini 2007). Considering the small size and the irregular shape of most patches in the matrix, the influence from surrounding habitat types was reduced by locating sites in the largest patches adjacent to forest remnants: areas of agriculture ($X = 111.70$ ha; $SD = 92.48$), native vegetation in initial stages of regeneration ($X = 20.52$ ha; $SD = 24.89$), rural areas with buildings ($X = 9.37$ ha; $SD = 10.10$), and eucalyptus plantations ($X = 11.59$ ha; $SD = 11.71$). Within those patches, the two parallel trap lines were positioned 20 and 40 m from the nearest forest edge, except sites in rural areas with buildings where trap location was constrained by human usage, passage and activities (Umetsu & Pardini 2007).

Data collection of small mammals

At each site, we set two parallel lines of Sherman traps of two different sizes (37.5 x 10 x 12 cm; 23 x 7.5 x 8.5 cm). Trap lines were 165-m long, and 20 m apart. On each line, we established 12 trap stations at 15-m intervals, totaling 24 stations at each site. One small and one large trap were set in each station, totaling 48 traps at each study site. At sites with shrubby or tree vegetation (forest remnants, areas in initial stages of regeneration, and eucalyptus plantations), we set one trap on the ground and one 1.0-m high on the vegetation and the height of small and large traps was alternated in adjacent stations. In areas of agriculture, both traps in each station were set on the ground and in rural areas with buildings, the 48 traps were distributed in relatively protected places, because a systematic distribution was not feasible due to the presence of people, domesticated animals and cars. Traps were baited with banana and a mixture of peanut butter, cornmeal and sardines. We used different sizes and heights of location of traps in order to include, respectively, large and arboreal species. This capture protocol proved to be efficient in capturing neotropical small mammals (Pardini 2004, Pardini & Umetsu 2006, Umetsu et al. 2006).

Sites in forest remnants were sampled between July 2003 and April 2004 for 21 days divided in three capture sessions of seven days each, totaling an effort of 1,008 trap-nights at each site, and 20,160 trap-nights in forest remnants. Sites in the matrix were sampled in August 2004 for seven consecutive days, totaling an effort of 336 trap-nights at each site and 5,376 trap-nights in the matrix. The specimens captured were marked with numbered metallic ear-tags (National Band and Tag Co., Newport, Kentucky) and were then released.

Indices of habitat quality

In order to calculate the indices of quality for the different habitats of the landscape, we considered that the quality of a habitat is directly related to the abundance or occurrence of small mammal species and used the capture results of standardized 7-day samplings carried out in 2004 in the four largest forest remnants and four largest patches of each of the four predominant types of matrix

habitats. We calculated two indices of quality, one corresponding to the abundance (mean number of captured individuals among the four replicates) and the other corresponding to the occurrence (presence of at least one individual) for each small mammal species in each habitat type. Mining areas and water bodies, which comprise a small area in the landscape, were considered as unsuitable for the occurrence of small mammals.

Landscape structure surrounding forest remnants

We quantified two types of variables for each of the 20 forest remnants in different spatial scales: habitat quantity and habitat connectivity based on the distance and size of surrounding habitat patches. For each type, we calculated one metric that considers forest remnants as equally suitable and all matrix habitats as unsuitable for all small mammal species, and another that takes into account the variation in quality among habitats for each small mammal species.

Habitat quantity was calculated as the area of habitat within a circumference of defined radius (200, 400 or 800 m) around the center of sampling sites in forest remnants, using the formulae:

Habitat quantity (not considering matrix quality) = a

where a = total area of native forest within the circumference around the center of sampling sites;

5

$$\text{Habitat quantity (considering matrix quality)} = \sum_{i=1}^5 a_i \cdot Q_i$$

where a_i = total area of habitat i within the circumference around the center of sampling sites, and Q_i = index of quality for habitat i for each small mammal species.

Habitat connectivity was calculated considering the size and the distance of habitat patches within a defined search radius (50, 100, 200 or 400 m) from the edge of sampled forest remnants, using the formulae:

n

$$\text{Habitat connectivity (not considering matrix quality)} = \sum_{j=1}^n \frac{a_j}{h_{fj}^2}$$

where a_j = area of forest patch j within the search radius from the edge of the sampled forest remnant, and h_{fj} = edge-to-edge distance between the sampled forest remnant and forest patch j (computed from cell centers). This metric corresponds to the Proximity index (PROX) applied to forest class presented in McGarigal & Marks (1997).

5 n

$$\text{Habitat connectivity (considering matrix quality)} = \sum_{i=1}^5 \sum_{j=1}^n \frac{a_{ij} \cdot Q_i}{h_{ij}^2}$$

where a_{ij} = area of patch j of habitat type i within the search radius from the edge of the sampled forest remnant, h_{ij} = edge-to-edge distance between the sampled forest remnant and patch j of habitat type i (computed from cell centers), and Q_i = index of habitat quality for habitat i for each small mammal species.

We did not consider larger spatial scales to avoid too great a superposition between the areas surrounding the distinct study sites. Scales for connectivity are smaller than for habitat quantity, because the former considered the inter-patch distances from the edges of a focal forest remnant while the latter is calculated in circumferences of different radii around the center of sampling sites in remnants.

All metrics were calculated using the program FRAGSTATSTM version 3.3 based on a land cover map drawn from the interpretation of aerial photographs dated from 2000, in a 1/ 10,000 scale, and with an accuracy of > 88% (Silva et al. 2007).

Statistical analyses

The influence of different landscape structure variables calculated at varying spatial scales on the abundance of small mammal species in the 20 forest remnants was investigated using simple linear regressions with Poisson error and log link, using R 2.3.0 (R Development Core Team 2006). The likelihood quantifies how consistent a particular regression model (estimated slope and intercept) is with the observations and the likelihood ratio provides a direct measure of the strength of evidence in support of the best model (Royall 2004) and is more conveniently expressed as the difference between the logarithms of the likelihoods (Hilborn & Mangel 1997). We subtracted the log-likelihood of the intercept model (null model) from the log-likelihood of each Poisson regression model to obtain a corrected log-likelihood which corresponds solely to the addition of an independent variable in the regression model. Differences between log-likelihoods of models equal or greater than 2 were considered to indicate that the best model was strongly supported by the data (Burnham & Anderson 2002).

Results

Distribution of small mammals in the landscape and habitat quality

The sampling effort of 20,160 trap-nights yielded 10 species of small mammals in the 20 forest remnants in Ibiúna. Both *Monodelphis americana*, a rare species, and *Gracilinanus microtarsus* were not captured in the 7-day sampling carried out in 2004 in the four largest remnants and were thus not analyzed here. *Akodon montensis* and *Marmosops incanus* were the species with the widest distributions in the region, present in 18 out of 20 forest remnants and represented by 164 and 88 captured individuals in remnants (Table 1). *Euryoryzomys russatus* and *Micoureus paraguayanus*

showed the narrowest distributions, occurring in four or fewer remnants and represented by 13 and 5 captured individuals in remnants (Table 1).

Among the eight species that occurred in the largest forest remnants, only *Didelphis aurita* and *E. russatus* did not occur in any of the four habitats of the matrix (Table 1). Thus, for these species, the landscape structure variables did not vary among metrics considering or not the quality of matrix habitat. Six species were present in at least one type of matrix habitat and only *A. montensis* and *Oligoryzomys nigripes* were present in all habitats types (Table 1). Among matrix habitats, open anthropogenic habitats (rural areas with buildings and areas of agriculture) harbored the smallest (2) number of small mammal species, and native vegetation in initial stages of regeneration harbored the highest (5) number of small mammal species (Table 1). Matrix habitats also harbored five species from open Brazilian biomes, such as *Calomys tener* and *Necomys lasiurus*, and three introduced species, *Rattus rattus*, *R. norvegicus* and *Mus musculus* (Umetsu & Pardini 2007), which were not recorded in forest remnants and are not analyzed here.

Landscape structure variables and the distribution of small mammals in forest remnants

For *E. russatus* and *D. aurita*, the two species that did not occur in the matrix, the models of forest quantity presented higher explanatory power across most spatial scales (with the exception of *E. russatus* at 200 m) than the models of forest connectivity (differences in log-likelihood greater than 2, Fig. 2). The Poisson regression models for *D. aurita* were significant only for forest quantity, while the models for *E. russatus* were significant for both forest quantity and forest connectivity (Tables 2 and 3). The abundance of *D. aurita* decreased significantly with the increase in forest quantity across all spatial scales (Table 2, Fig. 2). Conversely, the abundance of *E. russatus* increased significantly with the increase in forest quantity and connectivity across all spatial scales (Table 2 and 3, Fig. 2).

For three of the six species that occurred in at least one type of matrix habitat (*D. sublineatus*, *M. incanus* and *Sooretamys angouya*), landscape variables (both of habitat quantity or connectivity) including or not matrix quality and measured at different spatial scales did not result in strong improvement of the explanatory power of the Poisson regression models in relation to the null model (differences in log-likelihood lower than 2, Fig. 2). None of these models were significant (Tables 2, 3 and 4).

For the three other species that occurred in at least one type of matrix habitat (*A. montensis*, *O. nigripes* and *M. paraguayanus*) the explanatory power varied strongly among models (differences in log-likelihood greater than 2, Fig. 2). Across most of the spatial scales considered (with one exception for one species), models of connectivity considering matrix quality were better than both models of connectivity that did not consider matrix quality and models of habitat quantity

considering or not matrix quality (differences in log-likelihood greater than 2, Fig. 2). Among the models of habitat connectivity, the use of the metric of habitat quality considering species occurrence resulted in better (for *O. nigripes* and *A. montensis*) or similar (for *M. paraguayanus*) models compared to the use of the metric considering species abundance (Fig. 2). For *O. nigripes* and *A. montensis*, models of connectivity were only significant when considering the quality of the matrix, while for *M. paraguayanus*, the models of connectivity considering only forest as habitat were already significant, but the explanatory power improved when considering matrix quality (Tables 3 and 4). In all these significant models (all three species in all spatial scales), abundance was positively influenced by connectivity (Tables 3 and 4).

On the contrary, for none of these three species, considering the quality of matrix habitats increased the explanatory power of the models of habitat quantity (differences in log-likelihood lower than 2, Fig. 2). Moreover, while for *O. nigripes* none of the habitat quantity models were consistently better than the null model nor were significant, only few habitat quantity models were stronger than the null models or were significant for *A. montensis* (considering the matrix as unsuitable at 400 and 800 m) and for *M. paraguayanus* (all models at 400 and 800 m) (Fig. 2, Table 2). It is noteworthy that the significant relationship of *A. montensis* with habitat quantity was negative, contrary to the observed for the habitat connectivity models described above (Tables 2 and 4).

Among habitat quantity models, the explanatory power of the models of three species (*A. montensis*, *M. paraguayanus* and *E. russatus*) was clearly influenced by the spatial scale considered and increased consistently at larger spatial scales (Fig. 2). For *A. montensis* and *E. russatus*, this increase in power occurred only when considering the matrix as unsuitable, while for *M. paraguayanus*, it was consistent across all metrics of habitat quantity (Fig. 2). On the other hand, the explanatory power of all models of habitat connectivity for all eight species was not affected by spatial scale (Fig. 2).

Discussion

Distribution of small mammals in the landscape and habitat quality

Our results indicate that open anthropogenic habitats (rural areas with buildings and areas of agriculture), which correspond to 52.5% of the landscape in Ibiúna, do not harbor populations of the majority of small mammal species found in forest remnants in this region (see also Umetsu & Pardini 2007). Only two species (*A. montensis* and *O. nigripes*) were frequently found in these open habitats, which were widely distributed among forest remnants and occupied all other habitats in the matrix, and can thus be considered highly generalist species. These results are in accordance with previous information suggesting that altered open habitats in fragmented landscapes in the Atlantic

forest are dominated by species belonging to these two genera of rodents (Feliciano et al. 2002, Katz et al. 2001).

The other two types of matrix habitats found in Ibiúna (native vegetation in initial stages of regeneration and homogeneous eucalyptus plantation) comprised 14.5% of the landscape and probably harbor populations of some of the small mammal species found in forest remnants, besides the generalist ones. Apparently, these two types of habitats are complementary for increasing landscape connectivity since they harbor different groups of species (Umetsu & Pardini 2007).

Landscape structure variables and the distribution of small mammals in forest remnants

Our results show that, for three of the six native small mammal species that were able to occupy at least one type of matrix, the best models for the distribution among forest remnants were those that considered the heterogeneous quality of the matrix. The importance of considering matrix quality was also stressed in the results of the few published studies that compared the performance of models considering or not matrix heterogeneity, most of which were carried out in temperate regions. In general, models considering the variation in matrix quality were more adequate to explain species abundance (Lindenmayer et al. 2000), species occurrence (Verbeylen et al. 2003) or inter-patch movements (Ferrerias 2001, Sutcliffe et al. 2003, Revilla et al. 2004) than the models that did not consider matrix quality.

In all above mentioned studies, however, matrix heterogeneity was quantified based on the researcher's experience or inferred from auto-ecological studies available in the literature. We did not find published studies evaluating the performance of models that considered matrix quality based on empirical data gathered in a standardized way. Our study shows that it is feasible to obtain indices of matrix quality through standardized sampling in different types of matrix, which may increase the predictive power of landscape structure variables for species distribution and abundance in fragmented landscapes. Contrary to the expectation that abundance could indicate the risk of extinction or the chance of dispersal and thus improve the performance of indices of matrix quality, the index corresponding to species occurrence resulted in similar or higher explanatory power compared to that of species abundance, for all models (species/ landscape variables) for which the inclusion of matrix heterogeneity increased model performance. Therefore, the index corresponding to species occurrence seems to be preferable since it depends on data easier to obtain and leads to more rapid biological assessments.

In Ibiúna, however, a consistent increase in explanatory power between models that did or did not consider matrix heterogeneity occurred for the connectivity models, but not for the habitat quantity models. This clearly indicates the importance of taking into account the distance among

patches, which is a simple way of representing the chance of dispersal. It is probable that some types of matrix that do not provide a suitable habitat for small mammal species allow periodical dispersal to take place, thus promoting connection among populations in remnants. As Tischendorf et al. (2003) pointed out using simulation models, the metric of connectivity based on the distance and size of patches predicts immigration rates more reliably than other metrics based on inter-patch distances. Goodwin & Fahrig (2002) also showed in simulation models that distance influenced landscape connectivity metrics more strongly than amount of habitat in artificial landscapes with less than 32% of remaining habitat.

For three species that occurred in just one type of matrix (native vegetation in initial stages of regeneration), there was no improvement in explanatory power of models considering distance, matrix quality or different spatial scales in relation to the null model. The fact that initial vegetation was the habitat type that occupied the smallest proportion of cover around the sampled remnants may have contributed to the absence of improvements in the models that included matrix quality for these species. Nevertheless, five (*E. russatus*, *D. aurita*, *M. paraguayanus*, *A. montensis* and *O. nigripes*) out of eight species had their abundance in remnants explained by at least one of the landscape variables and metrics in at least one of the spatial scales used in this study.

It is noteworthy that the habitat quantity models were consistently better than the habitat connectivity models across all spatial scales only for the two small mammal species (*E. russatus* and *D. aurita*) that did not occur in any of the matrix habitats. Among those, the terrestrial forest-dwelling rodent *E. russatus* presented the most consistent relationship with landscape structure, the abundance increasing with the increase in forest quantity and connectivity. This species is the dominant species in small mammal communities in continuous Atlantic forests in southeast Brazil (Pardini & Umetsu 2006), and is the most vulnerable to fragmentation, showing a clear reduction in abundance with the decrease in remnant size (Pardini et al. 2005, Umetsu & Pardini 2007). The common opossum, *D. aurita*, on the other hand, although not captured in matrix habitats, increased in abundance in landscape contexts with low proportion of forest and, therefore, of large proportion of altered habitats. *D. aurita* is the species with the largest body size (985 g - Fonseca et al. 1996), largest home range that usually includes several remnants, and widest movements through open areas (Pires et al. 2002) among the studied species. Additionally, this species has a highly omnivorous diet (Fonseca et al. 1996), and frequently uses resources that are associated with human activities, such as refuse and small domesticated animals. These characteristics indicate that the observed negative relationship of *D. aurita* with forest quantity is a consequence of the capacity of individuals to explore and to benefit from surrounding altered habitats, although not populating or living in those habitats, as confirmed by other studies (Feliciano et al. 2002, Pires et al. 2002). For this species, it seems that the correct modeling of the importance of the altered habitats would only

be possible through indices of matrix quality that quantify matrix use, not only matrix occupation as we did.

For the three species that occurred in the matrix (*M. paraguayanus*, *A. montensis* and *O. nigripes*), however, the best models to explain their abundance in remnants were the connectivity models, thus including the distance among habitat patches, and considering matrix heterogeneity. *M. paraguayanus* is a relatively rare species in Ibiúna that does not occupy all the habitats in the landscape. Although rare and performed only by males, the dispersal of individuals of this species among remnants of Atlantic forest surrounded by open habitats has been proven to occur (Quental et al. 2001), indicating that in fact including the distance among habitat patches should increase the explanatory power of landscape models for this marsupial. On the other hand, the rodents *A. montensis* and *O. nigripes* were widely distributed among remnants and commonly found in all habitat types. Our results suggest that, for these generalist species, it is inadequate to consider only forest as habitat. These species seems to be favored by the increase in matrix habitats. Indeed, in Ibiúna the most adequate habitats for *A. montensis* and *O. nigripes* were the altered habitats of the matrix, as shown by their higher abundance in many anthropogenic habitats compared to forest remnants. For these species, only when taking into account the heterogeneity, quantity and distance of matrix habitats it was possible to adequately model their abundance in remnants, stressing the need for classifying and investigating habitat as a species-specific concept, i.e. a range of environments suitable for a given species (Fischer & Lindenmayer 2007). In fact, for *A. montensis*, although the model of habitat quantity considering just forest as habitat at large scales was significant, it led to an opposite relationship to those of habitat connectivity considering matrix quality, i.e. a decrease in abundance as the amount of forest increase, indicating that the species was more abundant in remnants with larger amounts of surrounding altered habitats. The focus of most studies of the effects of landscape structure is mainly on species that are restricted to remnant habitats, while these effects are poorly understood for species that have a more generalist use of habitats (Virgós 2002). Simulation models in Bender & Fahrig (2005) showed that for a generalist species, inter-patch movements are difficult to predict, probably because generalist species interact with a large number of cover types and exhibit different responses to them, when moving among patches. In the present study, we show that it is possible to model the response of generalist species to landscape structure, as far as matrix quality is considered.

Besides the consistency across species in increasing the explanatory power when considering the quality of matrix habitats, connectivity models were also less variable across spatial scales compared to habitat quantity models. This corroborates the findings of Bender et al. (2003) that showed through simulation models that the use of metrics that consider the distance and size of habitat patches present higher explanatory power and vary in a narrower range under different

spatial scales. Tischendorf et al. (2003) also found that the fit of these metrics in simulations did not change with varying scales. This property favors the use of these metrics, since establishing appropriate scales for different species is a difficult task and choosing inappropriate scales may lead to failure in the detection of patterns (Vos et al. 2001, Bender et al. 2003).

The only three species for which the responses to habitat quantity varied among spatial scales showed a consistent stronger response with increasing spatial scale. All three species have body sizes that vary from 34 to 124 g (data from this study for *A. montensis* and *M. paraguayanus* and from Fonseca et al. (1996) for *E. russatus*), indicating that landscape structure influences small mammals in relatively large spatial scales, despite their small body size and restricted movements.

The results set forth here show that simple and easily obtainable indices of matrix quality increase the predictive power of landscape structure variables if distance, a simple estimate of the chance of dispersal among patches, is taken into account. This is specially the case for species with generalist habits that are able to occupy different habitat types. This indicates that the matrix of altered habitats not only plays a fundamental role in ecological processes, but also could be taken into account for modeling, monitoring and managing human-dominated landscapes, even if accurate and detailed information on the biology of species is not available. The use of indices based on species abundance or occurrence may contribute to the understanding of the importance of matrix quality, enabling effective management actions in fragmented tropical landscapes. Among landscape structure variables, those that incorporate size, species-specific habitat quality, and distance among habitat patches are preferable, since they were not only efficient to explain the abundance of a greater number of species, but also less variable across spatial scales. The few consistent responses to the variation in spatial scale indicate that despite their small size and short daily movements, small mammal distribution in forest remnants is influenced by landscape structure at relatively large spatial scales, probably reflecting population processes over long time periods.

Acknowledgements - We thank T. Wiegand and three anonymous referees for the detailed revisions; A.S. Ferreira and A. Pardini for reviewing the English of the manuscript; M.C. Ribeiro and P.I. Prado for helping with the analyses; A. Percequillo and R. Rossi for identifying small mammal species; M. Dixo, J.M.B. Ghellere, R.G. Pimentel, T.B. Breier, D. Lahr, L. Naxara, F. Salvestrini, F.S. Cunha, H.M. Oyamaguchi and R. Iartelli for their invaluable help during field work; and FAPESP - Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (99/05123-4, 02/10845-3) and WWF- Brazil (CSR 293-2003) for grants. This study is part of the project 'Biodiversity conservation in fragmented landscapes at the Atlantic Plateau of São Paulo - BIOTA/Caucaia project'.

References

- Antongiovanni, M. & Metzger, J. P. 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. - *Biological Conservation* 122: 441-451.
- Bender, D. J. & Fahrig, L. 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. - *Ecology* 86: 1023-1033.
- Bender, D. J., Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. - *Landscape Ecology* 18: 17-39.
- Bergallo, H. G. 1994. Ecology of small mammal community in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. – *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 29: 197-217.
- Bergallo, H. G. 1995. Comparative life-history characteristics of two species of rats, *Proechimys iheringi* and *Oryzomys intermedius*, in an Atlantic Forest of Brazil. - *Mammalia* 59: 51-64.
- Bergallo, H. G. & Magnusson, W. E. 2004. Factors affecting the use of space by two rodent species in Brazilian Atlantic forest. - *Mammalia* 68: 121-132.
- Bowman, J., Forbes, G. & Dilworth, T. 2001. The spatial component of variation in small-mammal abundance measured at three scales. - *Canadian Journal of Zoology* 79: 137-144.
- Bowman, J., Jaeger, J. A. G. & Fahrig, L. 2002. Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. - *Ecology* 83: 2049-2055.
- Brewer, S. W. & Rejmanek, M. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. – *Journal of Vegetation Science* 10: 165-174.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. - Springer.
- Castro, E. B. V. & Fernandez, F. A. S. 2004. Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. - *Biological Conservation* 119: 73-80.
- Costa, L. P., Leite, Y. L. R., Mendes, S. L. & Ditchfield, A. D. 2005. Mammal conservation in Brazil. - *Conservation Biology* 19: 672-679.
- Daily, G. C., Ceballos, G., Pacheco, J., Suzán, G. & Sánchez-Azofeifa, A. 2003. Countryside biogeography of neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. - *Conservation Biology* 17: 1814-1826.
- Debinski, D. M. & Holt, R. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. - *Conservation Biology* 14: 342-355.
- DeFries, R., Hansen, A., Newton, A. C., & Hansen, M. C. 2005. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. - *Ecological Applications* 15: 19-26.

- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. - *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 34: 487-515.
- Feliciano, B. R., Fernandez, F. A. S., Freitas, D. & Figueiredo, M. S. L. 2002. Population dynamics of small rodents in a grassland between fragments of Atlantic Forest in southeastern Brazil. - *Mammalian Biology* 67: 304-314.
- Ferreras, P. 2001. Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian lynx. - *Biological Conservation* 100: 125-136.
- Figueiredo, L. T. M., Moreli, M. L., Sousa, R. L. M., Borges, A. A., Figueiredo, G. G., Machado, A. M., Bisordi, I., Nagasse-Sugahara, T. K., Suzuki, A., Pereira, L. E., Souza, R. P., Souza, L. T. M., Braconi, C. T., Harsi, C. M., Zanotto, P. M. A. & the Viral Diversity Genetic Network Consortium. 2009. Hantavirus pulmonary syndrome, Central Plateau, Southeastern, and Southern Brazil. - *Emerging Infectious Diseases* 15: 561-567.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280.
- Fonseca, G. A., Herrmann, G., Leite, Y. L. R., Mittermeier, R. A., Rylands, A. B. & Patton, J. L. 1996. Lista anotada dos mamíferos do Brasil. - *Occasional Papers in Conservation Biology* 4: 1-38.
- Gardner, R. H. & Gustafson, E. J. 2004. Simulating dispersal of reintroduced species within heterogeneous landscapes. - *Ecological Modelling* 171: 339-358.
- Gascon, C., Lovejoy, T. E., Bierregaard, R. O., Malcolm, J. R., Stouffer, P. C., Vasconcelos, H. L., Laurance, W. F., Zimmerman, B., Tocher, M. & Borges, S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. - *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Gentile, R. & Cerqueira, R. 1995. Movement patterns of five species of small mammals in a Brazilian restinga. - *Journal of Tropical Ecology* 11: 671-677.
- Gobeil, J. & Villard, M. 2002. Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. - *Oikos* 98: 447-458.
- Goodwin, B. J. & Fahrig, L. 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? - *Oikos* 99: 552-570.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. - *Ecological Applications* 12: 321-334.
- Hilborn, R. & Mangel M. 1997. *The ecological detective: confronting models with data.* - Princeton University Press.
- Jules, E. & Shahani, P. 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: why matrix habitat is more important than we thought. - *Journal of Vegetation Science* 14: 459-464.

- Katz, G. , Williams, R. J., Burt, M. S., Souza, L. T. M., Pereira, L. E., Mills, J. N., Suzuki, A., Ferreira, I. B., Souza, R. P., Alves, V. A. F., Bravo, J. S., Yates, T. L., Meyer, R., Shieh, W., Ksiazek, T. G., Zaki, S. R., Khan, A. S. & Peters, C. J. 2001. Hantavirus pulmonary syndrome in the State of São Paulo, Brazil, 1993-1998. - *Vector Borne Zoonotic Disease* 1: 181-190.
- Kupfer, J. A., Malanson, G. P. & Franklin, S. B. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. - *Global Ecology and Biogeography* 15: 8-20.
- Lambert, T. D., Malcolm, J. R. & Zimmerman, B. L. 2006. Amazonian small mammal abundances in relation to habitat structure and resource abundance. - *Journal of Mammalogy* 87: 766-776.
- Lindenmayer, D. B., Lacy, R. C. & Pope, M. L. 2000. Testing a simulation model for population viability analysis. *Ecological Applications* 10: 580-597.
- McGarigal, K. & Marks, B. J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. - USDA Forest Service General Technical Report PNW-351, < <http://www.umass.edu/landeco/pubs/pubs.html#fragstats> >
- Metzger, J. P. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. - *Ecological Applications* 10: 1147-1161.
- Moilanen, A. & Nieminen, M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. - *Ecology* 83: 1131-1145.
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. - *Biotropica* 32: 793-810.
- Oliveira Filho, F. J. B. & Metzger, J. P. 2006. Thresholds in landscape structure for three common deforestation patterns in the Brazilian Amazon. - *Landscape Ecology* 21: 1061-1073.
- Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. – *Biodiversity and Conservation* 13: 2567-2586.
- Pardini, R. & Umetsu, F. 2006. Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande - distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. - *Biota Neotropica* 6, <<http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn01006022006>>.
- Pardini, R., Souza, S. M., Braga-Neto, R. & Metzger, J. P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. – *Biological Conservation* 124: 253-266.

- Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2002. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. - *Conservation Biology* 16: 174-182.
- Pires, A. S. & Fernandez, F. A. S. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic forest fragments in Brazil. - *Biological Conservation* 108: 229-237.
- Quental, T. B., Fernandez, F. A. S., Dias, A. T. C. & Rocha F. S. 2001. Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. - *Journal of Tropical Ecology* 17: 339-352.
- R Development Core Team. 2006. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <<http://www.R-project.org>>
- Revilla, E., Wiegand, T., Palomares, F., Ferreras, P. & Delibes, M. 2004. Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: from individual behavior to metapopulation-level parameters. - *American Naturalist* 164: 130-153.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. - *American Naturalist* 158: 87-99.
- Ross, J. L. S. & Moroz, I. C. 1997. Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo: escala 1:500.000. - FFLCH-USP, IPT & FAPESP.
- Royall, R. 2004. The likelihood paradigm for statistical evidence. - In: Taper, M. L. & Lele, S. R. (eds), *The nature of scientific evidence: statistical, philosophical, and empirical considerations*. The University of Chicago Press, pp. 119-152.
- Schooley, R. L. & Wiens, J. A. 2004. Movements of cactus bugs: patch transfers, matrix resistance, and edge permeability. - *Landscape Ecology* 19: 801-810.
- Silva, W. G., Metzger, J. P., Simões, S. & Simonetti, C. 2007. Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic forest cover at the Ibiúna Plateau, SP. - *Brazilian Journal of Biology* 67: 631-637.
- Soares-Filho, B. S., Nepstad, D. C., Curran, L. M., Cerqueira, G. C., Garcia, R. A., Ramos, C. A., Voll, E., McDonald, A., Lefebvre, P. & Schlesinger, P. 2006. Modeling conservation in the Amazon basin. - *Nature* 440: 520-523.
- Steffan-Dewenter, I., I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. - *Ecology* 83: 1421-1432.
- Stevens, V. M., Polus, E., Wesselingh, R. A., Schtickzelle, N. & Baguette, M. 2004. Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the natterjack toad (*Bufo calamita*). - *Landscape Ecology* 19: 829-842.

- Sutcliffe, O. L., Bakkestuen, V., Fry, G. & Stabbetorp, O. E. 2003. Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. - *Landscape and Urban Planning* 63: 15-31.
- Tabarelli, M., Pinto, L. P., Silva, J. M. C., Hirota, M. & Bedê, L. 2005. Challenges and opportunities for Biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic forest. – *Conservation Biology* 19: 695-700.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. - *Oikos* 90: 7-19.
- Tischendorf, L., Bender, D. J. & Fahrig, L. 2003. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. - *Landscape Ecology* 18: 41-50.
- Umetsu, F. & Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats - evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. - *Landscape Ecology* 22: 517-530.
- Umetsu, F., Naxara, L. & Pardini, R. 2006. Evaluating the efficiency of pitfall traps for sampling small mammals in the Neotropics. – *Journal of Mammalogy* 87: 757-765.
- Vandermeer, J. & Carvajal, C. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. – *American Naturalist* 158: 211-220.
- Verbeylen, G., Bruyn, L., Adriaensen, F. & Matthysen, E. 2003. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? - *Landscape Ecology* 18: 791-805.
- Virgós, E. 2002. Are habitat generalists affected by forest fragmentation? A test with Eurasian badgers (*Meles meles*) in coarse-grained fragmented landscapes of central Spain. - *Journal of Zoology (Lond)*. 258: 313-318.
- Vos, C. C., Verboom, J., Opdam, P. F. M. & Ter Braak, C. J. F. 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. – *American Naturalist* 158: 24-41.
- Wijesinghe, M. R. & Brooke, M. D. 2005. Impact of habitat disturbance on the distribution of endemic species of small mammals and birds in a tropical rain forest in Sri Lanka. – *Journal of Tropical Ecology* 21: 661-668.
- Winfree, R., Dushoff, J., Crone, E. E., Schultz, C. B., Budny, R. V., Williams, N. M. & Kremen, C. 2005. Testing simple indices of habitat proximity. – *American Naturalist* 165: 107-117.

Table 1. Number of remnants where small mammal species were found, number of captured individuals in remnants (in parentheses) and indices of habitat quality (Q_i) corresponding to the occurrence or abundance (in parentheses) of species in each habitat type in the Ibiúna Plateau, Brazil.

Species	Number of forest remnants where the species occurs and number of individuals	Indices of habitat quality (Q_i)				
		Forest remnants	Vegetation in initial stages	Eucalyptus plantations	Rural areas with buildings	Areas of agriculture
<i>Euryoryzomys russatus</i>	4 (13)	1 (0.25)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)
<i>Didelphis aurita</i>	16 (54)	1 (0.50)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)
<i>Delomys sublineatus</i>	12 (35)	1 (1.00)	1 (0.50)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)
<i>Marmosops incanus</i>	18 (88)	1 (2.00)	1 (0.25)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)
<i>Sooretamys angouya</i>	12 (18)	1 (0.75)	1 (1.00)	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	14 (40)	1 (0.25)	1 (3.75)	1 (6.25)	1 (0.50)	1 (1.25)
<i>Akodon montensis</i>	18 (164)	1 (1.25)	1 (14.75)	1 (5.75)	1 (1.50)	1 (0.75)
<i>Micoureus paraguayanus</i>	2 (5)	1 (0.50)	0 (0.00)	1 (0.25)	0 (0.00)	0 (0.00)

Table 2. Results from Poisson regressions of the abundance of small mammal species against habitat quantity (considering or not matrix quality and using as indices of matrix quality both species abundance - A or occurrence - O) within circumferences of 200, 400 and 800 m of radius around the 20 forest remnants in the Ibiúna Plateau, Brazil.

Species	Not considering matrix quality						Type of index	Considering matrix quality					
	scale 200m		scale 400m		scale 800m			scale 200m		scale 400m		scale 800m	
	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>		<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>
<i>E. russatus</i>	0.233	0.044*	0.105	<0.001*	0.036	<0.001*							
<i>D. aurita</i>	-0.117	0.012*	-0.034	0.015*	-0.011	0.025*							
<i>D. sublineatus</i>	0.060	0.313	0.012	0.424	0.007	0.123	A	0.071	0.260	0.015	0.320	0.008	0.120
							O	0.081	0.217	0.019	0.230	0.008	0.118
<i>M. incanus</i>	0.035	0.348	0.012	0.185	0.003	0.309	A	0.018	0.331	0.006	0.180	0.002	0.298
							O	0.049	0.229	0.015	0.141	0.004	0.226
<i>S. angouya</i>	-0.012	0.882	-0.002	0.942	0.005	0.452	A	0.080	0.514	0.017	0.570	0.012	0.228
							O	0.040	0.658	0.010	0.690	0.008	0.276
<i>O. nigripes</i>	-0.050	0.347	-0.015	0.326	-0.003	0.551	A	0.029	0.298	0.003	0.720	0.005	0.085
							O	1.126	0.555	0.174	0.640	0.007	0.938
<i>A. montensis</i>	-0.013	0.617	-0.017	0.020*	-0.013	<0.001*	A	0.013	0.062	0.003	0.190	0.001	0.233
							O	-0.679	0.314	0.062	0.710	0.024	0.615
<i>M. paraguayanus</i>	0.150	0.377	0.100	0.040*	0.035	0.005*	A	0.294	0.402	0.196	0.047*	0.068	0.005*
							O	0.140	0.434	0.092	0.060	0.033	0.005*

* $P < 0.05$.

Table 3. Results from Poisson regressions of the abundance of small mammal species against forest connectivity based on the distance and size of forest remnants within a maximum edge-to-edge distance of 50, 100, 200 and 400 m from the 20 forest remnants in the Ibiúna Plateau, Brazil.

Species	Connectivity based on the distance and size of forest patches							
	scale 50m		scale 100m		scale 200m		scale 400m	
	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>
<i>E. russatus</i>	3.077e-04	0.031*	2.977e-04	0.027*	2.978e-04	0.028*	2.970e-04	0.029*
<i>D. aurita</i>	-1.080e-04	0.271	-1.073e-04	0.262	-1.072e-04	0.265	-1.070e-04	0.265
<i>D. sublineatus</i>	-1.628e-04	0.209	-1.544e-04	0.219	-1.547e-04	0.221	-1.548e-04	0.221
<i>M. incanus</i>	9.162e-05	0.145	8.597e-05	0.156	8.281e-05	0.176	8.281e-05	0.176
<i>S. angouya</i>	5.567e-05	0.698	4.559e-05	0.744	5.034e-05	0.719	5.038e-05	0.718
<i>O. nigripes</i>	7.327e-05	0.439	7.720e-05	0.394	7.340e-05	0.423	7.247e-05	0.429
<i>A. montensis</i>	-7.657e-05	0.159	-7.362e-05	0.162	-7.668e-05	0.150	-7.676e-05	0.149
<i>M. paraguayanus</i>	9.274e-04	0.002*	8.786e-04	0.001*	8.814e-04	0.001*	8.809e-04	0.001*

* $P < 0.05$.

Table 4. Results from Poisson regressions of the abundance of small mammal species against habitat connectivity based on the distance and size of habitat patches (considering matrix quality and using as indices of matrix quality both species abundance - A or occurrence - O) within a maximum edge-to-edge distance of 50, 100, 200 and 400 m from the 20 forest remnants in the Ibiúna Plateau, Brazil.

Species	Type of index	Connectivity based on the distance and size of habitat patches							
		scale 50m		scale 100m		scale 200m		scale 400m	
		<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>	<i>b</i> (slope)	<i>p</i>
<i>D. sublineatus</i>	A	-1.409e-05	0.671	-1.386e-05	0.672	-1.376e-05	0.675	-1.377e-05	0.675
	O	-5.163e-06	0.776	-5.122e-06	0.777	-5.085e-06	0.778	-5.088e-06	0.778
<i>M. incanus</i>	A	2.348e-05	0.217	2.242e-05	0.226	2.178e-05	0.243	2.178e-05	0.242
	O	8.334e-06	0.379	8.237e-06	0.381	8.147e-06	0.387	8.146e-06	0.387
<i>S. angouya</i>	A	-2.090e-05	0.519	-2.091e-05	0.518	-2.077e-05	0.520	-2.076e-05	0.520
	O	-1.866e-05	0.542	-1.869e-05	0.540	-1.853e-05	0.543	-1.851e-05	0.543
<i>O. nigripes</i>	A	2.713e-06	<0.001*	2.713e-06	<0.001*	2.713e-06	<0.001*	2.713e-06	<0.001*
	O	4.386e-06	<0.001*	4.382e-06	<0.001*	4.383e-06	<0.001*	4.383e-06	<0.001*
<i>A. montensis</i>	A	4.318e-07	0.115	4.308e-07	0.116	4.305e-07	0.116	4.303e-07	0.116
	O	2.097e-06	<0.001*	2.095e-06	<0.001*	2.094e-06	<0.001*	2.094e-06	<0.001*
<i>M. paraguayanus</i>	A	5.743e-04	<0.001*	5.621e-04	<0.001*	5.624e-04	<0.001*	5.624e-04	<0.001*
	O	1.695e-04	<0.001*	1.674e-04	<0.001*	1.675e-04	<0.001*	1.674e-04	<0.001*

* $P < 0.05$.

Fig. 1. (a) Map of the state of São Paulo, Brazil, showing the distribution of current remnants of Atlantic forest and the location of the Ibiúna Plateau. (b) Distribution of forest remnants in the region and location of the studied fragmented landscape. (c) Distribution of the main habitats types in the fragmented landscape and position of the habitat patches where the 36 study sites were located, F- forest remnants, I- native vegetation in initial stages of regeneration, E- eucalyptus plantations, A- areas of agriculture, R- rural areas with buildings.

Fig. 2. Log-likelihood values for Poisson regressions of the abundance of small mammal species in 20 forest remnants against forest quantity or connectivity (full circles) and habitat quantity or connectivity (using as indices of matrix quality both species occurrence – triangles, or abundance – empty circles) measured at varying spatial scales in the Ibiúna Plateau, Brazil. Log-likelihood of the intercept model (null model) was subtracted from the log-likelihood of each regression model, so that the log-likelihood of the null models was set to zero and the line indicates a difference of 2 from the null model in all graphics. (a) Species that did not occur in the matrix. (b) Species that occurred just in native vegetation in initial stages of regeneration. (c) Species that occurred in matrix habitats other than native vegetation in initial stages of regeneration.

Capítulo 3

Diversidade de pequenos mamíferos em cultivos agrícolas: efeito do contexto da paisagem em diferentes escalas e dos requerimentos de habitat das espécies

Resumo

Dado que há uma crescente demanda por alimentos e matérias-primas, que a biodiversidade não poderá ser conservada apenas em reservas e deve ser manejada em paisagens alteradas, há hoje um debate a respeito da melhor estratégia para aumentar a produção de alimentos minimizando os impactos sobre a biodiversidade em áreas de cultivos. Neste estudo, temos como objetivo testar duas hipóteses relacionadas à importância do contexto da paisagem para a diversidade biológica encontrada em áreas agrícolas usando os pequenos mamíferos da Mata Atlântica como modelo: (1) que o contexto em que cultivos agrícolas estão inseridos, em particular a quantidade de florestas remanescentes, determina a assembléia de pequenos mamíferos encontrada nestas áreas produtivas, dada a dependência diferencial que as espécies deste grupo apresentam com as florestas nativas; (2) que essas respostas ao contexto são escala-dependentes, sendo observadas em escalas espaciais mais amplas. Para tanto, amostramos 36 sítios em áreas agrícolas em duas paisagens fragmentadas de Mata Atlântica com diferentes proporções de florestas nativas remanescentes, os quais foram selecionados de forma a abranger ampla variação na quantidade e agregação de áreas abertas antropogênicas no entorno imediato, e consideramos três grupos de espécies com diferentes requerimentos de habitat (espécies restritas a biomas florestais, espécies não restritas a estes biomas, e espécies invasoras). Construímos e comparamos 12 modelos candidatos que diferem quanto à contribuição dos efeitos do contexto em escala espacial ampla e em escala local, incluindo todas as combinações possíveis entre essas variáveis, a interação das variáveis medidas em diferentes escalas, e um modelo nulo. De acordo com as expectativas iniciais, as espécies restritas a biomas florestais foram mais comuns e bem distribuídas em áreas agrícolas circundadas por maiores quantidades de floresta em escala ampla. No entanto, as espécies invasoras e não-restritas a biomas florestais dominaram as áreas agrícolas das duas paisagens estudadas, independentemente da quantidade de floresta remanescente em escala ampla, tendo respondido principalmente, mas de maneira oposta, ao contexto em escala menor: as invasoras no geral proliferando, e as não-restritas a biomas florestais diminuindo de abundância, quanto maior a quantidade e agregação de áreas abertas no entorno imediato. Os resultados indicam que: (1) a resposta diferencial entre os grupos de espécies é condicionada por diferenças nos requerimentos de habitat entre eles; (2) a manutenção de espécies mais exigentes em áreas agrícolas depende de estratégias de manejo que considerem a escala da paisagem; (3) mesmo áreas de agricultura convencional podem ser importantes para a conectividade da paisagem para espécies exigentes, desde que inseridas em contexto de maior quantidade de matas remanescentes; (4) o controle das populações de espécies invasoras que podem atuar como reservatórios de patógenos causadores de doenças no homem e como pestes na agricultura depende de manejo em escala local, pelo menos em paisagens onde as áreas agrícolas são predominantes.

Abstract

Given that there is a growing demand for food and raw material, and that biodiversity cannot be conserved only within reserves and should be managed in altered landscapes, nowadays there is a debate about the best strategy in order to achieve an increase in food production coupled with minimal impacts to biodiversity in areas of agriculture. In this study, we aimed at testing two hypotheses related to the importance of landscape context to the biological diversity found in areas of agriculture using Atlantic forest small mammals as a model: (1) that the context in which the areas of agriculture are inserted, in particular the quantity of remnant forests, determines the assemblage of small mammals found in those productive areas, given the differential dependence which the species from this group have in relation to native forests; (2) that those responses to the context are scale-dependent, being observed at larger spatial scales. To accomplish that, we sampled 36 sites in areas of agriculture in two fragmented Atlantic forest landscapes presenting different proportions of native forest remnants, which were selected aiming at including the widest variation in quantity and aggregation of open anthropogenic areas in the local neighborhood, and we considered three groups of species with different habitat requirements (species that are endemic to forest biomes, species that are not restricted to these biomes, and invasive species). We built and compared 12 candidate models which differed in relation to the contribution of the effects of context at large and local spatial scales, including all possible combinations between these variables, the interaction of the variables measured at different scales, and the null model. According to our initial expectations, the species that are restricted to forest biomes were the commonest and best-distributed ones, in areas of agriculture surrounded by higher quantities of forest at the large scale. However, the invasive species and the species that are not restricted to forest biomes dominated the areas of agriculture in the two studied landscapes, independently from the quantity of remnant forest at the large scale, and they responded mainly, but in the opposite way, to the context at smaller scales: invader species proliferated, and species that are not restricted to forest biomes decreased in abundance, at higher values of quantity and aggregation of open areas in the local neighborhood. The results indicate that: (1) the differential response between the groups of species is conditioned by differences in habitat requirements between them; (2) the maintenance of more demanding species in agricultural lands depends on management strategies which consider the landscape scale; (3) even areas of conventional agriculture can be important to the connectivity of the landscape for the most demanding species, as far as they are inserted in a context of higher quantities of remnant forest; (4) the control of the populations of invasive species that can act as reservoirs of pathogens that cause disease in men, and that can be pests in agriculture, depends on the management at local scale, at least in landscapes where the areas of agriculture predominate.

Introdução

A crescente demanda mundial por alimentos e matérias-primas (Green et al. 2005; Tscharntke et al. 2005) tem levado à expansão das áreas destinadas a agricultura no mundo e à intensificação da produção agrícola, através do aumento no uso de fertilizantes e de pesticidas, representando hoje a maior ameaça à biodiversidade (Tilman et al. 2001; Balmford et al. 2005; Tscharntke et al. 2005). Em países em desenvolvimento, esta pressão da fronteira agrícola e urbana sobre as florestas tropicais e sua biodiversidade tem sido enfrentada principalmente através da criação de reservas (Oliveira Filho & Metzger 2006; Soares-Filho et al. 2006). Porém, a conservação da biodiversidade dentro de reservas depende, no longo prazo, da dinâmica das áreas no entorno e de processos em escalas espaço-temporais amplas (Bengtsson et al. 2003; Chazdon et al. 2009). Assim, a manutenção da biodiversidade e dos serviços ambientais depende também do manejo adequado das paisagens alteradas e produtivas fora e entre as reservas (Bengtsson et al. 2003; DeFries et al. 2005; Soares-Filho et al. 2006).

Este conflito entre a demanda por alimentos e a necessidade de manejo de paisagens dominadas pelas atividades humanas tem levado ao debate sobre a melhor estratégia para se obter o aumento da produção agrícola minimizando os impactos à biodiversidade (Balmford et al. 2005; Fischer et al. 2008; Ewers et al. 2009). Se por um lado a agricultura intensiva apresenta maior produtividade por unidade de área, mas causa maior impacto à biodiversidade, por outro, a agricultura extensiva, menos impactante, implica em maior área para a mesma produção (Balmford et al. 2005; Fischer et al. 2008; Ewers et al. 2009). Um dos pontos centrais do debate é, portanto, se o aumento na produtividade agrícola no futuro devido à melhoria da tecnologia (i.e., intensificação da agricultura), poderá desacelerar a demanda por novas áreas para cultivo e a conseqüente destruição de habitats naturais, poupando em parte estas áreas (Balmford et al. 2005; Green et al. 2005; Tscharntke et al. 2005; Vandermeer & Perfecto 2007; Fischer et al. 2008; Ewers et al. 2009; Rudel et al. 2009).

No entanto, estas idéias estão em grande parte baseadas em dados empíricos obtidos em escala local, e não levam em conta a importância que escalas espaciais mais amplas tem sobre a biodiversidade (Fahrig 2003; Lindenmayer et al. 2008). De fato, em escala local vários estudos têm mostrado que a agricultura orgânica e os sistemas agroflorestais são melhores para a conservação de diferentes grupos da fauna e flora (Schulze et al. 2004; Harvey et al. 2006; revisões em Bengtsson et al. 2005, Hole et al. 2005 e Tscharntke et al. 2005), enquanto que os problemas centrais da agricultura convencional são a perda de espécies nativas e o conseqüente desequilíbrio causado nos serviços ambientais, incluindo produtividade agrícola, polinização, processos de decomposição e regeneração da vegetação (Tilman et al. 2001; Schulze et al. 2004; revisões em Bengtsson et al. 2005, Tscharntke et al. 2005 e Prober & Smith 2009). Além disso, as mudanças na composição e

padrões de dominância das assembléias estão aliadas à proliferação de espécies invasoras e generalistas, que podem se tornar pragas agrícolas (Rodríguez 1993; Stenseth et al. 2003; Meerburg et al. 2008) ou levar a um aumento no risco de doenças no homem transmitidas por estes vetores oportunistas (Langlois et al. 2001; Stenseth et al. 2003; Goodin et al. 2006; Zavaleta & Pasari 2007; Suzán et al. 2009). Porém, a maioria destes estudos apresenta um viés associado ao fato de que áreas de agricultura orgânica ou de agroflorestas estão comumente localizadas em contextos ou paisagens mais favoráveis à manutenção da biodiversidade, e vice-versa, e desconsidera o contexto mais amplo da paisagem onde estão inseridas as áreas comparadas (Krebs et al. 1999; revisão em Kleijn & Sutherland 2003; Bengtsson et al. 2005, Hole et al. 2005; Holzschuh et al 2007).

Por outro lado, há indicações de que a magnitude dos efeitos do sistema agrícola sobre a biodiversidade dependa fortemente do contexto (Benton et al. 2003; Tscharntke et al. 2005; Norris 2008), o qual pode ser até mais importante que o próprio sistema agrícola local para a distribuição das espécies (Weibull et al. 2000). De fato, está bem estabelecida a importância do contexto da paisagem, principalmente da quantidade total de vegetação nativa remanescente (Andrén 1994; Fahrig 2003; Radford et al. 2005; Tscharntke et al. 2005; Bennett et al. 2006; Lindenmayer et al. 2008) e da heterogeneidade da paisagem (Benton et al. 2003) para a distribuição de espécies da fauna e flora e para as funções ecossistêmicas em remanescentes de habitats nativos. Porém, o número de estudos que investigaram o efeito do contexto da paisagem sobre a distribuição de espécies em áreas de cultivo, comparando paisagens amplas e incluindo vários sítios de amostragem por paisagem, é pequeno. Estes estudos mostraram que fatores como a porcentagem de vegetação nativa remanescente, ou a diversidade de tipos de cobertura do solo, são positivamente relacionados com a abundância ou a diversidade das assembléias de animais e plantas (Weibull et al. 2000; Schmidt et al. 2005; Faria et al. 2007; Gardiner et al. 2009). Assim, estudos realizados em escalas mais amplas que considerem o efeito do contexto da paisagem para a diversidade em áreas agrícolas são tão importantes quanto a comparação local de sistemas agrícolas (convencional e não-convencional) para subsidiar o debate sobre estratégias que aumentem a produção de alimentos e minimizem o impacto sobre a diversidade e os serviços do ecossistema.

Os pequenos mamíferos da Mata Atlântica, a segunda maior floresta da América do Sul, hoje reduzida a cerca de 12% (Ribeiro et al. 2009) e responsável pela geração de mais de 80% do Produto Interno Bruto do país (Pinto & Brito 2005), formam um sistema interessante para avaliar os efeitos do contexto da paisagem sobre a biodiversidade encontrada em áreas agrícolas. Este grupo de mamíferos responde a alterações antropogênicas em várias escalas espaciais, exibindo respostas ao microhabitat, à estrutura da vegetação, e à perda e fragmentação da floresta em escala mais ampla (Castro & Fernandez 2004; Pardini 2004; Pardini et al. 2005; Umetsu & Pardini 2007; Bueno 2008; Püttker et al. 2008; Naxara et al. 2009; Pardini et al. 2009). Além disso, as espécies deste

grupo hoje registradas em áreas de Mata Atlântica apresentam diferentes requerimentos de habitat: espécies de distribuição geográfica restrita a biomas florestais em escala local preferem como habitat a vegetação nativa, espécies de ampla distribuição, que ocupam tanto biomas florestais como os biomas abertos adjacentes, em escala local são generalistas quanto ao habitat, e espécies cuja distribuição geográfica original concentra-se nos biomas abertos adjacentes preferem em escala local os ambientes antropogênicos (Umetsu & Pardini 2007; Naxara 2008; Pardini et al. 2009). Enquanto as primeiras atuam como dispersoras de fungos micorrízicos e sementes, além de predadoras de sementes e plântulas (Janos et al. 1995; Brewer & Rejmanek 1999; Vieira et al. 2003), certas espécies generalistas ou que preferem ambientes antropogênicos ameaçam a produção de alimentos, podendo causar prejuízos bastante significativos (Stenseth et al. 2003; Meerburg et al. 2008), além de atuarem como reservatórios de doenças humanas (Katz et al. 2001; Suzuki et al. 2004; Figueiredo et al. 2009; Owen et al. 2010).

Neste estudo, temos como objetivo testar duas hipóteses relacionadas à importância do contexto da paisagem para a diversidade biológica encontrada em áreas agrícolas usando os pequenos mamíferos da Mata Atlântica como modelo. A primeira delas é a de que o contexto em que cultivos agrícolas estão inseridos, em particular a quantidade de florestas remanescentes, determina a assembléia de pequenos mamíferos encontrada nestas áreas produtivas, dada a dependência diferencial que as espécies deste grupo apresentam com as florestas nativas. Com base no exposto anteriormente, esperamos que espécies restritas a biomas florestais sejam mais comuns e bem distribuídas, enquanto espécies não-restritas a estes biomas ou invasoras sejam menos comuns e de distribuição mais restrita, em áreas agrícolas circundadas por maior quantidade de floresta remanescente. A segunda hipótese é a de que essas respostas ao contexto são escala-dependentes, sendo observadas em escalas espaciais mais amplas, já que devem ser condicionadas por processos populacionais definidos em escalas espaciais e temporais maiores. Para tanto, amostramos 36 sítios em áreas agrícolas em duas paisagens fragmentadas de Mata Atlântica com diferentes proporções de florestas nativas remanescentes, os quais foram selecionados de forma a abranger ampla variação na quantidade e agregação de áreas abertas antropogênicas no entorno imediato (800 m ao redor do sítio de amostragem). Construímos e comparamos, usando a abordagem da verossimilhança e o critério de informação de Akaike, 12 modelos candidatos que diferem quanto à contribuição dos efeitos do contexto em escala espacial ampla (quantidade de floresta na paisagem) e em escala local (quantidade e agregação de áreas abertas antropogênicas no raio de 800 m no entorno), incluindo todas as combinações possíveis entre essas três variáveis, a interação das variáveis medidas em diferentes escalas, e um modelo nulo. Os modelos foram ajustados separadamente para a abundância e riqueza dos três grupos de espécies (restritas a biomas florestais, não-restritas a biomas florestais e invasoras).

Métodos

Área de estudo

O trabalho foi conduzido no Planalto Paulista, em duas paisagens fragmentadas de cerca de 10.000 ha, uma entre os municípios de Tapiraí e Piedade e outra entre os municípios de Ribeirão Grande e Capão Bonito, São Paulo (Fig. 1). Toda a região de estudo é de terras altas (Ponçano et al. 1981) e era originalmente coberta pela Mata Atlântica, classificada como “Floresta Atlântica Baixo Montana” (Oliveira-Filho & Fontes 2000), hoje reduzida a fragmentos em sua maioria em estágio médio de regeneração. O relevo é ondulado, com inclinações maiores que 15% e altitudes entre 700-880 m acima do nível do mar (Ross & Moroz 1997; Cepagri 2010). Entre os quatro municípios, o clima varia de Cwa a Cfa, i.e. subtropical e subtropical úmido (Köppen, 1948), a precipitação anual de 1.221,6 mm (Capão Bonito) a 1.807,7 (Tapiraí), e a temperatura média anual de 18,9°C (Tapiraí) a 22,2°C (Capão Bonito) (Cepagri 2010). As médias das temperaturas são 21,1°C e 24,3°C, respectivamente para Tapiraí e para Capão Bonito, para o período chuvoso (outubro a março) e 16,8°C e 20,0°C, respectivamente, para os meses mais secos (abril a setembro) (Cepagri 2010).

Essas duas paisagens foram escolhidas por apresentarem semelhanças quanto a fatores bióticos e abióticos (topografia, relevo, tipo de floresta e clima) e ao tipo de ocupação humana e, conseqüentemente, de tipos de ambientes antropogênicos ao redor dos remanescentes florestais, mas diferentes quantidades de florestas remanescentes. A matriz do entorno dos remanescentes é, nos dois casos, dominada por ambientes abertos, com predominância de áreas de pastagem seguida de agricultura (18% de pastagem e 13% de agricultura em Tapiraí/ Piedade, e 42% e 31% em Ribeirão Grande/ Capão Bonito) na mesma proporção de 1,4:1. Por outro lado, a principal diferença de contexto entre estas duas paisagens se refere à proporção de floresta remanescente, que é de 49% (Tapiraí/ Piedade) e 11% (Ribeirão Grande/ Capão Bonito), e conseqüentemente à proporção de áreas abertas antropogênicas, que é de 41 e 79%, respectivamente (Fig. 1).

Delineamento amostral

As paisagens foram mapeadas a partir de imagens SPOT 5, do ano de 2005, resolução de 10 m, utilizando técnicas de processamento digital de imagens e extensas visitas a campo para checagem. Os mapas resultantes apresentam 12 classes de uso da terra (Fig. 1). A partir do agrupamento das classes agricultura, instalações rurais, pastagem, pasto sujo, áreas urbanas e estradas em uma única classe “áreas abertas”, calculamos a quantidade e a agregação destes ambientes antropogênicos abertos utilizando o programa FRAGSTATSTM version 3.3 (McGarigal & Marks 1995) dentro de um raio de 800 m em torno de cada pixel de uma grade de pixels com distanciamento de 100 m entre eles em cada paisagem. O índice de agregação utilizado (clumpy, McGarigal & Marks 1995) é

igual a -1 quando o tipo de ambiente considerado está com a máxima desagregação, 0 quando o tipo de ambiente está distribuído randomicamente, e aproxima-se de 1 quando o tipo de ambiente está com a máxima agregação, e foi uma das poucas medidas de configuração ou fragmentação entre as várias testadas por Neel et al. (2004) que se mostrou menos correlacionada com a quantidade em paisagens neutras e reais. Posteriormente, selecionamos em cada paisagem os pixels da grade localizados em áreas de cultivos agrícolas anuais que estão a mais de 50 m de um remanescente de floresta. Para estes pontos, a quantidade de áreas abertas no raio de 800 m do entorno variou de 8 a 77% em Tapiraí/ Piedade e de 52 a 98% em Ribeirão Grande/ Capão Bonito (Fig. 2).

A partir destes dados, os 18 sítios de amostragem em cada uma das paisagens foram escolhidos de forma a:

- 1) incluir um número relativamente alto de sítios dentro das três classes de variação de quantidade de áreas abertas na escala local que estão disponíveis nas duas paisagens (isto é, nas classes de 50 a 60%, 60 a 70% e 70 a 80%, Fig. 2), de maneira a permitir avaliar se a respostas dos pequenos mamíferos à quantidade de áreas abertas em escala local varia entre paisagens com diferentes porcentagens de perda de florestas;
- 2) em cada paisagem, ampliar ao máximo a variação da quantidade de áreas abertas em escala local, distribuindo os sítios restantes de maneira a incluir os extremos de valores mínimos e máximos (sítios com vizinhança acima de 80% de áreas abertas, exclusivos de Ribeirão Grande/ Capão Bonito, e abaixo de 50%, exclusivos de Tapiraí/ Piedade), permitindo ampliar o espectro da influência desta variável sobre os pequenos mamíferos;
- 3) minimizar a dependência espacial entre sítios de amostragem, mantendo uma distância mínima entre os sítios: a distância média entre um sítio de amostragem e o sítio amostrado mais próximo foi de $1.601 \text{ m} \pm 507 \text{ m}$ (máxima 2.788 m e mínima 560 m), e não diferiu entre as paisagens (ANOVA, $F_{2,36} = 0,367$, $p = 0,549$);
- 4) diversificar os tipos de cultivo amostrados em cada paisagem, uma vez que a variedade de cultivos anuais é grande, não sendo possível selecionar um só tipo nas duas paisagens (Tabela 1);
- 5) na paisagem de Ribeirão Grande/ Capão Bonito, distribuir, para cada classe de porcentagem de áreas abertas em escala local, metade dos sítios na região sudoeste, onde predominam pastagens, e metade na parte nordeste, onde predomina a agricultura, pois foi observada uma clara segregação espacial entre os tipos predominantes de áreas abertas antropogênicas nesta paisagem.

Amostragem de pequenos mamíferos

Em cada um dos 36 sítios, foram instaladas duas linhas paralelas de 100 m de extensão, a 15 metros uma da outra, contendo 11 armadilhas a cada 10 m. Uma delas continha armadilhas de queda (baldes de 60 l), interligados por cerca-guia (50 cm de altura) (Umetsu et al. 2006), e a outra,

armadilhas Sherman (23 x 7,5 x 8,5 cm). No total, foram realizadas duas sessões de captura de oito dias cada em cada sítio entre novembro de 2007 a abril de 2008, totalizando 16 dias de captura e 704 armadilhas-noite por sítio, e 12.672 armadilhas-noite nas duas paisagens. Durante cada uma das duas sessões, as armadilhas de nove sítios foram abertas ao mesmo tempo e checadas diariamente de forma que todos os 36 sítios foram amostrados em um período de 32 dias. As armadilhas Sherman foram iscadas com banana e uma mistura de creme de amendoim, fubá e sardinha. Para evitar contagem redundante, os espécimes capturados foram marcados com brincos metálicos numerados (National Band & Tag Co., Newport, Kentucky). Espécimes foram coletados para identificação por especialistas (A.P. Carmignotto, P.R. Gonçalves, J.A. Oliveira).

Análise de dados

Classificação das espécies

Para separar as espécies de pequenos mamíferos em grupos com diferentes graus de dependência à floresta nativa, usamos como base trabalhos anteriores que demonstram que há uma correlação entre a distribuição geográfica destas espécies em escala ampla e os requerimentos de habitat das mesmas em escala local (Umetsu & Pardini 2007; Bueno 2008; Naxara 2008; Pardini et al. 2009). Estes trabalhos demonstram que espécies com distribuição restrita a biomas florestais (Mata Atlântica e Amazônia) preferem como habitat a vegetação nativa em escala local, espécies não-restritas a biomas florestais, que ocupam também os biomas abertos adjacentes (Cerrado e/ou Campos Sulinos), são generalistas de habitat em escala local, sendo capazes de ocupar diferentes tipos de ambientes, e espécies cuja distribuição geográfica originalmente abrangia principalmente os biomas abertos ou são originárias de outros países, preferem ambientes antropogênicos em escala local e podem ser consideradas espécies invasoras. De fato, não foram encontrados registros destas espécies consideradas invasoras no levantamento bibliográfico de 21 inventários de pequenos mamíferos realizados em remanescentes maiores que 700 ha e bem preservados de Mata Atlântica (Pardini & Umetsu 2006). A distribuição geográfica das espécies foi baseada em Fonseca et al. (1996), Marinho-Filho et al. (2002), Percequillo (2003), Carmignotto (2004), Gonçalves & Oliveira (2004), Voss et al. (2005), Reis et al. (2006), e Queirolo (2009).

A abundância das espécies (ou grupo de espécies) foi calculada a partir do número de indivíduos capturados nas duas sessões de captura em cada sítio, já que o esforço foi padronizado em todas as áreas. Analisamos individualmente a abundância das espécies capturadas em mais de 50% dos sítios de amostragem e com mais de 40 indivíduos no total. A riqueza (para os diferentes grupos de espécies) foi calculada como o número de espécies acumulado nas duas sessões de captura, e foi analisada para os grupos de espécies com mais de três espécies.

Seleção de modelos

Foram criados 12 modelos candidatos, contendo funções simples ou múltiplas dos valores esperados das variáveis resposta (riqueza e abundância de espécies), que foram ajustados por métodos de máxima verossimilhança e comparados usando a abordagem da seleção de modelos baseada no critério de informação de Akaike (Burnham & Anderson 2002). Os modelos diferiram quanto à contribuição dos efeitos do contexto em escala espacial ampla (uma variável categórica – quantidade de florestas na paisagem) e em escala local (duas variáveis contínuas - quantidade e agregação de áreas abertas antropogênicas no raio de 800 m no entorno) sobre os valores esperados das variáveis resposta. Os modelos candidatos representam todas as combinações possíveis entre essas três variáveis, a interação das variáveis medidas em diferentes escalas, e um modelo nulo (Tabela 2):

Modelo A: o valor esperado da variável resposta é uma constante, representando um modelo nulo, isto é, sem efeito do contexto em nenhuma das escalas analisadas;

Modelo B: os valores esperados da variável resposta são constantes que variam entre as duas paisagens, sendo que o modelo representa o efeito do contexto em escala ampla e ausência de efeito do contexto em escala local;

Modelo C: os valores esperados da variável resposta são uma função da quantidade de áreas abertas em escala local, sendo que o modelo representa o efeito da quantidade de áreas abertas em escala local, independentemente do contexto em escala ampla;

Modelo D: os valores esperados da variável resposta são uma função da agregação de áreas abertas em escala local, sendo que o modelo representa o efeito da agregação de áreas abertas em escala local, independentemente do contexto em escala ampla

Modelo E: os valores esperados da variável resposta são uma função da quantidade de áreas abertas em escala local, com interceptos distintos e inclinações iguais entre as duas paisagens. Este modelo representa o efeito aditivo da quantidade de áreas abertas em escala local e do contexto em escala ampla;

Modelo F: os valores esperados da variável resposta são uma função da agregação de áreas abertas em escala local, com interceptos distintos e inclinações iguais entre as duas paisagens. Este modelo representa o efeito aditivo da agregação de áreas abertas em escala local e do contexto em escala ampla;

Modelo G: os valores esperados da variável resposta são uma função da quantidade e da agregação de áreas abertas em escala local, sendo que o modelo representa o efeito aditivo da quantidade e da agregação de áreas abertas em escala local, independentemente do contexto em escala ampla;

Modelo H: os valores esperados da variável resposta são uma função da quantidade e da agregação de áreas abertas em escala local, com interceptos distintos e inclinações iguais entre as duas paisagens. Este modelo representa o efeito aditivo da quantidade e da agregação de áreas abertas em escala local e do contexto em escala ampla;

Modelo I: os valores esperados da variável resposta são uma função da quantidade de áreas abertas em escala local, com interceptos e inclinações diferentes entre as paisagens (i.e., há interação entre as duas variáveis independentes). Neste modelo, o efeito da quantidade de áreas abertas em escala local depende do efeito do contexto em escala ampla;

Modelo J: os valores esperados da variável resposta são uma função da agregação de áreas abertas em escala local, com interceptos e inclinações diferentes entre as paisagens (i.e., há interação entre as duas variáveis independentes). Neste modelo, o efeito da agregação de áreas abertas em escala local depende do efeito do contexto em escala ampla;

Modelo K: os valores esperados da variável resposta são uma função da quantidade e da agregação de áreas abertas em escala local, com interceptos diferentes entre as paisagens, mas inclinações diferentes entre as paisagens apenas para a quantidade de áreas abertas (i.e., há interação entre quantidade de áreas abertas em escala local e contexto em escala ampla). Neste modelo, o efeito da quantidade de áreas abertas em escala local depende do contexto em escala ampla, enquanto o efeito da agregação de áreas abertas em escala local é independente do efeito do contexto em escala ampla;

Modelo L: os valores esperados da variável resposta são uma função da quantidade e da agregação de áreas abertas em escala local, com interceptos diferentes entre as paisagens, mas inclinações diferentes entre as paisagens apenas para a agregação de áreas abertas, (i.e., há interação entre agregação de áreas abertas em escala local e contexto em escala ampla). Neste modelo, o efeito da agregação de áreas abertas em escala local depende do contexto em escala ampla, enquanto o efeito da quantidade de áreas abertas em escala local é independente do efeito do contexto em escala ampla;

A riqueza foi modelada como variável normal, usando funções lineares, pois considerando o conjunto total dos dados dos 36 sítios de amostragem a variância foi menor que a média e a distribuição de resíduos de regressões contra a quantidade ou a agregação de áreas abertas em cada paisagem aproximou-se da distribuição normal (Bolker 2007). Já a abundância foi modelada como variável binomial negativa usando funções exponenciais (função de ligação log), pois a variância foi bastante superior à média e a distribuição de resíduos de regressões contra a quantidade ou a agregação de áreas abertas em cada paisagem aproximou-se da distribuição binomial negativa (Bolker 2007). Considerando-se os 36 sítios de amostragem, a correlação entre quantidade e

agregação de áreas abertas medidas em escala local foi baixa ($r = -0.400$ e $p = 0.016$) e condicionada por um dos sítios apenas, sem o qual a correlação deixa de ser significativa ($r = -0.282$ e $p = 0.100$).

Para cada modelo, foi calculado o Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc), sendo que o modelo com o menor valor de AICc foi considerado a descrição mais plausível dos dados. As diferenças nos valores de AICc ($\Delta AICc$) foram usados como estimativas da plausibilidade de cada modelo alternativo em relação ao melhor modelo, sendo considerado que um valor de $\Delta AICc \leq 2$ indica modelos igualmente plausíveis. Já o peso de evidência (Akaike weights, w_i) expressa a plausibilidade dos modelos candidatos em uma escala de 0 a 1 e se aproxima da probabilidade de cada modelo ser selecionado como o melhor em re-amostragens randômicas dos dados. Para cada variável dependente, o conjunto de modelos candidatos foi comparado por meio de seus $\Delta AICc$ e w_i (Burnham & Anderson 2002). Todas as análises foram rodadas no ambiente R, versão 2.7.0 (R Development Core Team 2008).

Resultados

Assembléia de pequenos mamíferos em cultivos agrícolas

Com um esforço de 16 dias de amostragem em cada um dos 36 sítios nas duas paisagens, foram capturados no total 1.260 indivíduos pertencentes a 21 espécies de pequenos mamíferos. Entre estes, 16 espécies e 746 indivíduos foram registrados na paisagem com menor perda de cobertura florestal (Tapiraí/ Piedade), sendo as espécies invasoras *Calomys tener* e *Oligoryzomys flavescens*, e a espécie não-restrita a biomas florestais, *Akodon montensis*, as espécies mais abundantes e bem distribuídas, que representaram 75% dos indivíduos capturados nesta paisagem (Tabela 3). Já na paisagem com maior perda de cobertura florestal (Ribeirão Grande/ Capão Bonito), foram capturadas 14 espécies e 514 indivíduos, sendo a espécie invasora *C. tener*, e as espécies não-restritas a biomas florestais *A. montensis* e *Oligoryzomys nigripes*, as espécies mais abundantes e bem distribuídas, que representaram 67% dos indivíduos capturados (Tabela 3).

As espécies restritas a biomas florestais somaram nove espécies, sendo que sete ocorreram na paisagem com menor perda de cobertura florestal (Tapiraí/ Piedade), tendo sido capturados 33 indivíduos no total, distribuídos em 14 dos 18 sítios de amostragem (Tabela 3). Já na paisagem com maior perda de cobertura florestal (Ribeirão Grande/ Capão Bonito) apenas quatro espécies restritas a biomas florestais foram capturadas, num total de sete indivíduos, distribuídos em seis dos 18 sítios de amostragem (Tabela 3). Para este grupo de espécies, analisamos apenas a riqueza e a abundância total já que o número de indivíduos capturados por espécie foi pequeno, inviabilizando a análise da abundância das espécies individualmente. Tanto a riqueza quanto a abundância total de espécies restritas a biomas florestais foi em média maior nos sítios de amostragem da paisagem com menor perda de cobertura florestal (Tapiraí/ Piedade) (Tabelas 4).

Por outro lado, as espécies não-restritas a biomas florestais somaram apenas duas espécies, sendo que ambas ocorreram nas duas paisagens estudadas, num total de 203 indivíduos distribuídos em todos os 18 sítios de amostragem na paisagem com menor perda de cobertura florestal (Tapiraí/ Piedade), e 169 indivíduos distribuídos em todos os 18 sítios de amostragem na paisagem com maior perda de cobertura florestal (Ribeirão Grande/ Capão Bonito) (Tabela 3). Por esta razão, para este grupo analisamos apenas a abundância individual de cada uma das duas espécies, que foram em média mais altas nos sítios de amostragem da paisagem com menor perda de cobertura florestal (Tapiraí/ Piedade) (Tabelas 4).

Também as espécies invasoras estiveram bem distribuídas nas duas paisagens, com indivíduos presentes em todos os 18 sítios de amostragem. Das 10 espécies invasoras, sete (510 indivíduos) ocorreram na paisagem com menor perda de cobertura florestal (Tapiraí/ Piedade), e oito (338 indivíduos) ocorreram na paisagem com maior perda de cobertura florestal (Ribeirão Grande/ Capão Bonito) (Tabela 3). Para este grupo, analisamos a riqueza, que foi em média mais alta nos sítios de amostragem da paisagem com maior perda de cobertura florestal (Ribeirão Grande/ Capão Bonito), e a abundância individual das três espécies mais comuns, *N. lasiurus* (mais alta na paisagem com maior perda de cobertura florestal), e *C. tener* e *O. flavescens* (mais altas nos sítios de amostragem da paisagem com menor perda de cobertura florestal) (Tabela 4).

Efeitos do contexto sobre a assembléia de pequenos mamíferos em áreas de cultivo agrícola

Para as espécies restritas a biomas florestais, a quantidade de florestas remanescentes em escala ampla teve uma influência primordial tanto para a riqueza quanto para a abundância total, sendo que modelos contendo apenas as variáveis em escala local estiveram poucas vezes presentes entre os modelos selecionados (Tabela 5, Fig. 3). Ambos os modelos selecionados para a riqueza de espécies restritas a biomas florestais incluem o efeito do contexto em escala ampla, sendo a riqueza maior na paisagem com menor perda de cobertura florestal. O melhor modelo incluiu apenas o efeito do contexto em escala ampla, seguido do modelo que incluiu, além desta variável, um efeito positivo da agregação de áreas abertas em escala local (Tabela 5, Fig. 3). De forma similar, para a abundância de espécies restritas a biomas florestais, foram selecionados cinco modelos, sendo que quatro incluíram efeito do contexto em escala ampla, com a abundância no geral maior na paisagem com menor perda de cobertura florestal, combinado com um efeito da quantidade (negativo) ou da agregação (positivo) de áreas abertas em escala local (Tabela 5, Fig. 3). Apenas um modelo selecionado não inclui o efeito de contexto em escala ampla, incluindo unicamente o efeito negativo da quantidade de áreas abertas em escala local (Tabela 5, Fig. 3).

Por outro lado, as espécies invasoras e não-restritas a biomas florestais responderam de forma predominante às características da paisagem em escala local, sendo que modelos que incluem

o contexto em escala ampla não foram selecionados como o melhor modelo na grande maioria dos casos (Tabela 5, Fig. 3, 4).

Para a riqueza de espécies invasoras, o melhor modelo incluiu um efeito positivo da quantidade e da agregação de áreas abertas em escala local, seguido pelo modelo que incluiu apenas o efeito positivo da quantidade de áreas abertas, e em terceiro lugar, o modelo que incluiu, além dos efeitos positivos de ambas as variáveis da escala local, um efeito do contexto em escala ampla (Tabela 5, Fig. 3). Para a abundância da espécie invasora *N. lasiurus* foram selecionados quatro modelos, todos incluindo um efeito positivo da quantidade de áreas abertas em escala local, incluindo o melhor modelo que inclui apenas esta variável (Tabela 5, Fig. 4). Os três demais modelos selecionados incluíram, além da quantidade de áreas abertas, uma combinação com agregação de áreas abertas (coeficiente positivo) e/ou contexto em escala ampla (Tabela 5, Fig. 4). Já para a abundância da espécie invasora *C. tener* foram selecionados cinco modelos como igualmente plausíveis, sendo o nulo o melhor entre eles (Tabela 5, Fig. 4). Ao contrário, para a abundância da espécie invasora *O. flavescens* foram selecionados três modelos, todos eles incluindo o efeito do contexto em escala ampla, sendo a abundância maior na paisagem com menor perda da cobertura florestal, e dois também um efeito positivo da agregação ou da agregação e da quantidade de áreas abertas em escala local (Tabela 5, Fig. 4).

Também para as duas espécies não-restritas a biomas florestais, o efeito do contexto em escala ampla foi menos importante, mas ao contrário das espécies invasoras o efeito das variáveis em escala local tendeu a ser negativo (Tabela 5, Fig. 4). Dois modelos foram selecionados para a abundância da espécie *O. nigripes*, ambos incluindo um efeito negativo da quantidade de áreas abertas em escala local, o qual representa sozinho o melhor modelo (Tabela 5, Fig. 4). Já a variação na abundância da espécie *A. montensis* foi melhor explicada pelo modelo nulo, seguido pelo modelo que incluiu apenas um efeito negativo da quantidade de áreas abertas em escala local (Tabela 5, Fig. 4).

Discussão

Assembléia de pequenos mamíferos em cultivos agrícolas

Independentemente do contexto em escala ampla em que estejam inseridos, os cultivos agrícolas estudados são dominados por espécies de pequenos mamíferos não-restritas a biomas florestais e invasoras, que apresentaram maior abundância em ambientes antropogênicos, como vem sendo observado em outros estudos (Stallings 1989; Paglia et al 1995; Stevens & Husband 1998; Feliciano et al. 2002; Gheler-Costa et al. 2002; Gheler-Costa 2006; Umetsu & Pardini 2007; Naxara 2008; Bonecker et al. 2009). É interessante notar, no entanto, que a mudança na estrutura da assembléia de pequenos mamíferos dos remanescentes de floresta para os cultivos agrícolas é muito mais drástica

na paisagem com menor perda de cobertura florestal, pois na paisagem mais desmatada, mesmo os fragmentos florestais são dominados por espécies não-restritas a biomas florestais e espécies invasoras (Bueno 2008).

Na paisagem com menor perda de cobertura florestal, os fragmentos florestais abrigam 16 espécies restritas a biomas florestais, que incluem as três espécies mais comuns, três não-restritas a esses biomas e seis invasoras (Bueno 2008), enquanto nos cultivos agrícolas observamos menos da metade das espécies restritas a biomas florestais (sete), duas não-restritas a esses biomas e sete invasoras. Já na paisagem mais desmatada, mesmo os fragmentos florestais abrigam apenas cinco espécies restritas a biomas florestais, duas não-restritas a esses biomas, que são as mais comuns, e sete invasoras (Bueno 2008), sendo os números semelhantes aos que encontramos nos cultivos agrícolas (quatro espécies restritas a biomas florestais, duas espécies não-restritas a esses biomas e oito espécies invasoras).

Esta predominância de espécies não-restritas a biomas florestais e invasoras observada na paisagem mais desmatada tanto nos fragmentos florestais como nas áreas de cultivo pode ter consequências para a saúde humana, com o aumento do risco de doenças. Não só muitas destas espécies atuam como os principais reservatórios de patógenos causadores de doenças no homem (hantavirose - Katz et al. 2001; Figueiredo et al. 2009; febres hemorrágicas - Mills et al. 1992; tripanossomose - Herrera et al. 2004; Herrera et al. 2005; leishmaniose - Oliveira et al. 2005 e esquistossomose - Rey 1993; D'Andrea et al. 2000), como um experimento recente demonstrou que a diminuição da riqueza de pequenos mamíferos leva a um aumento da prevalência de hantavírus no roedor que atua como principal reservatório do patógeno (Suzán et al. 2009).

Por outro lado, nos cultivos agrícolas da paisagem com menor perda de cobertura florestal, apesar da dominância de espécies não-restritas a biomas florestais e espécies invasoras, foram registradas várias espécies restritas a biomas florestais, mesmo que em número menor e com menor abundância em comparação aos fragmentos florestais da região. Espécies como *B. soricinus*, *D. sublineatus*, *E. russatus*, *J. pictipes*, *T. nigrita*, *M. sorex* e *S. angouya* não haviam sido registrados anteriormente em ambientes antropogênicos (Stallings 1989; Paglia et al 1995; Stevens & Husband 1998; Feliciano et al. 2002; Gheler-Costa et al. 2002; Gheler-Costa 2006; Umetsu & Pardini 2007; Naxara 2008; Bonecker et al. 2009). A comparação dos resultados que obtivemos entre as duas paisagens estudadas indica que áreas de cultivo agrícola, apesar da dissimilaridade estrutural com as florestas nativas e menor complexidade, podem abrigar espécies florestais, quando em contextos de maior quantidade de florestas. Assim, a permeabilidade da matriz de ambientes alterados em paisagens fragmentadas deve ser maior não só à medida que aumenta a similaridade estrutural entre os habitats originais e alterados (Taylor et al. 1993), mas também à medida que aumenta a heterogeneidade e a quantidade de habitat original na paisagem. Este resultado evidencia a

importância de se levar em consideração as áreas alteradas da matriz e seu potencial para o manejo da conectividade da paisagem, ainda pouco conhecido e explorado (Lindenmayer & Hobbs 2004; Pardini et al. 2009).

Efeitos do contexto sobre a assembléia de pequenos mamíferos em áreas de cultivo agrícola

Ao contrário do esperado, a importância do contexto em que estão inseridos cultivos agrícolas não foi sempre maior quando se consideram escalas maiores. A resposta ao contexto em escala espacial ampla diferiu entre as espécies restritas a biomas florestais, que responderam à quantidade de floresta remanescente em escala ampla, em comparação às espécies não-restritas a estes biomas e as espécies invasoras, para as quais o contexto em escala espacial maior teve pouca influência. Uma vez que diferentes grupos de pequenos mamíferos apresentam tamanho corporal semelhante e consequentemente potencial de dispersão semelhante (Sutherland et al. 2000), estes resultados indicam que os padrões de distribuição observados refletem processos populacionais que dependem dos requerimentos de habitat destes grupos de espécies.

Assim, de acordo com as expectativas, o contexto em escala ampla foi um fator determinante para a distribuição de espécies restritas a biomas florestais em cultivos agrícolas, que foram mais comuns e bem distribuídas na paisagem com menor perda de cobertura florestal. Estes resultados indicam que o manejo em escala local deve surtir pouco ou nenhum efeito para a persistência ou uso de áreas agrícolas por espécies mais exigentes. De fato, outros estudos sugerem através de revisões bibliográficas (Benton et al. 2003; Tschamntke et al. 2005) ou modelos teóricos (Fischer et al. 2006) que o manejo da biodiversidade em áreas agrícolas deveria incluir escalas espaciais amplas, considerando paisagens agrícolas como ecossistemas funcionais formados por componentes naturais, semi-naturais e manejados para agricultura que interagem, ao invés de focar isoladamente os diferentes componentes (Norris 2008).

A resposta das espécies restritas a biomas florestais presentes nas áreas de agricultura à quantidade de floresta remanescente em escala ampla observada neste estudo é condizente com o padrão encontrado em fragmentos de vegetação nativa, onde a distribuição das espécies é fortemente influenciada pela quantidade total de vegetação nativa na escala da paisagem (Radford et al. 2005; Bueno 2008; Lindenmayer et al. 2008). No entanto, poucos estudos focaram a amostragem de áreas agrícolas, considerando escalas amplas e vários sítios de amostragem por paisagem (mas veja Faria et al. 2007), sendo que alguns incluíram escalas relativamente pequenas comparáveis à escala local abordada neste estudo (Jonsen & Fahrig 1997; Chamberlain et al. 1999; Holland & Fahrig 2000; Freemark & Kirk 2001). A maioria destes estudos consideraram mais de uma escala espacial (Weibull et al. 2000; Robinson et al. 2001; Weibull et al. 2003; Weibull & Östman 2003; Clough et al. 2005; Roschewitz et al. 2005; Schmidt et al. 2005; Holzschuh et al.

2007; Gardiner et al. 2009), mas não amostraram mais de um sítio por paisagem, ou não explicitaram qual o aspecto da paisagem estava variando na maior escala de análise. De forma geral, os estudos que incluíram análises em escala mais ampla mostram que fatores como a porcentagem de habitats remanescentes, ou a diversidade de coberturas de solo, foram relacionados positivamente com a abundância ou com medidas de diversidade, para grupos de invertebrados em campos de cereais em países temperados (Weibull et al. 2000; Schmidt et al. 2005), e para grupos de vertebrados e samambaias em sistema agroflorestal nos trópicos (Faria et al. 2007). No entanto, nenhum destes trabalhos considerou as diferenças de requerimento de habitat entre as espécies das assembléias estudadas (mas veja Gardiner et al. 2009) ou amostrou também os remanescentes de vegetação nativa. A existência de uma amostragem de pequenos mamíferos nos fragmentos das mesmas paisagens aqui abordadas (Bueno 2008) e a definição a priori de grupos de espécies com diferentes requerimentos de habitat nos permite concluir que a importância da quantidade de florestas remanescentes em escala espacial ampla para a diversidade de espécies mais exigentes em áreas de cultivo agrícola está intimamente relacionada à diversidade nos fragmentos de floresta nativa.

Já a distribuição de espécies invasoras e de espécies não-restritas aos biomas florestais nas áreas de cultivo agrícola foi de maneira geral mais influenciada pelo contexto em escala local. Para essas espécies, as florestas não são habitat de qualidade, ou não são o único habitat, já que trabalhos prévios mostram que as espécies não-restritas a biomas florestais usam todos os ambientes de paisagens fragmentadas (Umetsu & Pardini 2007; Naxara 2008), enquanto espécies invasoras ocupam apenas ambientes abertos antropogênicos, sendo raramente encontradas em florestas (Pardini et al. 2005; Umetsu & Pardini 2007; Bueno 2008; Umetsu et al. 2008). Assim, no caso destas espécies, ao contrário das espécies restritas a biomas florestais, as duas paisagens estudadas apresentam grande quantidade de habitat preferencial disponível, que se encontra bastante conectado, o que pode explicar porque neste estudo não observamos efeito do contexto em escalas amplas para estas espécies. Estudos futuros devem incluir paisagens com menor quantidade de áreas abertas antropogênicas para verificar se nesta situação estas espécies generalistas, ou as que preferem ambientes abertos, seriam de fato menos abundantes e bem distribuídas em cultivos agrícolas. Um estudo em área muito florestada da Amazônia que incluiu amostragem em áreas abertas antropogênicas de fato indica que espécies invasoras de outros biomas não estão presentes nesta situação (Malcolm 1991, 1995, 1997; Gascon et al. 1999).

Na escala local, tanto a riqueza de espécies invasoras e a abundância da espécie invasora *N. lasiurus*, uma das espécies que atuam com reservatório de hantavírus que causa a doença no homem (Katz et al. 2001; Figueiredo et al. 2009), aumentam com o aumento não só da quantidade, mas também da agregação de áreas abertas (i.e. diminuição da heterogeneidade em escala local). Dada a

expansão da agricultura prevista para os próximos anos, a densidade populacional de espécies invasoras deverá aumentar sensivelmente, elevando o potencial de impactos negativos destes roedores como pestes agrícolas (Rodríguez 1993; Stenseth et al. 2003; Meerburg et al. 2008), e reservatórios de doenças que afetam a população humana (hantavirose - Katz et al. 2001; Figueiredo et al. 2009; febres hemorrágicas -Mills et al. 1992; tripanossomose- Herrera et al. 2004; Herrera et al. 2005; leishmaniose - Oliveira et al. 2005 e esquistossomose - Rey 1993; D'Andrea et al. 2000). Os resultados deste estudo mostram que o controle das populações de espécies invasoras deve ser focado em escalas locais, com a manutenção ou restauração de outros habitats e aumento da heterogeneidade na vizinhança das plantações, pelo menos em paisagens onde as áreas abertas ou antropogênicas já perfaçam a maior parte da paisagem. De fato, estudos recentes com enfoque em escalas locais de menos de 1 km ou considerando localmente as densidades de espécies de vetores ou reservatórios de doenças têm indicado que a manutenção da biodiversidade e da cobertura vegetal remanescente diminui a chance de invasões biológica, evitando a proliferação de roedores invasores ou outros vertebrados vetores de agentes patogênicos e a incidência de doenças (Langlois et al. 2001; Ostfeld & LoGiudice 2003; Goodin et al. 2006; Keesing et al. 2006; Suzán et al. 2009).

Já entre as espécies não-restritas a biomas florestais, a influência da escala local foi observada no sentido contrário, isto é de diminuição da abundância com o aumento da quantidade de áreas abertas, principalmente para a espécie *O. nigripes*. Estas espécies, apesar de ocuparem praticamente todos os habitats disponíveis em paisagens fragmentadas, tendem a ser mais comuns naqueles ambientes com grau de perturbação intermediária, como pequenos fragmentos, bordas de florestas, corredores ripários, estádios iniciais de regeneração, do que em matas bem preservadas ou ambientes abertos antropogênicos (Pardini et al. 2005, Umetsu & Pardini 2007, Naxara 2008). São também mais comuns em média em fragmentos de paisagens com menor cobertura florestal remanescente (Bueno 2008). A distribuição dessas espécies entre fragmentos de mata é grandemente influenciada pela qualidade e quantidade dos ambientes alterados do entorno, ao contrário de espécies mais exigentes, para as quais a qualidade da matriz não ajuda a prever a distribuição entre os remanescentes nativos (capítulo 2).

Por último, este estudo também permitiu avaliar se efeitos das características da paisagem na escala local sobre a distribuição das espécies em áreas agrícolas dependem das características da paisagem em escala mais ampla (Andrén 1994). Não encontramos evidências fortes para essa dependência, já que em apenas dois casos modelos que incluem a interação entre contexto da paisagem e quantidade ou agregação de áreas abertas na escala local estiveram entre os modelos selecionados, em ambos os casos com pesos de evidência relativamente baixos. Em um estudo em remanescentes florestais que inclui as mesmas paisagens por nós estudadas (Bueno 2008), o efeito

de fatores locais (tamanho do fragmento) foi influenciado fortemente pelo contexto da paisagem (quantidade de habitat remanescente), porém apenas para as espécies restritas a biomas florestais. Para estas espécies especialistas de florestas, as paisagens estudadas apresentam porcentagem total de habitat remanescente (florestas) acima, próximo e abaixo do limiar proposto por Andrén (1994, i.e. 30%), a partir do qual os atributos locais dos fragmentos passariam a ter importância para a distribuição das espécies. Já para as espécies invasoras ou não-restritas a biomas florestais, que dominaram as áreas agrícolas estudadas, a porcentagem de habitat (áreas abertas ou áreas abertas mais florestas, respectivamente) está acima de tal limiar em ambas as paisagens estudadas. Portanto é possível que, com a inclusão de paisagens com pequena proporção de ambientes antropogênicos abertos, se observe uma interação da influência do contexto em que cultivos agrícolas se encontram entre diferentes escalas espaciais.

Implicações para a conservação

As atividades agrícolas são os principais agentes modificadores dos ambientes nativos, causando direta ou indiretamente os maiores impactos globais à biodiversidade (Balmford et al. 2005; Green et al. 2005). No entanto, o manejo da biodiversidade deve ser acoplado à produtividade agrícola, para a manutenção de benefícios proporcionados pelos serviços ambientais, essenciais para a produção de alimentos e matérias-primas (Benton et al. 2003; Tscharntke et al. 2005; Norris 2008). Dada a importância do contexto de quantidade de florestas na paisagem demonstrada neste estudo para a distribuição das espécies de pequenos mamíferos mais exigentes e a consequente influência de escalas mais amplas sobre a biodiversidade de sistemas agrícolas, sugerimos que seja fundamental considerar escalas espaciais amplas na avaliação da eficácia de sistemas alternativos, como agricultura orgânica ou sistema agroflorestal, em relação à agricultura convencional. Ou seja, o debate que hoje existe sobre a melhor estratégia para aliar aumento da produção agrícola e conservação da biodiversidade deve ser ampliado e precisaria considerar (a) que o valor tanto de habitats nativos quanto agrícolas varia amplamente entre as espécies, e (b) para as espécies mais exigentes e especializadas nos habitats nativos, não só o tipo de agricultura implantada localmente (Schulze et al. 2004; Harvey et al. 2006; revisões em Bengtsson et al. 2005, Hole et al. 2005 e Tscharntke et al. 2005), mas também o contexto da paisagem onde estes estão inseridos, são fundamentais. O uso de áreas agrícolas por essas espécies mais exigentes em termos de habitat depende da manutenção de áreas-fonte na paisagem. Onde estas estão presentes, mesmo áreas de agricultura convencional podem ser usadas por espécies exigentes, potencialmente contribuindo para a conectividade de paisagens fragmentadas, e para serviços ambientais, como a diminuição da prevalência de patógenos causadores de doenças no homem nas espécies generalistas, que comumente funcionam como principais reservatórios.

Já quanto ao controle de espécies invasoras em áreas agrícolas, os nossos resultados sugerem que o manejo na escala local, focando na heterogeneidade da vizinhança das plantações e evitando plantações extensas, seria o mais eficaz, pelo menos em paisagens onde as áreas abertas ou antropogênicas já perfaçam a maior parte da paisagem. Este manejo mais local é fundamental já que muitas destas espécies atuam como vetores ou reservatório de patógenos causadores de doenças no homem (Katz et al. 2001; Suzuki et al 2004; Figueiredo et al. 2009; Owen et al 2010) ou pestes na agricultura (Rodríguez 1993; Stenseth et al. 2003; Meerburg et al. 2008).

Referências bibliográficas

- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. - *Oikos* 71: 355-366.
- Balmford, A., Green, R. E., & Scharlemann, J. P. W. 2005. Sparing land for nature: exploring the potential impact of changes in agricultural yield on the area needed for crop production. - *Global Change Biology* 11: 1594-1605.
- Bennett, A. F., Radford, J. Q. & Haslem, A. 2006. Properties of land mosaic: implications for nature conservation in agricultural environments. - *Biological Conservation* 133: 250-264.
- Bengtsson, J., Angelstam, P., Elmquist, T., Emanuelsson, U., Forbes, C., Ihse, M., Moberg, F. & Nyström, M. 2003. Reserves, resilience and dynamic landscapes. - *Ambio* 32: 389-396.
- Bengtsson, J., Ahnström, J. & Weibull, A.-C. 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. - *Journal of Applied Ecology* 42: 261-269.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. & Wilson, J. D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? - *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Bolker, B. 2007. *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press.
- Bonecker, S. T., Portugal, L. G., Costa-Neto, S. F. & Gentile, R. 2009. A long term study of small mammal populations in a Brazilian agricultural landscape. - *Mammalian Biology*: 467-477.
- Brewer, S. W. & Rejmanek, M. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. - *Journal of Vegetation Science* 10: 165-174.
- Bueno, A. A. 2008. Pequenos mamíferos da Mata Atlântica do Planalto Atlântico Paulista: uma avaliação da ameaça de extinção e da resposta a alterações no contexto e tamanho dos remanescentes. Tese de doutorado. Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. 2002. *Model selection and multi-model inference*. Springer.
- Carmignotto, A. P. 2004. Pequenos mamíferos terrestres do bioma Cerrado: padrões faunísticos locais e regionais. Tese de doutorado. Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.

- Castro, E. B. V. & Fernandez, F. A. S. 2004. Determinants of differential extinction vulnerabilities of small mammals in Atlantic forest fragments in Brazil. - *Biological Conservation* 119: 73-80.
- Cepagri 2010. CEPAGRI - Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura. <www.cpa.unicamp.br>. Acessado em maio de 2010.
- Chamberlain, D. E., Wilson, A. M., Browne, S. J. & Vickery J. A. 1999. Effects of habitat type and management on the abundance of skylarks in the breeding season. - *Journal of Applied Ecology* 36: 856-870.
- Chazdon, R. L., Harvey, C. A., Komar, O., Griffith, D. M., Ferguson, B. G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M. & Philpott, S. M. 2009. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. - *Biotropica* 41: 142-153.
- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D. & Tschamntke, T. 2005. Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. - *Journal of Biogeography* 32: 2007-2014.
- D'Andrea, P. S., Maroja, L. S., Gentile, R., Cerqueira, R., Maldonado Jr., A. & Rey, L. 2000. The parasitism of *Schistosoma mansoni* (Digenea – Trematoda) in a naturally infected population of water rats, *Nectomys squamipes* (Rodentia– Sigmodontinae) in Brazil. - *Parasitology* 120: 573-582.
- DeFries, R., Hansen, A., Newton, A. C. & Hansen, M. C. 2005. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. - *Ecological Applications* 15: 19-26.
- Ewers, R. M., Scharlemann, J. P. W., Balmford, A. & Green, R. E. 2009. Do increases in agricultural yield spare land for nature? - *Global Change Biology* 15: 1716-1726.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. - *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 34: 487-515.
- Faria, D., Paciencia, M. L. B., Dixo, M., Laps, R. R. & Baumgarten, J., 2007. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. - *Biodiversity and Conservation* 16: 2335-2357.
- Feliciano, B. R., Fernandez, F. A. S., Freitas, D. & Figueiredo, M. S. L. 2002. Population dynamics of small rodents in a grassland between fragments of Atlantic Forest in southeastern Brazil. - *Mammalian Biology* 67: 304-314.
- Figueiredo, L. T. M., Moreli, M. L., Sousa, R. L. M., Borges, A. A., Figueiredo, G. G., Machado, A. M., Bisordi, I., Nagasse-Sugahara, T. K., Suzuki, A., Pereira, L. E., Souza, R. P., Souza, L. T. M., Braconi, C. T., Harsi, C. M., Zanotto, P. M. A., & the Viral Diversity Genetic

- Network Consortium. 2009. Hantavirus pulmonary syndrome, Central Plateau, Southeastern, and Southern Brazil. - *Emerging Infectious Diseases* 15: 561-567.
- Fischer, J., Lindenmayer D. B. & Manning A. D. 2006. Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. - *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 80-86.
- Fischer, J., Brosi, B., Daily, G. C., Ehrlich, P. R., Goldman, R., Goldstein, J., Lindenmayer, D. B., Manning, A. D., Mooney, H. A., Pejchar, L., Ranganathan, J. & Tallis, H. 2008. Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? - *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 380-385.
- Fonseca, G. A. B., Herrmann, G., Leite, Y. L. R., Mittermeier, R. A., Rylands, A. B. & Patton, J. L. 1996. Lista anotada dos mamíferos do Brasil. - *Occasional Papers in Conservation Biology* 4: 1-38.
- Freemark, K. E. & Kirk, D. A. 2001. Birds on organic and conventional farms in Ontario: partitioning effects of habitat and practices on species composition and abundance. - *Biological Conservation* 101: 337-350.
- Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G. E. & DiFonzo, C. D. 2009. Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. - *Diversity and Distributions* 15: 554-564.
- Gascon, C., Lovejoy, T. E., Bierregaard, R. O., Malcolm, J. R., Stouffer, P. C., Vasconcelos, H. L., Laurance, W. F., Zimmerman, B., Tocher, M., & Borges, S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. - *Biological Conservation* 91: 223-229.
- Gheler-Costa, C., Verdade, L. M. & Almeida, A. F. 2002. Mamíferos não-voadores do campus Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, Brasil. - *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 203-214.
- Gheler-Costa, C. 2006. Distribuição e abundância de pequenos mamíferos em relação à paisagem da Bacia do Rio Passa-Cinco, São Paulo, Brasil. Tese de doutorado. Ecologia de Agroecossistemas, Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, São Paulo.
- Gonçalves, P. R. & Oliveira, J. 2004. Morphological and genetic variation between two sympatric forms of *Oxymycterus* (Rodentia: Sigmodontinae): an evaluation of hypotheses of differentiation within the genus. - *Journal of Mammalogy* 85: 148-161.
- Goodin, D. G., Koch, D. E., Owen, R. D., Chu, Y. K., Hutchinson, J. M. S. & Jonsson, C. B. 2006. Land cover associated with hantavirus presence in Paraguay. - *Global Ecology and Biogeography* 15: 519-527.

- Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. P. W. & Balmford, A. 2005. Farming and the fate of wild nature. - *Science* 307: 550-555.
- Harvey, C. A., Gonzalez, J. & Somarriba, E. 2006. Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. - *Biodiversity and Conservation* 15: 555-585.
- Herrera, H M., Dávila, A M. R., Norek, A., Abreu, U. G., Souza, S. S., D'Andrea, P. S. & Jansen, A M. 2004. Enzootiology of *Tripanosoma evansi* in Pantanal, Brazil. - *Veterinary Parasitology* 125: 263-275.
- Herrera, L., D'Andrea, P. S., Xavier, S. C. C., Mangia, R H., Fernández, O. & Jansen, A. M. 2005. *Tripanosoma cruzi* infection in wild mammals of the National Park “Serra da Capibara” and its surroundings (Piauí, Brazil), an area endemic for Chagas Disease. – *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 99: 379-388.
- Hole, D. G., Perkins, A. J., Wilson, J. D., Alexander, I. H., Grice, P. V. & Evans, A. D. 2005. Does organic farming benefit biodiversity? - *Biological Conservation* 122: 113-130.
- Holland, J. & Fahrig, L. 2000. Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 78: 115-122.
- Holtschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. & Tschardtke, T. 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. - *Journal of Applied Ecology* 44: 41-49.
- Janos, D. P., Sahley, C. T. & Emmons, L. H. 1995. Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. - *Ecology* 76: 1852-1858.
- Jonsen, I. D. & Fahrig, L. 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. - *Landscape Ecology* 12: 185-197.
- Katz, G., Williams, R. J., Burt, M. S., Souza, L. T. M., Pereira, L. E., Mills, J. N., Suzuki, A., Ferreira, I. B., Souza, R. P., Alves, V. A. F., Bravo, J. S., Yates, T. L., Meyer, R., Shieh, W., Ksiazek, T. G., Zaki, S. R., Khan, A. S. & Peters, C. J. 2001. Hantavirus pulmonary syndrome in the State of São Paulo, Brazil, 1993-1998. - *Vector Borne and Zoonotic Diseases* 1: 181-190.
- Keesing, F., Holt, R. D. & Ostfeld, R. S. 2006. Effects of species diversity on disease risk. - *Ecology Letters* 9: 485-498.
- Kleijn, D. & Sutherland, W. J. 2003. How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? - *Journal of Applied Ecology* 40: 947-969.
- Krebs, J. R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B. & Siriwardena, G. M. 1999. The second silent spring? - *Nature* 400: 611-612.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia*. Ed. Fondo Cultura Económica. Mexico City.

- Langlois, J. P., Fahrig, L., Merriam, G. & Artsob, H. 2001. Landscape structure influences continental distribution of hantavirus in deer mice. - *Landscape Ecology* 16: 255-266.
- Lindenmayer, D. B., & Hobbs, R. J. 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests – a review. - *Biological Conservation* 119: 151-168.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R. J., Montague-Drake, R.; Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M., Cale, P., Calhoun, A., Cramer, V., Cullen, P., Driscoll, D., Fahrig, L., Fischer, J., Franklin, J., Haila, Y., Hunter, M., Gibbons, P., Lake, S., Luck, G., MacGregor, C., McIntyre, S., Nally, R. M., Manning, A., Miller, J., Mooney, H., Noss, R., Possingham, H., Saunders, D., Schmiegelow, F., Scott, M., Simberloff, D., Sisk, T., Tabor, G., Walker, B., Wiens, J., Woinarski, J. & Zavaleta, E. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. - *Ecology Letters* 11: 78-91.
- Malcolm, J. R. 1991. The small mammals of Amazon forest fragments: pattern and process. Ph.D. Dissertation. University of Florida. Gainesville, Florida.
- Malcolm, J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. In: Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. (eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, pp. 179-197.
- Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. In: Laurance, W. F. & Bierregaard, R. O. (eds.), *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, pp. 207-221.
- Marinho-Filho, J., Rodrigues, F. H. G. & Juarez, K. M. 2002. The Cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history. In: Oliveira, P. S. & Marquis, R. J., (eds), *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, pp. 266-286.
- McGarigal, K. & Marks, B. J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA Forest Service General Technical Report PNW-351, <<http://www.umass.edu/landeco/pubs/pubs.html#fragstats>>.
- Meerburg, B. G, Brom, F. W. A. & Kijlstra, A. 2008. The ethics of rodent control. - *Pest Management Science* 64: 1205-1211.
- Mills, J. N., Yates, T. L., Childs, J. E., Parmenter, R. R., Ksiazek, T. G., Rollin, P. E. & Peters, C. J. 1992. A longitudinal study of Jnin virus activity in the rodent reservoir of Argentine hemorrhagic fever. - *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 47: 749-763.
- Naxara, L. 2008. Importncia dos corredores riprios para a fauna – pequenos mamferos em manchas de floresta, matriz do entorno e elementos lineares em uma paisagem fragmentada de Mata Atlntica. Dissertao de mestrado. Departamento de Ecologia, Instituto de Biocincias, Universidade de So Paulo. So Paulo.

- Naxara, L., Pinotti, B. T. & Pardini, R. 2009. Seasonal microhabitat selection by terrestrial rodents in an old-growth Atlantic Forest. - *Journal of Mammalogy* 90: 404-415.
- Neel, M. C., McGarigal, K. & Cushman, S. A. 2004. Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. - *Landscape Ecology* 19: 435-455.
- Norris, K. 2008. Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks. - *Conservation Letters* 1: 2-11.
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. - *Biotropica* 32: 793-810.
- Oliveira, F. S., Pimez, C., Pires, M. Q., Brazil, R. P. & Pacheco, R. S. 2005. PCR-based diagnosis for detection of *Leishmania* in skin and blood of rodents from an endemic area of cutaneous and visceral leishmaniasis in Brazil. *Veterinary Parasitology* 129: 219-227.
- Oliveira Filho, F. J. B. & Metzger, J. P. 2006. Thresholds in landscape structure for three common deforestation patterns in the Brazilian Amazon. - *Landscape Ecology* 21: 1061-1073.
- Ostfeld, R. S. & LoGiudice, K. 2003. Community disassembly, biodiversity loss, and the erosion of an ecosystem service. - *Ecology* 84: 1421-1427.
- Owen, R. D., Goodin, D. G., Koch, D. E., Chu, Y. & Jonsson, C. B. 2010. Spatiotemporal variation in *Akodon montensis* (Cricetidae: Sigmodontinae) and hantaviral seroprevalence in a subtropical forest ecosystem. - *Journal of Mammalogy* 91: 467-481.
- Paglia, A. P., Marco, P., Costa, F. M., Pereira, R. F. & Lessa, G. 1995. Heterogeneidade estrutural e diversidade de pequenos mamíferos em um fragmento de mata secundária de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 12: 67-79.
- Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. - *Biodiversity and Conservation* 13: 2567-2586.
- Pardini, R., Souza, S. M., Braga-Neto, R. & Metzger, J. P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. - *Biological Conservation* 124: 253-266.
- Pardini, R. & Umetsu, F. 2006. Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande - distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. - *Biota Neotropica* 6: <<http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn01006022006>>.
- Pardini, R., Faria, D., Accacio, G. M., Laps, R. R., Mariano, E., Paciencia, M. L. B., Dixo, M. & Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining biodiversity in the Atlantic forest: A multi-taxa conservation assessment of an agro-forestry mosaic in southern Bahia. - *Biological Conservation* 142: 1178-1190.

- Percequillo, A. R. 2003. Sistemática das espécies sul-americanas do gênero *Oryzomys* Baird, 1858 (Muroidea, Sigmodontinae). Tese de doutorado. Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Pinto, L. P. & Brito, M. C. W. 2005. Dinâmica da perda da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira: uma introdução. In: Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (eds.), Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas. Fundação SOS Mata Atlântica, Conservação Internacional, pp. 27-30.
- Ponçano, W. L., Carneiro, C. D. R., Bistrichi, C. A., Almeida, F. F. M. & Prandini, F. L. 1981. Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo (IPT, Monografias, 5). Escala: 1:1 000 000. IPT.
- Prober, S. M. & Smith, F. P. 2009. Enhancing biodiversity persistence in intensively used agricultural landscapes: a synthesis of 30 years of research in the Western Australian wheatbelt. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 132: 173-191.
- Püttker, T., Pardini, R., Meyer-Lucht, Y. & Sommer, S. 2008. Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. - *BMC Ecology* 8:< <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/8/9>>.
- Queirolo, D. 2009. Diversidade e padrões de distribuição de mamíferos dos Pampas do Uruguai e Brasil. Tese de doutorado. Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Radford, J. Q., Bennett, A. F. & Cheers, G. J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. - *Biological Conservation* 124: 317-337.
- R Development Core Team. 2008. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena, Áustria, <<http://www.R-project.org>>
- Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. P. 2006. Mamíferos do Brasil.
- Rey, L. 1993. Non-human vertebrate hosts of *Schistosoma mansoni* transmission in Brazil. - *Research and Reviews in Parasitology* 53: 13-25.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. - *Biological Conservation* 142: 1141-1153.
- Robinson, R. A., Wilson, J. D. & Crick, H. Q. P. 2001. The importance of arable habitat for farmland birds in grassland landscapes. - *Journal of Applied Ecology* 38: 1059-1069.
- Rodríguez, J. E. 1993. Roedores plaga: un problema permanente en América Latina y el Caribe. FAO, Oficina Regional para América Latina y el Caribe.

- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardtke, T. & Thies, C. 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. - *Journal of Applied Ecology* 42: 873-882.
- Ross, J. L. S. & Moroz, I. C. 1997. Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo: escala 1:500.000. FFLCH-USP, IPT e FAPESP, São Paulo.
- Rudel, T. K., Schneider, L., Uriarte, M., Turner, B. L. II, DeFries, R., Lawrence, D., Geoghegan, J., Hecht, S., Ickowitz, A., Lambin, E. F., Birkenholtz, T., Baptista, S. & Grau, R. 2009. Agricultural intensification and changes in cultivated areas, 1970–2005. - *PNAS* 106: 20675-20680.
- Schmidt, M. H., Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. - *Journal of Applied Ecology* 42: 281-287.
- Schulze, C. H., Waltert, M., Kessler, P. J. A., Pitopang, R., Shahabuddin, Veddeler, D., Mühlenberg, M., Gradstein, S. R., Leuschner, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. - *Ecological Applications* 14: 1321-1333.
- Soares-Filho, B. S., Nepstad, D. C., Curran, L. M., Cerqueira, G. C., Garcia, R. A., Ramos, C. A., Voll, E., McDonald, A., Lefebvre, P. & Schlesinger, P. 2006. Modelling conservation in the Amazon basin. - *Nature* 440:520-523.
- Stallings, J. R. 1989. Small mammal inventories in an eastern Brazilian park. - *Bulletin Florida State Museum, Biological Sciences* 34: 153-200.
- Stenseth, N. C., Leirs, H., Skonhøft, A., Davis, S. A., Pech, R. P., Andreassen, H. P., Singleton, G. R., Lima, M., Machang'u, R. S., Makundi, R. H., Zhang, Z., Brown, P. R., Shi, D. & Wan, X. 2003. Mice, rats, and people: the bio-economics of agricultural rodent pests. - *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 367-375.
- Stevens, S. M. & Husband, T. P. 1998. The influence of edge on small mammals: evidence for Brazilian Atlantic forest fragments. - *Biological Conservation* 85: 1-8.
- Sutherland, G. D., Harestad, A. S., Price, K., & Lertzman, K. P. 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology* 4: 16.
- Suzán, G., Marcé, E., Giermakowski, J. T., Mills, J. N., Ceballos, G., Ostfeld, R. S., Armién, B., Pascale, J. M. & Yates, T. L. 2009. Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased hantavirus prevalence. - *PLoS ONE* 4: e5461. doi:10.1371/journal.pone.0005461.

- Suzuki, A., Bisordi, I., Levis, S., Garcia, J., Pereira, L. E., Souza, R. P., Sugahara, T. K. N., Pini, N., Enria, D. & Souza, L. T. M.. 2004. Identifying rodent hantavirus reservoirs, Brazil. - *Emerging Infectious Diseases* 10: 2127-2134.
- Taylor, P. D. L., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. - *Oikos* 86: 571-573.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A. Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. - *Science* 292: 281-284.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. - *Ecology Letters* 8: 857-874.
- Umetsu, F., Naxara, L. & Pardini, R. 2006. Evaluating the efficiency of pitfall traps for sampling small mammals in the Neotropics. - *Journal of Mammalogy* 87: 757-765.
- Umetsu, F. & Pardini, R. 2007. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats - evaluating matrix quality in an Atlantic Forest landscape. - *Landscape Ecology* 22: 517-530.
- Vandermeer, J. & Perfecto, I. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. - *Conservation Biology* 21: 274-277.
- Vieira, E. M., Pizo, M. A. & Izar, P. 2003. Fruit and seed exploitation by small rodents of the Brazilian Atlantic forest. - *Mammalia* 67: 533-539.
- Voss, R. S., Lunde, D. P. & Jansa, S. A. 2005. On the contents of *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small didelphid marsupials. - *American Museum Novitates* 3482: 1-34.
- Weibull, A.-C., Bengtsson, J., & Nohlgren, E. 2000. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. - *Ecography* 23: 743-750.
- Weibull, A. -C. & Östman, Ö. 2003. Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat, and farm management. - *Basic and Applied Ecology* 4: 349-361.
- Weibull, A.-C., Östman, Ö. & Granquist, Å. 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. - *Biodiversity and Conservation* 12: 1335-1355.
- Zavaleta, E. & Pasari, J. R. 2007. Managing landscapes for vulnerable, invasive and disease species In: Lindenmayer, D. B. & Hobbs, R. J., (eds), *Managing and designing landscapes for conservation: moving from perspectives to principles*. Blackwell Publishing, pp. 310-328.

Tabela 1. Tipos de cultivo agrícola em cada um dos 36 sítios de amostragens nas duas paisagens de estudo em Tapiraí/ Piedade e Ribeirão Grande/ Capão Bonito, São Paulo.

Tapiraí/ Piedade		Ribeirão Grande/ Capão Bonito	
Sítio	Cultivo	Sítio	Cultivo
Keko	abobrinha	Linhão	milho
Prestes	abobrinha - pimenta	Antena	milho
Caqui	caqui	Pedro	milho
Celso	couve	Taboal	milho
André	inhame	Roque	milho
Lauro Garcia	inhame	Pereira	milho
Tonho	inhame	Adir	milho
Rosa	inhame	Uria	milho
Aílton	inhame	Portão	milho
Divino	inhame	Paulino	milho
Luana	inhame	Valter	milho - abobrinha
Gilda	inhame - abobrinha	Adriano	milho - banana
Osvaldo	inhame - batata	Pascoal	milho - cana
Márcio	milho	Bicicleta	milho - mandioca
Fazenda	milho	Sede	milho - soja
Cristina	milho	Luis	pimentão
Fukuda	milho - beterraba	Diogo	soja
Miguel	milho - mandioca - feijão	Mauri	tomate - vagem

Tabela 2. Modelos candidatos representando as relações entre riqueza ou abundância de pequenos mamíferos em áreas de cultivo agrícola (eixo y) e quantidade ou agregação de áreas abertas em escala local (eixo x) em paisagens com diferentes quantidades de floresta nativa remanescente (retas distintas).

Código	Escala local		Escala ampla	Interação entre escalas		Esquema
	Quantidade de áreas abertas	Agregação de áreas abertas		Quantidade de áreas abertas	Agregação de áreas abertas	
A
B			Sim
C	Sim
D		Sim
E	Sim		Sim
F		Sim	Sim
G	Sim	Sim				Sem gráfico
H	Sim	Sim	Sim			Sem gráfico
I	Sim		Sim	Sim
J		Sim	Sim		Sim
K	Sim	Sim	Sim	Sim	Não	Sem gráfico
L	Sim	Sim	Sim		Sim	Sem gráfico

Tabela 3. Número de indivíduos capturados e número de sítios (entre parênteses) em que ocorreram as espécie de pequenos mamíferos em Tapiraí/ Piedade (menor perda de cobertura florestal) e Ribeirão Grande/ Capão Bonito (maior perda de cobertura florestal), São Paulo.

	Menor perda de cobertura florestal	Maior perda de cobertura florestal	Total
Espécies restritas a biomas florestais			
<i>Thaptomys nigrita</i>	15 (4)		15 (4)
<i>Brucepattersonius soricinus</i>	8 (6)		8 (6)
<i>Sooretamys angouya</i>	4 (3)	1 (1)	5 (4)
<i>Juliomys pictipes</i>	3 (3)	2 (2)	5 (5)
<i>Delomys sublineatus</i>	1 (1)		1 (1)
<i>Monodelphis sorex</i>	1 (1)		1 (1)
<i>Euryoryzomys russatus</i>	1 (1)		1 (1)
<i>Gracilinanus microtarsus</i>		3 (3)	3 (3)
<i>Didelphis aurita</i>		1 (1)	1 (1)
Riqueza	7	4	9
Abundância total	33 (14)	7 (6)	40 (20)
Espécies invasoras			
<i>Calomys tener</i>	252 (15)	177 (18)	429 (33)
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	200 (17)	58 (16)	258 (33)
<i>Necomys lasiurus</i>	41 (10)	76 (15)	117 (25)
<i>Bibimys labiosus</i>	7 (4)	4 (4)	11 (8)
<i>Oxymycterus cf. judex</i>	5 (4)		5 (4)
<i>Cryptomys cf. guahybae</i>	4 (3)	2 (2)	6 (5)
<i>Rattus rattus</i>	1 (1)		1 (1)
<i>Mus musculus</i>		10 (7)	10 (7)
<i>Monodelphis kunsii</i>		6 (3)	6 (3)
<i>Oxymycterus delator</i>		5 (4)	5 (4)
Riqueza	7	8	10
Abundância total	510 (18)	338 (18)	848 (36)
Espécies não-restritas a biomas florestais			
<i>Akodon montensis</i>	107 (18)	92 (15)	199 (33)
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	96 (17)	77 (16)	173 (33)
Riqueza	2	2	2
Abundância total	203 (18)	169 (18)	372 (36)

Tabela 4. Média (X) e desvio-padrão (DP) entre os sítios de amostragem da riqueza e abundância total dos três grupos de espécies de pequenos mamíferos e da abundância das cinco espécies mais comuns em Tapiraí/ Piedade (menor perda de cobertura florestal) e Ribeirão Grande/ Capão Bonito (maior perda de cobertura florestal), São Paulo.

	Menor perda de cobertura florestal		Maior perda de cobertura florestal	
	X	DP	X	DP
Riqueza de espécies restritas a biomas florestais	1.06	0.80	0.39	0.61
Abundância total de espécies restritas a biomas florestais	1.83	3.15	0.39	0.61
Riqueza de espécies invasoras	3.00	1.24	3.83	1.10
Abundância total de espécies invasoras	28.33	20.35	18.78	12.44
<i>Necomys lasiurus</i>	2.28	4.24	4.22	4.08
<i>Calomys tener</i>	14.00	11.20	9.83	8.40
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	11.11	10.92	3.22	4.83
Riqueza de espécies não-restritas a biomas florestais	1.94	0.24	1.72	0.46
Abundância de espécies não-restritas a biomas florestais	11.28	6.17	9.39	8.24
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	5.33	4.00	4.28	3.89
<i>Akodon montensis</i>	5.94	3.44	5.11	5.19

Tabela 5. Modelos selecionados ($\Delta AICc \leq 2$) para explicar a riqueza e abundância de pequenos mamíferos em áreas de cultivo agrícola em função da quantidade ou agregação de áreas abertas em escala local e quantidade de floresta remanescente em escala ampla.

Variável resposta	Modelos selecionados	Código	AICc	df	$\Delta AICc$	w_i	Quantidade	Agregação	Escala ampla	Interação
Riqueza de espécies	escala ampla	B	82.4	3	0.0	0.3812			Tap>Rib	
restritas a biomas florestais	agregação + escala ampla	F	83.7	4	1.3	0.1969		(+)	Tap>Rib	
Abundância de espécies	agregação + escala ampla	F	101.9	4	0.0	0.2745		(+)	Tap>Rib	
restritas a biomas florestais	escala ampla	B	102.4	3	0.5	0.2118			Tap>Rib	
	quantidade	C	103.7	3	1.8	0.1095	(-)			
	quantidade + escala ampla	E	103.9	4	1.9	0.1040	(-)		Tap>Rib	
	agregação * escala ampla	J	103.9	5	2.0	0.1021		(+) / (+)	Rib>Tap	(+)
Riqueza de espécies invasoras	quantidade + agregação	G	110.9	4	0.0	0.3940	(+)	(+)		
	quantidade	C	111.7	3	0.8	0.2625	(+)			
	quantidade + agregação + escala ampla	H	112.9	5	2.0	0.1458	(+)	(+)	Tap>Rib	
<i>Necromys lasiurus</i>	quantidade	C	164.9	3	0.0	0.2792	(+)			
	quantidade + agregação	G	165.3	4	0.4	0.2278	(+)	(+)		
	quantidade * escala ampla	I	166.2	5	1.2	0.1506	(+) / (+)		Rib>Tap	(+)
	quantidade + agregação + escala ampla	H	166.7	5	1.8	0.1146	(+)	(+)	Tap>Rib	
<i>Calomys tener</i>	nulo	A	255.5	2	0.0	0.1867				
	quantidade + agregação + escala ampla	H	255.8	5	0.3	0.1594	(+)	(+)	Tap>Rib	
	agregação	D	256.0	3	0.5	0.1429		(+)		
	escala ampla	B	256.4	3	0.9	0.1220			Tap>Rib	
	agregação + escala ampla	F	256.7	4	1.2	0.1004		(+)	Tap>Rib	
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	agregação + escala ampla	F	213.3	4	0.0	0.2914		(+)	Tap>Rib	
	escala ampla	B	214.2	3	0.9	0.1895			Tap>Rib	
	quantidade + agregação + escala ampla	H	214.3	5	1.0	0.1755	(+)	(+)	Tap>Rib	
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	quantidade	C	189.4	3	0.0	0.3237	(-)			
	quantidade + escala ampla	E	191.1	4	1.8	0.1341	(-)		Rib>Tap	
<i>Akodon montensis</i>	nulo	A	200.9	2	0.0	0.3008				
	quantidade	C	202.0	3	1.1	0.1737	(-)

Fig. 1 a. Localização das paisagens estudadas no Planalto Atlântico, Estado de São Paulo, Brasil; b. e c. Distribuição dos tipos de coberturas do solo e dos 18 sítios de amostragem em áreas de agricultura com suas respectivas áreas de entorno de 800 m de raio, em cada uma das duas paisagens fragmentadas, sendo b. paisagem com menor perda de cobertura florestal nos municípios de Piedade e Tapiraí; e c. paisagem com maior perda de cobertura florestal nos municípios de Ribeirão Grande e Capão Bonito.

Fig. 2. Distribuição de frequência dos pixels da grade de 100 por 100 m, localizados em áreas de agricultura e a uma distância mínima de 50 m da borda de remanescentes florestais, em classes de porcentagem de áreas abertas no entorno de 800 m, nas paisagens de Ribeirão Grande/ Capão Bonito (cinza) e Tapiraí/ Piedade (preto), São Paulo. Os números em cima das barras indicam o número de sítios escolhidos para estudo em cada classe.

Fig. 3. Gráficos dos valores esperados segundo os modelos selecionados (curvas pontilhadas) e dos valores observados de riqueza e abundância total de espécies restritas a biomas florestais e de riqueza de espécies invasoras em cultivos agrícolas (pontos brancos – paisagem com menor perda de cobertura florestal em Tapiraí/ Piedade; pontos pretos – paisagem com maior perda de cobertura florestal em Ribeirão Grande/ Capão Bonito) em função quantidade e agregação de áreas abertas em escala local. Estão representados apenas os modelos selecionados para os quais há representação gráfica.

Fig. 4. Gráficos dos valores esperados segundo os modelos selecionados (curvas pontilhadas) e dos valores observados de abundância das cinco espécies mais comuns de pequenos mamíferos (pontos brancos – paisagem com menor perda de cobertura florestal em Tapiraí/ Piedade; pontos pretos – paisagem com maior perda de cobertura florestal em Ribeirão Grande/ Capão Bonito) em função quantidade e agregação de áreas abertas em escala local. Estão representados apenas os modelos selecionados para os quais há representação gráfica.

Capítulo 4

Considerações finais

Ocupando menos de 7% da superfície terrestre, as florestas tropicais abrigam mais da metade do número total de espécies do planeta (Wilson 1988). Em relação à cobertura existente no período pré-industrial, atualmente mais de 50% das paisagens tropicais já foram convertidas em ambientes alterados, ou em florestas perturbadas em decorrência de queimadas e corte seletivo (Ferraz et al. 2003). Os fragmentos nativos remanescentes são em geral muito pequenos, isolados e apresentam vegetação secundária (Gascon et al. 2000), sofrendo não só com o isolamento e redução de área, mas também com uma maior vulnerabilidade a efeitos de borda, ao fogo, invasão por espécies exóticas, entre outros impactos provenientes dos ambientes alterados do entorno (Laurance 2002). A grande proporção de florestas já convertidas, assim como a contínua demanda pelo aumento de produção de alimentos e matérias primas, ilustram a importância de se incorporar as áreas e paisagens antropogênicas no estudo e manejo da biodiversidade. Este estudo enfocou a importância do contexto de ambientes alterados do entorno para a distribuição de diferentes grupos de espécies de pequenos mamíferos não-voadores com requerimentos de habitat distintos (espécies restritas a biomas florestais, espécies não-restritas a estes biomas e espécies invasoras) tanto em remanescentes florestais (capítulo 2) como em áreas agrícolas (capítulo 3) em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica.

Poucos estudos anteriores avaliaram o efeito da qualidade diferencial dos ambientes antropogênicos da matriz sobre a distribuição das espécies em remanescentes florestais, em grande parte pela dificuldade de se estabelecer empiricamente a importância relativa de diferentes habitats para processos populacionais ou de movimentação de indivíduos. Os resultados do capítulo 2 desta tese mostraram que a incorporação da qualidade da matriz através de índices simples aumenta o poder explanatório dos modelos de distribuição de parte das espécies nos remanescentes florestais, desde que a distância entre as manchas de habitat seja também levada em consideração. Os resultados sugerem a importância da matriz de ambientes alterados para a dinâmica dos remanescentes florestais, em especial para a abundância de espécies generalistas, demonstrando que índices relativamente simples podem melhorar nosso entendimento sobre a distribuição das espécies, e podem ser aplicados na modelagem, monitoramento e manejo de paisagens tropicais complexas.

Além disso, apenas recentemente o foco dos estudos se voltou para a compreensão da diversidade biológica e serviços ambientais associados nas próprias áreas e paisagens agrícolas, mas a maioria dos estudos deste tipo ainda são realizados em escalas espaciais pequenas, comparando tipos de sistemas agrícolas localmente. Nos trópicos, apenas Faria e colaboradores (2007) compararam a biodiversidade de áreas agrícolas inseridas em paisagens com diferentes proporções de florestas remanescentes, aspecto considerado importante para a distribuição de espécies nativas nos próprios remanescentes (Andrén 1994; Fahrig 2003; Radford et al. 2005; Bueno 2008). Os

resultados do capítulo 3 mostram que de fato a quantidade de floresta remanescente em escala ampla é fundamental para a distribuição de espécies mais exigentes nas áreas agrícolas. Portanto, com a presença de áreas-fonte, até áreas de agricultura convencional podem ser eventualmente usadas por espécies exigentes e, desta forma, podem contribuir para a conectividade de paisagens fragmentadas e antropizadas. Por outro lado, apesar de espécies invasoras e generalistas dominarem as áreas agrícolas independentemente do contexto da paisagem em escala mais ampla, o entorno mais imediato destas áreas de cultivo influencia a distribuição destas espécies.

De modo geral, portanto, os resultados combinados desta tese sugerem:

(1) que os ambientes antropogênicos do entorno determinam em grande parte a distribuição das espécies tanto nos remanescentes de floresta quanto nas áreas agrícolas e devem ser considerados na definição de estratégias de conservação;

(2) que as respostas das espécies às alterações antropogênicas dependem dos requerimentos de habitat que variam grandemente e que comumente são desconsiderados, o que pode impedir a compreensão dos padrões ecológicos e dos mecanismos subjacentes;

(3) a importância da escala espacial de análise para a compreensão do papel dos ambientes antropogênicos na distribuição das espécies, em especial a importância de se considerar escalas amplas para o estudo e manejo de espécies mais exigentes em paisagens agrícolas.

Referências bibliográficas

- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. - *Oikos* 71: 355-366.
- Bueno, A. A. 2008. Pequenos mamíferos da Mata Atlântica do Planalto Atlântico Paulista: uma avaliação da ameaça de extinção e da resposta a alterações no contexto e tamanho dos remanescentes. Tese de doutorado. Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. - *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 34: 487-515.
- Gascon, C., Williamson, G. B. & Fonseca, G. A. B. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. - *Science* 288: 1356-1358.
- Faria, D., Paciencia, M. L. B., Dixo, M., Laps, R. R. & Baumgarten, J., 2007. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. - *Biodiversity and Conservation* 16: 2335-2357.
- Ferraz, G., Russell, G. J., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O., Jr., Pimm, S. L. & Lovejoy, T. E. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. - *PNAS* 100: 14069-14073.

- Laurance, W. F. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. - *Journal of Vegetation Science* 13: 595-602.
- Radford, J. Q., Bennett, A. F. & Cheers, G. J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. - *Biological Conservation* 124: 317-337.
- Wilson, E. O. 1988. *Biodiversity*. - Academic Press.

Resumo

Efeito do contexto da paisagem em diferentes escalas sobre a distribuição de pequenos mamíferos em cultivos agrícolas e em remanescentes florestais

Este estudo enfocou a importância do contexto de ambientes alterados do entorno para a distribuição de diferentes grupos de espécies de pequenos mamíferos não-voadores em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica. Na primeira abordagem (capítulo 2), usando a distribuição de pequenos mamíferos em remanescentes florestais e nos quatro principais habitats alterados de uma paisagem de Mata Atlântica, investigamos (1) como o poder explanatório dos modelos que descrevem a distribuição das espécies em fragmentos florestais varia entre as variáveis da estrutura da paisagem que incorporam ou não a qualidade da matriz e (2) a importância da escala espacial para analisar a influência da estrutura da paisagem. Usamos amostragem padronizada nos remanescentes e habitats alterados para gerar dois índices de qualidade de habitat, correspondentes à abundância e à ocorrência de pequenos mamíferos. Para cada remanescente, calculamos a quantidade de habitat e a conectividade em diferentes escalas espaciais, considerando ou não a qualidade dos habitats ao redor. A incorporação da qualidade da matriz aumentou o poder explanatório dos modelos para todas as escalas espaciais para metade das espécies que ocorreram na matriz, mas apenas quando consideramos a distância entre as manchas de habitat (conectividade). Os resultados indicam a importância da matriz para a dinâmica de paisagens fragmentadas e sugere que índices relativamente simples podem melhorar nosso entendimento sobre a distribuição das espécies, e poderiam ser aplicados na modelagem, monitoramento e manejo de paisagens tropicais complexas. Na segunda abordagem (capítulo 3), testamos duas hipóteses relacionadas à importância do contexto da paisagem para a diversidade biológica encontrada em áreas agrícolas usando os pequenos mamíferos da Mata Atlântica como modelo: (1) que o contexto em que cultivos agrícolas estão inseridos, em particular a quantidade de florestas remanescentes, determina a assembléia de pequenos mamíferos encontrada nestas áreas produtivas; (2) que essas respostas ao contexto são escala-dependentes, sendo observadas em escalas espaciais mais amplas. Para tanto, amostramos 36 sítios em áreas agrícolas em duas paisagens fragmentadas de Mata Atlântica com diferentes proporções de florestas nativas remanescentes, os quais foram selecionados de forma a abranger ampla variação na quantidade e agregação de áreas abertas no entorno imediato. Construímos e comparamos 12 modelos candidatos que diferem quanto à contribuição dos efeitos do contexto em escala espacial ampla e em escala local, incluindo todas as combinações possíveis entre essas variáveis, a interação das variáveis medidas em diferentes escalas, e um modelo nulo. De acordo com as expectativas iniciais, as espécies restritas a biomas florestais foram mais comuns e bem distribuídas em áreas agrícolas circundadas por maiores quantidades de floresta em escala ampla. No entanto, as espécies invasoras e não-restritas a biomas florestais dominaram as áreas agrícolas das duas paisagens estudadas, independentemente da quantidade de floresta remanescente em escala

ampla, tendo respondido principalmente, mas de maneira oposta, ao contexto em escalas menores. Os resultados indicam que: (1) a resposta diferencial entre os grupos de espécies é condicionada por diferenças nos requerimentos de habitat entre eles; (2) a manutenção de espécies mais exigentes em áreas agrícolas depende de estratégias de manejo que considerem a escala da paisagem; (3) mesmo áreas de agricultura convencional podem ser importantes para a conectividade da paisagem para espécies exigentes, desde que inseridas em contexto de maior quantidade de matas remanescentes; (4) o controle das populações de espécies invasoras que podem atuar como reservatórios de patógenos causadores de doenças no homem e pestes na agricultura depende de manejo em escala local, pelo menos em paisagens onde as áreas agrícolas são predominantes.

Abstract

Effect of landscape context at different scales on the distribution of small mammals in areas of agriculture and in forest remnants

This study focused on the importance of the context of altered habitats in the neighborhoods to the distribution of different groups of species of non-flying small mammals in fragmented landscapes of the Atlantic forest. In the first approach (chapter 2), using the distribution of small mammals in forest remnants and in the four main altered habitats in an Atlantic forest landscape, we investigated 1) how explanatory power of models describing species distribution in forest remnants varies between landscape structure variables that do or do not incorporate matrix quality and 2) the importance of spatial scale for analyzing the influence of landscape structure. We used standardized sampling in remnants and altered habitats to generate two indices of habitat quality, corresponding to the abundance and to the occurrence of small mammals. For each remnant, we calculated habitat quantity and connectivity in different spatial scales, considering or not the quality of surrounding habitats. The incorporation of matrix quality increased model explanatory power across all spatial scales for half the species that occurred in the matrix, but only when taking into account the distance between habitat patches (connectivity). Results indicate the importance of the matrix for the dynamics of fragmented landscapes and suggest that relatively simple indices can improve our understanding of species distribution, and could be applied in modeling, monitoring and managing complex tropical landscapes. In the second approach, (chapter 3), we aimed at testing two hypotheses related to the importance of landscape context to the biological diversity found in areas of agriculture using Atlantic forest small mammals as a model: (1) that the context in which the areas of agriculture are inserted, in particular the quantity of remnant forests, determines the assemblage of small mammals found in those productive areas; (2) that those responses to the context are scale-dependent, being observed at larger spatial scales. To accomplish that, we sampled 36 sites in areas of agriculture in two fragmented Atlantic forest landscapes presenting different proportions of native forest remnants, which were selected aiming at including the widest variation in quantity and aggregation of open anthropogenic areas in the local neighborhood. We built and compared 12 candidate models which differed in relation to the contribution of the effects of context at large and local spatial scales, including all possible combinations between these variables, the interaction of the variables measured at different scales, and the null model. According to our initial expectations, the species that are restricted to forest biomes were the commonest and best-distributed ones, in areas of agriculture surrounded by higher quantities of forest at the large scale. However, the invasive species and the species that are not restricted to forest biomes dominated the areas of agriculture in the two studied landscapes, independently from the quantity of remnant forest at the large scale, and they responded mainly, but in the opposite way, to the context at smaller scales. The results indicate that: (1) the differential response between

the groups of species is conditioned by differences in habitat requirements between them; (2) the maintenance of more demanding species in agricultural lands depends on management strategies which consider the landscape scale; (3) even areas of conventional agriculture can be important to the connectivity of the landscape for the most demanding species, as far as they are inserted in a context of higher quantities of remnant forest; (4) the control of the populations of invasive species that can act as reservoirs of pathogens that cause disease in men, and that can be pests in agriculture, depends on the management at local scale, at least in landscapes where the areas of agriculture predominate.